

Ecología trófica de tres especies de
serpientes de cascabel en México:
Crotalus aquilus, *Crotalus polystictus* y
Crotalus willardi



TESIS DOCTORAL

Estrella Mociño-Deloya



Universidad de Granada
Departamento de Zoología

Granada, 2015

Editor: Universidad de Granada. Tesis Doctorales
Autora: María Estrella Mociño Deloya
ISBN: 978-84-9125-634-2
URI: <http://hdl.handle.net/10481/43252>



UNIVERSIDAD DE GRANADA

Programa de doctorado: Biología Ambiental

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias

**Ecología trófica de tres especies de
serpientes de cascabel en México: *Crotalus
aquilus*, *Crotalus polystictus* y *Crotalus
willardi*.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

DOCTORA

P R E S E N T A

MARÍA ESTRELLA MOCIÑO DELOYA



Directores de Tesis: Dr. JUAN MANUEL PLEGUEZUELOS GÓMEZ
Dr. XAVIER SANTOS SANTIRÓ

Granada, España 2015

UNIVERSIDAD DE GRANADA
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA

**Ecología trófica de tres especies de serpientes de cascabel en
México: *Crotalus aquilus*, *Crotalus polystictus* y *Crotalus*
willardi.**

Tesis doctoral

María Estrella Mociño Deloya

Granada, España

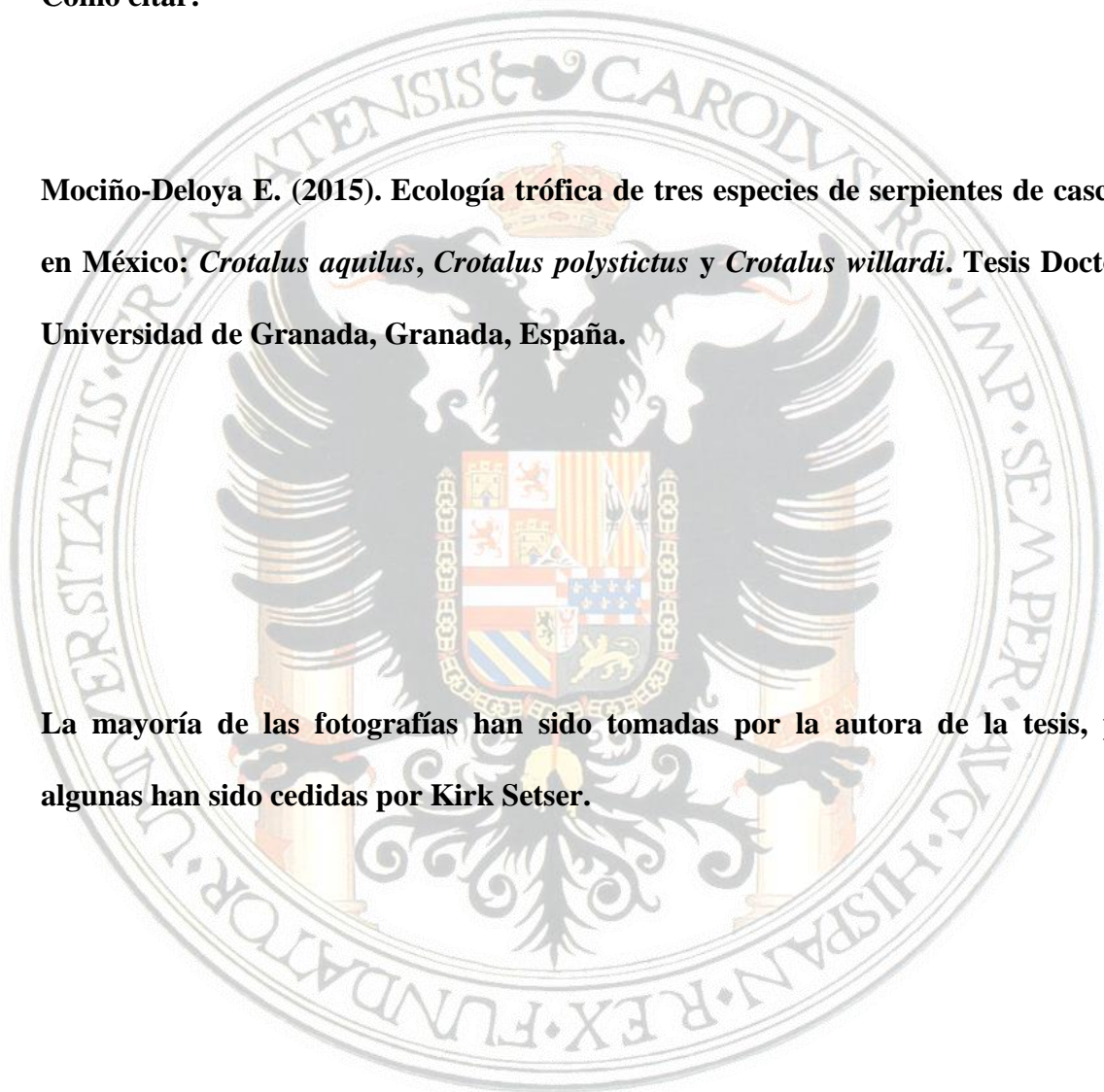
2015

Tesis impresa en Granada el 30 de Octubre de 2015

Como citar:

Mociño-Deloya E. (2015). Ecología trófica de tres especies de serpientes de cascabel en México: *Crotalus aquilus*, *Crotalus polystictus* y *Crotalus willardi*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, Granada, España.

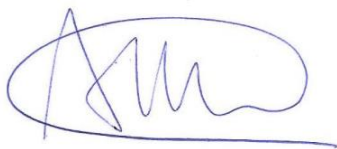
La mayoría de las fotografías han sido tomadas por la autora de la tesis, pero algunas han sido cedidas por Kirk Setser.



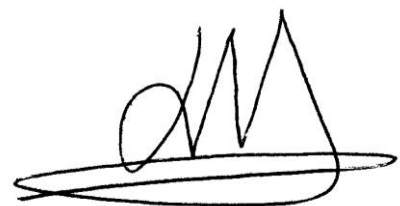
**Ecología trófica de tres especies de serpientes de cascabel en México:
Crotalus aquilus, *Crotalus polystictus* y *Crotalus willardi*.**

**Memoria que la licenciada María Estrella Mociño Deloya presenta para
aspirar al grado de Doctor por la Universidad de Granada**

V.ºB.º directores:



Fdo. Juan Manuel Pleguezuelos Gómez



Fdo. Xavier Santos Santiró



Lda. María Estrella Mociño Deloya

Aspirante al Grado de Doctor

Granada, 30 de octubre de 2015

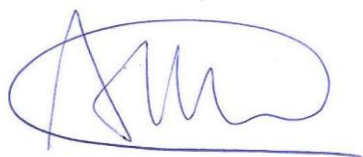
Dr. Juan Manuel Pleguezuelos Gómez, Catedrático de Zoología de la Universidad de Granada, y **Dr. Xavier Santos Santiró**, Investigador postdoctoral en el Centro de Investigaçãõ em Biodiversidade e Recursos Genéticos (CIBIO/InBIO), Universidade do Porto, Porto, Portugal. En calidad de directores del presente trabajo de investigación.

INFORMAN:

Que los trabajos de investigación desarrollados en la Memoria de Tesis Doctoral: “Ecología trófica de tres especies de serpientes de cascabel en México: *Crotalus aquilus*, *Crotalus polystictus* y *Crotalus willardi*.”, son aptos para ser presentados por la Lda. María Estrella Mociño Deloya ante el Tribunal que en su día se designe, para aspirar al Grado de Doctor por la Universidad de Granada.

Y para que así conste, en cumplimiento de las disposiciones vigentes, firmamos el presente documento, en Granada a 30 de Octubre del 2015.

V.ºB.º directores



Fdo. Dr. Juan Manuel Pleguezuelos Gómez



Fdo. Dr. Xavier Santos Santiró

La doctoranda **María Estrella Mociño Deloya** y los directores de la tesis **Dr. Juan Manuel Pleguezuelos Gómez** y **Dr. Xavier Santos Santiró** garantizamos, al firmar esta tesis doctoral, que el trabajo ha sido realizado por la doctoranda bajo la dirección de los directores de la tesis y hasta donde nuestro conocimiento alcanza, en la realización del trabajo, se han respetado los derechos de otros autores a ser citados, cuando se han utilizado sus resultados o publicaciones.

Granada, España 30 de Octubre de 2015

Director/es de la Tesis

Doctoranda

Fdo.: Dr. Juan Manuel Pleguezuelos Dr. Xavier Santos Santiró Lda. Ma. Estrella Mociño Deloya

The seal of the University of Granada is a circular emblem. It features a central shield with a crown on top, flanked by two eagles with spread wings. The shield is supported by two columns. The entire emblem is surrounded by a circular border containing Latin text: "UNIVERSITATIS GRANATENSIS CAROLVS RO IMP SEMPER AVG HISPAN R EX FVNDATOR".

La investigación presentada en esta Tesis Doctoral se ha realizado en el Departamento de Zoología de la Universidad de Granada.

©2015
Estrella Mociño-Deloya
All Rights Reserved



Agradecimientos institucionales

Agradezco a Tom Wootteen, de T&E Inc., por las becas otorgadas, tanto a mi persona como a Kirk Setser, en el año 2004. Agradezco the Rocky Mountain Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture por el apoyo otorgado a Kirk Setser en 2003 y 2004. A The Explorers Club, por la beca otorgada a Kirk Setser en el año 2003. A la Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI) por los proyectos otorgados al Dr. Juan Manuel Pleguezuelos Gómez durante los años 2008 y 2009. A la Universidad de Nuevo León, México, por los fondos otorgados a ésta investigación a través del Dr. David Lazcano Villareal, y por el apoyo con voluntarios de campo. Al San Antonio Zoo a través de Alan Kardon, por apoyo económico y por enviar voluntarios para búsqueda de serpientes. Al Atlanta, Houston, y San Diego zoos, así como al Laboratorio de Biología y Conservación de Vertebrados Continentales, de la UGR (Grupo de Investigación RNM-254), por proveer de voluntarios para trabajo de campo en México.

I would like to thank the Feather Identification Laboratory, Division of Birds of the Smithsonian Institution, National Museum of Natural History (NMNH), for allowing me to use their collections and facilities, and for the invaluable advice and assistance of Dr. Marcy Heacker in feather identification. I also thank the U.S. Geological Survey, Patuxent, Wildlife Research Center, NMNH, for permitting me use of their collections, facilities and equipment. I especially thank Suzanne Peurach for her invaluable advice and assistance in identifying hair and bones, and for generously sharing her office and her time.

Agradezco al Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) a cargo de los Dres. Oscar Flores Villela y Adrián Nieto Montes de Oca, por facilitarme el acceso a ejemplares de la colección de anfibios y reptiles, así como utilizar las instalaciones y por el asesoramiento en la identificación de escamas del Dr. Edmundo Pérez-Ramos adscrito a dicho museo.

Agradezco a la Lic. María Teresa Fernández Galicia, de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA), Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional, por la aportación de datos meteorológicos.

Agradezco los permisos de colecta otorgados por la Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Subsecretaria de Gestión para la Protección Ambiental (SGPA), Dirección General de Vida Silvestre (DGVS), por las autorizaciones otorgadas al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, al Dr. Fausto Méndez de la Cruz y a mi persona para trabajar en Sonora y Chihuahua (OFICIO NÚM. SGPA/DGVS/007740/03 y 08545/04), por los permisos otorgados a mi persona para trabajar en el Estado de México (OFICIO NÚM. SGPA/DGVS/01212/04, 01792/05, 05183/06, 06320/06, 01083/07, 06844/07, 02372/09, 02373/09, 00613/11 y 00614/11). Especialmente por la ayuda personalizada y agilidad en los trámites, agradezco a Fernando Sánchez y Gabriel Solano.

Agradezco al personal de la Escuela Internacional de Posgrado por la pronta respuesta a todas mis dudas y la amabilidad con la que me guiaron durante todo el proceso administrativo a lo largo del doctorado, en especial quiero agradecer el

profesionalismo de Rosa Ma. Pérez Béiztegui, José Pablo Entrena Corral, Antonio Marin, Modesto García Ruíz, José Manuel López Caballero, y Marisa Rodríguez.

Finalmente agradezco al Laboratorio de Biología y Conservación de Vertebrados Continentales, de la UGR (Grupo de Investigación RNM-254) a cargo del Dr. Juan Manuel Pleguezuelos por todo el material, equipo y las facilidades otorgados a lo largo de mi estancia doctoral, así como por la financiación en la impresión de éste trabajo.

Lo más importante es si lo escrito alcanza o no los parámetros que uno mismo se ha fijado, y frente a eso no hay excusa. Ante otras personas, tal vez, uno pueda explicarse en cierta medida. Pero es imposible engañarse a uno mismo"

Hauuki Murakami. De que hablo cuando hablo de correr. 2010

«Ma no hay lectores inocentes. Ante un texto, cada uno aplica su propia perversidad. Un lector es lo que antes ha leído, más el cine y la televisión que ha visto. A la información que le proporcione el autor, siempre añadirá la suya propia».

Boris Balkan a Lucas Corso en la novela El club Dumas, de PÉREZ REVERTE, A. (1994).

Y ahí está el peligro: el exceso de referencias puede haberle fabricado conceptos erróneos. Cada letra es un mundo, cada palabra un universo. Cada cual es responsable de las palabras que escribe y de las que lee. Pues cada cual es libre ante su lectura. Presento aquí una interpretación de mi exceso de imágenes y referencias, tanto de ecología de la alimentación como de Crotalus, y tú lector eres responsable de lo que extraigas e interpretes de aquí.

Estrella Mociño Deloya, Fresno, California 2015

Agradecimientos personales

Como siempre lo primero en mi vida, a mi mamá Esther Deloya Cabrera, porque sin su fortaleza, trabajo, compromiso y seria dedicación en el papel de madre, nunca hubiera llegado hasta éste nivel y haga lo que yo haga siempre me apoya, ánima y cree en mí. Ver en sus ojos reflejados el orgullo y la felicidad que le ocasiona cada paso que doy, me da la seguridad de sentirme satisfecha con la persona que gracias a ella he llegado a ser. ¡Te amo mamá!

I would like to thank Carole and Don Setser, mainly for being great examples of professionalism, humanism, and work ethic; for adopting me like a daughter and making me feel loved in every shared moment; also, because without their support and encouragement this work would not have been possible and this thesis might not have seen the light. Big thanks and I love you!

A mi compañero de vida, coautor de proyecto y artículos, mi socio de crimen; gracias por todas tus enseñanzas, apoyo incondicional, paciencia, impulso, por pensar que soy más inteligente de lo que soy, por creer en mis capacidades como herpetóloga, por soportarme cada vez que te presionaba con avances y sobre todo por aguantar mi carácter. Gracias por haber sido el primero en darme una oportunidad y apostar por mí en éste campo de estudio, pero sobre todo por compartir tus geniales ideales, sin reservas ni luchas de egos, y aunque institucionalmente no apareces como asesor, para mí eres el tercer asesor en ésta tesis, tus invaluable correcciones en el inglés y tu pulcritud en la

redacción han sido fundamentales, éste trabajo es reflejo de tu empeño, dedicación y amor por México, especialmente por Atlacomulco y por las serpientes: te amo Kirk Setser.

A Pleguezuelos, por ser un asesor paciente, impulsarme siempre que lo necesité, por el apoyo incondicional, por el ánimo en cada paso del trabajo, por tu disposición y esa facilidad tan tuya de transmitir conocimiento y tratar a los estudiantes como familia. Sobre todo gracias por el cariño y la amistad que durante todos estos años me has brindado. Por aguantar los berrinches, histerias y explosiones que a veces me dan, por no perder la fé en mí y por ser tan rápido en las revisiones. ¡Eres el mejor! Gracias por ser tan compartido y relacionar a tus alumnos con otros genios para hacernos crecer como profesionistas.

Entre esos genios a los que Plegue me ha presentado esta Xavier Santos; gracias por compartir tus conocimientos, impulsarme y guiarme en ésta labor de tesis; tus comentarios siempre son certeros, y tu optimismo en momentos de desesperación siempre ayuda mucho. Obvio por ser tan rápido en las revisiones. Sobre todo gracias por saber ser amigo de tus estudiantes.

Otra genia que Plegue me aportó es Senda Reguera; gracias por tu apoyo a lo largo del tramiterío, por la paciencia a mis eternas preguntas sobre procesos administrativos, eres mi asesora de trámites en la UGR, pero sobre todo por tu amistad y las largas charlas soportando mis puntos de vista catastrofistas sobre la Academia; tú

siempre compartías tu punto de vista refrescante y positivo, escuchando con paciencia y conteniendo las ganas de ahorcarme ajajaja. Por regalarme tu tiempo en los muestreos en México y aportar tus conocimientos y entusiasmo en las temporadas de campo que compartimos: ¡GRACIAS!

A los coautores de los artículos por su invaluable apoyo y aporte a éste trabajo: Kirk Setser, Jesse Meik, Michelle A. Lawing, David Lazcano, Alan Kardon, Marcy Heacker, Suzanne Peurach, Juan M. Pleguezuelos y Xavier Santos sus comentarios y observaciones siempre fueron útiles.

A mis fuentes para conseguir bibliografía y darme ideas sobre artículos útiles: Luis David Alcaraz, María Nandadevi Cortés-Rodríguez, Lety Mirón, Mary Muñoz, José León Pérez, Diana López Higareda, Edgard Mason-Romo, Rocio Ponce Reyes, Senda Reguera, Porfirio Sánchez, Sal Scibetta, Don Setser, Hernán Vázquez y Elisa Paulina Zaragoza Quintana; gracias por aprovechar las bibliotecas de sus universidades y las personales para compartir artículos que de otro modo hubiera sido difícil conseguir. En especial a Javier Alvarado Díaz por donarme su libro de Reptiles venenosos de Michoacán y por el apoyo brindado con todas mis dudas, a Carol Spencer por compartirme una copia de su tesis doctoral con *Crotalus atrox*.

Un estudio de largo plazo como éste sería imposible sin la ayuda de todos los voluntarios de campo durante esos diez años que hicieron más amenos los eternos meses que pasamos colectando Kirk y yo en Atlaco, Sonora y Chihuahua, siendo su presencia

una brisa refrescante: J. L. Aguilar, M. Amarello, R. Bolaños, J. Brock, P. Condon and S. Condon, E. Deloya, D. Edwards, M. Feldner, M. Feriche, J. Flores, U. García, M. Goode, M. Hazel, M. Ingrasci, A. Kardon, D. Lazcano, M. Lawing, J. León, M. Ludwin, M. Malawy, E. Maldonado, J. Meik, A. Mendoza, C. Mendoza, Lola, Álvaro y D. Ontiveros, H. Pérez, J.M. Pleguezuelos, A. Q. Spees, J. Ramsey, S. Reguera, D. Rodríguez, J. Rorabaugh, D. Sánchez, X. Santos, R. Sarsfield, S. Scibetta, A. Schneider, J.Servoss, K. Sharrack, E. Sunila, E. Taylor, B. Victoria y R. Villa.

A special thanks to my two favorite american collectors, thanks for sharing your summers with us playing with *C. polystictus* and *C. aquilus* in México: Andrew Godambe and Bekky Muscher-Hodges.

A Don Porfirio Sánchez y familia por siempre recibirnos en el Rancho Martínez durante siete años y hacernos sentir como parte de su familia. Por compartirnos los secretos de las víboras “finas”, mostrarnos los lugares favoritos de éstas serpientes en el rancho y por las ricas comidas que compartimos juntos.

Al Lic. Jorge Martínez -Lombarry, dueño del Rancho “Martínez”, por permitirnos llevar a cabo el proyecto en su propiedad.

A Rubén Ruíz, dueño del Rancho “Pan Duro” en Sonora, por permitirnos llevar a cabo el proyecto en su propiedad.

A Nancy Ramonet, dueña del Rancho cañón “San Luis” en Chihuahua, por permitirnos llevar a cabo el proyecto en su propiedad.

A Valer Austin, por permitirnos acceso a su propiedad y el uso de sus instalaciones en Sonora.

A Alejandro Varela, “el chapo Varela”, por permitirnos acceso y uso de las instalaciones en su propiedad en Sonora.

A mis compañeros del Laboratorio de Vertebrados de la UGR: Esmeralda Alaminos, Maribel Benítez, Jesús Caro (el “príncipe de Huétor Vega”), Mónica Feriche, Rocío Márquez, Gregorio Moreno, Diego y Lola Ontiveros, y Marisa Sicilia (la “princesa de Ciudad Real”). Gracias a todos por su amistad y el apoyo brindado a lo largo del doctorado y en mi estancia en España.

CONTENIDO

PRESENTACION, RESUMEN Y ABSTRACT	1
Presentación	2
Resumen	4
Abstract	11
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL	17
Importancia de los estudios sobre ecología trófica	18
Serpientes como modelos de estudio en ecología	20
El estudio de la ecología trófica en ofidios	21
Conservación de ofidios	31
La importancia de estudiar serpientes de cascabel mexicanas	33
Bibliografía	39
CAPÍTULO II: OBJETIVOS	64
Bibliografía	67
CAPÍTULO III: MATERIAL Y METODOS GENERALES	68
Descripción de las especies de estudio	69
Descripción del área de estudio	92

Método de colecta y procedimiento general	105
Bibliografía	106
CAPÍTULO IV: Diet of New Mexico Ridge-nosed Rattlesnake (<i>Crotalus willardi obscurus</i>) in the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro, México	128
Abstract	129
Resumen	130
Introduction	131
Materials and Methods	133
Results	138
Discussion	144
Acknowledgements	148
Literature cited	149
CAPÍTULO V: Inter-population and inter-annual variation in the diet of the Mexican lance-headed rattlesnake, <i>Crotalus polystictus</i> (Serpentes: Viperidae)	153
Abstract	154
Introduction	155
Materials and Methods	158
Results	163
Discussion	172

Acknowledgements	180
References	181
CAPÍTULO VI: Feeding ecology of the Quéretaro dusky rattlesnake, <i>Crotalus aquilus</i> (Serpentes:Viperidae)	193
Abstract	194
Introduction	195
Materials and Methods	198
Results	203
Discussion	209
Acknowledgements	215
References	216
CAPÍTULO VII: Sexual differences in head form and diet in a population of Mexican lance-headed rattlesnakes, <i>Crotalus polystictus</i>.	227
Abstract	229
Introduction	230
Materials and Methods	232
Results	237
Discussion	241
Acknowledgements	246

References	247
CAPÍTULO VIII: Cannibalism of nonviable offspring by postparturient Mexican lance-headed rattlesnakes, <i>Crotalus polystictus</i>.	252
Abstract	253
Introduction	255
Methods	258
Results	264
Discussion	266
Acknowledgements	272
References	273
CAPÍTULO IX: DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES	279
Discusión general	280
Conclusiones	297
Bibliografía	301
MATERIAL SUPLEMENTARIO	314
Anexo I: Resultados suplementarios	315
Bibliografía	320
Anexo II: Artículos publicados	328

PRESENTACIÓN, RESUMEN Y ABSTRACT

PRESENTACIÓN

La presente tesis doctoral está estructurada en los siguientes apartados: Introducción General, Objetivos, Material y Métodos, cinco capítulos de Resultados, Discusión General y Conclusiones, y dos Anexos.

En el apartado de Introducción General se describen el marco teórico y los antecedentes de los temas que se abordarán en la tesis, y la justificación de porque utilizar particularmente serpientes, y específicamente serpientes de cascabel mexicanas, en estudios de ecología trófica.

En Objetivos se detalla la meta que se quiere alcanzar en esta tesis y en cada capítulo.

El apartado de Material y Métodos incluye una descripción de las especies de estudio, una descripción del área de estudio detallada y mapas para que el lector pueda tener un mejor enfoque de los lugares en los que se desarrolló la investigación, ya que al ser ésta una tesis formada por algunos artículos ya publicados en revistas científicas, las descripciones sobre el área de estudio son breves en cada capítulo. Así mismo, aporta la técnica general de la captura y manejo de las serpientes durante la toma de muestras. No se hace una descripción completa de todos los métodos empleados en la tesis, ya que cada capítulo cuenta con un apartado en el que se describen éstos.

Los siguientes cinco capítulos conforman la columna vertebral de esta tesis. Tres de los cinco capítulos reproducen el texto íntegro, en inglés, de los manuscritos publicados y enviados a revistas científicas internacionales, y por tanto siguen la estructura típica de un artículo científico. Debido a que se enviaron a diferentes revistas, puede haber diferencias de un capítulo a otro en formato y maquetación. Los otros dos capítulos aún sin publicar siguen el formato de un artículo científico.

En la Discusión y Conclusiones Generales se comentan e integran los resultados más relevantes de cada capítulo, resaltando la importancia y aporte de ellos en el campo de la ecología de serpientes y en especial en el conocimiento de la herpetología mexicana.

Finalmente dos Anexos, en el primero presentamos una tabla que resume la dieta de todas las serpientes de los géneros *Crotalus* y *Sistrurus* de las que se tiene registro y en el segundo presentamos la primera página de cada uno de los artículos ya publicados en el formato de cada revista.

RESUMEN

La ecología trófica se define como el estudio de la estructura de las relaciones alimenticias entre los organismos y el ecosistema. Comprender el mecanismo y funcionamiento que implican lograr una dieta y la obtención de energía óptimas, así como el balance entre los costos y beneficios de la alimentación es básico para entender la demografía poblacional. Entre los aspectos que dictan los parámetros básicos que componen la ecología trófica se cuentan el tipo de presa y los mecanismos para conseguirla. Estos son de primordial importancia para un organismo por ser la fuente energética (beneficio) de la que dependen supervivencia, crecimiento y reproducción de los individuos. La búsqueda, captura, manejo, ingesta y asimilación de las presas, son por otro lado componentes que presentan un coste para los depredadores en términos de energía. Igualmente, estas actividades aumentan el riesgo a ser atacado por otros animales o por la misma presa, y pueden limitar alguna de las otras actividades que el animal desarrolla comúnmente.

Los ofidios son un modelo para el estudio de la ecología trófica. Su condición de organismos ectotermos, la falta de extremidades, cuerpo alargado, así como las limitaciones y modificaciones morfológicas de la cabeza y maxilares que les obligan a consumir presas enteras, hacen de los ofidios un grupo interesante para el estudio de éste aspecto de la historia natural de los organismos. Sin embargo, los hábitos alimentarios en ofidios permanecen aún poco explorados, y las serpientes de cascabel mexicanas no son una excepción a esa ausencia de información. México posee 34 de las 37 especies del género *Crotalus*, y la información básica sobre historia natural, ecología, taxonomía y

distribución para algunas especies, en especial para las endémicas, es inexistente; los estudios que analizan hábitos alimenticios de serpientes de cascabel mexicanas incluyen tan solo a 17 de las 34 especies que se encuentran en el país. México es un país que actualmente tiene grandes extensiones de tierra modificadas para la agricultura, lo que ha obligado a las serpientes y a otros animales a ocupar pequeños parches de pastizal, matorral o bosque, cada vez más dispersos y pequeños. Esto provoca que los ofidios tengan una distribución muy fragmentada, lo que incrementa aún más su vulnerabilidad a la extinción.

La importancia de la ecología de la alimentación como fuerza motriz de la vida de un organismo, la falta de estudios sobre historia natural y especialmente sobre dieta alimentaria en serpientes de cascabel mexicanas, así como la explosión demográfica humana, con la consecuente pérdida de hábitats en el país, hicieron que se enfocara ésta tesis doctoral al estudio de la ecología trófica en serpientes de cascabel en México. Concretamente sobre serpientes endémicas de la zona central del país, en el Estado de México, por ser una de las zonas más explotadas y en creciente aumento demográfico humano del territorio nacional, pero que aún cuenta con buenas poblaciones de siete especies de serpientes de cascabel.

El objetivo general de éste trabajo es aumentar el conocimiento que se tiene sobre la ecología de la alimentación en serpientes de cascabel de México mediante un robusto análisis de la dieta de tres especies, dos de ellas endémicas y que habitan el centro del país, *Crotalus aquilus* y *Crotalus polystictus*, y otra, *Crotalus willardi*, que habita el norte del país, en los estados de Chihuahua y Sonora. El conocimiento de la ecología trófica de

estos tres crótalos es cuasi inexistente, con la excepción de estudios en las poblaciones de *C. willardi* de los Estados Unidos de América (US).

Todo el estudio se basa inicialmente en el trabajo de campo desarrollado durante los años 2003 a 2010. El trabajo de campo consistió en la búsqueda activa de serpientes en las zonas de estudio seleccionadas. En Sierra San Luís, se buscaban ejemplares de *Crotalus willardi* durante ocho horas diarias, cuatro por la mañana y cuatro por la tarde. En el Estado de México, el trabajo de campo era matinal y duraba entre dos y cuatro horas diarias. Cuando se encontraba una serpiente, se registraba la posición de captura para su posterior liberación. En el laboratorio, todas las serpientes fueron anestesiadas, sexadas, pesadas y medidas. Cada serpiente fue marcada permanentemente con una capsula inyectada subcutáneamente (*Passive Integrated Transponder*). Cada animal fue palpado para determinar, en el caso de hembras, su gravidez, y en ambos sexos, la presencia de bolos de alimento. En los casos de gravidez o presencia de alimento en el tracto digestivo, los ejemplares fueron mantenidos en cautividad en espera del depósito de heces y/o el momento del parto para registrar el comportamiento caníbal de las madres. Las muestras fecales fueron preservadas en etanol al 96% para la posterior identificación de los restos encontrados.

En el primer capítulo dedicado a resultados (Capítulo IV), observamos en el caso de *C. willardi* que los adultos son generalistas, a diferencia de otras serpientes de cascabel similares en tamaño y con las que es sintópica, como *Crotalus lepidus*. No mostró diferencias en el consumo de presas entre sexos y se registró cambio ontogenético en el tamaño de presas siguiendo un patrón de tipo “ontogenetic telescope”, donde las

serpientes adultas consumen presas de mayor tamaño que los juveniles, pero continúan haciendo uso de presas pequeñas, como lagartijas y ciempiés. La comparación de dietas entre poblaciones mexicanas y de US mostró que las primeras consumen más aves. Esta variabilidad en la dieta debería explicarse por la disponibilidad de presas dentro de cada población. La plasticidad en el consumo de diversos tipos de presas sugiere que *C. willardi* no debiera ser muy vulnerable a cambios en la disponibilidad de presas.

En el Capítulo V se estudió la dieta de *C. polystictus* y se detectó que, a diferencia de otras serpientes de cascabel con similar talla que consumen presas ectotermas cuando son juveniles y endotermas cuando son adultos, ésta especie principalmente se alimenta de mamíferos pequeños durante todo su ciclo de vida. Un resultado sorprendente para un vipérido y aún más para una serpiente de cascabel, animales que se han considerado comúnmente cazadores al acecho, es que *C. polystictus* hace uso de la estrategia de búsqueda activa de presas en los túneles usados por roedores; ocasionalmente también utiliza el acecho como método para apresar. Se observó que *C. polystictus* presentaba cambio ontogenético en el tamaño de presa, relacionado con las limitaciones debidas a la capacidad de las serpientes para tragar presas enteras; conforme aumentaba el tamaño de las serpientes aumentaba el consumo de presas de mayor tamaño y decrecía el consumo de presas pequeñas. Se observó que *C. polystictus* presentaba variación en la dieta entre diferentes localidades de estudio, y también diferencias entre años. La variación interanual en la dieta, algo poco explorado en la literatura debido a la dificultad de obtener tamaños de muestra adecuados, se debe a los cambios interanuales en la disponibilidad de presas.

En el Capítulo VI se estudió la dieta de *C. aquilus* y se detectó que los juveniles de ésta especie consumían tanto mamíferos pequeños como lagartijas. Se observó cambio ontogenético en el tamaño de presa, con un aumento del tamaño de las presas conforme aumentaba el tamaño de las serpientes; este proceso está relacionado con las limitaciones debidas a la capacidad de las serpientes para tragar presas enteras. *Crotalus aquilus* hace uso de la estrategia de forrajeo al acecho, aunque ocasionalmente también utiliza búsqueda activa de presas. Presenta una tasa de ofidiofagia muy elevada en relación a lo publicado para otras serpientes de cascabel. Se observó dimorfismo sexual en la longitud del cuerpo, aunque la dieta no reflejó diferencias relacionadas con el sexo.

En el Capítulo VII se estudió el dimorfismo sexual en el tamaño y la forma del cuerpo en *C. polystictus* y su relación con la ecología trófica. En un estudio de ecología de la alimentación, el dimorfismo sexual puede ser indicador de un diferente uso y reparto de recursos según sexos, y podría también reflejar diferencias en el uso de nicho espacial entre los dos sexos de una especie. Las serpientes son depredadores limitados por la forma alargada del cuerpo y el tamaño de la cabeza, características que sirven como perfectos indicadores del tamaño y forma de presa que las serpientes pueden consumir. En éste estudio se registró dimorfismo sexual en el tamaño corporal (longitud hocico-cloaca), y en el tamaño y forma de la cabeza. Tanto machos como hembras adultos se alimentaban predominantemente de ratones, aunque los machos hacían mayor uso de otros mamíferos de mayor tamaño, como conejos o ardillas. Estas diferencias en la dieta se corresponden con el dimorfismo en la cabeza y tamaño corporal de la especie, mostrando una evidente divergencia intersexual en el nicho trófico en esta población. Las diferencias sexuales observadas tanto de dieta como del tamaño y forma de la cabeza, están relacionadas con diferentes presiones de selección en cada sexo derivadas de

diferencias morfológicas preexistentes y no por un cambio de esos caracteres para reducir la competencia intersexual en los recursos tróficos.

En el Capítulo VIII se estudió el canibalismo en *C. polystictus*. Dentro de la ecología de la alimentación en serpientes, hay varios comportamientos que aun siendo poco frecuentes, son de elevado interés, como el consumo de carroña, la ofidiofagia y el canibalismo. Recientemente se han realizado algunos estudios sobre el canibalismo materno. Las hembras de vertebrados en general y de ofidios en particular frecuentemente ingieren óvulos, huevos no fecundados o que no terminaron de desarrollarse, o neonatos que nacen muertos. Hay dos hipótesis que han sido propuestas para explicar éste particular comportamiento en hembras postparto: (1) como una forma de cuidado parental, y (2) para reciclar la energía gastada en el evento reproductivo y facilitar la recuperación materna. En este capítulo se presenta la primera descripción cuantitativa de canibalismo materno de hembras postparto en serpientes de cascabel. El estudio mostró que el consumo de elementos no viables (óvulos no fértiles y animales que no llegaron a completar el desarrollo) tras el parto otorgaba beneficios energéticos a las hembras postparto. Dichos beneficios eran mayores cuando una larga proporción de las crías eran no viables, mientras que la presión caníbal fue mayor cuando los partos se producían hacia el final de la temporada reproductora, ya que cuando más tarde la hembra tenía el parto, menor era el tiempo que tendría de alimentarse y prepararse para el siguiente evento reproductivo. Los resultados apoyan la hipótesis basada en la recuperación materna sobre la hipótesis de cuidado parental.

En el capítulo IX se presentan la Discusión General y las Conclusiones, resumiendo el conjunto de los cinco capítulos de resultados y discutiendo las diferencias en la dieta de los tres crótalos comparado con dietas previamente descritas para serpientes de cascabel. También se analizan los comportamientos alimenticios singulares, como el canibalismo materno no descrito en serpientes de cascabel, así como la importancia de la morfología en el estudio de la variación ontogénica y de las diferencias sexuales en la dieta de los ofidios. Conocer la dieta de las especies es la base para entender la ecología de la alimentación. Saber si se presentan variaciones sexuales, ontogenéticas, geográficas o anuales, pueden resultar de mucha ayuda para elaborar medidas de conservación y protección a este grupo de ofidios, especialmente en zonas del centro de México, que albergan elevada endemidad, y que están sujetas a un drástico crecimiento demográfico humano y una acelerada transformación del hábitat, dando como resultado hábitats fragmentados.

ABSTRACT

Trophic ecology is defined as the study of the alimentary relationships between organisms and the ecosystem. Understanding mechanisms and operations that permit the acquisition of energy, such as the balance between costs and benefits of feeding is fundamental in understanding population demography. Among the aspects that dictate the basic parameters that comprise trophic ecology are the type of prey and the means of securing prey. These are of primordial importance to an organism as they are the source of energy necessary to survive, grow and reproduce. The search, capture, handling, ingestion and digestion of prey, on the other hand, are components of the cost to predators of energy acquisition. Equally, these activities increase the risk of being attacked by other animals or by the prey animals, and may limit a predator's other activities.

Snakes serve as a model organism in the study of trophic ecology. As elongate ectothermic organisms lacking appendages and featuring morphological modifications to the head and jaws that limit them to consuming entire prey, snakes are an interesting group for the study of this aspect of organismal natural history. Nevertheless, the feeding habits of snakes remain little explored and Mexican rattlesnakes are no exception to this paucity of information. Mexico is home to 34 of the 37 species of the genus *Crotalus*, and basic information about the natural history, ecology, taxonomy and distribution is nonexistent for many of these species, especially those endemic to Mexico. Studies examining the feeding habits of Mexican rattlesnake exist for just 17 of the 34 species found in the country. Mexico currently has large tracts of land that have been modified for agriculture, forcing snakes and other animals to occupy small, scattered patches of

grassland, scrubland and forest. As a result, Mexican snakes have very fragmented distributions, further increasing their vulnerability to extinction.

The importance of feeding ecology as a driving force in the life of an organism, the lack of studies on the natural history and especially on the diets of Mexican rattlesnakes as well as the human population explosion, and the consequent loss of habitat in Mexico suggested the focus of this thesis on the study of feeding ecology of rattlesnakes in Mexico. More specifically, the thesis focuses on those snakes endemic to the central part of the country, in the state of Mexico. This area of the country is experiencing some of the greatest human population growth and attendant habitat alteration of anywhere in Mexico, but still supports populations of seven different species of rattlesnakes.

The overall objective of this work is to increase our understanding of the feeding ecology of rattlesnakes in Mexico through a robust analysis of the diet of three species, two, *Crotalus aquilus* and *Crotalus polystictus*, endemic to central Mexico, and another, *Crotalus willardi*, which inhabits northern Mexico, in the states of Chihuahua and Sonora. Knowledge of the trophic ecology of these three rattlesnakes is nearly nonexistent, with the exception of studies of populations of *C. willardi* occurring in the United States of America (US).

This study was based on fieldwork undertaken during the years 2003-2010. Field work consisted of active searching for snakes in the selected study areas. In the Sierra San Luis, *C. willardi* were sought for eight hours a day, four hours in the mornings and four during afternoons. In the state of Mexico, fieldwork was conducted during the

morning, and lasted between two and four hours per day. When a snake was found, the capture location was recorded for subsequent release. In the laboratory, all snakes were anesthetized, sexed, weighed and measured. Each snake was permanently marked with a subcutaneously injected PIT tag (Passive Integrated Transponder). Each animal was palpated to determine, in the case of females, if they were pregnant, and for both sexes, if food boli were present. Gravid snakes, and snakes containing prey remnants in the digestive tract, were kept in captivity until they deposited feces or gave birth to record possible cannibalistic behavior by mother snakes. Fecal samples were preserved in 96% ethanol for later identification of prey remains.

In the first chapter presenting study results (Chapter IV), we observed that adult *C. willardi* are generalist predators, unlike another similar-sized, syntopic rattlesnake, *C. lepidus*. They showed no difference in prey consumption between sexes, but did exhibit ontogenetic change in the size of prey consumed. The pattern of diet ontogeny observed corresponded to the pattern described as an "ontogenetic telescope", where adult snakes consume larger prey than juvenile snakes, but also continue to use small prey species such as lizards and centipedes. In comparison to the diet of US populations, Mexican populations consumed more birds. This variability in the diet may be explained by the availability of different prey species to each population. Plasticity in the consumption of different types of prey suggests that *C. willardi* should be less vulnerable to changes in prey availability.

In Chapter V, the diet of *C. polystictus* was evaluated, finding that, unlike other similar-sized rattlesnakes that consume ectothermic prey when they are young and endothermic prey as adults. Instead, this species feeds chiefly on small mammals

throughout their life cycle. A surprising result for a viperid, and even more so for a rattlesnake, a group that is commonly considered to be ambush predators was that *C. polystictus* also uses active foraging, seeking prey in rodent burrows. Ambush foraging was also used as a method of capture. It was also observed that *C. polystictus* shows an ontogenetic change in prey size, related to the gape-size limitation of snakes to swallow whole prey items. Larger snakes consumed increasingly larger prey and decreased consumption of smaller prey. Dietary variation was observed between study sites and between years in *C. polystictus*. Annual variation in diet, which has been underexplored in the literature due to the difficulty of obtaining adequate sample sizes, may be due to changes in prey availability between years.

In Chapter VI, the diet of *C. aquilus* was analyzed, and it was found that juveniles of this species primarily consumed both small mammals and lizards. Ontogenetic change was observed in the size of prey, with prey size increasing with increasing snake. This shift is related to the gape-size limitation of snakes, which are obligate consumers of whole prey. *Crotalus aquilus* uses ambush foraging strategy, but also occasionally also uses actively foraging to encounter prey. This species also exhibited a very high rate of ophiophagy compared to other rattlesnakes. Sexual size dimorphism in body length was observed in this species, but commensurate differences in diet between males and females were not observed.

In Chapter VII, sexual dimorphism in the size and shape of the body of *C. polystictus* and its relation to trophic ecology was studied. In a study of feeding ecology, sexual dimorphism can indicate differential use of resources by the sexes, and may reflect differences in niche space between the two sexes. As predators, snakes are limited by

their elongated body shape and head size, characteristics that serve as perfect indicators of the size and shape of prey that snakes can consume. In this study sexual dimorphism was recorded in body size (snout-vent length), and in head size and shape. Both male and female snakes predominantly fed on mice, although males made more use of larger mammals such as rabbits and squirrels. This dietary difference corresponds to the dimorphism in head and body size, showing a clear intersexual divergence trophic niche among snakes in this population. Sex differences, both in diet as well as in head size and shape, may have responded to different selective pressures affecting each sex based on pre-existing morphological differences rather than having evolved principally to reduce intersexual competition for food resources.

Chapter VIII presents the results of an evaluation of cannibalism in *C. polystictus*. Within the feeding ecology of snakes, there are several behaviors that although rare, are of particular interest, such as the consumption of carrion, ophiophagy and cannibalism. In recent years, there have been several studies of maternal cannibalism in snakes. Female vertebrates in general, and particularly female snakes, frequently eat ova, unfertilized eggs and undeveloped or stillborn progeny. Two hypotheses have been proposed to explain this particular behavior in postparturient females: (1) as a form of parental care, and (2) to recycle energy expended in the reproductive event to promote maternal recovery. This chapter presents the first quantitative description of maternal cannibalism in postparturient female rattlesnakes. The study showed that the consumption of non-viable offspring (infertile ova and stillborn neonates) after giving birth affords energetic benefits to postparturient females. These benefits were greatest when a large proportion of pups were not viable, while pressures to cannibalize nonviable offspring were greatest when birth occurred toward the end of the breeding season; females giving

birth late have less time to forage following parturition in preparation for the upcoming reproductive events. The results support the hypothesis that maternal cannibalism aids in the recovery of postparturient females.

Chapter IX presents a general discussion and conclusions, summarizing the five chapters of research results and discussing the differences in diet between the three rattlesnakes studied in the context of previously published dietary information on rattlesnakes. Additionally, unique feeding behaviors such as maternal cannibalism, not previously described in rattlesnakes, is discussed. Finally, the importance of morphology in the study of ontogenetic variation and sexual differences in snake diet is discussed. Understanding the diet of a species is the basis for understanding the feeding ecology. A complete understanding of the feeding ecology of an animal, including estimates of sexual, ontogenetic, geographic and annual variation, can be helpful in developing conservation strategies to protect them. In central Mexico, a center of vertebrate endemism, which is subject to a drastic human population growth and accelerated habitat transformation, resulting in fragmented habitats, this understanding is crucial to planning conservation strategies for the numerous rattlesnake species in the region.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Importancia de los estudios sobre ecología trófica

Las cuatro características más interesantes en la historia natural de un animal son el lugar que habita, su ciclo de actividad, cómo se reproduce y qué come. Los animales difieren mucho en éstos cuatro aspectos vitales, lo que ofrece a sus estudiosos muchas posibilidades de análisis. La habilidad para obtener alimento es de primordial importancia para los organismos, por ser la fuente energética que está directamente relacionada con la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los individuos (Schuett *et al.*, 2011; Webber *et al.*, 2012; Filippakopoulou *et al.*, 2014). En la reproducción por ejemplo, que demanda mucha energía, existen dos estrategias extremas en el uso de los recursos dedicados a la reproducción: los organismos conocidos como reproductores de ingreso constante (income breeding) principalmente presente en endotermos, y donde los organismos emplean recursos externos al mismo tiempo que se desarrolla el evento reproductivo; y los reproductores capitalistas (capital breeding), presente principalmente en los ectotermos, y en la que se invierten en la reproducción recursos propios del animal previamente almacenados en tejidos especializados del cuerpo cuando los recursos son abundantes (Drent & Daans, 1980). Los animales que utilizan la estrategia “capital breeding” ajustan sus eventos reproductivos (especialmente la frecuencia) dependiendo de la disponibilidad de alimento (Madsen & Shine, 1999; Santos *et al.*, 2005; Shine, 2005; Schuett *et al.*, 2011), mostrando así que el evento reproductivo, base del ciclo de vida de los animales, depende en gran medida de lo que un animal come.

La meta principal de una teoría de estrategias alimenticias es intentar describir el complejo de características morfológicas y de comportamiento que le permiten a un animal la mayor obtención de energía a través de la alimentación en un ambiente

particular. Para ello se estudia la ocurrencia de eventos alimenticios, se calculan los posibles costes-beneficios de la actividad, y las implicaciones que pueden tener en la composición de la comunidad (Schoener, 1971, Weatherhead & Madsen, 2009). La búsqueda, captura, manejo, ingesta y asimilación de las presas, son componentes que presentan un coste a los depredadores en términos de energía. También aumenta el riesgo a ser atacado por otros animales o por la misma presa, y puede limitar alguna de las otras actividades que el animal desarrolla comúnmente (relaciones sociales, reproducción, desplazamiento, etc.). A pesar de lo anterior, normalmente los beneficios nutricionales superan esos costes (Stearns, 1992; Shine, 2005; Aubret *et al.*, 2007; Brischoux *et al.*, 2010).

La dieta de un depredador puede analizarse en el contexto evolutivo que interprete la microevolución de las preferencias alimentarias y su determinación genética (Arnold, 1981). Particularmente la dieta en serpientes puede ser el resultado de una integración de la determinación genética, las limitantes fisiológicas y morfológicas, y sus interacciones con el ambiente (Arnold, 1981, 2001; Holding *et al.*, 2015). Ejemplos de esta determinación son las diferencias intraespecíficas de la dieta atribuibles a cambios ontogénicos (Arnold, 2001), limitaciones del tamaño corporal que determinan el tamaño máximo de las presas ingeridas (Shine, 1991b) y posibles diferencias de morfología y ecología en las especies entre los sexos (Shine, 1991a, 2001). La determinación de la dieta por el ambiente puede explorarse con los patrones de variación espacial (Wasko, 2009) y temporal (anual y estacional; Kephart & Arnold, 1982; King, 1993), que pueden interpretarse como variaciones temporales o geográficas en las presiones de selección de las serpientes.

Resolver la dinámica de la alimentación también es relevante más allá de la escala de especie, ya que las fuerzas ejercidas de arriba hacia abajo por los depredadores pueden tener efectos detectables en toda la comunidad a través de múltiples niveles tróficos (ver citas en Wasko, 2009).

Serpientes como modelo de estudio en ecología

Las investigaciones basadas en serpientes han ido en aumento por ser consideradas como un organismo modelo para estudios ecológicos (Beaupre & Duvall, 1998; Shine & Bonnet, 2000; Bonnet *et al.*, 2002; Schuett *et al.*, 2011). Los ofidios presentan una gran diversidad en estrategias vitales en relación a sus tasas de crecimiento, estructura de la población, grado y dirección de dimorfismo sexual, tamaño corporal, hábitos alimenticios y ecología de la reproducción. Dicha diversidad en las estrategias vitales resulta ideal para correlacionar con la variabilidad medioambiental y así estudiar la respuesta biológica de las especies objeto de estudio (Bonnet *et al.*, 2003, Mushinsky, 2001; Parker & Plummer, 2001; Shine, 2005; Santos *et al.*, 2005; Moreno-Rueda *et al.*, 2009; Schuett *et al.*, 2011).

La principal complicación que se presenta para investigar la ecología trófica de las serpientes es que son discretas y difíciles de observar mientras se alimentan en vida libre; por tanto, a menudo una aparente baja densidad en algunas especies complica la obtención de muestras suficientes que puedan proveer información que abarque todo el espectro de variabilidad de su dieta. La información disponible sobre éste tema en muchas especies de ofidios es nula o anecdótica (Mushinsky, 2001; Campbell & Lamar, 2004;

Hamilton *et al.*, 2012). Sin embargo, avances logísticos, por ejemplo radiotransmisores cada vez más pequeños para telemetría (Weatherhead & Blouin-Demers, 2004; Wasko, 2009; Wittenberg, 2012), el uso de técnicas moleculares (Sheppard & Harwood, 2005), el empleo de isótopos estables (véanse citas en Dorcas & Wilson, 2009; Martínez, 2010; 2014), así como la utilización de cámaras de video (Clark, 2006), han permitido el mejor estudio de éstos animales en diversos tópicos, incluido el tráfico.

Bonnet *et al.*, (2002) mencionan que aunque existen estudios de marcaje-captura-recaptura en ofidios, aún hay muchas regiones, generalmente en áreas tropicales, en los que éste tipo de estudios es inexistente, y resaltan la urgencia de nuevos estudios en ofidios. Además cabe resaltar la urgencia de plantearse estudios a largo plazo en poblaciones naturales de ofidios, ya que algunas características como la reproducción, dieta, tasas de crecimiento, estimación de edad o disminución poblacional, solo puede detectarse y ser más exactas cuando están basadas en un período largo de tiempo (Blem, 1982; Seigel & Fitch, 1985; Gibbons *et al.*, 2000; Schuett *et al.*, 2011; Prival & Schroff, 2012).

El estudio de la ecología trófica en ofidios

La dieta de un depredador y en particular de los ofidios puede ser el resultado de las limitaciones genéticas, fisiológicas, morfológicas, y su interacción con el ambiente (Arnold, 1981). Ejemplos de estas limitaciones son las diferencias intraespecíficas de la dieta atribuidas a cambios ontogénicos, tamaño corporal que determinan el tamaño

máximo de las presas ingeridas, y posibles diferencias de morfología y ecología entre los sexos. El conjunto de éstas particularidades realzan el interés en el grupo para realizar estudios sobre ecología trófica (Seigel, 2001; Mushinsky, 2001).

Las técnicas que se usan para conocer la dieta de ofidios incluyen: a) observaciones directas (Klauber, 1997; Fitch, 2001; Mociño-Deloya & Setser, 2007; Loughran *et al.*, 2013), b) captura de animales con reciente ingesta para hacerlos regurgitar (Fitch, 2001; Parker & Anderson, 2007; Ávila-Villegas *et al.*, 2007; Reguera *et al.*, 2011), c) análisis de muestras fecales buscando restos de huesos, pelos, escamas u otros restos (Holycross *et al.*, 2002a, 2002b; Mociño-Deloya *et al.*, 2008, 2014), d) análisis del tubo digestivo de ejemplares preservados depositados en colecciones científicas (Taylor, 2001; Clark, 2002; Rodríguez-Robles, 2002; Pleguezuelos *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2007; Glaudas *et al.*, 2008; Hamilton *et al.*, 2012), e) análisis de animales recientemente atropellados en carreteras (Reynolds & Scott, 1982; Gardner & Mendelson, 2003; Dugan & Hayes, 2012); f) el uso de telemetría (Wittenberg, 2012), y el más invasivo, g) matar a los animales para buscar presas en el tracto digestivo (Keenlyne, 1972; Glaudas *et al.*, 2008).

Tipos de forrajeo.— En animales, los patrones de actividad y alimentación determinan importantes características de las estrategias vitales de las especies, entre ellas, la cantidad de energía adquirida (Stearns, 1992), y las tasas de sobrevivencia (Webb *et al.*, 2003; Aubret *et al.*, 2007). Schoener (1971) ha descrito dos estrategias de caza para animales depredadores que perfectamente pueden aplicarse a los ofidios:

Forrajeo activo: los animales buscan presas de manera activa en un área extensa. Entre los ofidios, es una estrategia típica en Colúbridos y Elápidos.

Caza al acecho: los animales esperan en posición de caza hasta que una presa pasa y la atrapan. Es típico de serpientes con cuerpos grandes y fuertes como pitones y boas, y en aquellos ofidios provistos de elaborados mecanismos de envenenamiento, como los vipéridos.

La estrategia de forrajeo activo normalmente resulta en elevadas tasas de adquisición de alimento respecto a la estrategia de caza al acecho (Schoener, 1971), pero implica un mayor gasto de energía y aumenta el riesgo de mortalidad (Greene, 1997). Las serpientes presentan notable simplicidad morfológica que facilita analizar cambios estructurales (Shine & Bonnet 2000), se alimentan casi exclusivamente de organismos vivos (Mushinsky, 2001), y exhiben tácticas fijas de forrajeo (Huey & Pianka, 1981). Por ello, los ofidios son un buen modelo para investigar la influencia del tipo de forrajeo sobre otros aspectos de su ecología.

Conocer si una especie es generalista o especialista en su dieta puede ayudar mucho en el momento de intentar realizar planes de manejo para su conservación. Se ha observado que una especie con una dieta especialista es más vulnerable a la modificación antropogénica de hábitats, y por tanto a la extinción, que una especie generalista (Webb & Shine, 1998; Webb *et al.*, 2002; Farrell *et al.*, 2008). El conocimiento de los componentes de la dieta de las especies amenazadas es vital para ayudar en los esfuerzos de

conservación (Holycross *et al.*, 2002b, Holycross & Douglas, 2007; Weatherhead & Madsen, 2009; Wittenberg, 2012).

Adaptaciones morfológicas para atrapar presas.— La dieta de muchas serpientes puede depender de factores intrínsecos a los animales, especialmente características morfológicas como el tamaño corporal (La Duc, 2003), el ancho y forma de la cabeza (Pearson *et al.*, 2002; Rodríguez-Robles, 2002; Vincent *et al.*, 2004; Vincent & Herrel, 2007), la dentición (Cundall, 2001; Pleguezuelos *et al.*, 2007), y el dimorfismo sexual (Greene, 1997; Shine, 1997; Camilleri & Shine, 1990; Santos *et al.*, 2000).

En general, la movilidad que presentan las mandíbulas y los huesos del cráneo de los ofidios, les permite consumir presas grandes en relación a su diámetro corporal, que cubren las necesidades alimenticias sin cazar animales pequeños en repetidos eventos (Greene, 1997; Cundall, 2001). También hay adaptaciones en la dentición que permiten que algunas especies se especialicen en el tipo de presa que consumen (Cundall, 2001; Pleguezuelos, *et al.*, 2007), por ejemplo, serpientes del género *Regina* que presentan los dientes maxilares con punta redondeada que les permiten comer crustáceos (acociles) (ver citas en Mushinsky, 2001), o adaptaciones en el esófago que les permite comer huevos y regurgitar el cascarón como en *Dasypeltis* (Mushinsky, 2001).

En ofidios, además de las modificaciones óseas en el cráneo, existen glándulas especializadas que producen veneno. El contenido de las glándulas es inyectado a otros animales durante la mordedura a través de los colmillos. El veneno está compuesto por

toxinas biológicas que tienen efectos dañinos en otros organismos. Los diferentes venenos varían en su composición química y efectos, pudiendo clasificarse como neurotóxicos (típico de elápidos) y hemotóxicos (típico de vipéridos) (Greene, 1997). Entre las toxinas presentes en el veneno, las hemorrágicas son las que destruyen el recubrimiento del sistema sanguíneo, mientras que las neurotóxicas paralizan el sistema nervioso. En los vipéridos, la aparición del veneno se interpreta como adaptación para capturar presas grandes y poderlas digerir sin previa masticación, así como para incrementar la tasa de descomposición de la presa y prevenir la putrefacción dentro del tubo digestivo. Así, el veneno no solo les da una ventaja para inmovilizar, atrapar, y matar a sus presas, sino que también soluciona el problema de movilidad del depredador que implicaría tener un gran bolo alimenticio por mucho tiempo (Thomas & Pough, 1979; Greene, 1997; Mushinsky, 2001).

El veneno de los vipéridos incluye enzimas digestivas con componentes de alto peso molecular. Estas enzimas se dispersan lentamente después de la inyección del veneno, principalmente a través del sistema linfático (en mamíferos presa). La composición del veneno y toxicidad varía entre especies, poblaciones de una misma especie, individuos de la misma camada y a través del ciclo de vida de un individuo (Mackessy *et al.*, 2003; Gibbs *et al.*, 2011). La evolución de las glándulas de veneno y estructuras asociadas (p. e. los dientes), parece estar relacionada con un incremento de la eficiencia para capturar presas en serpientes (Cundall, 2001). Los animales que optan por comer grandes presas evitan riesgos de depredación y el gasto energético que conlleva el buscar en diferentes eventos la cantidad necesaria de alimento (Greene, 1997, Campbell & Lamar, 2004; Loughran *et al.*, 2013). Aunque la demanda energética durante un año ha sido descrita para muy pocas especies (Greene, 1997), estudios sobre requerimientos

energéticos en *Crotalus atrox*, *C. molossus* y *C. tigris*, han mostrado que las serpientes de cascabel pueden satisfacer sus demandas energéticas consumiendo tan solo dos o tres grandes presas al año, con una presa equivalente al 93% de su masa corporal (Beck, 1995). Un organismo que necesita alimentarse pocas veces al año, como es el caso de muchos animales ectotermos, podría presentar ventajas, como la especialización en un único tipo de presa que pueda estar disponible solo ocasionalmente. Del mismo modo, esta especialización se puede dar en diferentes edades de un animal, otorgando diferencias de nicho entre ellas (Shine, 2005). En organismos endotermos, esa dependencia sería difícil de conseguir ya que necesitan comer frecuentemente.

Diferencias ontogénicas.— Las serpientes presentan gran variación en el tamaño corporal, hecho que les permite ingerir elementos tan pequeños como huevos de hormiga, hasta grandes presas como cerdos o antílopes de más de 50 kg de peso (Greene, 1997). En términos relativos, las serpientes consumen presas que representan desde menos del 1% de la masa de la serpiente (p. e. *Coluber constrictor* ingiriendo grillos), hasta el 156% de su masa (p. e. *Bothrops atrox* consumiendo una lagartija del género *Aspidoscelis*) (Greene, 1997). Esta plasticidad en el tamaño de presas consumidas ofrece a los investigadores un contexto ideal para realizar correlaciones con el tamaño corporal. Las serpientes están limitadas por su forma y longitud; especialmente el diámetro de una serpiente es un predictor fundamental del límite de tamaño máximo de presa que la serpiente puede consumir. Las serpientes presentan cambios ontogénicos en la dieta, cambiando su alimentación de pequeñas a mayores presas conforme aumenta la edad y el tamaño corporal (Mushinsky, 2001). El patrón más común es el cambio ontogénico de presas ectotermos a endotermos, y se ha registrado en boas, pitones, vipéridos, colúbridos y elápidos, entre otras familias (véanse citas en Rodríguez-Robles *et al.*, 1999). Algunas

especies, cuando adultas, excluyen a las presas pequeñas de sus dietas, prefiriendo presas más grandes y ricas en términos energéticos (Arnold, 2001; Hamilton *et al.*, 2012). Este cambio ontogénico en la dieta de los ofidios puede ser tan importante, que en ocasiones el solapamiento de nicho trófico de ejemplares pequeños de una especie es más elevado con ejemplares de otra especie, que con los conespecíficos, pero de diferente nivel ontogénico (Pleguezuelos & Moreno, 1990).

Diferencia entre sexos.— El dimorfismo sexual en la longitud del cuerpo y tamaño de la cabeza es común en serpientes (Shine, 1991, 1994; Cox *et al.*, 2007) y las especies que presentan marcadas diferencias sexuales en tamaño también registran diferencias en la dieta entre machos y hembras (Shine, 1991 a, 1991b, 1994; Cox *et al.*, 2007; Glaudas *et al.*, 2008). En cambio, en especies con mínima diferencia sexual en tamaño corporal no registran o registran muy poca diferencia en la dieta entre sexos (Holycross *et al.*, 2002a; Gardner & Mendelson, 2003). Shine (1991a, 1991b) consideró las diferencias en la dieta como una adaptación causada por las diferencias en el tamaño corporal relacionadas a su vez con la biología reproductiva. Pero el dimorfismo sexual en la forma o tamaño relativo de estructuras no directamente relacionados a los eventos reproductivos, son un reto para explicar diferencias en la dieta entre sexos (Mushinsky, 2001). Diferencias en la dieta entre sexos pueden deberse también al uso de diferentes nichos espaciales o a la realización de diferentes actividades. Por ejemplo, Macartney (1989) evidenció que las hembras preñadas de *Crotalus viridis* no se mueven mucho y no se alimentan en este periodo para reducir el riesgo de depredación y el gasto de energía, enfocando sus esfuerzos en asolearse para ayudar al desarrollo de los embriones (véase también otros ejemplos en Keenlyne, 1972; Lourdais *et al.*, 2002a; Shine, 2005; Brischoux, *et al.*, 2010; Webber *et al.*, 2012; Wittenberg, 2012). Recientemente Schuett *et al.*, (2013) observó

que hembras preñadas de *Crotalus atrox* continúan comiendo y cazando aún cuando la gestación es avanzada. Por tanto, estudiar las diferencias o similitudes de la dieta entre sexos es importante para entender la diversificación entre potenciales nichos, reparto de recursos y competencia intraespecífica entre machos y hembras.

Además de los factores intrínsecos de las especies mencionados anteriormente, existen factores extrínsecos, como la disponibilidad relativa de los diferentes tipos de presa en el espacio o en el tiempo, la competencia interespecífica (Luiselli, 2006; Luiselli *et al.*, 2005), los riesgos de depredación (Kerford *et al.*, 2008), y los costes energéticos (Sih, 1993). La dieta también presenta inercia filogenética (Greene, 1983; Vincent *et al.*, 2006). Todas estas características hacen fascinante el análisis de hábitos alimenticios en serpientes y un factor invaluable para entender el funcionamiento de las comunidades. A continuación revisamos algunos de estos factores extrínsecos a las especies, pero que condicionan su dieta.

Diferencias geográficas.— Diferencias en la dieta entre poblaciones a lo largo del rango de distribución de una especie pueden reflejar variaciones asociadas con otros aspectos de la autoecología de estas poblaciones y/o historia filogeográfica (Greene, 1997; Shine, 1997; Rodríguez-Robles *et al.*, 1999; Rodríguez-Robles, 2002; Holycross *et al.*, 2002a, 2002b, Mushinsky, 2001; Santos *et al.*, 2005). De igual manera, conociendo los hábitos alimenticios de especies simpátricas, se puede determinar la causa de diferencias interespecíficas en nichos tróficos (Reynolds & Scott, 1982; Rodríguez-Robles, 2002).

Algunas serpientes son depredadores especializados con poca variabilidad geográfica en sus dietas (Shine, 1984; Gardner & Mendelson, 2003), pero también existen especies con extensa distribución que se caracterizan por presentar variación geográfica en la dieta (Rodríguez-Robles *et al.*, 1999; Clark, 2002; Holycross & Mackessy, 2002; Glaudas *et al.*, 2008). La variación geográfica en la dieta está ligada a la variación en la disponibilidad de presas (Santos *et al.*, 2006, 2007). La diversidad de animales endotermos relativamente a la diversidad de animales ectotermos aumenta globalmente con la latitud, es decir, la disponibilidad de presas endotermas para los ofidios se incrementa hacia los polos (Simpson, 1964; Kiestler, 1971; Farrell *et al.*, 2008).

Diferencias estacionales y anuales.— Información detallada sobre la frecuencia y magnitud de variación intrapoblacional en características de las estrategias vitales es útil para determinar si la variación observada es originada por fuentes cercanas o evolutivas (Seigel & Fitch, 1985). Por ejemplo, elevada variación en características reproductivas como el tamaño de camada o frecuencia reproductiva podrían estar relacionadas con variación intra-anual en la disponibilidad de recursos o condiciones ambientales, lo que sugeriría un origen a esa variación debido a una fuente cercana (Seigel & Fitch, 1985; Martin & Means, 2000; Holycross & Mackessy, 2002; Lourdais *et al.*, 2002; Taylor & DeNardo, 2008; Farrell *et al.*, 2008). Por ejemplo, para *Thamnophis elegans* y *Tamnophis sirtalis* se ha asociado la variación microgeográfica de la dieta con la variación local de las presas, y la fluctuación anual de la dieta con la disponibilidad anual de sus principales presas (Kephart & Arnold, 1982). Así mismo en pitones en Australia se ha registrado elevada variación temporal en la disponibilidad de recursos originada por el efecto meteorológico “El Niño” (Madsen & Shine, 1999). Entre otras causas que pueden provocar la variación estacional, se encuentra que las serpientes son más activas durante

los meses calurosos y lluviosos (Strüssmann & Sazima, 1993; Sant'anna & Abe, 2007), y esto puede ocasionar que sea más frecuente encontrar animales con presa durante esa estación o en años con mayor precipitación (Schuett *et al.*, 2011). Así mismo, Francini *et al.* (1993) observaron en *Crotalus durissus terrificus* que el promedio de tiempo de una presa en el tracto digestivo era de 25 días cuando la temperatura era aproximadamente de 25°C, y solo de 16 días cuando la temperatura alcanzaba los 30°C. La digestión es más rápida en la temporada de calor, y podría dar como resultando frecuencias altas de serpientes colectadas sin presa en dicha estación. Otro aspecto de variación estacional es la pérdida de habilidad de locomoción en hembras preñadas que se detecta en algunas especies (e.g. *Thamnophis marcianus*; Seigel & Ford, 2001). Además las bajas tasas de alimentación de hembras en la época de lluvias puede atribuirse a que las hembras preñadas en esa estación del año están ya muy cerca de parir. Gregory & Stewart (1975) atribuyen esa disminución alimenticia al límite de espacio en la cavidad corporal, ocupado por la camada. La baja actividad alimenticia de las hembras preñadas también puede atribuirse a una reducción de la habilidad para capturar presas (Seigel & Ford, 2001) ó a que pasan más tiempo asoleándose que cazando o buscando presas (véase también otros ejemplos en Keenlyne, 1972; Marques, 1996; Lourdais, 2002a; Shine, 2005; Brischoux, *et al.*, 2010; Webber *et al.*, 2012; Wittenberg, 2012). Aunque recientemente Schuett *et al.*, (2013) observó en *Crotalus atrox* que las hembras preñadas siguen alimentándose e incluso cazando.

Conservación de ofidios

En general los reptiles se enfrentan a diversos problemas de conservación; por ejemplo, están sufriendo un fuerte declive poblacional en los últimos años que los hace sujetos de interés para su estudio (Gibbons *et al.*, 2000; Christoffel & Lepczyk, 2012; Böhm *et al.*, 2013). Recientemente Böhm *et al.*, (2013) resaltaron que la combinación de características como distribución localizada y requerimientos específicos de nicho ecológico, hacen a éste grupo animal aún más susceptibles a la destrucción y modificación del hábitat. De igual manera el crecimiento de la mancha urbana, la contaminación ambiental y el cambio climático, son algunas de las causas que influyen a esa disminución y en algunos casos a la extinción de muchas especies animales, entre ellas las serpientes (Dodd, 2001; Mullin & Seigel, 2009; Wittenberg 2012; Böhm *et al.*, 2013). Las serpientes siempre han atraído a los humanos tanto por el injustificado temor que durante la historia han inspirado y que ha ocasionado la matanza de muchas especies de serpientes (Figura 1 y 2), como por el interés que despiertan a los investigadores como modelo de estudio (Dodd, 2001; Campbell & Lamar, 2004). Sin embargo la falta de información básica de las características sobre estrategias vitales de muchas especies de serpientes, los desacuerdos en cuanto a la taxonomía, y las discrepancias entre las metas que sobre conservación se presentan entre gobiernos, comunidades e investigadores muchas veces entorpecen los esfuerzos de conservación (Dodd, 2001).



Figura 1. Lagartijas de la especie *Barisia imbricata* muertas en el sitio de estudio en el municipio de Atlacomulco, Estado de México. La foto ilustra la persecución que en general sufren los reptiles en el sitio de estudio. Foto tomada por Estrella Mociño-Deloya (EMD) en 2004.



Figura 2. Mural en Palacio Nacional en Tlaxcala, donde se pueden observar serpientes de cascabel muertas colgadas en los magueyes (*Agave sp.*); ésta práctica de los grupos indígenas de matar y colgar las serpientes aún se conserva en México. Obsérvese que se está realizando la curación de una mordedura de serpiente, Foto tomada por EMD en 2007.

La importancia de estudiar serpientes de cascabel mexicanas

La capacidad de respuesta de los animales a las perturbaciones del hábitat producidas por el hombre depende en gran medida de sus estrategias vitales (Segura *et al.*, 2007; Wittenberg, 2012), entre ellas su ecología trófica. Por este motivo creemos urgente realizar estudios sobre historia natural en especies poco conocidas y/o endémicas de áreas reducidas para aumentar nuestro conocimiento sobre su autoecología y plantear las mejores estrategias para su manejo y conservación. Las estrategias tróficas de serpientes han captado la atención de muchos herpetólogos. Son muchos los artículos sobre este tema que apoyan la hipótesis de que la alimentación y las relaciones depredador-presa son las principales fuerzas evolutivas y ecológicas en la ontogenia y filogenia de serpientes (Mushinsky, 2001).

A pesar de que México solo ocupa 1,972, 547 km², comprendiendo tan sólo alrededor del 1,6% de la superficie continental del planeta, mantiene alrededor del 11% de todas las especies. Ocupa el segundo lugar a escala global en riqueza de reptiles y anfibios, el tercero en mamíferos y el onceavo en aves (véanse citas en Ceballos *et al.*, 2006). Además de su gran riqueza de especies, México se distingue por el porcentaje de especies endémicas, es decir, exclusivas del país; ocupa el tercer lugar en vertebrados endémicos, después de Indonesia y Australia (Ceballos *et al.*, 2006).

Por tanto, la fauna de reptiles en México es una de las más diversas del mundo y además tiene un alto grado de endemismo. Flores-Villela & Vázquez-García (2014)

estimaron que, hasta octubre de 2013, en México existían 864 especies de reptiles, descritas en 159 géneros y 40 familias que representan el 8,7% de los reptiles del mundo. La riqueza de especies de México sólo es superada actualmente por Australia, que cuenta con 986 especies de reptiles (Uetz, 2013). De las 864 especies de reptiles en México, 417 son lagartijas, 393 serpientes, 48 tortugas, 3 anfisbénidos y 3 cocodrilos. Así mismo 493 taxones son endémicos para el país (Flores-Villela & Vázquez-García, 2014). La familia de lagartijas con mayor riqueza de especies es Phrynosomatidae (15,9% del total de especies en México) y para las serpientes Colubridae (15,3%); los géneros más diversos son *Sceloporus* (10,5%), *Aspidoscelis* (5,5%), *Anolis* (4,7%) y *Crotalus* (3,7%) (Flores-Villela & Vázquez-García 2014).

México posee 34 de las 37 especies de serpientes del género *Crotalus* descritas en la actualidad (Beaman & Hayes, 2008; Bryson *et al.*, 2014), 19 de ellas endémicas (Tabla 1). Además, México está considerado el centro de dispersión de las serpientes de cascabel (*Crotalus* y *Sistrurus*) (Armstrong & Murphy, 1979; Campbell & Lamar, 2004). Campbell & Lamar (2004) y otros autores apoyan la hipótesis de que la radiación de serpientes de cascabel pudo ocurrir en regiones montañosas de México, y que el ancestro común de estas serpientes pudo ser una especie montana. Y aunque recientemente Setser *et al.* (2011) explican que no hay evidencia para aceptar dicha hipótesis, lo que es cierto es que el conocimiento de las relaciones entre las serpientes de cascabel permanece incompleto, y se necesitan más estudios (Campbell & Lamar 2004; Castoe & Parkinson, 2006; Bryson *et al.*, 2014).

Tabla 1. Especies del género *Crotalus* *.

Especie	Endemismo México.	para	Esquema de categorización de riesgo SEMARNAT ¹ (2010)	IUCN ² (2015)
<i>C. adamanteus</i>	No presente en México	---	---	LC
<i>C. aquilis</i>	Endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. atrox</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. basiliscus</i>	Endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. campbelli</i>	Endémica	NI	NI	---
<i>C. catalinensis</i>	Endémica	A	A	CR
<i>C. cerastes</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. cerberus</i>	No presente en México	---	---	---
<i>C. culminatus</i>	Endémica	NI	NI	---
<i>C. durissus</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. enyo</i>	Endémica	A	A	LC
<i>C. ericsmithi</i>	Endémica	NI	NI	---
<i>C. horridus</i>	No presente en México	---	---	LC
<i>C. intermedius</i>	Endémica	A	A	LC
<i>C. lannomi</i>	Endémica	A	A	LC
<i>C. lepidus</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. mitchellii</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. molossus</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. oreganus</i>	No endémica	NI	NI	LC
<i>C. polystictus</i>	Endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. pricei</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. pusilus</i>	Endémica	A	A	EN
<i>C. ravus</i>	Endémica	A	A	LC
<i>C. ruber</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. scutulatus</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. simus</i>	No endémica	NI	NI	LC
<i>C. stejnegeri</i>	Endémica	A	A	VU
<i>C. stephensi</i>	Endémica	NI	NI	---
<i>C. tancitarensis</i>	Endémica	NI	NI	DD
<i>C. tigris</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. tlaloci</i>	Endémica	NI	NI	---
<i>C. totonacus</i>	Endémica	NI	NI	---
<i>C. transversus</i>	Endémica	P	P	LC
<i>C. tzabcan</i>	No endémica	NI	NI	LC
<i>C. triseriatus</i>	Endémica	NI	NI	LC
<i>C. viridis</i>	No endémica	Pr	Pr	LC
<i>C. willardi</i>	No endémica	Pr	Pr	LC

*Fuentes: Beaman & Hayes, 2008 y Bryson *et al.*, 2014.¹ P, en peligro de extinción; A, amenazada; Pr, sujeta a protección especial, no incluida en la norma NI.

² CR, En Peligro Crítico de Extinción; EN, En Peligro de Extinción; VU, Vulnerable a la Extinción; LC, Preocupación Menor; DD, Datos Deficientes.

La elevada diversidad específica puede deberse al hecho que México ofrece hábitats muy variados, desde ambientes xéricos a mésicos, que van desde el nivel del mar hasta elevaciones por encima de los 5700 m. También hay poblaciones localizadas en islas. Se estima que la diversidad más alta de este género está en el norte del país, en las cadenas montañosas de la sierra Madre Occidental y en el Altiplano Mexicano (Campbell & Lamar, 2004). Los miembros de este género ocupan varios tipos de vegetación, principalmente los bosques de pino-encino y encino, el matorral xerófilo y el bosque mesófilo de montaña. Además, estas especies pueden encontrarse desde el nivel del mar hasta más de 4000 m (Campbell & Lamar, 1989, 2004). Pese a esta gran diversidad y endemidad, la gran mayoría de crotálicos del territorio nacional han sido muy poco estudiados. Sin embargo, la integridad y la diversidad biológica de muchos ecosistemas están experimentando una rápida transformación bajo la influencia de una amplia gama de perturbaciones humanas y naturales. Actividades humanas como la agricultura y el desarrollo urbano están cambiando profundamente paisajes enteros debido a las actuales prioridades económicas del país (por ejemplo, expansión de instalaciones industriales y explotación de petróleo en zonas vírgenes). Además, se constata un aumento acelerado de la población regional, una interpretación y aplicación inadecuadas de las leyes de propiedad de la tierra, y falta de derechos que ayuden a aplicar la gestión sostenible de los recursos naturales, especialmente cuando el objetivo es el de promover al mismo tiempo la conservación y el desarrollo (Corbera *et al.*, 2007; McAfee & Shapiro, 2010; Calderon-Aguilera *et al.*, 2012; Ponce-Reyes *et al.*, 2012).

Hemos ya mencionado en el apartado anterior las principales características intrínsecas como extrínsecas que hacen a las serpientes invaluable en estudios de ecología trófica. Los crotálicos aparte de esas características que comparte con el resto de

serpientes, presenta ventajas como las mencionadas por Beaupre & Duvall (1998) que hacen considerarlas como organismos modelo para estudios de ecofisiología, estrategias vitales y ecología del comportamiento. Entre esas características esos autores destacan:

a) bajas tasas de flujo de energía y gasto energético; sugieren que las tasas metabólicas de las serpientes de cascabel son entre la mitad y una quinta parte menores al promedio de las tasas metabólicas en otras serpientes. Esas bajas tasas metabólicas sugerirían una baja actividad para regular el sistema digestivo, como adaptación para reducir la demanda alimenticia en un organismo que acecha presas y no come frecuentemente, como el caso de este grupo de serpientes.

b) alto grado de variación que las serpientes de cascabel registran en características de sus estrategias vitales, como tasas de crecimiento, tamaño corporal, tamaño de camada, frecuencia reproductiva, y madurez sexual.

c) difieren fuertemente en el tiempo y en los patrones que emplean los animales para adquirir, almacenar y repartir la energía. Esas características pueden tener sus bases en diferenciación genética o en la influencia ambiental sobre la fisiología o el comportamiento de los animales, o en una combinación de ambas.

Por último, Beaupre & Duval (1998) resaltan los patrones de movimiento y sociabilidad que presentan los crotálicos: a) Diferencias estacionales y geográficas en el hábitat dentro de una misma especie, b) competencia intraespecífica, c) depredación y ecología sensitiva para localizar presas y detectar imágenes tridimensionales por medio del calor, y d) desarrollado sentido olfativo para seguir estímulos químicos como rastros

de presas envenenadas entre otras características, que las destacan como organismos modelo en estudios de ecología.

Bibliografía

- Armstrong, B.L. & Murphy J.B.** (1979). The natural history of Mexican rattlesnakes. Special Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas, No 5. 88 Pp.
- Arnold, S.J.** (1981). “The Microevolution of Feeding Behavior” *In*: Kamil, A. y T. Sargent (eds.). Foraging Behavior: Ecological, Ethological and Psychological Approaches. Garland Press, Nueva York.
- Arnold, S.J.** (2001). Foraging theory and prey size – predator size relations in snakes. *In* R.A. Seigel & J.T. Collins (eds), *In Snakes: Ecology and Behavior*. Pp 87-115. The Blackburn Press., Caldwell, New Jersey. Reprint of first edition 1993.
- Aubret, F., Bonnet X. & Bradshaw D.** (2007). Food versus risk: foraging decision in young Tiger snakes, *Notechis scutatus*. *Amphibia-Reptilia* 28:304-308.
- Ávila-Villegas, H., Martins M. & Arnaud G.** (2007). Feeding ecology of the endemic rattleless rattlesnake, *Crotalus catalinensis*, of Santa Catalina Island, Gulf of California, México. *Copeia* (2007):80-84.

Beaupre, S.J. & Duvall D. (1998). Integrative biology of rattlesnakes. *BioSciences* 48(7):531-538.

Beaman, K.R. & Hayes W.K. (2008). Rattlesnakes: Research trends and Annotated checklist. Pp. 5-16. *In*: W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell & S.P. Bush (eds.). *The Biology of Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.

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

Blem, C.R. (1982). Biennial reproduction in snake: an alternative hypothesis. *Copeia* (4):961-963.

Böhm, M., Collen, B., Baillie, J.E.M., Bowles, P., Chanson, J., Cox, N., Hammerson, G., Hoffmann, M., Livingstone, S.R., Ram, M., Rhodin, A.G.J., Stuart, S.N., van Dijk, P.P., Young, B., Afuang, L.E., Aghasyan, A., Aguayo, A.G., Aguilar, C., Ajtic, R., Akarsu, F., Alencar, L.R.V., Allison, A., Ananjeva, N., Anderson, S., Andren, C., Ariano-Sanchez, D., Arredondo, J.C., Auliya, M., Austin, C.C., Avci, A., Baker, P.J., Barreto-Lima, A.F., Barrio-Amoros, C.L., Basu, D., Bates, M.F., Batistella, A., Bauer, A., Bennett, D., Böhme, W., Broadley, D., Brown, R., Burgess, J., Captain, A., Carreira, S., Castaneda, M.R., Castro, F., Catenazzi, A., Cedeno-Vazquez, J.R., Chapple, D., Cheylan, M., Cisneros-Heredia, D.F., Cogalniceanu, D.,

Cogger, H., Corti, C., Costa, G.C., Couper, P.J., Courtney, T., Crnobrnja-Isailovic, J., Crochet, P.-A., Crother, B., Cruz, F., Daltry, J., Daniels, R.J.R., Das, I., de Silva, A., Diesmos, A.C., Dirksen, L., Doan, T.M., Dodd, K., Doody, J.S., Dorcas, M.E., Duarte de Barros Filho, J., Egan, V.T., El Mouden, E.H., Embert, D., Espinoza, R.E., Fallabrino, A., Feng, X., Feng, Z.-J., Fitzgerald, L., Flores-Villela, O., Franca, F.G.R., Frost, D., Gadsden, H., Gamble, T., Ganesh, S.R., Garcia, M.A., Garcia-Perez, J.E., Gatus, J., Gaulke, M., Geniez, P., Georges, A., Gerlach, J., Goldberg, S., Gonzalez, J.-C.T., Gower, D.J., Grant, T., Greenbaum, E., Grieco, C., Guo, P., Hamilton, A.M., Hare, K., Hedges, S.B., Heideman, N., Hilton-Taylor, C., Hitchmough, R., Hollingsworth, B., Hutchinson, M., Ineich, I., Iverson, J., Jaksic, F.M., Jenkins, R., Joger, U., Jose, R., Kaska, Y., Kaya, U., Keogh, J.S., Köhler, G., Kuchling, G., Kumlutas, Y., Kwet, A., La Marca, E., Lamar, W., Lane, A., Lardner, B., Latta, C., Latta, G., Lau, M., Lavin, P., Lawson, D., LeBreton, M., Lehr, E., Limpus, D., Lipczynski, N., Lobo, A.S., Lopez-Luna, M.A., Luiselli, L., Lukoschek, V., Lundberg, M., Lymberakis, P., Macey, R., Magnusson, W.E., Mahler, D.L., Malhotra, A., Mariaux, J., Maritz, B., Marques, O.A.V., Marquez, R., Martins, M., Masterson, G., Mateo, J.A., Mathew, R., Mathews, N., Mayer, G., McCranie, J.R., Measey, G.J., Mendoza-Quijano, F., Menegon, M., Metrailler, S., Milton, D.A., Montgomery, C., Morato, S.A.A., Mott, T., Munoz-Alonso, A., Murphy, J., Nguyen, T.Q., Nilson, G., Nogueira, C., Núñez, H., Orlov, N., Ota, H., Ottenwalder, J., Papenfuss, T., Pasachnik, S., Passos, P., Pauwels, O.S.G., Pérez-Buitrago, N., Pérez-Mellado, V., Pianka, E.R., Pleguezuelos, J., Pollock, C., Ponce-Campos, P., Powell, R., Pupin, F., Quintero Díaz, G.E.,

Radder, R., Ramer, J., A.R., R., Rasmussen, A.R., Raxworthy, C., Reynolds, R., Richman, N., Rico, E.L., Riservato, E., Rivas, G., Rocha, P.L.B., Rödel, M.-O., Rodríguez Schettino, L., Roosenburg, Ross, J.P., W.M., Sadek, R., Sanders, K., Santos-Barrera, G., Schleich, H.H., Schmidt, B.R., Schmitz, A., Sharifi, M., Shea, G., Shi, H., Shine, R., Sindaco, R., Slimani, T., Somaweera, R., Spawls, S., Stafford, P., Stuebing, R., Sweet, S., Sy, E., Temple, H., Tognelli, M.F., Tolley, K., Tolson, P.J., Tuniyev, B., Tuniyev, S., Üzümlü, N., van Buurt, G., Van Sluys, M., Velasco, A., Vences, M., Veselý, M., Vinke, S., Vinke, T., Vogel, G., Vogrin, M., Vogt, R.C., Wearn, O.R., Werner, Y.L., Whiting, M.J., Wiewandt, T., Wilkinson, J., Wilson, B., Wren, S., Zamin, T., Zhou, K. & Zug, G. (2013) The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation*, 157: 372–385.

Bonnet, X., Shine R., Lourdais O. & Naulleau G. (2003). Measures of reproductive allometry are sensitive to sampling bias. *Functional Ecology* 17: 39–49.

Bonnet, X., Pearson D., Ladyman M., Lourdais O. & Bradshaw D. (2002). 'Heaven' for serpents? A mark-recapture study of tiger snakes (*Notechis scutatus*) on Carnac Island, Western Australia. *Austral Ecology* 27:442-450.

- Brischoux, F., Bonnet X. & Shine R.** (2010). Conflicts between feeding and reproduction in amphibious snakes (sea kraits, *Laticauda spp.*). *Austral Ecology*. 1-7 pp.
- Bryson, R.W., Linkem C.W., Dorcas M.E., Lathrop A., Jones J.M., Alvarado-Díaz J., Grunwald C.I. & Murphy R.W.** (2014). Multilocus species delimitation in the *Crotalus triseriatus* species group (Serpentes: Viperidae: Crotalinae), with the discription of two new species. *Zootaxa* 3826(3):475-496.
- Calderon-Aguilera, L.E., Rivera-Monroy V.H., Porter-Bolland L., Martínez-Yrizar A., Ladah L.B., Martínez-Ramos M., Alcocer J., Santiago-Pérez A.L., Hernandez-Arana H.A., Reyes-Gómez V.M., Pérez-Salicrup D.R., Díaz-Núñez V., Sosa-Ramírez J., Herrera-Silveira J. & Búrquez A.** (2012). An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: current trends and research gaps. *Biodiversity and Conservation* 21:589–617.
- Camilleri, C & Shine R.** (1990). Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between males and females snakes. *Copeia* 1990 (3): 649-658.
- Campbell, J.A. & Lamar W.W.** (1989). *The venomous reptiles of Latin America*. Comstock/ Cornell University Press, Ithaca, New York.

Campbell, J.A. & Lamar W.W. (2004). The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere. Cornell University Press, Ithaca, New York.

Castoe, T.A. & Parkinson C.L. (2006). Bayesian mixed models and the phylogeny of pitviper (Viperidae:Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39, 91-110.

Ceballos, G., Salazar Cerda I., List Sánchez R., Pacheco Rodríguez J. & Santos Barrera G. (2006). Vertebrados terrestres. Pp. 24-33 H. *En* Cotler Ávalos, M. Mazari Hiriart & J. de Anda Sánchez. Atlas de la Cuenca Lerma-Chiapas construyendo una visión conjunta. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT) México.

Christoffel, R.A. & Lepczyk C.A. (2012). Representation of herpetofauna in wildlife research journals. *Journal of Wildlife Management* 76:661–669.

Clark, R.W. (2002). Diet of the Timber Rattlesnake, *Crotalus horridus*. *Journal of Herpetology* 36(3):494-499.

Clark, R.W. (2006). Fixed videography to study predation behavior of an ambush foraging snake, *Crotalus horridus*. *Copeia* (2006):181-187.

Corbera, E., K. Brown, & Adger W.N. (2007) The equity and legitimacy of markets for ecosystem services. *Development and Change* 38(4):587–613.

Cox, R.M., Butler M.A. & John-Alder H.B. (2007). Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. *In* D.J. Fairbairn, W.U. Blanckenhorn & T. Székely (eds). *The evolution of sexual size dimorphism in reptiles*. Oxford: Oxford University Press, 38–49.

Cundall, D. (2001). Functional Morphology. *In* R.A. Seigel, J.T. Collins, & S.S. Novak (eds), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Pp. 106-142. The Blackburn Press., Caldwell, New Jersey. Reprint of first edition 1987.

Dodd, C.K., Jr. (2001). Status, conservation, and management. *In* R.A. Seigel, J.T. Collins, & S.S. Novak (eds), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Pp. 478-513. The Blackburn Press., Caldwell, New Jersey. Reprint of first edition 1987.

Dorcas, M.E. & Wilson J.D. (2009). Innovative methods for studies of snake ecology and conservation. *In*: S.J. Mullin & R.A Seigel. (eds), *Snakes Ecology & Conservation*, pp 5-37. Cornell University Press New York.

- Drent, R.H. & S. Daan.** (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68:225-252.
- Dugan, E.A. & Hayes W.K.** (2012). Diet and feeding ecology of the red diamond rattlesnake, *Crotalus ruber* (Serpentes:Viperidae). *Herpetologica* 68(2):203-217.
- Farrell, T.M., Pilgrim M.A. & May P.G.** (2008). Annual variation in neonate recruitment in a Florida population of the pigmy rattlesnake, *Sistrurus miliaris*. Pp. 257-264 *In* W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell & S.P. Bush (eds.), *The Biology of Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.
- Filippakopoulou, A., Santos X., Feriche M., Pleguezuelos J.M. & Llorente G.A.** (2014). Effect of prey availability on growth-rate trajectories of an aquatic predator, The viperine snake *Natrix maura*. *Basic and Applied Herpetology* 28(2014):35-50.
- Fitch, H.S.** (2001). Collecting and life-history techniques. *In* R.A. Seigel, J.T. Collins & S. S. Novak (eds), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Pp. 143-164. The Blackburn Press., Caldwell, New Jersey. Reprint of first edition 1987.
- Flores-Villela, O. & García-Vázquez U.O.** (2014). Biodiversidad de Reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:467-475.

- Francini, F., Grisolia C.S., Stanchi N.O. & Peluso F.O.** (1993). Influencia de la temperatura sobre la digestión en *Crotalus durissus terrificus* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). *Memorias del Instituto Butantan* 55(1):11–17.
- Gardner, S.A. & Mendelson, J.R. III.** (2003). Diet of the leaf-Nosed Snakes, *Phyllorhynchus* (Squamata: Colubridae): squamata-egg specialists. *Southwestern Naturalist* 48:550-556.
- Gibbons, J.W., Scott D.E., Ryan T.J., Buhlmann K.A., Tuberville T.D., Metts B.S., Greene J.L., Milss T., Leiden Y., Poppy S. & Winne C.T.** (2000). The global decline of reptiles, *déjà vu* amphibians. *BioSciences*. 50(8):653-666.
- Gibbs, H.L., Sanz L., Chiucchi J.E. Farrel T.M. & Calvete J.J.** (2011). Proteomic analysis of ontogenetic and diet-related changes in venom composition of juvenile and adult dusky pigmy rattlesnakes (*Sistrurus miliarius barbouri*). *Journal of Proteomics* 74:2169-2179.
- Glaudas, X., Jezkova T., & Rodríguez-Robles J.A.** (2008). Feeding ecology of the Great Basin Rattlesnake (*Crotalus lutosus*, Viperidae). *Canadian Journal of Zoology*. 86:723-734.

Greene, H.W. (1983). Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *American Zoologist* 23: 431–441.

Greene, H.W. (1997). Snakes: the evolution of mystery in nature. University of California Press, Berkeley. 351 pp.

Gregory, P.T. & Stewart K.W. (1975). Long-distance dispersal and feeding strategy of red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*) in the Interlake of Manitoba. *Canadian Journal of Zoology* 53:238–245.

Holding, M.L., Kern E.H., Denton R.D. & Gibbs H.L. (2015). Fixed prey cue preferences among Dusky pigmy rattlesnakes (*Sistrurus miliarius barbouri*) raised on different long-term diets. *Evolutionary Ecology*. DOI 10.1007/s10682-015-9787-2

Hamilton, B.T., Hart R. & Sites J.W. (2012). Feeding Ecology of the Milksnake (*Lampropeltis triangulum*, Colubridae) in the Western United States. *Journal of Herpetology*, 46(4):515-522. 2012.

Holycross, A.T. & Mackessy S.P. (2002). Variation in the diet of *Sistrurus catenatus* (Massasauga), with emphasis on *Sistrurus catenatus edwardsii* (Desert Massasauga). *Journal of Herpetology* 36:454-464.

Holycross, A.T. & M.E. Douglas. (2007). Geographic isolation, genetic divergence, and ecological non-exchangeability define ESUs in a threatened sky-island rattlesnake. *Biological Conservation* 134:142-154.

Holycross, A.T., Painter C.W., Prival D.B., Swann D.E., Schroff M.J., Edwards T. & Schwalbe C.R. (2002a). Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (Banded Rock Rattlesnake). *Journal of Herpetology* 36(4): 589-597.

Holycross, A.T., Painter C.W., Barker D.G. & Douglas M.E. (2002b). Foraging ecology of the threatened New Mexico ridge-nosed rattlesnake, *Crotalus willardi obscurus*. 243-251 pp. *In* Schuett, G. W., M. Hoggren, M. Douglas & H. W. Greene (eds.). *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah.

Huey, R.B. & Pianka E.R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62(4):991-999.

Keenlyne, K.D. (1972). Sexual differences in feeding habits of *Crotalus horridus horridus*. *Journal of Herpetology* 6:234–237.

Kephart, D.G. & Arnold S.J. (1982). “Garter Snake Diets in a Fluctuating Environment: A Seven-Year Study”, *Ecology*. 63 (5): 1232-1236.

Kerford, M.R., Wirsing A.J., Heithaus M.R. & Dill L.M. (2008). Danger on the rise: diurnal tidal state mediates an exchange of food for safety by the bar-bellied sea snake *Hydrophis elegans*. *Marine Ecology-Progress Series* 358: 289-294.

Kiester, A.R. (1971). Species density of North American American amphibians and reptiles. *Systematic Zoology* 20:127–137.

King, R.B. (1993). “Microgeographic, Historical and Size-Related Variation in Water Snake Diet Composition”, *Journal of Herpetology* 27: 90-94.

Klauber, L.M. (1997). *Rattlesnakes: Their Habits, Life Histories, and Influence on Mankind*. Berkeley, California: University of California Press. Reprint of editions 1956 & 1972.

La Duc, T.J. (2003). Allometry and size evolution in the rattlesnake, with emphasis on predatory strike performance. Unpublished D. Phil. Thesis, The University of Texas.

Loughran, C.L., Nowak E.M., Schofer J., Sullivan K.O. & Sullivan B.K. (2013). Lagomorphs as prey of Western Diamond-backed rattlesnakes (*Crotalus atrox*) in Arizona. *The Southwestern Naturalist* 58(4):502-505.

- Lourdais, O., Bonnet X., Shine R., DeNardo D., Naulleau G. & Guillon M.** (2002). Capital-breeding and reproductive effort in a variable environment: a longitudinal study of a viviparous snake. *Journal of Animal Ecology* 71:470-479.
- Lourdais, O., Bonnet X. & Doughty P.** (2002a). Cost of Anorexia during Pregnancy in a viviparous snake (*Vipera aspis*). *Journal of Experimental Zoology* 292:487-493.
- Luiselli, L.** (2006). Broad geographic, taxonomic and ecological patterns of interpopulation variation in the dietary habits of snakes. *Web Ecology* 6: 2–16.
- Luiselli, L., Filippi E. & Capula M.** (2005). Geographic variation in diet composition of the grass snake (*Natrix natrix*) along the mainland and an island of Italy: the effects of habitat type and interference with potential competitors. *The Herpetological Journal* 15(4): 221-230.
- Macartney, J.M.** (1989). Diet of the northern Pacific rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*, in British Columbia. *Herpetologica* 45(3):299-304.
- Mackessy, S.P., Williams K. & Ashton G.G.** (2003). Ontogenetic variation in venom composition and diet of *Crotalus oreganus concolor*: A case of venom paedomorphosis? *Copeia* 4:769-782.

Madsen, T. & Shine R. (1999). The adjustment of reproductive threshold to prey abundance in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology* 68:571-580.

Marques, O.A.V. (1996). Reproduction, seasonal activity and growth of the coral snake, *Micrurus corallinus* (Elapidae), in southeastern Atlantic forest in Brazil. *Amphibian Reptilia* 17:277-285.

Martin, W.H. & Means D.B. (2000). Distribution and habitat relationships of the eastern diamondback rattlesnake (*Crotalus adamanteus*). *Herpetological Natural History* 7:9-34.

Martinez, M.G. (2010). Feeding history of *Crotalus durissus terrificus* snakes by the analysis of carbon-13 ($\delta^{13}C$) isotope from the rattle. *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases* 16(1):186-187.

Martinez, M.G., Ducatti C., Silva E.T., Sant'Anna S.E., Pereira Sartori M.M. & Barraviera B. (2014). Does the rattle of *Crotalus durissus terrificus* reveal its dietary history? *Journal of Venomous Animals and Toxins Including Tropical Diseases* 2014 20:53.

- McAfee, K. & Shapiro E.N.** (2010). Payments for ecosystem services in México: nature, neoliberalism, social movements, and the state. *Annals of the Association of American Geographers* 100(3):579–599.
- Mociño-Deloya, E. & Setser K.** (2007). *CROTALUS WILLARDI* (Ridge-nosed rattlesnake) DIET. *Herpetological Review* 38(2):206.
- Mociño-Deloya, E., Setser K., Peurach S.C. & Meik J.M.** (2008). *Crotalus aquilus* in the Mexican state of México consumes a diverse summer diet. *The Herpetological Bulletin*. 105:10-12.
- Moreno-Rueda, G., Pleguezuelos J.M. & Alaminos E.** (2009). Climate warming and activity period extension in the Mediterranean snake *Malpolon monspessulanus*. *Climatic Change* 92:235-242.
- Mullin, J. & Seigel R.** (2009). *Snakes: Ecology and Conservation*. Cornell University Press 365 pp.
- Mushinsky, H.R.** (2001). Foraging ecology. *In* R.A. Seigel, J.T. Collins, & S.S. Novak (eds), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Pp. 302-334. The Blackburn Press., Caldwell, New Jersey. Reprint of first edition 1987.

Parker, J.M. & Anderson S.H. (2007). Ecology and behavior of the Midget Faded Rattlesnake (*Crotalus oreganus concolor*) in Wyoming. *Journal of Herpetology* 41(1):41-51.

Parker, W.S. & Plummer M.V. (2001). Population Ecology, *In*: Seigel R.A., Collins J.T. and Novak S.S. (eds). *Snakes, ecology and evolutionary biology*. Caldwell, NJ: The Blackburn press. Pp 253–301. Reprint of first edition 1987.

Pearson, D., Shine R. & How R. (2002). Sex-specific niche partitioning and sexual size dimorphism in Australian pythons (*Morelia spilota imbricata*). *Biological Journal of the Linnean Society* **77**: 113–125.

Pleguezuelos, J.M. & Moreno M. (1990). Alimentación de *Coluber hippocrepis* en el SE de la península Ibérica. *Amphibia-Reptilia* 11:325-337.

Pleguezuelos, J.M., Fernández-Cardenete J.R., Honrubia S., Feriche M. & C.Villafranca. (2007). Correlates between morphology, diet and foraging mode in the Ladder Snake *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822). *Contributions to Zoology* 76(3):179-186.

Ponce-Reyes, R., Reynoso-Rosales V.H., Watson J.E.M., VanDerWal J., Fuller R.A.,

Pressey R.L. & Possingham H.P. (2012). Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature Climate Change*, 2, 448–452.

Prival, D.B. & Schroff M.J. (2012). A 13-year study of a northern population of Twin-spotted rattlesnake (*Crotalus pricei*): growth, reproduction, survival, and conservation. *Herpetological Monographs*, 26:1-18.

Reguera, S., Santos X., Feriche M., Mociño-Deloya E., Setser K. & J.M.

Pleguezuelos. (2011). Diet and energetic constraints of an earthworm specialist, the Mesa Central Blotched Garter Snake (*Thamnophis scaliger*). *Canadian Journal of Zoology* 89: 1178-1187.

Reynolds, R.P. & Scott N.J. Jr. (1982). Use of mammalian resource by a Chihuahuan snake community. Pp. 99-118 in N.J. Scott Jr. (ed.). *Herpetological communities: a symposium of the Society for the study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologists' League*, August 1977. US. Fish and Wildlife Service, Wildlife Research Report No. 13.

Rodríguez-Robles, J.A. (2002). Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 77:165-183.

- Rodríguez-Robles, J.A., Bell C.J. & Greene H.W.** (1999). Gape size and evolution of diet in snakes: feeding ecology of erycine boas. *Journal of Zoology* 248:49-58.
- Santos, X., Gonzalez-Solis J. & Llorente G.A.** (2000). Variation in the diet of the viperine snake *Natrix maura* in relation to prey availability. *ECOGRAPHY* 23: 185-192.
- Santos, X., Llorente G.A, Feriche M., Pleguezuelos J.M., Casals F., & de Sostoa A.** (2005). Food availability induces geographic variation in reproductive timing of an aquatic oviparous snake (*Natrix maura*). *Amphibia-Reptilia* 26: 183-191.
- Santos, X., Vilardebó E., Casals F., Llorente G.A., Vinales D. & de Sosota A.** (2006). Wide food availability favors intraspecific thropic segregation in predators: the case of a wáter snake in a Mediterranean river. *Animal Biology* 56:299-309.
- Santos, X., Llorente G., Pleguezuelos J.M., Brito J.C., Fahd S. & Parellada X.** (2007). Variation in the diet of the Lataste's viper *Vipera latastei* in the Iberian Peninsula: seasonal, sexual and size-related effects. *Animal Biology* 57(1):46-61.
- Sant'anna, S.S. & Abe A.S.** (2007). Diet of the rattlesnake *Crotalus durissus* in southeastern Brazil (Serpentes, Viperidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42:169–174.

Schoener, T.W. (1971). Theory of feeding strategies, Annual Review of Ecology and Systematics 11:369-404.

Schuett G.W., Repp R.A. & Hoss S.K. (2011). Frequency of reproduction in female western diamond-backed rattlesnakes from the Sonoran Desert of Arizona is variable in individuals: potential role of rainfall and prey densities. Journal of Zoology 284:105-113.

Schuett, G.W., Repp R.A., Amarello M. & Smith C.F. (2013). Unlike most vipers. Female rattlesnakes (*Crotalus atrox*) continue to hunt and feed throughout pregnancy. Journal of Zoology 289:101-110.

Segura, C., Feriche M., Pleguezuel J.M. & Santos X. (2007). Specialist and generalist species in hábitat use: Implications for conservation assessment in snakes. Journal of Natural History 41: 2765-2774.

Seigel, R.A. (2001). Summary: future research on snakes, or How to combat “lizard envy”. In R.A. Seigel & J.T. Collins (eds), *In Snakes: Ecology and Behavior*. Pp 395-402. The Blackburn Press., Caldwell, New Jersey. Reprint of first edition 1993.

Seigel, R.A. & Fitch H.S. (1985). Annual variation in reproduction in snakes in a fluctuating environment. *Journal of Animal Ecology* (54): 497-505.

Seigel, R.A. & Ford N.B. (2001). Reproductive ecology. *In* R.A. Seigel, J.T. Collins & S. S. Novak (eds), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, Pp. 210–252. The Blackburn Press., Caldwell, New Jersey. Reprint of first edition 1987.

Setser, K., Mociño-Deloya E. & Meik J.M. (2011). Rattle Button Loss in Juvenile Ridge-nosed Rattlesnakes (*Crotalus willardi*): A Novel Mechanism for Developmental Delay of the Rattle. *Journal of herpetology* 45(3):333-335.

Sheppard, S.K. & Harwood J.D. (2005). Advances in molecular ecology: Tracking trophic links through predator-prey food-webs. *Functional Ecology* 19:751-762.

Shine, R. (1984). Reproductive biology and food habits of the Australian elapid snakes of the genus *Cryptophis*. *Journal of herpetology* 18:33-39.

Shine, R. (1991a). Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *American Naturalist* 138:103-122.

Shine, R. (1991b). Why do larger snakes eat larger prey items? *Functional Ecology* 5:493-502.

Shine, R. (1994). Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994:326-346.

Shine, R. (1997). Habitats, diets, and sympatry in snakes: a study from Australia. *Canadian Journal of Zoology* 55:1118-1128.

Shine, R. (2001). "Sexual Dimorphism in Snakes". *In* R.A. Seigel & J.T. Collins (eds), *In Snakes: Ecology and Behavior*. Pp 49-86. The Blackburn Press., Caldwell, New Jersey. Reprint of first edition 1993.

Shine, R. (2005). Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:23-46.

Shine, R. & Bonnet X. (2000). Snakes: a new "model organism" in ecological research? *Tree* 15(6):221-222.

Sih, S. (1993). Effects of ecological interactions on forager diets: competition, predation risk, parasitism, and prey behavior. *In* R.H. Hughes (ed). *Diet Selection: An*

Interaction Approach to Foraging Behavior. Cambridge, Blackwell Scientific Publications, 182-211.

Simpson, G.G. (1964). Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13:57-73.

Stearns, S.C. (1992). *The evolution of natural histories*. Oxford:Oxford University Press. 264 Pp.

Strüssmann, C & Sazima I. (1993). The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, western Brazil: faunal composition and ecological summary. *Studies on Neotropical Fauna and Environments* 28:157–168.

Taylor, E.N. (2001). Diet of the Baja California rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae). *Copeia* (2001):553-555.

Taylor, E.N. & DeNardo D.F. (2008). Proximate determinants of sexual size dimorphism in the western diamondbacked rattlesnake (*Crotalus atrox*). Pp. 91-100 *In*: W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell, & S.P. Bush (eds.), *The Biology Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.

Thomas, R.G. & Pough F.H. (1979). The effect of rattlesnake venom on digestion of prey. *Toxicon* 17(3):221-228.

Uetz, P. (2013). The reptile data base. <http://www.reptile-database.org/>; última consulta: 01.X.2013.

Vincent, S.E. & Herrel A. (2007). Functional and ecological correlates of ecologically-based dimorphisms in squamate reptiles. *Integrative and Comparative Biology* 47: 172–188.

Vincent, S.E., Herrel A. & Irschick D.J. (2004). Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology* 264: 53–59.

Vincent, S.E., Dang P.D., Herrel A. & Kley N.J. (2006). Morphological integration and adaptation in the snake feeding system: a comparative phylogenetic study. *Journal of Evolutionary Biology*. 19 (5):1545-1554.

Wasko, D.K. (2009). Spatial and feeding ecology of the Fer-de-Lance (*Bothrops asper*) in Costa Rica. Open Access Dissertation, 206 Pp. University of Miami.

Weatherhead, P.J. & Blouin-Demers G. (2004). Long-term effects of radiotelemetry on Black Ratsnakes. *Wildlife Society. Bulletin* 32:900-906.

Weatherhead, P.J., & Madsen T. (2009). Linking behavioural ecology to conservation objectives. 149-171 pp. *In: Mullin S.J. & R.A. Seigel (eds). Snakes: Ecology and Conservation.* Cornell University.

Webb, J.K. & Shine R. (1998). Ecological characteristics of a threatened snake species, *Hoplocephalus bungaroides* (Serpentes, Elapidae). *Animal Conservation* 1:185-193.

Webb, J.K., Brook B.W. & Shine R. (2002). What makes a species vulnerable to extinction? Comparative life-history traits of two sympatric snakes. *Ecological Research* 17:59-67.

Webb, J.K., Brook B. & Shine R. (2003). Does foraging mode influence life history traits? A comparative study of growth, maturation and survival of two species of sympatric snakes from southeastern Australian *Ecology* 28:601-610.

Webber, M.M., Glaudas X. & Rodríguez-Robles J.A. (2012). Do sidewinder rattlesnakes (*Crotalus cerastes*, Viperidae) cease feeding during the breeding season? *Copeia*(1):100-105.

Wittenberg, R.D, (2012). Foraging ecology of the Timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in a fragmented agricultural landscape. *Herpetological Conservation and Biology* 7(3):449-461.

CAPÍTULO II

OBJETIVOS

Objetivos

Como se ha expuesto en la introducción, la alimentación y la relación depredador-presa se encuentran entre las principales fuerzas evolutivas en la filogenia y ontogénesis de las serpientes. Desafortunadamente, mucha de la literatura sobre dieta y hábitos alimenticios en serpientes son solo listas anecdóticas con datos imprecisos y no sustentados en un muestreo sistemático. Por esta falta de información, nuestro objetivo principal es incrementar el escaso conocimiento que se tiene sobre ecología trófica en serpientes de cascabel mexicanas, describiendo la dieta de tres serpientes de cascabel del centro y Norte de México.

En ocho años de estudios sobre serpientes endémicas del centro de México (2003-2010), hemos encontrado que las especies exhiben estrategias vitales diferentes a las de los vipéridos del norte de México y Estados Unidos (Setser et al., 2010). Se ha constatado madurez sexual a edades más tempranas y tasas reproductivas más elevadas (Setser *et al.*, 2010); esto demandaría abundancia de presas que aportaran a la especie los recursos necesarios para el gasto en eventos reproductivos anuales y periodos de actividad largos.

En este contexto, los objetivos que me he planteado para esta tesis son:

- 1) Documentar la dieta de las poblaciones mexicanas de *Crotalus willardi obscurus* y discutir características de la dieta de ésta especie a través de su rango de distribución,

mediante la comparación con las poblaciones de los Estados Unidos Americanos (US). En particular queremos reevaluar la actual hipótesis de Holycross *et al.*, (2002b) que plantea que poblaciones aisladas de *C. w. obscurus* exhiben diferentes estrategias alimenticias.

2) Determinar los hábitos y el grado de especialización alimentaria, así como cambios ontogenéticos, diferencias entre localidades de estudio y variación interanual en la dieta de *C. polystictus*.

3) Determinar los hábitos y el grado de especialización alimentaria, así como analizar diferencias sexuales, ontogenéticas, diferencias entre localidades de estudio y variación interanual en la dieta de *C. aquilus*.

4) Investigar el dimorfismo sexual del tamaño corporal, y en el tamaño y forma de la cabeza para analizar la posible relación entre dieta y morfología de la cabeza, y determinar si las diferencias en la dieta se relacionan con la evolución del dimorfismo de la cabeza. Estudiamos este tema en una población de *C. polystictus*.

5) Documentar la importancia y frecuencia del comportamiento caníbal entre hembras postparto de crótalos; estudiamos este aspecto en *C. polystictus*. Se examina si existe un coste-beneficio en éste comportamiento mediante la recuperación materna como posible conductor a la decisión de consumir elementos no viables de la camada.

Bibliografía

Holycross, A.T., Painter C.W., Barker D.G. & Douglas M.E. (2002b). Foraging ecology of the threatened New Mexico ridge-nosed rattlesnake, *Crotalus willardi obscurus*. 243-251 pp. *In* Schuett, G. W., M. Hoggren, M. Douglas & H. W. Greene (eds.). Biology of the Vipers. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah.

Setser. K., Mociño-Deloya E., Pleguezuelos J.M., Lazcano D. & Kardon A. (2010). Reproductive ecology of female Mexican lance-headed rattlesnakes. *Journal of Zoology* 281:175–182.

CAPÍTULO III

MATERIAL Y MÉTODOS GENERALES

Descripción de las especies de estudio

La superfamilia *Colubroidea* está formada por más de 2500 especies, es decir, la mayoría de serpientes, incluida la familia *Viperidae*; se trata de una de las radiaciones más notable y conocida de vertebrados terrestres. Las serpientes venenosas de la familia *Viperidae* incluyen alrededor de 260 especies y se ordenan en tres subfamilias: *Azemiopinae*, *Crotalinae* y *Viperinae* (Pyron *et al.*, 2013; Figura 3). La subfamilia *Crotalinae* (pitvípers o serpientes de foseta) es la más diversificada, con más de 190 especies (aproximadamente el 75% de los vipéridos), agrupadas en 24 géneros (Pyron *et al.*, 2013).

Los géneros *Crotalus* y *Sistrurus* han sido siempre tratados como un grupo monofilético y como el grupo hermano del clado que contiene al género *Agkistrodon* (cantiles, cabeza de cobre y mocasines), hipótesis respaldada por estudios moleculares como los realizados por Murphy *et al.* (2002), Castoe & Parkinson (2006) y Pyron *et al.* (2013) (Figura 3). Morfológicamente los géneros *Crotalus* y *Sistrurus* comparten una estructura al final de la cola conocida como cascabel (Figura 4), que no comparten con ninguna otra serpiente. El cascabel es una estructura compleja usada como mecanismo de defensa pasiva en adultos (Greene, 1997). La mayoría de estas serpientes adquieren un nuevo segmento en este cascabel cada vez que mudan, y el número de ecdisis varía y depende de diversos factores como la especie, edad, clima y cantidad de alimento ingerido. Por ejemplo, los jóvenes crecen a tasas más rápidas que los adultos, así que pueden mudar 4–5 veces al año, mientras los adultos solo lo hacen un par de veces al año (Figura 4 y 5) (Campbell & Lamar, 2004). Algunas especies y poblaciones que incluyen a *Crotalus atrox*, *C. catalinensis*, *C. molossus estebanensis*, *C. ruber loreoensis*, *C. ruber*

lucasensis, y *C. willardi*, tienden a perder el cascabel; hay varias hipótesis para explicar esa pérdida, como, 1) la consecuencia de ausencia de depredadores en poblaciones insulares, 2) adaptación para cazar aves en la vegetación, y 3) cambios al azar en los genes que controlan la formación del cascabel (véanse citas en Ávila-Villegas *et al.*, 2007; Setser *et al.*, 2011; Schuett *et al.*, 2012).

Las serpientes integrantes de los géneros *Crotalus* y *Sistrurus*, representan uno de los grupos más famosos en el continente Americano. Estos reptiles venenosos han influido en muchas sociedades desde hace varios siglos, dando testimonio de la imponente presencia que han tenido desde las culturas prehispánicas, las menciones y/o representaciones en cartas, códices, crónicas, esculturas, libros y murales. (Figura 2).

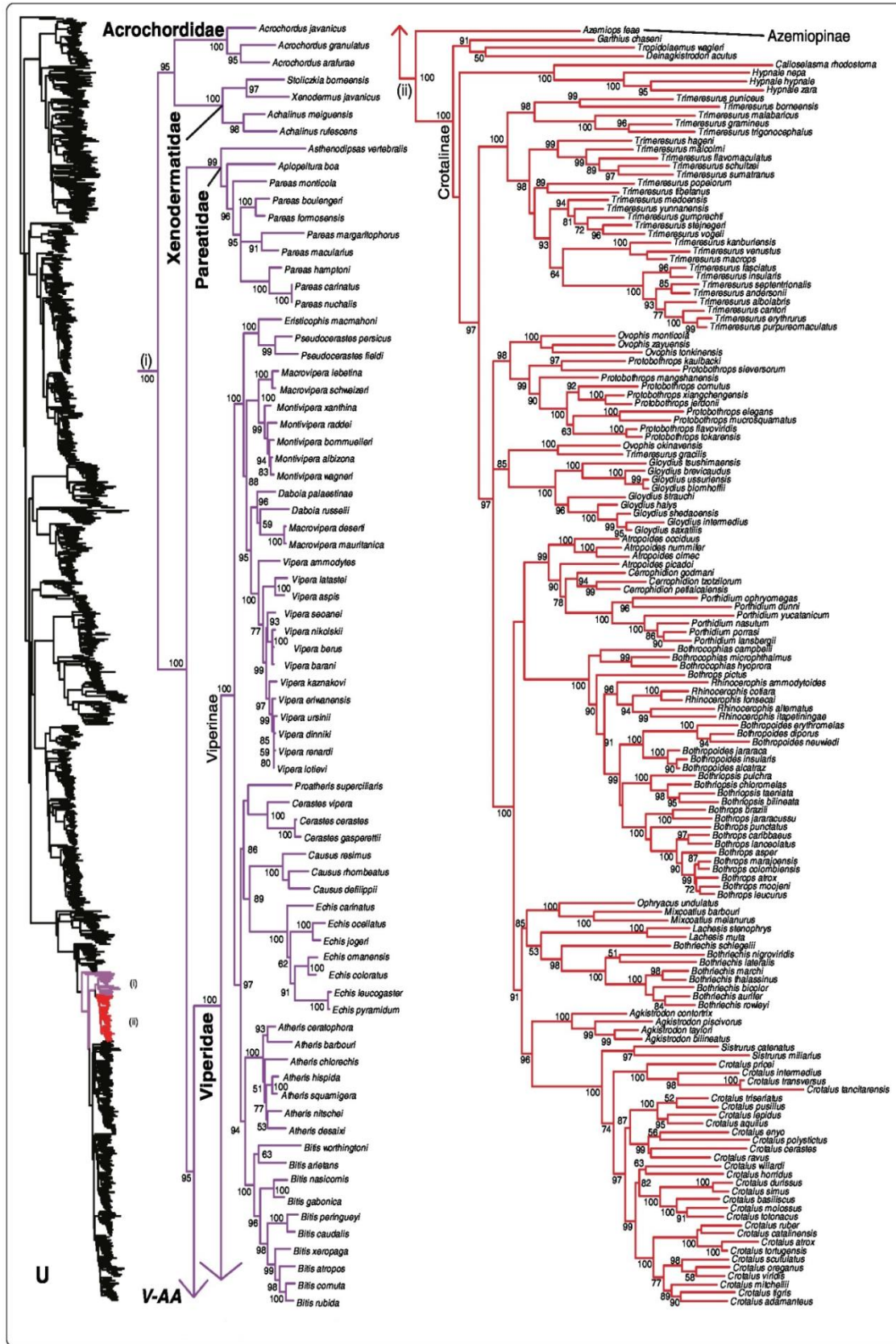


Figura 3. Cladograma que muestra la familia *Viperidae*. Tomado de Pyron et al. (2013).



Figura 4. Cascabel de un juvenil de *Crotalus polystictus* de un año de edad colectado en el Estado de México; se pueden observar las cinco mudas que realizó en el año. Foto tomada por Kirk Setser en 2005 en Atlacomulco, Estado de México.

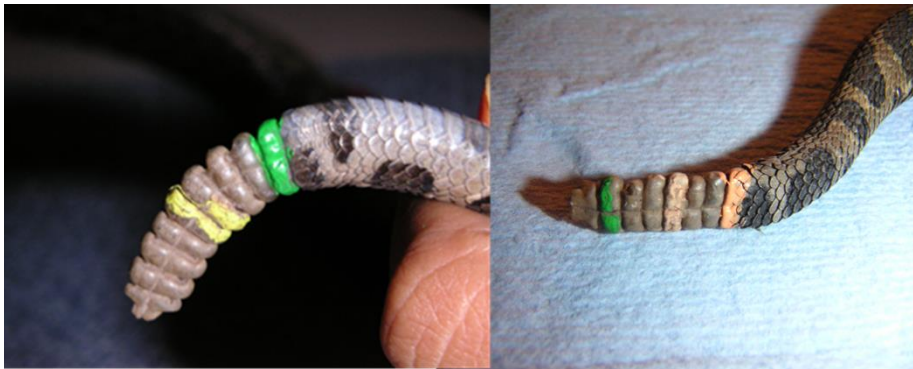


Figura 5. Cascabeles de dos adultos de *Crotalus polystictus* recapturado en Atlacomulco, Estado de México; se observa, mediante las marcas de pintura, que mudó cuatro veces en un año (izquierda) y otro ejemplar mudó solo tres veces cada año (derecha). Fotos tomadas por EMD en 2004 (izq.) y Kirk Setser en 2006 (der.).

Beaman & Hayes (2008) en el más reciente tratado que se ha escrito sobre serpientes de cascabel, hablan de dos especies para el género *Sistrurus* y 35 especies para el género *Crotalus*. Finalmente Bryson *et al.* (2014) describe dos nuevas especies, *Crotalus tlaloci* y *Crotalus campbelli* (véase Tabla 1).

Género *Crotalus* Linnaeus 1758

Este género comprende 37 especies (Tabla 1). El nombre del género *Crotalus* proviene del griego *Krotalon*, que se refiere a cascabel o castañuela, haciendo referencia al apéndice en el final de la cola (Figura 4 y 5). El tamaño de estas serpientes varía desde solo 50-60 cm de longitud total (LT) en especies como *C. intermedius*, *C. pricei* o *C. transversus*, a especies que sobrepasan los 150 cm LT, como *C. adamanteus*, *C. atrox*, *C. basiliscus*, *C. durissus* o *C. simus* (Campbell & Lamar, 2004), también puede verse en el Anexo I. La mayoría de las especies, particularmente aquellas de talla grande, presentan dimorfismo sexual en el tamaño del cuerpo, exhibiendo los machos mayor tamaño que las hembras (Taylor & DeNardo, 2008; Amarello *et al.*, 2010; Dugan & Hayes, 2012). Así mismo ha sido documentado el dimorfismo sexual en el tamaño de la cabeza (Klauber, 1997; Glaudas *et al.*, 2008). Se distribuyen desde el norte de Canadá hasta el sur de Argentina, y la mayor parte de las especies tienen distribuciones que incluyen México (Tabla 1), a elevaciones desde el nivel del mar hasta 4572 msnm (Campbell & Lamar, 2004).

Las serpientes de cascabel de climas templados tienen actividad diurna en primavera y otoño, y son nocturnas en la época cálida del verano, y las de climas fríos tienen un período de hibernación (Macartney *et al.*, 1989). Otros factores como la precipitación estacional y abundancia de presas también son determinantes de picos de actividad (Reynolds & Scott, 1982). Esas restricciones pueden ser diferentes para especies de climas cálidos que les permitirían tener actividad todo el año, confiriendo a

esas especies beneficios como un rápido crecimiento y frecuente reproducción (Taylor & De Nardo, 2008; Schuett *et al.*, 2011).

Las serpientes de éste género son generalmente depredadores oportunistas con una gran variedad de dietas. Klauber (1997) y Campbell & Lamar (2004) resumen la alimentación del género e incluyen que generalmente comen vertebrados (p. e. conejos, ardillas, perros de la pradera, topos, ratas y ratones) como presas principales, pájaros, serpientes y anfibios como presas ocasionales, y en raras ocasiones huevos de aves y algunos invertebrados. El canibalismo ha sido registrado en varias especies, aunque solo como observaciones ocasionales. Se trata de un comportamiento común y normal en serpientes (Polis 1981; Polis & Myers 1985; Mitchell 1986). Aunque la mayoría de registros que se tienen en el género *Crotalus* corresponden a ejemplares cautivos (*Crotalus viridis viridis*, *Crotalus ruber ruber*, *Crotalus mitchellii pyrrhus*, *Crotalus oreganus* y *Crotalus lepidus*) también los hay que confirman este comportamiento en vida libre (*Crotalus cerastes*, *Crotalus durissus*, *Crotalus pricei*, *Crotalus triseriatus* y *C. v. viridis* (Klauber, 1997; Prival *et al.*, 2002, Campbell & Lamar 2004; Mociño-Deloya & Setser, 2009). También pueden tener la capacidad de ingerir carroña (Diller, 1990; Hayes, 2008; Mociño-Deloya *et al.*, 2014).

Se han registrado diferencias sexuales en la dieta, que se relacionan con el dimorfismo sexual en el tamaño del cuerpo y la cabeza (Vincent *et al.*, 2004; Glaudas *et al.*, 2008), diferencias en el uso de hábitat y la frecuencia de alimentación (ej., hembras preñada alimentándose con menor frecuencia; Prival & Schroff, 2012; Wittenberg, 2012), o con el comportamiento (p. e. hembras que permanecen con su camada hasta que los

neonatos hacen su primer muda, aproximadamente 10 días después del parto; Greene *et al.*, 2002; Prival, 2008; Setser *et al.*, 2010).

La variación ontogenética en la dieta está bien documentada entre serpientes de cascabel (Taylor, 2001; Holycross & Mackessy, 2002; Glaudas *et al.*, 2008; LaBonte, 2008). Los juveniles comen más frecuentemente que los adultos (Prival & Schroff, 2012). En especies del género con talla grande se ha registrado un cambio ontogenético en la dieta en el cual generalmente comen lagartijas cuando son jóvenes y cambian a mamíferos cuando adultos (Campbell & Lamar, 2004). Algunas no cumplen con ese cambio y se alimentan de mamíferos durante todo su ciclo de vida (da Graça Salomão *et al.*, 1995; Clark, 2002; Sant'Anna & Abe, 2007; Weatherhead *et al.*, 2009). Algunas especies eliminan de su dieta las presas pequeñas cuando son adultos (Glaudas *et al.*, 2008), pero no todas cumplen ésta transición (Clark, 2002; Sant'Anna & Abe, 2007; Weatherhead *et al.*, 2009).

Algunas especies de serpientes de cascabel presentan variación geográfica en su dieta (Clark, 2002; Holycross & Mackessy, 2002; Glaudas *et al.*, 2008), mientras que otras usan la misma dieta a través de su rango de distribución (Holycross *et al.*, 2002a; Spencer, 2003). Diferencias en el consumo de presa pueden reflejar diferencias en la disponibilidad de presas y/o diferencias geográficas entre el tamaño corporal de la serpientes (Wallace & Diller, 1990; Amarello *et al.*, 2010; Dugan & Hayes, 2012). Analizar la variación geográfica en la dieta ha permitido entender la composición del veneno (Barlow *et al.*, 2009), la relación entre ambiente y tamaño corporal (Beaupre,

2002; Amarello *et al.*, 2010), así como la morfología de las estructuras relacionadas con la actividad trófica (Vincent *et al.*, 2009).

La cantidad de veneno que estas serpientes inyectan en las presas varía según los individuos, y depende del tamaño de la presa (Hayes, 1995). Las serpientes de cascabel que comen mamíferos los liberan inmediatamente después de la inyección del veneno; son capaces de seguir olores de presas envenenadas (véanse citas en Campbell & Lamar, 2004). Hay variación geográfica de la composición del veneno, tanto intraespecífica, en especies con distribución geográfica amplia, como interespecífica (Campbell & Lamar, 2004). Se interpreta que son los cambios en la dieta los que están asociados con cambios en la composición del veneno (Mackessy *et al.*, 2003; Sanz *et al.*, 2006; Gibbs *et al.*, 2011).

En algunas serpientes de cascabel se ha registrado variación inter-anual en la dieta, que se ha relacionado con fluctuaciones asociadas en la disponibilidad de comida (particularmente en las densidades de mamíferos pequeños; Wallace & Diller, 1990; Farrell *et al.*, 2008), con la temperatura (Martin *et al.*, 2008), y con la precipitación (Reynolds & Scott, 1982).

La mayoría de serpientes de cascabel utilizan el acecho como táctica de forrajeo, aunque, las estrategias de caza son variadas: *Crotalus horridus* (Clark, 2006) y *C. cerastes* (Campbell & Lamar, 2004) emboscan (*sit-and-wait* o *ambush*) a su presa, mientras que otras buscan activamente sus presas (*active foraging*), como *Crotalus*

oreganus oreganus, que busca activamente en las madrigueras de las ardillas donde depredan a los jóvenes (Fitch & Twining, 1946), también véase Anexo I. Entre las primeras, se sabe que buscan zonas específicas para emboscar, mientras que las segundas practican el forrajeo activo donde hay mayor abundancia de nidos y polluelos (Dugan & Hayes, 2012). Algunas especies de este género presentan colas de colores amarillo o anaranjado en la base al nacer, y utilizan el movimiento de su cola como cebo (caudal luring) para atraer a sus presas (lagartijas) (Campbell & Lamar, 2004), véase Anexo I. Así mismo hacen uso del órgano conocido como foseta facial que presentan y que funciona como receptor de temperatura, otorgándoles una visión térmica que les permite localizar cualquier objeto que se encuentre a su alrededor y que desprenda calor, indicando la distancia y dirección de la mordida hacia el objeto que desprende temperatura; este órgano resulta invaluable en el caso de presas endotermas (Klauber, 1997; Clark, 2004).

En los últimos años ha habido un alarmante descenso de las poblaciones de serpientes de cascabel en América (Martin & Means, 2000; Campbell & Lamar, 2004; Beaman & Hayes *et al.*, 2008). Las causas son el crecimiento de la mancha urbana, la pérdida y destrucción de hábitat para uso agrícola, y la explotación comercial no regulada de muchas especies (Armstrong & Murphy, 1979; González *et al.*, 1986, Martin & Means, 2000; Campbell & Lamar, 2004; Wittenberg, 2012). El género *Crotalus* históricamente ha sido marcadamente perseguido por el ser humano y las especies son comúnmente matadas en toda su distribución (Campbell & Lamar, 2004). Por estos motivos, especies como *Crotalus aquilus*, *C. molossus*, *C. polystictus* o *C. triseriatus*, entre otras, son consideradas vulnerables a la extinción (González *et al.*, 1986). Estudios sobre historia natural para conocer sus estrategias vitales son importantes para poder desarrollar acciones para la conservación.

De las 34 especies reconocidas de serpientes de cascabel distribuidas en México, 23 reciben diferentes niveles de protección por parte del gobierno mexicano a través de la Norma Oficial Mexicana de protección a especies nativas de México de flora y fauna silvestres (NOM-059-SEMARNAT-2010) (Tabla 1) dentro de alguna de las categorías siguientes:

Amenazadas (A).— Aquellas que podrían llegar a encontrarse en peligro de desaparecer a corto o mediano plazo si siguen operando los factores que inciden negativamente en su viabilidad, al ocasionar el deterioro o modificación de su hábitat o disminuir directamente el tamaño de sus poblaciones. Siete especies se encuentran bajo esta categoría (Tabla 1)

Sujetas a protección especial (Pr).— Aquellas que podrían llegar a encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad, por lo que se determina la necesidad de propiciar su recuperación y conservación, o la recuperación y conservación de poblaciones de especies asociadas. Dieciséis especies se hallan bajo esta categoría (Tabla 1).

En peligro de extinción (P).— Aquellas cuyas áreas de distribución o tamaño de sus poblaciones en el Territorio Nacional han disminuido drásticamente, poniendo en riesgo su viabilidad biológica en todo su hábitat natural, debido a factores tales como la destrucción o modificación drástica del hábitat, acelerado crecimiento de la mancha urbana, aprovechamiento no sostenible, enfermedades o depredación, entre otros. Por tanto, deben considerarse como especies focales para estudios de biología de la conservación. Solamente una especie está bajo esta categoría, *Crotalus transversus*.

Asimismo, de acuerdo con el sistema de categorización de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN (2015), *C. catalinensis* está considerada como En Peligro Crítico, *C. pusillus* como amenazada y *C. stejnegeri* como Vulnerable, todas ellas, endémicas de México (Tabla 1).

Recientemente Paredes-García *et al.* (2011) hicieron un estudio sobre la representatividad del género en las Áreas Naturales Protegidas (ANP) del país y reportaron que en la actualidad existen en México 173 ANP con decreto federal, de las cuales 146 (84.4%) están ubicadas en áreas donde se estima la distribución al menos de una especie del género *Crotalus*. Las especies que no se encuentran incluidas en ninguna ANP son *C. ericsmithi*, *C. lannomi*, y *C. stejnegeri*, especies de importancia por ser endémicas. Las mejor representadas en el esquema de las ANP son *C. molossus* y *C. simus*, presentes en 67 y 60 ANP respectivamente. Otras especies con alta representatividad son *C. scutulatus*, *C. atrox* y *C. lepidus*, presentes en 55, 40 y 35 ANPs respectivamente. Sin embargo, los autores enfatizan que es difícil hacer un cálculo acertado dado al retraso que tuvo la publicación de la Norma Oficial y los cambios en la nomenclatura y taxonomía de este grupo de serpientes, así como la poca información disponible sobre registros geográficos para varias de las especies de *Crotalus* en México.

Aunque gran parte de las especies de crótalos mexicanos se hallan incluidas en alguna de estas categorías, el cumplimiento de las leyes ecológicas en México es nulo. En el Estado de México por ejemplo ha habido un alarmante aumento de la zona urbanizada donde se distribuyen algunas de las especies sujetas a protección especial (Aguilar Miguel *et al.*, 2009). En algunos casos, en los permisos de construcción no consta ninguna

actividad de recuperación de especies, y si consta, solo es una propuesta en papel. Esto ocurrió por ejemplo en parte de nuestra zona de estudio, en Valle de Toluca, que fue sometido a la construcción de un complejo de casas habitación. No consta en ningún documento oficial (conversación personal con personal de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales) que se haya realizado el rescate de serpientes antes de iniciar los trabajos o durante los trabajos de construcción (conversación personal con los habitantes del lugar).

México es un país que actualmente tiene grandes extensiones de tierra modificadas para la agricultura, lo que ha obligado a las serpientes y a otras especies animales a ocupar pequeños parches de pastizal, matorral o bosque, cada vez más dispersos y pequeños. Esto provoca que tengan una distribución muy fragmentada, lo que incrementa aún más su vulnerabilidad al riesgo de extinción (Schwartz, 1997; Hanski, 1998; Wasko, 2009, Ponce-Reyes *et al.*, 2012).

Información básica sobre historia natural, ecología, taxonomía y distribución para muchas especies de serpientes de cascabel, en especial para las endémicas de México, es casi inexistente (Armstrong & Murphy, 1979; Campbell & Lamar, 2004; Mociño-Deloya *et al.*, 2008; Paredes-García *et al.*, 2011). Son pocos los trabajos así como las ocasionales observaciones sobre hábitos alimenticios que incluyen serpientes de cascabel mexicanas, los trabajos que encontramos contienen solo a 17 de las 34 especies mexicanas: *Crotalus aquilus* (Mociño-Deloya *et al.*, 2008), *Crotalus atrox* (Reynolds & Scott, 1982; Grismer, 2002; Spencer, 2003), *Crotalus catalinensis* (Grismer, 2002; Ávila-Villegas, 2007) *Crotalus enyo* (Taylor, 2001), *Crotalus intermedius* (Campbell & Armstrong, 1979;

Campbell & Lamar, 2004), *Crotalus lepidus* (Reynolds & Scott, 1982; Barker, 1991; Holycross *et. al.*, 2002b; Carbajal-Marquez & Quintero-Diaz, 2015), *Crotalus mitchellii* (Meik *et al.*, 2012), *Crotalus molossus* (Reynolds & Scott, 1982), *Crotalus polystictus* (Bryson *et al.*, 2003), *Crotalus oreganus* (Grismer, 2002), *Crotalus ravus* (Campbell & Armstrong, 1979), *Crotalus ruber* (Dugan & Hayes, 2012), *Crotalus scutulatus* (Reynolds & Scott, 1982), *Crotalus transversus* (véase Campbell & Lamar, 2004), *Crotalus tortuguensis* (Klauber, 1997), *Crotalus triseriatus* (Mociño-Deloya *et al.*, 2014), *Crotalus willardi* (Barker, 1991, Holycross *et. al.*, 2002a).

***Crotalus willardi* Meek, 1906**

El nombre común de esta serpiente es víbora de cascabel, crótalo de las ánimas y chachamuri (en idioma tarahumara). En inglés es conocida como ridge-nosed rattlesnake, llamada así por las crestas distintivas a lo largo de cada lado del hocico, que son una serie de escamas dobladas hacia arriba dando la apariencia de crestas (Figura 6). El nombre científico proviene del apellido de su descubridor, Frank C. Willard de Tombstone, Arizona, quien colectó el espécimen tipo en Arizona. Tiene cinco subespecies: *C. w. willardi* Meek (1906), *C. w. obscurus* Harris (1974), *C. w. silus* Klauber (1949), *C. w. amabilis* Anderson (1962), *C. w. meridionales* Klauber (1949), distinguidas basándose en el patrón facial (Figura 7; Barker, 1992; Campbell & Lamar, 2004). En ésta tesis se estudió a *C. w. obscurus*. La especie presenta dimorfismo sexual, siendo las hembras más pequeñas (Campbell & Lamar, 2004). La longitud total máxima registrada es de 668 mm, para un macho colectado en Animas Mountain, en el condado de Hidalgo, New Mexico (Keegan *et al.*, (1999).



Figura 6. *Crotalus willardi obscurus* de Sierra Pan Duro, Sonora. Foto tomada por EMD en 2004.

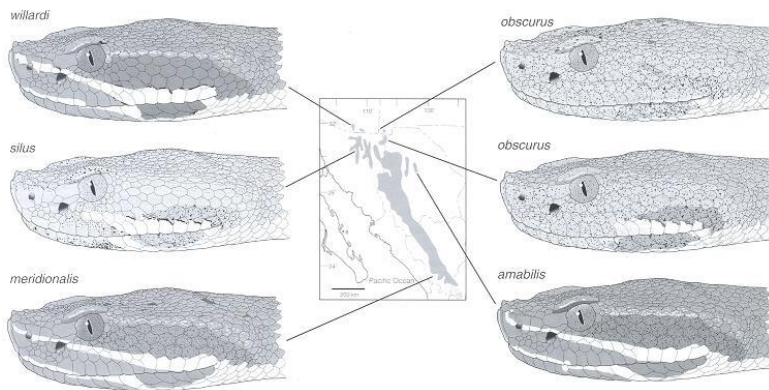


Figura 7. Muestra los patrones faciales de las cinco subespecies de *Crotalus willardi*. Tomada de Campbell & Lamar (2004).

Se distribuye en el norte de México y el extremo sureste de los Estado Unidos de América (Figura 8). La mayoría de registros de distribución son de las montañas de la Sierra Madre Occidental y sierras asociadas del noroeste de México. Hay registros del centro-norte y noreste de Sonora, del oeste de Chihuahua y Sierra del Nido, hasta el este de la Sierra Madre Occidental, Sierra San Luis, Sierra del Tigre, Sierra Púrica, Sierra de Oposura, Sierra Huachinera, Sierra Aconchi, Sierra de los Ajos, Sierra Azul y Sierra de Cananea. Hacia el sur se ha registrado en las cercanías de Coyotes, Durango, y hacia el este por el Cerro Candelaria, en el sur de Zacatecas; esta distribución está probablemente

fragmentada por el río Mezquital. En los Estados Unidos de América ha sido registrada en Animas Mountains, Peloncillo Mountains, al suroeste de New Mexico, en Santa Rita Mountains y en el sur de Arizona. La distribución vertical va desde los 1460 metros hasta 2750 metros (Campbell & Lamar, 2004).

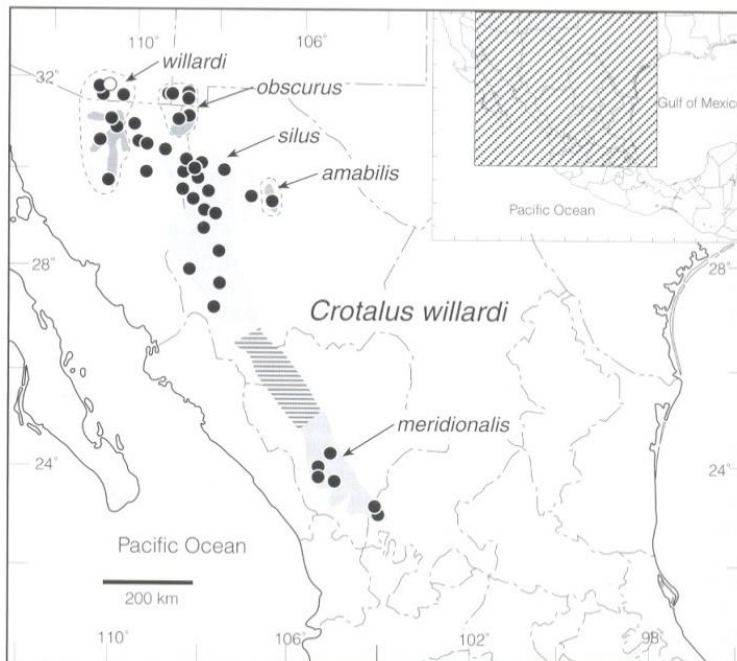


Figura 8. Mapa de distribución de *Crotalus willardi*, con la distribución de las distintas subespecies. Tomado de Campbell & Lamar (2004).

Habita bosques de pino-encino, matorral de encino, bosque de pino-abeto y bosques caducifolios. Es más abundante en las laderas húmedas y menos expuestas de los cañones, y también se ha observado en lugares rocosos, en las bases de pequeños árboles, y en montones de ramas u hojarasca cerca de los arroyos (ver referencias en Campbell & Lamar, 2004).

Sobre su historia natural, Holycross *et al.* (2002b) registró el acecho de mamíferos pequeños como técnica de alimentación para adultos, mientras que para los jóvenes, cita

búsqueda activa de lagartijas en fisuras. Otras observaciones como las de Setser *et al.*, (2005) y Mociño-Deloya & Setser (2007) apoyan el acecho como técnica de alimentación en adultos. Esta especie es principalmente diurna y no agresiva (Campbell & Lamar 2004). Puede estar activa en invierno, con temperaturas bajas (Setser *et al.* 2005).

Holycross & Goldberg (2001) también estudiaron las características reproductivas de la especie, reportando que la espermiogénesis ocurre en verano hasta principio del otoño, época en que la mayoría de machos examinados contenían espermatozoides en los vasos deferentes (Junio–Septiembre) y alargamiento del segmento sexual del riñón (Junio–Octubre). Los partos ocurren al final de julio hasta agosto. Las hembras postparto permanecen reproductivamente inactivas antes de hibernar, y la siguiente vitelogénesis se inicia al final de la primavera o a principio del verano, uno o dos años después del parto. La ovulación y fertilización probablemente ocurre al principio de la primavera, seguida de 4–5 meses de gestación. Las copulas ocurren a la mitad del verano y hasta principio del otoño, las hembras almacenan espermatozoides durante el invierno para fertilizar en la siguiente ovulación a principio de la primavera. El tamaño de la camada en promedio es de 5,4 y está relacionado con el tamaño de la madre. Los neonatos miden en promedio 167,2 mm longitud total (LT) (150–182) y pesan 6,8 g (5,0–9,0). La serpiente más pequeña activa reproductivamente midió 406 mm (macho) y 402 mm (hembra) longitud hocico cloaca (LHC).

Está protegida por el gobierno mexicano bajo la categoría de protección especial (Pr), según la NOM-059-SEMARNAT-2010. Aparece listada en la categoría Preocupación Menor (LC por sus siglas en inglés Least Concern) en la Lista Roja de

Especies Amenazadas de la UICN basándose en la extensa distribución, supuesta abundancia de las poblaciones, y que no está en riesgo de declinar rápidamente como para considerarla en una categoría más amenazada (Hammerson *et al.*, 2007).

***Crotalus polystictus* Cope, 1865**

Conocida como Chiauhcótl, chiáuitl, o tlehua (en lengua Nahuatl), tziripa (en lengua tarasca), hocico de puerco, víbora ocelada o víbora de cascabel en español (Campbell & Lamar, 2004). En particular en el Estado de México esta especie es conocida como “víbora fina” (conversaciones con los habitantes de la zona de estudio). El nombre en inglés es Mexican lance-headed rattlesnake (serpiente de cascabel cabeza de lanza). La raíz etimológica del nombre científico deriva del griego *poly*, que significa muchas y *sticto* que significa manchas o puntos, y hace referencia al patrón dorsal de la especie (Figuras 9).



Figura 9. *Crotalus polystictus* de Atlacomulco, Estado de México, izquierda hembra asoleándose, cerca de la madriguera que usa de refugio, foto tomada por Kirk Setser en 2003; derecha macho asoleándose, foto tomada por EMD en 2007.

Crotalus polystictus tiene la cabeza más angosta con relación a la longitud del cuerpo entre todas las especies del género; sin embargo la longitud de su cabeza con relación a la longitud del cuerpo es parecida a la presentada por otras especies (Klauber, 1938). Presenta pocos dientes, de siete a ocho dientes pterigoideos y el mismo rango para dientes en los dentarios, así como colmillos largos y rectos en el maxilar, y la pérdida de dientes palatinos (Klauber, 1939). Tiene un vistoso patrón de coloración: el dorso va del gris al marrón amarillento y lo recorren una serie de 30 a 47 manchas oscuras alargadas, elípticas, bordeadas por escamas claras y oscuras; en ambos costados tiene una serie de manchas ovaladas más oscuras que las dorsales. Ninguna otra especie de serpiente de cascabel presenta éste patrón dorsal. La cola tiene de cuatro a siete bandas transversales oscuras. La parte anterior del vientre es blanca o amarilla, mientras que hacia la posterior las escamas presentan puntos y manchas oscuras. La cabeza tiene una distintiva mancha oscura de forma oval debajo de cada ojo. Es una especie de talla media (adulto 500-900 mm LT) (Campbell & Lamar, 2004).

Es endémica de México, se distribuye en los estados de Veracruz, Puebla, México, Distrito Federal, Michoacán, Querétaro, Guanajuato, Jalisco, Zacatecas, Aguascalientes, Colima, Tlaxcala e Hidalgo (Campbell & Lamar, 2004) (Figura 10). Presenta una distribución vertical desde 1450 hasta 2739 msnm. (Armstrong & Murphy, 1979; Setser *et al.*, 2009). Habita en elevaciones medias, húmedas y subhúmedas, de bosques abiertos y pastizales en el eje volcánico central de México, encontrándose principalmente en pastos, matorrales de mezquite y prados asociados a bosques de pino-encino (Armstrong & Murphy 1979; Setser *et al.*, 2010). Prefiere lugares abiertos, relativamente planos, con pastos, rocas y árboles con huecos en sus bases, en sitios con abundantes madrigueras de roedores (Bryson *et al.*, 2003; Vázquez-Díaz & Quintero-Díaz, 2005). Es de actividad

diurna la mayor parte del año y nocturna en los veranos en estados del país como Michoacán y Aguascalientes (Vázquez-Díaz & Quintero-Díaz, 2005; Alvarado-Díaz & Suazo-Ortuño, 2006).

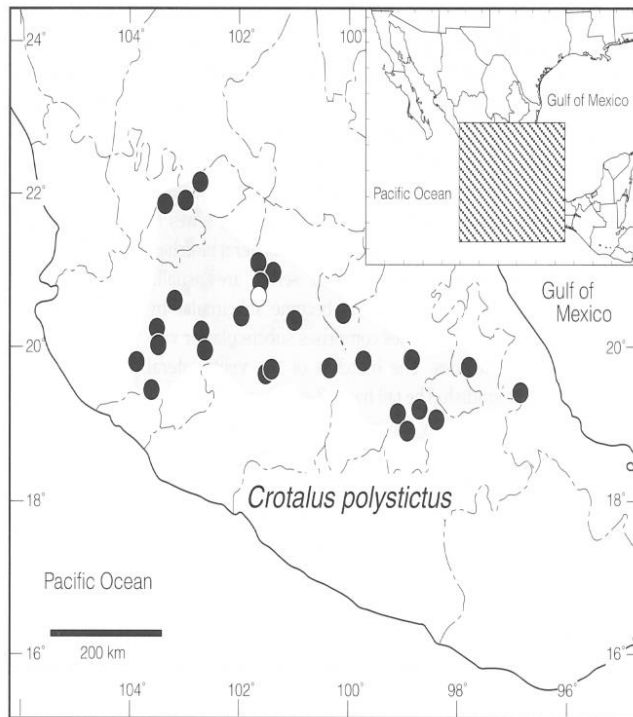


Figura 10. Distribución geográfica de *Crotalus polystictus*. Tomado de Campbell & Lamar (2004).

La Información sobre la biología de esta especie es en general escasa (Campbell & Lamar, 2004). Existen muy pocos datos sobre su dieta. Se ha registrado el consumo de mamíferos pequeños y aves (Klauber 1997; Bryson *et al.* 2003; Vázquez-Díaz & Quintero-Díaz, 2005), y Klauber (1997) registró que un espécimen contenía pelo y otro plumas de un passeriforme no identificado.

Armstrong & Murphy (1979) y Setser *et al.* (2010) proporcionan datos morfométricos, de hábitat, comportamiento y de reproducción. La madurez sexual se

alcanza generalmente en el tercer año de vida, momento a partir del cual presentan reproducción anual, y los partos coinciden con el inicio de las lluvias de verano (fin de Junio-inicio de Julio). En promedio las camadas se componen de 7,3 neonatos, con un rango de 3-15. El tamaño de la camada y el tamaño de los neonatos esta positivamente correlacionado con el tamaño de la hembra.

La especie persiste y es localmente abundante en el Estado de México, en zonas agrícolas que proveen hábitats adecuados, con madrigueras de roedores y cercas de rocas que proporcionan refugios (Bryson *et al.*, 2003). El rango de distribución de esta especie se halla dentro de las zonas más explotadas para agricultura en el país (Flores-Villela & Gerez, 1994) provocando, junto a otros aspectos como el crecimiento de la mancha urbana y la transformación de zonas para ganadería o vivienda, que algunos autores consideren a ésta especie en declive o incluso con poblaciones desaparecidas (Greene & Campbell, 1992; Campbell & Lamar, 2004; Vázquez-Díaz & Quintero-Díaz, 2005) (Figura 11). Además, Meik *et al.* (2012a) analizaron un fragmento mitocondrial de la ATPasa 8 y 6, y encontraron baja diversidad genética en la especie, remarcando la importancia de crear iniciativas a largo plazo para proteger zonas de pasto a altas elevaciones en el centro de México, para evitar su pérdida y el de las especies que lo habitan.

Ésta especie está protegida por el gobierno mexicano bajo la categoría de sujeta a protección especial (Pr) según la NOM-059-SEMARNAT-2010. Está incluida en la categoría Preocupación Menor (LC) en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN, basándose en su amplia distribución y tolerancia de hábitats, presuntamente con

densas poblaciones, y una reducida probabilidad de tener un rápido declive (Mendoza-Quijano & Quintero Díaz, 2007).



Figura 11. Vecino de la zona de estudio que acaba de matar una hembra de *Crotalus polystictus* en el Estado de México. Foto tomada por Kirk Setser en 2004

***Crotalus aquilus* Klauber, 1952**

Se le conoce como colcóatl, chiauhcóatl, chiáuitl (en lengua náhuatl), y hocico de puerco, viborita de cascabel o víbora de cascabel de Querétaro en español. En inglés es conocida como Querétaro dusky rattlesnake (serpiente de cascabel oscura de Querétaro). La etimología del nombre científico se deriva del latín *aquilus*, que significa color oscuro, y hace alusión al patrón oscuro observado en la serie tipo.

Anterior al estudio morfológico de Dorcas (1992), era considerada una subespecie de *C. triseriatus*. Estudios moleculares comprobaron que *C. aquilus* es parafilética a *C.*

triseriatus (Murphy *et al.*, 2002; Castoe & Parkinson 2006; Bryson *et al.* 2011). Presenta una gran variación intra e interpoblacional en coloración, pero en general los machos adultos presentan tonalidades verdosas o amarillas, mientras que las hembras presentan tonalidades de marrón a gris (Figuras 12).



Figura 12. Izquierda hembra de *Crotalus aquilus* colectado en el Estado de México. Foto tomada por EMD 2006; derecha macho de *C. aquilus* colectado en el Estado de México. Foto tomada por EMD 2006.

Además del desconocimiento que existe sobre la historia natural de serpientes de cascabel endémicas de México, la reciente elevación en 1992 a nivel de especie de *C. aquilus* tiene como consecuencia un desconocimiento casi total sobre las estrategias vitales de esta especie. Datos sobre su distribución y algunas características más sobre morfología y uso de hábitat son resumidas en Meik *et al.* (2007). Presenta dimorfismo sexual, con machos más grandes que las hembras en todos los caracteres morfológicos, incluido un mayor número de escalas subcaudales. La longitud total máxima registrada es de 681 mm (Mociño-Deloya *et al.* 2007).

Se distribuye en los estados de Veracruz, San Luis Potosí, Hidalgo, Querétaro, Guanajuato, Michoacán, Jalisco, y en el Estado de México (Figura 13) (Meik *et al.* 2007).

Altitudinalmente se distribuye entre 1600 y 3100 msn (Campbell & Lamar, 2004). No se ha encontrado en simpatría con especies similares, y solo se han registrado poblaciones próximas de *C. triseriatus* en Michoacán (Klauber, 1997). Meik *et al.* (2007) reportan una población cercana a otra población de *C. triseriatus*.

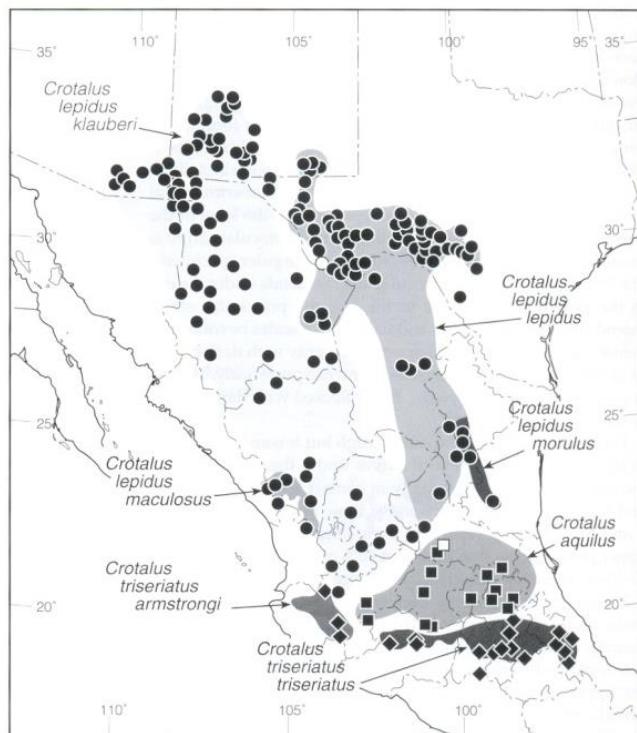


Figura 13. Distribución de siete especies de crótalos entre las que se encuentra *Crotalus aquilus*. Tomado de Campbell & Lamar (2004).

Habita áreas abiertas de pasto en hábitats rocosos, donde se desarrollan bosques de pino-encino, pasto y mesquites, al menos en el norte del eje neovolcánico transversal (Campbell & Lamar, 2004). Presenta actividad diurna, principalmente en la mañana y por la tarde, aunque ocasionalmente se ha registrado activa por la noche (Alvarado-Díaz & Suazo Ortuño 2006).

Sobre la dieta, muestra preferencia hacia lagartijas del género *Sceloporus* (Klauber 1997), aves como el *Haemorhous mexicanus* y ratones de la especie *Peromyscus maniculatus* (Rebón-Gallardo *et al.*, 2015). La dieta en verano consiste en roedores, serpientes y conejos (Mociño-Deloya *et al.* 2008).

Se desconocen los detalles de su reproducción, pero como otras especies del género, son vivíparas. Las crías pueden verse en el verano y miden 19,0 cm LT (Longitud Total) (Vázquez-Díaz & Quintero-Díaz, 2005).

Está protegida por el gobierno mexicano bajo la categoría de protección especial (Pr) según la NOM-059-SEMARNAT-2010 y listada en la categoría Preocupación Menor (LC por sus siglas en inglés Least Concern) en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN en vista de su amplia distribución y tolerancia de hábitats, poblaciones densas y porque se cree que no es probable una disminución rápida de la especie (Mendoza-Quijano & Quintero Díaz (2007a).

Descripción del área de estudio

México está ubicado en las coordenadas 32° 43'06'' latitud norte; 118° 27'24'' longitud oeste; 86° 42'36'' latitud oeste; 14° 32'27'' latitud oeste (Figura 14). Presenta una altitud media de 2000 msnm, siendo "El Citlaltépetl" (en náhuatl) o Pico de Orizaba el volcán y la montaña más alta de México, con una altitud de 5610 msnm. El territorio nacional es

de 1 972 547 km², y se localiza en el extremo meridional de América del Norte. Tiene una costa oriental bañada por el golfo de México, y el mar Caribe, que forman parte del océano Atlántico. Por el poniente, posee un enorme litoral bañado por el Océano Pacífico. Colinda al norte con Estados Unidos y al sur con Centroamérica, específicamente con Guatemala y Belice (Figura 14).



Figura 14 Mapa que muestra las coordenadas y fronteras de México, tomado y modificado de INEGI (2015).

México se localiza en la intersección de dos grandes dominios biogeográficos: el neártico y el neotropical, y está considerado un país megadiverso, uno de los almacenes de la biodiversidad a escala global (Mittermeier *et al.* 1998; Sarukhán *et al.* 2009.). Aunque ha sido objeto de estudios de diversidad por más de dos centurias (Ramamoorthy *et al.*, 1993), aún quedan muchas áreas no exploradas de las que se desconoce la composición de las comunidades de plantas y animales (Peterson *et al.*, 2004).

Las zonas de estudio de la presente tesis corresponden al Estado de México en la zona centro y a los estados de Sonora y Chihuahua ubicados en la parte norte del país.

Estado de México

El Estado de México se localiza en la altiplanicie mexicana, en la porción central de la República Mexicana; está comprendido entre los meridianos 98° 36' y 100° 37' de longitud oeste del meridiano de Greenwich y los paralelos 18° 22' y 20° 17' de latitud norte. La extensión territorial de la entidad es de 22 555 km², lo que representa 1,1 % del territorio nacional. El Estado de México colinda al norte con los estados de Querétaro e Hidalgo, al este con los estados de Puebla y Tlaxcala, al sur con los estados de Morelos y Guerrero, y al oeste con el estado de Michoacán y una pequeña porción de Guerrero. Limita además con el Distrito Federal, rodeándolo en sus porciones norte, oriente y occidente (Figura 15).



Figura 15. Mapa de la República Mexicana que marca la ubicación del Estado de México con una proyección del mismo que muestra los tres municipios en los que se llevó a cabo el muestreo; con el número 1 Acambay, 2 Atlacomulco y 3 Jocotitlán.

El relieve de la entidad se caracteriza por presentar dos grandes regiones, una donde predominan las sierras y lomeríos y que ocupa 76 % del territorio estatal, y otra donde se encuentran llanuras, valles y mesetas (un 24% aproximadamente del territorio). Ésta heterogeneidad espacial proporciona una variedad de altitudes, desde las tierras bajas del suroeste (400 msnm) hasta las sierras y volcanes en el este (con una máxima elevación 5460 msnm), y las elevaciones altas en la planicie centro de la región (2570 msnm) en donde se encuentran nuestras localidades de estudio, confiriendo variedad de suelos, clima, vegetación, flora, fauna y paisajes.

Está localizado en la zona geográfica conocida como el eje volcánico transmexicano, formada por volcanes naturales de tipo alcalicé-cálcico, correspondientes a la era cenozoica, presentando variedad de rocas volcánicas (basaltos, andesitas,

materiales piroclásticos y brea), tanto en las montañas como en el valle (Avila-Pérez *et al.*, 2007). Tres cuartas partes del área están cubiertas por cinco tipos de suelo ricos en minerales y propicios para la agricultura y forestación: andosol, 22%; feozem, 21%; regosol, 12%; vertisol, 11%; y cambisol, 9% (Sotelo *et al.*, 2010).

El Estado de México tiene diversos tipos de vegetación, entre los que se encuentran bosque templado (pino, encino, oyamel y mesófilo), selva baja caducifolia, vegetación xerófila o de zonas áridas, pastizal, vegetación acuática (tulares y riparia) y halófila. Respecto a su cobertura, la masa forestal comprende 39,7 % de la superficie estatal, de la cual destacan los bosques templados con 24,8 % y las áreas perturbadas con 10 %. Éstas últimas representan zonas donde la vegetación primaria ha sido alterada mayoritariamente por actividades humanas, como desmonte, incendios inducidos, tala y cambio en los usos de suelo (datos tomados de Probosque 2006) (Figuras 16-18).

Aguilar Miguel *et al.* (2009) registró un total de 50 anfibios y 93 reptiles para el Estado de México. Para el género *Crotalus* menciona siete especies: *Crotalus aquilus*, *C. durissus*, *C. molossus*, *C. polystictus*, *C. ravus*, *C. transversus* y *C. triseriatus*.

Muchos reptiles, incluyendo *C. polystictus*, usan la vegetación nativa cerca de canales, y en parches de pastos en la periferia de los campos de cultivo. Pero la quema anual de los campos, llamada “roza, tumba o quema”, extermina muchos reptiles, como serpientes y lagartijas, que mueren calcinados (Figura 18).



Figura 16. Municipio de Jocotitlán. Cultivo de maíz y canales. Fotografía tomada por Estrella Mociño-Deloya en 2005.



Figura 17 Municipio de Acambay. Y se muestra el pastoreo en la zona. Fotografía tomada por EMD en 2006.



Figura 18 Serpiente de cascabel muerta por calcinación al realizar limpiezas de terrenos para prepararlos para cultivo. Fotografía tomada por Kirk Setser en Atlacomulco, Estado de México en 2005.

El estado de México es un importante centro industrial y de actividad agrícola con alta densidad poblacional (Avila-Pérez *et al.*, 2007) y fue registrado como la entidad federativa más poblada del país, con 15,2 millones de habitantes, y 679 habitantes/km² según el censo poblacional de 2010 realizado por el Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Es el segundo con la mayor densidad poblacional después del Distrito Federal.

Zona del valle de Toluca.— Nuestro estudio se realizó en el centro de la región en el valle del Estado, y concretamente en los municipios de Acambay, Jocotitlán y Atlacomulco (Figura 15). El clima es frío y subhúmedo. La temperatura no presenta estaciones marcadas (el promedio mínimo y máximo en enero es de 0.1 a 20.2 °C, y en julio se registran promedio mínimos y máximos de 8.8 a 21.2 °C respectivamente). El promedio de temperatura máxima registrada es en los meses de abril y mayo (24.8 y 24.6°C respectivamente), antes de las lluvias de verano. La temperatura diaria fluctúa mucho durante el invierno y al inicio de la primavera, y es menos variable durante el verano. La precipitación es marcadamente estacional, y febrero y marzo son los meses de sequía. La temporada principal de lluvias (69% de la precipitación anual, 570 de 830 mm) es de junio a septiembre (tomando la precipitación como un porcentaje del total anual por meses iniciando en enero= 2,1,1,3,8,16,20,19,14,9,4 y 4%; datos tomados de la *Comisión Nacional Del Agua*, durante el periodo 1961-1992 en la estación meteorológica 00015139-Atlacomulco, que se encuentra a 5-15 km del sitio de estudio) (Setser *et al.*, 2010).

Estados de Sonora y Chihuahua

La Sierra Madre Occidental (SMO) es el complejo montañoso más largo y continuo de México, extendiéndose por casi 1200 km desde el noreste de Sonora (30°35' N) hasta el norte de Jalisco (21°00' N). Nuestro trabajo se realizó en parte de ésta sierra en la frontera entre los estados de Sonora y Chihuahua en los que se distribuyen las poblaciones de *Crotalus willardi*.

Sonora cuenta con una extensión de 179 355 kilómetros cuadrados (Km²), ocupa el segundo lugar a nivel nacional por ser de los estados más grandes de la República Mexicana. El estado de Sonora representa 9,1% de la superficie del país. El 48% del estado presenta clima seco y semiseco localizado en la Sierra Madre Occidental, el 46,5% presenta clima muy seco localizado en las Llanuras Costera del Golfo y Sonorense, el 4% es templado subhúmedo y se encuentra hacia el este del estado, y el restante 1,5% presenta clima cálido subhúmedo localizado hacia el sureste. La temperatura media anual es alrededor de 22°C, la temperatura máxima promedio es de 38°C y se presenta en los meses de junio y julio, la temperatura mínima promedio es de 5°C y se presenta en el mes de enero. La precipitación media estatal es de 450 mm anuales, las lluvias se presentan en verano en los meses de julio y agosto.

La superficie estatal se divide en: Llanura Sonorense, Sierras y Llanuras del Norte, Sierra Madre Occidental y Llanura Costera del Pacífico. En el oriente, el relieve se conforma por sierras y rocas de origen ígneo extrusivo o volcánico, intrusivo (formadas

debajo de la superficie de la Tierra), metamórfico (han sufrido cambios por la presión y las altas temperaturas) y sedimentario (se forman en las playas, los ríos, y océanos y en donde se acumulen la arena y barro), con elevaciones de 2 620 metros sobre el nivel del mar (msnm) como el cerro Pico Guacamayas.

La vegetación predominante son matorrales en la planicie costera, al noroeste y región central. Hay selvas en la parte sureste del estado, seguidas por el matorral subtropical. Los pastizales se ubican al norte y en los límites con Chihuahua se localizan los bosques templados. Los mezquitales se presentan en los cauces de los arroyos intermitentes, principalmente en la porción este noreste y la vegetación de dunas costeras está distribuida en los litorales. La agricultura abarca el 6% del territorio estatal.

Sonora tiene una riqueza de anfibios y reptiles de 187 especies pertenecientes a las siguientes familias; 3 Caudata, 32 Anura, 1 Crocodilia, 15 Testudinata, 64 Sauria, 72 Serpentes. Del género *Crotalus* en éste estado se encuentran registradas 9 especies: *Crotalus atrox*, *C. basiliscus*, *C. lepidus*, *C. mitchellii*, *C. molossus*, *C. scutulatus*, *C. pricei*, *C. viridis* y *C. willardi* (Enderson *et al.*, 2009).

Nuestro trabajo se realizó en una zona de la Sierra Madre Occidental conocida como Sierra San Luis, que abarca el estado de Sonora y cruza la frontera hacia el estado de Chihuahua.

Chihuahua tiene una extensión de 247 460 kilómetros cuadrados (Km²), por lo cual es el estado más grande de la República Mexicana. El estado de Chihuahua representa 12,6% de la superficie del país. En el 40% de su territorio existe clima muy seco localizado en las sierras y llanuras del norte; 33% de clima seco y semiseco en las partes bajas de la Sierra Madre Occidental, 24% del territorio presenta clima templado subhúmedo localizado en las partes altas. Sólo una pequeña proporción del territorio (3%) presenta clima cálido subhúmedo. La temperatura media anual en el estado es de 17°C. La temperatura más alta es mayor de 30°C, y se presenta en los meses de mayo a agosto y la más baja, alrededor de 0°C, en el mes de enero y en las partes altas de la Sierra Madre Occidental se pueden presentar temperaturas mínimas extremas de -5°C o menos. Las lluvias son escasas y se presentan durante el verano, la precipitación total anual es alrededor de 500 mm anuales. La superficie estatal incluye las provincias de Sierra Madre Occidental, y Sierras y Llanuras del norte. En el sector oriental predominan elevaciones mayores a 1 600 m, en su mayoría formadas por rocas sedimentarias e ígneas extrusivas o volcánicas. Existen lomeríos con valles, algunos de ellos se inundan en épocas de lluvia, llegando a formar cuerpos de agua temporales. La porción occidental la conforman rocas ígneas extrusivas o volcánicas que dieron origen a sierras, como el cerro Mohinora con una altitud de 3 300 metros sobre el nivel del mar. En dirección hacia la ciudad de Chihuahua, las sierras son interrumpidas por un valle y una llanura que dio origen al lago de Bustillos.

En cuanto a vegetación predominan los matorrales desérticos que se encuentran distribuidos desde las llanuras y desiertos del noreste (dunas de Samalayuca). Le siguen los bosques de coníferas y encinos que se desarrollan en la Sierra Madre Occidental,

además de los pastizales en las mesetas centrales. La agricultura se practica en los valles y ocupa el 8% de la superficie del estado.

Chihuahua tiene una riqueza de anfibios y reptiles de 169 especies pertenecientes a las siguientes familias: 4 Caudata, 30 Anuras, 13 Testudinata, 51 Sauria, 71 Serpentes. Del género *Crotalus* en éste estado se encuentran registradas 8 especies: *Crotalus atrox*, *C. basiliscus*, *C. lepidus*, *C. molossus*, *C. scutulatus*, *C. pricei*, *C. viridis* y *C. willardi* (Enderson *et al.*, 2009).

Como ya se mencionó ambos estados forman parte de la Sierra Madre Occidental y dentro de ella se encuentra la Sierra San Luis sitio en el cual se encuentran las poblaciones de *Crotalus willardi obscurus* objeto de nuestro estudio.

Sierra San Luis.— Nuestra investigación se realizó en dos localidades situadas en el norte de la Sierra San Luis, entre los estados de Sonora y Chihuahua. La primera localidad consiste de dos cañones adyacentes, uno de ellos conocido como “Study Canyon” (Figura 19), a causa de las investigaciones previas con *C. willardi* elaboradas en este sitio por D. Barker y D. Lazcano en 1989. El segundo cañón, Cañón San Luis, se sitúa al noreste del Study Canyon, y es accesible por la carretera federal 2. Ambos cañones forman la población que hemos denominado San Luis.

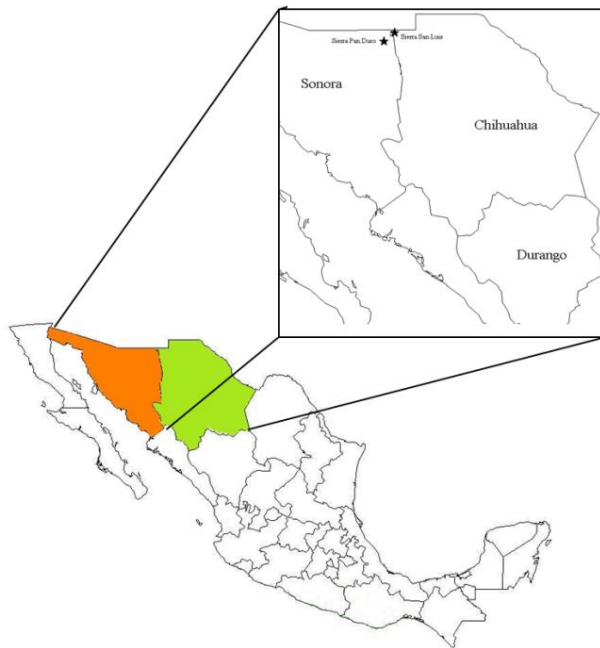


Figura 19. Mapa de México con los Estados de Sonora (naranja) y Chihuahua (verde) con una proyección de la ubicación Sierra San Luis y Sierra Pan Duro marcadas con una estrella cada una.

Study Canyon presenta una elevación entre 1830-2160 msn. Antes del incendio natural de 1989, el suelo estaba cubierto por un bosque dominado por *Quercus*, con parcelas pequeñas de coníferas (Barker 1991). Actualmente, por la regeneración, domina un chaparral de *Quercus* spp. y *Arctostaphylos* spp., intercalado con áreas abiertas de pasto (Figura 20). A lo largo del Cañón San Luis los bosques tienen encinos relativamente grandes, ocasionalmente intercalados con *Pinus engelmannii*, *P. leiophylla*, *P. cembroides* y *Cupressus arizonica*. Una mezcla de pasto, chaparral y bosque abierto cubre las laderas del cañón. Pequeños ríos temporales fluyen a través de los cañones después de las lluvias y el agua permanece en pequeñas pozas por algunas semanas (Figura 21). Hemos trabajado entre elevaciones de 1780-2130 m. La mayoría del cañón no ha sido afectado por incendios intensos durante un largo periodo.



Figura 20 Vista de Study Canyon mirando hacia el oeste a través de the Animas Valley. Foto tomada por Kirk Setser en 2003.



Figura 21 Bosque de Encino de elevación media en Cañón San Luis, Chihuahua. Foto tomada por Kirk Setser en 2004.

La segunda localidad de estudio es un cañón largo con pozas de agua en la época de lluvias de verano llamado Cañón Pan Duro, en honor al nombre del rancho en donde se encuentra. Predomina la vegetación riparia dominada por *Platanus wrightii*, *Quercus* spp, *Pinus engelmannii*, *P. leiophylla*, *P. cembroides*, *Cupressus arizonica* y *Juglans major*, que cubre el suelo del cañón y a veces se extiende a las partes bajas de las laderas de la cara norte. Las laderas del cañón son muy inclinadas y rocosas, están cubiertas de chaparral y *Juniperus*, pero al llegar a la cresta de la ladera se vuelven menos inclinadas, cubiertas con *Juniperus*, pastos y matorrales (Figura 22). Este cañón estuvo sometido a explotación comercial de madera en los primeros años del siglo XX (información

personal de los dueños del lugar). Ninguno de nuestros sitios de estudio ha sufrido explotación ganadera en recientes años.



Figura 22. Cajón Bonito; bosque de vegetación riparia en el Rancho Pan Duro, Sonora. Foto tomada por Kirk Setser en 2004.

Método de colecta y procedimiento general

El trabajo de campo se llevó a cabo durante los siguientes periodos:

- ❖ *Crotalus willardi obscurus*: agosto-octubre en 2003-2004
- ❖ *Crotalus polystictus*: junio-julio del 2003 y 2005, junio-agosto en 2006, mayo-octubre en 2007-2009, y mayo-noviembre del 2010
- ❖ *Crotalus aquilus*: junio-agosto 2006, junio-octubre de 2007, junio-septiembre de 2008, mayo-octubre de 2009, y mayo-noviembre del 2010

El trabajo de campo consistió en buscar diariamente serpientes en los sitios de estudio. En Sierra San Luís, se buscaban ejemplares de *Crotalus willardi* durante ocho horas diarias, cuatro por la mañana y cuatro por la tarde. En el Estado de México, el

trabajo de campo era matinal y duraba entre dos y cuatro horas. A veces se contó con la ayuda de otros investigadores, llegando a tener un máximo de nueve personas y una como mínimo.

Cuando se encontraba una serpiente era capturada con pinzas herpetológicas (fórceps o *tongs* dependiendo del tamaño), se registró la posición de captura mediante GPS, y se transportó al laboratorio para procesarla. La distancia entre el sitio de estudio y el laboratorio era en promedio de 20 km. En el laboratorio, todas las serpientes fueron anestesiadas con isoflurano para un mejor manejo y toma de datos (Setser, 2007). Posteriormente se sexaron y pesaron utilizando una balanza electrónica con una precisión de 0,1 g, se tomaron medidas del hocico-cloaca (LHC) y de la cloaca a la base del cascabel (LC) con una precisión de 1 mm. Cada serpiente fue marcada permanentemente con una capsula inyectada subcutáneamente (*Passive Integrated Transponder*), modelos TX1400L de 11,0x2,1 mm de 0,1 g, 125,0 khz, y TX 148511B de 8,5x2,1 mm de 0,1 g, 134,2 khz de la marca BIOMARK (González-Solís *et al.*, 2000). Cada animal fue palpado para determinar en el caso de hembras gravidez, y en ambos sexos presencia de bolos de alimento. Se tomaron muestras fecales, sanguíneas y de veneno para un completo estudio de la biología de las especies dentro del cual se encuadra ésta tesis doctoral. En los casos de gravidez o presencia de alimento en el tracto digestivo, los ejemplares fueron mantenidos en cautividad. En caso contrario, cada animal fue liberado dentro de las siguientes 24 h en el mismo sitio de su captura.

Las serpientes que se retuvieron en espera de depósito de muestra fecal fueron mantenidas en cajas de plástico de 18x30x43 cm, provistas de una fuente de calor situada

en la parte baja de la caja para permitir a la serpiente termoregular dentro de un gradiente de aproximadamente 18–30 ° C durante el día (14 h). La fuente de calor se apagaba por la noche para mantener los niveles de calor ambientales, aproximadamente 12–18 ° C. Ambos rangos de temperaturas son muy aproximados a las rangos de temperaturas corporales día-noche que presentan las serpientes en campo (datos propios no publicados). Durante el cautiverio, las serpientes no eran alimentadas pero se les ofrecía agua *ad libitum*. Animales que permanecieron largos períodos en cautiverio (hembras preñadas) fueron pesados en más de una ocasión para registrar los cambios en peso que típicamente se deben a niveles de hidratación y defecación. Pero en todos los casos, para los análisis estadísticos, se usó el peso inicial de captura.

Se colectaron muestras fecales para analizar la dieta. Cada muestra fue preservada en etanol al 96% para la posterior identificación de los restos encontrados. Para la identificación específica de restos de pelos, huesos y dientes se utilizaron colecciones de ejemplares y cráneos (Moore *et al.*, 1974; Jones & Mannin 1992, Whorley, 2000). Esta comparación se realizó asesorados por la Dra. Suzanne Peurach, del USGS Patuxent Wildlife Research Center, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History. Para la identificación de plumas se contó con el asesoramiento de la Dra. Marcia Heacker, del Feather Identification Laboratory, Division of Birds, Smithsonian Institution National Museum of Natural History. Para la identificación de escamas se utilizaron ejemplares de reptiles colectados en las mismas zonas de estudio y depositados en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). En algunos casos se recibió asesoramiento del Dr. Edmundo Pérez-Ramos, adscrito a dicho museo.

Los análisis estadísticos específicos de cada capítulo están detallados en cada uno de los apartados correspondientes.

Bibliografía

- Aguilar, Miguel, X., Casas Andreu G., Cárdenas Ramos P.J. & Castellanos de Rosas E.** (2009). Análisis espacial y conservación de los anfibios y reptiles del Estado de México. *Ciencias Ergo* 16(2):171-180.
- Alvarado, Díaz, J. & Suazo Ortuño I.** (2006). Reptiles venenosos de Michoacán. Universidad michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México 118 pp.
- Amarello, M., Nowak E.M., Taylor E.N., Shuett G.W., Repp R.A., Rosen P.C. & Hardy, D.L.** (2010). Potencial environmental influences on variation in body size and sexual size dimorphism among Arizona populations of the western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*). *Journal of Arid Enviroments* 74:1443-1449.
- Armstrong, B.L. & Murphy J.B.** (1979). The natural history of Mexican rattlesnakes. Special Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas, No 5.
- Avila-Pérez, P., Zarazúa G., Tejeda S., Barceló-Quintal I., Díaz-Delgado C. & Carreño-León C.** (2007). Evaluation of distribution and bioavailability of Cr, Mn, Fe, Cu, Zn and Pb in the waters of the upper course of the Lerma River. *X-Ray Spectrometry* 36:361-368.

Ávila-Villegas, H., Martins M. & Arnaud G. (2007). Feeding ecology of the endemic rattleless rattlesnake, *Crotalus catalinensis*, of Santa Catalina Island, Gulf of California, México. *Copeia* (2007):80-84.

Barker, D.G. (1991). An investigation of the natural history of the New Mexico ridgenose rattlesnake, *Crotalus willardi obscurus*. Report to the New Mexico Dept. of Fish and Game, Santa Fe, New Mexico.

Barker D.G. (1992). Variation, infraspecific relationship and biogeography of the Ridgenosed rattlesnake, *Crotalus willardi*. In J.A. Campbell & E.D. Brodie, Jr. (eds). *Biology of the pitvipers*. Selva. Tyler, Texas. 89-105.

Barlow. A., Pook C.E., Harrison R.A. & Wüster W. (2009). Co-evolution of diet and prey-specific venom activity supports the role of selection in snake venom evolution. *Proceedings of the Royal Society* 276:2443-2449.

Beaman, K.R. & Hayes W.K. (2008). Rattlesnakes: Research trends and Annotated checklist. Pp. 5-16. In: W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell & S.P. Bush (eds.). *The Biology of Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.

Beaupre, S.J. (2002). Modelling time-energy allocation in vipers: Individual responses to environmental variation and implications for populations. Pp. 463-481. In G.W.

Schuett , M. Höggren, M.E. Douglas & H.W. Greene (eds.), Biology of the Vipers. Eagle Mountain Publishing, USA.

Bryson, R.W., de la Rosa-Lozano G.U., & Lazcano D. (2003). Observations on a population of Mexican lance-headed rattlesnakes (*Crotalus polystictus*) from an agricultural area in the Mexican state of Mexico. *Herpetological Review* (34):313–314.

Bryson, R.W., Murphy R.W., Lathrop A. & Lazcano-Villareal D. (2011). Evolutionary drivers of phylogeographical diversity in the highlands of Mexico: a case study of the *Crotalus triseriatus* species group of montane rattlesnakes. *Journal of Biogeography* 36:697-710.

Bryson, R.W., Linkem C.W., Dorcas M.E., Lathrop A., Jones J.M., Alvarado-Díaz J., Grunwald C.I. & Murphy R.W. (2014). Multilocus species delimitation in the *Crotalus triseriatus* species group (Sepentes: Viperidae: Crotalinae), with the discription of two new species. *Zootaxa* 3826(3):475-496.

Campbell, J.A. & Armstrong B.L. (1979). Geographic variation in the Mexican Pygmy Rattlesnake, *Sistrurus ravus*, with the description of a new subspecies. *Herpetologica* 35(4):304-317.

Campbell, J.A. & Lamar W.W. (2004). The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere. Cornell University Press, Ithaca, New York.

- Castoe, T.A. & Parkinson C.L.** (2006). Bayesian mixed models and the phylogeny of pitviper (Viperidae:Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39, 91-110.
- Carbajal-Marquez R.A. & Quintero-Diaz G.E.** (2015). Diet of *Crotalus lepidus* (Serpentes: Viperidae) in Mesa Montoro, Aguascalientes, México. *Revista Mexicana de Herpetología* 1(1):18-21.
- Clark, R.W.** (2002). Diet of the Timber Rattlesnake, *Crotalus horridus*. *Journal of Herpetology* 36(3):494-499.
- Clark, R.W.** (2004). Timber rattlesnakes *Crotalus horridus* use chemical cues to select ambush sites. *Journal of Chemical Ecology*. 30:607–617.
- Clark, R.W.** (2006). Fixed videography to study predation behavior of an ambush foraging snake, *Crotalus horridus*. *Copeia* (2006):181-187.
- da Graça Salomão, M., Santos S.M.A. & Puerto G.** (1995). Activity pattern of *Crotalus durissus* (Viperidae, Crotalinae): Feeding, reproduction, and snakebite. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30:101-106.

- Diller, L.V.** (1990). A field observation on the feeding behavior of *Crotalus viridis lutosus*. *Journal of Herpetology* 24:95-97.
- Dorcas, M.E.** (1992). Relationships among montane populations of *Crotalus lepidus* and *Crotalus triseriatus*. Pp. 71-88 in J.A. Campbell & E.D. Brodie Jr. (eds.), *Biology of the pitvipers*. Selva, Tyler, Texas.
- Dugan, E.A. & Hayes W.K.** (2012). Diet and feeding ecology of the red diamond rattlesnake, *Crotalus ruber* (Serpentes:Viperidae). *Herpetologica* 68(2):203-217.
- Enderson, E.F., Quijada-Mascareñas A., Turner D.S., Rosen P.C. & Bezy R.L.** (2009). The herpetofauna of Sonora, Mexico, with comparisons to adjoining states. *Check List* 5(3):632-672.
- Farrell, T.M., Pilgrim M.A. & May P.G.** (2008). Annual variation in neonate recruitment in a Florida population of the pigmy rattlesnake, *Sistrurus miliaris*. Pp. 257-264 *In* W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell & S.P. Bush (eds.), *The Biology of Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.
- Fitch, H.S. & Twining H.** (1946). Feeding habits of the Pacific rattlesnake. *Copeia* (2):64-71.
- Flores-Villela, O. & Gerez P.** (1994). *Biodiversidad y Conservación en México: Vertebrados, Vegetación y Uso del Suelo*. CONABIO/UNAM. México. 446 pp.

- Gibbs, H.L., Sanz L., Chiucchi J.E., Farrel T.M. & Calvete J.J.** (2011). Proteomic analysis of ontogenetic and diet-related changes in venom composition of juvenile and adult dusky pigmy rattlesnakes (*Sistrurus miliarius barbouri*). *Journal of Proteomics* 74:2169-2179.
- Glaudas, X., Jezkova T., & Rodríguez-Robles J.A.** (2008). Feeding ecology of the Great Basin Rattlesnake (*Crotalus lutosus*, Viperidae). *Canadian Journal of Zoology*. 86:723-734.
- González, A., Camarillo J.L., Mendoza F. & Mancilla M.** (1986). Impact of expanding human populations on the herpetofauna of the Valley of México. *Herpetological Review* 17(1):30-31.
- González-Solís, J., Becker P.H. & Wendeln H.** (2000). El marcaje individual de poblaciones salvajes de vertebrados mediante transponders: resultados en una colonia de charran común. *Etología* 18:3-26.
- Greene, H.W.** (1997). *Snakes: the evolution of mystery in nature*. University of California Press, Berkeley.

Greene, H.W. & Campbell J.A. (1992). The future of pitvipers. Pp.421-426. *In* J.A. Campbell & E.D. Brodie. Jr. (eds.), *Biology of the Pitvipers*, Selva, Tyler, Texas.

Greene, H.W., May P.G., Hardy D.L., Scituro J.M. & Farrell T.M. (2002). Parental behaviour by vipers. Pp. 179-205. *In* G.W. Schuett, M. Höggren, M.E. Douglas & H.W. Greene (eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, USA.

Grismer, L.L. (2002). *The Amphibians and reptiles of Baja California, its Pacific islands, and the islands in the Sea of Cortés: natural history, distribution and identification*. University of California Press, Berkeley.

Hammerson, G.A., Vazquez Díaz J. & Quintero Díaz G.E. (2007). *Crotalus willardi*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 15 May 2015.

Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41-49.

Hayes, W.K. (1995). Venom metering by juvenile prairie rattlesnakes, *Crotalus v. viridis*: effects of prey size and experience. *Animal Behaviour* 50(1):33-40.

Hayes, W.K. (2008). The snake venom-metering controversy: Levels of analysis, assumptions, and evidence. Pp. 191-220 *In*: W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell, & S.P. Bush (eds.), *The Biology Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.

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

Holycross, A.T., & Mackessy S.P. (2002). Variation in the diet of *Sistrurus catenatus* (Massasauga), with emphasis on *Sistrurus catenatus edwardsii* (Desert Massasauga). *Journal of Herpetology* 36:454-464.

Holycross, A.T., Painter C.W., Prival D.B., Swann D.E., Schroff M.J., Edwards T., & Schwalbe C.R. (2002a). Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (Banded Rock Rattlesnake). *Journal of Herpetology* 36(4): 589-597.

Holycross, A.T., Painter C.W., Barker D.G. & Douglas M.E. (2002b). Foraging ecology of the threatened New Mexico ridge-nosed rattlesnake, *Crotalus willardi obscurus*. 243-251 pp. *In* Schuett, G. W., M. Hoggren, M. Douglas & H. W. Greene (eds.). *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía INEGI. (2015). Territorio de México. Coordenadas extremas. Consulta digital 6 de Junio del 2015.

Jones, J.K. & Mannin R.W. (1992). Illustrated key to skulls of genera of North American Land Mammals. Texas Tech University press 75 pp.

Keegan, K.A., Reed R.N., Holycross A.T. & Painter C.W. (1999). Natural history notes: *Crotalus willardi* (ridgenosed rattlesnake). Maximum length. Herpetological Review 30(2):100.

Klauber, L.M. (1938). A statistical study of the rattlesnakes V. Head dimensions. Occasional Papers of the San Diego Society of Natural History 4:1-53.

Klauber, L.M. (1939). A statistical study of the rattlesnakes VI. Fangs . Occasional Papers of the San Diego Society of Natural History 5:1-61.

Klauber, L.M. (1997). Rattlesnakes: Their Habits, Life Histories, and Influence on Mankind. 2nd edn. Berkeley, California: University of California Press. Reprint of editions 1956 & 1972.

LaBonte, J.P. (2008). Ontogeny of prey preference in the southern Pacific rattlesnake *Crotalus oreganus helleri*. In The biology of rattlesnakes. Edited by W.K.

Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell, & S.P. Bush. Loma Linda University Press, Loma Linda, California. pp. 169–174.

Macartney, J.M., Larsen K.W. & Gregory P.T. (1989). Body temperatures and movements of hibernating snakes, *Crotalus* and *Thamanophis*, and thermal gradients of natural hibernacula. *Canadian Journal of Zoology* 67(1):108-114.

Mackessy, S.P., Williams K. & Ashton G.G. (2003). Ontogenetic variation in venom composition and diet of *Crotalus oreganus concolor*: A case of venom paedomorphosis? *Copeia* 4:769-782.

Martin, W.H. & Means D.B. (2000). Distribution and habitat relationships of the eastern diamondback rattlesnake (*Crotalus adamanteus*). *Herpetological Natural History* 7:9-34.

Martin, W.H., Brown W.S., Possardt E.& Sealy J.B. (2008). Biological variation, management units, and conservation action plan for the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*). Pp. 447-462 *In* W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell & S.P. Bush (eds.), *The Biology of Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.

Meik, J.M., Mociño-Deloya E., & Setser K. (2007). New distribution records for the Querétaro dusky rattlesnakes *Crotalus aquilus* (viperidae), with comments on morphology and habitat use. *Western North American Naturalist* 67(4):601-604.

Meik, J.M., Schoack S., Ingrasci M.J., Lawing A.M., Setser K., Mociño-Deloya E. & Flores-Villela O. (2012). Notes on activity, body size variation, and diet in Insular Speckled Rattlesnakes from the Western Sea of Cortés, México. *Herpetological Review* 43(4): 556-560.

Meik, J.M., Streicher J.W., Mociño-Deloya E., Setser K. & Lazcano D. (2012a). Shallow phylogeographic structure in the declining Mexican Lance-headed rattlesnake, *Crotalus polystictus* (Squamata:Viperidae). *Phyllomedusa* 11(1):3-12.

Mendoza-Quijano, F. & Quintero Díaz G. (2007). *Crotalus polystictus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 15 May 2015.

Mendoza-Quijano, F. & Quintero Díaz G. (2007a). *Crotalus aquilus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 15 May 2015.

Mitchell, J.C. (1986). Cannibalism in Reptiles: A Worldwide Review. Herpetological Circular No 15. Lawrence, Kansas: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

Mittermeier, R.A., Myers N., Thomsen J.B. & Fonseca G.A.D. (1998). Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* 12:516-520.

Mociño-Deloya, E. & Setser K. (2007). *CROTALUS WILLARDI* (Ridge-nosed rattlesnake) DIET. *Herpetological Review* 38(2):206.

Mociño-Deloya, E., & Setser K. (2009). *CROTALUS TRISERIATUS* (Mexican Dusky Rattlesnak). CANNIBALISM. *Herpetological Review* 40(4):2009.

Mociño-Deloya, E., Setser K., Peurach S.C. & Meik J.M. (2008). *Crotalus aquilus* in the Mexican state of México consumes a diverse summer diet. *The Herpetological Bulletin*. 105:10-12.

Mociño-Deloya, E., Setser K. & Pérez-Ramos E. (2014). Observations on the diet of *Crotalus triseriatus* (Mexican dusky rattlesnake). *Revista de la Sociedad Mexicana de Biodiversidad UNAM*. 85: 1289-1291.

- Moore, T.D., Spencer L.E., Dugnolle C.E. & Hepworth W.G.** (1974). Identification of the dorsal guard hairs of some mammals of Wyoming. Wyoming Game and Fish Department, Cheyenne, Wyoming.
- Murphy, R.W., Fu J., Lathrops A., Felman J.V, & Kovac V.** (2002). Phylogeny of the rattlesnakes (*Crotalus* and *Sistrurus*) inferred from sequences of five mitochondrial genes. *In*: G.W. Shuett, M. Höggren, M.E. Douglas. H.W. Greene (eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Salt Lake City, UT, pp. 69-92
- Paredes-García, D., Ramírez-Bautista A. & Martínez-Morales M.A.** (2011). Distribución y representatividad de las especies del género *Crotalus* en las áreas naturales protegidas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 689-700.
- Peterson, A.T., Canseco Márquez L., Contreras Jiménez J.L., Escalona-Segura G., Flores-Villela O., García-López J., Hernández-Baños B., Jiménez Ruiz C.A., León-Paniagua L., Mendoza Amaro S., Navarro-Sigüenza A.G., Sánchez-Cordero V. & Willard D.E.** (2004). A preliminary biological survey of Cerro Piedra Larga, Oaxaca, Mexico: Birds, mammals, reptiles, amphibians, and plants. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 75(2):439-466.

Polis, G.A. (1981). The evolution and dynamics of intraspecific predation. Annual Review of Ecology and Systematics, 12, 225–251.

Polis, G.A. & Myers, C.A. (1985). A survey of intraspecific predation among reptiles and amphibians. Journal of Herpetology, 19, 99–107.

Ponce-Reyes, R., Reynoso-Rosales V.H., Watson J.E.M., VanDerWal J., Fuller R.A., Pressey R.L. & Possingham H.P. (2012). Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. Nature Climate Change, 2, 448–452.

Prival, D.B. (2008). Morphology, reproduction, and habitat use of a northern population of Banded rock rattlesnake, *Crotalus lepidus klauberi*. Pp. 431-440 In W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell & S.P. Bush (eds.), The Biology of Rattlesnakes. Loma Linda University Press, USA.

Prival, D.B. & Schroff M.J. (2012). A 13-year study of a northern population of Twin-spotted rattlesnake (*Crotalus pricei*): growth, reproduction, survival, and conservation. Herpetological Monographs, 26:1-18.

Prival, D.B., Goode M.J., Swann D.E., Schwalbe C.R., & Schroff M.J. (2002). Natural history of a northern population of twinspotted rattlesnakes, *Crotalus pricei*. Journal of Herpetology 36(4):598-607.

- PROBOSQUE [Protectora de Bosques].** 2006. Programa de Desarrollo Forestal Sustentable del Estado de México 2005–2025. Estado de México, Mexico: PROBOSQUE. www.edomex.gob.mx/pbq/docs/pdf/progforestal0525.pdf; accessed on 18 May 2015.
- Pyron, R.A., Burbrink F.T., & Wiens J.J.** (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13:93.
- Ramamoorthy, T.P., Bye R., Lot A. & Fa J. (eds).** (1993). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, Oxford.
- Rebón-Gallardo, F., Flores-Villela O. & Ortíz-Ramírez D.R.** 2015. Predation of nestling house finches (*Haemorhous mexicanus*) by a dusky rattlesnake, *Crotalus aquilus*, in Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86(2).
- Reynolds, R.P. & Scott N.J. Jr.** (1982). Use of mammalian resource by a Chihuahuan snake community. Pp. 99-118 in N.J. Scott Jr. (ed.). *Herpetological communities: a symposium of the Society for the study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologists' League, August 1977*. US. Fish and Wildlife Service, Wildlife Research Report No. 13.

Sant'anna, S.S. & Abe A.S. (2007). Diet of the rattlesnake *Crotalus durissus* in southeastern Brazil (Serpentes, Viperidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42:169–174.

Sanz, L., Gibbs H.L., Mackessy S.P. & Calvete J.J. (2006). Venom proteomes of closely related *Sistrurus* rattlesnakes with divergent diets. *Journal of Proteome Research* (5):2098-2112.

Sarukhán, J., Koleff P., carabias J., Soberón J., Dirzo R., Llorente-Bousquets J., Halfter G., González R., March I., Mohar A., Anta S. & de la Maza J. (2009). Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Schuett, G.W., Repp R.A. & Hoss S.K. (2011). Frequency of reproduction in female western diamond-backed rattlesnakes from the Sonoran Desert of Arizona is variable in individuals: potential role of rainfall and prey densities. *Journal of Zoology* 284:105-113.

Schuett G.W, Hoss S.K. & Rice S.E. (2012). *Crotalus atrox* (Western Diamond-backed rattlesnake), *Crotalus ruber* (Red Diamond rattlesnake). Loss of rattle and style/matrix. *Herpetological Review* 43(2):341-342.

Schwartz, M.W. (ed.) (1997). Conservation in Highly Fragmented Landscapes. Chapman & Hall, New York, New York.

Setser, K. (2007). Use of anesthesia increases precision of Snake Length Measurements. Herpetological Review 38(4):409-411.

Setser, K., Mociño-Deloya E. & Fedorko B.G. (2005). *Crotalus willardi obscurus* (New Mexico Ridgenosed Rattlesnake). Foraging. Herpetological Review.36 (1):68-69.

Setser, K., Mociño-Deloya E., Lazcano D.& Kardon A. (2009). *CROTALUS POLYSTICTUS* (Mexican Lance-headed Rattlesnake). MAXIMUM ELEVATION. Herpetological Review 40(4):440-441.

Setser, K., Mociño-Deloya E., Pleguezuelos J.M., Lazcano D. & Kardon A. (2010). Reproductive ecology of female Mexican lance-headed rattlesnakes. Journal of Zoology 281:175–182.

Setser, K., Mociño-Deloya E. & Meik J.M. (2011). Rattle Button Loss in Juvenile Ridge-nosed Rattlesnakes (*Crotalus willardi*): A Novel Mechanism for Developmental Delay of the Rattle. Journal of herpetology 45(3):333-335.

Spencer, C.L. (2003). Geographic variation in the morphology, diet, and reproduction of widespread pitviper. *Crotalus atrox*. Unpublished Dissertation. University of Texas at Arlington, USA.

Sotelo, E. A., González Cruz G., Moreno F. & Ochoa S. (2010). La clasificación FAOWRB y los suelos del Estado de México. Zinacantepec, México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.

Taylor, E.N. (2001). Diet of the Baja California rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae). *Copeia* (2001):553-555.

Taylor, E.N. & DeNardo D.F. (2008). Proximate determinants of sexual size dimorphism in the western diamondbacked rattlesnake (*Crotalus atrox*). Pp. 91-100 *In*: W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell, & S.P. Bush (eds.), *The Biology Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.

Vázquez-Díaz, J. & Quintero-Díaz G.E. (2005). *Anfibios y reptiles de Aguascalientes*. CONABIO, México, D.F. 318 Pp.

Vincent, S.E., Herrel A. & Irschick D.J. (2004). Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology* 264: 53–59.

- Vincent, S.E., Brandley M.C., Herrel A. & Alfaro M.E.** (2009). Convergence in trophic morphology and feeding performance among piscivorous natricine snakes. *Journal of Evolutionary Biology* 22:1203-1211.
- Wallace, R.L. & Diller, L.V.** (1990). Feeding ecology of the rattlesnake *Crotalus viridis oreganus* in northern Idaho. *Journal of Herpetology* 24(3):246-253.
- Wasko, D.K.** (2009). Spatial and feeding ecology of the Fer-de-Lance (*Bothrops asper*) in Costa Rica. Open Access Dissertation, 206 Pp. University of Miami.
- Weatherhead, P.J., Knox J.M., Harvey D.S., Wynn D., Chiucchi J. & Gibbs H.L.** (2009). Diet of *Sistrurus catenatus* in Ontario and Ohio: Effects of body size and habitat. *Journal of Herpetology* 43: 693-697.
- Wittenberg, R.D.** (2012). Foraging ecology of the Timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in a fragmented agricultural landscape. *Herpetological Conservation and Biology* 7(3):449-461.
- Whorley, J. R.** (2000). Keys to Partial Mammals: A Method for Identifying Prey Items from Snakes. *Herpetological Review* 31(4):227-229.

CAPÍTULO IV

Diet of New Mexico Ridge-nosed rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) in the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro, México

Mociño-Deloya, E., Setser K., Heacker M & Peurach S. (2015). Diet of New Mexico Ridge-nosed rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) in the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro, México. Journal of Herpetology 49(1): 104-107. Impact Factor from Academic Scientific Journals 2014: 0.838.

**Diet of *Crotalus willardi obscurus* (New Mexico Ridge-nosed rattlesnake) in the
Sierra San Luis and Sierra Pan Duro, México**

Estrella Mociño-Deloya^{1,2}, Kirk Setser^{1,5}, Marcy Heacker³ and Suzanne Peurach⁴

¹Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada, Granada, ESPAÑA

²Corresponding author. E-mail: alertsemoci@yahoo.com

³Feather Identification Laboratory, Division of Birds, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Washington D.C., USA

⁴USGS Patuxent Wildlife Research Center, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Washington, D.C., USA

⁵E-mail: kwsetser@gmail.com

LRH: E. Mociño-Deloya et al.

RRH: Diet of New Mexico Ridge-nosed rattlesnake.

Abstract.—We examined the diet of New Mexico Ridge-nosed rattlesnakes (*Crotalus willardi obscurus*) from the Sierra San Luis and the Sierra Pan Duro in the northern Sierra Madre Occidental, México by palpation of stomach contents, collection of fecal material and dissection of preserved snakes encountered during August, September and October of 2003 and 2004. Including recaptures of previously captured individuals, 107 of 199 snakes contained at least one prey item. We examined 103 prey items from 92 of these snakes; some snakes contained multiple prey items. Prey items were primarily ectotherms (54.4% lizards, 21.4% birds, 13.6% scolopendromorph centipedes, and 10.7% mammals). The diet of juvenile snakes ($N = 32$) consisted primarily of lizards (62.5%) and centipedes (25.8%), although large juveniles also consumed mammals (6.3%) and passerine birds

(6.3%). Adult snakes ($N = 71$) fed primarily on lizards (50.7%) and passerine birds (28.2%), but also consumed mammals (12.7%) and centipedes (8.4%). Snakes in the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro consumed more birds than has been reported from snakes in the nearby Animas Mountains and continued to consume centipedes as adults.

Resumen. —Examinamos la dieta de la New Mexico Ridge-nosed rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) en la Sierra San Luis y la Sierra Pan Duro en el Norte de la Sierra Madre Occidental, México A través de palpación de contenidos estomacales, colecta de muestras fecales y disección de serpientes preservadas colectadas en los meses de Agosto, Septiembre y Octubre de 2003 y 2004. Capturamos 199 serpientes contando capturas y recapturas. Y de ellas 107 contenían restos de por lo menos una presa. Examinamos 103 restos de presas provenientes de 92 serpientes; algunas serpientes presentaban restos de múltiples presas. Animales ectotermos fueron el principal tipo de presa registrado (54.4% lagartijas, 21.4% aves, 13.6% ciempiés y 10.7% mamíferos). La dieta de las serpientes juveniles ($N=32$) consistió principalmente de lagartijas (62.5%) y ciempiés (25.8%), Aunque los juveniles grandes también consumieron mamíferos (6.3%) y aves paseriformes (6.3%). Las serpientes adultas ($N = 71$) se alimentan principalmente de lagartijas (50.7%) y aves paseriformes (28.2%), aunque también consumieron mamíferos (12.7%) y ciempiés (8.4%). Las serpientes en la Sierra San Luis y la Sierra Pan Duro consumieron más aves de lo que ha sido reportado para las poblaciones de Animas Mountains; y los adultos, continúan alimentándose de ciempiés.

Keywords: Chihuahua; Foraging ecology; Geographical dietary variation; Rattlesnakes; Snake; Sonora.

Introduction

Predator-prey interactions can provide insight into ecological and evolutionary processes (Weatherhead & Madsen, 2009), and aid in identifying conservation needs and in planning conservation strategies (e.g., Holycross et al., 2002a). It has long been recognized that the foraging ecology of a species can vary temporally and spatially; however, few studies of snakes encompass sufficient scope to evaluate dietary plasticity within a species (Holycross et al., 2002a, McCoy et al., 2010).

The New Mexico ridge-nosed rattlesnake, *Crotalus willardi obscurus*, is a federally threatened subspecies of the ridge-nosed rattlesnake in the United States (43 FR 34479, August 4, 1978), and, like all Mexican rattlesnakes, is listed as subject to special protection (Pr) in México (NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010). Although ridge-nosed rattlesnakes inhabit an approximately 1200 km long band encompassing nearly the entire span of the Sierra Madre Occidental and associated, semi-isolated, uplifts in northwestern México and the southwestern United States (Barker, 1992), the range of the northeastern most subspecies, *C. w. obscurus*, is usually understood to include just three disjunct mountain ranges: the Sierra San Luis in México, as well as the Animas and Peloncillo Mountains in the United States (but see methods section for discussion of Mexican place names and *C. w. obscurus* range). Subsequent to its listing in 1978, research attention has been disproportionately directed towards this subspecies, with papers published describing aspects of reproduction, diet, response to wildfire, and genetic differentiation between populations inhabiting different mountain ranges (Barker, 1991; Barker, 1992; Smith et al., 2001; Holycross and Goldberg, 2001; Holycross et al., 2002a, b; Holycross and Douglas, 2007). In some of these papers, habitat

differences between mountain ranges are described or discussed, as are possible geographic differences in snake habitat use and behavior. Despite this focus, relatively little research has occurred in México compared to in the United States, although Holycross and Douglas (2007) indicated, based on disparate data, that the Sierra San Luis harbors a larger population of *C. w. obscurus* than do the other two ranges.

Most information about the diet of *C. willardi* derives from Holycross et al.'s (2002a) study of snakes from the northern Animas Mountains, which also discussed less numerous data from snakes inhabiting the Peloncillo Mountains and the Sierra San Luis. Holycross et al. (2002a) interpreted differences in diet between populations in the Peloncillo Mountains and other ranges as evidence of regionally distinct foraging tendencies; which, along with evidence for genetic isolation of these populations, persuaded Holycross and Douglas (2007) that the Peloncillo population was an evolutionarily distinct entity and should be managed under the Endangered Species Act as an Evolutionarily Significant Unit (ESU).

This study examines the diet of the New Mexico Ridge-nosed Rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) in the Sierra San Luis (SSL) and Sierra Pan Duro (SPD), México during late summer and autumn. The goal of this study is to further document the diet of Mexican populations of *C. w. obscurus*, discuss the breadth and characteristics of *C. willardi* diet across its range, and reevaluate the hypothesis that the currently isolated *C. w. obscurus* populations exhibit distinct foraging strategies.

Materials and Methods

The range of *C. w. obscurus* in México has been presented as restricted to the Sierra San Luis. However, the area considered to be the Sierra San Luis in the zoological literature exhibits some discordance with the area identified as the Sierra San Luis in maps of the Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) and according to regional inhabitants. In Holycross and Douglas, (2007) a map of potential *C. willardi* habitat labeled as the “Sierra San Luis” includes the Sierra San Luis, Sierra Pan Duro, Sierra las Minitas, Sierra los Embudos, Sierra Pitaycachic and Sierra la Cabellera as identified in INEGI 1:250000 maps H12-3 and H12-6. A band of pine-oak woodland labeled as the Sierra San Luis in Marshall (1957), includes the Sierra San Luis, Sierra Pan Duro and Sierra Pitaycachic. A regional conservation report addresses this discordance, mentioning that most of the largely contiguous uplift northeast of the Rio Bavispe, including the Sierra San Luis, the Sierra Pan Duro, Sierra Pitaycachic, Sierra la Cabellera, Sierra las Cuevas, Sierra de las Espuelas, Sierra los Azules and Sierra Hachita Hueca, has been included within the Sierra San Luis “complex” (Bodner et al. 2006).

The inclusion of these additional named ranges within the Sierra San Luis (*sensu strictu*) may inadvertently overstate the known range of *C. w. obscurus*, which has only been observed from the SSL and SPD, and may not be present in other ranges. A low-elevation trough (Cañón el Pulpito-Cañón las Barras) separates the Sierra los Azules and Sierra Hachita Hueca from the SSL and SPD, while some other ranges appear to contain little suitable habitat. Several ranges to the south and southwest of SSL-SPD are contiguous with the SSL-SPD, and do appear to contain adequate *C. willardi* habitat; however, these ranges have been poorly explored and neither the presence, nor the

subspecific affinity, of possible *C. willardi* populations has been documented. Accordingly, we prefer to discuss the Sierra San Luis and the Sierra Pan Duro as distinct, although contiguous, ranges. This usage follows INEGI maps.

We captured *C. w. obscurus* at two sites, one in the SSL and another in the SPD during the months of August-October in 2003 and 2004. The SSL site consisted of two adjacent canyons in the northern SSL at elevations between 1780-2160 m. One canyon within this site was subjected to intense wildfire in 1989; upper elevations of a second canyon also burned in the same fire. Regenerating *Quercus spp.*, and *Arctostaphylos spp.* dominated open to dense chaparral throughout burned areas. Unburned sections of the second canyon included a narrow strip of riparian woodland dominated by *Quercus spp.* with occasional *Cupressus arizonica* and *Pinus spp.* along the canyon bottom. A mixture of grass, dense chaparral, and open *Juniperus-Quercus* savanna covered unburned canyon slopes. Ephemeral streams flowed through both canyons following rains, and water persisted in deeper pools for some weeks.

The SPD population was located approximately 30 km to the southwest in a lower-elevation canyon (1647-1844 m within the study area). This long, shallow canyon contained a larger, more speciose riparian woodland, and a well-developed streambed. We observed water in some deep pools prior to the onset of summer rains, and flowing water traversed the canyon throughout the majority of the monsoon season in both years. Riparian tree species included *Cupressus arizonica*, *Juglans major*, *Pinus spp.*, *Platanus wrightii* and *Quercus spp.* Outside of the steep, rocky canyon, flatter, rolling hills were covered with dense *Juniperus* woodland interspersed with more open savannas, chaparral and grass. Parts of this canyon were subjected to commercial logging in the first half of

the 20th century. Both sites were free of commercial-density livestock grazing in years prior to, and during, study efforts.

We measured snakes from snout to vent (SVL) to within 1 mm, and weighed snakes to the nearest 0.1 g using an electronic balance. Snake measurements were taken while snakes were anaesthetised with isoflurane to improve precision and reduce the risk of snakebite (Setser 2007). We determined sex by tail length and shape, everting hemipenes when these characters were ambiguous. To distinguish between individuals, we permanently marked snakes with subcutaneously-injected passive-integrated transponders (PIT tags) (Mociño-Deloya et al., 2009). We attempted to collect fecal samples from most snakes, regardless of whether remains were detected in the colon, by gently massaging the distal abdomen in the direction of the vent. Feces were preserved in 96% ethanol for subsequent identification. Occasionally, stomach contents were massaged to the mouth of the snake for identification, then repalped back to the snake's stomach. However, large boli, or boli that appeared to contain rough or sharp surface elements (e.g. *Sceloporus* scales) were not manipulated due to concern for snake safety. Due to logistical constraints, some snakes with food boli or feces were released prior to defecation or expression of feces; all snakes were released at the exact site of their capture. We also examined gut contents of six snakes preserved and deposited in the Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC) of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) (see Material Examined).

Fecal samples were washed in flowing water until undigested remains were obtained and allowed to air dry. Samples were examined for feathers, bills, feet, teeth, bones, hair, scales, skin or exoskeletal remnants. Avian remains were identified by

microscopic and, when available, whole feather characters. Storage in ethanol, followed by washing and drying of remains resulted in sufficient cleaning to analyze feather material. Feather samples were prepared, and microscopic feather characters were examined using established standards and references developed in the Smithsonian Institution (SI) Feather Identification Lab (Laybourne and Dove, 1994; Dove and Koch, 2010). Whole feather characters (e.g. size, color, and pattern) were compared directly to specimens in the SI Division of Birds. When possible, both microscopic and whole feather characters were used to achieve identification to the lowest taxonomic level possible. Bird names follow the American Ornithologists' Union (AOU) classification and nomenclature. Most mammalian remains were not identified beyond order; remains from two snakes were identified by microscopic examination of hair characteristics; color, gross morphology, medulla configuration, and scale pattern (Moore *et al.* 1974) were compared to reference specimens and mounted slides of hair from the Smithsonian Institution, NMNH collection. We identified reptilian remains by comparing microscopic scale characters with equivalent scales taken from preserved specimens in the MZFC. Centipedes were identified as such from exoskeletal remnants of chelicerae, leg, and body segments. We did not attempt to identify centipede remains beyond class; however, based on the size of exoskeletal remnants, and on literature records of consumption of *Scolopendra spp.* by rattlesnakes, we assume all centipede remains belonged to Scolopendromorph centipedes. Insect material was observed in numerous samples, but we assumed that all insects were ingested secondarily as stomach contents of vertebrate prey. Insect parts were always found in conjunction with vertebrate prey remnants.

We divided prey into four classes: mammals, birds, lizards, and centipedes. Although numerous authors have commented that it is uncommon to encounter more than one prey species in a single fecal sample (Holycross and Mackessy, 2002; Carfagno et al., 2006; Weatherhead et al., 2003; Weatherhead et al., 2009), we found remains from more than one prey item in 10 samples. One snake had consumed two different birds (described in Mociño-Deloya and Setser, 2007), another snake consumed two different lizards (*Sceloporus virgatus* and *Aspidoscelis (Cnemidophorus) spp*), and eight animals consumed items of different prey classes. Due to similarity of prey remnants, the consumption of multiple prey items of the same class (i.e. two rodents) is more likely to escape detection than consumption of different prey items. Because the consumption of different prey items is unlikely to represent a single predation event, we treated each prey item as a separate event. We also separately treated prey items recovered from seven snakes that were captured on two or more occasions. Snakes known to have consumed more than one prey item are thus represented in our data two or three times, in accordance with the number of predation events represented.

To analyze ontogenetic change in the diet, we used the size classes outlined in Holycross et al., (2002a), classifying snakes <350 mm in snout-vent length (SVL) as juveniles, and animals ≥ 350 mm SVL as adults. We tested if presence/absence of prey was independent of sex or size class using 2x2 chi-square contingency tables. We first analyzed sex effects among juveniles and adults separately, then combined those data when separate analyses did not suggest any interaction between sex and body size in predation frequency. We used RxC exact contingency tables to test if males and females, snakes of different size classes, and snakes from different sites, consumed different

classes of prey. We first examined differences in the diet between snakes from the SSL and the SPD using only our own data, then combined our data with data presented in Figure 2 of Holycross et al. (2002a) to compare the consumption of different prey classes across the entire range of *C. w. obscurus*. Due to geographic proximity and habitat similarity, we group data collected and presented by Holycross et al. (2002a) in the southern reaches of the SSL/northern extension of the SPD (A. Holycross pers. comm.) with data from the SPD, and data collected by Barker (1991) and also presented by Holycross et al. (2002a) with data collected from the northern SSL. We performed all analyses with Statistica 7 software.

Results

We examined 199 snakes (including recaptures of previously encountered snakes: 111 from the Sierra San Luis and 88 from the Sierra Pan Duro). Of these, 107 snakes (53.8%) contained prey boli, deposited feces, or both. We were able to identify 103 different prey items (Table 1) from 92 of the 107 snakes containing feces or food boli (eight snakes containing boli were released before defecating; seven fecal samples contained only unidentifiable organic material and urea). Six individuals contained identifiable prey during each of two separate encounters and one snake contained prey on three separate occasions. Three of these snakes consumed prey items of the same prey class each time (*Sceloporus jarrovi* & *S. jarrovi*; *S. clarki* & *S. clarki*; rodent + centipede & rodent + centipede), while four snakes consumed items of different prey classes.

Table 1. Prey consumed by *Crotalus willardi obscurus* from the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro, México. ¹ Based upon identification of the sample as Odontophoridae, and observations of quail species present on the site.

Prey taxon	Frequency	% total prey
Arthropoda	14	13.6
<i>Scolopendramorph centipede</i>	14	13.6
Aves	22	21.3
<i>Catharus guttatus</i>	1	0.9
<i>Cyrtonyx montezumae</i> ¹	1	0.9
<i>Melospiza lincolni</i>	1	0.9
<i>Spizella passerina</i>	2	1.9
<i>Troglodytes aedon</i>	2	1.9
<i>undetermined passerine</i>	15	14.6
Mammalia	11	10.7
<i>Thomomys spp.</i>	1	0.9
<i>undetermined mammal</i>	10	9.7
Squamata	56	54.4
<i>Aspidoscelis (Cnemidophorus) spp.</i>	14	13.6
<i>Elgaria kingi</i>	3	2.9
<i>Plestiodon (Eumeces) callicephalus</i>	1	0.9
<i>Sceloporus clarkii</i>	6	5.8

<i>Sceloporus gramicus</i>	1	0.9
<i>Sceloporus jarrovi</i>	5	4.8
<i>Sceloporus virgatus</i>	14	13.5
<i>Sceloporus spp.</i>	1	0.9
<i>undetermined lizard</i>	11	10.7
Total	103	100.0

Prey presence was independent of sex ($X_1^2 = 0.50$, $P = 0.4788$), even when juveniles ($X_1^2 = 0.39$, $P = 0.5342$) and adults ($X_1^2 = 0.44$, $P = 0.5969$) were analyzed separately. However, prey presence was weakly dependent on snake size class ($X_1^2 = 3.30$, $P = 0.0693$); juveniles contained prey more frequently (64.7%) than did adults (50%).

Numerous samples could not be identified to species. Species level identification was achieved for six birds; another avian sample was identified to the family Odontophoridae, and, based on observations of the quail species present at the study site, can be hypothesized with considerable certainty to have come from a Montezuma Quail (*Cyrtonyx montezumae*) resulting in seven bird identifications to species. Based on feather microstructure, the remaining 15 avian samples were determined to be passerines (Order Passeriformes). Of 13 samples with hair remains or mammal bolus, we identified only one sample to subfamily: a pocket gopher (*Thomomys spp.*). From 56 fecal samples and boli that contained lizard remains, we identified six lizard species, as well as others to genus (*Sceloporus spp.* and *Aspidoscelis spp.*).

Fourteen samples contained centipedes. Four of these were found in samples containing the remains of other prey items; however, due to the size and condition of exoskeletal remnants, the presence of numerous additional samples containing only centipede remnants, and due to previous literature reports of *Crotalus willardi* and other *Crotalus* species consuming centipedes we considered all centipedes to have been ingested as prey, rather than as the stomach contents of other prey items.

Juvenile and adult snakes consumed prey classes in different proportions (RxC exact contingency table; $P = 0.010$; Fig 1). Males and females did not consume prey classes in different proportions (contingency table Chi-square 2.20; $df = 3$; $P = 0.532$). Adult snakes ($N=71$) fed primarily on lizards (50.7%) and passerine birds (28.2%), but also consumed mammals (12.7%) and centipedes (8.4%). Juveniles ($N=32$) consumed primarily lizards (62.5%) and centipedes (25.8%), although large juveniles also consumed mammals (6.3%) and passerine birds (6.3%).

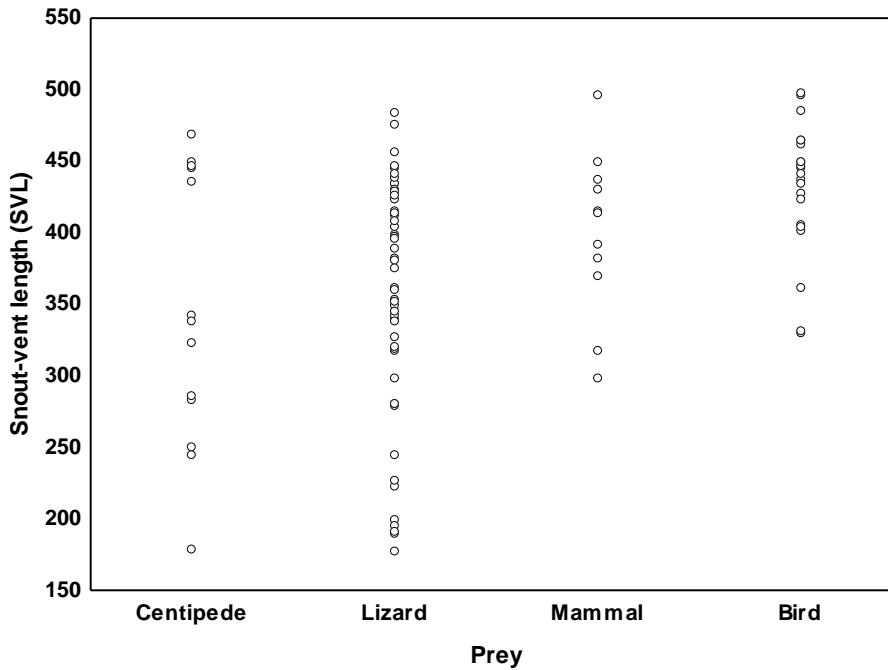


Figure 1. Association between prey class and predator (*Crotalus willardi obscurus*) snout-vent length (SVL). $N=103$

We found differences in the frequency of prey classes between the SSL and SPD sites in both juvenile (RxC exact contingency table $P = 0.001$) and adult (RxC exact contingency table $P = 0.008$; Fig. 2) snakes. Juveniles in the SSL consumed a diverse diet, while juveniles from the SPD were heavily reliant on lizards. Adults from the SSL consumed more mammals, and fewer lizards than adults from the SPD. We also encountered geographic differences in frequencies of prey classes among mountain ranges when we included data from Holycross et al. (2002a) RxC exact contingency table ; $P < 0.01$ (Table 2)

Table 2. Frequencies and expected frequencies (parentheses) of individual prey items (divided into four categories) in the diet of *Crotalus willardi obscurus* by mountain range.

	Centipede	Lizard	Mammal	Bird
SSL	12 (7.92)	19 (25.7)	18 (13.1)	16 (3.28)
SPD	10 (11.1)	48 (36.0)	5 (18.4)	7 (4.59)
Peloncillo	0 (1.58)	4 (5.14)	6 (2.62)	0 (0.656)
Animas	7 (8.40)	23(27.2)	19 (13.9)	4 (3.48)

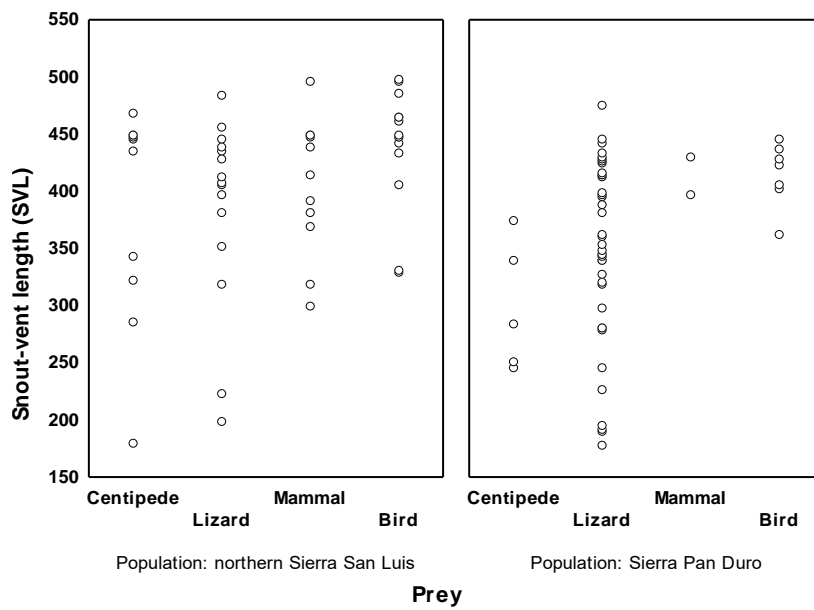


Figure 2. Association between prey class and predator (*Crotalus willardi obscurus*) snout-vent length (SVL) by study site.

Discussion

We did not find significant differences between sex in frequency of prey, perhaps because most sampling occurred after females would have given birth (Holycross and Goldberg, 2001), hence we did not encounter gravid females, which may forage less than males and non-gravid females (e.g., Macartney, 1989; Lourdais et al., 2002; Brischoux, et al., 2011). Differences in the proportion of juveniles and adults containing prey may result from a biological effect; juveniles may forage more frequently to fund growth, or may result from a sampling artifact; juveniles are more vulnerable to predators than are adult snakes, (Klauber, 1940; Setser et al., 2011) and may engage in more cryptic behaviors when not actively thermoregulating following prey capture. Conversely, adult snakes may be more vulnerable to detection due to size, or because they may engage in greater movement as a result of reproductive behaviors (Bonnet and Naulleau 1996).

We did not find evidence of any sexual difference in prey class. Several authors have encountered differences in diet between snake sexes associated with sexual size dimorphism, (Camilleri and Shine, 1991; Forsman and Lindell, 1993, Glaudas et al. 2008; Meik et al., 2012); however, we found little sexual size dimorphism among snakes at our study sites (ratio of the mean svl of the 20 largest males captured to the mean svl of the 20 largest females = 1.02). Like Holycross et al. (2002a), we found strong evidence of an ontogenetic shift in prey class. Juveniles fed almost exclusively on ectothermic prey, and did not consume bulkier endothermic prey species. Four juvenile snakes ate birds or mammals, however these were large juveniles (SVL 299-331 mm), suggesting an ontogenetic shift in diet that does not correspond precisely with sexual maturity (Fig. 1). Adult snakes did not drop smaller prey items from their diet, continuing to consume both

lizards and centipedes in significant numbers. Previous studies have also observed that adults of many snake species continue to consume the small prey items consumed by juveniles of the species (Rodríguez-Robles, 2002, Hamilton et al., 2012); however, this partially contrasts with the findings of Holycross et al. (2002a), who reported that adults ceased predation on centipedes, but continued to consume lizards.

Lizards were the most frequent prey of *C. willardi*. Prior to this paper, few lizard prey were identified to species, although Holycross et al. (2002a) summarized earlier reports of predation on *Sceloporus jarrovi* and *Elgaria kingii*, identified six lizard prey remains from the Animas mountains as *S. jarrovi*, and hypothesized that most other *Sceloporus* remains from the same site were also from *S. jarrovi*. However, *S. virgatus* was the most commonly identified lizard species taken by snakes in the SSL, and *Aspidoscelis* spp. by snakes in the SPD. Snakes consumed a diverse group of lizards (at least seven species, and likely a minimum of eight [*Aspidoscelis* remains encountered likely pertained to both *A. exsanguis* and *A. sonorae*]). *Aspidoscelis* were only encountered from snakes in the SPD, although *Aspidoscelis* were commonly observed at both sites during fieldwork. This likely reflects that, in the northern SSL, *C. willardi* were much more frequently encountered at higher elevations, where *Aspidoscelis* were rarely observed.

Snakes from the northern SSL consumed numerous small mammals. In contrast, animals from the SPD consumed many more lizards. In part, this difference reflected different population structures; we encountered a higher proportion of juveniles in the SPD (Fig. 2). However, differences persisted when we compared juveniles and adults of

these populations separately. Birds were commonly taken at both sites, but especially so in the SSL (68.2% of all total birds consumed).

Prior to this study, there were seven accounts of *C. willardi* preying on birds. Four of these accounts yielded species level identifications: Rufous-crowned Sparrow (*Aimophila ruficeps*), Townsend's Solitaire (*Myadestes townsendi*), Wilson's Warbler (*Wilsonia pusilla*) and Hermit Trush (*Catharus guttatus*) (Mociño-Deloya and Setser, 2007). The results of this study add four additional species to the list of avian prey consumed by *C. willardi*: Chipping Sparrow (*Spizella passerina*), Lincoln's Sparrow (*Melospiza lincolni*) House Wren (*Troglodytes aedon*) and Montezuma Quail (*Cyrtonyx montezumae*). The consumption of at least eight different bird species belonging to two different orders suggests that *C. willardi* are indiscriminate and frequent avian predators, consuming a variety of species small enough to swallow.

Birds were surprisingly important prey, comprising 21.3% of all dietary records (28.2% of records from adult snakes), and more than twice the frequency reported by Holycross et al. (2002a). Many of the avian prey species forage on the ground, and may be available to snakes in a number of microhabitats. However, both the SSL and SPD are xeric mountains, and even during monsoon months; access to surface water can be limited, concentrating avian activity around pools of water along canyon stream courses. We frequently observed snakes situated near pools of water, and recorded a single observation of a snake ingesting a bird adjacent to a pool of an ephemeral stream (Mociño-Deloya and Setser, 2007). We hypothesize that snakes preferentially forage for birds near watering pools. This may contribute to frequent observations of *C. willardi* in riparian habitats (Armstrong and Murphy, 1979). Several bird species consumed were

migratory (*Melospiza lincolni*, *Troglodytes aedon* and *Spizella passerina*). The inclusion of nonresident birds in the diet of *C. willardi obscurus* may represent an important influx of resources that could serve to buffer snakes from fluctuations in less motile prey populations.

We encountered differences in diet between snake populations in the SSL and SPD, both in prey class (i.e., endotherm versus ectotherm, large versus small) and in species within a prey class (i.e., *Aspidoscelis* versus *Sceloporus*). Because contiguous *C. willardi* habitat exists between the northern SSL and SPD sites, and because Holycross and Douglas (2007) found much greater gene flow within ranges than among ranges, we suggest that these differences reflect dietary plasticity within a single population, rather than differences in dietary preference between populations.

These data indicate that *C. willardi obscurus* are dietary generalists, taking arthropods, ectothermic vertebrates and endotherms as adults. This contrasts with the dietary niche of *C. lepidus*, a frequently syntopic, similarly-sized congener, which depends heavily on lizards at all body sizes (Holycross, et al., 2002c). Furthermore, the data suggest that *C. willardi obscurus* is an opportunistic predator, consuming different proportions of each prey class, and different species within prey classes, at different locations, presumably in accordance with prey availability. Dietary specialization can contribute to extinction vulnerability (Van Valkenburgh et al., 2004; Boyles and Storm, 2007), and the broadly plastic nature of *C. willardi* diet may indicate that *C. willardi obscurus* is less vulnerable to differences in prey community than it is to other aspects of habitat. From a conservation perspective, we suggest that *C. willardi obscurus* is likely

limited by habitat attributes other than the presence or abundance of particular prey species or prey classes.

Material Examined.— Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México: MZFC 17945, 17947, 17949, EMD 092, 094, 096.

Acknowledgments.—We thank the Rocky Mountain Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture for support. J.M. Pleguezuelos and X. Santos improved the paper by reviewing early drafts of this manuscript. We thank N. Ramonet, J. and V. Austin and the Ruiz family for permission to conduct field work on their properties. We also thank N. and J. A. “Chapo” Varela, J. and V Austin and the Ruiz family for their generosity in allowing us to occupy ranch buildings while undertaking this study. M. Amarello, R. Bolaños, P. and S. Condon, D. Edwards, M. Feldner, M. Goode, M. Hazel, M. Ingrasci, M. Lawing, J. León-Pérez, M. Ludwin, M. Malawy, J. Meik, C. Mendoza, H. Pérez-Méndocza, J. Rorabaugh, R. Sarsfield, A. Schneider, J. Servoss, K. Sharrack, A. Q. Spees, E. Taylor, B. Victoria-Santos and R. Villa offered valuable field assistance. We thank the Smithsonian Institution, NMNH, Division of Birds for access to museum collections and N. Rotzel and C. Cabral for comments on DNA analysis of feather remains. We also thank E. Pérez-Ramos for help and guidance with identification of reptile remains. We worked under permits OFICIO NÚM/SGPA/DGVS/07740 conferred to KS and Dr. A. Ramírez-Bautista, and OFICIO NÚM/SGPA/DGVS/08545 conferred to Dr. F. Méndez de la Cruz and EMD from Mexico’s Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT).

Literature Cited

- Armstrong, B. L., and J. B. Murphy. 1979. The natural history of Mexican rattlesnakes. University of Kansas Museum of Natural History Special Publication No. 5. Lawrence, Kansas.
- Barker, D. G. 1992. Variation, infraspecific relationship and biogeography of the Ridgenosed rattlesnake, *Crotalus willardi*. Pp. 89-105 .In Campbell J.A. and E.D. Brodie, Jr. (eds.), Biology of the pitvipers. Selva. USA.
- Barker, D. G. 1991. An investigation of the natural history of the New Mexico Ridgenose rattlesnake, *Crotalus willardi obscurus*. A Report to Endangered Species Program New Mexico Department of Game and Fish. NM 516.6-76-16.
- Bodner, G. S., J. Atchley-Montoya, R. Hanson, and W. Anderson. 2006. Natural heritage of the Peloncillo Mountain Region: a synthesis of science. World Wildlife Fund and Sky Island Alliance.
- Bonnet, X., and G. Naulleau. 1996. Catchability in snakes: consequences for estimates of breeding frequency. Canadian Journal of Zoology 74: 233-239.
- Boyles, J. G., and J. J. Storm 2007. The perils of picky eating: Dietary breadth is related to extinction risk in insectivorous bats. PloS One 2(7):e672. doi:10.1371/journal.pone.0000672
- Brischoux, F., X. Bonnet, and Shine R. 2011. Conflicts between feeding and reproduction in amphibious snakes (sea kraits, *Laticauda spp.*) Austral Ecology 36:46-52.
- Camilleri, C., and R. Shine. 1990. Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. *Copeia* 1990: 649–658.
- Carfagno G. L. F., E.J, Heske, and P. J. Weatherhead. 2006. Does mammalian prey abundance explain forest-edge use by snakes? *Ecoscience* 13:293-297.

- Dove, C. J., and S. L. Koch. 2010. Microscopy of feathers: A practical guide for forensic feather identification. *Journal of American Society of Trace Evidence Examiners*. 1:15-61.
- Forsman, A., and L.E. Lindell. 1993. The advantage of a big head: swallowing performance in adders, *Vipera berus*. *Functional Ecology*. (7):183-189.
- Glaudias, X., T. Jezhova, and J. A. Rodríguez-Robles. 2008. Feeding ecology of the Great Basin rattlesnake (*Crotalus lutosus*, Viperidae). *Canadian Journal of Zoology* 86: 723–734.
- Hamilton, B. T., R. Hart, and J. W. Sites. 2012. Feeding Ecology of the Milksnake (*Lampropeltis triangulum*, Colubridae) in the Western United States 46:515-522.
- Holycross, A. T., and M. E. Douglas. 2007. Geographic isolation, genetic divergence, and ecological non-exchangeability define ESUs in a threatened sky-island rattlesnake. *Biological Conservation* 134:142-154.
- Holycross, A. T., and S. P. Mackessy. 2002. Variation in the diet of *Sistrurus catenatus* (Massasauga), with emphasis on *Sistrurus catenatus edwardsii* (Desert Massasauga). *Journal of Herpetology* 36:454-464.
- Holycross, A. T., and S. R. Goldberg. 2001. Reproduction in Northern populations of the Ridgenose rattlesnake *Crotalus willardi* (Serpentes:Viperidae). *Copeia* 2:473-481.
- Holycross, A. T., C. W. Painter, D. G. Barker, and M. E Douglas. 2002a. Foraging ecology of the threatened New Mexico Ridge-nosed rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*). Pp. 243-251 In G. W. Schuett, M. Hoggren, M. E. Douglas, and H. W. Greene (Eds.), *Biology of the vipers*. Eagle Mountains Publishing. USA.
- Holycross, A. T., M. E. Douglas, J. R. Higbee, and R. H. Bogden. 2002b. Isolation and characterization of microsatellite loci from a threatened rattlesnake (New Mexico Ridge-nosed rattlesnake, *Crotalus willardi obscurus*). *Molecular Ecology Notes* 2, 537-539.

- Holycross, A. T., C. W. Painter, D. B. Prival, D. E. Swann, M. J. Schroff, T. Edwards, and C. R. Schwalbe. 2002c. Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (Banded Rock Rattlesnake). *Journal of Herpetology* 36:589-597.
- Klauber, L. M. 1940. A statistical study of rattlesnakes. VII: The rattle. *Occasional Paper of the San Diego Society of Natural History* 6:1-62.
- Laybourne, R. C., and C. Dove. 1994. Preparation of birdstrike remains for identification. Pp. 531-534 in *Proceedings and working papers of the Bird Strike Committee Meeting Europe 22*, Vienna.
- Lourdais, O., X. Bonnet, and P. Doughty. 2002. Costs of anorexia during pregnancy in a viviparous snake (*Vipera aspis*). *Journal of experimental Zoology* 292:487-493.
- Macartney, J. M. 1989. Diet of the Northern pacific rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*, in British Columbia. *Herpetologica* 45:299-304.
- Marshall, J. T. 1957. Birds of pine-oak woodland in southern Arizona and adjacent Mexico. *Pacific Coast Avifauna* No. 32.
- McCoy, E. D., N. Ihász, E. J. Britt, and H. R. Mushinsky. 2010. Is the Florida Sand Skink (*Plestiodon reynoldsi*) a Dietary Specialist? *Herpetologica* 66:432-442.
- Meik, J. M., K. Setser, E. Mociño-Deloya, and M. Lawing. 2012. Sexual dimorphism of head form and diet in a population of Mexican Lance-headed Rattlesnakes, *Crotalus polystictus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 633–640.
- Mociño-Deloya, E., and K. Setser. 2007. *Crotalus willardi*. DIET. *Herpetological Review* 38:206.
- Mociño-Deloya E., K. Setser, J. Pleguezuelos, A. Kardon, and D. Lazcano. 2009. Cannibalism of nonviable offspring by post parturient Mexican Lance-headed rattlesnakes (*Crotalus polystictus*). *Animal Behaviour* 77:145-150, doi:10.1016/j.anbehav.2008.09.020

- Moore, T. D., L. E. Spencer, C. E. Dugnoll, and W. G. Hepworth. 1974. Identification of the dorsal guard hairs of some mammals of Wyoming. Bulletin 14. Wyoming Game and Fish Department. USA.
- Rodríguez-Robles J. 2002. Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). Biological Journal of the Linnean Society 77:165-183.
- Setser, K. 2007. Use of anesthesia increases precision of snake length measurements. Herpetological Review 38:409-411.
- Setser, K., E. Mociño-Deloya, and J. M. Meik. 2011. Rattle button loss in juvenile Ridge-nosed rattlesnake (*Crotalus willardi*): A novel mechanism for the developmental delay of the rattle. Journal of Herpetology 45:333-335.
- Smith, L. J., A. T. Holycross, C. W. Painter, and M. E. Douglas. 2001. Montane rattlesnakes and prescribed fire. The Southwestern Naturalist 46:54-61.
- Van Valkenburgh, B., X. Wang, and J. Damuth. 2004. Cope's Rule, hypercarnivory, and extinction in North American Canids. Science 306:101-104.
- Weatherhead, P. J., G. Blouin-Demers, and K.M. Cavery. 2003. Seasonal and prey-size dietary patterns of black ratsnakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). American Midland Naturalist 150:275-281.
- Weatherhead, P. J., J. M. Knox, D. S Harvey, D.Wynn, J. Chiucchi, and H. L. Gibbs. 2009. Diet of *Sistrurus catenatus* in Ontario and Ohio: Effects of body size and habitat. Journal of Herpetology 43:693-697
- Weatherhead, P. J., and T. Madsen. 2009. Linking behavioural ecology to conservation objectives. Pp. 149-171. In: Mullin S.J. & R.A. Seigel (eds). Snakes: Ecology and Conservation. Cornell University, USA.

CAPÍTULO V

Inter-population and inter-annual variation in the diet of the Mexican lance-headed rattlesnake, *Crotalus polystictus* (Serpentes: Viperidae)

Inter-population and inter-annual variation in the diet of the Mexican lance-headed rattlesnake, *Crotalus polystictus* (Serpentes: Viperidae)

ABSTRACT

Due to morphological constraints, snakes eat their prey whole. Consequently, gape size limits the size and shape of prey that can be consumed, and many snakes show ontogenetic differences in diet. Snakes which employ ambush foraging (e.g. vipers) often exhibit a dietary shift from ectothermic (e.g. arthropods, amphibians and reptiles) to endothermic (e.g. rodents) prey. However, inter-population and inter-annual variation in diet are seldom explored. We conducted an eight-year study of the Mexican lance-headed rattlesnake (*Crotalus polystictus*), a medium-sized rattlesnake endemic to central México, capturing 1720 snakes (including recaptures) from three different sites. We examined the diet, using fecal samples, palpation of stomach contents, and regurgitated prey obtained during field encounters. In total, 517 snakes yielded identifiable prey remains. Prey consisted principally of small mammals (87.9%). Smaller numbers of reptiles (6.6%), passeriform birds (4.2%), insects (1.1%) and bird eggs (0.2%) were also consumed. In contrast to many other small and medium-sized rattlesnakes that frequently consume ectothermic prey as juveniles and endothermic prey when they are adults, *C. polystictus* of all sizes primarily ate small mammals. However, *C. polystictus* exhibited an ontogenetic shift in prey size; larger snakes fed on increasingly larger types of prey while consumption of smaller prey species decreased. We recorded differences in the proportions of prey species consumed between sites and years, highlighting dietary variability on fine spatial scales and temporally within a population.

Key words: *Crotalus*, diet, Ontogeny, México, predator/prey relationship, rattlesnake, pitvipers.

INTRODUCTION

Predator-prey interactions can provide insight into ecological and evolutionary processes (Weatherhead and Madsen, 2009). Snakes have particular morphological and physiological features that make them interesting organisms to study trophic adaptations (Greene, 1997; Cundall, 2001; Campbell and Lamar, 2004). They are gape-limited predators (Cundall and Greene, 2000), that display diverse foraging strategies (e.g. ambush and active foraging modes), and range from highly specialized to opportunistic in diet (Greene, 1997). As a group, snakes consume a wide variety of prey types and sizes (Greene, 1997; Arnold, 2001; Mushinsky, 2001) despite adhering to a highly simplified, conserved morphology. Although morphological features may constrain trophic diversification in snakes, this taxon show considerable interspecific variation in numerous ecological traits, namely foraging mode, diet ontogeny and prey specialization (Cundall, 2001; Arnold, 2001).

Many snake species undergo ontogenetic changes in diet, and two common patterns of prey-size versus snake-size relationships have been recorded: the ontogenetic telescope and the ontogenetic shift (Arnold, 2001). The ontogenetic telescope describes an increase in prey size with increasing snake size, with no exclusion of smaller prey items; the ontogenetic shift describes a pattern of snakes feeding on larger prey while also excluding smaller prey as snake size increases (Rodríguez-Robles, 2002). Numerous factors, such as differences in prey availability, habitat use, and thermal preferences

between juveniles and adults, may be important to the optimization of energy acquisition, ultimately influencing ontogenetic dietary changes (Shine, 1991). Within snakes, vipers are specialized in many life history traits: they use venom to kill prey, are ambush predators, and are capital breeders (Greene, 1997). Many vipers shift from primarily consuming small ectothermic prey as juveniles to consuming larger endothermic prey as adults, and may drop smaller prey from their diet as adults (Greene, 1997; Mushinsky, 2001). This pattern is common among rattlesnake species; however, larger species may produce neonates that are large enough to consume endothermic prey from birth (Dugan and Hayes, 2012), while small species may continue to primarily consume ectothermic prey as adults (Holycross *et al.*, 2002; Prival, 2012). Other species may exhibit ontogenetic shifts that are functionally equivalent, but do not conform to the ectotherm-endotherm model (e.g. from smaller, elongate shrews as juveniles to bulkier rodents as adults; Macartney, 1989; Wallace and Diller 1990. Along with snake size, prey availability may drive these modifications in diet ontogeny. Moreover, annual variation in weather, among other factors, may influence the abundance and distribution of resources, resulting in annual variation in the diet of snakes (Madsen and Shine, 1999; Strüssmann and Sazima, 1993; Sant'anna and Abe, 2007). Unfortunately, temporal variation in food habits, even of frequently investigated snake species, is poorly known, because of the absence of long-term field studies of single populations. Our study evaluates these sources of variation in the diet of *Crotalus polystictus*, a rattlesnake endemic to central Mexico.

Rattlesnakes are among the most frequently studied snakes in the world, and, as a group, are recognized as opportunistic predators that consume a wide variety of prey (Campbell and Lamar, 2004; Beaman and Hayes, 2008). Nonetheless, few detailed

descriptions of the diets of rattlesnakes from south of the United States exist, and relatively little is known about the diet of species and populations of rattlesnakes in México (but see; Klauber, 1972; Taylor, 2001; Campbell and Lamar, 2004; Beaman and Hayes, 2008; Glaudas *et al.*, 2008; Mociño-Deloya *et al.*, 2014, 2015). México harbors 34 of 37 currently recognized species, 19 of which are endemic to the country (Beaman and Hayes, 2008; Bryson *et al.*, 2014); however, to our knowledge, dietary information from just 17 of the 34 species in México has been published (*Crotalus aquilus* (Mociño-Deloya *et al.*, 2008), *Crotalus atrox* (Reynolds and Scott, 1982; Grismer, 2002; Spencer, 2003), *Crotalus catalinensis* (Grismer, 2002; Ávila-Villegas, 2007) *Crotalus enyo* (Taylor, 2001), *Crotalus intermedius* (Campbell and Armstrong, 1979; Campbell and Lamar, 2004), *Crotalus lepidus* (Reynolds and Scott, 1982; Barker, 1991; Holycross *et al.*, 2002), *Crotalus mitchellii* (Meik *et al.*, 2012a), *Crotalus molossus* (Reynolds and Scott, 1982), *Crotalus polystictus* (Bryson *et al.*, 2003; Meik *et al.*, 2012), *Crotalus oreganus* (Grismer, 2002), *Crotalus ravus* (Campbell and Armstrong, 1979), *Crotalus ruber* (Dugan and Hayes, 2012), *Crotalus scutulatus* (Reynolds and Scott, 1982), *Crotalus transversus* (in Campbell and Lamar, 2004), *Crotalus tortuguensis* (Klauber, 1997), *Crotalus triseriatus* (Mociño-Deloya *et al.*, 2014), *Crotalus willardi* (Barker, 1991, Holycross *et al.*, 2002a; Mociño-Deloya *et al.*, 2015). In general, species inhabiting central and southern México have been less studied than species occurring in northern México or that also range into the United States. Here, we present dietary data from a species endemic to central México.

Crotalus polystictus is a medium-sized rattlesnake (total length 50–90 cm) which primarily inhabits mid-elevation humid and sub-humid grasslands and open woodlands (Campbell and Lamar, 2004). This species exhibits sexual dimorphism in both body size

and head morphology; males are larger and have proportionally larger and broader heads than do females; these differences correspond with sexual differences in diet and provide evidence of intersexual niche divergence (Meik *et al.*, 2012). *Crotalus polystictus* also has the narrowest head relative to body size of all rattlesnakes (Klauber, 1938), lacks palatine teeth and has unusually long and straight fangs (Klauber 1939; 1997). Until the publication of Meik *et al.*'s description of sexual differences in diet (2012), little information on prey consumed by *C. polystictus* had been reported (but see Klauber, 1997; Bryson *et al.*, 2003; Vázquez-Díaz and Quintero-Díaz, 2005; Alvarado-Díaz and Suazo-Ortuño, 2006).

The objective of this study was to describe the dietary habits of *C. polystictus* based on three major axes: ontogenetic changes in diet composition, interannual variation in diet, and microgeographic differences in diet present between populations of *C. polystictus* in the state of México. To evaluate these sources of variation in the diet of a species, relatively large samples of snakes containing ingested prey must be obtained. The populations we studied provided a sufficiently large sample to permit examination of these sources of variation, and allow identification of ontogenetic, sexual, spatial and temporal patterns within the diet.

MATERIALS AND METHODS

Study area

As part of a long-term mark-recapture study, we captured snakes in three areas in the northwest corner of the state of México, sites A and site B are situated in the valley of the

Río Lerma in the vicinity of Atlacomulco, and site C is located in a nearby valley approximately 7 km NE of the Río Lerma. Due to the threatened status of this species, we omit the exact location of the study sites. All sites contained mosaics of mixed-use pasture, fallow fields and crop fields, interspersed with small earthen and concrete canals and rock walls. Sites varied between 2500–2750 m a.s.l. The climate of the region is cool and relatively aseasonal with respect to temperature, while precipitation is strongly concentrated in summer months (for more detail see Setser et al., 2010).

At all study sites, commonly encountered potential prey species for *C. polystictus* included lizards (*Barisia imbricata* and *Sceloporus torquatus*), snakes (principally *Thamnophis* spp.), small rodents (*Baiomys taylori*, *Microtus mexicanus*, *Peromyscus maniculatus* and *Reithrodontomys* spp.), larger rodents and lagomorphs (especially *Otospermophilus variegatus* and *Sylvilagus floridanus*) as well as numerous bird species. Voles (*M. mexicanus*) were more frequently observed during diurnal fieldwork in 2004 and 2005 than in subsequent years. Secretive taxa (e.g. shrews and the tree frog, *Hyla plicata*) were seldom encountered by researchers, but were not necessarily scarce.

Sample collection

Field work was conducted during eight years (2003 to 2010): May–June of 2003, June–August of 2004–2007, June–September of 2008, April–September 2009, and May–November 2010. We searched for snakes most days during these periods, typically from mid-morning to mid-afternoon, when snakes were frequently encountered basking near rodent burrows. Field work consisted of surveys, typically conducted by two researchers, for 1-8 hours per day. Snakes were captured with tongs, measured from snout to vent

(SVL) to within 1 mm under anesthesia (Setser, 2007), sexed by the length and shape of the tail, and weighed to the nearest 0.1 g. Snakes were permanently marked with subcutaneously injected passive integrated transponders (PIT) tags (Jemison *et al.*, 1995, Mociño-Deloya *et al.*, 2009). We palpated each anesthetized snake to determine the presence and, when possible, the orientation of recently ingested prey. During initial processing, we attempted to collect fecal samples from all snakes, regardless of whether remains were detected in the colon, by gently massaging the distal abdomen in the direction of the vent. Most snakes detected with undigested prey items were retained in captivity, kept in individual 18x30x43 cm plastic tubs until defecation (details regarding captive conditions in Mociño-Deloya *et al.* 2009). Occasionally, freshly ingested prey items were massaged to the mouth of the snake for identification, then repalpated back to the snake's stomach. A small number of snakes spontaneously regurgitated prey during capture or processing (N=15). Fecal samples and regurgitated prey were preserved in 96% ethanol, washed and all prey remains identified as described in Mociño-Deloya *et al.* (2015).

A number of snakes were encountered with prey remains on two or more occasions. Prey remains were presumed to have originated from separate predation events when considerable time had elapsed between captures (mean time between capture events = 438 days; 13-1494 days min and max; N = 51). When capture closely followed release, we examined differences in mass at the time of release and recapture to confirm that a new prey item had been ingested subsequent to the snake's release. Prey data from recaptured snakes were treated as independent events. Additionally, some snakes contained multiple prey items (N=39). When it was possible to confirm that prey originated from separate predation events (e.g., when prey items were different species),

each identifiable prey item was treated as an independent predation event. Prey consisting of multiple mammal pups of the same species and age were assumed to have been consumed during a single predation event, and each such event was included in analyses only once. When we observed insect material in conjunction with vertebrate prey remains, we assumed that insects were ingested secondarily as stomach contents of vertebrate prey. Some snakes contained substantial insect remains without vertebrate prey remains. In such cases, we assumed that the insects had been ingested as prey.

Analyses

We tested whether feeding rate (frequency of snakes containing prey remains) varied by snake sex, snake size, site or among years using chi-square contingency tables. For all analyses of feeding rates, we excluded pre-ecdysis neonates and gravid females because these snakes showed aphagia (pre-ecdysis neonates) or consumed prey much less frequently (gravid females) than did all other snakes.

We tested for sexual differences in feeding rate of sexually immature and sexually mature snakes separately. Likewise, we separated males and females to evaluate snake size differences in feeding rate. In both cases, snakes were divided into sexually immature (≤ 500 mm SVL) and sexually mature (≥ 501 mm SVL) size-classes based on the approximate size at which *C. polystictus* begin to reproduce (Setser *et al.*, 2010). We tested for microgeographic and annual differences in feeding rate separately among male and female snakes. Snakes from 2003 were not included in analyses of annual variation in feeding rate due to the small sample available from that year.

For analyses of dietary composition, prey items were grouped in categories based on taxonomy, and within mammals, prey size. Categories included: 1) very small mammals (nestling and juvenile mice and voles, shrews and *B. taylori*); 2) mice (*P. maniculatus* and *Reithrodontomys spp.*); 3) voles (*M. mexicanus*); 4) large rodents and lagomorphs; 5) birds and 6) reptiles. Insects were not included in analyses due to the small number of insect prey consumed (N=6). Nonviable offspring (ova and stillborn neonates) consumed by post-parturient females (N=7) and prey items that could not be identified beyond “mammal” or “cricetid rodent” (N=61) were also excluded from analyses.

For analyses of ontogenetic change in diet, we grouped snakes into five size-class categories: neonate snakes (≤ 300 mm SVL), juveniles (301-400 mm SVL), sub-adults (401-500 mm SVL), adults (501-600 mm SVL), and large adults (601-800 mm SVL). In analyses of microgeographic and annual variation in dietary composition, we restricted analyses to larger snakes (≥ 401 mm SVL) because small snakes were not captured in comparable numbers at all sites. Annual tests were further restricted to snakes from site A, the site where we collected the greatest number of snakes (N=855).

Ontogenetic, microgeographic and annual differences in prey categories were examined using chi-square contingency tables. We also calculated Renkonen index similarity percentages (Krebs, 1999) to estimate the magnitude of dietary divergence between snakes of different size classes, snakes inhabiting different sites and snakes captured in different years. Renkonen percentage overlaps were calculated using ComEcoPaC (Drozd, 2010). All other analyses were performed using Statistica 7 and 12.7 software and Kirkman's (1996) online statistical calculator.

RESULTS

We collected 1720 snakes, including both captures and recaptures. Of these, 560 snakes contained prey remains. Due to logistical reasons which precluded retaining some snakes until defecation and because some samples were too completely digested to be identified, we analysed samples from a total of 517 snakes containing identifiable prey remains. From these snakes, we recorded remains from 545 predation events. We determined the orientation of prey items consumed by 174 snakes which contained recently ingested prey. In all cases, prey had been consumed head-first. Small mammals comprised the vast majority of prey (87.9%). *Microtus mexicanus* was the most commonly consumed species (Table 1).

Table 1. Frequency of prey taxa consumed by *Crotalus polystictus* in the state of México.

Prey taxon	Frequency	Percentage of total prey
Reptilia	36	6.6
Order Squamata		
Family Anguillidae		
<i>Barisia imbricata</i>	26	4.8
Family Phrynosomatidae		
<i>Sceloporus torquatus</i>	1	0.2
Family Colubridae		
<i>Thamnophis scaliger</i>	1	0.2
Family Viperidae		
neonate <i>C. polystictus</i>	7	1.3
unidentified snake	1	0.2
Mammalia	479	87.9
Order Lagomorpha		
Family Leporidae		
<i>Sylvilagus floridanus</i>	15	2.8
Order Rodentia		
Family Cricetidae	18	3.3
Subfamily Arvicolinae		
<i>Microtus mexicanus</i>	163	29.9
Subfamily Neotominae	18	3.3
<i>Baiomys taylori</i>	30	5.5
<i>Peromyscus maniculatus</i>	76	13.9
<i>Reithrodontomys spp.</i>	57	10.5
<i>Reithrodontomiyini</i>	39	7.2
Family Geomyidae		
<i>Thomomys umbrinus</i>	1	0.2
Family Muridae		
<i>Rattus rattus</i>	3	0.6
Family Sciuridae		
<i>Otospermophilus variegatus</i>	2	0.4
Order Soricomorpha		
Family Soricidae		
<i>Cryptotis parva</i> and <i>Sorex spp.</i>	40	7.3
unidentified mammals	17	3.1
Aves	24	4.4
Order Passeriformes		
Family Fringillidae		
<i>Carpodacus mexicanus</i>	1	0.2
Family Emberizidae		
<i>Oriturus superciliosus</i>	1	0.2
<i>Passerculus sandwichensis</i>	1	0.2
undetermined sparrow	2	0.4
Family Cardinalidae		
<i>Passerina versicolor</i>	1	0.2
Family Troglodytidae		
<i>Troglodytes aedon</i>	1	0.2

undetermined passerine birds	15	2.8
Order Columbiformes		
Family Columbidae		
<i>Columbina sp.</i>	1	0.2
unidentified bird egg	1	0.2
Insecta	6	1.1
total	545	100.0

Feeding rate

We did not encounter any pre-ecdysis neonates (N = 146) that contained prey remains. Just 82 of 494 (16.6%) pregnant snakes contained prey, and just 15 of 494 (3.0%) contained recently ingested prey boli; other gravid females with prey remains contained only trace quantities of frequently highly-digested fecal material, suggesting they had not recently consumed prey. Even when snakes containing traces of fecal material were classified as having fed, gravid females consumed prey less frequently than did non-gravid adult females ($X^2 = 57.9$, $df = 1$, $P < 0.001$). Exclusive of anorectic pre-ecdysis neonates and partially anorectic gravid females, we encountered 1080 snakes, of which 478 (44.3%) contained prey remains.

Feeding rate was not dependent on sex among sexually immature snakes (N=435, females= 225, males=210) ($X^2 = 0.06$, $df=1$ $P = 0.80$). However, the proportion of sexually mature snakes containing prey remains (N=645, females= 128, males=517) was dependent on sex ($X^2 = 8.60$, $df=1$ $P < 0.001$); non-gravid sexually mature females more frequently containing prey remains (52.3 %) than sexually mature males (38.1%).

Females snakes contained prey remains independently of sexual maturity (N=353, juveniles=225, adults=128; $X^2 = 0.21$, $df=1$ $P = 0.64$), while juvenile and adult males consumed prey in different frequencies (N=727, juveniles=210, adults= 517; $X^2 = 6.76$, $df=1$ $P = 0.01$); sexually immature males more frequently (48.6%) contained prey remains than did sexually mature males (38.1%).

We did not observe any interpopulation differences in feeding rate. The presence of prey remains was independent of study site among both females (N=352, $X^2 = 0.102$, $df=2$, $P = 0.950$) and males (N=725, $X^2 = 4.50$, $df=2$, $P = 0.105$). We did not observe annual differences among female snakes (N=352, $X^2 = 6.98$, $df= 6$, $P = 0.323$), but observed annual differences in the proportion of male snakes containing prey remains (N=716, $X^2 = 18.3$, $df= 6$, $P = 0.005$).

Diet composition

We observed ontogenetic variation in composition of diet among snakes of different size classes (N=497, $X^2 = 212$, $df= 20$, $P = 0.000$). The diet of neonate snakes consisted exclusively of very small mammals, larger snakes consumed more diverse diets, taking larger prey species in addition to the smaller species consumed by smaller snakes (Table 2a). The proportion of very small mammals consumed decreased among larger snakes; snakes ≥ 600 mm SVL consumed very few small prey (Figure 1). Snakes in most sequential size classes overlapped considerably in diet; however, the diet of neonates overlapped little with the diets of larger snakes (Table 2b).

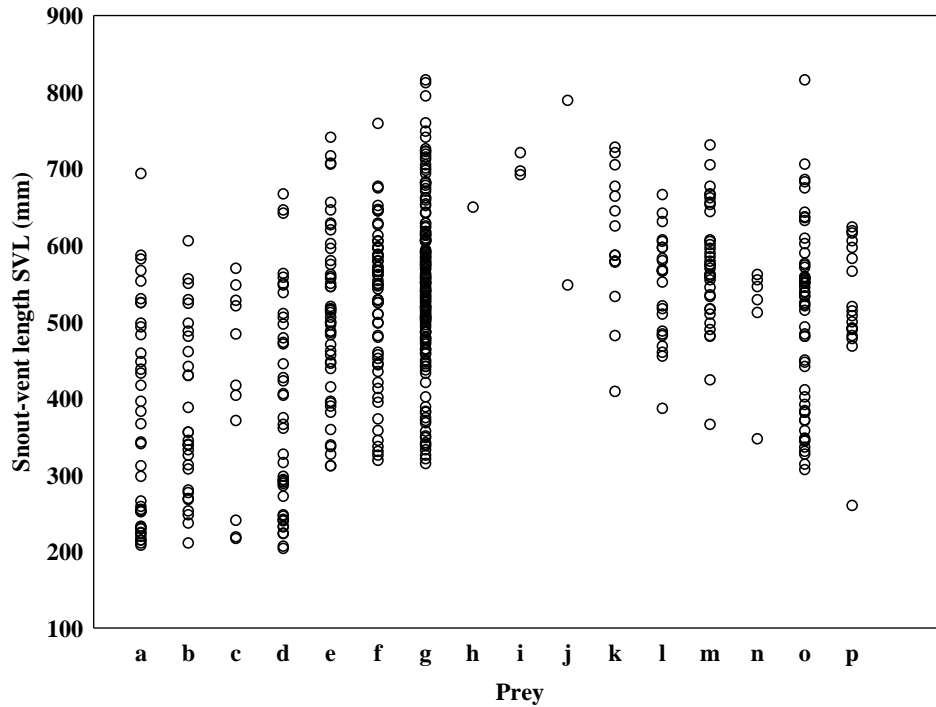


Figure 1. Relationship between prey type and snout-vent length (SVL) of *Crotalus polystictus* from the state of México (N=545). a = Soricidae, b = *Baiomys taylori*, c = neonate rodents (*Peromyscus maniculatus*, *Reithrodontomys* spp. and *Microtus mexicanus*), d = juvenile rodents (*Peromyscus maniculatus*, *Reithrodontomys* spp. and *Microtus mexicanus*), e = *Reithrodontomys* spp., f = *Peromyscus maniculatus*, g = *Microtus mexicanus*, h = *Thomomys umbrinus*, I = *Rattus rattus*, j = *Otospermophilus variegatus*, k = *Sylvilagus floridanus*, l = birds, m = reptiles, n = insects, o = undetermined rodent, p= undetermined mammals.

Table 2a. Frequencies and percentages of prey items divided into six categories in the diet of the five size classes of *Crotalus polystictus* in the state of México (N= 497).

	Very small mammals §	Mice ¥	Voles £	Larger mammals ¢	Birds	Reptiles
Neonates (≤ 300 mm)	48 (100.0)					
Juveniles (301-400 mm)	22 (32.8)	27 (40.3)	16 (23.9)		1 (1.5)	1 (1.5)
Sub-adults (401-500 mm)	24 (24.2)	33 (33.3)	30 (30.3)	2 (2.0)	6 (6.1)	4 (4.0)
Adults (501-600 mm)	23 (13.3)	57 (32.9)	60 (34.7)	7 (4.0)	12 (6.9)	14 (8.1)
Large adults (601-800 mm)	5 (4.5)	31 (28.2)	47 (42.7)	12 (10.9)	5 (4.5)	10 (9.1)

§ *Baiomys*, Soricidae and pups of mice (*Peromyscus* and *Reithrodontomys*).

¥ *Peromyscus* and *Reithrodontomys*.

£ *Microtus*.

¢ *Sylvilagus*, *Rattus* and Sciuridae

Table 2b. Dietary overlap by Renkonen similarity percentage among five size classes of *Crotalus polystictus* in the state of México.

	Juveniles	Sub-adults	Adults	Large adults
Neonates	33	24	13	5
Juveniles		84	73	60
Sub-adults			89	74
Adults				84

We found interpopulation differences in the proportions of prey types consumed ($N=382$, $X_1^2 = 30.1$, $df=10$, $P =0.001$). Chiefly, voles were less commonly consumed at site C than at other sites. Instead, mice were the most commonly consumed prey at this site (Table 3a). Dietary composition of snakes inhabiting sites A and B overlapped substantially, but overlapped less with the diet of snakes at site C (Table 3b).

Table 3a. Frequencies and percentages of prey items divided into six categories at three sites in the diet of sub-adult, adult and large adult *Crotalus polystictus* in the state of México (N= 382).

	Very small mammals §	Mice ¥	Voles £	Larger mammal s ¢	Birds	Reptiles
Site A	46 (15.2)	82 (27.2)	119 (39.4)	16 (5.3)	16 (5.3)	23 (7.6)
Site B	2 (4.7)	17 (39.5)	16 (37.2)	3 (7.0)	2 (4.7)	3 (7.0)
Site C	4 (10.8)	22 (59.5)	2 (5.4)	2 (5.4)	5 (13.5)	2 (5.4)

§ *Baiomys*, Soricidae and pups of mice (*Peromyscus* and *Reithrodontomys*).

¥ *Peromyscus* and *Reithrodontomys*.

£ *Microtus*.

¢ *Sylvilagus*, *Rattus* and Sciuridae

Table 3b. Dietary overlap by Renkonen similarity percentage between sub-adult, adult and large adult *Crotalus polystictus* inhabiting different sites in the state of México.

	Site B	Site C
Site A	86	59
Site B		65

The diet of snakes inhabiting site A varied among years (N= 302, $X^2 = 96.5$, $df=30$, $P =0.000$). In 2004 and 2005, snakes primarily consumed voles. In subsequent years, snakes consumed a more diverse diet (Table 4a). The dietary overlap between snakes captured in different years varied greatly. For example, snakes consumed very

similar diets in 2004 and 2005, but consumed distinctly different diets in 2004 and 2010 (Table 4b).

Table 4a. Frequencies and percentages of prey items divided into six categories in the diet of sub-adult, adult and large adult *Crotalus polystictus* captured in different years at a single site (Site A) in the state of México (N= 302).

	Very small mammals	Mice¥	Voles£	Larger mammals	Birds	Reptiles
	§			¢		
2004	2 (6.7)	4 (13.3)	23 (76.7)	1 (3.3)		
2005	3 (7.0)	9 (20.9)	31 (72.1)			
2006	7 (20.0)	4 (11.4)	22 (62.9)		2 (5.7)	
2007	12 (19.4)	21 (33.9)	13 (21.0)	7 (11.3)	5 (8.1)	4 (6.5)
2008	8 (16.7)	14 (29.2)	17 (35.4)	2 (4.2)	3 (6.3)	4 (8.3)
2009	5 (12.2)	15 (36.6)	9 (22.0)	3 (7.3)	3 (7.3)	6 (14.6)
2010	9 (20.9)	15 (34.9)	4 (9.3)	3 (7.0)	3 (7.0)	9 (20.9)

§*Baiomys*, Soricidae and pups of mice (*Peromyscus* and *Reithrodontomys*).

¥*Peromyscus* and *Reithrodontomys*.

£*Microtus*.

¢*Sylvilagus*, *Rattus* and Sciuridae

Table 4b. Dietary overlap by Renkonen similarity percentage among sub-adult, adult and large adult *Crotalus polystictus* captured in different years at a single site (Site A) in the state of México.

	2005	2006	2007	2008	2009	2010
2004	92	81	44	59	45	33
2005		81	49	63	50	37
2006			57	69	51	46
2007				84	88	83
2008					82	74
2009						85

DISCUSSION

Crotalus polystictus in our study area exhibited a strong preference for small mammalian prey. Comparable percentages of small mammals (>70%) have been reported for many larger-bodied rattlesnakes (species exceeding 100 cm total length) (Reynolds and Scott, 1982; Weaver and Lahti, 2005; San't Anna and Abe, 2007; Dugan and Hayes, 2012; Wittenberg 2012), and rattlesnakes inhabiting regions with scarcity of ectotherms (Macartney, 1989). However, most medium and small-bodied rattlesnakes display a tendency to include ectothermic prey in their diet (Taylor, 2001 Holycross *et al*, 2002; 2002a, Mackessy *et al* 2003; Prival *et al*, 2002; Mociño-Deloya *et al.*, 2015).

Snakes display a preference for ingesting prey items head-first (Rodríguez-Robles, 2002). Many authors have recorded that orientation preference is influenced by the type of prey taken (Greene, 1976; Vincent *et al.*, 2006; Pleguezuelos *et al.*, 2007). Snakes ingest bulky prey such as mammals head-first significantly more frequently than other less bulky and more elongated prey as an energetic adaptation to reduce the cost of prey handling (Vincent *et al*, 2006). *Crotalus polystictus* exclusively ingested prey head-first, perhaps concomitant with a diet heavily dependent on small mammals.

Feeding rate

Infrequent feeding by gravid females is common among rattlesnakes (Keenlyne, 1972; Macartney, 1989; Wittenberg, 2012); however, high-frequency feeding has also been

observed in at least one species, *C. atrox* (Schuett *et al.*, 2013). Gravid snakes in our study area were invariably encountered while basking near a rodent burrow; we did not observe a gravid female in other microhabitats or engaging in any foraging activity at any time during fieldwork. According to Wittenberg (2012), observations of pregnant females feeding may be explained by successful foraging prior to or early in gestation, coupled with the long fecal retention times characteristic of vipers (Lillywhite *et al.* 2002). Many of the gravid female *C. polystictus* we encountered with prey remains contained only traces of highly-digested fecal material, suggesting that despite the presence of fecal material, these females had not fed recently. Nonetheless, a small minority of gravid females contained fresh food boli, and unambiguously fed during gestation, possibly opportunistically encountering prey while occupying basking microhabitats.

We frequently observed groups of pre-ecdysis neonates basking near rodent burrows. None of these pre-ecdysis neonates contained prey material, whereas post-ecdysis neonates of similar sizes were typically encountered singly, and contained prey material approximately half of the time they were encountered. We infer that neonates were born in or near rodent burrows, and remained near natal sites with siblings until after completing first ecdysis (11 ± 2 days following birth; Setser *et al.*, 2010), before dispersing and beginning to forage.

Sexually mature male snakes were encountered with prey remains less frequently than were non-gravid sexually mature females and sexually immature snakes. It may be that adult males experience less pressure to continuously forage than do growing juvenile snakes or sexually mature females that must face the energetic demands of reproduction

(Santos and Llorente, 2004) as well as engage in extended periods of partially anorectic gestation.

Diet composition

Crotalus polystictus of all sizes in our study area exhibited a strong preference for small mammalian prey. This contrasts with the general observation that while small mammals comprise the bulk of the diet of larger rattlesnakes (> 70 cm TL) of all ages, smaller and medium-sized species predominantly feed on smaller ectothermic prey as juveniles and mammals as adults (Klauber, 1997), an observation echoed by Campbell and Lamar (2004). Many small and medium-bodied rattlesnakes from southern latitudes take greater percentages of ectotherms, especially when young (Taylor, 2001; Holycross *et al.*, 2002; 2002a; Prival *et al.*, 2002; Campbell and Lamar, 2004). However, diets composed of comparable percentages of mammals as in *C. polystictus* have been reported for many medium and large-bodied rattlesnake species (Reynolds and Scott, 1982; Weaver and Lahti, 2005; San't Anna and Abe, 2007; Dugan and Hayes, 2012; Wittenberg 2012), especially rattlesnakes in environments with few ectothermic prey available (Macartney, 1989; Weatherhead *et al.*, 2009; Wallace and Diller, 1990). Surprisingly, although potential ectothermic prey were abundant in the study area, neonate *C. polystictus* relied exclusively on a diet of small mammals. Reptiles were a minor component of the diet of *C. polystictus* in the study area, almost entirely consisting of *B. imbricata*, whereas *Sceloporus torquatus* was recorded as a prey item only once. The relative rarity of these species within the diet of *C. polystictus*, despite their abundance in the study area, suggests that they were less preferred as prey than were small mammals. As the gape size of neonate *C. polystictus* constrains available prey, their diet was limited to the smallest

mammals available such as *Cryptotis parva*, *Sorex* spp., *B. taylori*, and neonates and juveniles of other rodents, especially *Reithrodontomys* spp. and *P. maniculatus*. Neonates of large rattlesnakes (da Graça Salomão *et al.*, 1995; Clark, 2002; San't Anna and Abe, 2007) have frequently been observed to feed principally on mammals, as have neonates of rattlesnakes inhabiting northern climes (Macartney, 1989; Wallace and Diller, 1990). However, this trait is uncommon among medium-sized species that occur in areas where potential ectothermic prey are abundant. In contrast to the typical dietary ontogeny of smaller rattlesnakes, reptiles were not consumed at all by neonate snakes, were consumed infrequently by juveniles and sub-adults and were consumed most frequently by larger snakes.

Interspecific ophidiophagia was uncommon in *C. polystictus*; the lone snake identified as a prey item was a garter snake, *Thamnophis scaliger*. As noted by Klauber (1997), interspecific ophidiophagy is uncommon in rattlesnakes, although some species may consume snakes in greater numbers (Weatherhead *et al.*, 2008; Mociño-Deloya, *et al.*, 2008). Cannibalism in *C. polystictus*; however, was more common, and consisted of post-parturient adult females that consumed their own stillborn and ova. This behavior was exclusively observed in post-parturient females, perhaps because males have limited access to this resource (Mociño-Deloya, *et al.*, 2009).

Crotalus polystictus consumed at least six different ground foraging bird species belonging to two different orders, suggesting that they are indiscriminate, if infrequent, predators of ground-foraging birds. We recorded only one predation event involving a bird egg. Insects and other arthropods have been recorded as prey eaten by rattlesnakes,

but many records are less than definitive (Klauber, 1997). Insects were infrequently encountered as prey items; surprisingly, as gravid females are semi-anorectic, three of the six instances of insect predation involved pregnant females. We suggest that on these occasions, insects may have been opportunistically consumed by gravid females while engaging in gestation-related basking which effectively precluded foraging for more typical prey species.

In addition to the consumption of larger prey species with increasing size, *C. polystictus* displayed an ontogenetic shift in the lower size limit of their prey. Large adult snakes not only consumed larger prey species than did smaller snakes, but they also consumed fewer smaller prey species. The largest snakes consumed a diet that only slightly overlapped with the diet of neonates. Large snakes may refrain from consuming small prey items because the energetic cost or survival risk of foraging for, capturing and ingesting small prey may be too high in relation to their energy content to make foraging for these species worthwhile (Arnold 2001). Alternatively, foraging for more optimally sized prey may preclude foraging for small prey items. For example, a rattlesnake engaged in ambush foraging may not be efficient at accurately striking and capturing relatively small prey items (Arnold, 2001). This type of ontogenetic change in the diet of a species as a function of body size occurs in many predators, including snakes (Godley 1980; Rodríguez-Robles, 2002).

Most studies of snake diet survey a single area over a relatively short period of time (e.g. Wallace and Diller, 1990; Wittenberg, 2012) or investigate ecological or geographic patterns in diet using dietary data collected opportunistically from across the range of a species (e.g. Rodríguez-Robles, 2002; Glaudas *et al.*, 2008). As such, few

studies can assess variation in diet between different sites within a region or among years, and the magnitude of this variation may be underappreciated. Our results indicate that rattlesnakes inhabiting one study site consumed a diet that scarcely included the most common prey species, voles, at two other sites. Annual variation was even more pronounced, with the most salient difference again being the proportion of voles consumed. Two explanatory hypotheses are both consistent with these data as well as the authors' field observations of more abundant vole populations in 2004 and 2005 compared to subsequent years: 1) *C. polystictus* may exhibit a preference for voles, consuming them to the greatest extent efficiently possible, and only replacing voles with other species when voles are less available, or 2) *C. polystictus* may consume appropriately-sized small mammals in proportion to their availability, taking large proportions of voles when vole populations are abundant compared to other small mammals.

Most rattlesnakes rely heavily on ambush tactics (Reiner *et al*, 1984; Clark, 2006), but some species are also known to actively search for nests and nestling prey (Dugan and Hayes, 2012). Based upon prey items consumed, we infer that *C. polystictus* used both foraging strategies, actively foraging to encounter nestling rodents and rabbits and engaging in ambush foraging for motile, surface-active prey such as ground-foraging birds. Unfortunately, most prey consumed (e.g. shrews, adult rodents) may have been encountered using either active foraging or ambush foraging, making it difficult to discern the relative importance of each foraging strategy. Interestingly, although we registered over 1700 encounters with *C. polystictus*, we never observed a *C. polystictus* in an unambiguous ambush posture; the vast majority of snakes were encountered basking adjacent to rodent burrows from mid-morning through early afternoon.

We consider four hypotheses that are consistent with these observations: 1) *C. polystictus* primarily actively forages above ground, 2) *C. polystictus* engage in either or both, ambush and active foraging, but primarily within rodent burrow systems, 3) *C. polystictus* engage in crepuscular or nocturnal surface ambush or active foraging, or 4) *C. polystictus* engage in diurnal surface ambush foraging, but are difficult for human searchers to observe when doing so. The first and second hypotheses are best supported by the presence of altricial rabbit pups, rodent litters and a single instance of egg predation in their diet, all suggestive of active foraging. However, these prey items were relatively minor components of the diet and contrast with the fact that we uncommonly encountered *C. polystictus* moving, as might be expected for an active foraging snake. The second hypothesis may also be supported by relatively narrow head morphology, unique among rattlesnakes, and modified dentition that may be adaptations to envenomating and handling prey in subterranean tunnels (Meik *et al.*, 2012). However, elongated head length may also simply correspond to a diet of bulky prey relative to body size, such as a heavily mammalian diet (Rodríguez-Robles, 2002). The third hypothesis is consistent with the lack of observations of snakes engaging in either active or ambush foraging during the times of day we typically searched, but we also never encountered any *C. polystictus* on roads at night within the region, although *C. polystictus* is reliably encountered at night elsewhere within its range (pers. observ of the authors.; pers. communication, Chris Gruenwald). Furthermore, temperatures drop notably at night in the region, and the typical cool nights may preclude most nocturnal foraging. Likewise, the fourth hypothesis cannot be dismissed, despite the relative lack of dense vegetation in the study area during most of the year.

Our data indicate that *C. polystictus* can be considered dietary specialists; taking endothermic prey as their principal prey at all ages. They overwhelmingly consume small mammals, even when other kinds of prey were abundant within the study area. This specialization is most dramatic among neonate *C. polystictus*, which exclusively consumed small mammals. Despite this apparent specialization on small mammalian prey, *C. polystictus* exhibits variation in the type and proportion of prey species consumed at different sites and across different years. Furthermore, larger snakes consumed increasingly diverse diets, consuming birds and reptiles as well as mammals, albeit in small proportions. Although largely anorectic, reproductive females consumed atypical prey species, including cannibalizing nonviable offspring and taking insects. Both neonate and adult *C. polystictus* consumed nestling mammals as well as adult endothermic prey, suggesting that foraging strategy was also variable.

Crotalus polystictus is distributed across the relatively flat, fertile valleys of central México, where dense human populations have modified most available habitats (Campbell and Lamar, 2004). Snakes inhabiting these zones, including *C. polystictus*, have been identified as being the most vulnerable of region (González *et al.*, 1986). Habitat destruction is the likely the greatest threat to snakes inhabiting the region, and in the Valley of Toluca where our study sites are situated, both residential and agricultural development have increased in recent years, along with human population densities. Since the termination of our field work, part of one of the study sites has been converted to a residential development, highlighting the rapid pace of habitat alteration in the region. While *C. polystictus* apparently tolerates some human activity and habitat alteration, occurring in pastures and along the margins of cropfields, wide swathes of the Valley of Toluca do not appear to support populations of *C. polystictus* and the remaining

fragmented patches of habitat are vulnerable to conversion to more intensive use that may render them unsuitable as habitat for rattlesnakes. Certain life-history traits may increase the vulnerability of a species to extinction, and dietary specialization has been identified as a trait that can contribute to extinction vulnerability (Van Valkenburgh *et al.*, 2004; Boyles and Storm, 2007; Santos *et al.*, 2007). Among *C. polystictus*, dietary specialization, especially of neonate and juvenile snakes, may further increase the vulnerability of this species to local extinctions. Disturbed areas that continue to support populations of rodents may be unsuitable as habitat if they do not also support populations of shrews and pygmy mice upon which neonate snakes heavily relied. Accordingly, conservation management of *C. polystictus* must account for the continued survival of adequate habitat as well as the presence of diverse native prey communities necessary to support snakes of all ages in localities where this rattlesnake is still present.

ACKNOWLEDGMENTS

Thus manuscript was improved by critical comments from Juan Manuel Pleguezuelos, Xavier Santos, Kirk Setser and D. Setser. We thank J. L. Águilar, M. Amarello, E. Deloya, M. Feriche, J. Flores, U. Garcia, A. Godambe, A. Kardon, D. Lazcano, J. León, E. Maldonado, J. Meik, B. Muscher, D. Ontiveros, S. Reguera, D. Sánchez, B. Victoria, volunteers from the San Antonio, Atlanta, Houston, San Diego zoos, and Laboratorio de Vertebrados de la UGR for their assistance in the field. We thank E. Pérez for assistance with scales identifications, B. Victoria for taxidermy of mammals and L. León-Paniagua for identifications of mammals collected. We thank the Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, for the use of collections and facilities. We thank Lic. Jorge Martínez-Lombarry for generously allowing access to his property. We also thank

Porfirio Sánchez and his family for their warm welcome and assistance throughout the course of our fieldwork. We thank T and E, Inc. for support through research grants awarded to both EMD and KS, and The Explorers Club for a research grant awarded to K. Setser, AECI 2008 and 2009 grant awarded to JMP. We also thank the Universidad de Nuevo León, the Houston Zoo, the San Antonio Zoo and Donald and Carole Setser for further support. Lic. María Teresa Elida Fernández Galicia de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA) Cordinación General del Servicio Meteorológico Nacional by providing meteorological data. Our research was authorized by the SEMARNAT in permits issued to EMD (OFICIO NÚM. SGPA/DGVS/01212/04, 01792/05, 00799/06, 06320/06, 01083/07, 06844/07, y 02373/09, 00614/11).

REFERENCES

- Alvarado Díaz J. & Suazo Ortuño I.** (2006). Reptiles venenosos de Michoacán. Universidad michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México 118 pp.
- Arnold, S.J.** (2001). Foraging theory and prey-size–predator-size relations in snakes. *In*. Snakes: ecology and behavior. *Edited by* R.A. Seigel and J.T. Collins. Caldwell, NJ: The Blackburn press. Pp 87-115. Reprint of first edition 1993.
- Ávila-Villegas, H., Martins M., & Arnaud G.** (2007). Feeding ecology of the endemic rattleless rattlesnake, *Crotalus catalinensis*, of Santa Catalina Island, Gulf of California, México. *Copeia* 2007:80–84.

- Barker, D.G.** (1991). An investigation of the natural history of the New Mexico ridgenose rattlesnake, *Crotalus willardi obscurus*. Report to the New Mexico Dept. of Fish and Game, Santa Fe, New Mexico.
- Beaman, K.R. & Hayes W.K.** (2008). Rattlesnakes: research trends and annotated checklist. Pp. 5–16 *In* W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell, and S.P. Bush (Eds.), *The Biology of Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.
- Boyles, J. & Storm J.J.** (2007). The perils of picky eating: Extinction risk correlates with dietary breadth in vespertilionid bats. *Plos One* 2(7):e672.
- Bryson, R.W.Jr., de la Rosa-Lozano G.U. & Lazcano D.** (2003). Observations on a population of mexican lance-headed rattlesnakes (*Crotalus polystictus*) from an agricultural area in the mexican state of Mexico. *Herpetological Review*, 34, 313–314.
- Bryson, R.W.Jr., Linkem C.W., Dorcas M.E., Lathrop A., Jones J.M., Alvarado-Díaz J., Grunwald C.I. & Murphy R.W.** (2014). Multilocus species delimitation in the *Crotalus triseriatus* species group (Sepentes: Viperidae: Crotalinae), with the discription of two new species. *Zootaxa* 3826(3):475-496.

- Campbell, J.A. & Armstrong B.L.** (1979). Geographic variation in the Mexican Pygmy Rattlesnake, *Sistrurus ravus*, with the description of a new subspecies. *Herpetologica* 35(4):304-317.
- Campbell, J.A. & Lamar W.W.** (2004). The venomous reptiles of the western hemisphere. Ithica, New York: Cornell University Press.
- Ceballos G. y Oliva G.** (2005). Los mamíferos silvestres de México. CONABIO y Fondo de Cultura Económica, Mexico. Pp: 659.
- Clark, R.W.** (2002). Diet of the Timber Rattlesnake, *Crotalus horridus*. *Journal of Herpetology* 36(3):494-499.
- Clark, R.W.** (2006). Fixed videography to study predation of an ambush foraging snake, *Crotalus horridus*. *Copeia*:181-187.
- Cundall, D.** (2001). Functional Morphology. *In*: Seigel R.A., Collins J.T. and Novak S.S., eds. *Snakes, ecology and evolutionary biology*. Caldwell, NJ: The Blackburn press. Pp: 106–142. Reprint of first edition 1987.
- Cundall, D. & Greene H.W.** (2000). Feeding in snakes, pp. 293-333. *In*: *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates*. K. Schwenk (ed.). Academic Press: San Diego.

- da Graça Salomão, M., S.M.A. Santos & G. Puerto** (1995). Activity pattern of *Crotalus durissus* (Viperidae, Crotalinae): Feeding, reproduction, and snakebite. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30:101-106.
- Drozd, P.** (2010). ComEcoPaC: Community Ecology Parameter Calculator. Version1. Available: <http://prf.osu.cz/kbe/dokumenty/sw/ComEcoPaC/ComEcoPaC.xls>.
- Dugan, E.A. & Hayes W.K.** (2012). Diet and feeding ecology of the red diamond rattlesnake, *Crotalus ruber* (Serpentes:Viperidae). *Herpetologica* 68(2):203-217
- Gibbons, J.W., Scott D.E., Ryan T.J., Buhlmann K.A., Tuberville T.D., Metts B.S., Greene J.L., Mills T., Leiden Y., Poppy S. & Winne C.T.** (2000). The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience* 50(8): 653-666.
- Gibbs, H.L., Sanz L., Chiucchi J.E., Farrell T.M. & Calvete J.J.** (2011). Proteomic analysis of ontogenetic and diet-related changes in venom composition of juvenile and adults dusky pigmy rattlesnake (*Sistrurus miliaris barbouri*) *Journal of Proteomics* 74:2169-2179.
- Glaudas, X., Jezkova T. & Rodríguez-Robles J.A.** (2008). Feeding ecology of the Great Basin Rattlesnake (*Crotalus lutosus*, Viperida). *Can. J. Zool.* 86:723-734.
- Godley, J.S.** (1980). Foraging ecology of the striped swamp snake, *Regina alleni*, in southern Florida. *Ecol. Monogr.* 50:411-436. Doi:10.2307/1942651.

- Greene, H.W.** (1997). Snakes: The evolution of mystery in nature. University of California Press, Berkeley.
- Grismer, L.L.** (2002). The Amphibians and reptiles of Baja California, its Pacific islands, and the islands in the Sea of Cortés: natural history, distribution and identification. University of California Press, Berkeley.
- Holycross, A.T., Painter C.W., Prival D.B., Swann D.E., Schroff M.J., Edwards T. & Schwalbe C.R.** (2002). Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (banded rock rattlesnake). *Journal of Herpetology* 36:589-597.
- Holycross, A. T., Painter C. W., Barker D. G. & Douglas M. E.** (2002a). Foraging ecology of the threatened New Mexico Ridge-nosed rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*). Pp. 243-251 In G. W. Schuett, M. Hoggren, M. E. Douglas, and H. W. Greene (Eds.), *Biology of the vipers*. Eagle Mountains Publishing. USA.
- Jemison, S.C., Bishop L.A., May P.G. & Farrell T.** (1995). The impact of PIT-tags on growth and movement of the rattlesnake, *Sistrurus miliarius*. *Journal of Herpetology*, 29, 129–132.
- Keenlyne, K.D.** (1972). Sexual differences in feeding habits of *Crotalus horridus horridus*. *Journal of Herpetology* 6:234–237.

Kirkland, G.L., Jr. (1990). Patterns of initial small mammal community change after clearcutting of temperate North American forest. *Oikos* 59:313-320.

Kirkland, T.W. (1996). Statistics to use. <http://www.physics.csbsju.edu/stats/> (6 October 2015).

Klauber, L.M. (1938). A statistical study of the rattlesnakes V. Head dimensions. *Occasional Papers of the San Diego Society of Natural History* 4:1-53.

Klauber, L.M. (1939). A statistical study of the rattlesnakes VI. Fangs . *Occasional Papers of the San Diego Society of Natural History* 5:1-61.

Klauber, L.M. (1997). *Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind*. Berkeley Two Vols. University of California Press. Berkeley, CA. USA. Reprint of editions 1956 & 1972.

Krebs, C.J. (1999). *Ecological methodology*. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.

Lillywhite, H.B., De Delva P. & Noonan B.P. (2002). Patterns of gut passage time and the chronic retention of fecal mass in viperid snakes. Pp. 427-506 In *Biology of the Vipers*. Shuett, G.W., Hoggren M., Douglas M.E. & Greene H.W. (Eds). Eagle Mountain Publishing LC, Eagle Mountain, Utah, USA.

Macartney, J.M. (1989). Diet of the Northern pacific rattlesnake, *Crotalus viridis oregonus*, in British Columbia. *Herpetologica* 45(3):299-304.

- Mackessy, S.P. Williams K. & Ashton K.G.** (2003). Ontogenetic variation in venom composition and diet of *Crotalus oreganus concolor*: A case of venom paedomorphosis? *Copeia* 2003:769-782.
- Madsen, T., & Shine R.** (1999). The adjustment of reproductive threshold to prey abundance in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology* 68:571-580.
- Meik, J.M., Setser K., Mociño-Deloya E. & Lawing M.** (2012). Sexual differences in head form and diet in a population of Mexican Lance-headed Rattlesnakes, *Crotalus polystictus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 106:633-640.
- Meik, J.M., Schaack S., Ingrsci M.J., Lawing A.M., Setser K., Mociño-Deloya E. and Flores-Villela O.** (2012a). Notes on Activity, Body Sized Variation, and Diet in Insular Speckled Rattlesnakes from the Western Sea of Cortés, México. *Herpetological Review* 43(4):556-560.
- Mociño-Deloya, E., Setser K., Peurach S.C. & Meik J.** (2008). *Crotalus aquilus* in the Mexican state of México consumes a diverse summer diet. *Herpetological Bulletin* 105:10-12.
- Mociño-Deloya, E., Setser K., Pleguezuelos J., Kardon A. & Lazcano D.** (2009). Cannibalism of nonviable offspring by post parturient Mexican lance-headed rattlesnakes (*Crotalus polystictus*). *Animal Behaviour* (77) 145-150, doi:10.1016/j.anbehav.2008.09.020.

- Mociño-Deloya, E., Setser K. & Pérez-Ramos E.** (2014). Observations on the diet of *Crotalus triseriatus* (Mexican Dusky rattlesnake). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:1289-1291.
- Mociño-Deloya, E., Setser K., Heacker M. & Peurach S.** (2015). Diet of New Mexico Ridgenosed Rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) in the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro, México. *Journal of Herpetology* 49(1):104-107.
- Mushinsky, H.R.** (2001). Foraging ecology. *In*: Seigel R.A., Collins J.T. and Novak S.S., eds. *Snakes, ecology and evolutionary biology*. Caldwell, NJ: The Blackburn press. Pp: 302–334. Reprint of first edition 1987.
- Pleguezuelos, J.M., Fernández-Cardenete J.R., Honrubia S., Feriche M. & Villafranca C.** (2007). Correlates between morphology, diet and foraging mode in the Ladder Snake *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822). *Contributions of Zoology* 76(3):179-186.
- Prival, D.B. & Schroff M.J.** (2012). A 13-year study of a northern population of Twin-spotted rattlesnake (*Crotalus pricei*): growth, reproduction, survival, and conservation. *Herpetological Monographs*, 26:1-18.
- Prival, D.B., Goode M.J., Swann D.E., Schwalbe C.R. & Schroff M.J.** (2002). Natural history of a northern population of twin-spotted rattlesnake, *Crotalus pricei*, *Journal of Herpetology* 36:598-607.

- Reinert, H.K., Cundall D. & Bushar L.M.** (1984). Foraging behavior of the timber rattlesnake, *Crotalus horridus*. *Copeia* 1984:976–981.
- Reinert, H.K., Munroe W.K., Brennan C.E., Rach M.N., Pelesky S. & Bushar L.M.** (2011). Response of Timber Rattlesnake to commercial lopping operations. *Journal of Wildlife Management* 75:19-29.
- Reynolds, R.P. & Scott N.J. Jr.** (1982). Use of a mammalian resource by a Chihuahuan snake community. In N.J. Scott. Jr. (Ed.), *Herpetological communities*, pp. 99-118. Wildlife research report 13. U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service, Washington, D.C.
- Rodríguez-Robles, J.A.** (2002). Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 77:165-183. Doi:10.1046/j.1095-8312.2002.00098.x.
- Sant'anna, S.S. & Abe A.S.** (2007). Diet of the rattlesnake *Crotalus durissus* in southeastern Brazil (Serpentes, Viperidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42:169–174.
- Santos, X. & Llorente, G.A.** (2004). Lipid dynamics in the viperine snake, *Natrix maura*, from the Ebro Delta (NE Spain). *Oikos* 105: 132-140.

Santos X., Llorente G.A., Pleguezuelos J.M., Brito J.C., Fadh S. & Parelladas X.

(2007). Variation in the diet of the Lataste's viper *Vipera latastei* in the Iberian Peninsula: seasonal, sexual and size-related effects. *Animal Biology* 57(1):49-61.

Setser, K. (2007). Use of anesthesia increases precision of snake length measurements.

Herpetological Review, 38, 409–411.

Setser, K., Mociño-Deloya E., Pleguezuelos J.M., Lazcano D. & Kardon A. (2010).

Reproductive ecology of female Mexican lance-headed rattlesnakes. *Journal of Zoology* 281:175-182.

Schuett, G.W., Repp R.A., Amarello M. & Smith C.F. (2013). Unlike most vipers.

Female rattlesnakes (*Crotalus atrox*) continue to hunt and feed throughout pregnancy. *Journal of Zoology* 289:101-110.

Shine R. 1991. Why do larger snakes eat larger prey items? *Functional Ecology* 5:493–

502.

Shine, R., & Bonnet X. 2000. Snakes: a new “model organism” in ecological research?

Trends in Ecology and Evolution 15:221-222. doi: 10.1016/S0169-5347(00)01853-X

Spencer, C.L. (2003). Geographic variation in the morphology, diet, and reproduction of

widespread pitviper. *Crotalus atrox*. Unpublished Dissertation. University of Texas at Arlington, USA.

- Strüssmann C & Sazima I.** (1993). The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, western Brazil: faunal composition and ecological summary. *Studies on Neotropical Fauna and Environments* 28:157–168.
- Taylor, E.N.** (2001). Diet of the Baja California rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae) *Copeia* (2):553-555.
- Van Valkenburgh, B., Wang X. & Damuth J.** (2004). Cope's Rule, Hypercarnivory, and Extinction in North American Canids. *Science* 306(5693):101-104.
- Vázquez-Díaz, J. & Quintero-Díaz G.E.** (2005). *Anfibios y Reptiles de Aguascalientes* CONABIO y CIEMA, México, D.F. 318 pp.
- Vincent, S.E., Moon B.R., Shine R. & Herrel A.** (2006). The functional meaning of “prey size” in water snakes (*Nerodia fasciata*, Colubridae), *Oecologia* (Berl.), 147:204-211, doi:10.1007/s00442-005-0258-2. PMID:16237539.
- Webber, M.M., Glaudas X. & Rodríguez-Robles J.A.** (2012). Do sidewinder rattlesnakes (*Crotalus cerastes*, Viperidae) cease feeding during the breeding season? *Copeia* (1):100-105.
- Wallace R.L. & Diller L.V.** (1990) Feeding ecology of the Rattlesnake, *Crotalus viridis oregonus*, in Northern Idaho. *Journal of Herpetology* 24(3):246-253.

Weatherhead, P.J. & Madsen T. (2009). Linking behavioural ecology to conservation objectives. In S.J. Mullin & R.A. Seigel (eds), *Snakes: Ecology and Conservation*, pp. 149-171. Cornell University, USA.

Weaver, R.E. & Lahti M.E. (2005). Diet of the northern Pacific *rattlesnake* (*Crotalus viridis oreganus*) in the Yakima River Canyon of central Washington state. Pp. 51 in W.K. Hayes (Ed.), *Program and Abstracts of the Biology of the Rattlesnakes Symposium*. Loma Linda University, California, USA.

Wittenberg, R.D. (2012). Foraging ecology of the Timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in a fragmented agricultural landscape. *Herpetological Conservation and Biology* 7(3):449-461.

CAPÍTULO VI

Feeding ecology of the Quéretaro dusky rattlesnake, *Crotalus aquilus* (Serpentes: Viperidae)

**Feeding ecology of the Querétaro dusky rattlesnake, *Crotalus aquilus*
(Serpentes:Viperidae)**

ABSTRACT

Due to morphological constraints, snakes eat their prey whole. Consequently, gape size limits the size and shape of prey that can be consumed, and many snakes show ontogenetic and sexual differences in diet. Here, we report the results of a five-year study of the Querétaro dusky rattlesnake (*Crotalus aquilus*), a relatively small, stout-bodied snake endemic to México. We captured 645 snakes (including recaptures), from the state of México, and examined the diet using fecal samples, palpation of stomach contents, and regurgitated prey obtained during field encounters. In total, 178 snakes yielded 194 identifiable prey remains. Prey consisted principally of rodents (64.9%), lizards (13.4%) and snakes (11.3%), along with smaller numbers of shrews (3.1%), birds (3.1%), bird eggs (2.1%), rabbits (1.0%) and arthropods (1.0%). In contrast to many others small and medium-sized rattlesnakes that frequently consume ectothermic prey as juveniles and endothermic prey when they are adults, juvenile *C. aquilus* consumed primarily rodents, although neonates consumed lizards as frequently as mammals. *Crotalus aquilus* did not consume different types of prey as juveniles and adults, instead, larger snakes consumed larger individuals of the same prey species, while also adding larger prey species to their diet, a dietary pattern described as the ontogenetic telescope. We recorded sexual size dimorphism among adult snakes, but did not detect sexual differences in diet composition. Our study suggests that *C. aquilus* is an opportunistic generalist predator, consuming a wide variety of prey types. We speculate that this attribute may reduce the

vulnerability of *C. aquilus* populations to habitat alterations that reduce the diversity of prey communities.

Key words: diet, ontogeny, sexual variation, México, mammals, rattlesnake, pitvipers.

INTRODUCTION

The diet of a species is one of the defining aspects of its ecology, and detailed information of food habits is often necessary to approach broader ecological and evolutionary questions (Clark, 2002; Weatherhead and Madsen, 2009). Snakes have particular morphological and physiological features that make them interesting organisms in which to study trophic adaptations (Greene, 1997; Cundall, 2001; Campbell and Lamar, 2004). They are gape-limited predators (Cundall and Greene, 2000), that display diverse foraging strategies (e.g. ambush and active foraging modes), and range from highly specialized to opportunistic in diet (Greene, 1997). As a group, snakes consume a wide variety of prey types and sizes (Greene, 1997; Arnold, 2001; Mushinsky, 2001) despite adhering to a highly simplified, conserved morphology.

Sexual size dimorphism (SSD) is pronounced in many snake species (Shine, 1994) and can lead to dietary divergence between the sexes (Shine, 1991; Glaudas *et al.*, 2008; Meik *et al.*, 2012). Shine (1991a) considered dietary divergence to be an adaptation driven by body size differences related to reproductive biology. Documentation of dietary differences or similarities is important for understanding potential niche differentiation, resource partitioning, and intraspecific competition between males and females.

As gape-limited predators, many snake species undergo ontogenetic changes in diet, and two common patterns of predator-prey size relationships have been described: the ontogenetic shift and the ontogenetic telescope (Arnold, 2001). The ontogenetic shift describes a pattern of snakes feeding on larger prey with increasing snake size, while excluding smaller prey items taken by smaller snakes. The ontogenetic telescope describes an increase in prey size with increasing snake size, but with no exclusion of smaller prey items. Numerous factors, including prey availability, as well as differences in habitat use and thermal preferences between juveniles and adults, may be important in the optimization of energy acquisition, ultimately influencing ontogenetic dietary changes, but gape size strongly constrains possible prey items consumed and has been viewed as a key factor influencing ontogenetic changes in diet (Shine, 1991a; Rodríguez-Robles *et al.*, 1999; Cundall and Greene, 2000). Many snakes shift from primarily consuming small, typically more elongate ectothermic prey as juveniles to consuming bulkier endothermic prey as adults (Greene, 1997; Arnold, 2001; Mushinsky, 2001). This ontogenetic shift from ectothermic to endothermic prey is common among vipers, including rattlesnakes (Greene, 1997; Mackessy *et al.*, 2003, Glaudas *et al.*, 2008). However, larger species may produce neonates that are large enough to consume endothermic prey from birth (Dugan and Hayes, 2012), while small species may continue to primarily consume ectothermic prey as adults (Holycross *et al.*, 2002; Prival, 2012). Other species may exhibit ontogenetic shifts that are functionally equivalent, but do not conform to the ectotherm-endotherm model (e.g. from elongate shrews as juveniles to bulkier rodents as adults; Macartney, 1989; Wallace and Diller 1990).

Rattlesnakes are among the most frequently studied snakes in the world, and, as a group, are recognized as opportunistic predators that consume a wide variety of prey

(Campbell and Lamar, 2004; Beaman and Hayes, 2008). Nonetheless, few detailed descriptions of the diets of rattlesnakes from south of the United States exist, and relatively little is known about the diet of species and populations of rattlesnakes in México (Klauber, 1997; Campbell and Lamar, 2004; Beaman and Hayes, 2008; see also Appendix 1). Among the *Crotalus triseriatus* group, a monophyletic group of small to medium-sized rattlesnakes distributed through montane central and northern México, north and the southwestern United States that includes *C. aquilus* (Campbell and Lamar, 2004; Bryson *et al.*, 2011), only the dietary habits of *C. lepidus* has been studied in a more than cursory fashion (Campbell and Lamar 2004; see also Appendix I).

Crotalus aquilus is a relative small, stout-bodied rattlesnake which inhabits open rocky and grassy habitats of the Transverse Volcanic Cordillera (Campbell and Lamar, 2004), including some areas impacted by agriculture (Campbell and Lamar, 2004; Meik *et al.*, 2007). Most adult *C. aquilus* are less than 50 m in total length (Campbell and Lamar, 2004); however, adult males can reach a maximum total length of 69.4 cm and populations in the state of México may grow larger than snakes in northern populations (Meik *et al.*, 2007; Mociño-Deloya *et al.*, 2007). At birth, neonates average 186 mm in total length (N= 495; author unpublished data). Sexual size dimorphism was reported by Meik *et al.* (2007), with males larger than females. We are aware of only four authors who have provided information concerning the diet of this species: Klauber (1997) mentioned a preponderance of lizards, particularly spiny lizards *Sceloporus spp.* (locality unknown); Fernández-Badillo *et al.* (2012) reported two neonates that had fed on *Sceloporus grammicus* in Hidalgo, México; Rebón-Gallardo *et al.* (2015) reported consumption of *Haemorrhous mexicanus* chicks and an adult *Peromyscus maniculatus* by an adult snake in

Hidalgo, México; and Mociño-Deloya *et al.* (2008) reported dietary data from 11 snakes in the state of México.

The objective of this study was to determine the composition of, and evaluate sexual and ontogenetic differences in the diet of a population of *C. aquilus* inhabiting the state of México. Specifically, we aimed to respond the following questions: 1) Is there an ontogenetic shift in diet from ectothermic to endothermic prey, or between different types of ectothermic and endothermic prey? 2) Do adult snakes consume a more diverse diet than do juveniles? and 3) Do dimorphic adult males and females feed on different prey types?

MATERIALS AND METHODS

Study area

We captured snakes from the vicinity of Acambay, in the state of México. Due to the conservation status of this endemic species, we omit the exact locality. Habitats in the study area contained mosaics of mixed-use pasture, fallow fields and crop fields, interspersed with irrigation ponds, canals and rock walls. Sites varied between approximately 2500-2750 m a.s.l. The climate of the region is cool and relatively aseasonal with respect to temperature, while precipitation is strongly concentrated in summer months (additional climate detail in Setser *et al.*, 2010).

Within the study area, commonly encountered potential prey species for *C. aquilus* included lizards (particularly *Barisia imbricata* and *Sceloporus torquatus*), snakes (principally *Pituophis deppei*, *Salvadora bairdi* and *Thamnophis* spp.), rodents (*Baiomys taylori*, *Microtus mexicanus*, *Peromyscus maniculatus*, *Reithrodontomys* spp. and *Otospermophilus variegatus*), lagomorphs (especially *Sylvilagus floridanus*) as well as numerous bird species. Secretive taxa (e.g. amphibians, fossorial snakes and shrews) were seldom encountered by researchers, but not necessarily scarce.

Sample collection

Field work was conducted during five years: June-August 2006, June-October 2007, June-September 2008, April-September 2009 and June-November 2010. We typically searched for snakes from mid-morning to mid-afternoon, when snakes were frequently encountered basking. Field work consisted on surveys performed normally by two researchers, 1-4 hours per day. Snakes were captured with tongs, measured from snout to vent (SVL) to within 1 mm under anesthesia with isoflurane (procedure in Setser, 2007), sexed by tail length and shape, and weighed to the nearest 0.1 g. Snakes were permanently marked with subcutaneously injected passive integrated transponders (PIT) tags in order to identify individuals snakes (Jemison *et al.*, 1995, Mociño-Deloya *et al.*, 2009). We palpated each anesthetized snake to determine the presence and, when possible, the orientation of recently ingested prey. During initial processing, we attempted to collect fecal samples from all snakes, regardless of whether remains were detected in the colon, by gently massaging the distal abdomen in the direction of the vent. Most snakes detected with undigested prey items were retained in captivity, kept in individual 18x30x43 cm plastic tubs until defecation (details regarding captive conditions in

Mociño-Deloya *et al.*, 2009). Occasionally, freshly ingested prey items were massaged to the mouth of the snake for identification, then repalped back to the snake's stomach. A small number of snakes spontaneously regurgitated prey during capture or processing. Fecal samples and regurgitated prey were preserved in 96% ethanol, washed and all prey remains identified as described in Mociño-Deloya *et al.* (2015).

A number of snakes were encountered with prey remains on two or more occasions. Prey remains were presumed to have originated from separate predation events when considerable time had elapsed between captures (mean time between capture events = 275.8 days; 8-1187 min and max; N = 15). When capture closely followed release, we examined differences in mass at the time of release and recapture to confirm that a new prey item had been ingested subsequent to the snake's release. Prey data from recaptured snakes were treated as independent events. Additionally, some snakes contained multiple prey items. When it was possible to confirm that prey originated from separate predation events (e.g., when prey items were different species), each identifiable prey item was treated as an independent predation event. Prey consisting of multiple mammal pups of the same species and age were assumed to have been consumed during a single predation event, and each such event was included in analyses only once. When we observed arthropod remains in conjunction with vertebrate prey remains, we assumed that arthropods were ingested secondarily as stomach contents of vertebrate prey. However, two snakes contained substantial arthropod remains without any vertebrate prey remains. In these cases, we assumed that the arthropods had been ingested as prey. Eleven prey items reported by Mociño-Deloya *et al.* (2008) are included in our dataset.

To evaluate relationships between snake size and prey size, we estimated the mass of some prey items. Because most prey were identified from fecal remains, direct measurement of prey mass was not usually feasible. Instead, we estimated prey mass from most snakes containing relatively fresh prey boli by subtracting each snake's mass after palpation revealed no further detectable fecal matter in the posterior body from mass at capture. We also recorded the mass of regurgitated prey items.

Analyses

We evaluated SSD in the study population by comparing the percent difference between the mean SVL of the 30 largest males and the 30 largest females collected over the five years of study. We used this metric of maximum SVL as opposed to mean SVL because differing capture probabilities for different-sized snakes may bias mean sizes, and male and female snakes likely mature at different body sizes on average; thus, an arbitrary cut-off for both sexes is inappropriate. We also used a t-test using all adult snakes to confirm that the males and females were different in length. For analyses of dietary ontogeny we divided snakes into sexually immature (≤ 380 mm SVL) and sexually mature (≥ 381 mm SVL) size-classes based on the smallest reproductive *C. aquilus* we encountered (a postparturient 381 mm female).

We tested whether feeding rate (the frequency of snakes containing prey remains) varied by snake sex or snake size using chi-square contingency tables. For analyses of feeding rates, we excluded pre-ecdysis neonates and gravid females because our observations indicated that these snakes consumed prey much less frequently than did other snakes. We tested for sexual differences in feeding rate of sexually immature and

sexually mature snakes separately. Likewise, we evaluated ontogenetic differences in feeding rate separately in males and females.

For analyses of dietary composition, prey items were grouped in categories based on taxonomy, prey size and prey shape. Categories included: 1) very small mammals (nestling and juvenile mice and voles, shrews and *B. taylori*); 2) mice (*P. maniculatus* and *Reithrodontomys spp.*); 3) larger mammals (*M. microtus* and nestling *S. floridanus*); 4) birds (birds and bird eggs); 5) lizards, and 6) snakes. Arthropods (N = 2) were not included in analyses due to the small number consumed. Nonviable offspring (ova and stillborn neonates; N = 7 female snakes) consumed by post-parturient females were also excluded from analyses.

Sexual and ontogenetic differences in the composition of diet were examined using chi-square contingency tables. We tested for sexual differences in diet composition of sexually immature and sexually mature snakes separately. Likewise, we separated males and females to evaluate ontogenetic differences in diet composition. We also calculated Renkonen index similarity percentages (Krebs, 1999) to estimate the magnitude of dietary divergence between snakes of different sexes and different size classes. The relationship between snake size and prey mass was evaluated with linear regression of log₁₀ transformed data. Renkonen percentage overlaps were calculated using ComEcoPaC (Drozd, 2010). All other analyses were performed using Statistica 12.7 software and Kirkman's (1996) online statistical calculator.

RESULTS

In our study area, the mean SVL of the 30 largest male *C. aquilus* was greater than that of the 30 largest females by a ratio of 1.24:1 (male SVL= 608.9 ± 26.1 mm, females SVL=489.1 ± 12.9 mm; mean ± SD), corresponding to a 19.7% difference in size, as used by Klauber (1937), all adult male and female snakes also exhibited SSD ($t = 16.54$, $df = 303$, $P = 0.00$; $N_{\text{males}} = 141$, $N_{\text{females}} = 164$). In total, we collected 645 snakes, including both captures and recaptures. Of these, 206 snakes contained prey remains. Due to logistical reasons which precluded retaining some snakes until defecation and because some samples were too completely digested to be identified, we analysed samples from a total of 178 snakes containing identifiable prey remains. From these snakes, we recorded remains from 194 predation events and estimated prey mass from 85 of these events. We determined the orientation of prey items consumed by 24 snakes which contained recently ingested prey. In most cases, prey had been consumed head-first, just one prey item had not been ingested head-first. Rodents comprised the majority of prey (64.9%). *Peromyscus maniculatus* was the most commonly consumed species (Table 1).

Table 1. Prey consumed by 178 *Crotalus aquilus* in the state of México.

Prey taxon	Frequency	Percentage of prey	Frequency (Juvenile)	Frequency (Adult)
Reptilia	48	24.7	9	39
Lacertilia	26	13.4	8	18
Family Anguillidae				
<i>Barisia imbricata</i>	5	2.6	1	4
Family Phrynosomatidae				
<i>Sceloporus torquatus</i>	21	10.8	7	14
Serpentes	22	11.3	1	21
<i>Thamnophis scaliger</i>	6	3.1	0	6
<i>T. melanogaster</i>	3	1.5	0	3
<i>T. eques</i>	5	2.6	0	5
<i>T. spp.</i>	3	1.5	0	3
<i>Pituophis deppei</i>	1	0.5	0	1
<i>Diadophis punctatus</i>	1	0.5	1	0
Family Viperidae				
<i>Crotalus aquilus</i>	2	1.0	0	2
unidentified snake	1	0.5	0	1
Mammalia	134	69.1	22	112
Lagomorpha				
Family Leporidae				
<i>Sylvilagus floridanus</i>	2	1.0	0	2
Rodentia				
Subfamily Arvicolinae				
<i>Microtus mexicanus</i>	28	14.4	1	27
Subfamily Neotominae				
<i>Baiomys taylori</i>	12	6.2	2	10
<i>Peromyscus maniculatus</i>	37	19.1	8	29
<i>Reithrodontomys spp.</i>	13	6.7	2	11
Order Soricomorpha				
Family Soricidae	6	3.1	1	5
unidentified mice	36	18.6	8	28
Birds	10	5.2	0	10
Order Passeriformes				
Family Hirundinidae				
<i>Tachycineta thalassina</i>	1	0.5	0	1
Family Tyrannidae				
<i>Empidonax fulvifrons</i>	1	0.5	0	1
Family Emberizidae				
unidentified sparrow	1	0.5	0	1
unidentified passerine	3	1.5	0	3
Order Galliformes				
Family Odontophoridae				
<i>Cyrtonyx montezumae</i>	1	0.5	0	1
(egg)				
unidentified bird egg	3	1.5	0	3
Arthropoda	2	1.0	0	2
Insecta				

mixed insects	1	0.5	0	1
Chilopoda				
centipede	1	0.5	1	0
Total	194	100%	32	162

We did not encounter any pre-ecdysis neonates (N = 141) that contained prey remains. Just 13 of 116 (11.2%) pregnant snakes contained prey, and none contained recently ingested prey boli; many gravid females with prey remains contained only trace quantities of frequently highly-digested fecal material, suggesting they had not recently consumed prey. Even when snakes containing traces of fecal material were classified as having fed, gravid females consumed less frequently than did non-gravid adult females ($X^2 = 53.6$, $df=1$ $P = 0.000$). Exclusive of anorectic pre-ecdysis neonates and partially anorectic gravid females, we encountered 388 snakes, of which 193 (49.7%) contained prey remains.

Feeding rate was dependent on sex among juvenile snakes (N=72, females= 45, males=27). Juvenile females more frequently contained prey remains than did juvenile males ($X^2 = 4.63$, $df=1$ $P = 0.031$). Juvenile females contained prey remains 66.7% of the time while juvenile males contained prey remains 40.7% of the time. Feeding rate was also dependent on sex among adult snakes (N= 316, females=129, males=187, $X^2 = 5.19$ $df= 1$ $P =0.023$); non-gravid adult females more frequently contained prey remains (55.8%) than did adult males (42.8%). Snakes contained prey remains independently of sexual maturity (among females, juveniles=45, adults=129, $X^2 = 1.62$, $df=1$ $P = 0.203$, juveniles=66.7%, adults=55.8%; among males, juveniles=27, adults=187; $X^2 = 0.402$, $df=1$ $P = 0.841$; juveniles=40.7%, adults=42.8%).

We did not observe sexual variation in the composition of diet among either juvenile or adult snakes of different sexes (juveniles: $N=31$, $X^2 = 5.13$, $df= 4$, $P =0.274$; adults: $N=161$, $X^2 = 4.43$, $df= 5$, $P =0.489$). Likewise, we did not encounter ontogenetic variation in the composition of diet among either female or male snakes of different size classes (females: $N=103$, $X^2 = 6.51$, $df= 5$, $P =0.260$; males: $N=89$, $X^2 = 4.29$, $df= 5$, $P =0.508$). The diet of juvenile snakes ($N= 32$) primarily consisted of mice (37.5%), very small mammals (28.1%) and lizards (21.9%). Of these, eight neonate snakes took four (50.0%) very small mammals and four (50.0%) lizards. Adult snakes ($N= 162$) consumed a more diverse diet, taking appreciable numbers of larger mammals, birds and snakes in addition to the species consumed by juvenile snakes (Figure 1). Males and females overlapped in diet by 84%, diets of juvenile and adult snakes were less similar, overlapping by 75%. Prey mass was positively associated with snake length; larger snakes consumed heavier prey items ($y = -4.4999 + 2.067*x$, $r^2 = 0.4269$, $p < 0.0001$; Figure 2). This was true even though we did not detect ontogenetic differences in prey categories consumed. Instead, small snakes consumed small mammals and reptiles, while larger snakes consumed larger mammals and reptiles (Table 2).

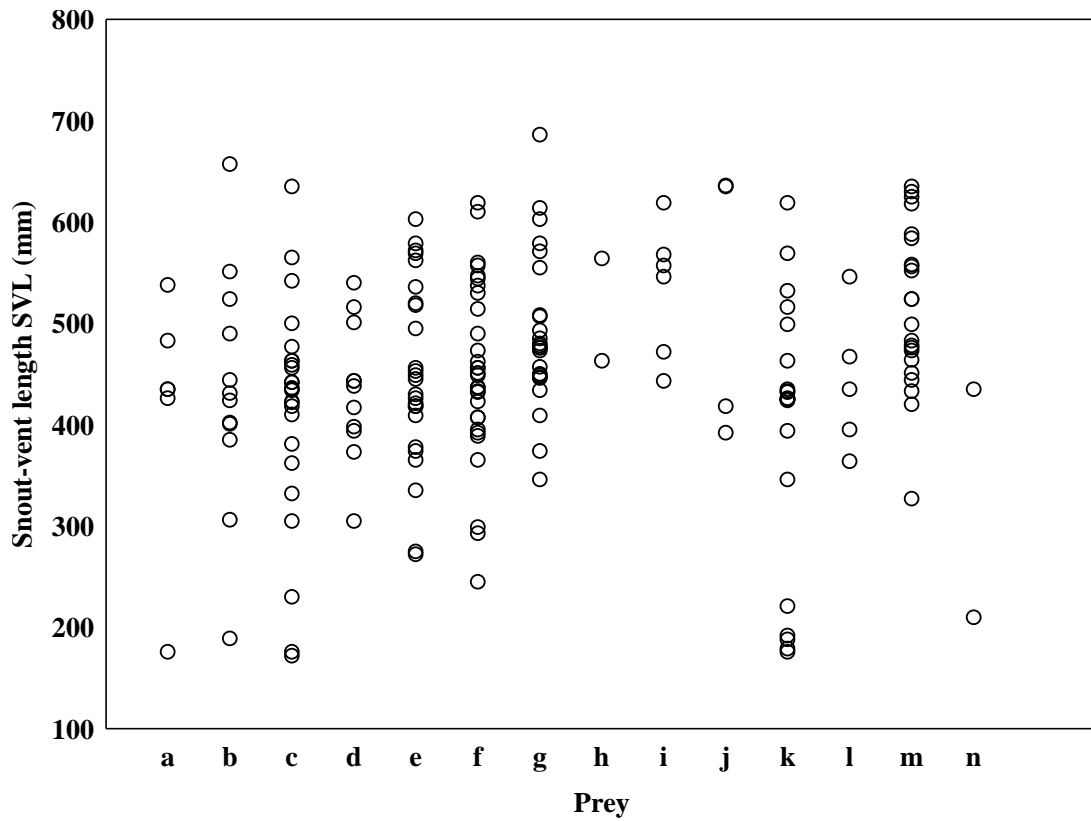


Fig. 1. Relationship between prey type and snake snout-vent length (SVL) of 194 prey items from *Crotalus aquilus* in the state of México: a=Soricidae, b= *Baiomys taylori*, c= nestling and juvenile mice and voles (*Peromyscus maniculatus*, *Reithrodontomys spp.*, and *Microtus mexicanus*), d= *Reithrodontomys spp.*, e= *Peromyscus maniculatus*, f= unidentified mice, g= *Microtus mexicanus*, h= *Sylvilagus floridanus*, i= birds, j= bird eggs, k= *Sceloporus torquatus*, l= *Barisia imbricata*, m= snakes, n= arthropods.

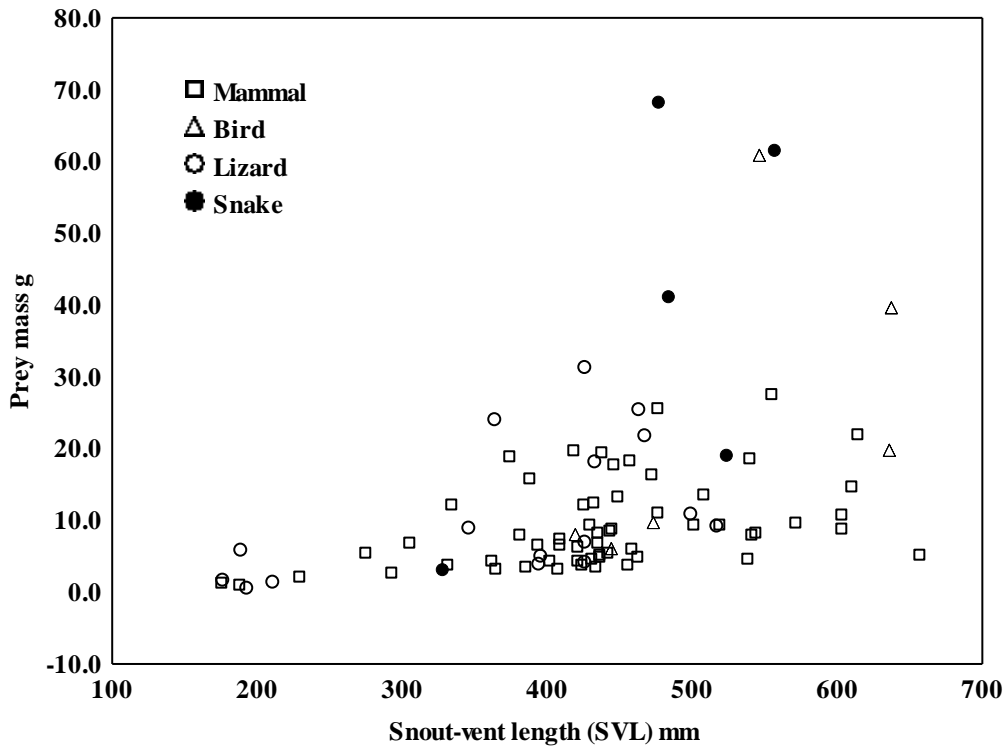


Fig. 2. Relationship between prey mass and snout-vent length (SVL) of 85 prey items consumed by *Crotalus aquilus* from the state of México; different prey categories are identified by different symbols.

Table 2. Mean (\pm SD) prey mass, mass of prey as a percentage of snake mass, snake mass and snake snout-vent length (SVL) of 17 juvenile and 68 adult *Crotalus aquilus* from the state of México that consumed four classes of prey items.

	Prey mass (g)	% prey mass	Snake mass (g)	SVL (mm)	N
Juvenile snakes					
mammal	5.5 (\pm 5.4)	17 (\pm 10)	31.2 (\pm 17.5)	294 (\pm 70)	11
bird	---	---	---	---	---
lizard	8.3 (\pm 9.4)	36 (\pm 26)	23.8 (\pm 23.1)	253 (\pm 93)	5
snake	3.1	10	31.8	327	1
total	6.2 (\pm 6.6)	22 (\pm 17)	29.1 (\pm 18.4)	284 (\pm 76)	17
Adult snakes					
mammal	10.1 (\pm 6.1)	10 (\pm 7)	108.9 (\pm 56.8)	471 (\pm 69)	48
bird	24.1 (\pm 21.9)	17 (\pm 13)	138.2 (\pm 84.3)	525 (\pm 96)	6
lizard	13.8 (\pm 9.8)	19 (\pm 16)	79.2 (\pm 25.8)	444 (\pm 41)	10
snake	47.6 (\pm 22.3)	33 (\pm 15)	147.5 (\pm 22.4)	510 (\pm 37)	4
total	14.0 (\pm 13.6)	14 (\pm 11)	109.4 (\pm 56.6)	474 (\pm 69)	68
grand total	12.5 (\pm 12.9)	15 (\pm 13)	93.3 (\pm 60.5)	436 (\pm 103)	85

DISCUSSION

Although the proportion of snakes containing prey may be highly dependent on field and sampling methods, collection biases, seasonality and species specific behaviors, making interstudy comparisons difficult, the percentage of *C. aquilus* containing prey remains was roughly similar to that observed from other studies of *Crotalus* spp. (e.g. Holycross *et al.*, 2002; Glaudas *et al.*, 2008; Dugan and Hayes, 2012; Prival and Schroff, 2012; Mociño-Deloya *et al.*, 2015; also see Appendix 1). Both juvenile and non-gravid adult female snakes were encountered with prey remains more frequently than were juvenile and adult males. It may be that males experience less pressure to continuously forage than

do females that must face the energetic demands of reproduction (Santos and Llorente, 2004). Alternatively breeding males may forgo foraging to pursue reproductive opportunities (O'Donnell *et al.*, 2004). We observed a copulating pair of *C. aquilus* on 27 August 2007, indicating that our field activities at least partially overlapped with the breeding period for this species. However, in some rattlesnakes, males have been observed to feed during the reproductive season (Webber *et al.*, 2012; Tetzlaff *et al.*, 2015). It is also possible that the apparent difference in feeding rate is due to collecting bias. For example, males may expose themselves to capture more frequently when not digesting prey boli than do females. Most *C. aquilus* captured were encountered while basking, and were either in pre-ecdysis, contained prey boli, or were gravid.

Infrequent feeding by gravid females is common among snakes (Gregory *et al.*, 1999; Lourdais *et al.*, 2002), including rattlesnakes (Keenlyne, 1972; Macartney, 1989; Wittenberg, 2012; Webber *et al.*, 2012); however, high-frequency feeding has also been observed in several snakes (Schuett *et al.*, 2013; Feriche *et al.*, in press). According to Wittenberg (2012), observations of pregnant females feeding may be explained by successful foraging prior to or early in gestation, coupled with the long fecal retention times characteristic of vipers (Lillywhite *et al.*, 2002). Many of the gravid female *C. aquilus* we encountered with prey remains contained only traces of highly-digested fecal material, suggesting that despite the presence of prey remains, these females had not fed recently. Nonetheless, a small minority of gravid females contained fresh food boli, and unambiguously had fed during late gestation.

We frequently observed groups of pre-ecdysis neonates basking together. None of these pre-ecdysis neonates contained prey material, whereas post-ecdysis neonates of

similar sizes were typically encountered singly, and contained prey material approximately half of the time they were encountered. We infer that neonates remained with siblings near natal sites until after completing first ecdysis, before dispersing and beginning to forage.

Snakes display a preference for ingesting prey items head-first (Rodríguez-Robles, 2002). Authors like Greene (1976), Vincent *et al.* (2006), Mori (2006), and Pleguezuelos *et al.* (2007) have recorded that snakes ingest bulky prey such as mammals head-first significantly more frequently than less bulky and more elongated prey as an energetic adaptation to reduce the cost of prey handling (Vincent *et al.*, 2006). *Crotalus aquilus* showed a marked preference for head-first ingestion, perhaps reflecting their frequent consumption of small mammals, as well as *S. torquatus*, a large lizard with highly rugose scales.

Crotalus aquilus in our study area consumed a wide variety of prey. Rodents were the most commonly consumed prey; however, other mammals were also taken, as were other taxa. *Crotalus aquilus* also consumed adult birds, chicks and bird eggs, underscoring the breadth of their diet. Surprisingly, both of the avian prey remains we were able to identify to species level were species that neither nest nor forage on the ground. Opportunities for *C. aquilus* to encounter these species presumably are limited, and may be largely restricted to occasions when these species alight on the ground to drink (as in Mociño-Deloya and Setser, 2007). Although lizards are a common prey of smaller rattlesnakes from southern latitudes (Taylor, 2001; Holycross *et al.*, 2002; Prival *et al.*, 2002; Campbell and Lamar, 2004; see also appendix 1), interspecific ophiophagy is uncommon (Klauber, 1997). *Crotalus aquilus* in our study area commonly consumed

snakes, especially *Thamnophis* spp. interestingly, *C. lepidus*, a closely related species (Bryson *et al.*, 2011), has also frequently been reported to consume snakes (Beaupre, 1995, Holycross, 2002; Campbell and Lamar 2004; Carbajal-Márquez and Quintero-Díaz, 2015). Few dietary data are available for other species in the *Crotalus triseriatus* group (sensu Bryson *et al.*, 2011), but at least one, *C. triseriatus*, has been reported to engage in intraspecific ophidiophagy (Mociño-Deloya and Setser, 2009). We recorded two instances of cannibalism, both adult snakes that consumed *C. aquilus* of indeterminate age. We additionally noted the consumption of nonviable offspring by ten females captured gravid and retained in captivity until parturition. This constituted 17% of females that gave birth to nonviable neonates, a figure notably less than occurred among female *C. polystictus* (68%; Mociño-Deloya *et al.*, 2009). In contrast to what has been reported from *C. lepidus* (Holycross *et al.*, 2002), arthropods were infrequently encountered as prey items; an adult female contained mixed remains from beetles and grasshoppers, and a juvenile consumed a centipede. Our data suggest that *C. aquilus* is a dietary generalist. In our study area, endothermic prey were the principal prey at all ages; however, elsewhere lizards may be the most common prey taken (Klauber, 1997; Fernández-Badillo *et al.*, 2012). Except for amphibians, virtually every type of small vertebrate present in our study area was consumed.

Most rattlesnakes rely heavily on ambush tactics (Reiner *et al.*, 1984; Clark, 2006), but some species are also known to actively search for nests and nestling prey (Dugan and Hayes, 2012). Based upon the breadth of prey items consumed, we infer that *C. aquilus* uses both foraging strategies, actively foraging for bird eggs and chicks as well as nestling rodents and rabbits, and presumably engaging in ambush foraging for motile prey such as lizards, rodents and adult birds. It has been observed that snakes which use

ambush foraging consume less frequent, but larger, prey items than do snakes which principally forage actively (Glaudas *et al.*, 2008 and citations therein). *Crotalus aquilus* consumed relatively small prey (15% of body mass) relative to many other snakes, including species known to actively forage. However, this is similar to that observed in another ambush predator, *C. lutosus* (Glaudas *et al.*, 2008).

Crotalus aquilus in our study area exhibited notable SSD, exceeding the mean SSD reported for the genus (15%, Klauber, 1937). Sexual size dimorphism has been associated with dietary divergence between sexes in snakes (Shine, 1991). Nonetheless, we did not detect any sexual differences in dietary composition.

We did not detect any differences in dietary composition (prey type) between juvenile and adult snakes; however, larger snakes consumed prey types that were seldom consumed by juveniles. Larger snakes also continued to consume the smaller prey species that constituted the majority of the diet of juvenile snakes, a pattern corresponding to the ontogenetic telescope (Arnold, 2001), relatively common among snakes (Rodríguez-Robles, 2002). While diets of juvenile and adult *C. aquilus* did not differ in composition, longer snakes did consume larger prey items. Adult snakes continued to consume principally small rodents and lizards, but consumed larger individuals of those species. Snakes and birds, consumed almost exclusively by adults, likely contributed a greater percentage of adult snakes' energy intake than may be readily apparent due to the greater masses of these prey types. We encountered only a small number of neonates with prey remains; the majority of the juveniles in our sample were at least a year old and were considerably larger than neonates. Despite their size, neonates consumed equal numbers

of mammals and lizards, taking juvenile *S. torquatus* and nestling mice, as well as a *B. taylori* and a shrew.

Among rattlesnakes in the triseriatus group, *C. aquilus* may be the most vulnerable to extinction. Other species in the group are widespread, or inhabit montane and desert habitats less desirable for human use. In contrast, *C. aquilus* is found in the relatively flat open valleys of densely populated central México, and accordingly has been considered to be among the most vulnerable rattlesnakes in the region (González *et al.*, 1986). Our data indicate that *C. aquilus* is an opportunistic predator, consuming a wide variety of prey types and species, both as juveniles and adults. Weatherhead *et al.* (2009) suggested that dietary plasticity could be a positive attribute under a conservation perspective, reducing the vulnerability of populations to changes in prey populations. Accordingly, we note that as humans continue to modify *C. aquilus* habitat in central México, other aspects of habitat quality may be more important to the continued health of snake populations than the abundance of any one particular prey species.

ACKNOWLEDGMENTS

Thus manuscript was improved by critical comments from Juan Manuel Pleguezuelos, Xavier Santos and Kirk Setser. We thank E. Deloya, M. Feriche, A. Godambe, A. Kardon, D. Lazcano, M. Lawing, J. León, J. Meik, B. A. Méndoza, Muscher, D. Ontiveros, S. Reguera, B. Victoria, volunteers from the San Antonio, Atlanta, Houston, and San Diego zoos for their assistance in the field. We thank Marcy Heacker from Feather Identification Laboratory, Division of Birds, Smithsonian Institution National Museum of Natural History and Suzanne Peurach from USGS Patuxent Wildlife Research Center, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History for the use of collections and facilities. We also thank the Universidad de Nuevo León, the Houston Zoo, the San Antonio Zoo and Donald and Carole Setser for further support. We worked on authorized by the Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) of México in permits issued EMD (OFICIO NÚM. SGPA/DGVS/05183/06, 06844/07, 012372/09, 00613/11).

REFERENCES

- Arnold, S.J.** (2001). Foraging theory and prey size – predator size relations in snakes. *In* R.A. Seigel & J.T. Collins (eds), *In Snakes: Ecology and Behavior*. Pp 87-115. The Blackburn Press., Caldwell, New Jersey. Reprint of first edition 1993.
- Beaman, K.R. & Hayes W.K.** (2008). Rattlesnakes: Research trends and Annotated checklist. Pp. 5-16. *In*: W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell & S.P. Bush (eds.). *The Biology of Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.
- Beaupre, J.** (1995). Comparative ecology of the mottled rock rattlesnake, *Crotalus lepidus*, in Big Bend National Park. *Herpetologica* 51:45-56.
- Boback, S.M.** (2003). Body size evolution in snakes: evidence from island populations. *Copeia* 2003: 81–94.
- Bryson, R.W.Jr., Murphy R.W., Lathrop A. & Lazcano-Villareal D.** (2011). Evolutionary drivers of phylogeographical diversity in the highlands of Mexico: a case study of the *Crotalus triseriatus* species group of montane rattlesnakes. *Journal of Biogeography* 38:697-710.
- Campbell, J.A. & Lamar W.W.** (2004). *The venomous reptiles of the western hemisphere*. Ithica, New York: Cornell University Press.

- Carbajal-Marquez R.A. & Quintero-Diaz G.E.** (2015). Diet of *Crotalus lepidus* (Serpentes: Viperidae) in Mesa Montoro, Aguascalientes, México. *Revista Mexicana de Herpetología* 1(1):18-21.
- Clark, R.W.** (2002). Diet of the Timber Rattlesnake, *Crotalus horridus*. *Journal of Herpetology* 36(3):494-499.
- Clark, R.W.** (2006). Fixed videography to study predation behavior of an ambush foraging snake, *Crotalus horridus*. *Copeia* (2006):181-187.
- Cundall, D.** (2001). Functional Morphology. *In*: Seigel R.A., Collins J.T. and Novak S.S., eds. *Snakes, ecology and evolutionary biology*. Caldwell, NJ: The Blackburn press. Pp: 106–142. Reprint of first edition 1987.
- Cundall, D. & Greene H.W.** (2000). Feeding in snakes, pp. 293-333. *In*: *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates*. K. Schwenk (ed.). Academic Press: San Diego.
- Drozd, P.** (2010). ComEcoPaC: Community Ecology Parameter Calculator. Version 1. Available: <http://prf.osu.cz/kbe/dokumenty/sw/ComEcoPaC/ComEcoPaC.xls>.

Dugan, E.A. & Hayes W.K. (2012). Diet and feeding ecology of the red diamond rattlesnake, *Crotalus ruber* (Serpentes:Viperidae). *Herpetologica* 68(2):203-217.

Ferliche, M., Reguera S., Santos X., Mociño-Deloya E., Setser K. & Pleguezuelos J.M. (2015). "Female reproduction in *Thamnophis scaliger*:the significance of parturition timing". *Journal of Herpetology*. In press.

Fernández-Badillo L., Morales-Capellán N. & Goyenechea I. (2012). *CROTALUS AQUILUS* (Queretaran Dusky Rattlesnake). DIET. *Herpetological Review* 43(4):658.

Gardner, S.A. & Mendelson, J.R. III. (2003). Diet of the leaf-Nosed Snakes, *Phyllorhynchus* (Squamata: Colubridae): squamata-egg specialists. *Southwestern Naturalist* 48:550-556.

Glaudas, X., Jezkova T. & Rodríguez-Robles J.A. (2008). Feeding ecology of the Great Basin Rattlesnake (*Crotalus lutosus*, Viperida). *Can. J. Zool.* 86:723-734.

González, A., Camarillo J.L., Mendoza F. & Mancilla M. (1986). Impact of expanding human populations on the herpetofauna of the Valley of México. *Herpetological Review* 17(1):30-31.

- Greene, H.W.** (1976). Scale overlap, a directional sign stimulus for prey ingestion by ophiophagus snakes. *Z. Tierpsychol* 41:113-120.
- Greene, H.W.** (1997). *Snakes: The evolution of mystery in nature*. University of California Press, Berkeley.
- Gregory, P.T., Crampton, L.H. & Skebo, K.M.** (1999): Conflicts and interactions among reproduction, thermoregulation and feeding in viviparous reptiles: are gravid snakes anorexic? *Journal of Zoology* 248: 231-241.
- Holycross, A.T., Painter C.W., Prival D.B., Swann D.E., Schroff M.J., Edwards T., & Schwalbe C.R.** (2002). Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (Banded Rock Rattlesnake). *Journal of Herpetology* 36(4): 589-597.
- Jemison, S.C., Bishop L.A., May P.G. & Farrell T.** (1995). The impact of PIT-tags on growth and movement of the rattlesnake, *Sistrurus miliarius*. *Journal of Herpetology*, 29, 129–132.
- Keenlyne, K.D.** (1972). Sexual differences in feeding habits of *Crotalus horridus horridus*. *Journal of Herpetology* 6:234–237.

Klauber, L.M. (1937). A statistical study of the rattlesnakes IV. The growth of the rattlesnakes. *Occasional Papers of the San Diego Society of Natural History* 3: 1–56.

Klauber, L.M. (1997). Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind. Berkeley, CA: University of California Press. Reprint of editions 1956 & 1972.

Krebs CJ. 1999. *Ecological methodology*. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.

Lillywhite, H.B., De Delva P. & Noonan B.P. (2002). Patterns of gut passage time and the chronic retention of fecal mass in viperid snakes. Pp. 427-506 In *Biology of the Vipers*. Shuett, G.W., Hoggren M., Douglas M.E. & Greene H.W. (Eds). Eagle Mountain Publishing LC, Eagle Mountain, Utah, USA.

Lourdais, O., Bonnet X. & Doughty P. (2002). Cost of Anorexia during Pregnancy in a viviparous snake (*Vipera aspis*). *Journal of Experimental Zoology* 292:487-493.

Macartney, J.M. (1989). Diet of the Northern Pacific rattlesnake, *Crotalus viridis oregonus*, in British Columbia. *Herpetologica* 45(3):299-304.

Mackessy, S.P., Williams K. & Ashton G.G. (2003). Ontogenetic variation in venom composition and diet of *Crotalus oregonus concolor*: A case of venom paedomorphosis? *Copeia* 4:769-782.

- Meik, J.M., Mociño-Deloya E. & Setser K.** (2007). New distribution records for the Querétaro Dusky Rattlesnake *Crotalus aquilus* (Viperidae), With comments on morphology and habitat use.
- Meik, J.M., Setser K., Mociño-Deloya E. & Lawing M.** (2012). Sexual differences in head form and diet in a population of Mexican Lance-headed Rattlesnakes, *Crotalus polystictus*. Biological Journal of the Linnean Society 106:633-640.
- Mociño-Deloya E. & Setser K.** (2007). *Crotalus willardi obscurus* (New Mexico Ridgenosed Rattlesnake). Diet. Herpetological Review.38 (2):206.
- Mociño-Deloya E., Setser K. & Meik J. M.** (2007). *Crotalus aquilus* (Querétaro dusky rattlesnake). Maximum size. Herpetological review. 38(2):204.
- Mociño-Deloya, E. & Setser K.** (2009). CROTALUS TRISERIATUS (Mexican Dusky Rattlesnake). CANNIBALISM. Herpetological Review 40(4):441.
- Mociño-Deloya, E., Setser K., Peurach S.C. & Meik J.M.** (2008). *Crotalus aquilus* in the Mexican state of México consumes a diverse summer diet. The Herpetological Bulletin. 105:10-12.

- Mociño-Deloya, E., Setser K., Pleguezuelos J., Kardon A. & Lazcano D.** (2009). Cannibalism of nonviable offspring by post parturient Mexican lance-headed rattlesnakes (*Crotalus polystictus*). *Animal Behaviour* (77) 145-150, doi:10.1016/j.anbehav.2008.09.020.
- Mociño-Deloya, E., Setser K., Heacker M. & Peurach S.** (2015). Diet of New Mexico Ridgenosed Rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) in the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro, México. *Journal of Herpetology* 49(1):104-107.
- Mori, A.** (2006). Is headfirst ingestion essential in gape-limited predators? Prey-handling behavior of the anurophagous snake *Rhabdophis tigrinus* (Colubridae). *Canadian Journal of Zoology* 84:954-963. Doi:10.1139/Z06-073.
- Mushinsky, H.R.** (2001). Foraging ecology. In R.A. Seigel, J.T. Collins, & S.S. Novak (eds), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Pp. 302-334. The Blackburn Press., Caldwell, New Jersey. Reprint of first edition 1987.
- O'Donnell R.P., Shine R. & Mason R.T.** (2004). Seasonal anorexia in the male red-sided garter snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56:413-419.

- Pleguezuelos, J.M., Fernández-Cardenete J.R., Honrubia S., Feriche M. & C.Villafranca.** (2007). Correlates between morphology, diet and foraging mode in the Ladder Snake *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822). Contributions to Zoology 76(3):179-186.
- Prival, D.B. & Schroff M.J.** (2012). A 13-year study of a northern population of Twin-spotted rattlesnake (*Crotalus pricei*): growth, reproduction, survival, and conservation. Herpetological Monographs, 26:1-18.
- Rebón-Gallardo, F., Flores-Villela O. & Ortíz-Ramírez D.R.** (2015). Predation of nestling house finches (*Haemorhous mexicanus*) by a dusky rattlesnake, *Crotalus aquilus*, in Hidalgo, Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 86(2).
- Reinert, H.K., Cundall D. & Bushar L.M.** (1984). Foraging behavior of the timber rattlesnake, *Crotalus horridus*. Copeia 1984:976–981.
- Rodríguez-Robles, J.A.** (2002). Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). Biol. J. Linn. Soc. 77:165-183. Doi:10.1046/j.1095-8312.2002.00098.x.
- Rodríguez-Robles, J.A., Bell C.J. & Greene H.W.** (1999). Gape size and evolution of diet in snakes: feeding ecology of erycine boas. Journal of Zoology 248:49-58.

Santos, X. & Llorente G.A. (2004). Lipid dynamics in the viperine snake, *Natrix maura*, from the Ebro Delta(NE Spain). *Oikos* 105: 132-140.

Schuett, G.W., Repp R.A., Amarello M. & Smith C.F. (2013). Unlike most vipers. Female rattlesnakes (*Crotalus atrox*) continue to hunt and feed throughout pregnancy. *Journal of Zoology* 289:101-110.

Setser, K. (2007). Use of anesthesia increases precision of snake length measurements. *Herpetological Review*, 38, 409–411.

Setser, K., Mociño-Deloya E., Pleguezuelos J.M., Lazcano D. & Kardon A. (2010). Reproductive ecology of female Mexican lance-headed rattlesnakes. *Journal of Zoology* 281:175-182.

Shine, R. (1991). Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *American Naturalist* 138:103-122.

Shine, R. (1991a). Why do larger snakes eat larger prey items? *Functional Ecology* 5:493-502

Shine, R. (1994). Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994:326-346.

Taylor, E.N. (2001). Diet of the Baja California rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae).
Copeia (2001):553-555.

Tetzlaff S., Ravesi M., Parker J., Forzley M. & Kingsbury B. (2015). Feeding and breeding: a northern population of Massasauga Rattlesnakes, *Sistrurus catenatus* (Rafinesque 1818), continues to hunt during the mating season. Herpetology Notes 8:277-280.

Vincent, S.E., Moon B.R., Shine R. & Herrel A. (2006). The functional meaning of “prey size” in water snakes (*Nerodia Fasciata*, Colubridae), *Oecologia* (Berl.), 147:204-211, doi:10.1007/s00442-005-0258-2. PMID:16237539.

Wallace R.L. & Diller L.V. (1990) Feeding ecology of the Rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*, in Northern Idaho. *Journal of Herpetology* 24(3):246-253.

Weatherhead, P.J. & Madsen T. (2009). Linking behavioural ecology to conservation objectives. 149-171 pp. *In*: Mullin S.J. and R.A. Seigel (eds). *Snakes: ecology and conservation*. Cornell University.

Weatherhead, P.J., Knox J.M., Harvey D.S., Wynn D., Chiucchi J. & Gibbs H.L. (2009). Diet of *Sistrurus catenatus* in Ontario and Ohio: Effects of body size and habitat. *Journal of Herpetology* 43: 693-697.

Webber, M.M., Glaudas X. & Rodríguez-Robles J.A. (2012). Do sidewinder rattlesnakes (*Crotalus cerastes*, Viperidae) cease feeding during the breeding season? *Copeia*(1):100-105.

Wittenberg, R.D, (2012). Foraging ecology of the Timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in a fragmented agricultural landscape. *Herpetological Conservation and Biology* 7(3):449-461.

CAPÍTULO VII

Sexual differences in head form and diet in a population of Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*.

Meik J.M., Setser K., Mociño-Deloya E. & Lawing A.M. (2012). Sexual differences in head form and diet in a population of Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*. Biological Journal of the Linnean Society 106:633-640. Impact Factor from Academic Scientific Journals 2014: 2.535.

**Sexual differences in head form and diet in a population of Mexican Lance-headed
Rattlesnakes, *Crotalus polystictus***

JESSE M. MEIK^{1,*}, KIRK SETSER², ESTRELLA MOCIÑO-DELOYA², and A.
MICHELLE LAWING³

¹*Department of Biology, The University of Texas at Arlington, Arlington, TX 76011 USA*

²*Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada, 18071, Granada, España*

³*Department of Geological Sciences, Indiana University, Bloomington, IN 47405, USA*

*Corresponding author. E-mail: jmeik@uta.edu

Department of Biology

Box 19498

501 S. Nedderman Dr.

Arlington, TX 76019

Phone: 817-272-0182

Fax: 817-272-2855

Running Head: RATTLESNAKE ECOMORPHOLOGY

ABSTRACT

Sexual dimorphism of phenotypic traits associated with resource use is common in animals, and may result from niche divergence between sexes. Snakes have become widely used in studies of the ecological basis of sexual dimorphism because they are gape-limited predators and their head morphology is likely to be a direct indicator of the size and shape of prey consumed. We examined sexual dimorphism of body size and head morphology, and sexual differences in diet in a population of Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*, from the State of México, Mexico. Maximum snout-vent length of males was greater than that of females by 21%. Males had relatively larger heads, and differed from females in head shape after removing effects of head size. In addition, male rattlesnakes showed positive allometry in head shape: head width was amplified while snout length was truncated with increased head size. In contrast, our data did not provide clear evidence of allometry in head shape of females. Adults of both males and females ate predominately mice and voles; however, males also consumed a greater proportion of larger mammalian species, and fewer small prey species. The differences in diet correspond with dimorphism in head morphology, and provide evidence of intersexual niche divergence in our study population. However, because the sexes overlapped greatly in diet, we hypothesize that diet and head dimorphisms in *C. polystictus* are likely related to different selection pressures in each sex arising from preexisting body size differences rather than from character displacement for reducing intersexual competition.

ADDITIONAL KEYWORDS: phenotypic dimorphism - trophic ecology - geometric morphometrics - pitvipers - ecomorphology

INTRODUCTION

Sexual dimorphism of body size and head size is common in snakes and may be either male- or female-biased (Shine, 1991, 1994; Cox, Butler, & John-Alder, 2007). An emerging generality is that the direction and degree of sexual size dimorphism (SSD) is at least partly determined by the strength of, and interactions between, forces acting on sexual selection. Sexual dimorphism in the shape or relative size of structures that may not directly influence reproductive success, such as components of head morphology, is more difficult to explain. Dimorphism in head size or shape may result from nonadaptive processes (e.g., an allometric consequence of underlying body size or head size dimorphism), sexual selection involving social interactions (e.g., male combat that includes biting rivals), or through intersexual divergence in aspects of the ecological niche (e.g., divergence in diet through either prey preference or foraging behavior). These processes need not be mutually exclusive. For example, natural selection operating on differences in ecological niche may maintain or amplify head dimorphisms that first arose as a consequence of sexual selection on body size (Shine, 1991; Vincent & Herrel, 2007). Although some empirical data support this view, generalizations are hampered because studies directly linking diet and head morphology in snakes are few (but see Pearson, Shine & How, 2002; Vincent, Herrel & Irschick, 2004; Vincent & Herrel, 2007).

Snakes have kinetic skulls that allow them to manipulate and ingest large prey items. However, the size of prey is ultimately limited by head width (braincase width plus quadrate length) and length (mandible length), the articulation and angles of cranial and jaw bones, and the flexibility of associated soft tissues (Cundall & Greene, 2000). Therefore, if dietary divergence is at least partly involved in causing or maintaining

sexual dimorphism, morphological differences between sexes would likely affect not only relative head size, but also size or shape of trophic structures that influence gape (in addition to any developmentally linked structures; Camilleri & Shine, 1990). Owing to complex scaling relationships that often accompany growth processes, separating the contributions of size and shape are notoriously difficult using combinations of linear measurements. The analysis of Cartesian coordinates applied to biological form offers a solution to this problem by incorporating a mathematically tractable definition of shape: the geometric information retained in an object after removing the effects of location, orientation, and scale (Kendall, 1977; Zelditch *et al.*, 2004). In addition to separating components of size and shape, geometric morphometrics (GM) is advantageous in that the use of landmark (and outline) coordinates allows a visually intuitive projection of results back into the organismal morphospace.

Here we describe variation and sexual dimorphism of head form (i.e., size and shape) within a free-ranging population of Mexican lance-headed rattlesnakes (*Crotalus polystictus*, Cope 1865) from the Toluca Valley, State of México, using GM approaches. *Crotalus polystictus* has a fragmented distribution throughout the southern Mexican Plateau where it occurs primarily in mid- to high-elevation grasslands and meadows (Campbell & Lamar, 2004). Recent studies of its reproductive ecology (Mociño-Deloya *et al.*, 2009; Setser *et al.*, 2010) have made *C. polystictus* among the most thoroughly studied of Mexican rattlesnakes; nevertheless, most aspects of its biology remain poorly known. *Crotalus polystictus* provides a unique opportunity to investigate evolution and sexual dimorphism of head morphology because it is distinctive among rattlesnakes in having a narrow head (Klauber, 1938). Although its phylogenetic placement within rattlesnakes is uncertain (see Murphy *et al.*, 2002; Castoe & Parkinson, 2006), the lineage

likely experienced evolution toward a narrow head since it diverged from a common ancestor with other rattlesnakes. The direction of evolution is interesting because the literature on sexual dimorphism of head form in snakes is usually couched in the assumption that a larger head confers selective advantages for swallowing performance and for increasing prey availability, often with little consideration for evolutionary scenarios that may favor decreased head dimensions (e.g., Forsman & Lindell, 1993; Shine, 1991). Our purpose is two-fold: (1) we investigate SSD and sexual dimorphism of head form in a population of *C. polystictus*, and (2) we relate sexual differences in diet to head morphology within the same population to evaluate whether diet differences may have contributed to the evolution of head dimorphisms.

MATERIAL AND METHODS

Snakes used for GM analysis of head morphology were collected during June and July 2006 as part of a long-term, mark-recapture study of *C. polystictus* life history and ecology (see Mociño-Deloya *et al.*, 2009; Setser *et al.*, 2010). The field site consisted of a mosaic of pasture, fallow fields, and cropland along the Rio Lerma, State of México, Mexico. After capture, snakes were transported to a nearby facility for processing and data collection before release at the site of capture. Within six hours of capture, we anesthetized individual snakes using isoflurane gas (see Setser, 2007; Mociño-Deloya *et al.*, 2009). As part of a series of data-collection procedures, we photographed the dorsal head aspect of anesthetized subadult and adult snakes. Pertinent to this study, we also measured head length (rostral plate to angle of the jaw), and snout–vent length (SVL) following the procedure outlined by Setser (2007). We excluded neonates because of comparatively poor resolution of head features from photographs, low sample sizes, and

risks associated with prolonged exposure to anesthesia in small snakes. Multiple photographs of each individual were taken with a digital camera (Sony Cybershot) using a tripod, with the lens perpendicular to the dorsal plane at a distance of 35 cm. For each photograph, a scale was positioned at the level of the crown of the head.

We selected an image of each rattlesnake that best captured the two-dimensional shape of the dorsal aspect of the head, and then digitized these images for three fixed landmarks and twenty sliding semilandmarks using tpsDIG2 (Rohlf, 2010; Figure 1). The fixed landmarks included posterior and anterior sutures of the supraocular scales and the center of the rostral plate. Semilandmarks corresponded with the lateral outline of the head and were evenly spaced between two anchor points (the left suture of the rostral plate and the point of inflection between the head and neck). All landmarks were collected from the left side of the head. After excluding unusable images, our GM study included 46 males and 86 females. The discrepancy in sample size between males and females resulted from the time period of the study, which included the early summer months when gravid females thermoregulate on the surface, and are more frequently encountered than males. Generalized Procrustes Analysis (GPA) was used to superimpose landmarks onto a common coordinate system and to remove effects of location, orientation, and scale. Head size was calculated as centroid size (CS), which is the square root of the summed squared distances between the configuration centroid and its landmarks (size is removed in GPA by scaling configurations to a common unit size by dividing by centroid size). To summarize shape variation in landmark configurations, we performed principal components analysis (PCA) on the covariation matrix from residuals obtained by subtracting each configuration from the consensus shape (Dryden & Mardia, 1998). The individual factor scores from the first principal component were then used as

shape variables in further statistical analysis (see below). Finally, to visualize shape differences we used deformation grids based on the mean landmark configurations for male and female samples, designating females as the reference shape. All GM protocols were performed in R 2.11.1 using the Statistical Shape Analysis (Shapes) package (Dryden, 2009).

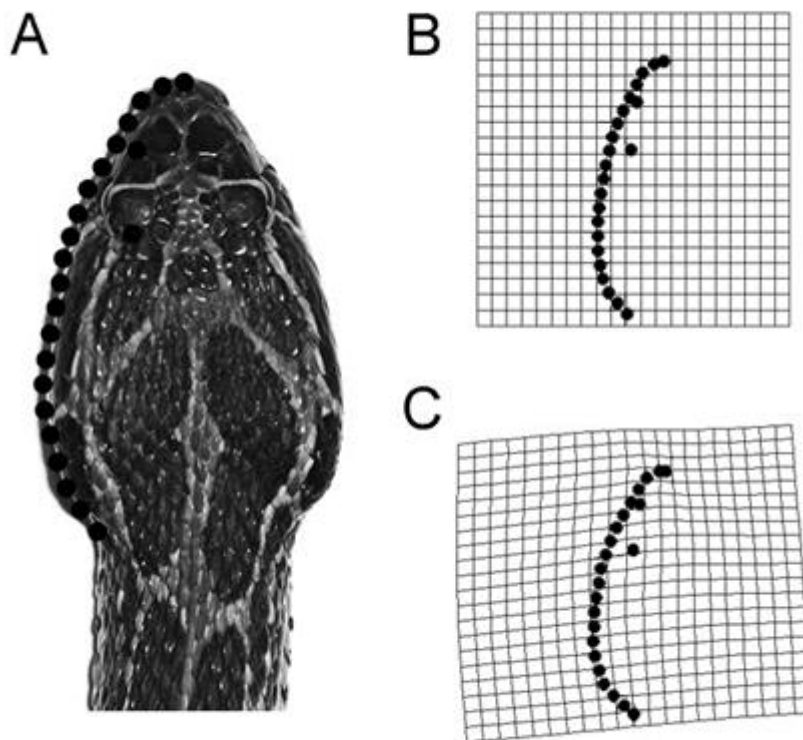


Figure 1. (A) Dorsal aspect of an adult male *Crotalus polystictus*, showing landmarks and semi-landmarks used in geometric morphometric analyses. (B) Configuration of the female consensus shape. (C) Configuration of the male consensus shape represented as a grid showing “deformation” from the female reference shape.

We evaluated SSD in the study population by comparing the percent difference between the mean SVL of the 30 largest males and the 30 largest females collected over seven years. We used this metric of maximum SVL as opposed to mean SVL for three reasons: (1) intrasexual variation likely exists in size at maturity, (2) males and females likely mature at different body sizes on average; thus, an arbitrary single cutoff for both sexes is probably inappropriate, and (3) measurements of maximum SVL are strongly correlated with measurements of mean SVL in snakes (Boback, 2003). Subsequent statistical analyses were restricted to our 2006 GM sample, for which we had complete morphological data ($n = 132$). We tested for sexual dimorphism in relative head size using ANCOVA, with head size (CS) as the dependent variable, sex as the independent variable, and \log_{10} body size (SVL - head length) as the covariate. We tested for sexual dimorphism in head shape also using ANCOVA, with head shape (PC 1 scores) as the dependent variable, sex as the independent variable, and head size (CS) as the covariate. For all ANCOVAs, we evaluated homogeneity of slopes before testing differences in y -intercepts. Finally, we tested for allometry in head shape for males and females separately by using Pearson correlation to test the null hypothesis of no relationship between head shape (PC1 scores) and head size (CS). A significant relationship between head shape and head size would indicate allometry, while no relationship would indicate isometry (Zelditch *et al.*, 2004).

To evaluate intersexual divergence in diet, we used data on prey frequencies for adult males and females from the study population (we classified snakes as adults at ≥ 400 mm SVL; this is slightly below the size of the smallest reproductive female [445 mm] reported by Setser *et al.* [2010]). These data were culled from a comprehensive study of *C. polystictus* foraging ecology that will be presented elsewhere (Mociño-Deloya

et al., unpublished data). Prey composition was determined primarily from feces, which were processed following Mociño-Deloya *et al.* (2008). Prey items were identified to the greatest resolution possible using morphological characters of prey remnants (e.g., scales, feathers, bones, teeth, hair). We do not have direct information on prey mass, but we calculated mass-weighted prey percentages using estimated modal prey masses for each size class. Mass estimates were specific to our study site, and based on masses of live individuals of prey species and from intact prey items regurgitated by snakes. We tested whether relative frequencies of prey species consumed were independent between males and females using a chi-square test. For this analysis, we treated sex as a categorical predictor variable, and divided prey species into six categories as levels of the response variable. Categories were determined by preponderance of prey in the overall diet and on coarse size class of prey species (listed from smallest to largest): (1) arthropods (ca. 1 g), (2) pygmy mice and shrews (*Baiomys* and Soricidae; ca. 6 g), (3) mice (*Peromyscus* and *Reithrodontomys*; ca. 15 g), (4) birds and lizards (ca. 20 g), (5) voles (*Microtus mexicanus*; ca. 30 g), (6) larger mammals (e.g., rabbits [*Sylvilagus*], rats [*Rattus*], and squirrels [Sciuridae]; ca. 75 g). We considered different frequencies of prey consumed between males and females to be evidence of intersexual niche divergence in diet. Finally, we calculated Renkonen Index percentage overlap in male and female diets (Krebs, 1999) to estimate the magnitude of dietary divergence between sexes.

RESULTS

At our study site, mean SVL of the 30 largest males was greater than that of the 30 largest females; the difference in SVL was 21% (male SVL = 750.1 ± 29.1 mm, female SVL = 621.6 ± 15.0 mm; mean \pm sd). When mean SVL was used for all snakes greater than 400 mm SVL, male-biased SSD was 12.1% (male SVL = 591 ± 93.7 mm [$n = 383$], female SVL = 527 ± 53.7 mm [$n = 447$]). For the ANCOVA testing sexual dimorphism in relative head size (CS as dependent variable), there was a significant interaction effect between sex and \log_{10} body size (type III sums of squares: $F = 25.392$, $df = 1$, $P < 0.0001$), indicating that scaling relationships differed between sexes. As body size increased, relative head size in males also increased and diverged relative to females (Figure 2). For the ANCOVA testing sexual dimorphism in head shape (PC 1 factor scores as the dependent variable), there was no significant interaction between sex and head size (type III sums of squares: $F = 0.706$, $df = 1$, $P = 0.402$); therefore, we also tested for differences in y-intercepts. We rejected the null hypothesis of no difference in y-intercepts (type III sums of squares: $F = 64.331$, $df = 1$, $P < 0.0001$), indicating that head shape differed between males and females after adjusting for the covariate effect (Figure 3). This result is consistent with the GM approach using deformation grids, which showed shifts in landmark configurations in mean male head shape relative to mean female head shape (Figure 1). Males had more truncated snouts and broader heads between the regions demarcated by the ectopterygoid-pterygoid articulation and the angle formed by the mandible and quadrate. Head shape was significantly correlated with head size in males ($r = 0.53$, $P < 0.0001$), but not in females ($r = 0.18$, $P = 0.095$); therefore, head shape of males exhibited positive allometry, whereas there was no evidence for positive allometry in head shape of females. In summary, compared with females, males

had relatively larger heads, differed in head shape, and showed stronger evidence of allometry in head shape.

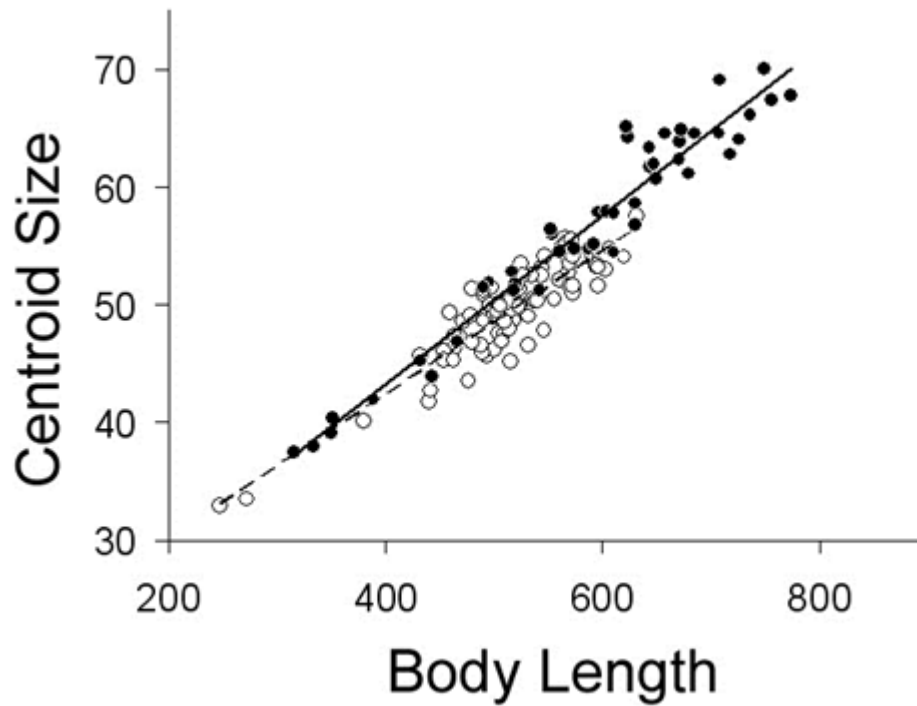


Figure 2. Relationship between the centroid size (CS: a measure of head size) of geometric configurations of head morphology and body length (SVL – head length [millimeters]) for male and female *Crotalus polystictus*. Open circles = females; filled circles = males.

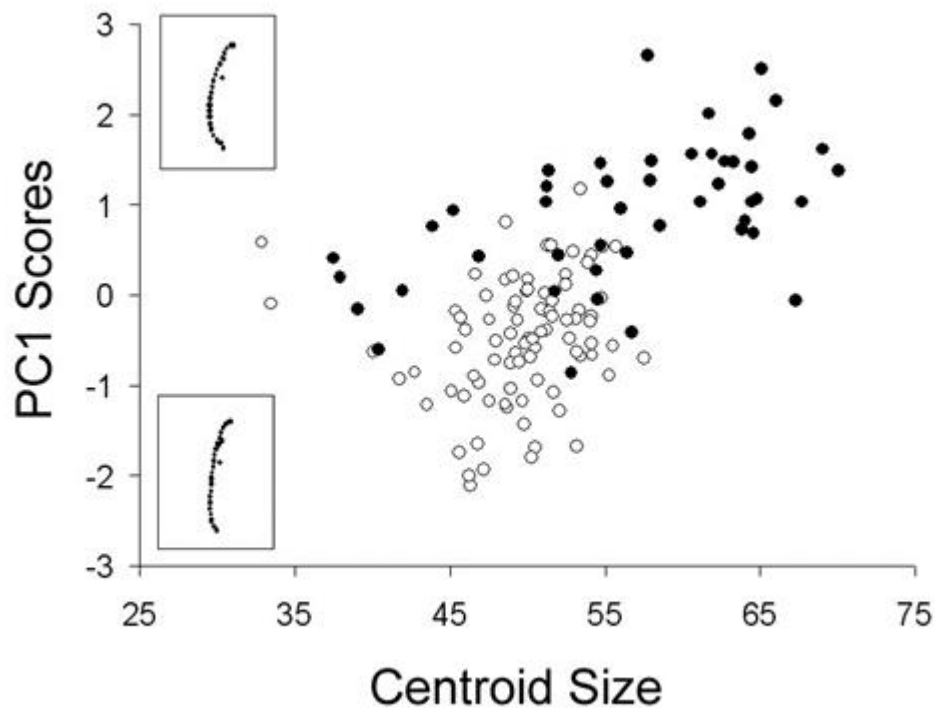


Figure 3. Relationship between scores from the first principal component axis of head shape variation and centroid size (a measure of head size) in *Crotalus polystictus*, illustrating sexual dimorphism in head shape and positive allometry of head shape in males. Open circles = females; filled circles = males. Insets depict the axis of variation explained by PC1 (PC 1 explained 59.4% of the of the total variation in the data matrix of Procrustes superimposed landmarks).

Our contingency table of sex and diet categories was based on 337 individual prey remains ($n = 197$ for males and 140 for females) identified from adult snakes in the study population (Table 1). We rejected the null hypothesis that prey frequencies were dependent on sex ($X^2 = 31.1$, $df = 5$, $P < 0.0001$); thus, diet (in terms of frequencies of prey classes consumed) differed significantly (i.e., varied independently of sex) between males and females. Both males and females principally consumed mice and voles (76.7%

and 69.3% of total prey, respectively). The most conspicuous difference in diet between sexes was that males consumed a higher proportion of larger mammals (8.6% versus 1.4% of total prey), whereas females consumed a higher proportion of pygmy mice and shrews (15.0% versus 2.0% of total prey). These prey categories represented a minor proportion of the total adult diet of each sex numerically, but reflect larger changes in mass-weighted diet. While voles were the most important mass-weighted element in the diets of both males and females (46.9% and 57.7%, respectively), males derived 24.0% of total prey mass from larger mammal species; females derived only 5.1%. Diets of males and females overlapped by 87.0% (84.1% weighted by mass). Shared dependence on mice and voles accounted for most resource overlap; overlap in use of these prey species represented 79.6% of total dietary overlap (82.6% weighted by mass).

Table 1. Percentages and mass-weighted percentages (brackets) of total prey items (divided into categories, $n = 337$) in the diet of male and female *Crotalus polystictus* from the Rio Lerma Valley.

	Arthropods	Pygmy Mice and Shrews ¹	Mice ²	Birds and Lizards	Voles ³	Larger Mammals ⁴
Males	0 [0]	2.0 [0.5]	34.5 [19.2]	12.7 [9.4]	42.1 [46.9]	8.6 [24.0]
Females	2.1 [0.1]	15.0 [4.3]	29.3 [21.1]	12.1 [11.7]	40.0 [57.7]	1.4 [5.1]

¹*Baiomys* and Soricidae

²*Peromyscus* and *Reithrodontomys*

³*Microtus*

⁴*Sylvilagus*, *Rattus* and Sciuridae

DISCUSSION

Ecological niche divergence as a cause of sexual dimorphism has long been considered less important than sexual selection, primarily because morphological predictions for ecology-mediated dimorphisms are less clear, and are therefore more difficult to test (Shine, 1989). Sexual selection is also envisaged as a more parsimonious explanation for sexual dimorphism because links to reproductive fitness seem more direct (Darwin, 1871). Despite these difficulties, recent theoretical advances and empirical data have demonstrated that individual specialization contributes to aggregate variation in resource use by populations, and is an important mediator of intraspecific competition and niche evolution (Bolnick *et al.*, 2003; Svanbäck & Bolnick, 2005). Differential resource use between sexes generates intraspecific variation, and thereby can reduce intraspecific competition for limiting resources (Slatkin, 1984; Shine, 1989). Because snakes swallow prey whole, morphology of their trophic structures is likely to be closely associated with prey size and shape (Dwyer & Kaiser, 1997; Cundall & Greene, 2000; Hampton, 2011). Accordingly, sexual differences in morphology resulting from diet should be more readily detectable than in taxa that masticate their prey. Assuming that sexual dimorphism of trophic structures is not attributable to sexual selection (see Shine [1991] for arguments favoring this assumption in snakes), a link between diet and character divergence in trophic structures provides evidence of dietary niche divergence (Selander, 1972; Shine 1989, 1991).

Crotalus polystictus from our study population exhibited sexual dimorphism in body size and in head morphology. Males attained larger body size, larger relative head size, and broader head shape than did females. Males also differed in the frequency of

prey species consumed, and ate a greater proportion of larger species than did females. Therefore, dimorphism in head morphology may be partly attributable to ecological niche divergence between sexes. Two mechanisms whereby dietary divergence could lead to the evolution of sexual dimorphism in head morphology are (1) intraspecific competition resulting in character displacement, or (2) independent diet or foraging shifts in each sex resulting from, or amplified by, preexisting body size dimorphism. Shine (1991) found evidence from comparative data to support the latter explanation, and we contend that data from *C. polystictus* are also consistent with this interpretation.

Among snakes, the degree of body size dimorphism is correlated positively with the degree of head size dimorphism, supporting the tenet that sexual dimorphism in head size results from independent adaptations of trophic structures rather than from character displacement, because character displacement should result in more pronounced head size dimorphism when sexes are similar in body size (Shine, 1991). As we do not have data on SSD and head morphology dimorphism from multiple populations, we cannot address how *C. polystictus* fits with this pattern; however, compelling evidence that head dimorphism is not driven by character displacement comes from dietary data. Despite differences in body size, both males and females primarily consumed the same prey species: mice and voles (77% and 69% of total prey items, respectively). This suggests that intersexual competition is not a major contributor to head shape dimorphism. Instead, males and females differed in proportions of secondary prey species consumed: males consumed greater numbers of larger mammals, while females consumed more pygmy mice and shrews. Although larger mammals comprised a small proportion of the total diet of males numerically, the consumption of rabbits, rats, and squirrels contributes significantly to the annual energy budget of male rattlesnakes, which attain greater body

lengths, and much greater masses, than do females. The positive allometry of head shape observed in males, but absent in females, is consistent with adaptation for expanded size range of prey species by males. The disproportionate consumption of pygmy mice and shrews by females is also consistent with smaller female body size and narrow head shape, as these prey species are particularly small.

Although diet differences in the study population of *C. polystictus* could potentially be explained by body size alone, the dimorphisms in head morphology cannot be explained by a simple scaling relationship with body size. Therefore, a biological hypothesis for head dimorphism must incorporate some mechanism in addition to body size. Based on collective data our favored explanation is that body size differences between males and females likely resulted in differences in diet, specifically in the size distributions of prey consumed, which in turn promoted wider head shape and positive allometry in the largest sex for manipulating larger prey. However, we cannot rule out other potential causes of head dimorphism, such as sexual selection. For example, combat between males for access to mates could select for head size if larger heads are advantageous in combat. Male body size is positively correlated with mating success in species known to have male combat (Shine, 1978), but we know of no published data or analyses evaluating the relationship between head morphology and mating success in snakes. Another alternative would be that head dimorphisms in *C. polystictus* result from phenotypic plasticity in response to environmental factors. Several studies have documented phenotypic plasticity of head morphology in snakes that was experimentally induced by differences in the amount and size of prey (Queral-Regil & King, 1998; Bonnet *et al.*, 2001; Aubret, Shine & Bonnet, 2004). This explanation is consistent with

our data, and may be particularly relevant if males switch to larger prey at relatively small body sizes.

Our data on diet and sexual dimorphism of head shape in *C. polystictus* also have implications for interpreting the evolution of narrow head shape within the species. *Crotalus polystictus* has the narrowest head relative to body size of all rattlesnakes, although head length relative to body size is typical (Klauber, 1938). In addition, *C. polystictus* lacks palatine teeth and has unusually long and straight fangs (Klauber 1939, Klauber 1956). We hypothesize that the narrow head and modified dentition of *C. polystictus* may be adaptations to envenomating and handling prey in subterranean tunnels. *Crotalus polystictus* is strongly associated with mammal burrows and consumes a high proportion of tunnel-dwelling rodents (Table 1), and nestling mammals (Mociño-Deloya *et al.*, unpublished data). Predatory strikes in tunnels likely present different physical challenges than are encountered by surface-hunting rattlesnakes. Moreover, a narrow head may assist in extracting and swallowing dead, or nestling, prey from within highly confined spaces. Such a foraging strategy would be unusual among rattlesnakes, which are typically surface ambush predators (Klauber, 1956), and adopting this strategy could select for the unique dentition and head morphology of *C. polystictus*. A similar hypothesis has been put forth to explain the relatively small head of *C. tigris*, a saxicolous species that may frequently forage for lizards in narrow rock crevices (Lowe, Schwalbe & Johnson, 1986). Interestingly, other than *C. polystictus*, the only rattlesnake reported to lack palatine teeth is *C. stejnegeri* (Klauber, 1956; Brattstrom, 1964; but see LaDuc, 2003), which also has exceptionally long fangs and a relatively narrow head. However, data on the natural history of *C. stejnegeri* are few, making it difficult to speculate on its foraging ecology.

Our data add to the growing number of studies that have demonstrated a correlation between sexual divergence in diet and head morphology in snakes (e.g., Shine, 1986; Shine *et al.*, 2002; Vincent *et al.*, 2004). Sexual differences in diet are uncommon among rattlesnakes, and numerous studies have failed to uncover dietary differences between sexes (e.g., Wallace & Diller, 1990; Taylor, 2001; Holycross *et al.*, 2002); however, Glaudas, Jezkova & Rodríguez-Robles (2008) presented evidence that male *Crotalus lutosus* have proportionally longer, but not wider, heads and consume fewer lizards than do females. Other studies have evaluated head dimorphism in rattlesnakes, but have not explicitly related those data to diet. Existing studies of rattlesnake head dimorphism have found contrasting patterns. Klauber (1938) reported that sexual dimorphism of head size was negligible in a large sample of *C. viridis* from Platteville, Nebraska. Smith and Collyer (2008) reported similar results from a study of *C. viridis* populations from North and South Dakota. Klauber (1938) reported female-biased dimorphism of head size in *C. cerastes*, the only rattlesnake known to show female-biased SSD (Klauber, 1956). The variation in patterns of head dimorphism detected from the few studies available suggests that rattlesnakes may exhibit greater variation in diet differences between sexes, and other aspects of intersexual niche divergence, than has previously been appreciated.

ACKNOWLEDGEMENTS

This manuscript was improved by comments from J. Campbell, P. Hampton, C. Spencer, and three anonymous reviewers. We thank J. L. Águilar, M. Amarello, F. Bertoni, R. Bolaños, E. Cabra, E. Deloya, M. Feriche, J. Flores, U. Garcia, A. Godambe, A. Kardon, D. Lazcano, J. León, A. Mendoza, B. Muscher, D. Ontiveros, J. Pleguezuelos, S. Reguera, D. Sánchez, X. Santos, B. Victoria, and volunteers from the San Antonio, Atlanta, and San Diego zoos for field assistance. We thank M. Heacker from the Feather Identification Laboratory, Division of Birds, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, S. Peurach from USGS Patuxent Wildlife Research Center, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, and E. Pérez of the Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera,” Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México for assistance with prey identification, and the use of collections and facilities. We thank J. Martinez-Lombarry for generously extending access to private property and P. Sánchez and his family for assistance throughout the course of our fieldwork. We thank T&E, Inc. for support through research grants awarded to EMD, KS and JMM; the Explorers Club for a research grant awarded to KS; and the Agencia Española de Cooperación Internacional grants for 2008 and 2009 awarded to J. Pleguezuelos. We also thank the Universidad de Nuevo León, the Houston Zoo, the San Antonio Zoo and D. and C. Setser for additional support. Research was conducted under the authority of SEMARNAT research permits issued to D. Lazcano and E. Mociño-Deloya (permit numbers: 01212/04, 01792/05, 00799/06, 06320/06, 01083/07, 06844/07, 01256/08, 02373/09, and 00614/11).

REFERENCES

- Aubret F, Shine R, Bonnet X. 2004.** Evolutionary biology: Adaptive developmental plasticity in snakes. *Nature* **431**: 261–262.
- Boback SM. 2003.** Body size evolution in snakes: evidence from island populations. *Copeia* **2003**: 81–94.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML. 2003.** The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* **161**: 1–28.
- Bonnet X, Shine R, Naulleau G, Thiburce C. 2001.** Plastic vipers: influence of food intake on the size and shape of Gaboon vipers (*Bitis gabonica*). *Journal of Zoology* **255**: 341–351.
- Brattstrom BH. 1964.** Evolution of the pit vipers. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* **13**: 185–268.
- Camilleri C, Shine R. 1990.** Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. *Copeia* **1990**: 649–658.
- Campbell JA, Lamar WW. 2004.** *The venomous reptiles of the western hemisphere*. Ithaca, New York: Comstock Publishing Associates.
- Castoe TA, Parkinson, CL. 2006.** Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **39**: 91–110.
- Cox RM, Butler MA, John-Alder HB. 2007.** The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T., eds. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford: Oxford University Press, 38–49.

- Cundall D, Greene HW. 2000.** Feeding in snakes. In: Schwenk K, ed. *Feeding, form, function, and evolution in tetrapod vertebrates*. San Diego, CA: Academic Press, 293–333.
- Darwin C. 1871.** *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: J. Murray.
- Dryden, IL. 2009.** *Statistical Shape Analysis, Version 1.3*. Available at: <http://www.stat.sc.edu/~dryden/shapes/>.
- Dryden IL, Mardia KV. 1998.** *Statistical analysis of shape*. New York: John Wiley.
- Dwyer CM, Kaiser H. 1997.** Relationship between skull form and prey selection in the thamnophiine snake genera *Nerodia* and *Regina*. *Journal of Herpetology* **31**: 463–475.
- Forsman A, Lindell LE. 1993.** The advantage of a big head: swallowing performance in adders, *Vipera berus*. *Functional Ecology* **7**: 183–189.
- Glaudas X, Jezkova T, Rodríguez-Robles JA. 2008.** Feeding ecology of the Great Basin rattlesnake (*Crotalus lutosus*, Viperidae). *Canadian Journal of Zoology* **86**: 723–734.
- Hampton, PM. 2011.** Comparison of cranial form and function in association with diet in natricine snakes. *Journal of Morphology* **272**: 1435–1443.
- Holycross AT, Painter CW, Prival DB, Swann DE, Schroff MJ, Edwards T, Schwalbe CR. 2002.** Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (banded rock rattlesnake). *Journal of Herpetology* **36**: 589–597.
- Kendall DG. 1977.** The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* **9**: 428–430.
- Klauber LM. 1938.** A statistical study of the rattlesnakes V. Head dimensions. *Occasional Papers of the San Diego Society of Natural History* **4**: 1–53.
- Klauber LM. 1939.** A statistical study of the rattlesnakes. VI. Fangs. *Occasional Papers of the San Diego Society of Natural History* **5**: 1–61.

- Klauber LM. 1956.** *Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind.* Berkeley, CA: University of California Press.
- Krebs CJ. 1999.** *Ecological methodology.* Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.
- LaDuc TJ. 2003.** Allometry and size evolution in the rattlesnake, with emphasis on predatory strike performance. Unpublished D. Phil. Thesis, The University of Texas.
- Lowe CH, Schwalbe CR, Johnson TB. 1986.** *The venomous reptiles of Arizona.* Phoenix, AZ: Arizona Game and Fish Department.
- Mociño-Deloya E, Setser K, Peurach SC, Meik JM. 2008.** *Crotalus aquilus* in the Mexican state of México consumes a diverse summer diet. *Herpetological Bulletin* **105**: 10–12.
- Mociño-Deloya E, Setser K, Pleguezuelos JM, Kardon A, Lazcano D. 2009.** Cannibalism of nonviable offspring by postparturient Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*. *Animal Behaviour* **77**: 145–150.
- Murphy RW, Fu J, Lathrop A, Feltham JV, Kovac V. 2002.** Phylogeny of the rattlesnakes (*Crotalus* and *Sistrurus*) inferred from sequences of five mitochondrial genes. In: Schuett GW, Höggren M, Douglas ME, Greene HW, eds. *Biology of the vipers.* Eagle Mountain, UT: Eagle Mountain Publishing, 69–92.
- Pearson D, Shine R, How R. 2002.** Sex-specific niche partitioning and sexual size dimorphism in Australian pythons (*Morelia spilota imbricata*). *Biological Journal of the Linnean Society* **77**: 113–125.
- Queral-Regil A, King RB. 1998.** Evidence for phenotypic plasticity in snake body size and relative head dimensions in response to amount and size of prey. *Copeia* **1998**: 423–429.
- Rohlf FJ. 2010.** *tpsDIG2*. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>

- Selander RK. 1972.** Sexual selection and dimorphism in birds. In: Campbell B, ed. *Sexual selection and the descent of man 1871–1971*. Chicago: Aldine Publishing, 180–230.
- Setser K. 2007.** Use of anesthesia increases precision of snake length measurements. *Herpetological Review* **38**: 409–411.
- Setser K, Mociño-Deloya E, Pleguezuelos JM, Lazcano D, Kardon A. 2010.** Reproductive ecology of female Mexican lance-headed rattlesnakes. *Journal of Zoology* **281**: 175–182.
- Shine, R. 1978.** Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia* **33**: 269–278.
- Shine R. 1986.** Sexual differences in morphology and niche utilization in an aquatic snake *Achrochordus arafurae*. *Oecologia* **69**: 260–267.
- Shine R. 1989.** Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* **64**: 419–461.
- Shine R. 1991.** Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *American Naturalist* **138**: 103–122.
- Shine R. 1994.** Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* **1994**: 326–346.
- Shine R, Reed RN, Shetty S, Cogger HG. 2002.** Relationships between sexual dimorphism and niche partitioning within a clade of sea snakes (Lauticaudinae). *Oecologia* **133**: 45–53.
- Slatkin M. 1984.** Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* **38**: 622–630.
- Smith MT, Collyer ML. 2008.** Regional variation and sexual dimorphism in head form of the Prairie rattlesnake (*Crotalus viridis viridis*): comparisons using new analytical techniques and collection methods. In: Hayes WK, Beaman KR, Cardwell MD, Bush SP, eds. *The biology of rattlesnakes*. Loma Linda, CA: Loma Linda Press, 79–90.

Svanbäck R, Bolnick DI. 2005. An optimal foraging approach to modeling individual specialization. *Evolutionary Ecology Research* **7**: 993–1012.

Taylor EN. 2001. Diet of the Baja California rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae). *Copeia* **2001**: 553–555.

Vincent SE, Herrel A. 2007. Functional and ecological correlates of ecologically-based dimorphisms in squamate reptiles. *Integrative and Comparative Biology* **47**: 172–188.

Vincent SE, Herrel A, Irschick DJ. 2004. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology* **264**: 53–59.

Wallace RL, Diller LV. 1990. Feeding ecology of the rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*, in northern Idaho. *Journal of Herpetology* **24**: 246–253.

Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Amsterdam: Elsevier.

CAPÍTULO VIII

Cannibalism of nonviable offspring by postparturient Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*.

Mociño-Deloya E., K. Setser, J. Pleguezuelos, A. Kardon & D. Lazcano. (2009). Cannibalism of nonviable offspring by post parturient Mexican lance-headed rattlesnakes (*Crotalus polystictus*). *Animal Behaviour* (77) 145-150, doi:10.1016/j.anbehav.2008.09.020. Impact Factor from Academic Scientific Journals 2014: 3.068.

**Cannibalism of non-viable offspring by post parturient Mexican lance-headed rattlesnakes
(*Crotalus polystictus*)**

Maternal cannibalism in rattlesnakes. Mociño-Deloya et al.

ESTRELLA MOCIÑO-DELOYA¹, KIRK SETSER¹, JUAN M. PLEGUEZUELOS¹, ALAN
KARDON² & DAVID LAZCANO³

¹Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada

²San Antonio Zoo

³Laboratorio de Herpetología, Universidad Autónoma de Nuevo León

ABSTRACT

Female vertebrates frequently ingest undeveloped ova and stillborn offspring. Two hypotheses have been proposed to interpret this behaviour: 1) as a form of parental care, and 2) to recycle otherwise wasted energy, facilitating maternal recovery. Our study of Mexican lance-headed rattlesnakes (*Crotalus polystictus*) provides the first quantitative description of cannibalism by post parturient rattlesnakes. We collected gravid *C.*

polystictus during June–August of 2004–2007 in central México, recording 239 litters from 190 females. Production of non-viable offspring was common (48% of litters). Most females (68%) ate some or all non-viable offspring, consuming an average of 11% of postpartum mass. Females consumed undeveloped ova and stillborn neonates in similar proportions. We evaluated factors that influenced the decision to cannibalize using logistic regression. The best model included four predictive variables: 1) parturition date, 2) maternal investment index (MII), 3) proportion of non-viable offspring per litter, and 4) snout-vent length (SVL). All variables exerted a positive effect on maternal cannibalism, although SVL was only a marginally significant predictor. Consumption of non-viable offspring confers energetic benefits to emaciated post parturient females. Energetic benefits are greatest when a larger proportion of a litter is non-viable, while the pressure to cannibalize is greatest when a late parturition date shortens the time available to forage before the next reproductive event. Our data demonstrate the importance of maternal cannibalism in rattlesnakes, and support the primacy of the maternal recovery hypothesis as a selective force driving maternal cannibalism.

Key words: antipredator behaviour, *Crotalus polystictus*, energy recuperation, maternal cannibalism, parental care, Mexican lance-headed rattlesnake, non-viable offspring.

INTRODUCTION

Cannibalism is a common phenomenon, and has been reported from diverse animal species (Polis 1981; Polis & Myers 1985; Mitchell 1986; Campbell & Lamar 2004). Within this behaviour, maternal cannibalism involves the consumption of offspring by the female parent and can be further categorized as either the consumption of non-viable offspring (eggs, undeveloped ova, or stillborn neonates), or of living offspring. Maternal cannibalism has been described from a number of animal species, including numerous reptiles (Huff 1980; Polis & Myers 1985; Kevles 1986; Somma 1989; Mitchell & Groves 1993; Somma 2003; Lourdais et al. 2005).

In reptiles, litters often contain undeveloped ova and/or stillborn neonates, and ingestion of these non-viable offspring by females of several squamate taxa has been reported (Huff 1980; Groves 1981; Shine 1988; Ross & Marzec 1990; Mitchell & Groves 1993; Somma 2003). Although records of partial and complete reproductive failures have been obtained in natural conditions in snakes (Lourdais et al. 2002a, 2004a, 2004b), corresponding reports of maternal cannibalism are scarce, and we are unaware of any reports from rattlesnakes (*Crotalus* and *Sistrurus*). Most reports of maternal cannibalism by other snake species describe lone instances of captive females consuming offspring (Huff 1980; Mitchell & Groves 1993, but see Lourdais et al. 2005), and provide limited information concerning the frequency of this behaviour in natural populations.

Two principle hypotheses have been advanced to explain the consumption of eggs and non-viable offspring by reptiles (Groves 1981; Shine 1988; Mitchell & Groves 1993; Lourdais et al. 2005). The first hypothesis posits that this behaviour is a form of parental care. Cannibalism may eliminate chemical clues that could attract predators (Groves 1981; Polis 1981; Shine 1988), or prevent the spread of fungi and diseases to healthy eggs or neonates (Polis 1981; Somma 1989, 2003). The primary beneficiaries of maternal cannibalism according to this interpretation are the living siblings of the non-viable offspring. A second hypothesis proposes that maternal cannibalism functions to recycle otherwise wasted energy, facilitating maternal recovery (Fitch 1954; Lourdais et al. 2005). A cannibalistic female snake can recoup some of the energy spent in reproduction without the dangerous, time consuming, and energetically expensive activities demanded by normal foraging (Arnold 2001; Lourdais et al. 2005). In this case, the fitness benefit of maternal cannibalism accrues to the parent rather than to the living offspring.

These hypotheses are not mutually exclusive, and both may be important factors driving the development of maternal cannibalism. Furthermore, neither hypothesis posits a fitness cost to females engaging in maternal cannibalism. In the absence of a cost, viviparous snakes should maximize fitness by engaging in maternal cannibalism whenever afforded the opportunity to do so. If, however, maternal cannibalism does present some cost to snakes, we can hypothesize the following: 1) if paternal care is a stronger selective force, then maternal cannibalism should be most prevalent when a high proportion of the litter is viable (multiplying fitness benefits among more living neonates). 2) In contrast, if maternal recovery is a more important driver of maternal cannibalism, the impetus to cannibalize should be strongest when more offspring are non-

viable (resulting in more energy available to the parent), when female snakes are in poor condition following parturition, and when snakes have less time available to forage prior to subsequent reproductive events.

The most dramatic fitness cost associated with maternal cannibalism is the possibility of accidental ingestion of viable offspring. This possibility may be considered most acute when female snakes are confronted with the decision to consume full-term, stillborn offspring soon after birth. Stillborn neonates are superficially similar to recently-born live offspring. Live neonates may remain nearly motionless, and partially within placental membranes, for some hours following parturition. Accordingly, we can hypothesize that if ingestion of living neonates imposes a fitness cost to maternal cannibalism, then females should attempt to minimize this risk by preferring to cannibalize undeveloped ova over stillborn neonates, and by allowing more time to pass before cannibalizing stillborn neonates than ova.`

Here we report on the importance and frequency of cannibalistic behaviour among post parturient female Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*. We test the existence of a fitness cost by examining how long female snakes wait following parturition before consuming non-viable neonates, and if snakes preferentially consume some non-viable offspring (ova) over others which more closely resemble living neonates (stillborn neonates). We evaluate the relative importance of parental care and maternal recovery as drivers of maternal cannibalism, using logistic regression to identify

predictive variables which influence a female rattlesnake's decision to consume non-viable offspring.

METHODS

Study species

Crotalus polystictus is a medium-sized rattlesnake (total length 50–90 cm) endemic to central México. This species primarily inhabits mid-elevation humid and sub-humid grasslands and open woodlands. Published information concerning the natural history and biology of this little-studied species is scarce (Campbell & Lamar 2004), however *C. polystictus* has been reported to consume small mammals and birds (Klauber 1972; Bryson et al. 2003), and we have observed that animals from the study population feed almost exclusively on small mammals (E. Mociño-Deloya and K. Setser; unpublished data). Females normally reproduce annually, and have large litters relative to their size (see Table 1). Females in this population give birth from late May through mid August (Bryson et al. 2003; K. Setser and E. Mociño-Deloya; unpublished data).

Data collection

As part of an ongoing, long-term, mark-recapture study, we captured snakes from the valley plains along the Rio Lerma at ca. 2500 m asl in the state of México. Most natural vegetation in this area has been converted to agricultural use, and remnant populations of *C. polystictus* persist in pastures, hayfields and along margins of crop fields. Gravid female snakes were captured during June–August of 2004–2007. Snakes were captured with tongs, measured from snout to vent (SVL) to within 1 mm, and weighed to the nearest 0.1 g using an electronic balance. Snake measurements were taken while snakes were anaesthetised to improve precision and reduce the risk of snakebite (Setser 2007). Snakes were anaesthetised using the open method, using an approximate dosage of 0.8 ml/l (1 ml of isoflurane within a 1.2 l plastic tube; Setser 2007). All snakes were placed in warmed cages (ca 30 ° C) following isoflurane inhalation to facilitate rapid recovery. Most snakes recovered quickly, typically within 10–15 minutes following removal from isoflurane tubes. We did not observe any obvious adverse effects of isoflurane use among adult snakes; some neonates (fewer than 2%) recovered slowly from isoflurane exposure, occasionally requiring artificial respiration prior to resuming normal breathing. These neonates did not evidence any further, long-term obvious effects following recovery. We permanently marked snakes with subcutaneously injected passive integrated transponders (PIT tags; models TX1400L, 11.0 by 2.1 mm, 0.1 g, 125.0 kHz and TX148511B, 8.5 by 2.1 mm, 0.1 g, 134.2 kHz; Destron-Fearing, 490 Villaume Ave., S. St. Paul, MN, 55075-2443, USA). Pit tags were implanted dorso-laterally at midbody, and have been shown not to impact the growth, movement or survival of snakes (Keck 1994; Jemison et al. 1995).

Gravid females were retained in captivity in individual 18x30x43 cm plastic tubs until parturition. Cages were outfitted with a heat source situated under one end of the enclosure, allowing snakes to thermoregulate within a thermal gradient which normally ranged from ca. 18–30 ° C during days (14 h). Heating elements were turned off, and temperatures allowed to drop to ambient levels, (ca. 12–18 °) at night. Both day and nighttime temperatures approximate body temperatures of free-living *C. polystictus* (K. Setser and E. Mociño-Deloya; unpublished data). We did not offer captive females food, but provided water *ad lib*.

After parturition, we counted and weighed (0.1 g) both non-viable and live offspring, as well as post parturient females. We returned females along with their viable and non-viable offspring to natal cages, detaining them together up to 48 hours to allow females the opportunity to cannibalize offspring. Some snakes (N = 20) cannibalized offspring before the mother or offspring could be weighed. All females and their live offspring were released at the female's site of capture 3–7 days following parturition. To calculate litter mass, and variables calculated from litter mass, of these snakes, we multiplied the number of neonates and ova eaten by mean stillborn neonate (N = 75) and ovum (N = 111) masses.

To prevent unnecessary stress, we did not regularly reweigh gravid snakes. However, 117 snakes were reweighed at least once during gestation. Of these snakes, 69 lost mass (X SD = 7.2 5.5 g, range = 0.1–26.8 g) between weighing events (X SD = 16 10 days, range = 3–48 days), while 48 snakes gained mass (X SD = 5.7 5.1 g, range 0.1–26.2

g) between weighing events ($X \pm SD = 18 \pm 12$ days, range 3–49 days). Changes in mass largely reflected defecation events and changes in hydration level. In all instances, we used the mass most recently recorded prior to parturition in calculations.

All research activities were authorized by the Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) of México in permits issued to David Lazcano and Estrella Mociño-Deloya (01212/04, 01792/05, 00799/06, 06320/06, and 01083/07).

Statistical analysis

We excluded three snakes with obvious health problems, and three additional snakes which spontaneously aborted entire litters of partially-developed embryos, from all analyses of cannibalism. To avoid pseudoreplication, we randomly removed one year of data from each of six snakes which gave birth to litters including non-viable offspring in two different years. Because we were not interested in inter-annual differences in the rate of cannibalism, and because year-of-capture was not a significant variable in preliminary analyses, we pooled data from all four years in all analyses. We calculated indices of prepartum (initial) body condition (iBCI), postpartum body condition (pBCI), and maternal investment (MII) by regressing \ln prepartum mass, \ln postpartum mass, and \ln litter mass on \ln SVL. Values of 1 were added to each set of resulting residuals to remove negative values.

We tested if female snakes displayed a greater likelihood to cannibalize either ova or stillborn neonates using a 2x2 chi-square contingency table. We compared the time lapse between parturition and cannibalization of different classes of non-viable offspring using a t-test.

We evaluated factors that influenced a female snake's decision to consume non-viable offspring with logistic regression. Analyses were performed using the Generalized Linear/Nonlinear Model (GLM) function of Statistica 7, specifying a logit link function. The dependent variable evaluated contained two levels: cannibal and non-cannibal, hence, models assumed a binomial distribution. We screened 12 possible predictive variables for correlations (Table 1), eliminating one variable from each pair of variables correlated at $r = 0.6$ or greater. This resulted in the selection of five biologically important variables for inclusion in the preliminary explanatory model: 1) parturition date, 2) MII, 3) pBCI, 4) proportion of non-viable offspring per litter, and 5) SVL. Next, we tested models including first order interactions between the five predictive variables. Only the interaction between pBCI and SVL was significant at $p = 0.05$, and hence included in the explanatory model (Quinn & Keough 2002). We evaluated the resulting six-variable model for best model subsets based on Akaike Information Criterion (AIC) scores, resulting in the selection of an explanatory model consisting of four predictive variables.

Table 1. Sample sizes, means, standard deviations, 95% confidence intervals, and minimum and maximum values for 12 possible predictive variables taken from female *Crotalus polystictus* and their litters used in cannibalism trials, and their litters. For details of these variables, see the Methods section

		N	X	SD	95% CI	Range
Initial mass (g)	Cannibal	63	166.8	47.5	154.9–178.8	87.4–289.9
	Non-cannibal	29	151.0	36.6	137.1–165.0	94.2–274.0
SVL (mm)	Cannibal	63	547	46	535–559	453–637
	Non cannibal	30	538	40	523–553	464–626
MII	Cannibal	63	1.0	0.29	0.93–1.08	0.13–1.53
	Non-cannibal	30	0.9	0.24	0.90–1.09	0.66–1.51
iBCI	Cannibal	63	1.01	0.14	0.98–1.05	0.61–1.27
	Non-cannibal	30	0.95	0.18	0.88–1.02	0.27–1.25
pBCI	Cannibal	51	1.02	0.13	0.98–1.05	0.72–1.31
	Non-cannibal	30	0.99	0.11	0.95–1.03	0.78–1.21
Days in captivity	Cannibal	63	26	12	23–29	5–58
	Non cannibal	30	21	9	18–25	1–45
Julian date of parturition	Cannibal	63	192	15	188–196	159–229
	Non-cannibal	30	185	14	180–190	157–216
No. in litter	Cannibal	63	7.5	2.5	6.8–8.1	4–15
	Non Cannibal	30	7.2	2.4	6.3–8.1	4–15
No. non-viable offspring	Cannibal	63	2.0	1.4	1.7–2.4	1–6
	Non cannibal	30	1.5	0.9	1.2–1.8	1–5
% litter non-viable	Cannibal	63	29	19	24–34	8–80

	Non cannibal	30	23	12	18–27	7–50
	Cannibal	63	22	17	18–25	4–64
% litter mass non-viable	Non-cannibal	30	15	10	10–21	3–44
Total non-viable mass (g)	Cannibal	47	10.0	6.7	8.0–12.0	3.0–31.6
	Non cannibal	28	7.4	4.2	5.7–9.0	1.5–15.3

RESULTS

We recorded 239 litters from 190 different females: 48 litters in 2004, 59 in 2005, 81 in 2006 and 51 in 2007. The production of at least a single ovum or stillborn neonate was common (48% of litters; 115 of 239). The percentage of non-viable offspring in such litters varied from 7% to 100% (\bar{X} SD= 30% 22%).

Sixty three of 93 (68%) post parturient females provided with the opportunity to consume non-viable offspring ate some or all of the non-viable offspring available to them. These females consumed an average of 9.5 g (range 3.0–25.5 g), representing an average of 11% of their postpartum mass (3%-39%). Most snakes (52 of 63; 83%) consumed all non-viable offspring available; snakes consumed an average of 92% (range 28–100%) of the available mass. A single female consumed live neonates. This snake (540 mm, 119.5 g prepartum) gave birth to 2 live and 3 stillborn neonates, consuming one stillborn neonate and both live neonates.

Females did not evidence a preference to cannibalize either ova or stillborn neonates; 2x2 contingency table: $\chi^2 = 0.84$, $P = 0.36$. Similarly, cannibalistic females did not wait longer to cannibalize litters containing stillborn neonates ($X \text{ SD} = 21.5 \text{ } 16.4$ hours, $N = 26$) than litters without ($X \text{ SD} = 18.7 \text{ } 17.8$ hours, $N = 35$; $t_{59} = -0.63$, $P = 0.53$). Considerable variation existed in the time until cannibalization. Some females ate non-viable neonates almost immediately after giving birth, while other snakes did not feed until days later. We note that our data tend to overestimate the time between birth and cannibalism as, to avoid stressing snakes, we typically inspected snake cages only twice per day.

The best explanatory logistic regression model included four predictive variables useful in predicting cannibalism: 1) parturition date, 2) MII, 3) proportion of non-viable offspring per litter, and 4) SVL, and correctly categorized the behaviour of 55 of 63 (87%) females which cannibalized offspring, but was less accurate in predicting non-cannibals (correctly categorizing 12 of 30, 40% of females). Three variables significantly impacted a female snake's decision to cannibalize offspring, while the effect of SVL was marginally significant (Table 2). All variables had a positive relationship with maternal cannibalism (Table 2).

Table 2. Effects of predictive variables on the decision to consume non viable offspring by post parturient female *Crotalus polystictus*. Results of logistic regression

	df	Estimate	95% CI	Wald stat	P
Intercept	1	-20.850	-33.479– -8.222	10.472	0.001
MII	1	0.051	0.673–5.471	6.298	0.012
Parturition date	1	0.059	0.019–0.098	8.443	0.004
SVL	1	0.017	-0.0001–0.023	3.794	0.051
% litter mass non-viable	1	3.072	0.017–0.111	7.204	0.007

DISCUSSION

Reptiles often give birth to litters that include undeveloped ova and/or stillborn neonates (Huff 1980; Groves 1981; Ross & Marzec 1990; Mitchell & Groves 1993; Lourdais et al. 2002a, 2004a, b, 2005; Somma 2003), although detailed quantitative descriptions of the occurrence of non-viable offspring in wild populations are less available (but see Lourdais et al. 2004b). Production of non-viable offspring was a common occurrence among female *C. polystictus*. Ingestion of non-viable offspring by post parturient females has been reported in several squamate taxa (Huff 1980; Groves 1981; Shine 1988; Ross & Marzec 1990; Mitchell & Groves 1993; Somma 2003), however previous reports have not detailed the extent and frequency of maternal cannibalism in snake populations. Maternal cannibalism was consistent and widespread among female *C. polystictus* collected during late gestation in central México. To our knowledge, this behaviour has not yet been reported from other *Crotalus*, however, we suggest that this likely reflects the difficulty

of observing parturition by wild snakes rather than any peculiarity of *C. polystictus* biology with respect to its congeners. The consumption of non-viable offspring by female rattlesnakes may be important in allowing females to rapidly recuperate some of the considerable energetic and physiological costs of reproduction (Lourdais et al. 2005).

The consumption of non-viable offspring may be a simple evolutionary outgrowth of normal rattlesnake feeding behaviour, as prey are ordinarily killed prior to consumption and may lie dead for some time before ingestion by the snake. After envenomation, prey animals sometimes move considerable distances before dying. To find envenomated prey, rattlesnakes depend on olfactory stimuli which are probably enhanced by putrefaction (Lillywhite 1982). Rattlesnakes, and viperids in general, may thus be considered to be “preadapted” to the consumption of carrion (Lillywhite 1982), accordingly, little additional dietary plasticity may be needed for rattlesnakes to consume stillborn neonates and ova when available.

Nonetheless, our data mirror previous observations of maternal cannibalism that detail consumption of only part of the total mass of non-viable offspring available (Groves 1981; Mitchell & Groves 1993). Additionally, some females with the opportunity to consume non-viable offspring did not do so, suggesting that maternal cannibalism either carries some cost that offsets hypothesized benefits, or is beyond the plasticity of normal foraging behaviour. Alternatively, captive conditions and research activities may have inhibited cannibalistic behaviour. Anorexia is a common response in newly captured rattlesnakes (Klauber 1972; Murphy & Armstrong 1978). Similarly, Aubret et al. (2007)

observed that the feeding response of tiger snakes was mediated by the perception of predation risk. Accordingly, maternal cannibalism may be more ubiquitous among free-living snakes than was demonstrated by our data.

The most dramatic cost of maternal cannibalism is the risk that a female snake might mistakenly consume live neonates. However, our results provide little support for the hypothesis that some females abstain from cannibalism to reduce the risk of mistakenly consuming live neonates. Although a single snake consumed two live neonates, no other snake evidenced any predatory interest in live neonates, nor any difficulty in distinguishing live neonates from non-viable offspring. We predicted that, should females run the risk of mistakenly consuming live neonates, they would preferentially consume ova rather than stillborn neonates, and hesitate to consume stillborn neonates until chemical cues from decomposition were sufficiently strong to easily distinguish between stillborn and live neonates. However, females did not display a preference for ova, nor did they wait longer to consume stillborn neonates. While the inconsistency of maternal cannibalism in *C. polystictus* suggests the existence of some cost balancing the hypothesized fitness benefits, we detected little evidence that females trade off benefits of maternal cannibalism against the risk of cannibalizing live neonates.

Female rattlesnakes frequently remain with newly-born litters following parturition, often until the neonates' first ecdysis (Holycross & Fawcett 2002; Greene et al. 2002; Clark 2004), making the parental care hypothesis particularly applicable to maternal cannibalism in rattlesnakes. We have observed post parturient female *C.*

polystictus with litters of fresh neonates, as well as apparently entire litters of pre-ecdysis neonates unaccompanied by females, inhabiting the same sites over successive days. If we assume that these aggregations of neonates remain near birth sites, then the elimination of stillborn neonates and ova prior to decomposition should act to reduce the probability of predators investigating parturition sites. Despite the appeal of this hypothesis, we detected little evidence to support the parental care hypothesis. We predicted that if parental care was a strong driver of maternal cannibalism, females with litters containing higher proportions of live neonates should be more likely to cannibalize non-viable offspring, multiplying fitness benefits among a larger number of neonates. Instead, we encountered the opposite effect. Females were more likely to cannibalize when they gave birth to litters containing more non-viable offspring. The number of live neonates in a given litter is a function of litter size and the proportion of live offspring. Females with proportionally large litters (eg. high MII scores) did display an increased tendency towards cannibalism. However, MII scores correlated poorly with the number of live neonates in litters, probably because litter size (MII score) was negatively correlated with the proportion of non-viable neonates in a litter ($r = -0.56$). In fact, there was little difference between the number of live neonates born to cannibals ($X \text{ SD} = 5.5 \text{ 2.6}$, $N = 63$) and born to non-cannibals ($X \text{ SD} = 5.6 \text{ 2.3}$, $N = 30$).

Our results provide stronger support for the primacy of the maternal recovery hypothesis. Reproduction imposes high energetic costs on female snakes, especially in viviparous species (Seigel & Ford 1987; Madsen & Shine 1993; Bonnet et al. 1999; Lourdais et al. 2005). Rapid replenishment of energy stores may be particularly important to annually reproducing snakes (Seigel & Ford 1987). Furthermore, recycling energy

invested in non-viable offspring allows females to accelerate recovery from the structural and functional losses induced by reproduction (Lourdais et al. 2005). Snakes were most likely to cannibalize when litters contained large proportions of non-viable offspring, as predicted. In addition, snakes that gave birth later in the year were more likely to cannibalize offspring than were snakes that gave birth earlier. *Crotalus polystictus* feed heavily during the summer rainy season (June–September) when rodents reproduce, and populations increase in density (Choate & Jones 1970; Vazquez et al.; pers. obs.). As gravid *C. polystictus* feed infrequently, snakes giving birth later forgo summer foraging opportunities (E. Mociño-Deloya and K. Setser; unpublished data), and hence experience greater pressure to regenerate energetic reserves necessary to sustain reproduction the following year. A third prediction, that post parturient snakes in poor condition (pBCI) would be more likely to cannibalize non-viable offspring, was not supported by data.

Two variables that emerged as useful predictors of maternal cannibalism are less clearly related to either the parental care or maternal recovery hypotheses. Cannibalistic female *C. polystictus* had greater MII scores than did non-cannibalistic females. Females with high MII scores had invested more energy in reproduction than females with low scores, and gave birth to larger litters. Snakes with large litters would realize greater energetic benefits through cannibalism if litters contained large proportions of non-viable offspring, while more live siblings would benefit from the removal of predator-attracting carrion if litters contained large proportions of live neonates. Accordingly, the observed relationship between MII scores and cannibalism is not useful in distinguishing between hypotheses. Factors unrelated to either hypothesis may explain the importance of MII as a predictive variable. Snakes gestating large litters may have been more efficient, or more

versatile, foragers. Such females may also be better able to take advantage of uncommon and atypical food sources, such as non-viable offspring. In a similar vein, such snakes may be more likely to feed during stressful conditions (eg. captivity) than snakes with low MII scores. It is also possible that females gestating larger litters were less able, or less inclined, to forage during gestation, and may have been anorexic for longer periods of time. However, we point out that this hypothetical relationship between anorexia and cannibalism was not supported by any relationship between post parturient condition (pBCI) and cannibalism.

Female SVL was also a useful predictive variable, although marginally significant in the final model. As with MII, large size may correlate with a greater willingness to feed under stressful conditions or evidence a greater ability to forage.

Our results lend support to the primacy of maternal recovery as a driving force behind cannibalism of non-viable offspring by post parturient *C. polystictus*. We failed to detect strong evidence that the risk of consuming live offspring ameliorates benefits of maternal cannibalism. As such, the failure of snakes to consistently consume all or most offspring available is surprising. We suggest that free-living snakes may display more consistent behaviour, and that maternal cannibalism is more widespread among viviparous snakes than has been reported.

ACKNOWLEDGMENTS

Thus manuscript was improved by critical comments from Jesús Caro, Gregorio Moreno, Xavier Santos, Fernando Torres, Carole Setser and Don Setser. We thank Jose L. Águilar, Melissa Amarello, Esther Deloya, Jaime Flores, Uri Garcia, Andrew Godambe, Alan Kardon, Jose León, Jesse Meik, Becky Muscher, David Sánchez, Belinda Victoria and volunteers from the San Antonio, Atlanta and San Diego zoos for their assistance in the field. We especially thank Horacio Pérez y Alfredo Córtez for providing radiographs of cannibalistic female snakes. We thank Lic. Jorge Martinez-Lombarry for generously offering access to his property. We also thank Porfirio Sánchez and his family for their warm welcome and assistance throughout the course of our fieldwork. Research was authorized by SEMARNAT permits 01212/04, 01792/05, 00799/06, and 01083/07 issued to David Lazcano and 06320/06 issued to Estrella Mociño-Deloya. We thank T&E, Inc. for support through research grants awarded to both E. Mociño-Deloya and K. Setser, and The Explorers Club for a research grant awarded to K. Setser. We also thank the Universidad de Nuevo León, the Houston Zoo, the San Antonio Zoo and Donald and Carole Setser for further support.

REFERENCES

Arnold, S. J. 2001. Foraging Theory and Prey-Size-Predator-Size Relations in snakes. In: Snakes: Ecology and Behavior (Ed. by. R. A. Seigel & J. T. Collins), pp. 87–112. Caldwell, New Jersey: Blackburn Press.

Aubret, F., Bonnet, X. & Bradshaw, D. 2007. Food *versus* risk: foraging decision in young tiger snakes, *Notechis scutatus*. *Amphibia-Reptilia*, 28, 304–308.

Bonnet, X., Naulleau, G., Shine, R. & Lourdais, O. 1999. What is the appropriate timescale for measuring cost of reproduction in a “capital breeder” such as the asp viper? *Evolutionary Ecology*, 13, 485–497.

Bryson, R. W., de la Rosa-Lozano, G. U. & Lazcano, D. 2003. Observations on a population of Mexican lance-headed rattlesnakes (*Crotalus polystictus*) from an agricultural area in the Mexican state of Mexico. *Herpetological Review*, 34, 313–314.

Campbell, J. A. & Lamar, W. W. 2004. The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere. Ithica, New York: Cornell University Press.

Choate, J. R. & Jones, J. K. Jr. 1970. Additional notes on reproduction in the Mexican vole, *Microtus mexicanus*. *Southwestern Naturalist*, 14, 356–358.

Clark, R. W. 2004. Kin recognition in rattlesnakes. Proceedings of the Royal Society of London. Series B Biology Letters, 271, S243–S245.

Fitch, H. S. 1954. Life history and ecology of the five-lined skink, *Eumeces fasciatus*. University of Kansas Publications of the Museum of Natural History, 8, 1–156.

Greene, H. W., May, P. G., Hardy, D. L., Sciturro, J. M. & Farrel, T. M. 2002. Parental behavior by vipers. In: Biology of the Vipers (Ed. by G. W. Schuett, M. Hoggren, M. E. Douglas & H. W. Greene), pp. 179–205. Eagle Mountain, Utah: Eagle Mountain Publishing.

Groves, J. D. 1981. Observations and comments on the post-parturient behaviour of some tropical boas of the genus *Epicrates*. British Journal of Herpetology, 6, 89–91.

Holycross, A. T. & Fawcett, J. D. 2002. Observations on neonatal aggregations and associated behaviors in the prairie rattlesnake, *Crotalus viridic viridis*. American Midland Naturalist, 148, 181–184.

Huff, T. 1980. Captive propagation of the Subfamily Boinae with emphasis on the genus *Epicrates*. In: SSAR Contributions to Herpetology No 1: Reproductive Biology and Diseases of Captive Reptiles (Ed. by J. B. Murphy & J. T. Collins), pp. 125–134. Lawrence, Kansas: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

Jemison, S. C., Bishop, L. A., May, P. G. & Farrell, T. 1995. The impact of PIT-tags on growth and movement of the rattlesnake, *Sistrurus miliarius*. *Journal of Herpetology*, 29, 129–132.

Keck, M. B. 1994. Test for detrimental effects of PIT tags in neonatal snakes. *Copeia*, 1994, 226–228.

Kevles, B. 1986. *Females of the Species: Sex and Survival in the Animal Kingdom*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Klauber, L. M. 1972. *Rattlesnakes: Their Habits, Life Histories, and Influence on Mankind*. 2nd edn. Berkeley, California: University of California Press.

Lillywhite, H. B. 1982. Cannibalistic carrion ingestion by the rattlesnake, *Crotalus viridis*. *Journal of Herpetology*, 16, 95.

Lourdais, O., Bonnet, X., Shine, R., DeNardo, D., Naulleau, G. & Guillon, M. 2002a. Capital-breeding and reproductive effort in a variable environment: a longitudinal study of a viviparous snake. *Journal of Animal Ecology*, 71, 470–479.

Lourdais, O., Bonnet, X. & 2002b. Costs of anorexia during pregnancy in a viviparous snake (*Vipera aspis*). *Journal of Experimental Zoology*, 292, 487–493. doi: 10.1002/jez.10065.

Lourdais, O., Brischoux, F., DeNardo, D. & Shine, R. 2004a. Protein catabolism in pregnant snakes (*Epricates cenchria maurus*, Boidae) compromises musculature and performance after reproduction. *Journal of Comparative Physiology*, 174, 383–391. doi: 10.1007/s00360-004-0424-6.

Lourdais, O., Shine, R., Bonnet, X., Guillon, M. & Naulleau G. 2004b. Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 104, 551–560.

Lourdais, O., Brischoux, F., Shine, R. & Bonnet, X. 2005. Adaptive maternal cannibalism in snakes (*Epricates cenchria maurus*, Boidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 84, 767–774.

Madsen, T. & Shine, R. 1993. Costs of reproduction in a population of European adders. *Oecologia*, 94, 488–495.

Mitchell, J. C. 1986. Cannibalism in Reptiles: A Worldwide Review. Herpetological Circular No 15. Lawrence, Kansas: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

Mitchell, J. C. & Groves, J. D. 1993. Intraspecific oophagy in reptiles. *Herpetological Review*, 24, 126–130.

Murphy, J. B. & Armstrong, B. L. 1978. Maintenance of Rattlesnakes in Captivity: Special Publication No 3. Lawrence, Kansas: University of Kansas Museum of Natural History.

Polis, G. A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 225–251.

Polis, G. A. & Myers, C. A. 1985. A survey of intraspecific predation among reptiles and amphibians. *Journal of Herpetology*, 19, 99–107.

Quinn, G. P. & Keough, M. J. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge: Cambridge University Press.

Ross, R. A. & Marzec, G. 1990. *The Reproductive Husbandry of Pythons and Boas*. Stanford, California: Institute for Herpetological Research.

Seigel, A. R. & Ford, N. B. 1987. Reproductive ecology. In: *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology* (Ed. by A.R. Seigel, J.T. Collins & S.S. Novak), pp. 210–253. Caldwell, New Jersey: Blackburn Press.

Setser, K. 2007. Use of anesthesia increases precision of snake length measurements. *Herpetological Review*, 38, 409–411.

Shine, R. 1988. Parental care in reptiles. In: *Biology of the Reptilia Volume 16, Ecology B: Defense and Life History* (Ed. by C. Gans & R.B. Huey), pp. 275–329. New York: Alan R. Liss, Inc.

Somma, L. A. 1989. Oophagous behavior in “brooding” prairie skinks, *Eumeces septentrionalis*. *Herpetological Review*, 20, 3–4.

Somma, L. A. 2003. Parental behavior in lepidosaurs and turtles: source addendum. Bulletin of the Chicago Herpetological Society, 38, 65–76.

Vázquez, L. B., Medellín R. A. & Cameron, G. N. 2000. Population and community ecology of small rodents in montane forest of western Mexico. Journal of Mammalogy, 81, 77–85.

CAPÍTULO IX

DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES

DISCUSIÓN GENERAL

Comprender el mecanismo para lograr la alimentación y obtención de energía óptimas, así como el balance entre los costos y beneficios de la alimentación, es básico para entender la historia natural (Schoener, 1971; Weatherhead & Madsen, 2009). Entre los parámetros básicos que componen la ecología trófica, se cuentan el tipo de presa y la estrategia para conseguirla. Estos son de primordial importancia para un organismo por ser la fuente energética de la que dependen supervivencia, crecimiento y reproducción (Schuett *et al.*, 2011; Webber *et al.*, 2012; Filippakopoulou *et al.*, 2014). En México, la información básica sobre historia natural, ecología, taxonomía y distribución para algunas especies, en especial para las endémicas, era casi inexistente. Bonnet *et al.* (2002) resaltan la carencia de estudios en ofidios a largo plazo y remarcan la ausencia de ellos en áreas tropicales; algunas características como reproducción, dieta, tasas de crecimiento, o parámetros poblacionales, solo pueden detectarse y ser más exactas cuando están basadas en un período de tiempo largo y con una muestra de animales que abarque una cantidad suficiente de ejemplares de ambos sexos y todas las categorías de edad (Blem, 1982; Seigel & Fitch, 1985; Gibbons *et al.*, 2000; Schuett *et al.*, 2011; Prival & Schroff, 2012). De ahí la importancia de nuestro estudio, ya que abarca, para al menos una de las especies, ocho años de muestreo. Las poblaciones estudiadas también son localmente abundantes, y ello nos permitió un robusto análisis sobre cambios ontogenéticos, sexuales, geográficos y anuales en la dieta, con tamaños de muestra inusualmente altos para los estudios hasta ahora realizados en ofidios en general, y en víboras en particular.

El conjunto de capítulos de esta tesis representan una contribución al conocimiento de la ecología trófica de tres especies de serpientes de cascabel mexicanas.

Hay diversos elementos que hacen de esta obra un trabajo innovador; por ejemplo, está basado en un extenso período de tiempo y con una numerosa muestra, y esperamos que la información obtenida pueda usarse como herramienta en la formulación de planes de manejo y protección de las especies.

Frecuencia de animales con presa

Los ofidios son organismos que en general consumen pocas presas y por tanto la frecuencia de ejemplares con presa es baja (Greene, 1997). Sin embargo, dicho índice varía en función del método de captura empleado en los muestreos, la estrategia de forrajeo de las especies, el estado reproductor de los animales, el sexo, la talla, y la disponibilidad trófica, entre otros factores (Greene, 1997). La elección en la estrategia de alimentación (acecho *versus* búsqueda activa) influye en las tasas de alimentación y supervivencia de los animales (Webb et al., 2003). Animales que emplean la estrategia de búsqueda activa generalmente presentan tasas de alimentación mayores respecto a los que utilizan la estrategia de acecho, pero ello, también les pueden ocasionar un mayor gasto energético y riesgo a ser depredados (Greene, 1997).

En las tres especies de crótalos estudiados observamos valores parecidos para este parámetro. *Crotalus willardi* presentó una frecuencia de animales con presa del 53,8%, independiente del sexo y categoría de edad. En *C. polystictus* la frecuencia de animales con presa fue del 44,3%; mientras en los juveniles el sexo no influyó en esa frecuencia, en adultos observamos que las hembras no grávidas fueron encontradas con alimento más frecuentemente que en los machos. En las hembras no observamos diferencia en la frecuencia de presa entre hembras sexualmente maduras e inmaduras, mientras que en los

machos los juveniles se alimentan con mayor frecuencia que los adultos. En *C. aquilus* la frecuencia de serpientes con presa (49,7%) fue similar a la de *C. polystictus* y se observó una diferencia en el consumo solo entre machos y hembras; las hembras fueron más frecuentemente observadas con alimento, incluso entre juveniles. Esta tendencia de las hembras inmaduras a alimentarse con mayor frecuencia que los machos podría tener su origen en la necesidad de estar en condiciones óptimas para afrontar el gasto energético del evento reproductivo en éstas especies, con hembras que pueden ser sexualmente maduras en el segundo año de vida y que normalmente se reproducen en años consecutivos (Setser *et al.* 2010; datos de Mociño-Deloya y Setser no publicados); por lo tanto, es normal que los juveniles se alimenten con mayor frecuencia que los adultos, para poder afrontar el crecimiento, objetivo que se alcanza a través del consumo de presas. Los neonatos de *C. polystictus* y *C. aquilus* no se alimentan hasta después de su primera muda, es decir, diez días después del nacimiento (Setser *et al.*, 2010).

La frecuencia de alimentación en serpientes se basa en la proporción de animales capturados con presa; pero estimar tasas de alimentación basándose en la proporción de individuos colectados con presa, en depredadores que se alimentan de presas grandes, adaptados a comer infrecuentemente, es difícil en parte porque lo común es tener tamaños de muestra pequeños en los que la varianza es alta (Wallace & Diller (1990); además, usar ese parámetro para comparar frecuencias de alimentación entre estudios puede resultar engañoso debido a la variación en los métodos de colecta de animales (Dugan & Hayes, 2012), método para colectar la muestra de presa y temporada de colecta,. Con la correspondiente precaución en la comparación de frecuencia alimenticia entre especies de cascabel, *C. oreganus* en Idaho es de las que menor frecuencia alimenticia presenta, con 11,6% (Wallace & Diller, 1990) mientras *C. lepidus* de Big Bend National Park es el

registro con mayor frecuencia de presa, con 90,0% (Beaupre, 1995). Observamos que la frecuencia de serpientes con presa encontradas en nuestro trabajo con *C. willardi* es del doble a la reportada por Holycross *et al.* (2002b), mientras que en *C. polystictus* y *C. aquilus* se observan frecuencias parecidas a especies de su misma longitud corporal como *C. enyo*, *C. catalinensis*, o *Sistrurus catenatus* (ver Anexo I).

La baja frecuencia en la alimentación de hembras preñadas en serpientes de cascabel ha sido ampliamente reportada (Keenlyne, 1972; Macartney, 1989; Prival & Schroff, 2012; Wittenberg, 2012; véase también el Anexo I). Sin embargo, Schuett *et al.* (2013) han descrito una elevada frecuencia y comportamiento de acecho en hembras preñadas de *Crotalus atrox*; éstos autores explican que ese comportamiento las provee de nutrientes y energía, importantes para su supervivencia, y en algunas serpientes, incluidos vipéridos, se ha encontrado evidencia de que los aminoácidos adquiridos a través de la alimentación pueden ser transferidos a los fetos. Con base en las anteriores observaciones, Schuett *et al.*, (2013) plantean la hipótesis que la alimentación durante la gestación en *C. atrox* puede ser importante para ambos modos reproductivos, reproductores de ingreso constante y los reproductores capitalistas (“income” y “capital breeders”). Alimentarse y cazar durante la gestación podría relacionarse con camadas pequeñas para evitar saturar la cavidad del cuerpo con fetos y esa reducción en la camada podría ser explicado como un balance coste-beneficio, que confiere a las hembras mantenerse y sobrevivir en regiones en donde la sequía y las altas temperaturas son extremas y crónicas. Así mismo, esos autores mencionan que no es raro encontrar eventos reproductivos anuales en la población que estudiaron, característica que puede atribuirse a la frecuencia elevada de eventos alimenticios que presentan éstas hembras, incluso durante la gestación. Nosotros registramos algunas hembras preñadas de *C. aquilus* y *C. polystictus* con muestras

fecales. Pero hembras preñadas con alimento pueden explicarse por eventos de alimentación al inicio de la gestación (Wittenberg 2012) y retención fecal por largos periodos, propio de los vipéridos (Lillywhite *et al.* 2002). En nuestro estudio, las hembras de *C. aquilus* y *C. polystictus* permanecieron cerca de madrigueras asoleándose la mayor parte del tiempo, pero nunca registramos comportamiento de acecho. Aun así, no descartamos la posibilidad de que no fuimos capaces de distinguir entre una táctica de acecho y el comportamiento de asoleo en algunos casos. En *C. polystictus*, nos inclinamos a compartir la explicación de Wittenberg (2012), para interpretar nuestro inusual alto porcentaje de hembras grávidas con presa; pero en contraste con Schuett *et al.* (2013), que registraron hembras preñadas con *bolus* recientes, detectamos *bolus* o presa reciente en muy pocas hembras preñada, por tanto creemos que nuestros registros provienen en su mayoría de serpientes que se alimentaron en los primeros estados de gestación.

Composición de la dieta

Nuestros datos revelan que, aunque las lagartijas siguen siendo parte fundamental en la dieta de las poblaciones mexicanas de *C. willardi* (54,4% de la dieta en frecuencia), las serpientes en la Sierra San Luis y la Sierra Pan Duro consumieron más aves de lo que ha sido reportado, el doble que en las poblaciones de US, y los adultos continúan alimentándose de ciempiés (Holycross *et al.*, 2002b). Por el contrario, nuestra investigación en el centro de México reveló que *C. polystictus* es una especie especialista en mamíferos (87,9%) y *C. aquilus* es generalista, aunque los mamíferos aun representan el principal recurso de su dieta (65, 5%).

Las tres especies utilizan el acecho como principal estrategia de caza, estrategia normalmente observada en serpientes de cascabel (Campbell & Lamar, 2004); sin embargo en nuestras dos especies del centro de México, la observación de presas no móviles, como crías de conejos y huevos de aves, nos hacen pensar que ocasionalmente éstas especies hacen uso de la búsqueda activa de presas. Sólo encontramos que en *C. tigris* se ha observado directamente búsqueda activa (Goode & Wall, 2002), mientras en otras especies que reportan consumo de presas no móviles, como huevos o crías de mamíferos pequeños, se puede deducir que ocasionalmente usarían la búsqueda activa; pero son escasos los artículos en los que se detalla la estrategia de forrajeo de las especies.

Elevados porcentajes de mamíferos ($\geq 70\%$) en la dieta han sido detectados en especies de serpientes de cascabel de tamaño grande (exceden 100 cm de longitud total, TL; Reynolds & Scott, 1982; Weaver & Lahti, 2005; Sant'anna & Abe, 2007; Dugan & Hayes, 2012; Wittenberg 2012; también véase un resumen en el Anexo I). Elevado porcentaje de mamíferos en la dieta también han sido reportadas para especies de tamaño medio que se distribuyen en islas (Ávila Villegas *et al.*, 2007). Pero raramente esos altos porcentajes de mamíferos como presas han sido reportados en dietas en serpientes de cascabel de tamaño medio (71-99 cm LT) o pequeño (≤ 70 cm LT), que normalmente muestran una mayor tendencia hacia el consumo de presas ectotermas (Taylor, 2001; Holycross *et al.*, 2002a; 2002b, Mackessy *et al.*, 2003; Prival *et al.*, 2002; también véase un resumen en el Anexo I). La tendencia a utilizar mamíferos como base de la dieta en serpientes de cascabel podría verse beneficiada si el hábitat de la víbora es compartido por poblaciones abundantes de mamíferos (Reynolds & Scott 1982). Nuestras especies de estudio en el centro de México comúnmente fueron encontradas alrededor de campos de

cultivo, hábitat donde los roedores presa fueron comúnmente observados. Por último, otras características morfológicas, como tener cabezas estrechas y modificaciones dentarias, podrían contribuir a que las serpientes de cascabel tengan una mayor habilidad para capturar y envenenar a éste tipo de presas en hábitats como túneles subterráneos.

Las tres especies de estudio presentan exclusivamente ingestión de presas empezando por la cabeza, manera ampliamente registrada en serpientes (Rodríguez-Robles, 2002). Éste comportamiento ha sido explicado como una adaptación energética para facilitar la ingestión de la presa (Greene, 1976; Vincent *et al*, 2006; Mori, 2006; Pleguezuelos *et al.*, 2007). La orientación al ingerir presas puede estar también determinada por el tipo de presa; las serpientes que ingieren presas voluminosas como mamíferos, o con estructuras duras como peces, presentan una frecuencia mayor por iniciar a ingerir sus presas por la cabeza, en comparación con un sentido de ingestión indiferente para presas más alargadas o menos voluminosas (Pleguezuelos & Moreno 1990).

Análisis Ontogenético

Los principales estudios sobre cambios ontogenéticos en la dieta de serpientes han mostrado dos patrones para describir el cambio en tipo y tamaño de las presas consumidas: uno llamado “ontogenetic shift”, en el cual las serpientes grandes dejan de consumir presas pequeñas para añadir presas grandes en su dieta, siendo el más comúnmente observado; y el cambio conocido como “ontogenetic telescope”, en el cual serpientes grandes consumen presas grandes pero sin desechar el uso de presas pequeñas (Arnold, 2001). Nuestros datos de poblaciones mexicanas de *C. willardi* demuestran que

ésta serpiente continua consumiendo lagartijas y ciempiés cuando es adulta. Esto es contrastante con las poblaciones de US (Holycross *et al.*, 2002b), en las que los ejemplares adultos dejan de usar las presas pequeñas.

En *C. aquilus* se observó el mismo patrón, en el que conforme aumenta el tamaño de la serpiente también aumenta el tamaño de su presa, pero siguen consumiendo presas pequeñas, aunque en menor frecuencia. Este patrón en serpientes de cascabel ha sido previamente registrado en especies de talla media como *Crotalus enyo*, *Sistrurus catenatus*, *Crotalus lepidus*, y en especies de talla grande como *Crotalus ruber* o *Crotalus durissus* (da Graça Salomão *et al.*, 1995; Taylor, 2001; Holycross *et al.*, 2002a; Weatherhead *et al.*, 2009; Dugan & Hayes 2012); para más detalle véase Anexo I.

Sin embargo, *C. polystictus* mostró el patrón más común registrado en serpientes, “ontogenetic shift”, en el cual conforme la longitud de la serpiente aumenta, no solo aumenta el tamaño de las presas, sino que las serpientes adultas dejan de hacer uso de las presas pequeñas; este patrón ha sido ampliamente descrito en otras especies de serpientes de cascabel, tanto de talla pequeña como medianas y grandes (Ávila-Villegas *et al.*, 2007; Glaudas *et al.*, 2008); para más detalle véase el Anexo I.

Diferencias ontogenéticas en el tamaño de presas observadas en las tres especies de cascabel estudiadas pueden estar relacionadas con factores biológicos como el tamaño corporal. El cambio en la dieta de una especie en función del tamaño de su cuerpo ha sido ampliamente descrito en muchos depredadores, incluidas las serpientes (Godley 1980; Rodríguez-Robles, 2002), y puede ser explicado de dos maneras (Arnold, 2001): capturar e ingerir presas pequeñas por parte de depredadores grandes podría representar un coste

elevado en relación al aporte energético; segundo, los depredadores que usan la táctica de caza al acecho, como generalmente lo hacen las serpientes de cascabel, podrían no ser muy eficientes en la captura de pequeñas presas mediante una postura de acecho.

Estudios sobre cambios ontogenéticos en la dieta de serpientes de cascabel también han mostrado una regla general: los mamíferos forman gran parte de la dieta de serpientes de tamaño grande (> 100 cm TL), y una parte importante en la dieta de especies de tamaño medio y pequeño en ejemplares adultos, mientras que para juveniles las presas consisten en pequeños ectotermos (Klauber, 1997; Campbell & Lamar, 2004), como puede observarse en el Anexo I. En *C. willardi* esa regla se mantiene, pues los juveniles no consumen presas endotermas, pero los adultos sí. Esto contrasta con la dieta de *Crotalus lepidus*, con quien es frecuentemente sintópica y de similar tamaño corporal; su dieta, tanto de juveniles como de adultos, depende fuertemente de lagartijas (Holycross, *et al.*, 2002a). La dieta de los neonatos de *C. polystictus*, en contraste con *C. willardi* y otras especies de tamaño medio y pequeño de serpientes de cascabel que comen exclusivamente lagartijas cuando son juveniles, consiste en mamíferos pequeños. En *C. aquilus* una parte importante de la dieta de los neonatos también consiste en pequeños mamíferos. Como ya mencionamos en el párrafo anterior, el tamaño del depredador limita el tamaño máximo de la presa. Por tanto, la dieta de los neonatos de éstas serpientes se basa en las pequeñas especies de mamíferos de nuestra área de estudio (*Cryptotis parva*, *Sorex spp.*, *Baiomys taylori*, neonatos de *Peromyscus maniculatus*, *Microtus mexicanus* y *Reithrodontomys spp.*). Éste patrón, en el cual los neonatos incluyen solamente mamíferos en sus dietas, ha sido registrado en serpientes de cascabel de tamaño grande (especies que alcanzan >150 mm TL), como *C. horridus* y *C. durissus* (Glaudass *et al.*, 2008; Dugan & Hayes, 2012), como puede verse en el Anexo I, pero no en especies de

talla media como *C. polystictus* y *C. aquilus*, que cuentan con disponibilidad de presas de reptiles en su distribución. Interpretamos que esta elevada frecuencia de camadas de mamíferos pequeños es la dieta de neonatos de estas serpientes de cascabel de tamaño relativamente pequeño, se debe a que frecuentemente observamos a hembras grávidas y grupos de neonatos que aún no habían tenido su primera muda, cerca de madrigueras de roedores. Los neonatos de estas especies nacieron en esas madrigueras y permanecen ahí hasta que hacen su primera muda (Setser *et al.*, 2010). Inferimos que posteriormente empezarían a buscar alimento en madrigueras cercanas, en las que tendrían disponibilidad de camadas de pequeños mamíferos.

Variación sexual en la dieta

En un estudio de ecología de alimentación, el dimorfismo sexual en la morfología corporal puede ser indicador de un diferente uso y reparto de recursos según sexos, y podría también reflejar diferencias en el uso de nicho espacial entre los sexos de una especie (Slatkin, 1984; Shine, 1989). En *C. willardi* no encontramos diferencia sexual en el tipo de presas. Sin embargo en *C. polystictus*, aunque machos y hembras adultos se alimentan predominantemente de ratones, los machos hacen mayor uso de otros mamíferos de mayor tamaño, como conejos o ardillas. La diferencia en dieta corresponde con el dimorfismo sexual en la cabeza y tamaño corporal, mostrando una evidente divergencia intersexual en el uso de nichos tróficos en esta población. De acuerdo con Shine (1991), planteamos la hipótesis que las diferencias sexuales del tamaño y forma de la cabeza en *C. polystictus*, están relacionadas con presiones de selección en cada sexo derivadas de preexistentes diferencias del cuerpo, (por ejemplo el combate entre machos, que incluye el intento de bajar la cabeza del rival), más que por un cambio de esos

caracteres para reducir la competencia intersexual en los recursos tróficos. Ambos procesos no necesariamente son mutuamente excluyentes. Sin embargo machos y hembras de *C. polystictus*, comparten las presas base de su dieta, por lo que este solapamiento nos sugiere que la competencia intersexual no contribuye a la diferencia observada en la forma de la cabeza de la especie. Las diferencias encontradas en la dieta entre sexos de las serpientes de cascabel (conejos y ardilla solo consumidos por machos) pueden explicarse por las diferencias sexuales en el tamaño corporal, que limitaría el poder consumir presas grandes por parte de los animales de tamaño menor. Las cabezas angostas de las hembras probablemente les permiten mayor acceso a las madrigueras donde pueden consumir presas pequeñas, como neonatos de ratones o musarañas. Así mismo, en *C. aquilus* observamos dimorfismo sexual favorable a los machos; aunque tanto machos como hembras adultos se alimentan predominantemente de ratones, los machos hacen mayor uso de otros mamíferos de mayor tamaño, como conejos o de otras especies de serpientes (presente estudio). El uso diferencial de recursos entre sexos genera variación intraespecífica y además puede reducir la competencia intraespecífica por recursos limitados (Slatkin 1984; Shine 1989).

Variación espacial en la dieta

La determinación de la dieta por el ambiente puede explorarse con los patrones de variación espacial (Wasko, 2009), que pueden interpretarse como variaciones geográficas en la disponibilidad de presas, por ejemplo, debidas a cambios de hábitat entre las poblaciones estudiadas. En *C. willardi* observamos variación geográfica; las poblaciones estudiadas en México depredan el doble de aves comparado con las poblaciones de US, y entre las dos poblaciones mexicanas estudiadas registramos diferencias entre tipos de

presa; debido a la cercanía de ambas poblaciones mexicanas, atribuimos esa diferencia a la plasticidad que existe dentro de cada población, más que a diferencias entre poblaciones en preferencias alimenticias; en este sentido, Holycross & Dugan (2007) registraron para esta especie mayor flujo génico entre poblaciones que dentro de las poblaciones.

También se observó que *C. polystictus* presentaba variación en la dieta entre diferentes localidades de estudio. En dos de las poblaciones estudiadas se observaron dietas similares, pero la tercera población difiere de ellas. Éste patrón puede estar relacionado con cambios en la disponibilidad de presas y por el tipo de hábitat, ya que, las primeras poblaciones se encuentran en lugares más bajos (2448-2552 msnm) y con más productividad vegetal, y la tercera es un sitio elevado (2712-2738 msnm), con menor productividad vegetal. En estudios con otras especies de serpientes de cascabel se ha observado también variación geográfica en la dieta en especies con distribuciones amplias, como *C. lepidus*, *C. oreganus*, y *Sistrurus catenatus*, como puede verse en el Anexo I.

Análisis interanual

La determinación de la dieta por el ambiente puede también explorarse con los patrones de variación temporal (anual y estacional; Kephart & Arnold, 1982; King, 1993), que pueden interpretarse como variaciones temporales en las presiones de selección a las que están sometidas las serpientes. En algunas serpientes de cascabel se ha registrado variación interanual en la dieta, relacionado con fluctuaciones en la disponibilidad de

comida (particularmente en las densidades de mamíferos pequeños; Wallace & Diller, 1990; Farrell *et al.*, 2008), con la temperatura (Martin *et al.*, 2008), y con la precipitación (Reynolds & Scott, 1982).

La variación interanual en la dieta de ofidios es algo poco explorado en la literatura debido a la dificultad de obtener tamaños de muestra adecuados. Nosotros observamos diferencia entre años en la dieta de *C. polystictus*; en 2004 y 2005, las serpientes consumen principalmente *M. mexicanus* y en años siguientes diversifican su dieta. Nos basamos en nuestras observaciones de campo, en las que vimos mayor número de *M. mexicanus* en 2004 y 2005 comparado con los siguientes años 2006-2010, y planteamos dos hipótesis para explicar éste cambio: 1) que *C. polystictus* tiene preferencia por *M. mexicanus*, consumiéndolos frecuentemente y los reemplaza con otras especies-presa cuando la disponibilidad de la presa principal es menor ; 2) *C. polystictus* consume mamíferos pequeños en proporción a la disponibilidad de los mismos, depredando mayor cantidad de *M. mexicanus* cuando son más abundantes que otros. Nosotros nos inclinamos a pensar que los cambios interanuales registrados en la dieta de ésta especie son debidos a cambios en la disponibilidad de presas. La diferencia en la dieta no se puede explicar con la pluviosidad, ya que no encontramos diferencia en los valores anuales de lluvia en los años en los que comieron más *M. mexicanus* en comparación a los años en los que hicieron menos uso de ellos.

Canibalismo Materno

Dentro de la ecología de la alimentación en serpientes hay varios comportamientos poco frecuentes pero de elevado interés, como el consumo de carroña, la ofidiofagia y el

canibalismo (Polis 1981; Polis & Myers 1985; Mitchell 1986; Mitchell & Groves, 1993). El consumo de elementos no viables (óvulos no fértiles, embriones muertos) registrado en hembras postparto de *C. polystictus* fue frecuentemente observado; 68% del total de hembras que produjeron elementos no viables en sus camadas comió todos o algunos de esos elementos. La ingestión de elementos no viables de camadas por parte de hembras postparturientas ha sido previamente reportado en algunos reptiles (Huff 1980; Groves 1981; Shine 1988; Ross & Marzec 1990; Mitchell & Groves 1993; Somma 2003) pero no hay estudios previos que detallen la frecuencia de canibalismo materno en serpientes. Además, Observamos que éste comportamiento fue mayor cuando los partos son de los últimos en la temporada de actividad estacional. Esto nos hace pensar que éste comportamiento tiene bases en la recuperación materna después del evento reproductivo, otorgando beneficios energéticos a las hembras postparto que presentan éste comportamiento. Cuando más tarde la hembra tiene el parto, menor es el tiempo que tendrá de alimentarse y prepararse para el siguiente evento reproductivo. Dichos beneficios son mayores cuando una elevada proporción de las crías son no viables y las serpientes tienen partos con elevada frecuencia, anuales o bianuales, como sucede en nuestra especie de estudio (Setser *et al.*, 2010).

Conservación de serpientes de cascabel en México

Los resultados en esta tesis confirman que las serpientes de cascabel distribuidas en México presentan diferencias en sus dietas con respecto a serpientes del mismo género, similares en tamaño, distribuidas en los Estados Unidos de América (US) como puede verse en el Anexo I. Las serpientes de cascabel mexicanas incluyen una mayor proporción

de presas endotermas, en comparación con serpientes de cascabel distribuidas en US (ver Campbell & Lamar, 2004). Algunas de las estrategias vitales de seres vivos influyen directamente en el incremento de la vulnerabilidad a la extinción, y la especialización en la dieta es una de ellas (Van Valkenburgh *et al.*, 2004; Boyles & Storm, 2007; Santos *et al.*, 2007). La especialización observada en la dieta de *C. polystictus*, principalmente en neonatos y juveniles sobre musarañas y *Baiomys taylori*, podría incrementar la vulnerabilidad de ésta especie a la extinción local.

Así mismo, la distribución de las especies de estudio se encuentra en algunos de los estados del país con mayor crecimiento de la mancha urbana, por ejemplo, el centro de México, especialmente el Estado de México, donde la densidad de población humana ha incrementado desorbitadamente en años recientes según los censos poblaciones del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), resultando en destrucción del hábitat. Gibbons *et al.* (2000) y más recientemente Böhm *et al.* (2013), han remarcado que la destrucción de hábitat es una de las grandes amenazas de las serpientes a escala global. Aun cuando es una serpiente especialista en el tipo de presas consumidas, *C. polystictus* es persistente en el área y parece presentar un cierto grado de tolerancia a la alteración del hábitat, ya que las serpientes colectadas se encontraron en pequeños parches de pastizal a las orillas de los campos de cultivo, sugiriendo que puede sobrevivir en pequeñas áreas, dentro de paisajes modificados por el hombre.

Crotalus aquilus, igual que *C. polystictus*, fue encontrada cerca de campos de cultivo y canales de cemento que rodean parte de los cultivos y que funcionan como excelentes refugios para diferentes presas y para la misma serpientes de cascabel. Hay registros de otras serpientes de cascabel que pueden ser tolerantes a cierto grado de

actividades humanas, como la silvicultura, ya que ésta podría incrementar la disponibilidad de presas a través del incremento de las densidades de mamíferos pequeños (Kirkland 1990; Reinert *et al.*, 2011; Wittenberg 2012). En hábitats montañosos, como en el que se distribuye *C. willardi*, la mayor problemática son los incendios, tanto naturales como provocados. Las poblaciones de *C. willardi* estudiadas presentaron una amplia plasticidad en sus dietas, es decir, son generalistas; ello podría ser indicativo que éstas serpientes pueden mostrar más vulnerabilidad a cambios en el hábitat que a cambios en la comunidad de presas. Las diferentes particularidades que podemos observar en las dietas de serpientes de cascabel y la pérdida acelerada de hábitat en el territorio nacional, hacen primordial la realización de planes de conservación en las localidades en las que aún hay poblaciones sanas de serpientes. Creemos que estos planes deben tomar en cuenta datos demográficos de las especies implicadas, estructura del hábitat, y disponibilidad de las presas.

México es un país con una gran diversidad biológica distribuida heterogéneamente en el territorio. Por otro lado enfrenta procesos de acelerada transformación, debido a las actividades económicas y sociales. March *et al.* (2009) hacen una revisión del estado de conservación de la biodiversidad en el país y hacen una llamada a la protección de la misma, resaltando la necesidad de emplear una amplia gama de acciones para lograr la conservación de esta diversidad. Actualmente el país tiene grandes extensiones de tierra modificadas para la agricultura, lo que ha obligado a las serpientes y a otros animales a ocupar pequeños parches de pastizal, matorral o bosque, cada vez más dispersos y pequeños. Esto provoca que los ofidios tengan una distribución muy fragmentada, lo que incrementa aún más su vulnerabilidad a la extinción. Dodd (2001) menciona que para determinar el estatus de conservación de las especies de manera correcta es necesario

conocer detalles generales de sus estrategias vitales, para determinar mejor los problemas que las afectan y los que podrían afectarles a largo plazo, por ejemplo, especialización en la dieta; basándose en características de la biología de los animales se les podrían asignar correctas categorías de conservación y plantearse mejores programas de manejo. Así mismo, Weatherhead & Madsen (2009) resaltan el potencial de las interacciones depredador-presa en la conservación de las especies. Los resultados que aquí presentamos sobre la ecología de la alimentación en éstas tres especies de serpientes de cascabel mexicanas pueden resultar de mucha ayuda para elaborar medidas de conservación y protección, especialmente en zonas del centro de México sujetas a un drástico crecimiento demográfico humano y una acelerada transformación del hábitat, dando como resultado hábitats fragmentados y en los que es urgente empezar a proteger especies endémicas y especies que están sujetas a peligro de extinción.

CONCLUSIONES

En México la información básica sobre historia natural, ecología, taxonomía y distribución para algunas especies, en especial para las endémicas, era casi inexistente. El conjunto de capítulos de esta tesis representan una contribución al conocimiento de la ecología trófica de tres especies de serpientes de cascabel mexicanas.

Nuestros datos revelan que las poblaciones de *Crotalus willardi* en la Sierra San Luis y la Sierra Pan Duro son generalistas y consumieron más aves de lo que ha sido reportado para las poblaciones de US, y que los adultos continúan alimentándose de presas de pequeño tamaño como los ciempiés. Por el contrario, nuestra investigación en el centro de México reveló que *C. polystictus* es una especie especialista en mamíferos y *C. aquilus* es generalista. Raramente altos porcentajes de mamíferos como presas han sido reportados en dietas en serpientes de cascabel de tamaño medio (71-99 cm LT) o pequeño (≤ 69 cm LT), que normalmente muestran una tendencia hacia presas ectotermas.

En relación a la estrategia de forrajeo, las tres especies utilizan la caza al acecho, estrategia normalmente observada en serpientes de cascabel; sin embargo en las dos especies del centro de México, la observación de presas no móviles como crías de conejos y huevos de aves, nos hacen pensar que ocasionalmente estas especies hacen uso de la búsqueda activa de presas.

En relación al cambio ontogénico en la dieta, Nuestros datos de *C. willardi* sugieren que ésta serpiente no desecha las presas pequeñas de su dieta y continua consumiendo lagartijas y ciempiés cuando es adulta. Esto es contrastante con las

poblaciones de US, en las que dejan de usar las presas pequeñas. En *C. aquilus* se observó el mismo patrón, en el que conforme aumenta el tamaño de la serpiente también aumenta el tamaño de su presa; sin embargo siguen consumiendo presas pequeñas, aunque en menor frecuencia. Este patrón conocido como “ontogenetic telescope” ha sido previamente registrado en otras especies del género. Mientras que *C. polystictus* mostró el patrón más común registrado en serpientes, “ontogenetic shift”, en el cual conforme la longitud de la serpiente aumenta, también aumenta el tamaño de las presas y las serpientes adultas dejan de hacer uso de tipos de presas de menor tamaño.

En *C. willardi* los juveniles no consumen presas endotermas, pero los adultos si hacen uso de ellas. La dieta de los neonatos de *C. polystictus*, en contraste con *C. willardi* y otras especies de tamaño medio y pequeño de serpientes de cascabel, que comen exclusivamente lagartijas cuando son juveniles, consiste totalmente en mamíferos pequeños; en *C. aquilus* una parte importante de la dieta (50%) de los neonatos también consiste en pequeños mamíferos. Este patrón, en el cual los neonatos incluyen solamente mamíferos en sus dietas, ha sido registrado en serpientes de cascabel de tamaño grande (especies que alcanzan >150 mm TL), pero no en especies de talla media, como *C. polystictus* y *C. aquilus*, que cuentan con disponibilidad de presas de reptiles en su distribución.

En relación al análisis de la dieta según sexo, *C. willardi* no presenta diferencia en el tipo de presas que consumen machos y hembras. Sin embargo en *C. polystictus*, aunque machos y hembras adultos se alimentan predominantemente de ratones, los machos hacen mayor uso de otros mamíferos de mayor tamaño, como conejos o ardillas. La diferencia en dieta corresponde con el dimorfismo en la cabeza y tamaño corporal de la especie,

favorable a los machos. En *C. aquilus* observamos dimorfismo sexual favorable a los machos; aunque tanto machos como hembras adultos se alimentan predominantemente de ratones, los machos hacen mayor uso de presas de mayor tamaño, como conejos y serpientes. Uso diferencial de recursos entre sexos genera variación intraespecífica y además puede reducir la competencia intraespecífica por recursos limitados.

En relación al análisis espacial de la dieta, Se observó que *C. polystictus* presentaba variación en la dieta entre diferentes localidades de estudio; la presa principal, *Microtus mexicanus*, fue menos consumido en el sitio C, donde *Peromyscus maniculatus* y *Reithrodontomys spp.* fueron la principal presa. La explicación que damos a esta diferencia deriva de diferencias en el hábitat, el hábitat de dos de las poblaciones es menos elevado y con mayor productividad vegetal en comparación al tercer sitio de estudio, más elevado y menos productivo, dando como resultado aparentes diferencias en la disponibilidad de presas según localidades.

En relación al análisis interanual de la dieta, observamos diferencia entre años para *C. polystictus*; en 2004 y 2005, las serpientes consumen principalmente *M. mexicanus* y en años siguientes diversifican su dieta. Los cambios interanuales en la dieta aparentemente son debidos a cambios en la disponibilidad de presas según nuestras observaciones en campo: fue más común ver *M. mexicanus* en 2004 y 2005 que en los años siguientes.

En relación al canibalismo materno, el consumo de elementos no viables registrado en hembras postparto de *C. polystictus* fue frecuentemente observado; 68% del

total de hembras que produjeron elementos no viables en sus camadas comieron todos o algunos de esos elementos. Éste comportamiento fue más frecuente cuando los partos fueron de los últimos en la temporada. Esto nos hace pensar que éste comportamiento tiene bases en la recuperación materna después del evento reproductivo, otorgando beneficios energéticos a las hembras postparto que presentan éste comportamiento.

Las diferentes particularidades que podemos observar en las dietas de serpientes de cascabel y la pérdida acelerada de hábitat en el territorio nacional, hacen primordial la realización de planes de conservación en las localidades en las que aún hay poblaciones sanas de serpientes. Creemos que estos planes deben tomar en cuenta datos demográficos de las especies implicadas, estructura del hábitat, y disponibilidad de las presas. Los resultados que aquí presentamos sobre la ecología de la alimentación en éstas tres especies de serpientes de cascabel mexicanas pueden resultar de mucha ayuda para elaborar medidas de conservación y protección, especialmente en zonas del centro de México sujetas a un drástico crecimiento demográfico humano y una acelerada transformación del hábitat, dando como resultado hábitats fragmentados y en los que es urgente empezar a proteger especies endémicas y amenazadas de extinción.

Bibliografía

- Arnold, S.J.** (2001). Foraging Theory and Prey-Size-Predator-Size Relations in snakes. In: Snakes: Ecology and Behavior (Ed. by R. A. Seigel & J. T. Collins), pp. 87–112. Caldwell, New Jersey: Blackburn Press. Reprint of first edition 1993.
- Ávila-Villegas, H., Martins M. & Arnaud G.** (2007). Feeding ecology of the endemic rattleless rattlesnake, *Crotalus catalinensis*, of Santa Catalina Island, Gulf of California, México. *Copeia* (2007):80-84.
- Blem, C.R.** (1982). Biennial reproduction in snake: an alternative hypothesis. *Copeia* (4):961-963.
- Beaupre, J.** (1995). Comparative ecology of the mottled rock rattlesnake, *Crotalus lepidus*, in Big Bend National Park. *Herpetologica* 51:45-56.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J.E.M., Bowles, P., Chanson, J., Cox, N., Hammerson, G., Hoffmann, M., Livingstone, S.R., Ram, M., Rhodin, A.G.J., Stuart, S.N., van Dijk, P.P., Young, B., Afuang, L.E., Aghasyan, A., Aguayo, A.G., Aguilar, C., Ajtic, R., Akarsu, F., Alencar, L.R.V., Allison, A., Ananjeva, N., Anderson, S., Andren, C., Ariano-Sanchez, D., Arredondo, J.C., Auliya, M., Austin, C.C., Avci, A., Baker, P.J., Barreto-Lima, A.F., Barrio-Amoros, C.L., Basu, D., Bates, M.F., Batistella, A., Bauer, A., Bennett, D., Böhme,**

W., Broadley, D., Brown, R., Burgess, J., Captain, A., Carreira, S., Castaneda, M.R., Castro, F., Catenazzi, A., Cedeno-Vazquez, J.R., Chapple, D., Cheylan, M., Cisneros-Heredia, D.F., Cogalniceanu, D., Cogger, H., Corti, C., Costa, G.C., Couper, P.J., Courtney, T., Crnobrnja-Isailovic, J., Crochet, P.-A., Crother, B., Cruz, F., Daltry, J., Daniels, R.J.R., Das, I., de Silva, A., Diesmos, A.C., Dirksen, L., Doan, T.M., Dodd, K., Doody, J.S., Dorcas, M.E., Duarte de Barros Filho, J., Egan, V.T., El Mouden, E.H., Embert, D., Espinoza, R.E., Fallabrino, A., Feng, X., Feng, Z.-J., Fitzgerald, L., Flores-Villela, O., Franca, F.G.R., Frost, D., Gadsden, H., Gamble, T., Ganesh, S.R., Garcia, M.A., Garcia-Perez, J.E., Gatus, J., Gaulke, M., Geniez, P., Georges, A., Gerlach, J., Goldberg, S., Gonzalez, J.-C.T., Gower, D.J., Grant, T., Greenbaum, E., Grieco, C., Guo, P., Hamilton, A.M., Hare, K., Hedges, S.B., Heideman, N., Hilton-Taylor, C., Hitchmough, R., Hollingsworth, B., Hutchinson, M., Ineich, I., Iverson, J., Jaksic, F.M., Jenkins, R., Joger, U., Jose, R., Kaska, Y., Kaya, U., Keogh, J.S., Köhler, G., Kuchling, G., Kumlutas, Y., Kwet, A., La Marca, E., Lamar, W., Lane, A., Lardner, B., Latta, C., Latta, G., Lau, M., Lavin, P., Lawson, D., LeBreton, M., Lehr, E., Limpus, D., Lipczynski, N., Lobo, A.S., Lopez-Luna, M.A., Luiselli, L., Lukoschek, V., Lundberg, M., Lymberakis, P., Macey, R., Magnusson, W.E., Mahler, D.L., Malhotra, A., Mariaux, J., Maritz, B., Marques, O.A.V., Marquez, R., Martins, M., Masterson, G., Mateo, J.A., Mathew, R., Mathews, N., Mayer, G., McCranie, J.R., Measey, G.J., Mendoza-Quijano, F., Menegon, M., Metrailler, S., Milton, D.A., Montgomery, C., Morato, S.A.A., Mott, T., Munoz-Alonso, A., Murphy, J., Nguyen, T.Q., Nilson, G., Nogueira, C.,

Núñez, H., Orlov, N., Ota, H., Ottenwalder, J., Papenfuss, T., Pasachnik, S., Passos, P., Pauwels, O.S.G., Pérez-Buitrago, N., Pérez-Mellado, V., Pianka, E.R., Pleguezuelos, J., Pollock, C., Ponce-Campos, P., Powell, R., Pupin, F., Quintero Díaz, G.E., Radder, R., Ramer, J., A.R., R., Rasmussen, A.R., Raxworthy, C., Reynolds, R., Richman, N., Rico, E.L., Riservato, E., Rivas, G., Rocha, P.L.B., Rödel, M.-O., Rodríguez Schettino, L., Roosenburg, Ross, J.P., W.M., Sadek, R., Sanders, K., Santos-Barrera, G., Schleich, H.H., Schmidt, B.R., Schmitz, A., Sharifi, M., Shea, G., Shi, H., Shine, R., Sindaco, R., Slimani, T., Somaweera, R., Spawls, S., Stafford, P., Stuebing, R., Sweet, S., Sy, E., Temple, H., Tognelli, M.F., Tolley, K., Tolson, P.J., Tuniyev, B., Tuniyev, S., Üzüm, N., van Buurt, G., Van Sluys, M., Velasco, A., Vences, M., Veselý, M., Vinke, S., Vinke, T., Vogel, G., Vogrin, M., Vogt, R.C., Wearn, O.R., Werner, Y.L., Whiting, M.J., Wiewandt, T., Wilkinson, J., Wilson, B., Wren, S., Zamin, T., Zhou, K. & Zug, G. (2013) The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation*, 157: 372–385.

Bonnet, X., Pearson D., Ladyman M., Lourdais O. & D. Bradshaw. (2002). 'Heaven' for serpents? A mark-recapture study of tiger snakes (*Notechis scutatus*) on Carnac Island, Western Australia. *Austral Ecology* 27:442-450.

Boyles, J.G., & Storm J.J. (2007). The perils of picky eating: Dietary breadth is related to extinction risk in insectivorous bats. *PloS One* 2(7):e672.

- Campbell, J.A. & Lamar W.W.** (2004). *The venomous reptiles of the western hemisphere*. Ithaca, New York: Comstock Publishing Associates.
- da Graça Salomão, M., Santos S.M.A. & Puerto G.** (1995). Activity pattern of *Crotalus durissus* (Viperidae, Crotalinae): Feeding, reproduction, and snakebite. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30:101-106.
- Dodd, C.K.** (2001). Strategies for snake conservation. In: *Snakes: Ecology and Behavior* (Ed. by. R. A. Seigel & J. T. Collins), pp. 363–393. Caldwell, New Jersey: Blackburn Press. Reprint of first edition 1993.
- Dugan, E.A. & Hayes W.K.** (2012). Diet and feeding ecology of the red diamond rattlesnake, *Crotalus ruber* (Serpentes:Viperidae). *Herpetologica* 68(2):203-217.
- Farrell, T.M., Pilgrim M.A. & May P.G.** (2008). Annual variation in neonate recruitment in a Florida population of the pigmy rattlesnake, *Sistrurus miliaris*. Pp. 257-264 In W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell & S.P. Bush (eds.), *The Biology of Rattlesnakes*. Loma Linda University Press, USA.
- Filippakopoulou, A., Santos X., Feriche M., Pleguezuelos J.M. & Llorente G.A.** (2014). Effect of prey availability on growth-rate trajectories of an aquatic predator, The viperine snake *Natrix maura*. *Basic and Applied Herpetology* 28(2014):35-50.

- Gibbons, J.W., Scott D.E., Ryan T.J., Buhlmann K.A., Tuberville T.D., Metts B.S., Greene J.L., Milss T., Leiden Y., Poppy S. & Winne C.T.** (2000). The global decline of reptiles, *déjà vu* amphibians. *BioSciences*. 50(8):653-666.
- Glaudas, X., Jezkova T. & Rodríguez-Robles J.A.** (2008). Feeding ecology of the Great Basin Rattlesnake (*Crotalus lutosus*, Viperidae). *Can. J. Zool.* 86:723-734.
- Goode, M.J. & Wall M.D.** (2002). Tiger rattlesnake ecology and management. Nongame and Endangered Wildlife Program Heritage Report. Arizona Game and Fish Department, Phoenix, Arizona.
- Groves, J.D.** (1981). Observations and comments on the post-parturient behaviour of some tropical boas of the genus *Epicrates*. *British Journal of Herpetology*, 6, 89-91.
- Greene, H.W.** (1976). Scale overlap, a directional sign stimulus for prey ingestion by ophiophagous snakes. *Z. Tierpsychol.* 41:113-120.
- Greene, H.W.** (1997). *Snakes: the evolution of mystery in nature*. University of California Press, Berkeley. 351 pp.
- Godley, J.S.** (1980). Foraging ecology of the striped swamp snake, *Regina alleni*, in southern Florida. *Ecol. Monogr.* 50:411-436. Doi:10.2307/1942651.

Holycross, A.T., Painter C.W., Prival D.B., Swann D.E., Schroff M.J., Edwards T. & Schwalbe C.R. (2002a). Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (Banded Rock Rattlesnake). *Journal of Herpetology* 36(4): 589-597.

Holycross, A.T., Painter C.W., Barker D.G. & Douglas M.E. (2002b). Foraging ecology of the threatened New Mexico ridge-nosed rattlesnake, *Crotalus willardi obscurus*. 243-251 pp. In Schuett, G. W., M. Hoggren, M. Douglas & H. W. Greene (eds.). *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah.

Huff, T. (1980). Captive propagation of the Subfamily Boinae with emphasis on the genus *Epicrates*. In: *SSAR Contributions to Herpetology No 1: Reproductive Biology and Diseases of Captive Reptiles* (Ed. by J. B. Murphy & J. T. Collins), pp. 125–134. Lawrence, Kansas: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

Keenlyne, K.D. (1972). Sexual differences in feeding habits of *Crotalus horridus horridus*. *Journal of Herpetology* 6:234–237.

Kephart, D.G. & Arnold S.J. (1982). “Garter Snake Diets in a Fluctuating Environment: A Seven-Year Study”, *Ecology*. 63 (5): 1232-1236.

King, R.B. (1993). "Microgeographic, Historical and Size-Related Variation in Water Snake Diet Composition", *Journal of Herpetology* 27: 90-94.

Kirkland, G.L., Jr. (1990). Patterns of initial small mammal community change after clearcutting of temperate North American forest. *Oikos* 59:313-320.

Klauber, L.M. (1997). *Rattlesnakes: Their Habits, Life Histories, and Influence on Mankind*. Berkeley, California: University of California Press. Reprint of first edition 1956.

Lillywhite, H.B. (1982). Cannibalistic carrion ingestion by the rattlesnake, *Crotalus viridis*. *Journal of Herpetology*, 16, 95.

Lillywhite, H.B., De Delva P. & Noonan B.P. (2002). Patterns of gut passage time and the chronic retention of fecal mass in viperid snakes. Pp. 427-506 In *Biology of the Vipers*. Shuett, G.W., Hoggren M., Douglas M.E. & Greene H.W. (Eds). Eagle Mountain Publishing LC, Eagle Mountain, Utah, USA.

Macartney, J.M. (1989). Diet of the Northern Pacific rattlesnake, *Crotalus viridis oregonus*, in British Columbia. *Herpetologica* 45:299-304.

Mackessy, S.P., Williams K. & Ashton G.G. (2003). Ontogenetic variation in venom composition and diet of *Crotalus oregonus concolor*: A case of venom paedomorphosis? *Copeia* 4:769-782.

- March, I.J., Carvajal M.A., Vidal R.M. San Román J.E. & Ruíz G. (2009).** Planificación y desarrollo de estrategias para la conservación de la biodiversidad. *En: Capital Natural de México, Vol II: Estado de conservación y tendencias de cambio.* CONABIO, México, pp. 545-573.
- Martin, W.H., Brown W.S., Possardt E. & Sealy J.B. (2008).** Biological variation, management units, and conservation action plan for the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*). Pp. 447-462 *In* W.K. Hayes, K.R. Beaman, M.D. Cardwell & S.P. Bush (eds.), *The Biology of Rattlesnakes.* Loma Linda University Press, USA.
- Mitchell, J.C. (1986).** Cannibalism in Reptiles: A Worldwide Review. *Herpetological Circular No 15.* Lawrence, Kansas: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- Mitchell, J.C. & Groves, J.D. (1993).** Intraspecific oophagy in reptiles. *Herpetological Review*, 24, 126–130.
- Mori, A. (2006).** Is headfirst ingestion essential in gape-limited predators? Prey-handling behavior of the anurophagous snake *Rhabdophis tigrinus* (Colubridae). *Canadian Journal of Zoology* 84:954-963. Doi:10.1139/Z06-073.
- Pleguezuelos, J.M. & Moreno M. (1990).** Alimentación de *Coluber hippocrepis* en el SE de la península Ibérica. *Amphibia-Reptilia* 11:325-337.

- Pleguezuelos, J.M., Fernández-Cardenete J.R., Honrubia S., Feriche M. & Villafranca C.** (2007). Correlates between morphology, diet and foraging mode in the Ladder Snake *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822). *Contributions of Zoology* 76(3):179-186.
- Polis, G.A.** (1981). The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 225–251.
- Polis, G.A. & Myers C.A.** (1985). A survey of intraspecific predation among reptiles and amphibians. *Journal of Herpetology*, 19, 99–107.
- Prival, D.B. & Schroff M.J.** (2012). A 13-year study of a northern population of Twin-spotted rattlesnake (*Crotalus pricei*): growth, reproduction, survival, and conservation. *Herpetological Monographs*, 26:1-18.
- Prival, D.B., Goode M.J., Swann D.E., Schwalbe C.R. & Schroff M.J.** (2002). Natural history of a northern population of twin-spotted rattlesnakes, *Crotalus pricei*. *Journal of Herpetology* 36(4):598-607.
- Reinert, H.K., Munroe W.K., Brennan C.E., Rach M.N., Pelesky S. & Bushar L.M.** (2011). Response of Timber Rattlesnake to commercial logging operations. *Journal of Wildlife Management* 75:19-29.
- Reynolds, R.P. & Scott N.J. Jr.** (1982). Use of mammalian resource by a Chihuahuan snake community. Pp. 99-118 in N.J. Scott Jr. (ed.). *Herpetological*

communities: a symposium of the Society for the study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologists' League, August 1977. US. Fish and Wildlife Service, Wildlife Research Report No. 13.

Rodríguez-Robles, J.A. (2002). Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 77:165-183.

Ross, R.A. & Marzec, G. (1990). *The Reproductive Husbandry of Pythons and Boas*. Stanford, California: Institute for Herpetological Research.

Santos, X., Llorente G., Pleguezuelos J.M., Brito J.C., Fahd S. & Parellada X. (2007). Variation in the diet of the Lataste's viper *Vipera latastei* in the Iberian Peninsula: seasonal, sexual and size-related effects. *Animal Biology* 57(1):46-61.

Schoener, T.W. (1971). Theory of feeding strategies, *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:369-404.

Seigel, R.A. & Fitch H.S. (1985). Annual variation in reproduction in snakes in a fluctuating environment. *Journal of Animal Ecology* (54): 497-505.

- Setser, K., Mociño-Deloya E., Pleguezuelos J.M., Lazcano D. & Kardon A.** (2010). Reproductive ecology of female Mexican lance-headed rattlesnakes. *Journal of Zoology* 281:175–182.
- Shine, R.** (1988). Parental care in reptiles. In: *Biology of the Reptilia Volume 16, Ecology B: Defense and Life History* (Ed. by C. Gans & R.B. Huey), pp. 275–329. New York: Alan R. Liss, Inc.
- Shine, R.** (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64: 419–461.
- Shine, R.** (1991). Intersexual dietary divergences and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *American Naturalist* 138:103-122.
- Schuett G.W., Repp R.A. & Hoss S.K.** (2011). Frequency of reproduction in female western diamond-backed rattlesnakes from the Sonoran Desert of Arizona is variable in individuals: potential role of rainfall and prey densities. *Journal of Zoology* 284:105-113.
- Schuett, G.W., Repp R.A., Amarello M. & Smith C.F.** (2013). Unlike most vipers. Female rattlesnakes (*Crotalus atrox*) continue to hunt and feed throughout pregnancy. *Journal of Zoology* 289:101-110.

- Slatkin, M.** (1984). Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* **38**: 622–630.
- Somma, L.A.** (1989). Oophagous behavior in “brooding” prairie skinks, *Eumeces septentrionalis*. *Herpetological Review*, 20, 3–4.
- Somma, L.A.** (2003). Parental behavior in lepidosaurs and turtles: source addendum. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*, 38, 65–76.
- Taylor, E.N.** (2001). Diet of the Baja California rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae). *Copeia* (2001):553-555.
- Van Valkenburgh, B., Wang X. & Damuth J.** (2004). Cope’s Rule, hypercarnivory, and extinction in North American Canids. *Science* 306:101-104.
- Vincent, S.E., Moon B.R., Shine R. & Herrel A.** (2006). The functional meaning of “prey size” in water snakes (*Nerodia fasciata*, Colubridae), *Oecologia* (Berl.), 147:204-211, doi:10.1007/s00442-005-0258-2. PMID:16237539.
- Wallace R.L. & Diller, L.V.** (1990). Feeding ecology of the rattlesnake *Crotalus viridis oregonus* in northern Idaho. *Journal of Herpetology* 24(3):246-253.
- Wasko, D.K.** (2009). Spatial and feeding ecology of the Fer-de-Lance (*Bothrops asper*) in Costa Rica. Open Access Dissertation, 206 Pp. University of Miami.

- Webb, J.K., Brook B. & Shine R.** (2003). Does foraging mode influence life history traits? A comparative study of growth, maturation and survival of two species of sympatric snakes from southeastern Australian Ecology 28:601-610.
- Webber, M.M., Glaudas X. & Rodríguez-Robles J.A.** (2012). Do sidewinder rattlesnakes (*Crotalus cerastes*, Viperidae) cease feeding during the breeding season? Copeia(1):100-105.
- Weaver, R.E. & Lahti M.E.** (2005). Diet of the northern Pacific rattlesnake (*Crotalus viridis oregonus*) in the Yakima River Canyon of central Washington state. Pp. 51 in W.K. Hayes (Ed.), Program and Abstracts of the Biology of the Rattlesnakes Symposium. Loma Linda University, California, USA.
- Weatherhead, P.J., & Madsen T.** (2009). Linking behavioural ecology to conservation objectives.149-171 pp. *In*: Mullin S.J. & R.A. Seigel (eds). Snakes: Ecology and Conservation. Cornell University.
- Wittenberg, R.D,** (2012). Foraging ecology of the Timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in a fragmented agricultural landscape. Herpetological Conservation and Biology 7(3):449-461.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Anexo I. Resultados Suplementarios

Variación en la dieta de serpientes de los géneros *Crotalus* y *Sistrurus*.

Especie (género <i>Crotalus</i> y <i>Sistrurus</i>)	LT media (rango) de adultos (cm)	LT máx. (cm)	Clase de tamaño	Forrajeo	% de animales con presa	Dieta	Dieta Juveniles	Dieta ♀♀ grávidas	Endemicidad (México)	Fuente
<i>C. tancitarensis</i>	35,6-41,0	41,0	PEQUEÑA			SIN DATOS			Endémica	Alvaro-Díaz & Campbell, 2004
<i>C. tlaloci</i>	Males: 423 y 51,4 Females: 40,1, 46,8, 51,9 y 52,1	52,1	PEQUEÑA			SIN DATOS			Endémica	Bryson <i>et al.</i> , 2014
<i>C. campbelli</i>	Males: 45,6, 45,7 y 56,9 Females: 42,2 y 47,1	56,9	PEQUEÑA			SIN DATOS			Endémica	Bryson <i>et al.</i> , 2014
<i>C. ericsmithi</i>	<70	54,0	PEQUEÑA			SIN DATOS			Endémica	Campbell & Flores-Villela, 2008.
<i>C. lannomi</i>	<70	63,8	PEQUEÑA			SIN DATOS			Endémica	Campbell & Lamar, 2004.
<i>C. stejnegeri</i>	< 70	72,4	PEQUEÑA			SIN DATOS			Endémica	Campbell & Lamar, 2004.
<i>C. transversus</i>	<70	46,5	PEQUEÑA			Lagartijas			Endémica	véase Campbell & Lamar, 2004
<i>C. intermedius</i>	<70 (50-60)	57,0	PEQUEÑA			Lagartijas 100%			Endémica	Campbell, 1977 Campbell & Lamar, 2004
<i>C. pricei</i>	<70	57,2	PEQUEÑA	Acecho	26,1%	Lagartijas 77,5%	Lagartijas	3,9 %	No Endémica	Prival & Schroff,

	(50-60)					Aves 21,3% Serpientes 1,3%				2012
<i>Sistrurus miliarius</i>	<70 (40-60)	63,8	PEQUEÑA	Acecho y caudal luring en juveniles		Anfibios, Mam. Peq., insectos, lagartijas, serpientes				Campbell & Lamar, 2004. Rabatsky & Waterman, 2005.
<i>C. willardi</i> (Toda su distribución)	<70	67,0	PEQUEÑA	Acecho y búsqueda activa en los juveniles	28,1%	Lagartijas 40% Mam. Peq. 38,9% Artrópodos 15,8% Aves 5,3%	Lagartijas y ciempiés		No Endémica	Holycross <i>et al.</i> , 2002(b).
<i>C. willardi</i> (Chihuahua y Sonora)	<70	67,0	PEQUEÑA	Acecho	53,8	Lagartijas 54,4%, aves 21,4%, ciempiés 13,6% Mam Peq. 10,7%.	Lagartijas		No Endémica	Mociño-Deloya <i>et al.</i> , 2015
<i>C. pusilus</i>	<70	68,2	PEQUEÑA			Lagartijas, murciélago y ortópteros.			Endémica	véase Campbell & Lamar, 2004.
<i>C. triseriatus</i>	<70	68,3	PEQUEÑA			Mamíferos 48,8% lagartijas 44,2% Anfibios 7%	Lagartijas y salamandras		Endémica	Mociño-Deloya <i>et al.</i> , 2014
<i>C. aquilus</i>	<50	69,4	PEQUEÑA	Acecho y a veces búsqueda activa	49,7%	Mam. Peq 69,1 %, Reptiles 24,7% Aves 3,1% Huevos aves 2,1% Insectos 1,0%.	Mam. Peq. y lagartijas.	11.2%	Endémica	Mociño-Deloya E. 2015 Tesis doctoral.
<i>C. ravus</i>	(40-65)	70,0	PEQUEÑA			En 5 ejemplares: 3 lagartijas, 1 ratón y 2 insectos.			Endémica	Mendoza-Hernández <i>et al.</i> , 2004.
<i>C. oreganus concolor</i>	<70	<70	PEQUEÑA			Mam. Peq 75% Reptiles 25%	Lagartijas,		No Endémica	Mackessy <i>et al.</i> , 2003
<i>C. catalinensis</i>	<100	73,1	MEDIANA	Acecho	38,7%	Mam. Peq 70,7% Lagartijas 29,3%	Lagartijas		Endémica Isleña	Ávila-Villegas <i>et al.</i> , 2007
<i>C. lepidus klauberi</i> Northern Sierra Madrean Archipiélago	<100 (60-70)	82,8	MEDIANA	Acecho (caudal luring en Juveniles)	campo 20,0% ejemplares de museo: 26,0%	Lagartijas 55,4% Ciempiés 28,3% Mam. Peq 13,8% Aves 1,9% Serpientes 0,6%	Lagartijas y ciempiés		No Endémica	Holycross <i>et al.</i> , 2002.
<i>C. lepidus</i> (big bend Texas)	(60-70)	82,8	MEDIANA	Acecho	90% en sitioG 44,0 para el sitio B%.	Reptiles 70% Mam. Peq 33,3%			No endémica	Beaupre, 1995

<i>C. lepidus</i> (Mesa Montoro, Aguascalientes, México)	(60-70)	82,8	MEDIANA			Lagartijas 61,53%, Mam. Peq. 23,07%, Aves 7,69% Serpientes 7,69%			No endémica	Carbajal-Marquez & Quintero-Díaz, 2015.
<i>C. cerastes</i> (Yuma county, Arizona)	(50-80)	82,4	MEDIANA	Acecho		Mam. Peq. 51,5% lagartijas 42,7% aves 2,9% Serpientes 2,9%		11,1%	No Endémica	Funk, 1965 Webber <i>et al.</i> , 2012
<i>C. tigris</i>	<100	88,5	MEDIANA	Búsqueda activa y Acecho		Mam. Peq.47,3%, lagartijas 34%, aves 1% .	Lagartijas		No Endémica	Goode & Wall, 2002. Calvete <i>et al.</i> , 2012
<i>C. enyo</i>	<100	89,8	MEDIANA		55,8%	60,3 % mamíferos, 33,3% lagartijas y 6,4% ciempiés.	Mam. Peq. y lagartijas		Endémica	Taylor, 2001
<i>Sistrurus catenatus</i> (Arizona, Colorado, New Mexico)	(50-70)	95,2	MEDIANA	Acecho y caudal luring en juveniles	40,0%	lagartijas 58,8%; Mam. Peq. 30,9%; centipedos 9,1; anuros 0,6%; serpientes 0,6%.	Lagartijas y Mam. Peq.		No endémica	Holycross & Mackessy, 2002 Schuett & Kraus, 1984
<i>Sistrurus catenatus</i> (Wisconsin)	< (50-70)	95,2	MEDIANA	Acecho		Mam. Peq. 85%			No endémica	Keenlyne & Beer, 1973.
<i>Sistrurus catenatus</i> (Ohio)	(50-70)	95,2	MEDIANA	Acecho		Mam. Peq. 97,6%			No endémica	Shepard <i>et al.</i> 2004 Weatherhead <i>et al.</i> , 2009.
<i>Sistrurus catenatus</i> (Ontario)	(50-70)	95,2	MEDIANA	Acecho		Mam. Peq. 88%	Mam. Peq. y serpientes		No endémica	Weatherhead <i>et al.</i> , 2009.
<i>C. polystictus</i>	(70-80)	100	MEDIANA	Acecho y búsqueda activa	44,3%	Mam. Peq. (87,9%); reptiles (6,6%); aves (4,2%); insectos (1,1%) y huevos de aves (0,2%).	Mam. Peq.	16,6% (3% bolo reciente)	Endémica	Mociño-Deloya E. 2015. Tesis doctoral
<i>C. molossus</i>	<100	133	MEDIANA			Mam. Peq. 83,3%			No Endémica	Reynolds & Scott, 1982
<i>C. mitchellii</i>	<100 (90-100)	136,7 en Isla Ángel de la guarda	MEDIANA	Acecho		Principalmente lagartijas (N=8) y Mam. Peq., (N=1) Aves (N=1)			No Endémica	Meik <i>et al.</i> , 2012

		63,7 en Isla del Muerto								
<i>C. lutosus</i> = <i>C. oreganus lutosus</i>	>100	135	GRANDE	Acecho		Mam. Peq. 85%, reptiles 11,6%, aves 2,3%, huevos de lagartija 0,8% y 0,3 % anfibios.	Lagartijas		No presente en México	Glaudas <i>et al.</i> 2008
<i>C. oreganus</i> (central California)	>100	162,6	GRANDE	Búsqueda activa y acecho		Mam. Peq. 86%	Lagartijas	2,2%	No Endémica	Fitch & Twinning 1946
<i>C. oreganus</i> (Idaho)	>100	162,6	GRANDE	Acecho	11,6%	Mam. Peq. 80%.	Neonates y juveniles comen exclusivamente musarañas	Si (de primavera hasta agosto.	No Endémica	Wallace & Diller 1990.
<i>C. oreganus</i> (British Columbia)	>100	162,6	GRANDE	Acecho	17,0%	Mam. Peq. 96%.	Sorex, juveniles de <i>Peromyscus</i> y <i>Microtus</i>		No Endémica	Macartney, 1989
<i>C. ruber</i>	>100	162	GRANDE	Acecho	76,4%	Mam. Peq. 91,6% Lagartijas 7,5% Aves 0,9%.	Mam. Peq.		No Endémica	Dugan & Hayes, 2012
<i>C. scutulatus</i>	>100	137,3	GRANDE			Mam. Peq., ciempiés, lagartija y serpientes			No Endémica	Reynolds & Scott, 1982 Salazar & Lieb, 2003 Campbell & Lamar, 2004.
<i>C. simus</i>	(140-160)	180	GRANDE			Lagartijas y aves Un ratón			No Endémica	Lee, 1996; Campbell 1998; Luja <i>et al.</i> , 2005.
<i>C. tortugensis</i>	>100	105,8	GRANDE			SIN DATOS			Endémica	Campbell & Lamar, 2004.
<i>C. basiliscus</i>	>150	204,5	GRANDE			SIN DATOS			Endémica	Campbell & Lamar, 2004.
<i>C. totonacus</i>	>150	166,5	GRANDE			SIN DATOS			Endémica	Campbell & Lamar, 2004.
<i>C. viridis viridis</i> (Nebraska Sand hills)	>100	151,5	GRANDE			Mam. Peq. 77,8% Reptiles 22,2%	Neonatos y yearlings comen solo pocket mouse		No Endémica	Reed & Douglas, 2002 Holycross & Fawcett, 2002.

<i>C. durissus</i>	(140-160)	180	GRANDE	Acecho		Mam. Peq. >99%	Mam. Peq.	0%	No presente en México	San't Anna & Abe, 2007 da Graça Salomão <i>et al.</i> , 1995
<i>C. horridus</i>	>150	189,2	GRANDE	Acecho	16.1%	Mam. Peq. 91,1% Aves 7,2%, Reptiles 1,2% Anfibios 0,3%	Mam. Peq. Subadultos comen musarañas		No presente en México	Clark 2002 (review) Wittenberg, 2012
<i>C. atrox</i> (Texas)	>120	234	GRANDE			Mam. Peq. 86,7%, aves, 7,8%, lagartijas 5,5%	Mamíferos y lagartijas	Sí (en Arizona)	No endémica	Beavers, 1976; Campbell & Lamar. 2004 Schuett <i>et al.</i> , 2013 en
<i>C. atrox</i> (toda su distribución)	>120	234	GRANDE	Acecho	58,0%	Mam. Peq. 56,6% lagartijas 10,7% Aves 1,8%, anfibio 0,3, 0,3 serpiente, presas no identificadas 23,7			No endémica	Spencer, 2003
<i>C. adamanteus</i>	>150	251,5	GRANDE	Acecho		Mam. Peq. 100% Aves (sin %)			No presente en México	Timmerman, 1995; Campbell & Lamar 2004 Klauber, 1997; Ernest, 1992

Bibliografía

- Alvarado-Díaz, J. & Campbell J.A.** (2004). A new montane rattlesnake (Viperidae) from Michoacán, México. *Herpetologica* 60(2):281-286.
- Ávila-Villegas, H., Martins M., & Arnaud G.** (2007). Feeding ecology of the endemic rattleless rattlesnake, *Crotalus catalinensis*, of Santa Catalina Island, Gulf of California, México. *Copeia* 2007:80–84.
- Beaupre, J.** (1995). Comparative ecology of the mottled rock rattlesnake, *Crotalus lepidus*, in Big Bend National Park. *Herpetologica* 51:45-56.
- Beavers, R.A.** (1976). Food habits of the western diamondback rattlesnake, *Crotalus atrox*, in Texas (Viperidae). *Southwest Naturalist* 20(4):503-515.
- Bryson R.W.Jr., Linkem C.W., Dorcas M.E., Lathrop A., Jones J.M., Alvarado-Díaz J., Grünwald C.I. & Murphy R.** (2014). Multilocus species delimitation in the *Crotalus triseriatus* species group (Serpentes: Viperidae: Crotalinae), with the description of two new species. *Zootaxa* 3826(3):475-496.
- Calvete J.J., Pérez A., Lomonte B., Sánchez E.E. & Sanz L.** (2012). Snake venomics of *Crotalus tigris*: The minimalist toxin arsenal of the deadliest nearctic rattlesnake venom: Evolutionary clues for generating a pan-specific antivenom against type II venoms. *Journal of Proteome Research* 11(2):1382-1390.

- Campbell, J.A.** (1998). Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, the Yucatan, and Belize. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, 400 pp.
- Campbell, J.A. & Lamar W.W.** (2004). The venomous reptiles of the western hemisphere. Ithica, New York: Cornell University Press.
- Campbell J.A. & Flores-Villela O.** (2008). A new Long-tailed rattlesnake (viperidae) from Guerrero, México.
- Carbajal-Marquez R.A. & Quintero-Diaz.** (2015). Diet of *Crotalus lepidus* (Serpentes: Viperidae) in Mesa Montoro, Aguascalientes, México. Revista Mexicana de Herpetología 1(1):18-21.
- Clark, R.W.** (2002). Diet of the Timber Rattlesnake, *Crotalus horridus*. Journal of Herpetology 36(3):494-499.
- da Graça Salomão, M., S.M.A. Santos & G. Puerto** (1995). Activity pattern of *Crotalus durissus* (Viperidae, Crotalinae): Feeding, reproduction, and snakebite. Studies on Neotropical Fauna and Environment 30:101-106.
- Dugan, E.A. & Hayes W.K.** (2012). Diet and feeding ecology of the red diamond rattlesnake, *Crotalus ruber* (Serpentes:Viperidae). Herpetologica 68(2):203-217.
- Fitch, H.S. & Twining H.** (1946). Feeding habits of the Pacific rattlesnake. Copeia (2):64-71.

Funk, R.S. (1965). Food of *Crotalus cerastes laterorepens* in Yuma County, Arizona. *Herpetologica* 21(1):15-17.

Glaudas, X., Jezkova T. & Rodríguez-Robles J.A. (2008). Feeding ecology of the Great Basin Rattlesnake (*Crotalus lutosus*, Viperida). *Canadian Journal of Zoology*. 86:723-734.

Goode, M.J. & Wall M.D. (2002). Tiger rattlesnake ecology and management. Nongame and Endangered Wildlife Program Heritage. Report. Arizona Game and Fish Department, Phoenix, Arizona.

Holycross, A.T. & Fawcett J.D. (2002). Observations on neonatal aggregations and associated behaviors in the Praire rattlesnake, *Crotalus viridis viridis*. *The American Midland Naturalist* 148(1):181-184.

Holycross, A.T. & Mackessy S.P. (2002). Variation in the diet of *Sistrurus catenatus* (Massasauga), with emphasis on *Sistrurus catenatus edwardsii* (Desert Massasauga). *Journal of Herpetology* 36:454-464.

Holycross, A.T., Painter C.W., Prival D.B., Swann D.E., Schroff M.J., Edwards T. & Schwalbe C.R. (2002a). Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (Banded Rock Rattlesnake). *Journal of Herpetology* 36(4): 589-597.

Holycross, A. T., Painter C. W., Barker D. G. & Douglas M. E. (2002b). Foraging ecology of the threatened New Mexico Ridge-nosed rattlesnake (*Crotalus*

willardi obscurus). Pp. 243-251 In G. W. Schuett, M. Hoggren, M. E. Douglas, and H. W. Greene (Eds.), *Biology of the vipers*. Eagle Mountains Publishing. USA.

Keenlyne, K.D. & Beer J.R. (1973). Food habitats of *Sistrurus catenatus catenatus*. *Journal of Herpetology* 7:382-384.

Klauber, L.M. (1997). *Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind*. Berkeley Two Vols. University of California Press. Berkeley, CA. USA. Reprint of editions 1956 & 1972.

Lee J.C. (1996). *The Amphibians and Reptiles of the Yucatan Peninsula*. Cornell University Press, 500 Pp. Ithaca, New York.

Luja V.H., Ramírez-Bautista A. & Sanvicente M. (2005). *Crotalus simus tzabcan*. DIET. *Herpetological Review* 36(2):192-193.

Macartney, J.M. (1989). Diet of the Northern pacific rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*, in British Columbia. *Herpetologica* 45(3):299-304.

Mackessy S.P., Williams K. & Aston K.G. (2003). Ontogenetic variation in venom composition and diet of *Crotalus oreganus concolor*: A case of venom paedomorphis? *Copeia* 4: 769-782.

Meik, J.M., Schaack S., Ingrsci M.J., Lawing A.M., Setser K., Mociño-Deloya E. and

Flores-Villela O. (2012a). Notes on Activity, Body Sized Variation, and Diet in Insular Speckled Rattlesnakes from the Western Sea of Cortés, México. *Herpetological Review* 43(4):556-560.

Mendoza-Hernández A., Flores-Villela O., Mociño-Deloya E. & Sánchez-Herrera O.

(2004). *Crotalus ravus* (Mexican Pygmy Rattlesnake). Diet. *Herpetological Review*. 35(1), 63-64.

Mociño-Deloya, E., Setser K. & Pérez-Ramos E. (2014). Observations on the diet of

Crotalus triseriatus (Mexican dusky rattlesnake). *Revista de la Sociedad Mexicana de Biodiversidad UNAM*. 85: 1289-1291.

Mociño-Deloya, E., Setser K., Heacker M. & Peurach S. (2015). Diet of New Mexico Ridge-

nosed Rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) in the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro, México. *Journal of Herpetology* 49(1):104-107.

Prival, D.B. & Schroff M.J. (2012). A 13-year study of a northern population of Twin-

spotted rattlesnake (*Crotalus pricei*): growth, reproduction, survival, and conservation. *Herpetological Monographs*, 26:1-18.

Rabatsky, A.M. & Waterman J.M. (2005). Ontogenetic shifts and sex differences in caudal

luring in the dusky pigmy rattlesnake, *Sistrurus miliarius barbouri*. *Herpetologica* 61(2):87-91.

- Reed R.N. & Douglas M.E. (2002).** Ecology of the Grand canyon rattlesnake (*Crotalus viridis abyssus*) in the Little Colorado River Canyon, Arizona. *The Southwestern Naturalist* 47(1):30-39.
- Reynolds, R.P. & Scott N.J. Jr. (1982).** Use of a mammalian resource by a Chihuahuan snake community. In N.J. Scott. Jr. (Ed.), *Herpetological communities*, pp. 99-118. Wildlife research report 13. U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service, Washington, DC.
- Salazar J.D. & Lieb C.S. (2003).** Geographic diet variation of Mojave rattlesnake (*Crotalus scutulatus*). Department of Biological Sciences University of Texas at El Paso 6pp.
- Schuett, G.W. & Kraus F. (1984).** Feeding mimicry in the rattlesnake *Sistrurus catenatus*, with comments on the evolution of the rattle. *Animal Behaviour* 32:625–626.
- Schuett, G.W., Repp R.A., Amarello M. & Smith C.F. (2013).** Unlike most vipers. Female rattlesnakes (*Crotalus atrox*) continue to hunt and feed throughout pregnancy. *Journal of Zoology* 289:101-110.
- Shepard D.B., Phillips c.A., Dreslik M.J. & Jellen B.C. (2004).** Prey preference and diet of neonate Eastern Massasaugas (*Sistrurus c. catenatus*). *American Midlands Naturalists* 152:360-368.

Spencer, C.L. (2003). Geographic variation in the morphology, diet, and reproduction of widespread pitviper. *Crotalus atrox*. Unpublished Dissertation. University of Texas at Arlington, USA.

Taylor, E.N. (2001). Diet of the Baja California rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae) *Copeia* (2):553-555.

Timmerman W.W. (1995). Home range, hábitat use, and Behaviour of the Eastern diamondback rattlesnake (*Crotalus adamanteus*) on the ordway preserve. *Bulletin Florida Natutal history* 38(5):127-158.

Wallace R.L. & Diller L.V. (1990) Feeding ecology of the Rattlesnake, *Crotalus viridis oregonus*, in Northern Idaho. *Journal of Herpetology* 24(3):246-253.

Weatherhead P.J., Knox J.M., Harvey D.S., Wynn D., Chiucchi J. & Gibbs H.L. (2009) Diet of *Sistrurus catenatus* in Ontario and Ohio: Effects of body size and habitat. *Journal of Herpetology* 43(4):693-697.

Weaver, R.E. & Lahti M.E. (2005). Diet of the northern Pacific rattlesnake (*Crotalus viridis oregonus*) in the Yakima River Canyon of central Washington state. Pp. 51 *In* W.K. Hayes (Ed.), Program and Abstracts of the Biology of the Rattlesnakes Symposium. Loma Linda University, California, USA.

Wittenberg, R.D, (2012). Foraging ecology of the Timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in a fragmented agricultural landscape. *Herpetological Conservation and Biology* 7(3):449-461.

Anexo II. Artículos publicados

Animal Behaviour 77 (2009) 145–150



Contents lists available at ScienceDirect

Animal Behaviour

journal homepage: www.elsevier.com/locate/yanbeCannibalism of nonviable offspring by postparturient Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*Estrella Mociño-Deloya^{a,*}, Kirk Setser^a, Juan M. Pleguezuelos^a, Alan Kardon^{b,1}, David Lazcano^{c,2}^aDepartamento de Biología Animal, Universidad de Granada^bSan Antonio Zoo^cLaboratorio de Herpetología, Universidad Autónoma de Nuevo León

ARTICLE INFO

Article history:

Received 21 May 2008

Initial acceptance 11 July 2008

Final acceptance 20 September 2008

Published online 30 October 2008

MS. number: 08-00338

Keywords:

antipredator behaviour

Crotalus polystictus

energy recuperation

maternal cannibalism

parental care

Mexican lance-headed rattlesnake

nonviable offspring

Female vertebrates frequently ingest undeveloped ova and stillborn offspring. Two hypotheses have been proposed to interpret this behaviour: (1) it is a form of parental care, and (2) it recycles otherwise wasted energy, facilitating maternal recovery. Our study of Mexican lance-headed rattlesnakes provides the first quantitative description of cannibalism by postparturient rattlesnakes. We collected gravid females during June–July of 2004–2007 in central México, recording 239 litters from 190 females. Production of nonviable offspring was common (48% of litters). Most females (68%) ate some or all nonviable offspring, consuming an average of 11% of postpartum mass. Females consumed undeveloped ova and stillborn neonates in similar proportions. To evaluate factors that influenced the decision to cannibalize we used logistic regression. The best model included four predictive variables: (1) parturition date; (2) proportion of nonviable offspring mass per litter; (3) maternal investment index; and (4) snout–vent length (SVL). All variables exerted a positive effect on maternal cannibalism, although SVL was only a marginally significant predictor. Consumption of nonviable offspring confers energetic benefits to emaciated postparturient females. Energetic benefits are greatest when a large proportion of a litter is nonviable, while the pressure to cannibalize is greatest when late parturition shortens the time available to forage before the next reproductive event. Our results demonstrate the importance of maternal cannibalism in rattlesnakes, and suggest stronger support for the maternal recovery hypothesis than for the parental care hypothesis.

© 2008 The Association for the Study of Animal Behaviour. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

Cannibalism is a common phenomenon, and has been reported from diverse animal species (Polis 1981; Polis & Myers 1985; Mitchell 1986; Campbell & Lamar 2004). Maternal cannibalism involves the consumption of offspring by the female parent and can be further categorized as either the consumption of nonviable offspring (eggs, undeveloped ova or stillborn neonates) or of living offspring. Maternal cannibalism has been described from a number of animal species, including numerous reptiles (Huff 1980; Polis & Myers 1985; Kevles 1986; Somma 1989, 2003; Mitchell & Groves 1993; Lourdais et al. 2005).

In reptiles, litters often contain undeveloped ova and/or stillborn neonates, and ingestion of these nonviable offspring by

females of several squamate taxa has been reported (Huff 1980; Groves 1981; Shine 1988; Ross & Marzec 1990; Mitchell & Groves 1993; Somma 2003). Although records of partial and complete reproductive failures have been obtained in natural conditions in snakes (Lourdais et al. 2002a, 2004a, b), corresponding reports of maternal cannibalism are scarce, and we are unaware of any reports from rattlesnakes (*Crotalus* and *Sistrurus*). Most reports of maternal cannibalism by other snake species describe lone instances of captive females consuming offspring (Huff 1980; Mitchell & Groves 1993; but see Lourdais et al. 2005), and provide limited information concerning the frequency of this behaviour in ophidian populations.

Two principle hypotheses have been advanced to explain the consumption of eggs and nonviable offspring by reptiles (Groves 1981; Shine 1988; Mitchell & Groves 1993; Lourdais et al. 2005). The first hypothesis posits that this behaviour is a form of parental care. Cannibalism may eliminate chemical cues that could attract predators (Groves 1981; Polis 1981; Shine 1988), or prevent the spread of fungi and diseases to healthy eggs or neonates (Polis 1981; Somma 1989, 2003). The primary beneficiaries of maternal cannibalism according to this interpretation are the living siblings

* Correspondence: E. Mociño-Deloya, Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada, Facultad de Ciencias, E-18071 Granada, Spain.

E-mail address: allertsemoci@yahoo.com (E. Mociño-Deloya).

¹ A. Kardon is at the San Antonio Zoo, 3903 N St Mary's, San Antonio, Texas 78212, U.S.A.

² D. Lazcano is at the Laboratorio de Herpetología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, A.P. 513, San Nicolás de los Garza, Nuevo León, C.P. 66450, México.



Biological Journal of the Linnean Society, 2012, **106**, 633–640. With 3 figures

Sexual differences in head form and diet in a population of Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*

JESSE M. MEIK^{1*}, KIRK SETSER², ESTRELLA MOCIÑO-DELOYA² and A. MICHELLE LAWING³

¹*Department of Biology, The University of Texas at Arlington, Arlington, TX 76019, USA*

²*Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada, 18071, Granada, España*

³*Department of Geological Sciences, Indiana University, Bloomington, IN 47405, USA*

Received 17 November 2011; revised 13 January 2012; accepted for publication 14 January 2012

Sexual dimorphism of phenotypic traits associated with resource use is common in animals, and may result from niche divergence between sexes. Snakes have become widely used in studies of the ecological basis of sexual dimorphism because they are gape-limited predators and their head morphology is likely to be a direct indicator of the size and shape of prey consumed. We examined sexual dimorphism of body size and head morphology, as well as sexual differences in diet, in a population of Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*, from the State of México, Mexico. The maximum snout–vent length of males was greater than that of females by 21%. Males had relatively larger heads, and differed from females in head shape after removing the effects of head size. In addition, male rattlesnakes showed positive allometry in head shape: head width was amplified, whereas snout length was truncated with increased head size. By contrast, our data did not provide clear evidence of allometry in head shape of females. Adults of both males and females ate predominately mice and voles; however, males also consumed a greater proportion of larger mammalian species, and fewer small prey species. The differences in diet correspond with dimorphism in head morphology, and provide evidence of intersexual niche divergence in the study population. However, because the sexes overlapped greatly in diet, we hypothesize that diet and head dimorphisms in *C. polystictus* are likely related to different selection pressures in each sex arising from pre-existing body size differences rather than from character displacement for reducing intersexual competition. © 2012 The Linnean Society of London, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2012, **106**, 633–640.

ADDITIONAL KEYWORDS: ecomorphology – geometric morphometrics – phenotypic dimorphism – pitvipers – trophic ecology.

INTRODUCTION

Sexual dimorphism of body size and head size is common in snakes and may be either male- or female-biased (Shine, 1991, 1994; Cox, Butler & John-Alder, 2007). An emerging generality is that the direction and degree of sexual size dimorphism (SSD) is at least partly determined by the strength of (and interactions between) forces acting on sexual selection. Sexual dimorphism in the shape or relative size of structures that may not directly influence reproductive success (e.g. components of head morphology) is

more difficult to explain. Dimorphism in head size or shape may result from non-adaptive processes (e.g. an allometric consequence of underlying body size or head size dimorphism), sexual selection involving social interactions (e.g. male combat that includes biting rivals) or through intersexual divergence in aspects of the ecological niche (e.g. divergence in diet through either prey preference or foraging behavior). These processes need not be mutually exclusive. For example, natural selection operating on differences in ecological niche may maintain or amplify head dimorphisms that first arose as a consequence of sexual selection on body size (Shine, 1991; Vincent & Herrel, 2007). Although some empirical data support this

*Corresponding author. E-mail: jmeik@uta.edu

Journal of Herpetology, Vol. 49, No. 1, 104–107, 2015
Copyright 2015 Society for the Study of Amphibians and Reptiles

Diet of New Mexico Ridge-nosed Rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) in the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro, México

ESTRELLA MOCIÑO-DELOYA,^{1,2} KIRK SETSER,¹ MARCY HEACKER,³ AND SUZANNE PEURACH⁴

¹Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada, 18071 Granada, Spain

³Feather Identification Laboratory, Division of Birds, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Washington, DC 20013 USA

⁴U.S. Geological Survey Patuxent Wildlife Research Center, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Washington, DC 20560 USA

ABSTRACT.—We examined the diet of New Mexico Ridge-nosed Rattlesnakes (*Crotalus willardi obscurus*) from the Sierra San Luis and the Sierra Pan Duro in the northern Sierra Madre Occidental, México. All snakes included in this study were encountered during August, September, and October in 2003 and 2004. Including recaptures of previously captured individuals, 107 of 199 snakes contained at least one prey item. We examined 103 prey items from 92 of these snakes; some snakes contained multiple prey items. Approximately two-thirds of prey items were ectotherms (54.4% lizards and 13.6% scolopendromorph centipedes); birds (21.4%) and mammals (10.7%) were also taken. The diet of juvenile snakes ($n = 32$) consisted primarily of lizards (62.5%) and centipedes (25.8%), although large juveniles also consumed mammals (6.3%) and passerine birds (6.3%). Adult snakes ($n = 71$) fed primarily on lizards (50.7%) and passerine birds (28.2%) but also consumed mammals (12.7%) and centipedes (8.4%). *Crotalus willardi* in the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro consumed more birds than has been reported from *C. willardi* in nearby populations and continued to consume centipedes as adults.

RESUMEN.—Examinamos la dieta de la New Mexico Ridge-nosed Rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) en la Sierra San Luis y la Sierra Pan Duro en el norte de la Sierra Madre Occidental, México, de serpientes colectadas en los meses de agosto, septiembre y octubre en 2003 y 2004. Capturamos 199 serpientes contando capturas y recapturas. Y de ellas 107 contenían restos de por lo menos una presa. Examinamos 103 restos de presas provenientes de 92 serpientes; algunas serpientes presentaban restos de múltiples presas. Aproximadamente dos tercios de las presas fueron ectotermos (54.4% lagartijas y 13.6% ciempiés); también fueron consumidas aves (21.4%) y mamíferos (10.7%). La dieta de las serpientes juveniles ($n = 32$) consistió principalmente de lagartijas (62.5%) y ciempiés (25.8%), aunque los juveniles grandes también consumieron mamíferos (6.3%) y aves paseriformes (6.3%). Las serpientes adultas ($n = 71$) se alimentan principalmente de lagartijas (50.7%) y aves paseriformes (28.2%), aunque también consumieron mamíferos (12.7%) y ciempiés (8.4%). Las serpientes en la Sierra San Luis y la Sierra Pan Duro consumieron más aves de lo que ha sido reportado para las poblaciones cercanas y los adultos continúan alimentándose de ciempiés.

Predator-prey interactions can provide insight into ecological and evolutionary processes (Weatherhead and Madsen, 2009) and aid in identifying conservation needs and planning conservation strategies (e.g., Holycross et al., 2002b). It has long been recognized that the foraging ecology of a species can vary temporally and spatially; however, few studies of snakes encompass sufficient scope to evaluate dietary plasticity within a species (Holycross et al., 2002b; McCoy et al., 2010).

The New Mexico Ridge-nosed Rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) is a federally threatened subspecies in the United States (43 FR 34479, August 4, 1978), and, like all Mexican rattlesnakes, is listed as subject to special protection in México (Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010). Subsequent to being listed as threatened in the United States, increased research attention has been directed toward this subspecies, with papers published describing aspects of reproduction, diet, response to wildfire, and genetic differentiation between populations inhabiting different mountain ranges (Barker, 1991; Holycross and Goldberg, 2001; Smith et al., 2001; Holycross et al., 2002a,b; Holycross and Douglas, 2007). In some of these studies, habitat differences between mountain ranges are described or discussed, as are possible geographic differences in snake habitat use and behavior. Despite this focus, little research has occurred in México, although Holycross and Douglas (2007) indicated, based on disparate data, that the Sierra San Luis harbors a larger population of *C. w. obscurus* than do the other two ranges.

Most information about the diet of *C. willardi* derives from the study of Holycross et al. (2002b) of snakes from the northern Animas Mountains, which also discusses limited data from

snakes inhabiting the Peloncillo Mountains and the Sierra San Luis. Holycross and Douglas (2007) interpreted differences in diet between populations in the Peloncillo Mountains and other ranges as evidence of regionally distinct foraging tendencies that, along with differences in habitat and evidence for genetic isolation of these populations, persuaded Holycross and Douglas (2007) that the Peloncillo population was an evolutionarily distinct entity and should be managed under the Endangered Species Act as an evolutionarily significant unit.

This study examines the diet of the New Mexico Ridge-nosed Rattlesnake in the Sierra San Luis and Sierra Pan Duro, México, during late summer and autumn. The goal of this study was to further document the diet of Mexican populations of *C. w. obscurus*, discuss the breadth and characteristics of *C. w. obscurus* diet across its range, and reconsider the hypothesis that isolated *C. w. obscurus* populations exhibit distinct foraging strategies.

MATERIALS AND METHODS

The range of *C. w. obscurus* in México is poorly known but has been presented as restricted to the Sierra San Luis. The area considered to be the Sierra San Luis in the zoological literature is vague (Marshall, 1957; Holycross and Douglas, 2007) and includes several contiguous and semicontiguous named mountain ranges, sometimes collectively called the Sierra San Luis “complex” (Bodner et al., 2006). We captured *C. willardi* at two sites in the Sierra San Luis complex: one site in the Sierra San Luis sensu strictu (SSL) and one site in the Sierra Pan Duro (SPD) during August–October in 2003 and 2004. The SSL site (31.30°N, 108.78°W) consisted of two adjacent canyons in the northern SSL at elevations between 1,780 and 2,160 m, The SPD population (31.09°N, 108.97°W) was located approximately 30

²Corresponding Author. E-mail: allertsemoci@yahoo.com
DOI: 10.1670/13-082

Universidad de Granada
Departamento de Zoología

