

Termobiología de *Bothrops asper* (Garman, 1883) en Colombia: ensayos ecofisiológicos

Thermobiology of *Bothrops asper* (Garman, 1883) in Colombia: ecophysiological tests

Oscar Daniel Medina-Barrios¹, Éver Edrey Hernández-Cuadrado²,
Douglas Hernández Vélez³

RESUMEN

Se determinó el rango de temperatura óptimo (RTO) y las temperaturas críticas (CT_{max}, CT_{min}) de la tasa respiratoria (TR) y los comportamientos de alimentación (CA) y de defensa (CD) de *Bothrops asper* en condiciones de cautiverio. Se usaron serpientes adultas (n=10) con una talla de 137.2±17.2 cm y peso de 829.0±378.9 g, sometidas a temperaturas experimentales entre 10 y 40 °C y cambios graduales de 3 °C por minuto, excepto para la captura de alimento (4 °C por semana). El RTO fue entre 21 y 31 °C para TR (22.9±5.1 resp/min), de 27 a 31 °C y de 26 a 30 °C para CA y CD, respectivamente. Las CT_{max} y CT_{min} fueron de 39 °C y 15.5 °C para TR, de 34.7 °C y 20 °C para CA y de 33 °C y 21.7 °C para CD, respectivamente. Las temperaturas y las variables ecofisiológicas estuvieron correlacionadas en la mayoría de los casos (R=0.67, p=0.000), observándose mayor sensibilidad a registros térmicos altos. Estos datos demuestran que la temperatura actúa como un modulador de los eventos de la historia de vida y del grado de intensidad y sucesión de los procesos fisiológicos y comportamentales de este vipérido. Los resultados también indican que *B. asper* no podría extender su rango de distribución geográfica por encima de los 2000 m de altitud. Finalmente, se sugiere un grado de amenaza mayor (casi amenazada) para esta especie.

Palabras clave: mapaná; temperatura; respiración; defensa; alimentación; respuesta

¹ Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

² Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

³ Programa de Biología, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

⁴ E-mail: ecuadra@ut.edu.co

Recibido: 11 de abril de 2018

Aceptado para publicación: 28 de septiembre de 2018

ABSTRACT

The optimal temperature range (RTO) and critical temperatures (CTmax, CTMin) of the respiratory rate (TR), and feeding (CA) and self-defence (CD) behaviour of *Bothrops asper* in captivity conditions were determined. Adult snakes (n=10) with a size of 137.2±17.2 cm and weight of 829.0±378.9 g were used and subjected to experimental temperatures between 10 and 40 °C and gradual changes of 3 °C per minute, except for catching their feed (4 °C per week). The RTO was between 21 and 31 °C for TR (22.9±5.1 resp/min), 27 to 31 °C and 26 to 30 °C for CA and CD, respectively. CTmax and CTMin were 39 °C and 15.5 °C for TR, 34.7 °C and 20 °C for CA and 33 °C and 21.7 °C for CD, respectively. Temperatures and ecophysiological variables were correlated in most cases (R=0.67, p=0.000), with a higher sensitivity to high thermal recordings. These data showed that temperature acts as a modulator of the events of the life history and the degree of intensity and succession of the physiological and behavioural processes of this viperid. The results also indicate that *B. asper* could not currently extend its geographic distribution range above 2000 m. Finally, a higher threat level (near threatened –NT–) is suggested for this species.

Key words: mapaná; temperature; respiration; defense; feeding; response

INTRODUCCIÓN

Los factores ambientales son determinantes en el desarrollo y la supervivencia de las especies. Dentro de estos factores es crucial la temperatura, por su incidencia en el movimiento, la alimentación, el cortejo, la respuesta sensorial y la respiración de los vertebrados ectotermos como las serpientes. Entre los aspectos más relevantes de los estudios en biología térmica están los rangos de temperatura óptimos (RTO) y las temperaturas críticas, tanto mínimas como máximas (CTMin, CTMax). Según la IUPS (2003), el RTO es el intervalo de temperaturas donde el animal, o el evento orgánico medido, tiene su máximo desempeño; mientras que las CTMin y CTMax son los registros térmicos más allá de los cuales falla la función fisiológica que se esté estudiando.

De esta forma, el efecto de la temperatura sobre un animal puede ser medido de manera práctica y confiable a través de la evaluación de las respuestas fisiológicas de salida, como el desempeño respiratorio y los

comportamientos de defensa y de alimentación. Sin embargo, en la determinación de dicho desempeño se deberán tener presente variables íntimamente ligadas a la ecología térmica de las especies como la historia de vida y su distribución geográfica en relación con la latitud y la altitud (Hernández-Cuadrado, 2009; Ortega y Pérez-Mellado, 2016), buscando una eventual afectación por la interacción de estos aspectos. Bajo esta perspectiva se ha determinado la respuesta fisiológica y comportamental de algunos ectotermos, como reptiles y anfibios tropicales y subtropicales, frente a variaciones térmicas (Huang *et al.*, 2005; Matias y Verrastro, 2018). No obstante, en Colombia son escasos los reportes experimentales de la termobiología de las serpientes, particularmente los del género *Bothrops*.

Este género comprende alrededor de 45 especies que se distribuyen desde México hasta Argentina (Campell y Lamar, 2004), siendo además el grupo más representativo por accidentes ofídicos en el neotrópico (Otero-Patiño, 2009; Gutiérrez, 2013; INS, 2017). La serpiente *B. asper*,

«talla equis», pudridora, mapaná o cuatronarices, es una de las especies más estudiadas del género *Brothrops* desde el punto de vista epidemiológico (Farsky *et al.*, 2000; Alape-Girón *et al.*, 2008) y de las características químicas y moleculares del veneno (Mack-Wen *et al.*, 2011; Mora-Obando *et al.*, 2014). En Colombia y en América Latina el accidente ofídico es considerado un evento de salud pública, dada su alta prevalencia (INS, 2014; Yañez-Arenas *et al.*, 2016).

Las dos principales amenazas en Colombia para los vipéridos como las mapanás son la destrucción de su hábitat y la disminución de las poblaciones que conforman sus presas, debido a la actividad antrópica (Lynch, 2012). A pesar de ello, resulta paradójico que se hayan realizado pocos esfuerzos por conocer los aspectos ecológicos, de historia natural o de la biología de estos taxones. El grado de amenaza en la especie no ha sido evaluado (IUCN, 2015), aunque algunos autores lo catalogan como de preocupación menor – LC – (Cisneros-Heredia y Touzet, 2004). Sin embargo, las grandes fluctuaciones térmicas actuales, relacionadas con la afectación de los ecosistemas de sus zonas de distribución, pueden alterar su desempeño y, por tanto, su supervivencia.

Se requiere conocer los diversos aspectos comportamentales y respuestas fisiológicas de salida que pueda presentar *B. asper* en condiciones experimentales, pues las actuales variaciones climáticas están afectando la distribución altitudinal de algunos reptiles. En el presente trabajo se buscó determinar la capacidad de respuesta (desempeño respiratorio, la alimentación y el comportamiento de defensa) ante cambios térmicos bajo condiciones controladas en esta especie. Además, mediante la observación de la respuesta de salida, que evidencia el nivel de afectación fisiológica, se analizó el grado de amenaza de esta serpiente en Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Esta investigación se realizó en las antiguas instalaciones del Serpentario Nacional, ubicado en el municipio de Armero Guayabal (Tolima, Colombia), a una altura de 285 m, temperatura promedio de 28 °C y humedad relativa (HR) aproximada de 75%. El fotoperiodo fue 12:12, predominante en el lugar de estudio, permitiéndose el flujo de aire en todo momento, lo cual aseguró los niveles adecuados de oxigenación y humedad relativa del sistema. El control de estas variables ambientales y de manejo garantizaban el bienestar de los animales antes, durante y después de los ensayos específicos.

Se utilizaron serpientes adultas (n=10) de la especie *B. asper*, con una talla de 137.2 ± 17.2 cm (mínimo 102, máximo 165 cm), peso de 829.0 ± 378.9 g (mínimo 312.5, máximo 1540 g) y promedio etario de 6.5 años (mínimo 3.5, máximo 8 años). Este último dato fue reportado por el serpentario. Los ejemplares fueron capturados en el medio natural regional y llevadas a confinamiento durante aproximadamente tres meses, previo al inicio de los ensayos de termobiología de este estudio, los cuales se hicieron en el mismo horario (entre las 14:00 a 18:00 horas) durante las 24 semanas de la investigación. En dicho periodo se observaron las indicaciones del protocolo de uso y el manejo de animales experimentales del serpentario.

El experimento se dividió en dos fases: en la primera se determinaron las temperaturas críticas mínimas de la respiración y de los comportamientos de defensa y de alimentación. En la segunda fase se midieron las temperaturas críticas máximas de estos desempeños. En todos los casos se usaron termohigrómetros (KTJ, ref. TA-218D) en el interior del cuarto experimental para controlar y mantener la temperatura (según el caso) y la humedad relativa ($77 \pm 2\%$). Los rangos de estos dispositivos eran de 0 a 50 °C (± 0.1 °C) y de 10 a 99% ($\pm 1\%$ HR).

Rango de Temperatura Óptimo

Se establecieron los rangos de temperatura óptimos (RTO) de la tasa respiratoria – TR – (respiraciones/minuto o movimientos de inflamamiento/minuto), del comportamiento de alimentación (CA) y de defensa (CD). El RTO del desempeño respiratorio fue delimitado como el rango de mediciones en el cual no hubo diferencias estadísticamente significativas, tanto para las temperaturas altas como para las bajas, por medio de una prueba *t*. Las observaciones de la TR fueron realizadas a una distancia aproximada de un metro desde la parte superior del contenedor (cubierta transparente) donde se ubicaron los animales para esta prueba. Para los comportamientos de defensa y de alimentación, se tomó como límites críticos el 80% de desempeño respecto de la temperatura óptima. Esta metodología ha sido previamente usada en el estudio de ectotermos (Huey y Stevenson, 1979; Wilson, 2001; Angilleta Jr *et al.*, 2001; Hernández-Cuadrado, 2009), en los cuales los animales respondieron positivamente a las pruebas respectivas. También se halló el rango de temperatura subóptimo (RTSO), para cada variable en estudio, determinado como el intervalo térmico en el cual la mitad de los animales tuvieron el 50% de desempeño de dicha variable.

Temperaturas Críticas Mínimas del Desempeño Respiratorio

Al inicio de las pruebas se tomó el registro de la tasa respiratoria (respiraciones/minuto) de las serpientes a la temperatura media de su hábitat (28 °C). Luego, se les ubicó individualmente en un refrigerador industrial (ICASA ILH 950) de 1 m³ aproximadamente, con láminas termoaislantes, para obtener una tasa de descenso térmico de 1 °C cada 3 min. La parte frontal del refrigerador fue cubierta con una lámina de vidrio de 4 mm para poder observar los movimientos respiratorios. Se controló tanto la temperatura

como la humedad relativa en el interior del refrigerador. La CTMin se tomó como el promedio de los registros térmicos en los cuales los ejemplares disminuyeron su tasa respiratoria hasta esta fue imperceptible.

Temperaturas Críticas Mínimas del Comportamiento de Defensa

Para esta prueba se dejó un lapso de una semana de reposo o recuperación de los animales, teniendo en cuenta que el efecto de la temperatura sobre los ectotermos es instantáneo (Bartholomew, 1979; Hernández-Cuadrado, 2009; Hernández-Cuadrado *et al.*, 2014). La puerta del refrigerador industrial de experimentación se abrió levemente con una vara de madera de 1.5 m en cuyo extremo se fijó un guante de látex con agua entre 37 y 38 °C, para simular la temperatura corporal promedio de animales endotermos. Esto permitió inducir una respuesta, positiva o negativa, de defensa (ataque), según lo descrito por Lynch (2012). Después de cada respuesta positiva se aplicó el descenso de 1 °C cada 3 min, tiempo después del cual se estimulaba sucesivamente a la serpiente, hasta alcanzar la CTMin; es decir, el promedio de los registros térmicos en los cuales los ejemplares no mostraron una respuesta positiva.

Temperaturas Críticas Mínimas del Comportamiento de Alimentación

Este experimento se realizó una semana después de la toma de las CTmin del comportamiento de defensa. En esta prueba se ofreció alimento (un ratón de laboratorio adulto) una vez por semana, disminuyendo la temperatura en 4°C por semana. Los ratones tenían un peso entre 15 y 25 g, los cuales eran ofrecidos como presas a las serpientes en proporción a su tamaño corporal. La CTMin se tomó como el promedio de los registros térmicos en los cuales los ejemplares no reaccionaron ante el alimento.

Temperaturas Críticas Máximas del Desempeño Respiratorio y Comportamientos de Defensa y Alimentación

Los experimentos para temperaturas altas se realizaron de manera similar a la toma de las CTMin, con la misma duración, pero modificando el cubículo de experimentación para los incrementos de temperatura. Para tal efecto, se construyó una caja de madera tipo triplex de 1 m³, cuyo interior fue revestido con láminas termoaislantes para estabilizar las temperaturas requeridas, con una tasa de incremento de 1 °C cada 3 min (respiración y defensa), tomando como registro térmico inicial la temperatura ambiente (28 °C). Tanto a la caja de triplex como a su revestimiento se le hicieron pequeños orificios (2 mm) en la superficie de tres de sus paredes verticales para disipar el exceso de humedad generada por el aumento térmico (HR <80%). Para el caso de la prueba de alimentación se hizo un incremento de 4°C por semana.

La tasa de aumento térmico se alcanzó calentando agua en un recipiente sobre una estufa eléctrica, la cual fue ubicada debajo del cubículo de triplex. La cara frontal del cuarto experimental se cubrió con un plástico transparente (de tres milímetros de grosor), resistente a elevadas temperaturas para facilitar la observación de los ejemplares y de las variables estudiadas.

Las CTMax se tomaron como los promedios térmicos en los cuales los animales mostraban taquipnea y se movían rápidamente buscando una salida (tasa respiratoria) o cuando no exhibían las variables estudiadas (comportamientos de defensa y de alimentación). Las temperaturas críticas mínimas y máximas fueron relacionadas con patrones de distribución geográfica (Luttershmidt y Hutchison, 1997; Hernández-Cuadrado, 2013).

Análisis de Datos

Se realizó un análisis descriptivo de cada variable y comparaciones entre las distintas temperaturas con el desempeño respiratorio, utilizando la prueba *t*. Se usó la prueba de correlación de Spearman para determinar el grado de asociación entre las temperaturas de los experimentos con las variables fisiológicas en estudio. A los comportamientos de defensa y alimentación (variables cualitativas) se les asignaron valores numéricos (cuantitativos) según los incrementos o descensos de temperatura. Para ello se tuvo en cuenta el efecto sobre el parámetro fisiológico medido, así: 28 °C=1 y a partir de 30 hasta 36 °C del 2 al 8. En forma similar, 25 °C=2 y de 24 a 15 °C de 3 al 12. A la ausencia del comportamiento respectivo se dio un valor de cero (0). Las pruebas se realizaron con una significancia del 95% y los resultados se mostraron como la desviación estándar de la media (\pm DE), usando el paquete Statistica v. 7.1.

RESULTADOS

Rango de Temperatura Óptimo y Temperaturas Críticas de la Tasa Respiratoria

El RTO para la TR de la especie estuvo entre 21 y 31 °C, sin diferencias significativas entre ellas (Figura 1). La TR tuvo una media de 22.9 ± 5.1 respiraciones/minuto (mínima de 16.8 ± 8.7 y máxima de 33.4 ± 19.3) (Figuras 2 y 3). Los rangos de temperaturas subóptimas menor y mayor estuvieron entre 20 y 21 °C y entre 31 y 32 °C, respectivamente. Se halló una correlación positiva fuerte entre las temperaturas experimentales, tanto altas ($R=0.94$, $p=0.000$) como bajas ($R=0.981$, $p=0.000$) con la frecuencia respiratoria. La CTMax para el desempeño respiratorio se presentó en promedio a 39 °C, pues a temperaturas superiores las serpientes buscaban una ruta de escape al entrar en estrés térmico. La CTMin para esta misma variable fue de 15.5 °C.

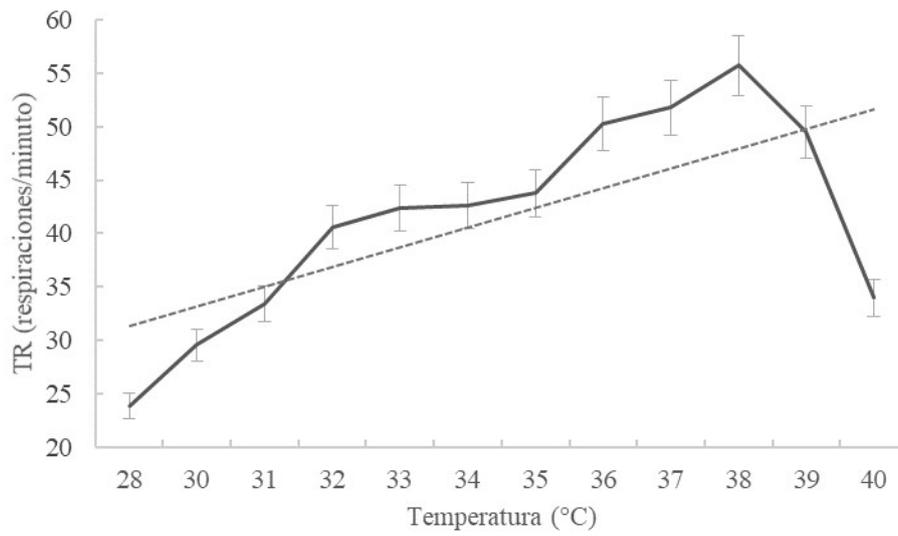


Figura 1. Tasa respiratoria de *Bothrops asper* en el intervalo de temperatura entre 28 y 40 °C. El trazo punteado corresponde a la línea de tendencia del desempeño

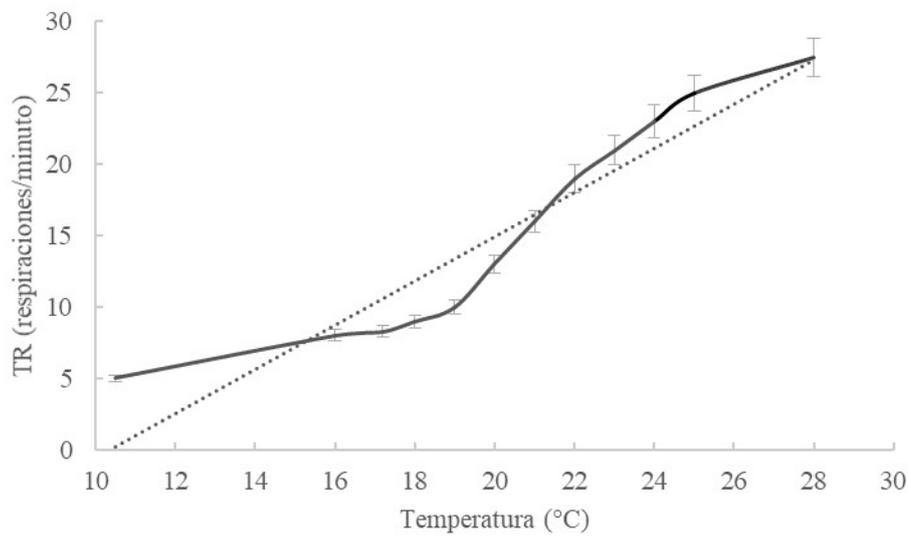


Figura 2. Tasa respiratoria de *Bothrops asper* en el intervalo de temperatura entre 11 y 28 °C. El trazo punteado corresponde a la línea de tendencia del desempeño

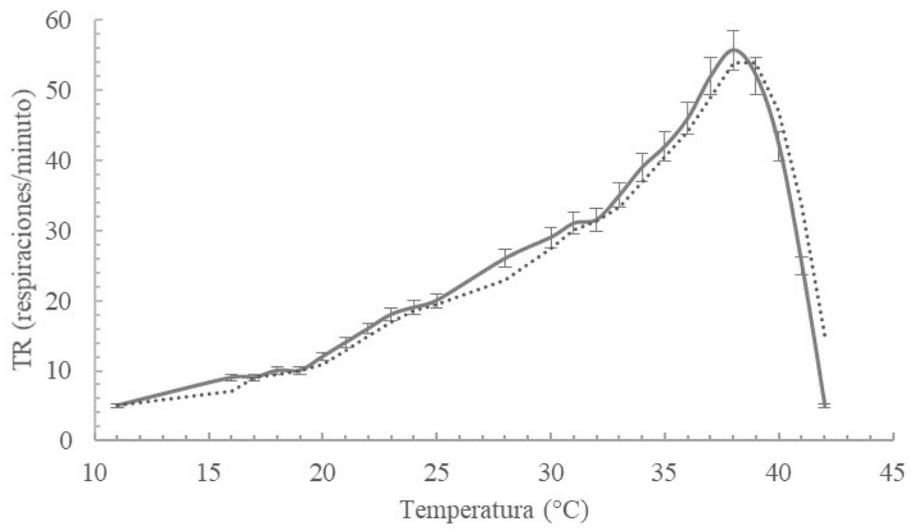


Figura 3. Comportamiento de la tasa respiratoria (respiraciones/minuto) de *Bothrops asper* en un amplio rango térmico. El trazo punteado corresponde a la línea de tendencia del desempeño

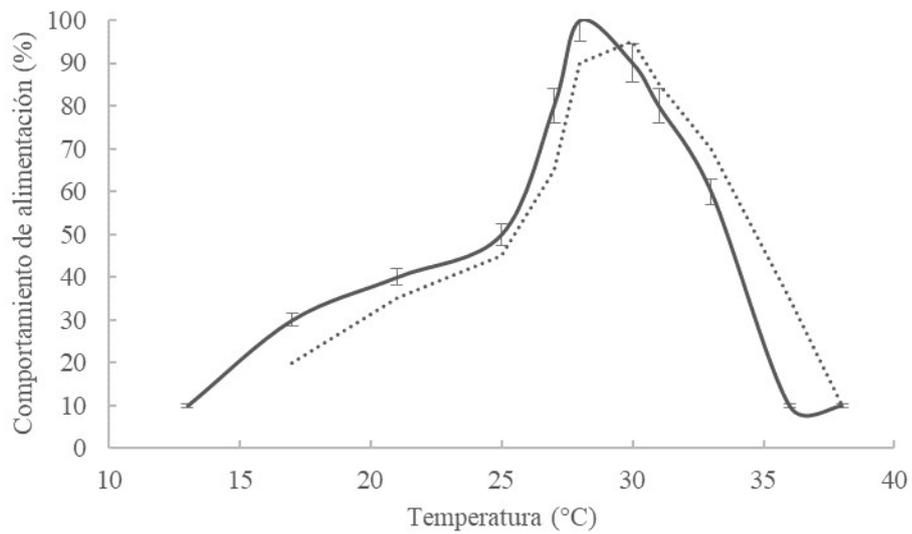


Figura 4. Efecto de la temperatura sobre la captura del alimento en *Bothrops asper*. El trazo punteado corresponde a la línea de tendencia del desempeño

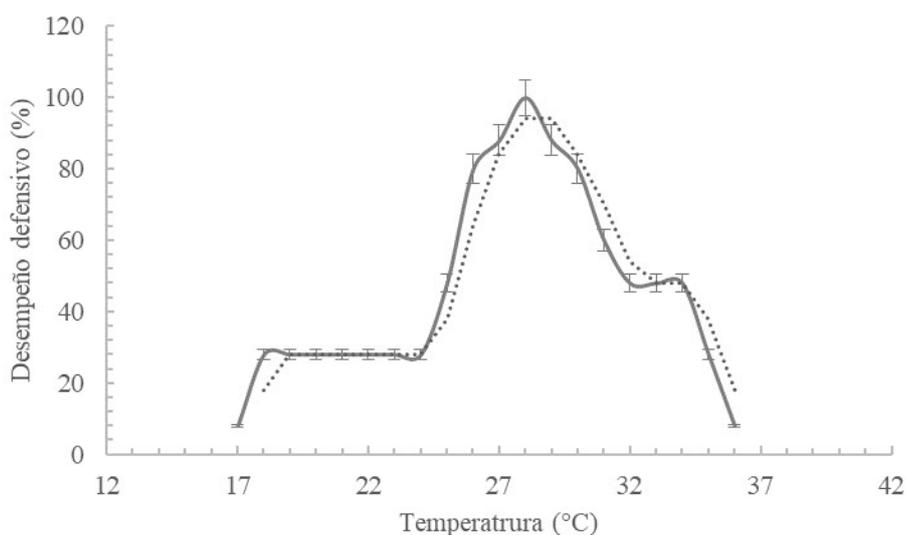


Figura 5. Comportamiento de defensa de *Bothrops asper* a diferentes temperaturas experimentales. El trazo punteado corresponde a la línea de tendencia del desempeño

Rango de Temperatura Óptimo y Temperaturas Críticas del Comportamiento de Alimentación

El RTO fue entre 27 y 31 °C (Figura 4). Se obtuvieron dos rangos de temperaturas subóptimas, uno entre 25 y 26.5 °C y otro entre 30.5 y 33 °C. No hubo correlación significativa entre las temperaturas altas ($R = -0.500$, $p=0.391$) o bajas ($R=0.153$, $p=0.804$) con el comportamiento de alimentación (Figura 2). La CTMax para el comportamiento de alimentación se presentó en promedio a 34.7 °C y la CTMin fue de 20 °C.

Rango de Temperatura Óptimo y Temperaturas Críticas del Comportamiento de Defensa

El RTO estuvo entre 26 y 30 °C (Figura 5), mostrando un margen moderado de sensibilidad térmica. El 80% o más de registros positivos estuvo dentro de este rango de temperatura. Los rangos subóptimos de temperatura fueron determinados entre 24 y 26 °C

y entre 30 y 31 °C, en los cuales aproximadamente la mitad de los animales respondieron adecuadamente al experimento. En general, las serpientes exhibieron un comportamiento de evitación en temperaturas subóptimas. No hubo correlación entre las temperaturas experimentales altas y el comportamiento defensivo ($R=0.67$, $p=0.071$); sin embargo, se observó la influencia de la temperatura elevada en la disminución de este comportamiento.

En las temperaturas experimentales bajas se halló una fuerte correlación ($R=-0.754$, $p=0.004$). La CTMax registrada fue en promedio de 33 °C (Figura 4). A partir de los 37 °C, las serpientes buscaban una ruta para escapar de este ambiente. Se observó que el comportamiento de defensa es más acentuado a temperaturas bajas, contrario a lo que se esperaría en un animal cuyo hábitat típico es de tierras medias y bajas. La CTMin registrada para el comportamiento defensivo se dio en promedio a 21.7 °C.

DISCUSIÓN

Fisiología Térmica

La temperatura juega un papel clave en la respiración, captura de presas y respuesta de defensa de *B. asper*. Esta especie presenta un mayor rango de tolerancia a temperaturas menores que la ambiental de su hábitat en Colombia. Posiblemente estas serpientes han seleccionado microhábitats donde la temperatura corporal tiene variaciones reducidas frente a las fluctuaciones del ambiente, como sucede con otros reptiles (Bustos *et al.*, 2013), lo cual es un indicio del grado de adaptación de una especie. Esto permite el desarrollo de mecanismos eficientes del control del enfriamiento, disminuyendo fisiológicamente el ritmo cardiaco, realizando vasoconstricción periférica y adoptando posiciones tales como el enrollamiento (Glanville y Seebacher, 2006). Ello es evidente en la especie estudiada, pues prefiere ambientes muy húmedos o acuáticos, flancos de quebradas o arroyos, reduciendo así el estrés causado por elevadas temperaturas de las áreas donde se distribuye (Wasko y Sasa, 2009). Esto es cierto si se tiene en cuenta que, ante las presiones ambientales de su área de distribución, *B. asper* busca mejorar el balance de agua a través de ajustes fisiológicos, fenotípicos y comportamentales (Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009; Díaz Ricaurte *et al.*, 2018), lo cual se observa en la mayoría de los reptiles.

Los resultados de esta investigación concuerdan con los planteamientos de Bozinovic (2003), quien indica que la tolerancia a un sobrecalentamiento (hipertermia) es menor que a un *shock* de baja temperatura (hipotermia). Es así que pueden darse efectos nocivos en los ectotermos por exposición a altas temperaturas que afectarían marcadamente su comportamiento de defensa y, por tanto, su capacidad de sobrevivencia. Se corrobora que a menor temperatura se da una mayor eficacia en el desarrollo del comportamiento de defensa en *B. asper*. Esto se

puede explicar por el hecho de que la temperatura corporal habitual no optimiza simultáneamente los componentes orgánicos en su totalidad, por lo que los sistemas fisiológicos presentarían un orden de importancia en el animal (Huey y Stevenson, 1979). Es decir, en esta serpiente la defensa sería más apremiante que alimentarse, bajo el régimen de temperatura experimental usado. Por tanto, podría decirse que fisiológicamente la especie está adaptada para responder mejor en horas crepusculares y nocturnas, dado que durante las horas de mayor incidencia solar este vipérido se mantiene oculto.

Las temperaturas altas pueden afectar la capacidad de defenderse y alimentarse en *B. asper*, pues parece ser que ocurre una pérdida de la percepción de la profundidad en los movimientos. Ello indica un impacto sobre el sistema nervioso central (SNC), particularmente en las terminaciones que inervan la visión y especialmente el órgano termorreceptor (Seebacher y Franklin, 2005). El número y la velocidad de los ataques (golpes) disminuyeron en el presente estudio con el incremento de la temperatura ambiental, indicando que a nivel muscular también hay una importante afectación. Prueba de esto es que luego de los movimientos defensivos, los animales quedaban completamente inmóviles. En futuros estudios sería recomendable abordar la funcionalidad de las proteínas contráctiles, el intercambio iónico y las proteínas chaperonas (*hsp*) para corroborar estas observaciones.

Como otros grupos de vertebrados, estas serpientes priorizan la supervivencia antes que cualquier otra actividad. Para temperaturas altas buscan salidas de escape, dejando a un lado otros comportamientos como el alimenticio (Huey y Stevenson, 1979). Estas respuestas podrían estar vinculadas a procesos de dispersión y colonización de áreas con condiciones más favorables, tanto en sentido horizontal como vertical, como ha sucedido con otros grupos de ectotermos (Bustamante *et al.*, 2005; Hernández-Cuadrado *et al.*, 2014). Se ha documentado que

estos cambios fisiológicos podrían afectar la composición y el efecto biológico del veneno de estas serpientes en áreas geográficas diferentes a las de su distribución actual (Alape-Girón *et al.*, 2008; Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2017), aunque también existen datos que indican lo contrario (Vélez *et al.*, 2017). Ello amerita estudios puntuales.

Con los datos mostrados en la Figura 3 se ratifica que el efecto de las temperaturas altas en ectotermos es más devastador que los causados por temperaturas bajas. Esto puede verse en la pendiente suave de la curva de desempeño respiratorio para las bajas temperaturas y la caída fuerte en esta variable por encima de los 39 °C. A temperaturas bajas las serpientes tuvieron un mejor desempeño respiratorio, pudiendo tolerar hasta 11 °C.

Rango de Temperatura Óptimo (RTO)

Es probable que el RTO del comportamiento alimenticio de *B. asper* sea más amplio, respecto del defensivo, para tener más posibilidades de alimentarse o de encontrar presas potenciales. A su vez, el estrecho rango para el comportamiento defensivo sería explicado a la luz de sus hábitos sedentarios. Esta característica de permanecer en reposo, o al acecho para no alterar sus funciones fisiológicas y responder de la mejor manera ante posibles presas o predadores, favorece su posibilidad de sobrevivir. La mayor amplitud del RTO del desempeño respiratorio se explicaría por los posibles ajustes metabólicos realizados, buscando extender el rango de tolerancia térmica, como sucede en otros organismos (Leroi *et al.*, 1994). Si logra hacer dichos ajustes, podrá encontrar nuevas temperaturas que le permitan termorregular sin restricciones (Bozinovic, 2003) para responder ante eventuales presas o predadores.

Por otro lado, las coloraciones oscuras de estas serpientes podrían estar asociadas a su hábitat y a su historia natural (Hernández-Cuadrado, 2009). Es decir, que al preferir microhábitats con temperaturas más bajas que

las típicas del ambiente circundante, sus cuerpos deberán tomar colores que permitan una mayor absorción de la radiación del medio. Así, Bozinovic (2003) indica que existe una asociación entre absorción de radiación solar y la coloración de los animales. De este modo se explicaría la mayor ocurrencia de reptiles con coloraciones oscuras en hábitats de bajas temperaturas. En el caso de temperaturas subóptimas donde los animales todavía pueden responder o sobrevivir con cierto grado de estrés, es posible que las serpientes puedan ajustar algunos sistemas fisiológicos y minimizar las pérdidas metabólicas y el riesgo de predación (Huey y Stevenson, 1979).

Los datos obtenidos muestran que para determinar el RTO en *B. asper* con mayor exactitud no es suficiente considerar el 80% del desempeño de los parámetros fisiológicos a estudiar. Se sugiere extenderlo a las temperaturas subóptimas para evitar confusiones al momento de analizar las respuestas ante cambios térmicos. También se propone el uso de nuevas metodologías para la determinación de los RTO, incluyendo la prueba del fenómeno de aclimatación térmica. De esta forma, cuando se obtienen las CTMin y CTMax, se toman los dos mejores desempeños en las respectivas temperaturas, tanto superiores como inferiores, teniendo en cuenta que la función fisiológica aún no ha fallado en ese punto, y se hallan las medias de estos desempeños, las cuales podrían ser consideradas como límites para establecer el RTO en forma más objetiva.

Temperaturas Críticas

Los resultados indican que *B. asper* no soporta una variación térmica muy alta, lo cual explica que esta especie no habita en zonas desérticas o en altitudes moderadas, ya que las condiciones climáticas de estas áreas no llenan los requerimientos térmicos y fisiológicos de esta serpiente (Luttershmidt y Hutchison, 1997; Lynch, 2012). Las temperaturas elevadas pueden causar daños irreversibles a las membranas y proteínas (Sherwood *et al.*, 2012) y pueden tornar a

estas serpientes más susceptibles a parásitos y a predadores, como ha sido reportado en *Clelia clelia* y otros ectotermos (Sasa *et al.*, 2009; Bravo y Porzencanki, 2018). Los resultados indican que *B. asper* tiende a buscar una salida de escape y deja de capturar sus presas entre 35 y 39 °C.

A 40 °C los ejemplares de *B. asper* estudiados mueren o entran en una condición de letargo. Esto fue descrito previamente por Bartholomew (1979) quien indicó que el límite superior del rango de temperaturas que pueden ser toleradas por los animales está cerca a la temperatura en la cual las proteínas llegan a desnaturalizarse. Por tanto, temperaturas a partir de los 39 °C serían letales para estas serpientes.

En temperaturas bajas se observan marcadas diferencias respecto de las exposiciones a temperaturas elevadas. Este estudio corroboró los datos de Cisneros-Heredia y Touzet (2004) quienes reportan a *B. asper* en Ecuador entre el nivel del mar y los 1720 m de altitud. De acuerdo con las temperaturas usadas y toleradas en la presente investigación, es probable que individuos de esta especie puedan ampliar su rango de distribución altitudinal hasta los 2000 m; es decir, por encima de lo indicado por Díaz-Ricaurte *et al.* (2018). No obstante, la capacidad de colonizar estas altitudes estará determinada por la velocidad a la que ocurran los cambios térmicos y otros factores implicados como la fragmentación y degradación de las áreas que habita. Actualmente es poco probable que esta especie pueda llegar a estas altitudes, donde la temperatura promedio es de 12°C, muy cercana a los 11°C de la CTMin de su tasa respiratoria. De ahí que se requiera evaluar el efecto de la temperatura en conjunto con otras variables ambientales para contrastar los datos aquí mostrados.

Los ensayos experimentales del presente estudio indican que los cambios térmicos ambientales pueden afectar la capacidad de *B. asper* para alimentarse, huir y atacar. Esto es evidente en el desempeño respiratorio,

donde temperaturas mayores a 39 °C y menores de 15 °C les causaron fuertes alteraciones. Así mismo, para el comportamiento defensivo, temperaturas mayores a 33 °C y menores de 21 °C conllevan a una pérdida clara del interés por defenderse, en tanto que en registros mayores de 35 °C y menores de 20 °C disminuye o tiende a suprimirse el comportamiento alimenticio.

Finalmente, la evidencia experimental obtenida muestra que el grado de amenaza de *B. asper*, debido a cambios térmicos asociados a la pérdida de hábitat, o al cambio climático, puede estar subvalorado en Colombia. Basándose en las evidencias aquí descritas, se sugiere ubicar a esta especie en la condición de casi amenazada (*near threatened -NT-*).

CONCLUSIONES

Bothrops asper presenta respuestas ecofisiológicas diferenciales en algunos eventos de su historia de vida frente a cambios térmicos inducidos, lo cual evidencia una probable afectación de este taxón ante las variaciones climáticas actuales y la degradación progresiva de su hábitat. Ello también afecta su distribución geográfica y permitiría ubicar esta serpiente en la condición de especie casi amenazada (*near threatened -NT-*).

Agradecimientos

El primer autor agradece a la Facultad de Ciencias de la Universidad del Tolima por la formación recibida y al antiguo Serpentario Nacional por permitir la realización de esta investigación en sus instalaciones.

LITERATURA CITADA

1. *Alape-Girón A, Sanz L, Escolano J, Flores-Díaz M, Madrigal M, Sasa M, Calvete JJ. 2008. Snake venomomics of the lancehead pitviper bothrops asper:*

- geographic, individual, and ontogenetic variations. *J Proteome Res* 7: 3556-3571. doi: 10.1021/pr800332p
2. **Angilleta MJ, Niewiarowski PH, Navas CA. 2001.** The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J Therm Biol* 27: 249-268. doi: 10.1016/S0306-4565(01)00094-8
 3. **Bartholomew GA. 1979.** Temperatura del cuerpo y metabolismo energético. En: Gordon MS (ed). *Fisiología animal*. México: Continental. p 381-470.
 4. **Bozinovic F. 2003.** Termorregulación en reptiles: un pasado veloz y un futuro lento. En: *Fisiología ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudios en animales*. Santiago de Chile: Univ. Católica de Chile. p 207-224.
 5. **Bravo A, Porzecanski AL. 2018.** Applying critical thinking to the amphibian decline problem. *Lessons in Conservation* 8: 44-53.
 6. **Bustamante MR, Ron S, Coloma LA. 2005.** Cambios en la diversidad de siete comunidades de anuros en los Andes de Ecuador. *Biotropica* 37: 180-189. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.00025.x
 7. **Bustos MG, Manjarrez J, Castro-Franco R. 2013.** Uso de microhábitat y termorregulación en *Sceloporus horridus horridus* (Wiegmann 1939) (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zool Mex* 29: 153-163.
 8. **Campbell JA, Lamar WW. 2004.** The venomous reptiles of the Western hemisphere. Ithaca, NY: Cornell University Press. 774 p.
 9. **Cisneros-Heredia Diego F, Touzet JM. 2004.** Distribution and conservation status of *Bothrops asper* (Garman, 1884) in Ecuador (Squamata: Serpentes: Viperidae: Crotalinae). *Herpetozoa* 17: 135-141.
 10. **Díaz-Ricaurte JC, Cubides-Cubillos SD, Ferreto B. 2018.** *Bothrops asper* (Garman, 1884). Catálogo de anfibios y reptiles de Colombia 4(2): 8-22.
 11. **Farsky SHP, Gonçalves LRC, Gutierrez JM, Correa AP, Rucavado A, Gasque P, Denise V. 2000.** *Bothrops asper* snake venom and its metalloproteinase BaP-1 activate the complement system. Role in leucocyte recruitment. *Mediat Inflamm* 9: 213-221. doi: 10.1080/09629350020025728
 12. **Glanville EJ, Seebacher F. 2006.** Compensation for environmental change by complementary shifts of thermal sensitivity and thermoregulatory behaviour in an ectotherm. *J Exp Biol* 209: 4869-4877. doi: 10.1242/jeb.02585
 13. **Gutiérrez JM. 2013.** Snakebite envenoming in Latin America and the Caribbean. In: *Clinical toxinology*. Dordrecht: Springer. p. 1-20.
 14. **Hernández-Cuadrado EE, Murgas LDS, Badot PM, DeGiorgi F. 2014.** Sinergia de cambios térmicos y de pH sobre la ontogenia inicial de *Prochilodus lineatus*. *Rev Colomb Cienc Anim* 6: 1-16.
 15. **Hernández-Cuadrado EE. 2009.** Sensibilidad térmica del desempeño locomotor en anuros de un gradiente altitudinal en los andes colombianos. Tesis de Maestría. Ibagué, Colombia: Univ. del Tolima. 94 p.
 16. **[IUPS] International Union of Physiological Sciences. 2003.** Glossary of terms for thermal biology. *J Thermal Biol* 28: 75-106. doi: 10.1016/S03064565-(02)00055-4
 17. **Huang SP; Hsu Y, Tu MC. 2005.** Thermal tolerance and altitudinal distribution of two *Sphenomorphus* lizards in Taiwan. *J Therm Biol* 31: 378-385. doi: 10.1016/j.jtherbio.2005.11.032
 18. **Huey RB, Stevenson RD. 1979.** Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am Zool* 19: 357-366. doi: 10.1093/icb/19.1.357
 19. **[INS] Instituto Nacional de Salud, Colombia. 2017.** Protocolo de vigilancia en Salud Pública, accidente ofídico. Código 100.PRO-R02.40000-59V02.

20. **IUCN Red List of Threatened Species. 2018.** [Internet]. Available in: <http://www.iucnredlist.org/>
21. **Leroi AM, Bennett AF, Lenski RE. 1994.** Temperature acclimation and competitive fitness: an experimental test of the beneficial acclimation hypothesis. *P Natl Acad Sci Usa* 91: 1917-1921.
22. **Lutterschmidt WI, Hutchison VH. 1997.** The critical thermal maximum: history and critique. *Can J Zool* 75: 1561-1574. doi: 10.1139/z97-783
23. **Lynch JD. 2012.** El contexto de las serpientes de Colombia con un análisis de las amenazas en contra de su conservación. *Rev Acad Colomb Ciencias Exactas Físicas Naturales* 36: 435-449.
24. **Lynch J. 2015.** The role of plantations of the African palm (*Elaeis guineensis*) in the conservation of snakes in Colombia. *Caldasia* 37: 169-182. doi: <http://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v37n1.50992>
25. **Mack-Wen VL, Rico LB, Alarcón JC, Pereañez JA. 2011.** Inhibición *in vitro* del veneno de *Bothrops asper* con extractos etanólicos de *Brownea ariza* B. (Caesalpiniaceae). *Vitae* 18: 43-48.
26. **Matias NR, Verrastro L. 2018.** Biología térmica de *Amphisbaena munoai* (Squamata: Amphisbaenidae). *Zoologia (Curitiba)* 35: 1-9. doi: 10.3897/zoologia.35.e245740
27. **Mora-Obando D, Díaz C, Angulo Y, Gutiérrez JM, Lomonte B. 2014.** Role of enzymatic activity in muscle damage and cytotoxicity induced by *Bothrops asper* Asp49 phospholipase A2 myotoxins: are there additional effector mechanisms involved? *PeerJ* 2: e569. doi: 10.7717/peerj.569
28. **Ortega Z, Pérez-Mellado V. 2016.** Seasonal patterns of body temperature and microhabitat selection in a lacertid lizard. *Acta Oecologica* 77: 201-206.
29. **Otero-Patiño R. 2009.** Epidemiological, clinical and therapeutic aspects of *Bothrops asper* bites. *Toxicon* 54: 998-1011. doi: <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.07.001>
30. **Saldarriaga-Córdoba M, Parkinson CL, Daza JM, Wuster W, Sasa M. 2017.** Phylogeography of the Central American lancehead *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae). *Plos One* 12: e0187969. doi: 10.1371/journal.pone.0187969
31. **Sasa M, Wasko K, Lamar WW. 2009.** Natural history of the terciopelo *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Toxicon* 54: 904-922. doi: 10.1016/j.toxicon.2009.06.024
32. **Seebacher F, Franklin CE. 2005.** Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *J Comp Physiol B*: 175: 533-541. doi: 10.1007/s00360-005-0007-1
33. **Sherwood L, Klandorf H, Yancey PH. 2012.** Animal physiology: from genes to organisms. Australia: Cengage Learning. 896 p.
34. **Vélez SM, Salazar M, Acosta H, Gómez L, Rodríguez A, Correa D, Saldaña J, et al. 2017.** Geographical variability of the venoms of four populations of *Bothrops asper* from Panama: toxicological analysis and neutralization by a polyvalent antivenom. *Toxicon* 132: 55-61. doi: 10.1016/j.toxicon.2017.04.002
35. **Wasko D, Sasa M. 2009.** Activity patterns of a neotropical ambush predator: spatial ecology of the Fer-de-lance (*Bothrops asper*, Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Biotropica* 41: 241-249. doi: 10.1111/j.1744-7429.2008.00464.x
36. **Wilson R. 2001.** Geographic variation in thermal sensitivity of jumping performance in the frog *Limnodynastes peronii*. *J Exp Biol* 204: 4227-4236.
37. **Yáñez-Arenas C, Peterson AT, Rodríguez-Medina K, Barve N. 2016.** Mapeando el riesgo actual y futuro de mordedura de serpiente en el nuevo mundo. *Clim Chang* 134: 697-711. doi: 10.1007/s10584-015-1544-6