



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Distribución histórica y potencial de las serpientes de cascabel
(*Crotalus*: Viperidae) en el Estado de Puebla

Tesis que para obtener el título de

Licenciada en Biología

Presenta

Lizbeth Serratos Cabrera

Directora: M. en C. María Guadalupe Gutiérrez Mayén
Codirector: Dr. Carlos Alberto Ruiz Jiménez



Abril de 2025

Agradecimientos

Agradezco plenamente a la Maestra Guadalupe Gutiérrez Mayén por su dirección de esta tesis, su constante apoyo y entrega a la herpetología. Mi admiración por su trayectoria y aportes al estudio de los reptiles y anfibios es enorme, así como es indiscutible su influencia en mi aprecio, interés y curiosidad por estos grupos de organismos. La valiosa información que me ha brindado y el aprendizaje generado perdurarán.

Agradezco al Doctor Carlos Alberto Ruiz Jiménez por su codirección de esta tesis, por su contagioso interés por las plantas que me compartió desde temprano en la licenciatura. Así mismo, por instruirme y guiarme en el uso de los SIG, herramienta que enriqueció mi concepción del estudio de la ecología y sin duda me abrió la puerta a nuevas posibilidades académicas.

A los revisores, el Doctor Gonzalo y el Maestro Héctor, por haber sido indispensables en mi formación académica, en las clases de biogeografía y herpetología respectivamente, formando, en aquel tiempo sin saberlo, los pilares de mi decisión de realizar esta tesis. Sus comentarios y observaciones para mejorar el presente trabajo son muy valiosos.

Al herpetario Coatlcalli, en especial al Doctor David, por su incesante trabajo por el bienestar de los organismos y su dedicación a enseñarnos a los que afortunadamente entramos por la puerta del laboratorio; el razonamiento, la crítica constructiva, la empatía, siempre presentes en su forma de acompañar el aprendizaje. A los amigos que en el herpetario encontramos una unión inigualable, Axel, Arturo, Joel, y a todos los que aprecio.

A mis amigos con los que crecí en los años de licenciatura que pudimos estar juntos antes de que las circunstancias de la pandemia nos separaran, compartiendo salones, experiencias, muchas, demasiadas risas. Jessi, Jus, Rafa, Moni, Dani, Víctor, Mirén. A Edgar por esa plática que tuvimos y me animó a realizar esta tesis. A todos ellos, todavía pienso en los tiempos que pasamos en la facultad y en las salidas de campo y sonrío.

A Adua por ser un referente de admiración académica en la biología y personal, tu perspectiva y sabiduría se sumaron para mi éxito y motivación al realizar este trabajo.

A mis amigos Karla, Federico, Iván. Su presencia en mi vida aligera las dificultades, y me alegra que después de los años seguimos decidiendo estar presentes.

Gracias a Lizardo por ser una gran inspiración para dedicarme a la herpetología desde que te conocí. Estoy agradecida de contar con alguien como tú en mi vida, que me ayuda a darle respuesta a mis preguntas y a crear muchas más. Que tu ingenio, creatividad y visión enriquecen todos los planteamientos intelectuales y personales que me hago. Tu apoyo para llevar acabo esta tesis es indudable, y se refleja desde este documento hasta la confianza en mí misma. Que nuestro amor por la biología siga creciendo con nosotros.

A mi familia; mi papá Roberto Serratos, mi mamá María Eugenia Cabrera, por crear desde que tengo memoria un ambiente de cuestionamiento intelectual que me lleva a no quedarme con la duda de nada, a interesarme por conocer las razones. Veo en mí su forma de ser, el nunca olvidar quién soy y de qué soy capaz, la mayoría de mis habilidades que ustedes notaron e impulsaron naturalmente desde pequeña. Gracias por apoyar incondicionalmente mis decisiones académicas, por criarme en una casa con animales, libros, respeto por los otros, responsabilidad, seguridad, todo ello culmina en mi interés por la investigación, pero no termina, es trascendente y lo vivo y lo atesoro día a día. A mis hermanas Ana Laura y Shuravi y hermano Paulo por ser ejemplos de autonomía, de forjar el camino propio y tomar decisiones fieles a lo que desean para su vida.

Finalmente, gracias a las serpientes de cascabel por ser sorprendentes.

Dedicatoria

Esta tesis está dedicada a Dian Fossey.

Porque cuando aprender sobre la vida y obra de una persona resulta tan impactante, debe ser reconocido.

Porque desde la primera vez que leí, para después releer incontables veces, hasta aprenderme de memoria aquella pequeña síntesis sobre su trabajo en la zoología; maravillada, asustada, inspirada, cuestionándome los matices y las fuerzas que la llevaron a dedicar su vida y su muerte a intentar entender y proteger a los gorilas, no hubo duda alguna de que influiría en mis decisiones para forjar el camino de mi vida y mi persona.

Índice

Resumen.....	6
Introducción	8
El género <i>Crotalus</i> en México y Puebla.....	10
Antecedentes.....	11
Justificación.....	13
Hipótesis.....	14
Objetivos.....	15
Especies de estudio.....	16
<i>Crotalus culminatus</i>	16
<i>Crotalus intermedius</i>	17
<i>Crotalus molossus</i>	18
<i>Crotalus ravus</i>	19
<i>Crotalus scutulatus</i>	20
<i>Crotalus triseriatus</i>	21
Zona de estudio.....	23
Límites y Localización Geográfica.....	23
Fisiografía y Biogeografía.....	23
Geología y Edafología.....	23
Clima.....	24
Hidrología.....	24
Vegetación.....	25
Metodología.....	27
Obtención de registros de <i>Crotalus</i>	27
Obtención y tratamiento de variables ambientales.....	28
Generación del modelo.....	30
Mapa de idoneidad de hábitat.....	31
Disponibilidad de hábitat.....	32
Áreas prioritarias para la conservación de <i>Crotalus</i>	32
Resultados.....	33
Distribución histórica del género <i>Crotalus</i> en Puebla.....	33
Caracterización ambiental de los sitios en donde se distribuyen las especies.....	40
Idoneidad de hábitat.....	43
Área óptima para la distribución de las especies.....	49
Áreas prioritarias para la conservación de <i>Crotalus</i> en Puebla.....	61
Discusión.....	63
El desempeño del modelo.....	63
Los registros de ocurrencia.....	64
La distribución potencial y la idoneidad de hábitat.....	66
El área óptima para la distribución.....	68
Conservación de <i>Crotalus</i> en el Estado de Puebla con base en el modelado de su distribución.....	70
Conclusiones.....	72
Referencias.....	73
Anexos.....	82

Resumen

El estudio de la distribución de las especies es un tema central de la ecología. La teoría del nicho ecológico refiere la existencia de un nicho fundamental y un nicho realizado de cada especie. Tomando en cuenta el nicho fundamental, que indica las condiciones que la especie puede abarcar idealmente, se realiza el modelado de la distribución potencial a partir de registros de colecciones científicas y de las variables ambientales importantes para su ecología, para extrapolar la información a áreas geográficas en las que no se ha registrado la especie, obteniendo así la idoneidad del ambiente para la existencia de la especie.

Las serpientes de cascabel (*Crotalus*) son un género de la familia Viperidae, se distribuye en América desde Estados Unidos hasta algunas zonas de Sudamérica, siendo México el lugar con la mayor riqueza de especies, albergando más del 90% de las conocidas, lo que representa una gran importancia biológica para el país con respecto a estos reptiles. En el Estado de Puebla se han registrado seis especies de *Crotalus*: *C. culminatus*, *C. intermedius*, *C. molossus*, *C. ravus*, *C. scutulatus* y *C. triseriatus*, no obstante, la amplia presencia del género en el Estado, no se ha realizado el modelado de la distribución de las seis especies que en él habitan. En este trabajo se estableció la distribución histórica del género y se modeló la distribución potencial de las especies, para conocer las áreas de mayor importancia para cada una de ellas desde el enfoque ecológico de las condiciones ambientales más importantes.

Se recopilaron los registros de ocurrencia de las seis especies disponibles en colecciones científicas nacionales e internacionales, además se obtuvieron las capas de las variables ambientales que han mostrado ser de importancia para el género. Los datos se procesaron en el software Maxent para obtener la idoneidad del ambiente para para cada especie con respecto a las variables ambientales.

Se obtuvieron los mapas de la distribución histórica de las especies en las provincias biogeográficas del Estado: la Provincia Veracruzana (PV), la Sierra Madre Oriental (SMO), la Faja Volcánica Transmexicana (FVT), la Depresión del Balsas (DB) y la Sierra Madre del Sur (SMS). Destaca que las provincias del Estado en donde hay mayor presencia de cascabeles son la FVT y la DB. En particular, *C. culminatus* se distribuye históricamente en el oeste de la DB, *C. intermedius* se encuentra presente en el sur de la SMO, en la FVT y en el este de la DB, *C. molossus*, *C. ravus* y *C. scutulatus* se distribuyen en la FVT y en el este de la DB, mientras que *C. triseriatus* se distribuye únicamente en la FVT.

En cuanto a la distribución potencial de las especies, se presenta la idoneidad obtenida en el modelado, además de las Áreas óptimas para su distribución (AOD). Estas áreas son para *C. culminatus*, zonas con poca humedad y alta temperatura en el oeste de la DB, *C. intermedius* en zonas con coberturas de suelo no perturbadas en la FVT y la DB, *C. molossus*, *C. ravus* y *C. scutulatus* en zonas de poca lluvia, temperaturas moderadas y coberturas de suelo agrícola de la FVT y en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán en el este de la DB, mientras que para *C. triseriatus* es en zonas frías y elevadas de la FVT. Se identificó un Hotspot en donde convergen las AOD de todas las especies menos *C. culminatus*, en el centro-este de la FVT, en coberturas de suelo agrícola y asentamientos humanos correspondiente a 25 municipios.

Se interpreta que la FVT fue un punto de cladogénesis importante para el género, presentando condiciones que generan una fuerte asociación del género *Crotalus* con esta provincia biogeográfica. También se infiere que las especies se han adaptado en cierto grado a la antropogenización del ambiente, ya que las zonas agrícolas les proporcionan recursos como alimento y escondite. Se propone aprovechar el modelo de los agroecosistemas como sitios de conservación, educación e investigación, para tratar de resguardar las AOD de las especies, teniendo en cuenta que las poblaciones de las serpientes (principalmente las que representan un riesgo para la salud) normalmente se ven amenazadas por la interacción con las personas.

Introducción

El análisis de la relación especies-ambiente siempre ha sido un tema central en la ecología. La cuantificación de dicha relación representa el núcleo del modelado geográfico predictivo, el cual está basado en varias hipótesis de cómo los factores ambientales controlan la distribución de las especies (Guisan y Zimmermann, 2000).

El nicho ecológico es un hipervolumen n-dimensional en el cual cada punto corresponde a un estado del ambiente que le permite a una especie existir indefinidamente (Hutchinson, 1957). En la ecología, el concepto de nicho es imprescindible ya que comprende las interacciones entre una especie y todos los factores bióticos y abióticos de su ambiente. De esta manera, el nicho explica las condiciones necesarias para la persistencia de la especie en el ecosistema y el papel que ejerce en él.

Debido a que las especies son capaces de establecer poblaciones sólo en áreas que presentan el conjunto de condiciones ecológicas necesario para su persistencia sin la necesidad de migrar (MacArthur, 1958), la ecología espacial utiliza el concepto de nicho para describir el potencial de distribución de las especies, modelando el nicho con base en los patrones de ocurrencia presentes en su distribución natural (Peterson, 2003).

Se ha establecido la utilidad de los modelos de nicho para investigar los patrones de distribución y los factores que los afectan (Costa *et al.*, 2008; Miller, 2010). Tomando en cuenta que Hutchinson estableció la existencia de un nicho fundamental (N_f) que describe las condiciones en las que la especie puede persistir y un nicho realizado (N_r) que describe el conjunto de esas condiciones que la especie ocupa en realidad, modelar el N_f puede utilizarse con un propósito de predicción: extrapolar puntos de ocurrencia a sitios que no han sido muestreados previamente, en los que las condiciones ambientales son similares (Miller, 2010), identificando regiones geográficas que representan las condiciones ecológicas dentro y fuera del nicho de las especies, produciendo una hipótesis de la distribución geográfica potencial de las especies (Peterson, 2003).

Diversos factores influyen en la distribución de las especies. Ecológicamente se consideran las variables abióticas, destacando las climáticas como la temperatura y precipitación (Huntley *et al.*, 1995), topográficas como elevación y pendiente (Lannuzel *et al.*, 2021); así como las variables bióticas como las interacciones interespecíficas (Wisz *et al.*, 2012), componentes de la vegetación como la complejidad vegetal (Zellweger *et al.*, 2013) además de los aspectos

históricos como la vicarianza y las posibilidades de dispersión propias de las especies (Endler, 1982).

Los métodos de modelado de nicho para estimar la distribución de las especies se han centrado en la inclusión de variables abióticas, siendo el espacio geográfico el enfoque principal de los estudios (Miller, 2010). Esto es beneficioso ya que se puede acceder a dichas variables de manera distante por medio de bases de datos actuales e históricos.

Limitarse al estudio de las variables abióticas en el modelado de la distribución potencial puede presentar carencias debido a la importancia de las interacciones bióticas y la dispersión en los patrones espaciales de las especies (Wisz *et al.*, 2012; Leach *et al.*, 2016). Sin embargo, la sofisticación de los SIG provee una buena oportunidad para hipotetizar los factores ambientales que juegan papeles importantes en los límites de distribución de las especies (Di Cola & Chiaraviglio, 2010). Sabiendo esto, es importante remarcar que un modelado de distribución generalmente proyecta posibles áreas de presencia de la especie sin tener en cuenta sus interacciones bióticas y su capacidad histórica de dispersión.

El proceso general de modelado genera resultados como algoritmos, ecuaciones y mapas que describen la distribución y las relaciones con el hábitat de las especies, que tienen una amplia variedad de aplicaciones, como proponer acciones que benefician a la conservación (Jenkins *et al.*, 2009).

En las últimas décadas, el desarrollo de sistemas de información geográfica (SIG) y la especialización de algoritmos han vuelto factible el modelado de distribución de las especies. Un GIS puede ser utilizado para combinar análisis lógicos y estadísticos para visualizar las relaciones espaciales del hábitat. Las aplicaciones de estas metodologías han tenido una explosión durante los últimos años (Soberón *et al.*, 2017). Sin embargo, comparado con la literatura para aves y mamíferos, la que existe para el modelado de la distribución de serpientes aún es limitada. Consecuentemente, esta es un área en la cual se pueden realizar contribuciones importantes para la conservación de las serpientes (Jenkins *et al.*, 2009).

Los anfibios y reptiles son particularmente conducentes para el uso de modelado de distribución porque son ectotermos, por lo que responden a la variación del ambiente físico (Vitt & Caldwell, 2014).

El género Crotalus en México y Puebla

Las serpientes de cascabel, pertenecientes al género *Crotalus* de la familia Viperidae, subfamilia Crotalinae, cuenta con 53 especies (Uetz *et al.*, 2022), de las cuales 44 (91%) se encuentran distribuidas dentro del territorio mexicano (Sánchez *et al.*, 2020).

La filogenia de la subfamilia ha sido recientemente revisada y esclarecida combinando caracteres morfológicos y moleculares, presentando evidencia robusta sobre su monofilia. Se reiteró la existencia del clado que incluye a los géneros *Sistrurus* y *Crotalus* como hermanos, y que el género *Crotalus* está compuesto principalmente de siete clados: *C. atrox*, *C. cerastes*, *C. durissus*, *C. intermedius*, *C. triseriatus*, *C. viridis*, *C. stejnegeri* (Blair & Sánchez-Ramírez, 2016; Carrasco *et al.*, 2023). *C. culminatus* era considerada una subespecie de *C. durissus*, la cual desde 2005 fue separada como una especie individual (Wüster *et al.*, 2005).

En el Estado de Puebla se ha registrado la ocurrencia de seis especies de *Crotalus*: *C. culminatus*, *C. intermedius*, *C. molossus*, *C. ravus*, *C. scutulatus* y *C. triseriatus*. (García-Vázquez *et al.*, 2009), atribuyéndose la distribución de estas especies de cascabeles a diferentes regiones fisiográficas, lo cual puede estar relacionado con sus necesidades ecológicas y la heterogeneidad del ambiente.

En 2011, Paredes-García *et al.* resaltan que, a pesar de que México es el país en el que el género *Crotalus* tiene mayor presencia y diversidad, no se ha realizado un análisis completo y sistemático de su distribución en el país, por lo que modelaron la distribución de 34 especies de *Crotalus* presentes en el país, con el objetivo de conocer su presencia y representatividad en las Áreas Naturales Protegidas. Se concluyó que la mayor riqueza de *Crotalus* se encuentra en la Sierra Madre Occidental, Noroeste del Altiplano Mexicano, al norte de la Sierra Madre Oriental y al este de la Faja Volcánica Transmexicana. En cuanto a las especies en las ANP de Puebla, la distribución potencial de especies coincide con la descrita en García-Vázquez *et al.* (2009), aunque se propone también la presencia de *C. atrox* y *C. aquilus*.

Particularmente las especies de *Crotalus* en Puebla se han encontrado en los bosques templados de la Sierra Madre Oriental y la Faja Volcánica Transmexicana, en las áreas áridas de la Depresión del Balsas y la provincia montañosa de la Sierra Madre del Sur (Campbell & Lamar, 2004; Hernández-Salinas *et al.*, 2017).

Antecedentes

Recientemente se ha utilizado la teoría de nicho para modelar la distribución potencial de *Crotalus* y otros vipéridos americanos, para conocer las características ambientales determinantes de su distribución. Como menciona Jenkins *et al.* en 2009, este conocimiento ha sido exitoso para la ubicación de nuevas poblaciones y para proponer áreas que deberían ser manejadas para su conservación.

Conocer las características ambientales ligadas a la distribución de las serpientes de cascabel ha sido un tema central en el modelado de su distribución. Preliminarmente, se sabe que la ecología de los ectotermos está constantemente ligada a aspectos topográficos del ambiente como la elevación y la pendiente, pues estas variables influyen directamente en el clima (Grant & Dunham, 1990).

La adecuación y varias etapas de la historia de vida de los ectotermos están determinados ampliamente por la temperatura (Huey & Berrigan, 2001), por lo que las características térmicas del ambiente son útiles para explicar la distribución de las serpientes (Beaurpe, 1995). Así mismo, su ocurrencia y abundancia están ampliamente asociadas con la cantidad de cobertura vegetal (Cagle, 2008).

El modelado de la distribución potencial de *Bothrops alternatus*, *B. ammodytoides* y *B. diporus* en Argentina indica que su distribución está relacionada a la temperatura, la precipitación, altitud, pendiente y vegetación (Di Cola y Chiaraviglio, 2010), y que estas variables influyen en la idoneidad de los hábitats para la distribución de estos viperidos.

La distribución potencial de *C. triseriatus* en el Estado de Puebla está asociada a la mayoría de la Faja Volcánica Transmexicana, pero cuando se hacen las proyecciones de distribución potencial de acuerdo con escenarios de cambio climático en 2030 y 2050, las áreas en las que se podría encontrar disminuyen considerablemente, limitándose a áreas frías y altas de las montañas de esta provincia (Yáñez *et al.*, 2011).

Para las especies *C. tzacabam* y *C. triseriatus*, se ha mencionado la importancia de las características térmicas del ambiente, principalmente aspectos como la precipitación anual y la precipitación del mes más seco, temperatura mínima del mes más frío y temperatura máxima del mes más cálido (Sunny *et al.*, 2019; Yáñez-Arenas *et al.*, 2020).

Los tipos de vegetación también se han probado como indispensables predictores de la presencia de *C. triseriatus*, siendo los bosques de *Abies* y *Pinus* los factores que más contribuyen a su presencia en el Estado de México y la Ciudad de México (Sunny *et al.*, 2019).

La elevación también se ha nombrado importante para la distribución de *C. oreganus* en Columbia Británica, además de la insolación anual, la cobertura de suelo y la rugosidad del paisaje (Kirk *et al.*, 2021).

En 2022 Becerra-López *et al.* modelan la distribución potencial de catorce especies de *Crotalus* en Norteamérica, incluyendo a *C. intermedius*, *C. molossus*, *C. ravus* y *C. scutulatus*, para las cuales define que la precipitación anual es una de las mayores contribuyentes para su distribución.

Es preciso recalcar que todos los trabajos en los que se modela la distribución de *Crotalus*, resaltan las implicaciones en la conservación que tiene el conocer sus requerimientos ambientales. Por ejemplo, Sunny *et al.* mencionan que las poblaciones de *C. triseriatus* cuentan con alta fragmentación y bajos niveles de conectividad, determinando esencial la implementación de planes de conservación para la preservación del hábitat, situación que se presenta también para todas las especies cuya distribución depende de los tipos de vegetación y que pueden verse afectadas por el cambio de uso de suelo. Del mismo modo, para las especies cuyas variables más importantes son de índole climático, se establece de manera implícita o explícita el riesgo al que se enfrentan dados los escenarios de cambio climático proyectados para los próximos años.

Justificación

México es el país con mayor riqueza del género *Crotalus*. A pesar de la importancia ecológica, taxonómica, cultural y médica de este grupo, los estudios de su distribución son limitados. En los últimos años se han realizado estudios escasos, abarcando algunas especies y ciertas regiones del país.

En el Estado de Puebla solo se ha realizado el modelado de la distribución potencial de una de las seis especies de *Crotalus* y no se ha realizado el análisis de las condiciones ambientales más importantes para la presencia de las poblaciones de las especies. Llevar a cabo este trabajo permitirá identificar las zonas con los ambientes adecuados para las especies y evaluar su disponibilidad, con la finalidad de generar información para la elaboración de estrategias de conservación exitosas.

Hipótesis

Las variables ambientales influyen en la distribución de las especies, particularmente en los reptiles, por ser animales ectotermos. Específicamente en serpientes, se ha demostrado que variables bioclimáticas, topográficas y de vegetación determinan su distribución.

Por lo tanto, la distribución potencial de las especies de *Crotalus* en Puebla puede ser modelada utilizando las variables bioclimáticas, topográficas y de vegetación que comprenden el hábitat en donde se ha registrado la presencia de las especies, permitiendo identificar las variables más importantes para la presencia de las cascabeles y su disponibilidad en el rango geográfico que comprende el Estado.

Objetivos

General: Determinar la distribución histórica y potencial de las especies del género *Crotalus* en el estado de Puebla.

Específicos:

1. Establecer la distribución histórica de las especies de *Crotalus* en las provincias biogeográficas del Estado de Puebla.
2. Determinar la distribución potencial de las especies con base en variables bioclimáticas, topográficas y de vegetación.
3. Determinar el grado de contribución de las variables ambientales en la distribución de las especies.
4. Identificar el área que presenta las condiciones ambientales óptimas para cada especie.
5. Identificar áreas de mayor importancia para la conservación de las especies.

Especies de estudio

***Crotalus culminatus* (Klauber, 1952).**

Serpiente de tamaño grande, alcanzando los 135 cm de longitud hocico-cloaca. Los ejemplares de esta especie presentan de 170 a 182 escamas ventrales en machos y 173-188 en hembras; presenta 22 a 28 escamas subcaudales. Tiene una coloración café o gris con manchas dorsales en forma de diamante de color negro con los centros blancos. (McCranie, 1993; Carbajal-Márquez *et al.*, 2020).

Especie endémica de México. se distribuye por la vertiente oeste de la Sierra Madre Occidental. Ocupa el Estado de Michoacán, hasta la parte sur del istmo de Tehuantepec, pasando por las sierras de los Estados de Jalisco y Guerrero, alcanzando los 2200 m s.n.m. (SEMARNAT, 2018). Se ha registrado en los Estados de Michoacán, Oaxaca, Morelos, México, Puebla y Guerrero (Uetz *et al.*, 2022). Específicamente en el Estado de Puebla se encuentra en la Sierra Madre del Sur (García-Vázquez, *et al.*, 2009).



Fotografía por: horacio_barcenas (iNaturalista).

***Crotalus intermedius* (Troschel, 1865).**

Esta serpiente es de tamaño pequeño, alcanzando 79 cm de longitud hocico-cloaca en la adultez. De 150 a 175 escamas ventrales en machos y de 155 a 185 en hembras; presenta de 20 a 29 escamas subcaudales. En el dorso tiene coloración gris con manchas de bordes oscuros. Tiene un par de manchas alargadas en la nuca y en la región parietal (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010; McCranie, 1991).

Es endémica de México. tiene una distribución disyunta que ocurre en las regiones de alta montaña (todas las grandes montañas de México) en el centro y sur del país (SEMARNAT, 2018). Se conoce su distribución en los estados de Hidalgo, Guerrero, Puebla, Oaxaca, Tlaxcala y Veracruz (Hidalgo-García *et al.*, 2022). Habita principalmente zonas semiáridas y bosques de pino y pino-encino (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). En el Estado de Puebla se distribuye en la Faja Volcánica Transmexicana y en la Sierra Madre del Sur (García-Vázquez, *et al.*, 2009).



Fotografía por: gerardomiguelalonso-gmam04 (iNaturalista)

***Crotalus molossus* (Baird & Girard, 1853)**

Serpiente grande que llega a medir 125 cm de longitud hocico-cloaca. Tiene de 166 a 199 escamas ventrales en machos y de 169 a 199 en hembras; presenta de 16 a 30 escamas subcaudales. La coloración dorsal es café grisáceo con una serie de 24 a 34 manchas romboides por todo el cuerpo con los bordes claros. La parte posterior del cuerpo incluyendo la cola, es más oscura que el resto del cuerpo (Price, 1980; Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010).

Se distribuye en el sur de Estados Unidos y en México desde el Norte hasta el Altiplano Mexicano y hasta Oaxaca (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). En Puebla se encuentra en la Faja Volcánica Transmexicana y en la Sierra Madre del Sur (García-Vázquez, *et al.*, 2009).



Fotografía por: maxcontreras (iNaturalista)

***Crotalus ravus* (Cope, 1865).**

La longitud hocico-cloaca de esta serpiente es de 65 cm. Esta especie se caracteriza por poseer nueve escamas grandes en toda la superficie dorsal de la cabeza. Presenta un total de 21 escamas dorsales fuertemente quilladas. La escama anal es única. La coloración dorsal es café grisáceo claro con 22 a 44 manchas negras en la parte dorsal del cuerpo, frecuentemente estas manchas tienen el centro claro. La porción posterior de la cabeza tiene un par de manchas nucales evidentes (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010).

Es endémica del país, presente en los Estados de Puebla, Veracruz, Morelos, Tlaxcala, Guerrero, Oaxaca e Hidalgo (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010; Uetz *et al.*, 2022). Su presencia en Puebla incluye la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur (García-Vázquez, *et al.*, 2009).



Fotografía por: dragosaurio (iNaturalista)

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

Es de tamaño mediano a grande llegando a medir 100 cm de longitud hocico-cloaca. La coloración dorsal de esta especie es clara, presenta una serie de manchas dorsales oscuras sin bordes claros. Una banda postocular está presente, aunque esta es reducida, la cual abarca sólo una o dos escamas (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010).

Se encuentra distribuida en Estados Unidos en el Desierto de Mojave y en México desde el norte hasta el Estado de Puebla (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010), en el que se ha registrado en la Faja Volcánica Transmexicana y en la Sierra Madre del Sur (García-Vázquez, *et al.*, 2009).



Fotografía por: abel22 (iNaturalista)

***Crotalus triseriatus* (Wagler, 1830)**

Presenta una longitud hocico-cloaca de 13.8 cm a 65 cm en adultez. Las escamas ventrales son 135 a 162 en machos y 143 a 171 en hembras. Las subcaudales son 21-32 en hembras y 18-27 en machos. Presenta dos filas de manchas grises o cafés oscuras (Campbell, 1978).

Esta especie de cascabel es endémica de México, presentándose en los Estados de Veracruz, Michoacán, Morelos, Hidalgo, Puebla y Querétaro (Uetz *et al.*, 2022).

Los registros del Estado de Puebla la incluyen en la Faja Volcánica Transmexicana (García-Vázquez, *et al.*, 2009).



Fotografía por: arcadiahernandez (iNaturalista)

En la Tabla 1 se presenta el estado de conservación de cada especie. De acuerdo con la NOM-059-SEMARNAT-2010, *C. intermedius* y *C. ravus* se encuentran en categoría de Amenazadas, *C. intermedius* y *C. scutulatus* se encuentran en categoría de Protección especial y tanto *C. culminatus* como *C. triseriatus* no están evaluadas. Tras la revisión de la lista roja de especies amenazadas de la IUCN en 2023, se encontró que *C. intermedius*, *C. molossus*, *C. ravus* y *C. scutulatus* se encuentran en Menor Preocupación, mientras que *C. culminatus* y *C. triseriatus* no están evaluadas.

Tabla 1. Estado de conservación de las especies de *Crotalus* presentes en Puebla.

Espece	Categoría NOM-059-SEMARNAT-2010	Listado IUCN (2023)
<i>C. culminatus</i>	No evaluada	No evaluada
<i>C. intermedius</i>	Amenazada	Menor preocupación
<i>C. molossus</i>	Protección especial	Menor preocupación
<i>C. ravus</i>	Amenazada	Menor preocupación
<i>C. scutulatus</i>	Protección especial	Menor preocupación
<i>C. triseriatus</i>	No evaluada	Menor preocupación

Zona de estudio

Límites y localización geográfica

El Estado de Puebla se ubica en la parte centro-este del país (Figura 1); tiene una superficie de 34 309.6 km², que representa el 1.7% del territorio nacional (INEGI, 2020). Cuenta con 217 municipios, siendo la capital del Estado la ciudad de Puebla de Zaragoza en el municipio Puebla. El Estado se encuentra delimitado por las siguientes coordenadas: entre los paralelos 20° 50' y 17° 52' norte y entre los meridianos 96° 43' y 99° 04' oeste. Colinda al norte con los Estados de Hidalgo y Veracruz, al este con Veracruz y Oaxaca, al sur Oaxaca y Guerrero y al oeste con Guerrero, Morelos, México, Tlaxcala e Hidalgo (INEGI, 2016).

Fisiografía y biogeografía

El intervalo altitudinal del Estado es de 5490 m, con un gradiente que va desde los 120 metros en el río Pantepec, hasta los 5610 m en volcán Citlaltépetl. La conformación del relieve se debió a un proceso orogénico a principios del Terciario (INEGI, 2000). Se presentan en su territorio cinco provincias biogeográficas que combinan criterios climáticos, geológicos y bióticos: en el norte del Estado la Sierra Madre Oriental y la Provincia Veracruzana, en el centro la faja Volcánica Transmexicana, región en la que se ubican tres de las más grandes elevaciones del país: los volcanes Popocatepetl, Iztaccíhuatl y el Citlaltépetl, y en el sur se encuentran la Depresión del Balsas y Sierra Madre del Sur (Morrone *et al.*, 2017; Figura 1).

Geología y edafología

De acuerdo con el Continuo Nacional del Conjunto de Datos Geográficos de la Carta Geológica Escala 1:250 000, serie I de INEGI (1983), se presentan en el Estado de Puebla 5 tipos principales de roca: ígnea extrusiva, ígnea intrusiva, metamórfica, sedimentaria e híbrida. De las más representativas, en primer lugar, se encuentra la roca ígnea extrusiva del cuaternario con el 20.95% del total de la extensión del territorio, la roca sedimentaria del cretácico con el 20.05%, sedimentaria del terciario con el 8.53%, la metamórfica del proterozoico-devónico con el 8.16% y la ígnea extrusiva del neógeno con 5.33%.

El Continuo Nacional del Conjunto de Datos Vectorial Edafológico Escala 1:250 000, serie II de INEGI (2013), indica que se presentan 18 principales grupos edafológicos en el Estado: acrisol, andosol, arenosol, chernozoem, calcisol, cambiosol, durisol, fluvisol, gypsisol, kastañozoem, leptosol, luvisol, nitisol, phaezoem, regosol, zolonchak, umbrisol y vertisol. Los suelos con más

presencia son el leptosol lítico texturas fina, media y gruesa con 24.33% del total de la extensión del territorio, el leptosol réndzico texturas fina y media con 6.44%, el andosol andoléptico textura media con el 5.81%. el arenosol éutrico textura gruesa con el 4.8% y el regosol léptico texturas gruesa y media con el 3.70%.

Clima

El Continuo Nacional del Conjunto de Datos Geográficos de la Carta de Climas Escala 1:1 000 000, serie I de INEGI (2008), indica que en el Estado de Puebla se presentan 15 climas: Cálido húmedo con lluvias todo el año, Cálido subhúmedo con lluvias en verano, Semicálido húmedo con lluvias todo el año, Templado húmedo con lluvias todo el año, Templado húmedo con abundantes lluvias en verano, Templado subhúmedo con lluvias en verano, Semifrío subhúmedo con lluvias en verano, Semiseco templado, Cálido húmedo con abundantes lluvias en verano, Semicálido subhúmedo con lluvias en verano, Semiseco muy cálido y cálido, Semiseco semicálido, Seco semicálido, Seco muy cálido y cálido y Frío. El clima que se presenta en la mayor extensión del Estado es Templado subhúmedo con lluvias en verano con 32.31% del total, el Cálido subhúmedo con lluvias en verano con 16.45%, Semicálido subhúmedo con lluvias en verano con 8.92%, Semicálido con lluvias todo el año con 8.86% y Semiseco templado con 8.24%.

De acuerdo con los resúmenes mensuales de temperatura y lluvia de la Comisión Nacional del Agua (2023), la temperatura mínima promedio en el año 2022 fue 7.5 °C en el mes de enero, mientras que la máxima promedio fue 30.6°C, alcanzada en el mes de mayo. Así mismo, la precipitación mínima de ese año fueron 10.3 mm en marzo y la máxima fueron 220.5 mm en septiembre.

Hidrología

La hidrología del Estado, según el Continuo Nacional del Conjunto de Datos Geográficos de la Carta Hidrológica de Aguas Superficiales Escala 1:250 000, serie I, INEGI (2006), está representada principalmente por las subcuencas hidrológicas del río Atoyac, el río Tlapaneco y el río Grande de Amacuzac en la región de la cuenca del Balsas, el río Moctezuma en la región del Pánuco, el río Nautla, Tecolutla, Cazones y Tuxpan en la región Tuxpan-Nautla y el río Papaloapan y Jamapa en la región del Papaloapan.

Vegetación

El Estado de Puebla se encuentra en las provincias florísticas de la Sierra Madre Oriental, Costa del Golfo de México, Altiplanicie, Serranías Meridionales, Depresión del Balsas y Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rzedowsky, 2006).

El Conjunto de Datos Vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación Escala 1:250 000, serie V, INEGI (2013), indica que se encuentran presentes los siguientes grupos principales de cobertura vegetal: agricultura, que ocupa el 46.9% de la superficie total, selvas el 19.4%, bosques el 17.5%, matorral 8.3% y pastizal 7.9%.

En cuanto a selvas, se presentan selvas altas perennifolias y selvas bajas caducifolias. Dentro de los bosques se encuentra bosque de encino, bosque de pino, bosque de pino-encino, y encino-pino, bosque de mezquite, bosque de oyamel, bosque de táscate y bosque mesófilo de montaña. Los matorrales presentes son matorral crasicaule y matorral desértico rosetáfilo. Así mismo, entre los pastizales se presenta el pastizal cultivado, pastizal halófilo y pastizal inducido. Otros tipos de vegetación presentes con poca extensión geográfica son chaparral, palmar inducido, pradera de alta montaña y tular.

Zona de estudio

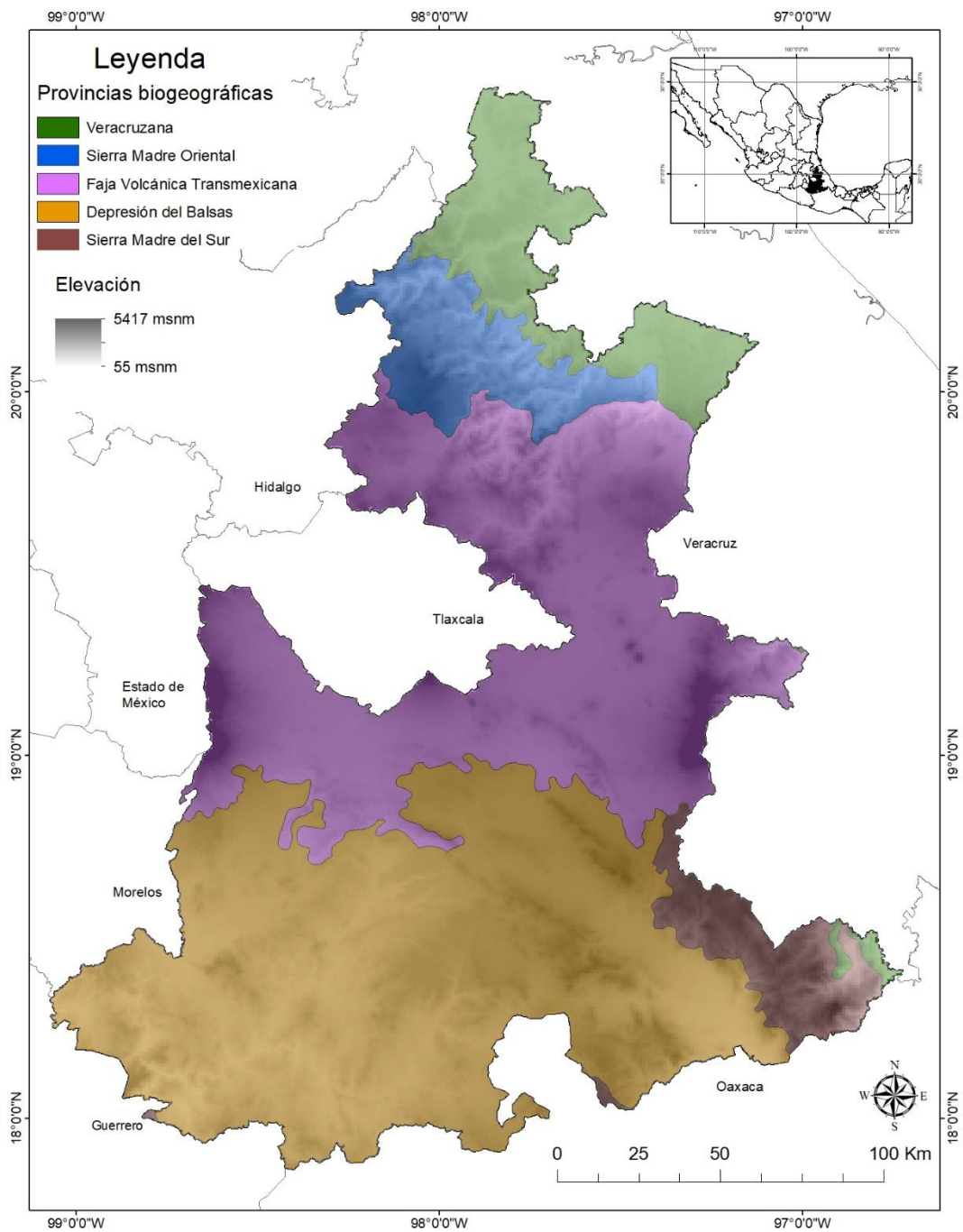


Figura 1. Mapa de la zona de estudio (Estado de Puebla) indicando la localización geográfica, las regiones biogeográficas que la conforman y la altitud del terreno (INEGI, 2023).

Metodología

Obtención de registros de *Crotalus*

Se realizó la revisión de las bases de datos de 26 colecciones científicas, 5 nacionales y 21 internacionales (Anexo 1), disponibles en la Global Biodiversity Information Facility (GBIF) y en VertNet, así como las bases de datos de herpetofauna publicadas en el Sistema Nacional de Información sobre la Biodiversidad de México (SNIB) (Anexo 2). Los registros se incluyeron bajo el criterio de que las coordenadas geográficas se encontraran dentro de la extensión del Estado de Puebla, o en el caso de que no estuvieran georreferenciados, que se indicara explícitamente que pertenecían al Estado de Puebla, además de que se contara con una identificación confiable de la especie del ejemplar.

Así mismo, se realizó una búsqueda de las tesis sobre listados herpetofaunísticos de zonas correspondientes al Estado de Puebla, de donde se obtuvieron los registros de localidades o, según estuviera especificada, la georreferencia. Fue agregado un registro propio para la especie *Crotalus ravus*. También se incluyeron registros de la base de datos provista por Paredes-García *et al.* (2011).

En el caso particular de la especie *C. culminatus*, dada la escasez de registros en colecciones científicas, se incluyeron registros de fuentes académicas no publicadas como proyectos de investigación, y se georreferenciaron puntos con base en los mapas proporcionados en los trabajos y las descripciones de las localidades, buscando aproximarse lo más posible al punto.

Por otro lado, también se incluyeron registros presentes en la plataforma de iNaturalista (CONABIO). Esta plataforma provee el distintivo de “identificación de grado de calidad de investigación”, el cual se obtiene cuando se cumple con una serie de criterios que proporcionan confiabilidad al registro, entre los que se incluye una fecha especificada, ubicación especificada, fotografía e identificación apoyada por dos o más identificadores. Se incluyeron registros con grado de investigación y coordenadas geográficas dentro del Estado de Puebla.

Los registros procedentes de colecciones científicas, tesis, bases de datos del SNIB, artículos científicos y el registro propio, se consideraron como “registros académicos”, siendo diferenciados de los registros de iNaturalista y separados en bases de datos independiente para cada especie, llamadas [especie_ac].

Para eliminar la sobrerrepresentación de los registros se depuraron las bases de datos de registros académicos de cada especie (*especie_ac*) con el paquete *spThin* en el programa RStudio, aplicando el parámetro de que se eliminaran aleatoriamente los registros que se ubicaran a menos de 1 km de distancia con 100 iteraciones. Tras este procedimiento, las bases de datos resultante de cada especie se llamaron [*especie_thin*]. Con estas bases de datos fue con las que se realizaron los modelos de distribución potencial.

Obtención y tratamiento de las variables ambientales

Las variables a incluir en el modelado se eligieron de acuerdo con la información sobre la ecología de las especies, tomando en cuenta los resultados que se han presentado en trabajos como Di Cola y Chiaraviglio (2010), Paredes García *et al.*, (2011), Yáñez-Arenas *et al.* (2015), Sunny *et al.* (2019), Yáñez-Arenas *et al.* (2020), Kirk *et al.* (2021) y Becerra-López *et al.* (2022), sobre las variables que más influyen en la distribución de las mismas especies o especies emparentadas o con distribuciones conocidas similares.

Se consideraron las 19 variables bioclimáticas generadas para México por Cuervo-Robayo *et al.* (2020), provistas por el geoportal de CONABIO. De la misma plataforma se obtuvo la capa de cobertura del suelo de México, derivada de imágenes de Landsat 8. El mapa presenta la distribución y extensión de 19 clases de coberturas del suelo en México conforme al sistema de clasificación armonizado de la cobertura de la tierra (Land Cover Classification System [LCCS], de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación [FAO]) (CONABIO, 2020).

Se obtuvo el modelo digital de elevación del territorio mexicano (MDE) de INEGI (2023), inicialmente con resolución de 12.5 m. A partir del MDE se generó el modelo digital de pendientes.

Para evitar la autocorrelación de las variables bioclimáticas, se realizó un correlograma en RStudio con los valores de los puntos de presencia de [*especie_thin*], descartando las variables altamente correlacionadas ($p > 0.85$), dándole prioridad de permanencia a las variables que abarcan una mayor extensión temporal (anual>cuatrimestral>mensual), debido a que los datos bioclimáticos anuales o estacionales son más importantes biológicamente para las serpientes de cascabel, de acuerdo con pruebas de modelado previas (Tabla 2).

Tabla 2. Para cada especie se muestran las variables bioclimáticas que se incluyeron en el modelado (signos de +) después del descarte por autocorrelaciones.

Variable \ Especie						
	<i>C. culminatus</i>	<i>C. intermedius</i>	<i>C. molossus</i>	<i>C. ravus</i>	<i>C. scutulatus</i>	<i>C. triseriatus</i>
Bio1 T media anual	+	+	+	+	+	+
Bio2 Rango diurno medio	-	-	-	-	+	-
Bio3 Isotermalidad	+	+	+	+	-	+
Bio4 Temporalidad de la T	-	+	+	+	-	-
Bio5 T máx. del mes más cálido	-	-	-	-	-	-
Bio6 T mín. del mes más frío	-	-	-	-	-	-
Bio7 Rango de T anual	+	+	+	+	+	+
Bio8 T media del cuarto más húmedo	-	-	-	-	-	-
Bio9 T media del cuarto más seco	-	-	-	-	-	-
Bio10 T media del cuarto más cálido	-	-	-	-	-	-
Bio11 T media del cuarto más frío	-	-	-	-	-	-
Bio12 P anual	+	+	+	+	+	+
Bio13 P del mes más húmedo	-	-	-	-	-	-
Bio14 P del mes más seco	+	-	-	-	-	-
Bio15 Estacionalidad de la P	+	-	-	+	-	+
Bio16 P del cuarto más húmedo	-	-	-	-	+	-
Bio17 P del cuarto más seco	-	+	+	+	+	+
Bio18 P del cuarto más cálido	+	+	-	+	-	+
Bio19 P del cuarto más frío	+	-	-	-	-	-

En el SIG QGIS 2.28.12 se recortaron las capas de las variables con resolución de 30 s (1 km x 1 km) (bioclimas, MDE, pendientes y cobertura del suelo) al polígono asignado para el Estado de Puebla, un rectángulo con las siguientes coordenadas: en el vértice noroccidental (99°11'24" W, 20°52'12" N), en el vértice nororiental (96°40'48" W, 20°52'12" N), en el vértice suroccidental (99°11'24" W, 17°48'00" N) y en el vértice suroriental (96°40'48" W, 17°48'00" N). Posteriormente, se alinearon los rasters al tamaño de pixel 0.0083, así como 300 columnas y 368 filas.

Generación del modelo

Para realizar el modelado de la distribución potencial se utilizó el programa Maxent Versión 3.4.4, que genera relaciones entre los puntos de presencia y las capas de variables ambientales incluidas. A partir de esa relación, el algoritmo extrapola la presencia de la especie a zonas donde no se conoce su presencia o ausencia.

El modelo expresa la idoneidad de cada celda del espacio geográfico como una función de las variables ambientales en esa celda. Un valor alto de la función indica que se predice que la celda tenga condiciones adecuadas para la especie. El modelo escogido representa la distribución de probabilidad en todas las celdas, el cual tiene la máxima entropía bajo algunas limitantes: debe tener las mismas predicciones para cada variable ambiental que el promedio encontrado en las localidades de muestra (Phillips *et al.*, 2006).

A pesar de la sobreestimación que puede llegar a ejercer, Maxent ha mostrado ser un algoritmo adecuado, resultando en modelos altamente predictivos, incluso en casos donde se cuenta únicamente con pocos registros de localidades de colecta (< de 20). Debido a la baja cantidad de datos, se utilizó el análisis Jackknife (leave-one-out) para evaluar la habilidad predictiva de cada variable (Pearson *et al.*, 2007), además del área bajo la curva (AUC).

Primero se realizó el modelo para cada especie con los ajustes por defecto incorporados en Maxent, mismos que han sido estandarizados a partir de una afinación exhaustiva con distintos tamaños de muestra y extensiones geográficas (Phillips & Dudík, 2008). Posteriormente, se generaron algoritmos especializados para cada especie de acuerdo con las recomendaciones recopiladas en la revisión de literatura sobre el análisis del desempeño de los modelos, específicamente con tamaños de muestra bajos (<25) (Papeş & Gaubert, 2007; Anderson & González, 2011; Elith *et al.*, 2011; Merrow *et al.*, 2013).

Se comparó el valor de (AUC) (Area Under the Curve) producida por una curva ROC (Receiving Operating Characteristic) (Fielding & Bell, 1997) entre los modelos generados con los ajustes por defecto y los modelos generados según las recomendaciones adaptadas. Este método de evaluación de modelos se basa en el desempeño para asignar casos a clases dicotómicas. En este caso, las clases son diferenciar entre un punto aleatorio en el espacio geográfico y un punto que el modelo definió como idóneo para la especie. Los valores del AUC son de 0.5 - 1. Un valor de 0.5 indica que el modelo no diferencia entre aleatorio e idóneo, mientras que un valor de 1 indica que el modelo es capaz de discernir. Típicamente los valores de AUC no llegan a ser

límites, pero un valor de 0.8 o más se considera como que el modelo tiene buena capacidad predictiva. Se consideró como el mejor modelo el que presentó el mayor AUC.

En todos los casos se implementó una muestra de 10000 píxeles del área de estudio para caracterizar el fondo de ambientes disponibles (Phillips & Dudík, 2008).

Para la generación del modelo de *C. culminatus*, el modelo con mayor valor de AUC fue el de ajustes estandarizados, utilizando como función únicamente la lineal (l) y un valor de regularización de 1, resultando en AUC de 0.980

En el caso de *C. intermedius*, el mejor modelo fue el de ajustes estandarizados, únicamente seleccionando la función l y un valor de regularización de 1, utilizando también el 25% de los datos para prueba. El valor de AUC de este fue de 0.967.

El modelo de *C. molossus* con los ajustes estandarizados fue el de mejor desempeño, con las funciones l, quadratic (q) y hinge (h) y valor de regularización de 1. También se utilizaron el 25% de los datos como prueba. El valor del AUC fue de 0.942.

El mejor modelo para *C. ravus* fue el de ajustes estandarizados con funciones l, q, h, y valor de regularización de 1. El 25% de los datos se utilizaron para prueba. El AUC de este modelo fue de 0.806.

Para la especie *C. scutulatus*, el mejor modelo también fue el de ajustes estandarizados, utilizando las funciones l, q y h, y valor de regularización de 1, con AUC de 0.957.

Por último, para la especie *C. triseriatus*, el modelo con mejor desempeño fue con ajustes adecuados, incluyendo las funciones l y q, además de un valor de regularización de 1.5. Este modelo tuvo AUC de 0.901.

Mapa de idoneidad de hábitat

Los rasters obtenidos de los modelos se procesaron en formato ASCII en el software ArcMap 10.8, adaptándose al polígono del Estado de Puebla. Sobre el mismo se proyectaron los puntos de los registros utilizados en la construcción del modelo.

Disponibilidad de hábitat

Se generaron mapas binarios de distribución potencial en los que se indica presencia o ausencia de condiciones idóneas para la supervivencia de la especie (Yáñez-Arenas *et al.*, 2020). Según Phillips *et al.* (2006), una regla general para determinar el umbral de corte para la predicción binaria es tomar en cuenta los siguientes factores: los valores de predicción asignados a los datos de entrenamiento, la cantidad de datos de entrenamiento y el contexto en que se utilizarán los resultados, o utilizar el valor de predicción mínimo a los datos de entrenamiento. Debido a que el objetivo de los mapas de presencia o ausencia potencial en este trabajo es presentar la distribución potencial de las especies de acuerdo con sus requerimientos ambientales, bajo el contexto actual de la disponibilidad del hábitat según las condiciones del entorno humano, se generaron adicionalmente mapas para mostrar las zonas disponibles con las variables con mayor aporte para la presencia de las especies, de acuerdo con el modelo.

Una vez contando con las zonas que presentan las condiciones adecuadas para la distribución de las especies, se sobrepusieron en el GIS para crear áreas de distribución óptima.

Se calculó el área en kilómetros cuadrados de la distribución potencial tomando en cuenta el criterio de Umbral del valor mínimo de los registros de entrenamiento (UVM), y posteriormente se calculó el área del polígono considerado como “área óptima para la distribución”.

Áreas prioritarias para la conservación de *Crotalus*

Se sobrepusieron las áreas óptimas para la distribución de las especies para identificar hotspots, y se analizó su posición con respecto a las ANP, para conocer si se encuentran dentro, fuera y cuáles se encuentran cerca.

Resultados

Distribución histórica del género *Crotalus* en Puebla

La base de datos de la distribución histórica del género *Crotalus* en el Estado de Puebla está conformada por 452 registros en total, de los cuales 400 se encuentran georreferenciados.

Se cuenta con 269 registros académicos, 217 de ellos con georreferencia y 183 de iNaturalista. Su procedencia y clasificación se encuentra detallada en el Anexo 3.

En los siguientes mapas se muestran los registros históricos de las especies de *Crotalus* que se distribuyen en el Estado de Puebla, así como las provincias biogeográficas en las que se encuentran.

Crotalus culminatus

De *C. culminatus*, el total de registros académicos fue 15, 1 de ellos georreferenciado y 11 se georreferenciaron con aproximación, además de 4 de iNaturalista. Todos los registros de esta especie se presentan en la provincia de la Depresión del Balsas, específicamente en la zona oeste, en la región de la Mixteca poblana. Algunas colecciones han registrado a la especie en la zona de la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán, pero estos han sido descartados de la base de datos debido a la improbabilidad de la presencia en esa zona (Figura 2).

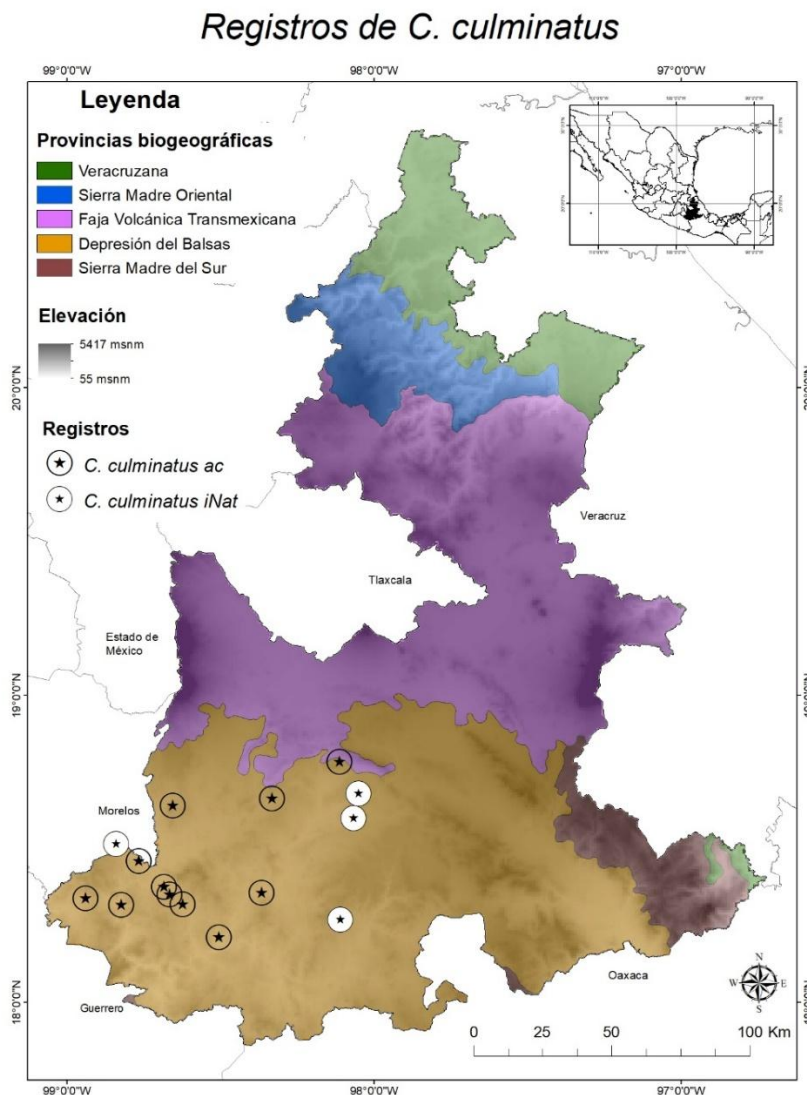


Figura 2. Ubicación de los registros de *C. culminatus* recopilados en fuentes académicas (estrellas negras) e iNaturalista (estrellas blancas).

Crotalus intermedius

De *C. intermedius* se recabaron 23 registros académicos referenciados y 6 de iNaturalista. Se han reportado registros de *C. intermedius* en las provincias biogeográficas de la Sierra Madre Oriental, la Faja Volcánica Transmexicana y la Depresión del Balsas. Los registros de fuentes académicas están distribuidos a lo largo de dichas provincias, mientras que los registros procedentes de iNaturalista solo se encuentran en la Faja Volcánica (Figura 3).

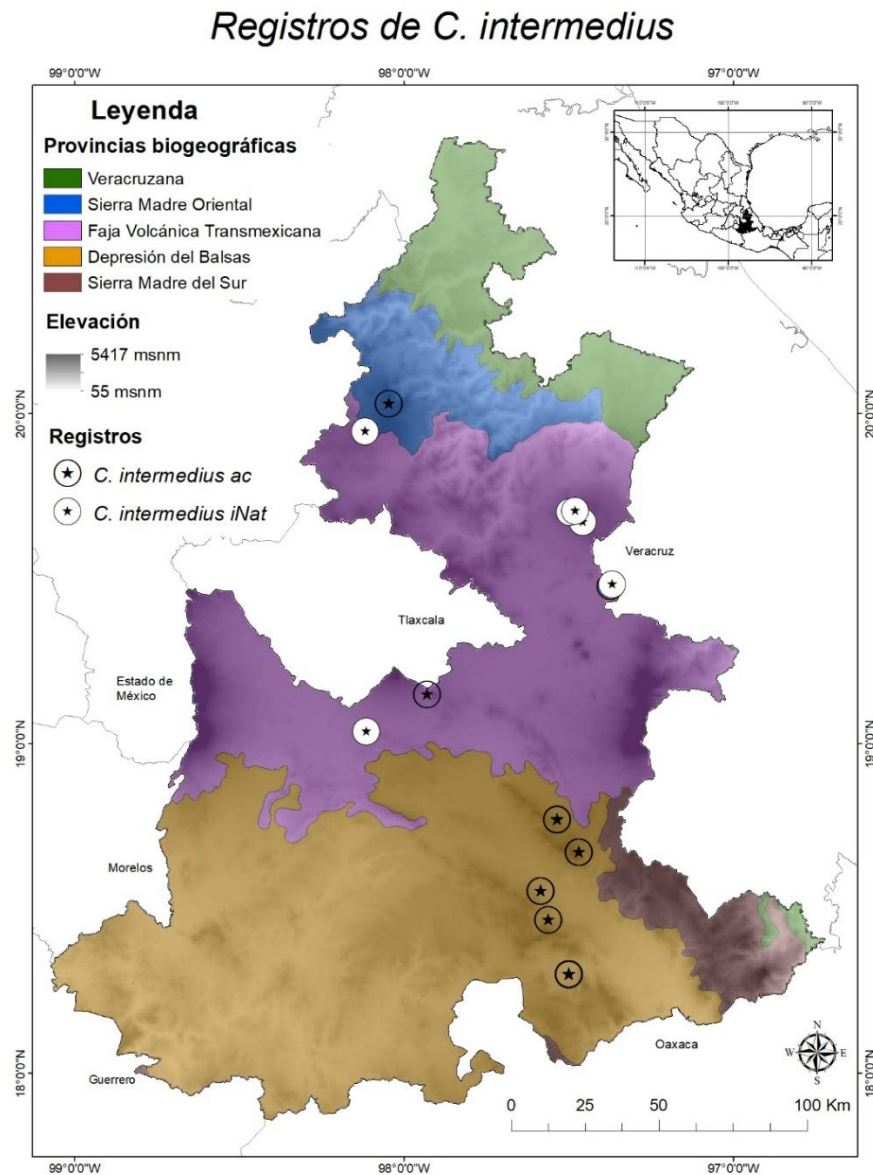


Figura 3. Ubicación de los registros de *C. intermedius* recopilados en fuentes académicas (estrellas negras) e iNaturalista (estrellas blancas).

Crotalus molossus

De la especie *C. molossus* se recabaron 59 registros académicos, de los cuales 48 tienen georreferencia, además de 26 de iNaturalista. Esta especie se ha registrado en Puebla en distintas zonas de la Faja Volcánica Transmexicana y abundantemente en la Depresión del Balsas, principalmente en la región sureste del Estado, además de un registro en el borde de esta región con la Sierra Madre del Sur (Figura 4).

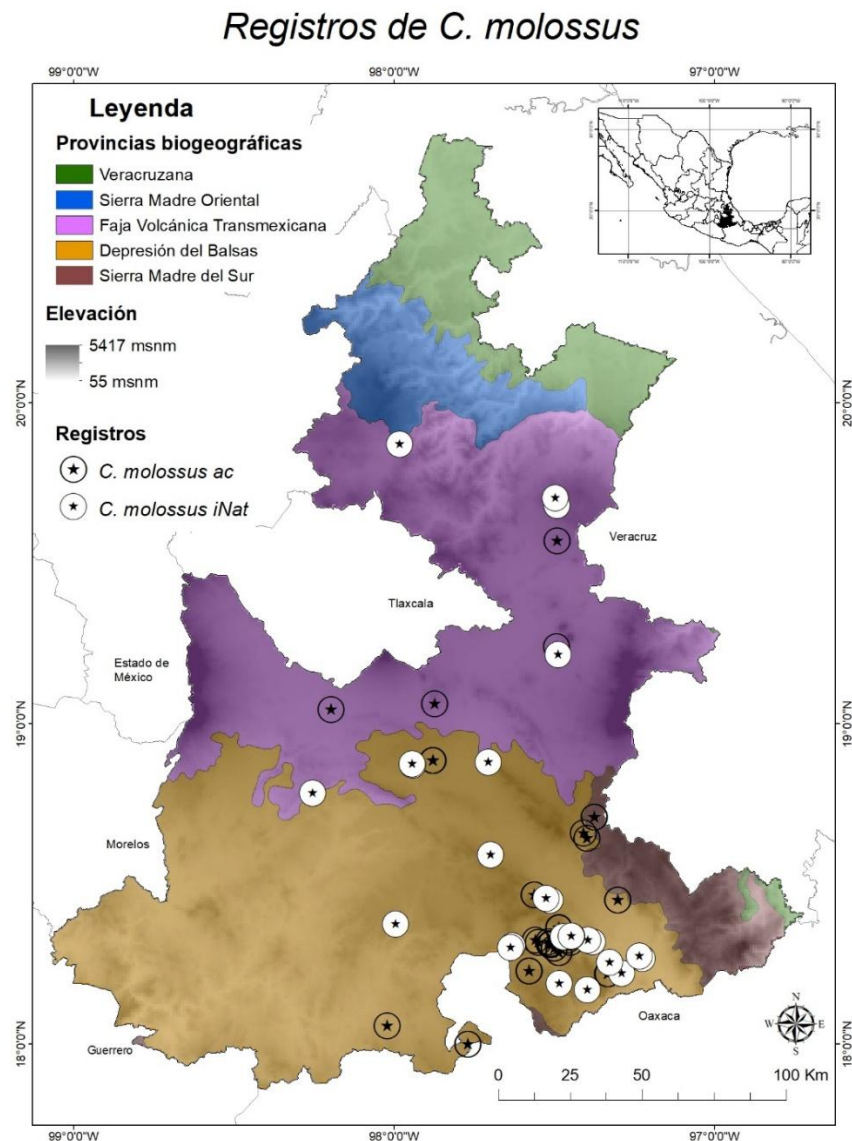


Figura 4. Ubicación de los registros de *C. molossus* recopilados en fuentes académicas (estrellas negras) e iNaturalista (estrellas blancas).

Crotalus ravus

De la especie *C. ravus* se obtuvieron 100 registros académicos, 82 de ellos georreferenciados y 102 de iNaturalista. La gran abundancia de registros de esta especie demuestra que está ampliamente distribuida a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana, traspasando también el borde hacia la Sierra Madre Oriental. Hacia el sur también se ha encontrado en algunas zonas de la Depresión del Balsas, principalmente en el sureste, llegando también a la Sierra Madre del Sur (Figura 5).

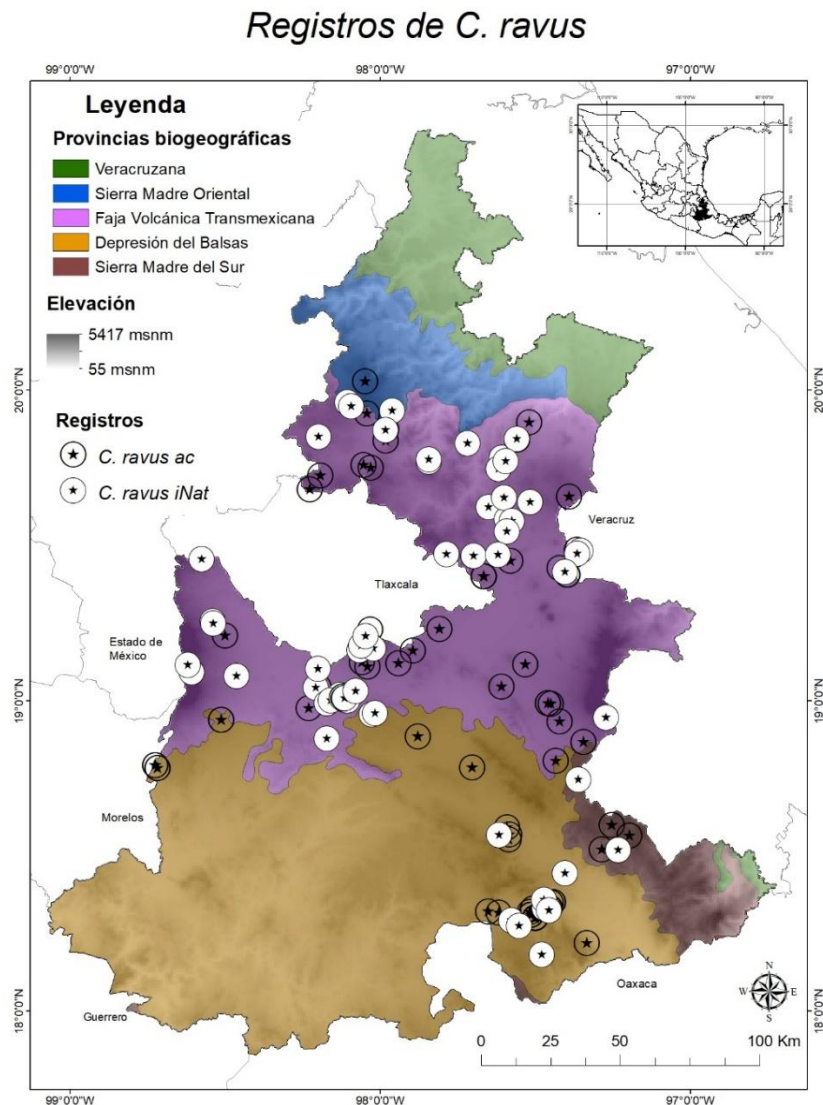


Figura 5. Ubicación de los registros de *C. ravus* recopilados en fuentes académicas (estrellas negras) e iNaturalista (estrellas blancas).

Crotalus scutulatus

De *C. scutulatus* se recabaron 31 registros académicos, 29 de ellos con georreferencia y 4 de iNaturalista georreferencia. Esta especie se ha registrado en Puebla de forma similar a *C. molossus*, estando presente de forma escasa en el norte, centro y sur de la Faja Volcánica Transmexicana y en el sudeste de la Depresión del Balsas. El registro que se encuentra más al norte del Estado procede de iNaturalista (Figura 6).

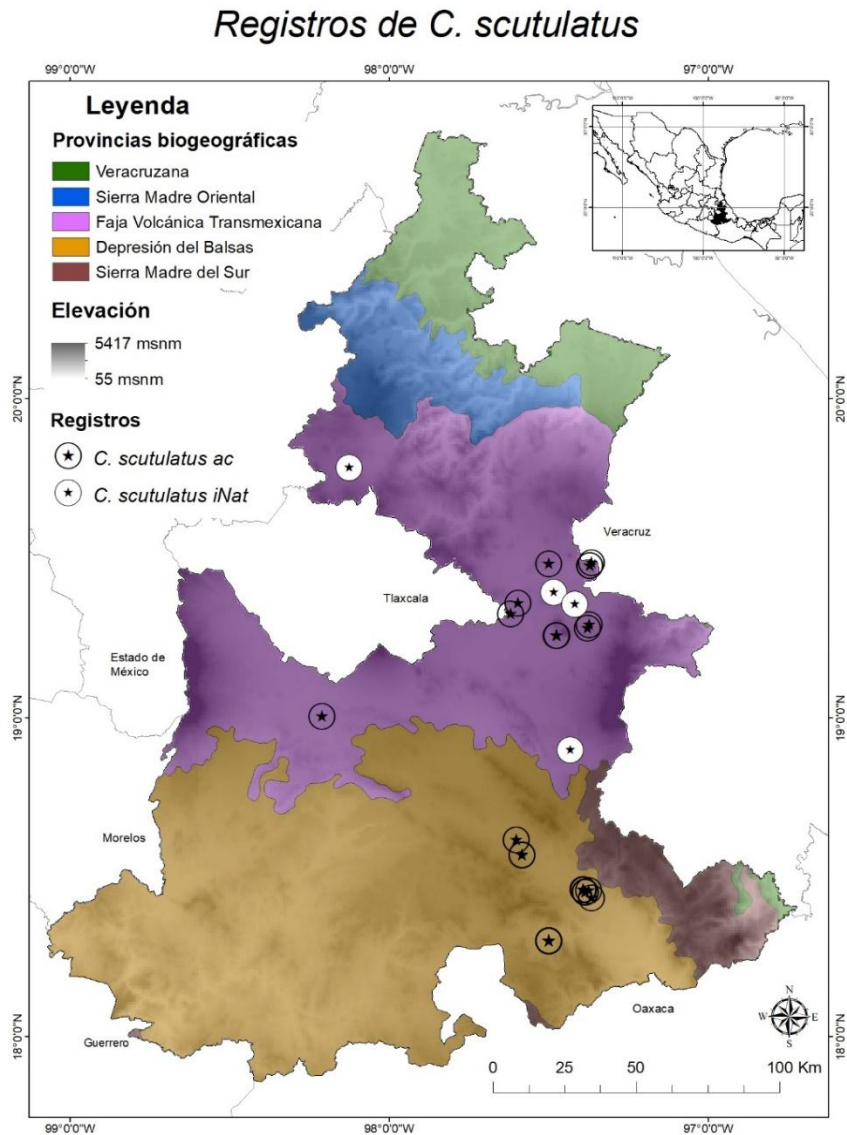


Figura 6. Ubicación de los registros de *C. scutulatus* recopilados en fuentes académicas (estrellas negras) e iNaturalista (estrellas blancas).

Crotalus triseriatus

De *C. triseriatus* se obtuvieron 41 registros académicos, 23 de ellos georreferenciados y 41 de iNaturalista. Los registros de *C. triseriatus* muestran una clara concentración en la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana, llegando ligeramente hacia el norte en la Sierra Madre Oriental, y al sur con un solo registro en la Sierra Madre del Sur (Figura 7).

Registros de *C. triseriatus*

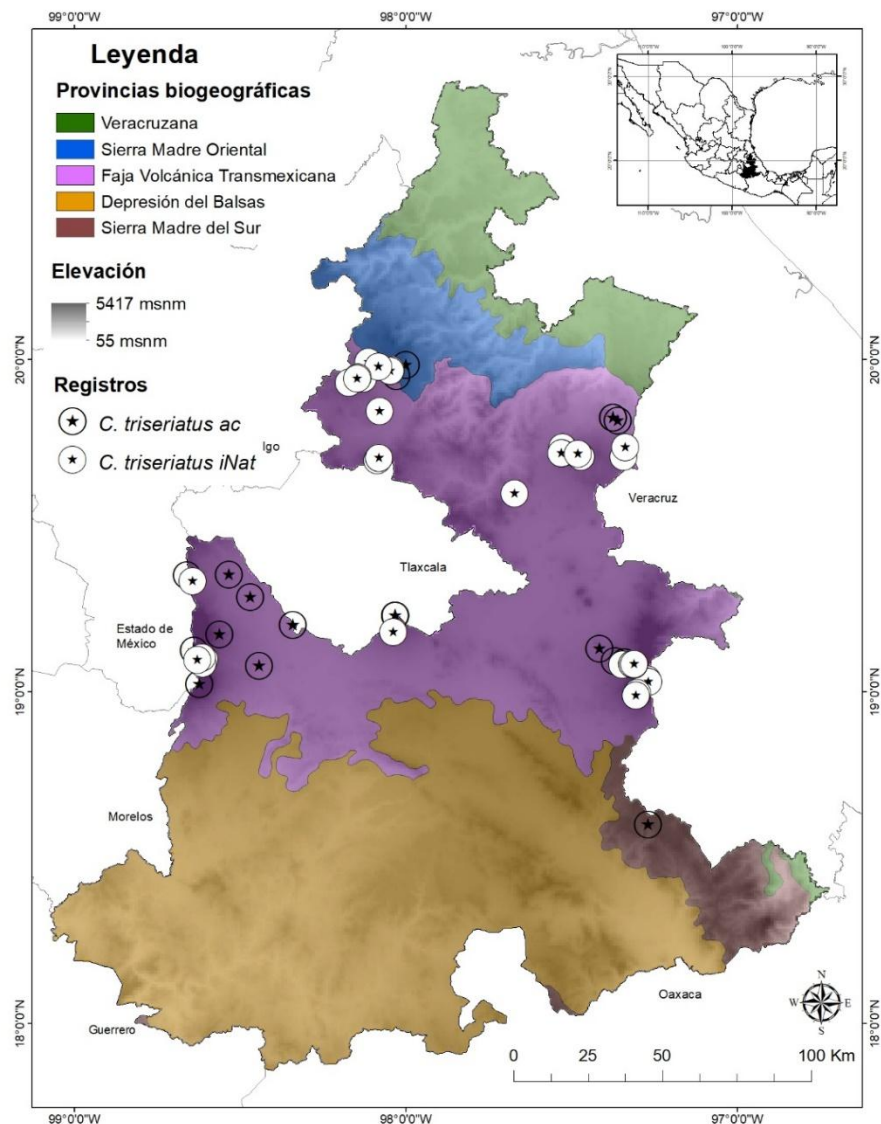


Figura 7. Ubicación de los registros de *C. triseriatus* recopilados en fuentes académicas (estrellas negras) e iNaturalista (estrellas blancas).

Caracterización ambiental de los sitios en donde se distribuyen las especies

A partir de la contribución de cada variable bioclimática y topográfica que se incluyó en el modelo, se muestran las tres principales variables, que en la mayoría de los casos en combinación aportan entre el 77 y el 90%, con excepción de *C. triseriatus*, cuya principal variable bioclimática es la temperatura anual que por sí misma aporta casi el 90%. Las variables de precipitación se muestran importantes para la mayoría de las especies, con excepción de *C. triseriatus*. La variable de la cobertura del suelo se encuentra entre las tres más importantes para todas las especies analizadas (Tabla 3).

Tabla 3. Descripción de las variables ambientales de los sitios de registro de las especies. Para cada especie se muestran las tres variables que tienen más contribución para el modelo, en orden de importancia. Se presentan los estadísticos de cada variable obtenidos de los valores en los puntos de presencia de los registros académicos, con excepción de la cobertura del suelo. La lista con el total de variables de cada especie se encuentra en el Anexo 5.

<i>Crotalus culminatus</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
Estacionalidad de la P	52.3	95.017502	111.178001	105.466318	4.72516598	16.160499
P del mes más seco	21.2	1.20387	3.73585	1.993231	0.67926209	2.53198
T media anual	10.8	19.110001	24.5254	22.798382	1.67111002	5.415399

<i>Crotalus intermedius</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	Moda	Rango
Cobertura del suelo	34.9	-	-	-	-	-
P anual	25.2	415.605988	756.692017	543.5462532	122.8486435	341.0860291
Temporalidad de la T	19.4	147.354996	210.712997	170.59375	19.35397331	63.3580017

<i>Crotalus molossus</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
P anual	68.8	392.496002	786.067993	477.285393	81.71056092	393.571991
P del cuarto más seco	12.2	14.4326	30.8871	19.869067	4.635700934	16.4545
Cobertura del suelo	7.9	-	-	-	-	-

<i>Crotalus ravus</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
MDE	45.1	1474.03003	4131.41016	2055.90048	509.314281	2657.38013
P anual	16.4	412.221985	1260.29004	563.337102	184.381506	848.06806
Cobertura del suelo	16	-	-	-	-	-

<i>Crotalus scutulatus</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
P del cuarto más número	53.2	189.942001	426.700012	227.449067	42.808513	236.758011
Pendiente	20	0.132942	3.1294	1.735833	0.9626813	2.996458
Cobertura del suelo	11.8	-	-	-	-	-

<i>Crotalus triseriatus</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
T media anual	89.7	-0.468395	15.5992	11.148788	4.35047814	16.067595
Pendiente	4.9	0.238356	10.8468	4.85694	3.4778989	10.608444
Cobertura del suelo	3.6	-	-	-	-	-

Con respecto la variable de la cobertura del suelo destaca el suelo agrícola como elemento importante en la distribución de la mayoría de las especies, con excepción de *C. intermedius*. El matorral tropical o subtropical que se encuentra en mayor medida en el sureste del Estado es de importancia para la mayoría de las especies, excluyendo a *C. triseriatus*, que, al distribuirse casi exclusivamente en la Faja Volcánica Transmexicana, se encuentra más en bosques de coníferas. Los asentamientos humanos son importantes para *C. ravus* y *C. scutulatus* (Tabla 4).

Tabla 4. Tipos de cobertura del suelo de los registros de las seis especies de *Crotalus*, de acuerdo con la clasificación de CONABIO, 2020. Se presentan en orden descendente según el porcentaje de registros que se ubicaron en cada tipo de cobertura. Todas las coberturas ocupadas por las especies se encuentran en el Anexo 6.

<i>Crotalus culminatus</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
54.54	Bosque de latifoliadas caducifolio tropical o subtropical
36.36	Suelo agrícola
9.09	Asentamiento humano

<i>Crotalus intermedius</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
60.8	Matorral tropical o subtropical
26	Pastizal templado o subpolar
4.3	Bosque de coníferas templado o subpolar

<i>Crotalus molossus</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
54.1	Suelo agrícola
10.4	Matorral tropical o subtropical
10.4	Pastizal templado o subpolar

<i>Crotalus ravus</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
41.8	Suelo agrícola
20.9	Asentamiento humano
13.9	Matorral tropical o subtropical

<i>Crotalus scutulatus</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
44.8	Suelo agrícola
24.1	Asentamiento humano
24.1	Matorral tropical o subtropical

<i>Crotalus triseriatus</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
43.4	Suelo agrícola
26	Bosque de coníferas templado o subpolar
17.3	Pastizal templado o subpolar

Idoneidad de hábitat

Como resultado del modelado de la distribución potencial se obtuvieron los siguientes mapas que muestran la idoneidad de hábitat en forma de un gradiente que va del 0 al 1, es decir, el nivel en que es probable encontrar a la especie de acuerdo con las características ambientales que presentan las diferentes regiones del Estado.

Para *C. culminatus* la idoneidad de hábitat se limita a la parte oeste de la provincia de la Depresión del Balsas, abarcando la región de la Mixteca Poblana. En otras zonas del Estado se puede notar que la idoneidad es de media a baja.

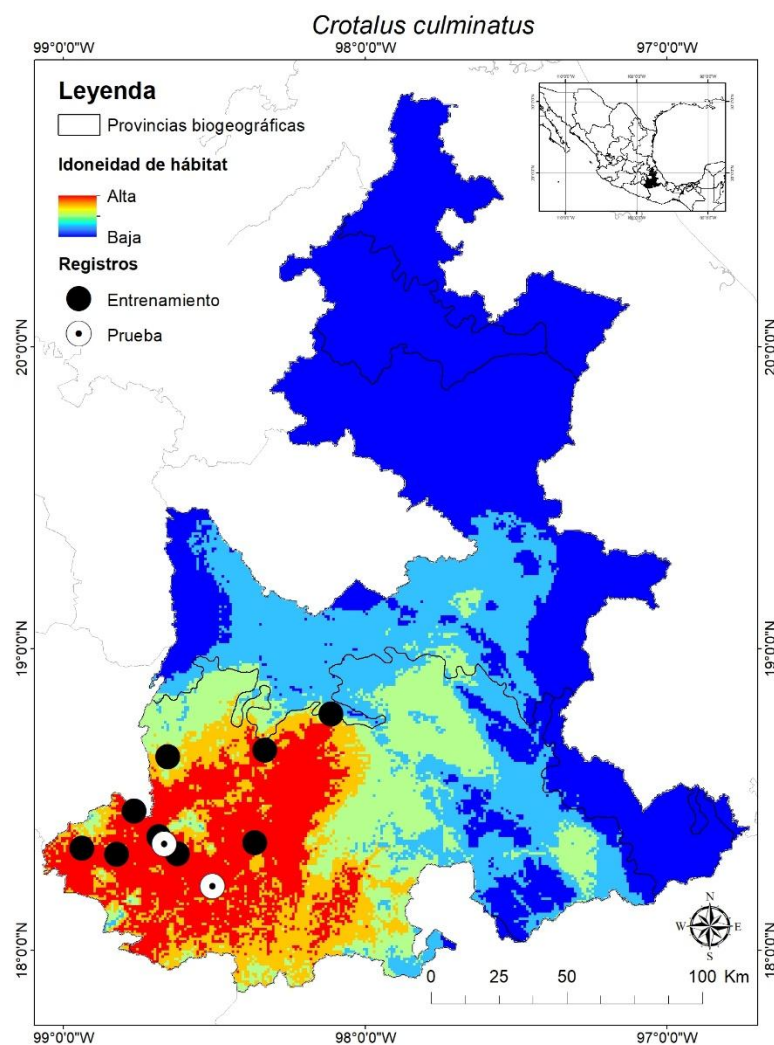


Figura 8. Continuo de la idoneidad del hábitat de acuerdo con el modelo, representado por un gradiente térmico de colores. Se muestran los registros que fueron utilizados para la elaboración del modelo.

C. intermedius tiene zonas en las que la idoneidad es alta en la parte este de la Depresión del Balsas y la idoneidad disminuye hacia el oeste de esta. La mayor parte de la Faja Volcánica Transmexicana presenta alta idoneidad excepto por la ciudad de Puebla y las zonas circundantes. Así mismo, la idoneidad es baja en la Sierra Madre Oriental y en la Provincia Veracruzana.

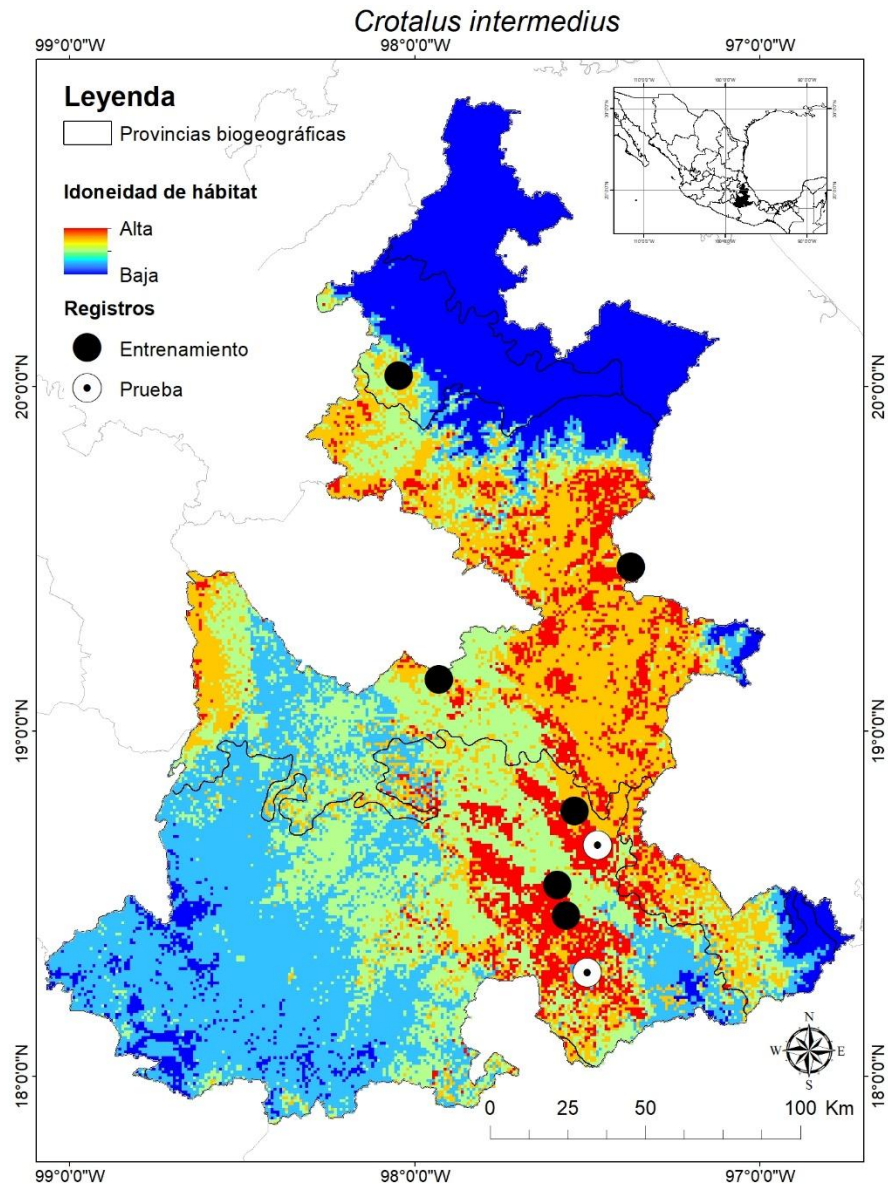


Figura 9. Continuo de la idoneidad del hábitat de acuerdo con el modelo, representado por un gradiente térmico de colores. Se muestran los registros que fueron utilizados para la elaboración del modelo.

C. molossus tiene dos zonas principales con la idoneidad más alta. Una se extiende en la parte este de la Depresión del Balsas y otra en el este de la Faja Volcánica Transmexicana. En el resto del Estado la idoneidad es media o baja.

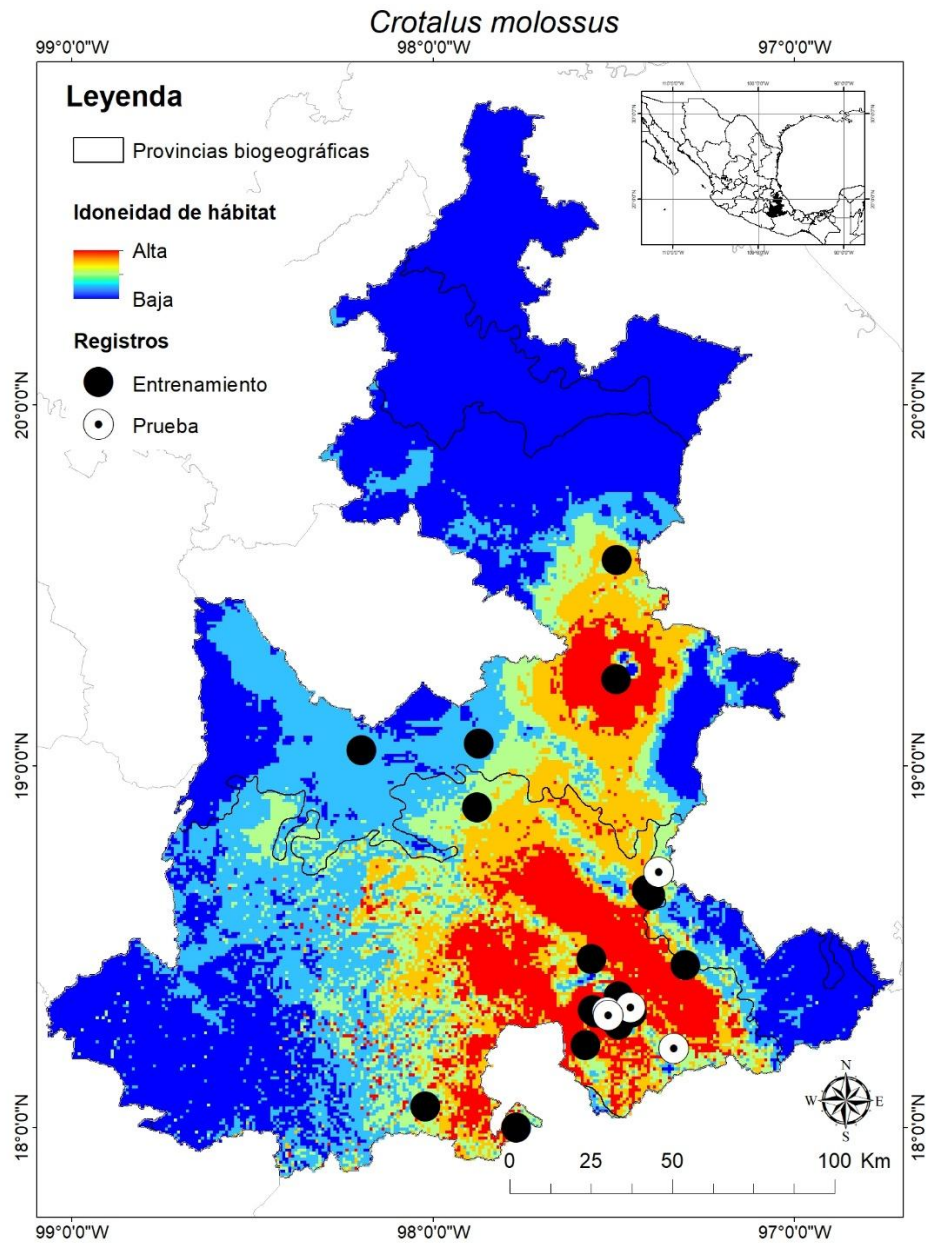


Figura 10. Continuo de la idoneidad del hábitat de acuerdo con el modelo, representado por un gradiente térmico de colores. Se muestran los registros que fueron utilizados para la elaboración del modelo.

Para *C. ravus* la idoneidad es alta en el oeste de la Depresión del Balsas y en el oeste de la Faja Volcánica Transmexicana. A lo largo de las demás provincias biogeográficas hay parches con alta idoneidad y zonas esparcidas con media a baja. En las provincias Veracruzana y Sierra Madre Oriental la idoneidad es baja.

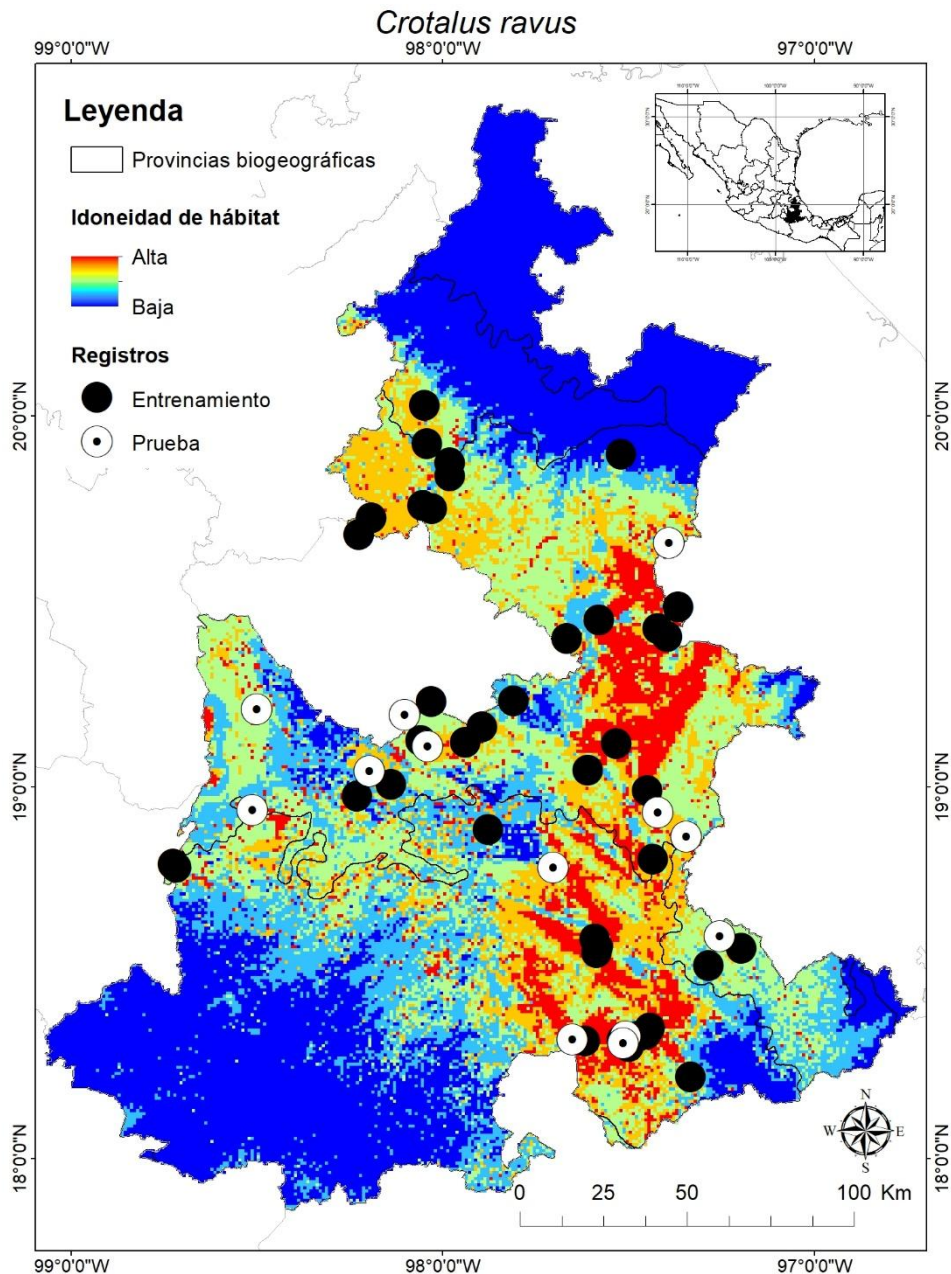


Figura 11. Continuo de la idoneidad del hábitat de acuerdo con el modelo, representado por un gradiente térmico de colores. Se muestran los registros que fueron utilizados para la elaboración del modelo.

La idoneidad de hábitat alta para *C. scutulatus* se encuentra al este del Estado en las provincias de la Faja Volcánica Transmexicana y la Depresión del Balsas. En el resto de las provincias la idoneidad es baja.

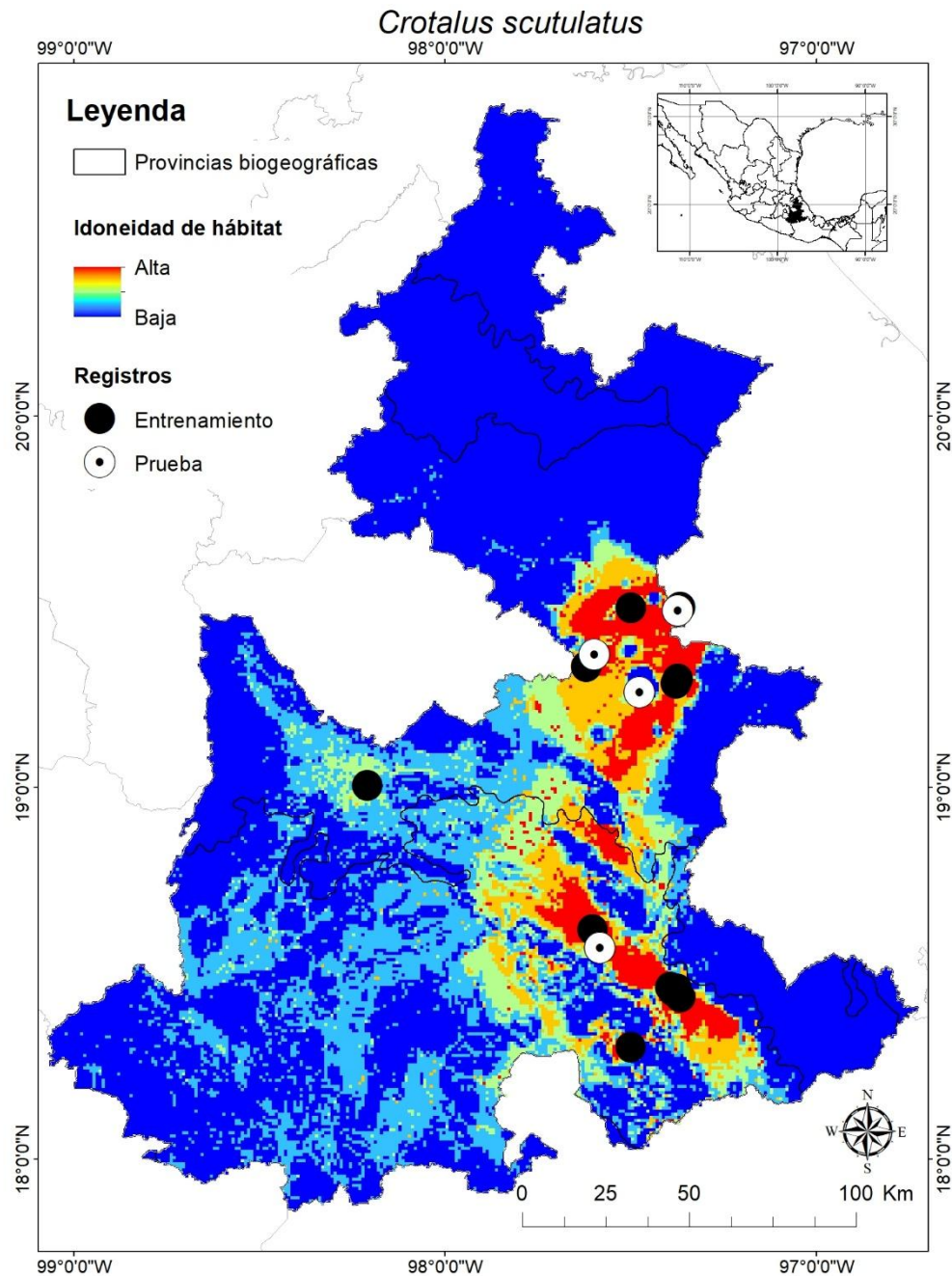


Figura 12. Continuo de la idoneidad del hábitat de acuerdo con el modelo, representado por un gradiente térmico de colores. Se muestran los registros que fueron utilizados para la elaboración del modelo.

Para *C. triseriatus* la idoneidad es alta casi exclusivamente en la Faja Volcánica Transmexicana y en la parte Sur de la Sierra Madre Oriental. En el resto del Estado la idoneidad es baja.

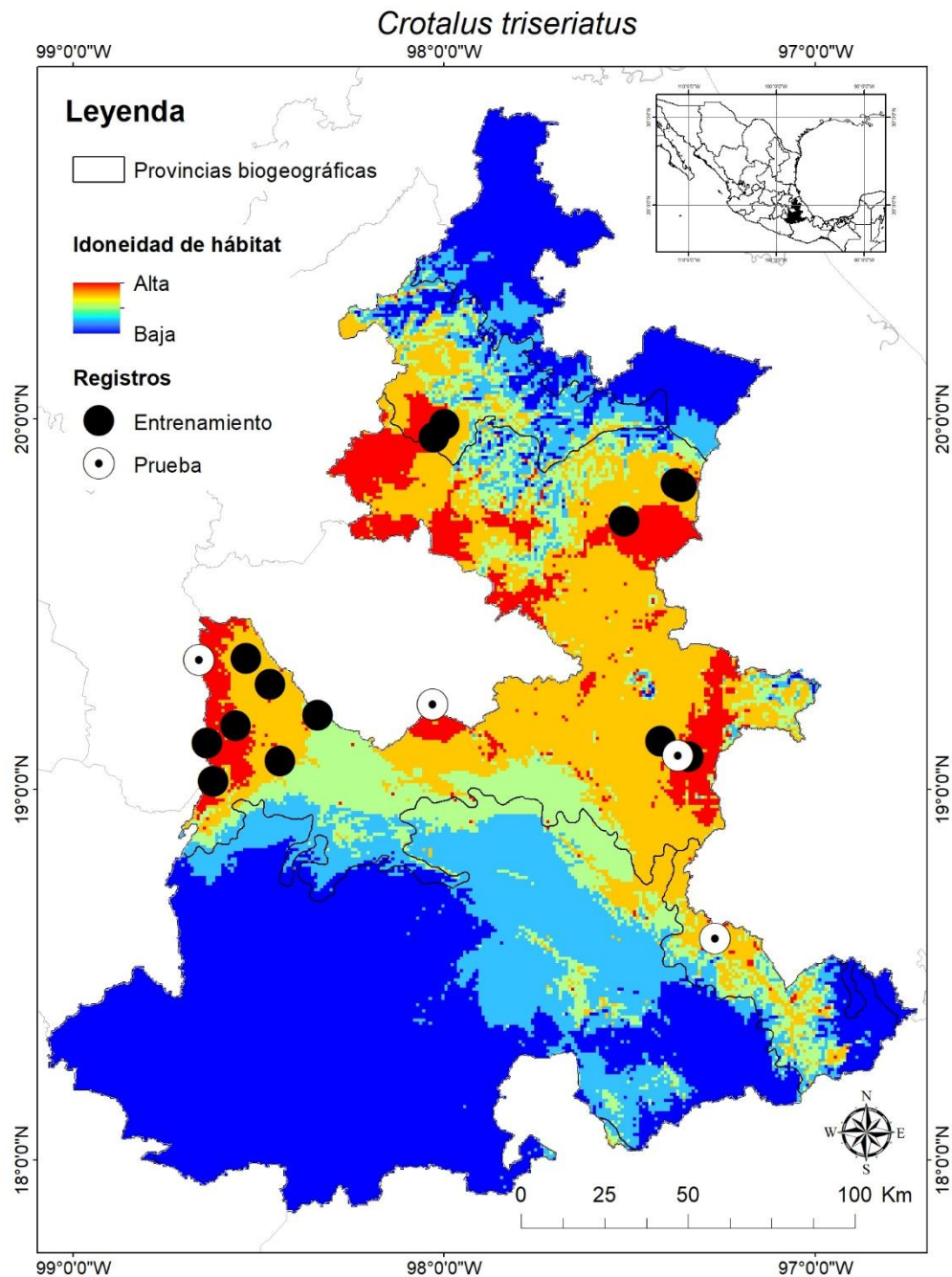


Figura 13. Continuo de la idoneidad del hábitat de acuerdo con el modelo, representado por un gradiente térmico de colores. Se muestran los registros que fueron utilizados para la elaboración del modelo.

Área óptima para la distribución de las especies

Cuando se compara el área de distribución potencial siguiendo el criterio del UVM con las zonas que en realidad presentan las condiciones en las que se ha registrado a las especies, se observa disminución del hábitat disponible cada vez que se consideran las variables más importantes para la distribución según el modelo (Tablas 3 y 4). Para *C. culminatus* la distribución potencial según el UVM corresponde a 8838 km² (Figura 14 A)

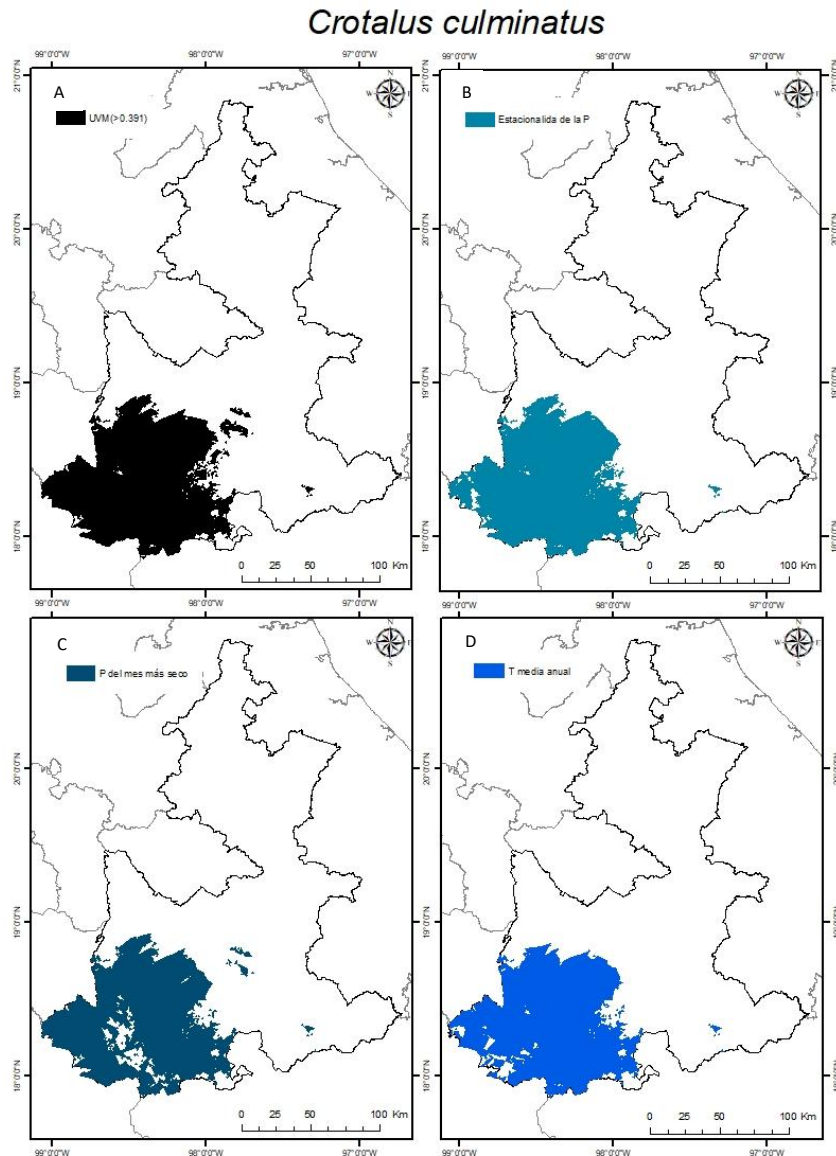


Figura 14. Diferencia en la disponibilidad de hábitat para la especie. A. Distribución potencial según el UVM. B. Zonas con el rango de la estacionalidad de la precipitación en que se ha registrado la especie. C. Zonas que cumplen con el rango de precipitación del mes más seco en el que se ha registrado a la especie. D. Zonas con el rango de temperatura media anual en el que se ha registrado a la especie.

Intersectando las zonas con las condiciones apropiadas para la distribución de *C. culminatus*, es decir, la temporalidad de la precipitación (bioclima 15; Figura 14 B), la precipitación del mes más seco (bioclima 14; Figura 4 C) y la temperatura media anual (bioclima 1; Figura 14 D) donde se ha registrado, se obtuvo el siguiente polígono que corresponde a 7096 km² (Figura 15), interpretado como el área óptima para la distribución de la especie, puesto que en ella se encuentra la combinación de las variables ambientales más importantes para su distribución, creando condiciones similares a aquellas en las que se ha encontrado históricamente. Esta área corresponde a la parte oeste de la Depresión del Balsas, en la Mixteca Poblana.

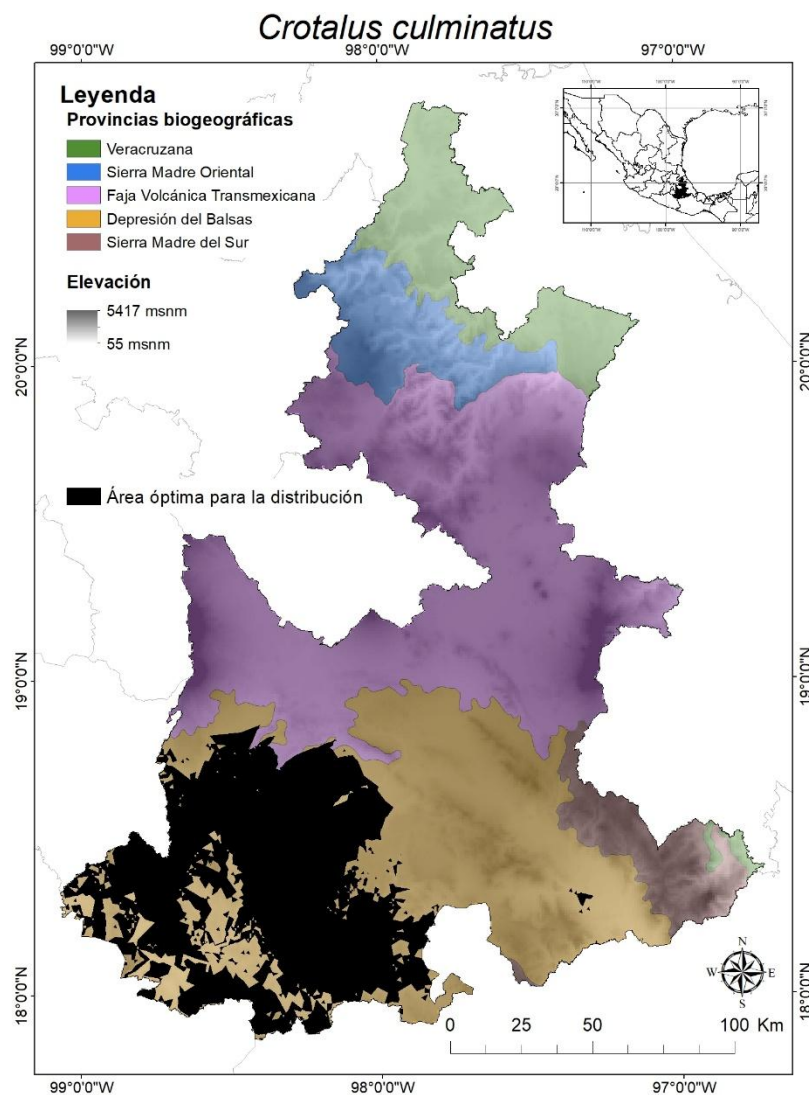


Figura 15. Polígono que representa el área con las condiciones ambientales óptimas para la distribución de *C. culminatus*.

En el caso de *C. intermedius*, la distribución potencial con el criterio de UVM corresponde a 9429 km² (Figura 16 A).

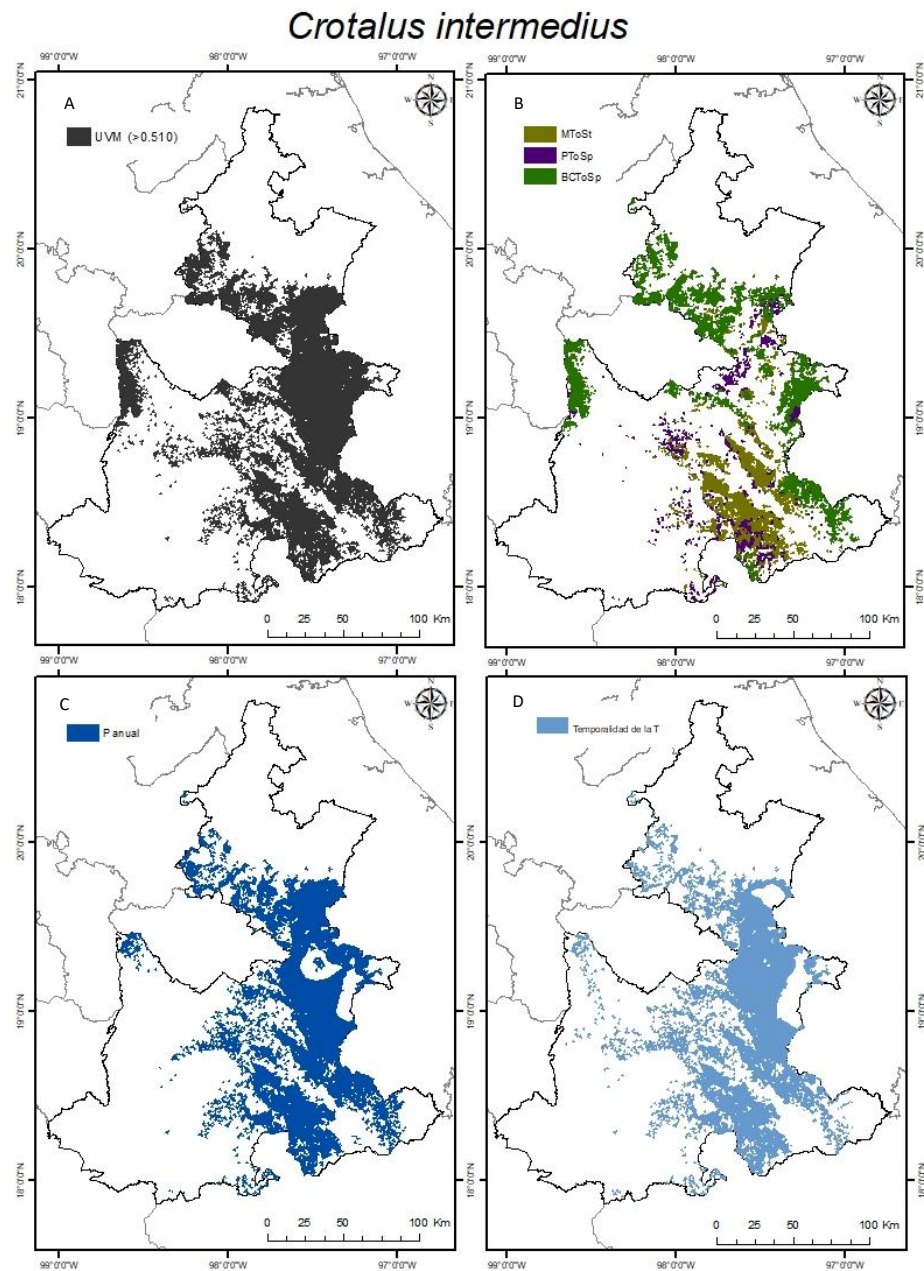


Figura 16. Diferencia en la disponibilidad de hábitat para la especie. A. Distribución potencial según el UVM. B. Zonas con las coberturas de suelo en donde se ha registrado a la especie (MTotSt= matorral tropical o subtropical, PToSp= pastizal templado o subpolar y SCToSp= Bosque de coníferas templado o subpolar). C. Zonas que cumplen con el rango de precipitación anual igual a en el que se ha registrado a la especie. D. Zonas con el rango de temporalidad de la temperatura en el que se ha registrado a la especie.

Al intersectar las zonas que presentan las condiciones adecuadas para la distribución de *C. intermedius*, es decir la cobertura de suelo (Figura 16 B), la precipitación anual (bioclima 1; Figura 16 C) y la temporalidad de la temperatura (bioclima 4; Figura 16 D), se obtiene el siguiente polígono, el cual corresponde a 3182 km² (Figura17). Geográficamente abarca el este de la Depresión del Balsas y de la Faja Volcánica Transmexicana, además de zonas escasas de la Sierra Madre del Sur y de la Sierra Madre Oriental. El área se encuentra notablemente fragmentada e interrumpida en toda su extensión, generando pequeños parches aislados de área con las condiciones óptimas para la distribución.

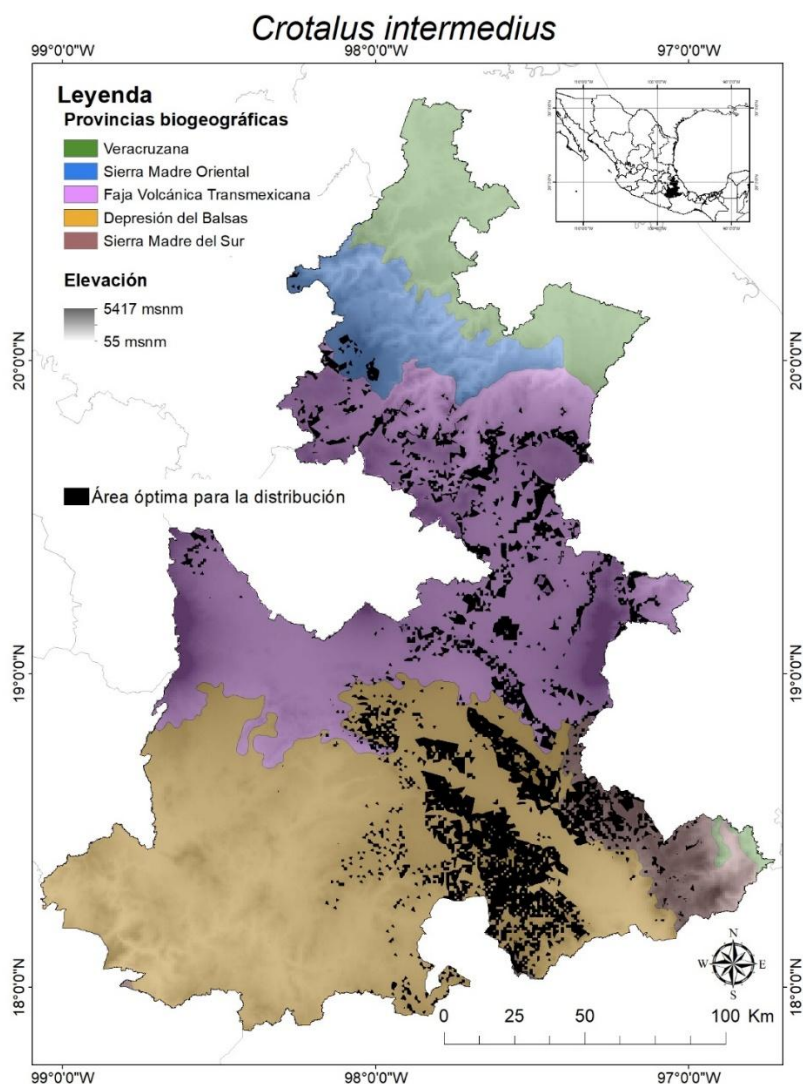


Figura 17. Polígono que representa el área con las condiciones ambientales óptimas para la distribución de *C. intermedius*

Para *C. molossus*, la distribución potencial según el criterio de UVM corresponde a 15152 km² (Figura 18 A).

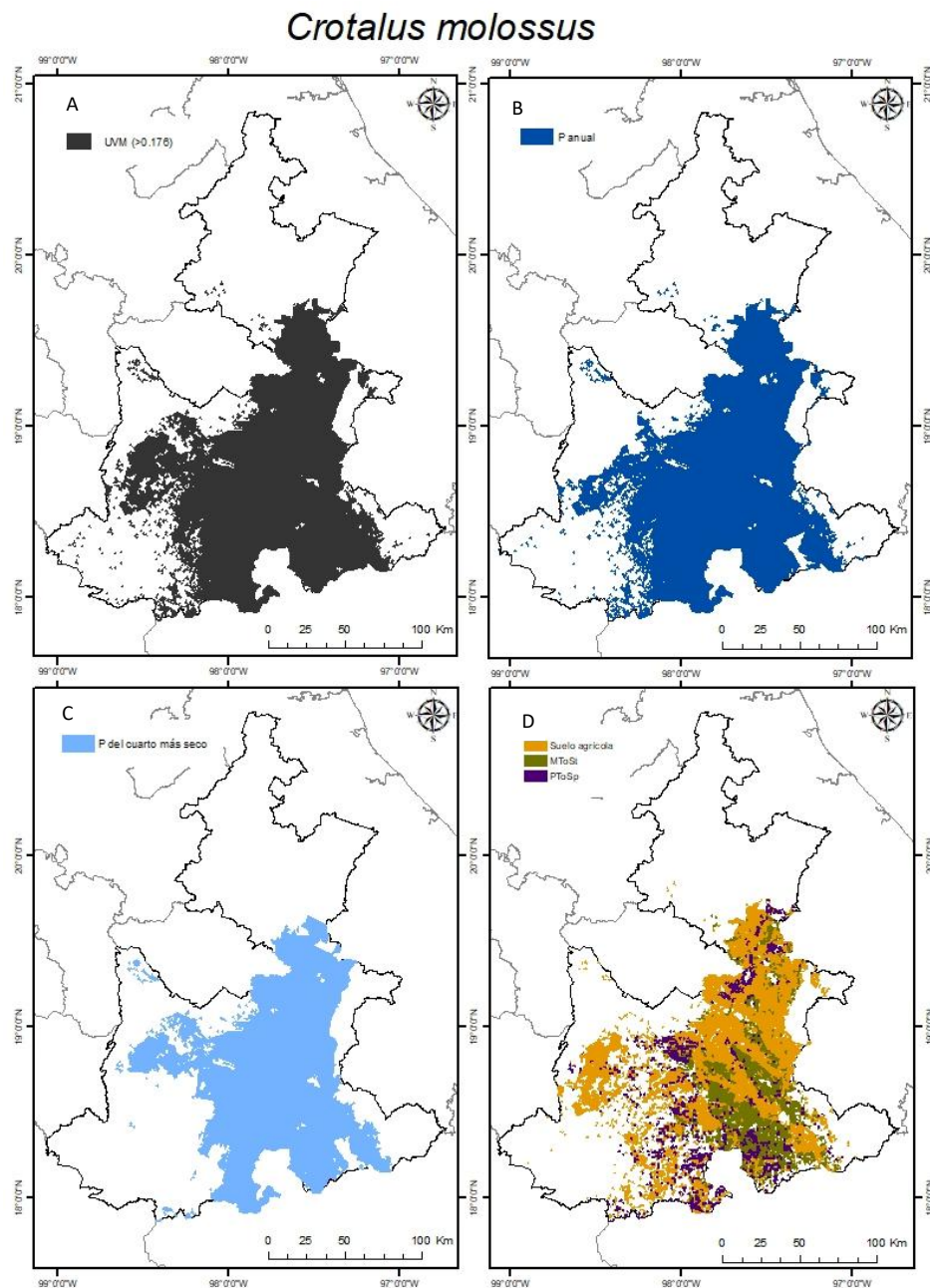


Figura 18. Diferencia en la disponibilidad de hábitat para la especie. A. Distribución potencial según el UVM. B. Zonas que cumplen con el rango de precipitación anual igual a en el que se ha registrado a la especie. C. Zonas con el rango de precipitación del cuarto más seco en el que se ha registrado a la especie. D. Zonas con las coberturas de suelo en donde se ha registrado a la especie (MToSt= matorral tropical o subtropical y PtoSp= pastizal templado o subpolar).

Al intersectar las zonas que presentan las condiciones adecuadas para la distribución de *C. molossus*, es decir la precipitación anual (bioclima 1; Figura 18 B), la precipitación del cuarto más seco (bioclima 17; Figura 18 C) y la cobertura de suelo (Figura 18 D), se obtiene el siguiente polígono, el cual corresponde a 8303 km² (Figura 19). El área óptima para la distribución abarca gran parte del este de la Depresión del Balsas y de la Faja Volcánica Transmexicana, con pocas interrupciones a lo largo de su extensión.

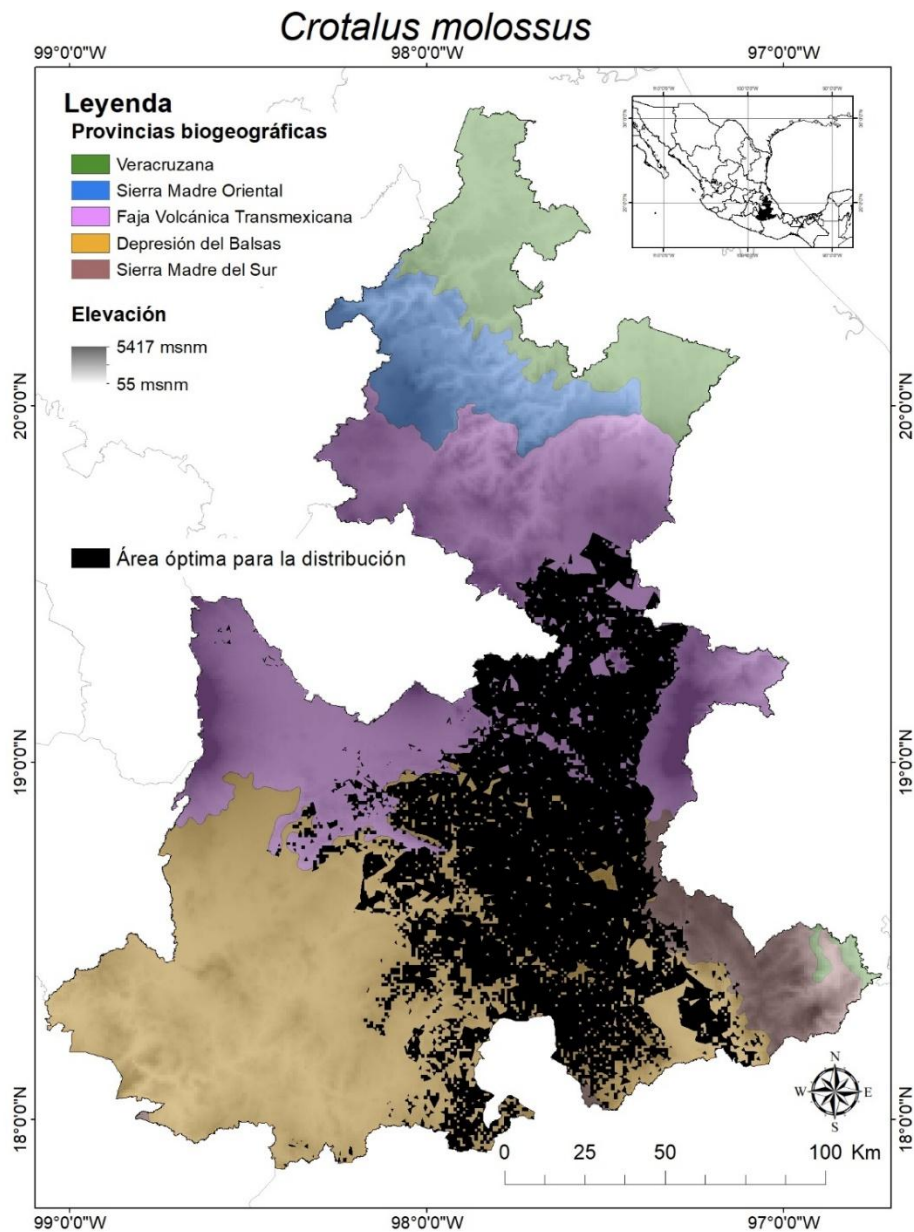


Figura 19. Polígono que representa el área con las condiciones ambientales óptimas para la distribución de *C. molossus*.

La distribución potencial de *C. ravus* según el criterio de UVM es un polígono correspondiente a 21506 km² (Figura 20 A).

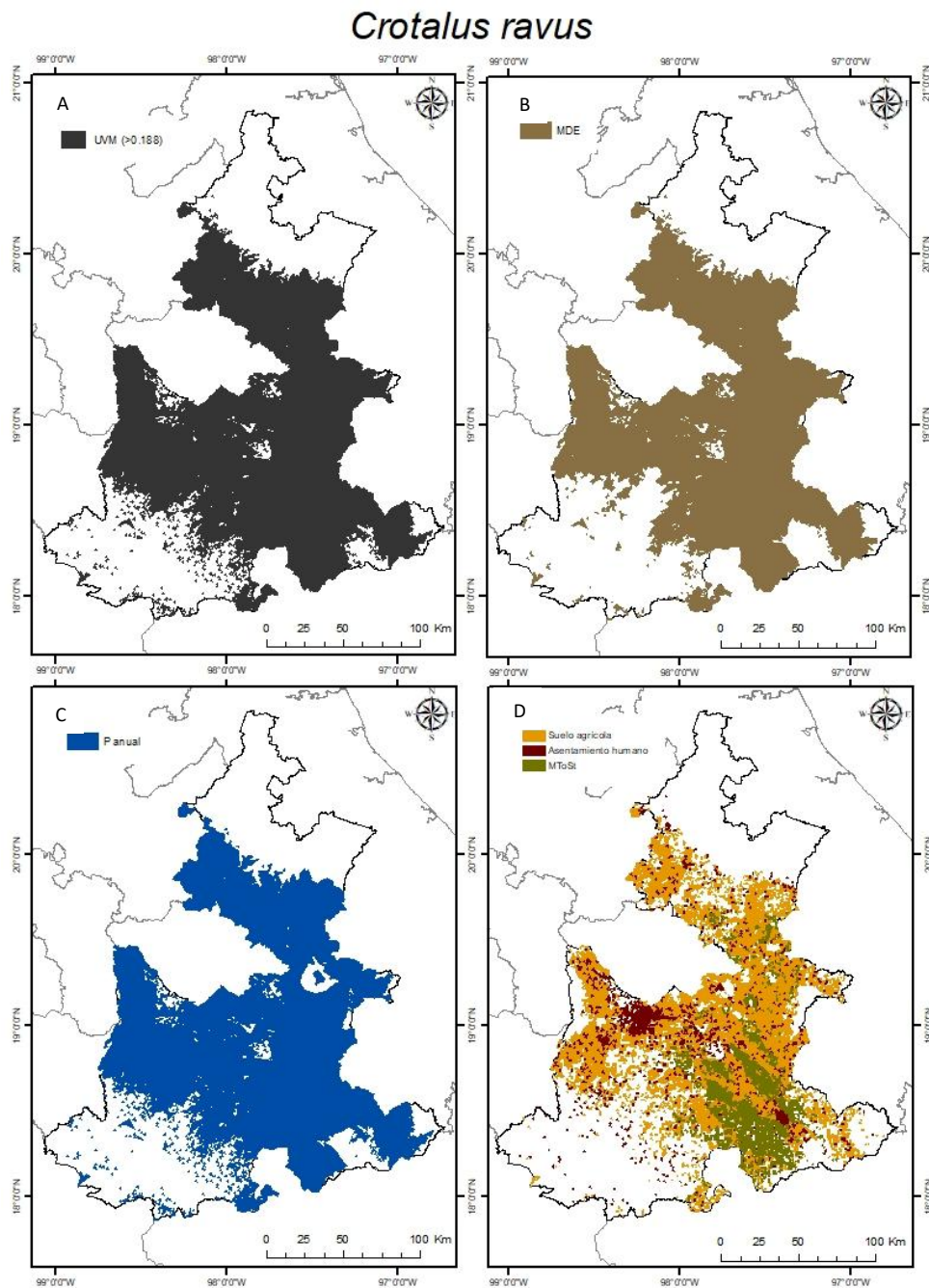


Figura 20. Diferencia en la disponibilidad de hábitat para la especie. A. Distribución potencial según el UVM. B. Zonas con el rango de elevación en donde se ha registrado a la especie. C. Zonas que cumplen con el rango de precipitación anual igual a en el que se ha registrado a la especie. D. Zonas con las coberturas de suelo en donde se ha registrado a la especie (MtoSt= matorral tropical o subtropical).

La intersección de las zonas con las condiciones ambientales adecuadas para *C. ravus*, es decir el MDE (Figura 20 A), la precipitación anual (bioclima 12; Figura 20 C) y la cobertura de suelo (Figura 20 D), genera un polígono correspondiente a 11997 km² (Figura 21). El área óptima para la distribución de esta especie está ubicada en gran parte de la Faja Volcánica Transmexicana, con algunas fragmentaciones. Se extiende hacia el este de la Depresión del Balsas y a algunos parches de la Sierra Madre del Sur.

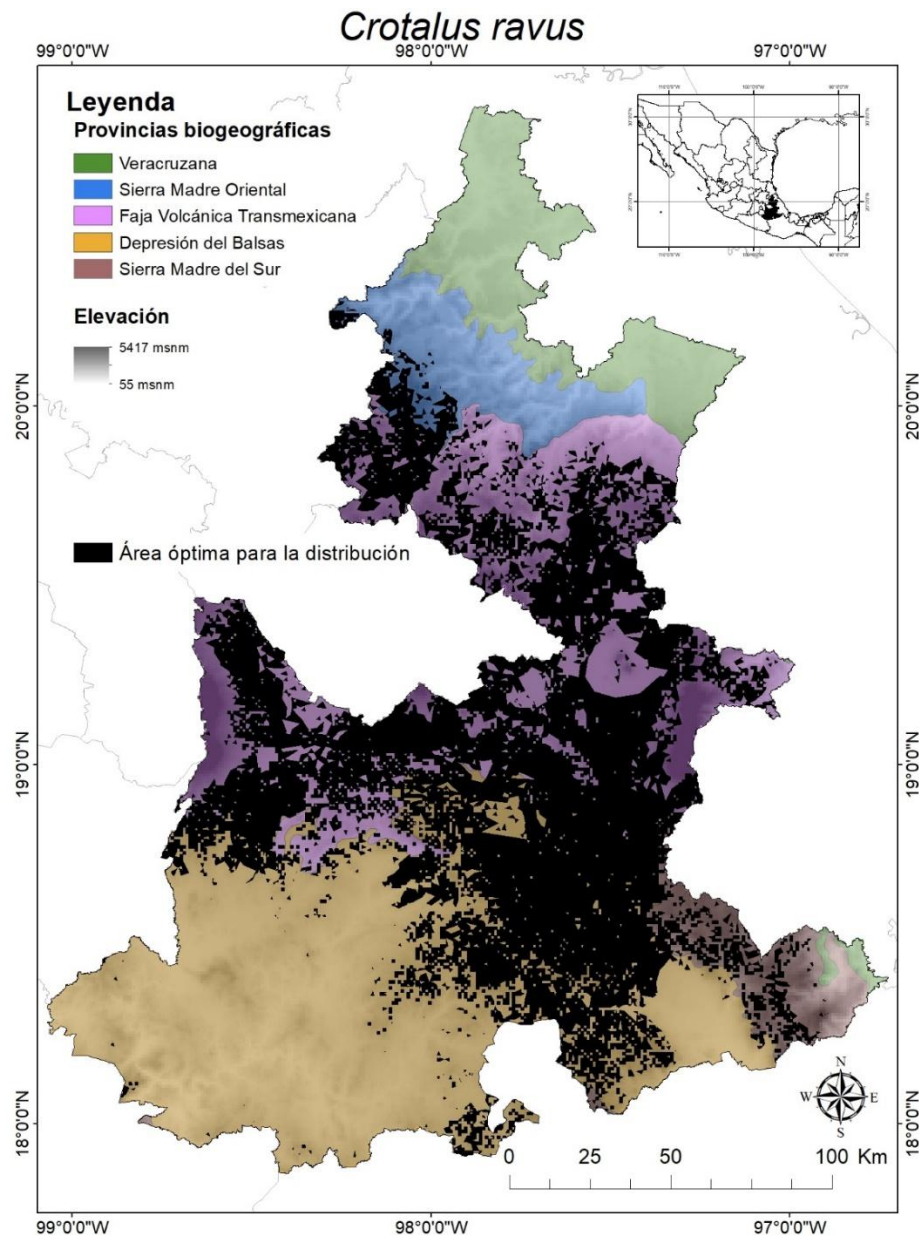


Figura 21. Polígono que representa el área con las condiciones ambientales óptimas para la distribución de *C. ravus*.

En el caso de *C. scutulatus*, la distribución potencial según el criterio de UVM es un polígono de 4516 km². (Figura 22 A)

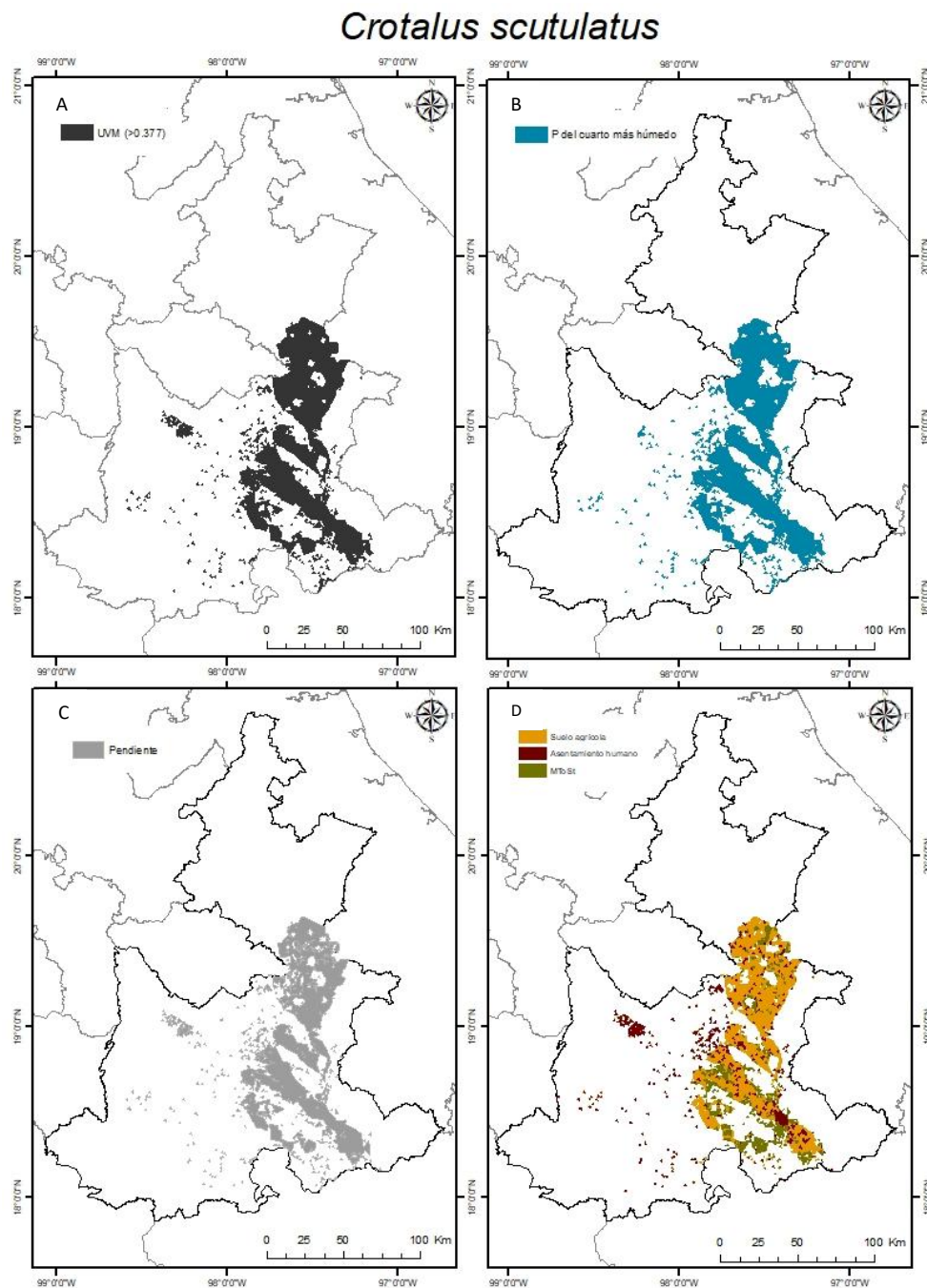


Figura 22. Diferencia en la disponibilidad de hábitat para la especie. A. Distribución potencial según el UVM. B. Zonas con el rango de precipitación del cuarto más húmedo donde se ha registrado la especie. C. Zonas que presentan el rango de pendiente igual a en el que se ha registrado a la especie. D. Zonas con las coberturas de suelo en donde se ha registrado a la especie (MtoSt= matorral tropical o subtropical).

La intersección de las zonas con las condiciones ambientales adecuadas para la distribución de *C. scutulatus*, es decir la precipitación del cuarto más húmedo (bioclima 16; Figura 22 B), la pendiente (Figura 22 C) y la cobertura de suelo (Figura 22 D), combinadas general un polígono correspondiente a 3502 km² (Figura 23), el cual se encuentra ubicado en el este de la Faja Volcánica Transmexicana y de la Depresión del Balsas, con alta fragmentación, generando parches interconectados por pequeños corredores o, en algunos casos, aislados.

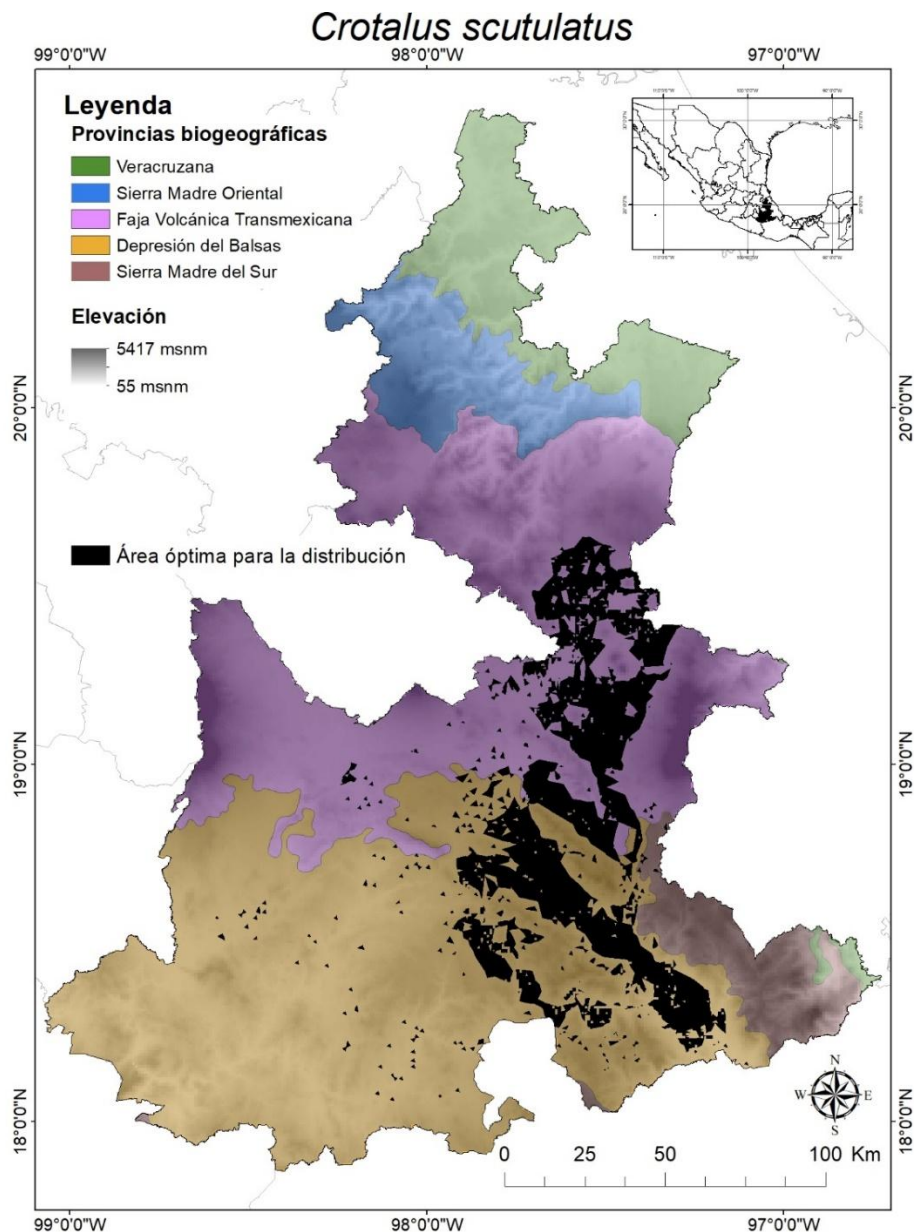


Figura 23. Polígono que representa el área con las condiciones ambientales óptimas para la distribución de *C. scutulatus*.

La distribución potencial de *C. triseriatus* según el criterio de UVM se representa por un polígono que corresponde a 9986 km² (Figura 24 A).

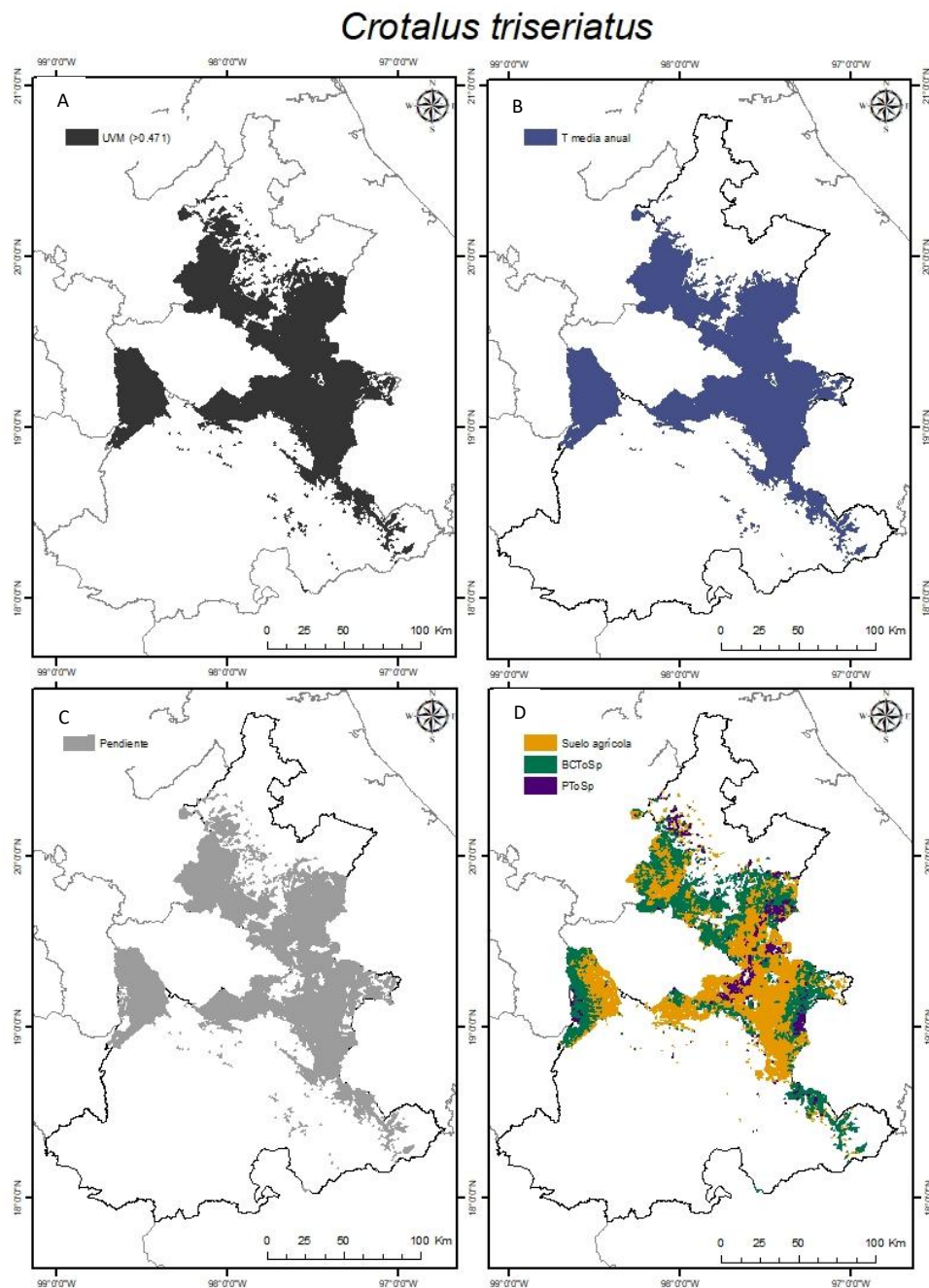


Figura 24. Diferencia en la disponibilidad de hábitat para la especie. A. Distribución potencial según el UVM. B. Zonas con el rango de temperatura media anual donde se ha registrado la especie. C. Zonas que presentan el rango de pendiente igual a en el que se ha registrado a la especie. D. Zonas con las coberturas de suelo en donde se ha registrado a la especie (BCToSp= bosque de coníferas templado o subpolar y PtoSp= pastizal templado o subpolar).

La intersección de las zonas con las condiciones ambientales adecuadas para *C. triseriatus*, es decir la temperatura media anual (bioclima 1; Figura 24 B), la pendiente (Figura 24 C) y la cobertura de suelo (Figura 24 D), produce el siguiente polígono que corresponde a 7686 km² (Figura 25). El área óptima para la distribución de esta especie se encuentra casi exclusivamente en la Faja Volcánica Transmexicana, en extensiones de territorio mayormente continuas, excepto por algunas zonas que la fragmentan. También se extiende ligeramente en la Sierra Madre del Sur y en la Sierra Madre Oriental.

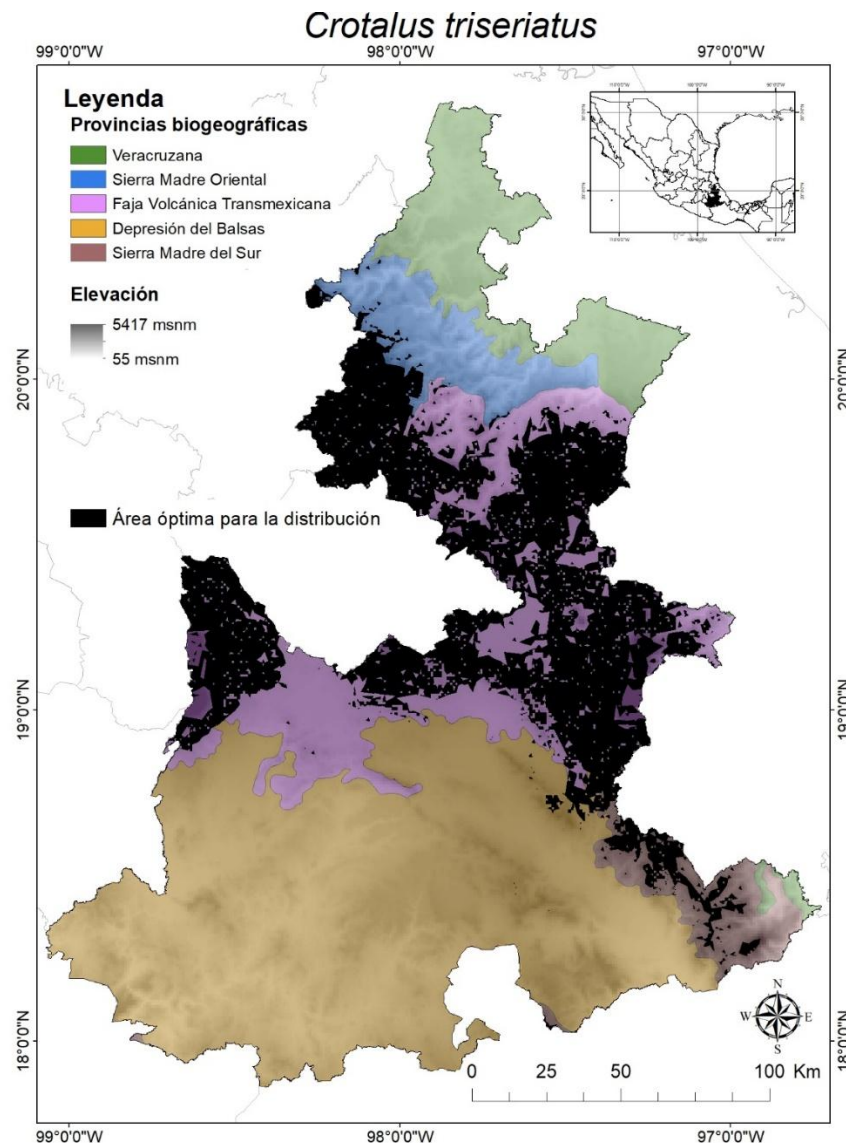


Figura 25. Polígono que representa el área con las condiciones ambientales óptimas para la distribución de *C. triseriatus*.

Áreas prioritarias para la conservación de *Crotalus* en Puebla

No hay zonas en las que se sobrepone la distribución óptima de las seis especies presentes en el Estado (Figura 26), pues el área de distribución óptima de *C. culminatus* y *C. intermedius* presentan características que no concuerdan con el resto de las especies, particularmente la cobertura de suelo en el caso de *C. intermedius* y la humedad y temperatura para *C. culminatus*.

Las extensiones del área óptima para la distribución de *C. molossus*, *C. ravus*, *C. scutulatus* y *C. triseriatus* convergen creando el hotspot en la parte este del Estado en la provincia biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana, en 25 municipios: Acajete, Acatzingo, Aljojuca, Cuyoaco, Chalchicomula de Sesma, Esperanza, General Felipe Ángeles, Guadalupe Victoria, Lafragua, Libres, Mazatepec de Juárez, Cañada Morelos, Ocotepéc, Oriental, Palmar de Bravo, Quecholac, San José Chiapa, San Juan Atenco, San Nicolás Buenos Aires, San Salvador el Seco, Soltepec, Tecamachalco, Tepeyahualco, Tlacotepec de Benito Juárez y Tlachichuca. En esta zona se encuentra el Parque Estatal Lagos de Tepeyahualco y Guadalupe Victoria, presentando principalmente suelo desnudo y matorrales. Las ANP más cercanas a esta zona son La Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, el Cañón de Río Blanco y el Pico de Orizaba, sin embargo, el hotspot no se encuentra dentro de dichas ANP.

La zona en la que se cruzan las extensiones del área óptima para la distribución de *C. molossus*, *C. ravus* y *C. scutulatus* incluye gran parte del este del Estado, principalmente en las zonas agrícolas, en las provincias de la Faja Volcánica y la Depresión del Balsas. Parte de esta área se encuentra dentro de la ANP Tehuacán-Cuicatlán. Las extensiones del área óptima para la distribución de *C. molossus* y *C. ravus* coinciden en las mismas dos provincias y se encuentran en la mayoría de la ANP Tehuacán-Cuicatlán, además de algunos parches en el Humedal de Valsequillo y en la Sierra del Tenzo.

Hay algunas zonas de intersección entre *C. intermedius* y *C. triseriatus* en la Faja Volcánica Transmexicana, pero ninguna dentro de las ANP. Así mismo, se presenta escasa intersección entre *C. culminatus*, *C. molossus* y *C. ravus* en el centro de la Depresión del Balsas, con poca presencia en las periferias de la ANP Sierra del Tenzo, la cual se encuentra en el límite sur de la Faja Volcánica Transmexicana.

Zonas de intersección de *Crotalus*

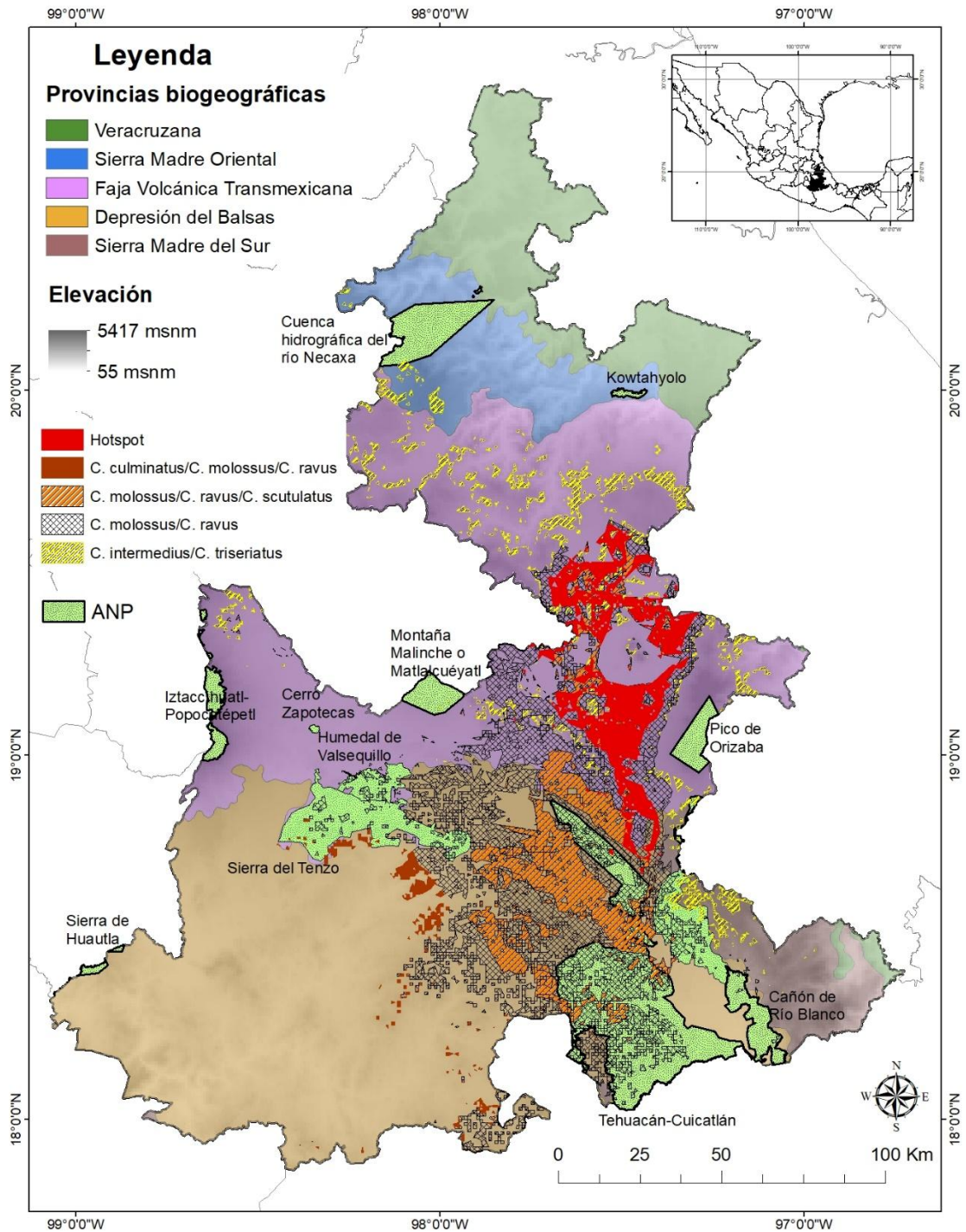


Figura 26. Zonas en donde convergen las especies de *Crotalus* en Puebla. Se presentan también las ANP (CONABIO, 2020; CONANP, 2024).

Discusión

El desempeño del modelo

Los modelos de distribución potencial que se realizaron en el software Maxent requirieron de investigación sobre el desempeño de dicho algoritmo cuando es aplicado en casos de bases de datos pequeñas, puesto que algunas de las especies de *Crotalus* no han sido exhaustivamente estudiadas como otras, lo que genera poca información (pocos registros) en las colecciones científicas y en las bases de datos. Derivado de esta problemática, se seleccionaron ajustes en el modelado que atendieran a la escasez de registros de especies como *C. culminatus*, *C. intermedius* y *C. triseriatus*. Esta situación ya ha sido analizada y expuesta en diversos trabajos en los que se proponen ajustes para minimizar la sobreestimación causada por tener pocos registros de prueba, siendo abordada desde que se propuso utilizar el método de Máxima Entropía para la distribución potencial (Phillips *et al.*, 2004), y siguió siendo un tema de interés en estudios posteriores más enfocados en ejemplificar casos con bases de datos limitadas (Papeş & Gaubert, 2007; Anderson & González, 2011; Elith *et al.*, 2011; Merrow *et al.*, 2013), por lo que se ha llegado a un consenso en cuanto al desempeño satisfactorio del modelado a pesar de no contar con muchos registros.

Otro aspecto de la construcción de los modelos que suele ser debatida es la selección del rango geográfico en el cual se desea estimar la probabilidad de distribución. Originalmente se planteó la recomendación de la inclusión de todo el rango geográfico conocido de la especie de estudio para el desempeño óptimo del modelo (Phillips *et al.*, 2006). En el caso del presente estudio no se incluyó la totalidad del rango geográfico conocido de ninguna de las especies, puesto que en el Estado convergen especies que también se encuentran en gran parte del territorio nacional, pudiéndose encontrar todas en al menos dos regiones biogeográficas. Este fenómeno responde a la alta heterogeneidad fisiográfica y biótica del Estado de Puebla (CONABIO, 2011).

A diferencia de territorios en los que en la misma región biogeográfica o en la misma división política se registra la presencia de una sola especie del género, como *C. tzabcan* en la Península de Yucatán o *C. catalinensis* de la Isla Santa Catalina, en Puebla se han registrado hasta la fecha seis especies. Esto sucede en la Sierra Madre Oriental y en la Faja Volcánica Transmexicana, dos de las regiones con mayor concentración de especies del género (Paredes-García *et al.*, 2011), además de la Reserva de la Biósfera Tehuacán Cuicatlán, región con un alto índice de diversidad de especies.

La decisión de utilizar el Estado de Puebla como zona para el estudio parte de la necesidad de comprender la biodiversidad que se encuentra en sus límites políticos, así como los atributos y necesidades ecológicas de las especies, puesto que las acciones de manejo y de conservación suelen tomarse a escala local y de manera regional.

Los registros de ocurrencia

Los registros de las especies de *Crotalus* distribuidas en el Estado de Puebla que fueron obtenidos de bases de datos de colecciones nacionales e internacionales por medio de GBIF y VertNet, así como las bases de datos del SNIB, han sido previamente reportados en listados herpetofaunísticos realizados para la región.

Comienzan a colocarse en colecciones científicas y reportarse su ocurrencia, siendo el registro más antiguo de *Crotalus* en el Estado uno de *C. ravus* en 1892 en el municipio de Chalchicomula de Sesma (Faja Volcánica Transmexicana) en la colección UNSM.

Diversos trabajos reportan registros e indican la distribución de las especies con respecto a las regiones y provincias del Estado, basándose en registros propios y de colecciones. Por ejemplo, *C. culminatus* ha sido reportada en la Mixteca (Depresión del Balsas) en regiones bajas de hasta 1000 msnm (García-Vázquez *et al.*, 2006). La distribución de los registros se limita a esta región, concordando con la distribución conocida de la especie en el suroeste mexicano, principalmente en los Estados de Michoacán, Guerrero y Oaxaca, Por lo que es conocida como “cascabel del pacífico”, llegando a encontrarse en menor medida en zonas más centrales como Morelos, Estado de México y el sur de Puebla. El registro más antiguo que se encontró de *C. culminatus* es de 1952 en la CNAR, sin embargo, no fue utilizado en los análisis puesto que su localidad no concuerda con sus patrones de distribución, en el municipio de Oriental (FVT). Tampoco se consideraron otros registros de 1981 y 1987, ambos correspondiendo al municipio de Zapotitlán Salinas (DB) de las colecciones MSB y ROM.

Los registros de *C. intermedius* han sido reportados en las mismas regiones que en este trabajo, es decir, en la Faja Volcánica Transmexicana y en la SMS (correspondiente este trabajo a Depresión del Balsas) (García-Vázquez *et al.*, 2009), con una presencia notable en la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán, zona en la cual también se ha considerado su distribución (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). Sin embargo, aquí también se considera un registro en la Sierra Madre Oriental. Esta llamada “cascabel enana” se distribuye en varias zonas del centro del país, en bosques de pino-encino, bosques de niebla y desiertos (Campbell y Lamar, 2004), en las mismas regiones biogeográficas que en Puebla.

C. molossus ha sido ampliamente muestreada a lo largo del Estado, siendo una de las especies con mayor número de registros y patrones de distribución más sustentados. Como se observa en el mapa de distribución, se ha encontrado dispersamente en la Faja Volcánica Transmexicana, y se tienen muchos registros en la Depresión del Balsas, principalmente en la zona de la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán, con una sobrerrepresentación en el municipio de Zapotitlán. Se encontraron algunos registros dispersos también en zonas de la Mixteca. Esta distribución ha sido ya mencionada en trabajos previos (García-Vázquez *et al.*, 2009; Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010).

Los registros de *C. molossus* tienen un rango temporal amplio, el más antiguo siendo en 1928 por la colección SDNHM en el municipio de San Miguel Ixitlán (Sur de la Mixteca, DB). Después en las décadas de 1950-1990 se hacen numerosas colectas en la Depresión del Balsas, principalmente y de forma repetida en Zapotitlán (Reserva Tehuacán-Cuicatlán) y el municipio de Santo Tomás Hueyotlipan (Mixteca), así como en la Sierra Madre del Sur en San Antonio Cañada.

C. ravus se distribuye en varias zonas de la Faja Volcánica Transmexicana, en la Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur, como ha sido reportada previamente (García-Vázquez *et al.*, 2009; Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). Es la especie con el número más alto de registros, que fue colectada ampliamente durante el siglo pasado y se encuentra reportada en la mayoría de las colecciones revisadas. Como *C. molossus*, cuenta con una sobrerrepresentación de registros académicos en Zapotitlán, mientras que en los últimos años ha sido abundantemente registrada en iNaturalista en la periferia del municipio de Puebla y en el municipio de Amozoc, en la ANP Flor del Bosque y en zonas habitacionales aledañas.

Los registros encontrados de *C. scutulatus* indican que la especie se distribuye dispersamente en la Faja Volcánica Transmexicana y en la Depresión del Balsas, en conformidad con trabajos previos (García-Vázquez *et al.*, 2009; Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). En la Faja Volcánica se registró repetidamente en los municipios de Tepeyahualco y Oriental, mientras que en la Depresión del Balsas en Zapotitlán y Tehuacán. El registro más antiguo es de 1939 por la colección FMNH, y se registra a lo largo de las décadas posteriores incluso hasta 2012 en la MVZ.

Similar a los patrones encontrados en la base de datos, *C. triseriatus* ha sido registrada en la región montañosa de los volcanes Popocatepetl-Iztaccíhuatl en altitudes de 2800 a 3500 msnm en el Estado (Vega-López y Álvarez-Solórzano, 1992; García-Vázquez *et al.*, 2009). Esto

concuerta con los hábitos de la especie, que suele ser encontrada en zonas altas boscosas y de temperaturas bajas, razón por la que se le conoce como “cascabel de montaña”.

Se puede notar que todas las especies presentan un patrón de distribución similar en cuanto a las regiones biogeográficas que abarcan y que el género tiene una diversidad mayor en la Faja Volcánica Transmexicana y en la Depresión del Balsas. La Faja Volcánica Transmexicana se identifica como una región importante para la especiación y diversificación debido a los eventos geológicos y fluctuaciones climáticas que ha sufrido históricamente (Cisneros-Bernal *et al.*, 2022), por lo que ha sido un punto de radiación de las especies de *Crotalus* (Blair y Sánchez-Ramírez, 2016), así como de otros grupos de herpetofauna (Bryson, 2011).

Los patrones de distribución de las especies obtenidos en este trabajo concuerdan con las zonas de diversificación propuestas por Blair y Sánchez-Ramírez (2016), análisis en el que se explica la cladogénesis del género de acuerdo con las ecorregiones de Norteamérica.

Algunas especies que tienen como zona de divergencia la FVT no se han alejado de ella, como *C. intermedius*, *C. molossus*, *C. ravus* y *C. triseriatus*, que se distribuyen en las mismas regiones (DP y FVT). *C. culminatus* divergió en la Faja Volcánica Transmexicana, pero actualmente se encuentra en la Depresión del Balsas, presentando preferencia por zonas más bajas y climas más cálidos. *C. scutulatus* divergió en los Desiertos de Norteamérica y actualmente se le encuentra ampliamente distribuida hasta la Faja Volcánica Transmexicana (Blair y Sánchez-Ramírez, 2016), lo que indica eventos de dispersión.

La distribución potencial y la idoneidad de hábitat

En todas las especies los registros coinciden con zonas en donde la idoneidad alta o por lo menos media, lo que es un reflejo del buen desempeño de los modelos de distribución potencial, presentando todos un AUC >0.80.

Dentro de los registros históricos, algunos que datan de antes de la década de 1970 se ubican en zonas que han sufrido cambio de uso de suelo, principalmente expansión urbana, y que actualmente ya no representarían un hábitat idóneo para las especies, como *C. molossus* (año 1959; Figura 10) que se encuentra registrada cerca de la ciudad de Puebla, pero el modelo proyecta idoneidad baja para esta zona.

Las variables bioclimáticas de precipitación contribuyeron fuertemente en el modelado de la distribución de todas las especies, con excepción de *C. triseriatus*, para la que predominó la T media anual. Para las especies que tuvieron la P anual entre las variables más importantes (*C.*

intermedius, *C. molossus* y *C. ravus*), el promedio fue similar y se mantuvo en un rango bajo (477-563 mm) (Tabla 3) con respecto al rango total del Estado de Puebla (351-2754 mm). Al ser *Crotalus* un clado Neártico que se generó en condiciones de poca lluvia, presenta adaptaciones para sobrevivir en ambientes subhúmedos y secos (Place y Abramson, 2004; Yáñez-Arenas *et al.*, 2020), como tasas bajas de pérdida de agua por evaporación (Moen *et al.*, 2005).

De acuerdo con los modelos, para todas las especies, excepto *C. culminatus*, la cobertura de suelo es una variable importante, es decir, se encuentran entre las 3 variables que más contribuyen al modelo. Se ha demostrado que las serpientes eligen sus hábitats basándose en características estructurales como el dosel, la densidad y la cobertura del suelo, características que les proveen opciones de termorregulación (Hoss *et al.*, 2010). En particular, las víboras de cascabel son cazadoras con tipo de forrajeo de emboscada, que usan la quimiorrecepción para localizar sitios de emboscada favorables, en donde esperan periodos prolongados de tiempo para intentar atacar y envenenar a sus presas (Maag *et al.*, 2023), por lo que el tipo de cobertura vegetal o cobertura de suelo puede ser influyente en el éxito en su alimentación.

El suelo agrícola fue para todas las especies una de las principales coberturas de suelo, con excepción de *C. intermedius*. Las serpientes de cascabel son tolerantes e incluso se pueden beneficiar de zonas en donde se realiza agricultura, con parches de cultivos, probablemente debido a la abundancia de presas que radica en ellas (Sunny *et al.*, 2019), por lo que se ha abordado que tomar en cuenta la importancia de los hábitats más perturbados en la alimentación de *Crotalus* puede ser beneficioso para los esfuerzos de conservación (Wittenberg, 2010).

El matorral tropical o subtropical es una de las principales coberturas de suelo en que se encontraron las especies, siendo la primera para *C. intermedius*. El matorral tropical es característica de las tierras bajas de la Depresión del Balsas (Campbell y Flores-Villela, 2008), y se ha designado como uno de los principales tipos de vegetación en los que ancestralmente se desarrolló el género *Crotalus* (Place y Abramson, 2004).

Con excepción de *C. culminatus*, todas las especies se distribuyen histórica y potencialmente en la FVT, mientras que *C. triseriatus* se encuentra prácticamente exclusivamente en ella. La importancia de los bosques de coníferas que caracterizan a esta provincia biogeográfica para la distribución de esta serpiente de cascabel puede deberse a su evolución en conjunto con las coníferas de esta región (*Abies* y *Pinus*) cuando se formó la provincia en el Neógeno (Sunny *et al.*, 2019).

Los asentamientos humanos resultaron ser coberturas de suelo importantes para algunas especies como *C. ravus* y *C. scutulatus*. Esto puede tener dos explicaciones: 1) la expansión de las manchas urbanas hacia ambientes en los que ya se encontraban las especies y 2) que estos registros son principalmente en zonas rurales que se encuentran aledañas a suelo agrícola u otros tipos de vegetación conservada, lo que hasta cierto punto puede ser beneficioso para las serpientes debido a la disponibilidad de presas y refugios temporales. Sin embargo, está ampliamente documentado que el acercamiento con los humanos representa una amenaza para la supervivencia de las especies de serpientes venenosas (Yáñez-Arenas *et al.*, 2015; Rathnaratorn *et al.*, 2024).

El área óptima para la distribución

Se propone en este trabajo el área óptima para la distribución, entendida como el área en donde convergen las variables más contribuyentes para los modelos, considerando que una zona que tenga las 3 condiciones que mejor explican su distribución será una zona donde las poblaciones de esta especie pueden prosperar, ya que la presencia de una única variable favorable (como ocurre con los modelados que se basan en el umbral del valor mínimo) no es indicativo de un lugar óptimo para su supervivencia, que requiere de una combinación de condiciones ambientales, incluyendo coberturas de suelo y factores climáticos (Huey y Kingsolver, 1989; Blouin-Demers y Weatherhead, 2002; Hoss *et al.*, 2010).

Cada especie presenta un área óptima para su distribución en el Estado. *C. culminatus* (Figura 15), tiene como variables más contribuyentes la temporalidad de la precipitación, la precipitación del mes más seco y la temperatura media anual (Tabla 3), lo que indica que la especie prefiere zonas donde la precipitación es baja y la temperatura alta, como ocurre en la Depresión del Balsas (Flores-Tolentino *et al.*, 2023), provincia biogeográfica en la que se ha reportado, además de ser considerada como la distribución correspondiente a la subespecie *C. simus culminatus* antes de ser separada como especie propia (Carbajal-Márquez *et al.*, 2020).

En el caso de *C. intermedius* (Figura 17), la variable más importante es la cobertura de suelo, ocupando principalmente matorral tropical o subtropical, pastizal templado o subpolar y bosque de coníferas templado o subpolar, mostrando tolerancia al habitar zonas tropicales hasta zonas subpolares, con una temporalidad de la temperatura intermedia y precipitación anual moderada (Tabla 3), indicando preferencia por climas templados, evitando las zonas de alta temperatura y poca precipitación como la Mixteca (García-Mendoza *et al.*, 1994) y la zonas de alta temperatura y mucha precipitación como la Provincia Veracruzana (Morrone, 2014). La predilección por la

Faja Volcánica Transmexicana y zonas altas como la Sierra Madre Oriental ha sido previamente reportada (Serna-Lagunes *et al.*, 2020).

C. molossus muestra una preferencia por zonas donde la precipitación es de baja a moderada, que se presentan en el este de la Faja Volcánica Transmexicana y la Depresión del Balsas (Morrone, 2019), principalmente en zonas rurales con suelo agrícola (Tablas 3,4), evitando las zonas urbanas (Figura 19). Convergen en el Estado dos subespecies, *C. molossus nigriscens* en la Faja Volcánica Transmexicana y *C. molossus oaxacus* en la Depresión del Balsas. Aunque se le ha asociado a coberturas de suelo como bosques de pino-encino, pastizales de mezquite, bosques tropicales y desiertos (Anderson y Greenbaum, 2012), los resultados de este estudio que proyectan su área óptima en suelo agrícola podrían indicar cambio de uso de suelo en donde se encuentran establecidas sus poblaciones y una posible adaptación a ambientes modificados.

C. ravus es la especie con la distribución óptima más amplia, abarcando casi la totalidad de la Faja Volcánica Transmexicana y la parte este de la Depresión del Balsas, incluyendo fragmentos de la Sierra Madre Oriental, mostrando tolerancia a las variaciones altitudinales (Tabla 3), que incluyen zonas con precipitación anual moderada a alta, a diferencia de la mayoría de las especies. Así mismo, muestra tolerancia a las coberturas de suelo modificadas por el hombre, que son el suelo agrícola y los asentamientos humanos (Tabla 4). La gran amplitud de su distribución óptima puede ser la razón de que esta especie es la que cuenta con mayor número de registros (Figura 5). La afinidad a la Faja Volcánica Transmexicana caracteriza a esta especie (Campbell y Lamar, 2004).

Para la especie *C. scutulatus*, su distribución óptima se encuentra en zonas de baja precipitación, con pendientes muy poco pronunciadas, en las cuales se encuentran suelos agrícolas, asentamientos humanos y matorral tropical o subtropical (Tabla 3,4), principalmente en el este de la Depresión del Balsas y de la Faja Volcánica Transmexicana, con excepción de la zona montañosa de la parte norte. La subespecie presente en el Estado es *C. scutulatus salvini* (Schield *et al.*, 2018), siendo la Faja Volcánica Transmexicana y la Depresión del Balsas el rango más sureño para la especie (Watson *et al.*, 2019).

Por último, *C. triseriatus* muestra una distribución óptima determinada principalmente por la temperatura media anual, con los valores más bajos de todas las especies del Estado, mostrando tolerancia por climas fríos con pendientes moderadamente pronunciadas, en suelos agrícolas, zonas de bosque de coníferas y pastizales templados o subpolares, como se ha observado en el estudio de la distribución de *C. triseriatus* en otras zonas de la Faja Volcánica Transmexicana

(Sunny *et al.*, 2019). Es la única especie que no se encuentra en la Depresión del Balsas, debido a las temperaturas altas que caracterizan a esa región.

Conservación de *Crotalus* en Puebla con base en el modelado de su distribución

El área óptima para la distribución de las especies de *Crotalus* en el Estado se ve disminuida cuando se compara con el área de distribución potencial de acuerdo con el UVM. *C. culminatus* pierde el 20% del área en que se proyecta que podría encontrarse (Figuras 14A y 5), *C. intermedius* pierde el 66% (Figuras 16A y 17), *C. molossus* el 46% (Figuras 18A y 19), *C. ravus* el 45% (Figuras 20A y 21), *C. scutulatus* el 23% (Figuras 22A y 23) y *C. triseriatus* pierde el 24% (Figuras 24A y 25).

Considerando todos los casos se interpreta que las zonas en las que las especies pueden encontrar la combinación de las variables ambientales más importantes para ellas están en riesgo, y que muchas se ven limitadas por ciertos factores que dificultarían su adaptación a otras zonas, como *C. triseriatus* cuya distribución está casi totalmente restringida a zonas con temperaturas bajas y coberturas de suelo boscosas, *C. culminatus* que se asocia prominentemente con la región oeste de la Depresión del Balsas, o *C. intermedius* a la que se le asocia fuertemente a coberturas de suelo no modificadas, a la que el cambio de uso de suelo podría mermar significativamente.

En el caso de las especies que se encuentran más ampliamente distribuidas en el Estado como *C. molossus*, *C. ravus* y *C. scutulatus*, a lo largo de distintas provincias biogeográficas y muestran cierta tolerancia a las variaciones ambientales y a la actividad humana como la agricultura e incluso ambientes urbanizados, no debe descartarse el riesgo que representa el conflicto humano-serpiente, dejando a las serpientes vulnerables a matanza directa.

Se le tiene que prestar mayor atención a las zonas de intersección de las áreas óptimas para la distribución de las especies, en particular al hotspot que se encuentra en zonas de suelo desnudo, matorrales y agricultura de 25 municipios, de Cuyoaco a Cañada Morelos (norte a sur) en la Faja Volcánica Transmexicana (Figura 26), pues son lugares de interés biológico por la alta diversidad que representan (Mittermeier *et al.*, 2011). En el hotspot se encuentra el Parque Estatal Lagos de Tepeyahualco y Guadalupe Victoria (PELTGV).

Uno de los esquemas nacionales para la conservación de los sitios de importancia biológica son las Áreas Naturales Protegidas, las cuales han sido creadas por una variedad de motivos, entre los que destacan la significancia histórica, el uso recreativo, belleza de paisaje, entre otras

(Peterson *et al.*, 2000), lo que sugiere que la preservación de la biodiversidad no siempre se ve priorizada. Esta carencia se refleja en la conservación de los viperidos (Peterson *et al.*, 2000; Paredes-García *et al.*, 2011; Oliveira-Dalland *et al.*, 2022). Además, pese a la evidencia del impacto de actividades antropogénicas en su supervivencia, se le presta relativamente poca atención a la conservación de estas serpientes en comparación con otros grupos como los mamíferos y las aves (Oliveira-Dalland *et al.*, 2022). La única ANP Nacional en el Estado de Puebla en la que se encuentran áreas óptimas para la distribución de más de una especie de *Crotalus* es la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán (Figura 26), mientras que el hotspot de 4 especies se encuentra en parte en el PELTGV, ANP estatal que, además de matorrales y suelo desnudo, comprende varios municipios y asentamientos humanos, por lo que es importante considerar otros esquemas de conservación.

La evidencia sobre la alta riqueza de especies que albergan los suelos agrícolas es creciente (Perfecto y Vandermeer, 2008). Los agroecosistemas ocupan el 38% de la superficie terrestre (Tamayo *et al.*, 2018) por lo que pueden proporcionar conectividad entre las poblaciones y fungir como zonas de amortiguamiento entre los asentamientos humanos y las coberturas de suelo conservadas. Al mostrarse importante el suelo agrícola para la distribución de la mayoría de las especies de *Crotalus* (Tabla 4), los agroecosistemas deberían ser considerados en los planes de conservación, educación ambiental e investigación.

Conclusiones

El uso del modelado de la distribución, los datos históricos de colecciones científicas, datos de muestreo y los sistemas de información geográfica presentan una oportunidad para conocer la ecología de las serpientes de cascabel y proporcionar información útil para su conservación.

La Faja Volcánica Transmexicana y la Depresión del Balsas son zonas en donde se han encontrado históricamente las especies de *Crotalus*, y que a su vez se predice que tienen un alto potencial para su distribución. Es importante tener en cuenta que en estas dos provincias se encuentran las zonas urbanas más pobladas: Puebla de Zaragoza y su zona conurbada y Tehuacán, respectivamente, lo que afecta directamente las poblaciones de estas serpientes.

Por otro lado, la cobertura del suelo se encuentra dentro de las 3 principales variables de *C. molossus*, *C. ravus* y *C. triseriatus* y el suelo agrícola es una de las coberturas de suelo más importantes en todos los casos, mostrando que las especies del género *Crotalus* (con excepción de *C. culminatus*) se han adaptado a las zonas agrícolas.

La precipitación es un factor determinante para la distribución de todas las especies, por eso en las zonas más lluviosas del Estado, es decir, en la Sierra Madre Oriental, la presencia es rara y se da solo en las zonas más próximas a la Faja Volcánica Transmexicana, mientras que en la Provincia Veracruzana no se distribuye ninguna especie.

Existen zonas donde ocurre la intersección de las condiciones de alta importancia de dos o más especies, incluyendo un Hotspot donde se presentan las condiciones óptimas de 4 de las 6 especies. Por lo tanto, estas zonas, que principalmente comprenden suelo desnudo, matorral y agroecosistemas, deberían ser priorizadas para las acciones de conservación de las especies de *Crotalus*.

Referencias

- Anderson, R. & González, I. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. *Ecological Modeling*, 222 (15), 2796-2811.
- Anderson, C. & Greenbaum, E. (2012). Phylogeography of northern populations of the black-tailed rattlesnake (*Crotalus molossus* Baird and Girard, 1853), with the revalidation of *C. ornatus* Hallowell, 1854. *Herpetological Monographs*, 26:12-57.
- Beaupre, S. J. (1995). Effects of Geographically Variable Thermal Environment on Bioenergetics of Mottled Rock Rattlesnakes. *Ecology*, 76(5), 1655–1665.
- Becerra-López, J., Cruz-Elizalde, R., Ramírez-Bautista, A., Magno-Benítez, I., Ballesteros-Barrera, C., Alvarado-Díaz, J., ... Torres-Delgado, M. (2022). Does size matter? An analysis of the niche width and vulnerability to climate change of fourteen species of the genus *Crotalus* from North America. *PeerJ*, 13154.
- Blair, C. & Sánchez-Ramírez, S. (2016). Diversity-dependent cladogenesis throughout western Mexico: Evolutionary biogeography of rattlesnakes (Viperidae: Crotalinae: *Crotalus* and *Sistrurus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 97, 145–154.
- Blouin-Demers, G. & Weatherhead, P. (2002). An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta*. *Journal of Animal Ecology*, 70(6).
- Bryson, R. "Historical diversification of montane herpetofauna within and between the sierras of Mexico" (2011). UNLV Theses, Dissertations, Professional Papers, and Capstones. 1233.
- Cagle, N. L. (2008). Snake species distributions and temperate grasslands: A case study from the American tallgrass prairie. *Biological Conservation*, 141(3), 744–755.
- Campbell, J. (1978). A new rattlesnake (Reptilia, Serpentes, Viperidae) from Jalisco, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 81, 365-369.
- Campbell, J. & Flores-Villela, O. (2008). A new long-tailed rattlesnake (Viperidae) from Guerrero, Mexico. *Herpetologica*, 64(2): 246-257.
- Campbell, J. & Lamar, W. (2004). *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere*. Ithaca, Comstock Publ. Assoc., Cornell Univ. Press.

Canseco-Márquez, L. & Gutiérrez-Mayén, G. (2010). Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. México, DF: CONABIO.

Carbajal-Márquez, R., Cedeño-Vázquez, J., Martínez-Arce, A., Neri-Castro, E. & Machkour-M'Rabet, S. (2020). Accessing cryptic diversity in Neotropical rattlesnakes (Serpentes: Viperidae: *Crotalus*) with the description of two new species. *Zootaxa*, 4729 (4), 451-481.

Carrasco, A., Koch, C., Grazziotin, F., Venegas, P., Chapparo, J., Scrocchi, G., ... & Mattoni, C. (2023). Total-evidence phylogeny and evolutionary morphology of New World pitvipers (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). *Cladistics*, 0, 1-30.

Cisneros-Bernal, A., Rodríguez-Gómez, F., Flores-Villela, O., Fujita, M., Velasco, J. & Fernández, J. (2022). Phylogeography supports lineage divergence for an endemic rattlesnake (*Crotalus ravus*) of the Neotropical montane forest in the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Biological Journal of the Linnean Society*, 137: 496-512.

CONABIO (2011). La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado. México. Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Puebla Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

CONABIO (2020). Áreas Naturales Protegidas Estatales, Municipales, Ejidales, Comunitarias y Privadas de México 2020, edición: 1. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.

CONABIO (2020). 'Cobertura del suelo de México a 30 metros, 2020', escala: 1:100000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México.

CONAGUA (2023) Resúmenes mensuales de temperatura y lluvia. Comisión Nacional del Agua.

Costa, G. C., Wolfe, C., Shepard, D. B., Caldwell, J. P., & Vitt, L. J. (2008). Detecting the influence of climatic variables on species distributions: a test using GIS niche-based models along a steep longitudinal environmental gradient. *Journal of Biogeography*, 35(4), 637–646.

Cuervo-Robayo, A., Ureta, C., Gómez-Albores, M., Meneses-Mosquera, A., Téllez-Valdés, O. & Martínez-Meyer, E. (2020). One hundred years of climate change in Mexico. *PLOS ONE*, 15(7).

Di Cola, V. & Chiaraviglio, M. (2010). Establishing species' environmental requirements to understand how the southernmost species of South American pitvipers (Bothrops, Viperidae) are distributed: A niche-based modelling approach. *Austral Ecology*, 36: 90-98.

Dodd, K. & Seigel, R. (1991). Relocation, repatriation, and translocation of amphibians and reptiles: are they conservation strategies that work? *Herpetologica*, 47 (3), 336-350.

Elith, J., Phillips, S., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*, 17(1), 43-57.

Endler, J. (1982). Problems in Distinguishing Historical from Ecological Factors in Biogeography. *American Zoologist*, 22(2), 441–452.

Fielding, A. & Bell, J. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental conservation*, 24(1), 38-49.

Flores-Tolentino, M., Ramírez-Rodríguez, R., Morales-Linares, J., Ibarra-Manríquez, G., Dorado, O. & Villaseñor, L. (2023). Delimitación geográfica y florística de la provincia biogeográfica de la Depresión del Balsas, México, con énfasis en el bosque tropical estacionalmente seco. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 94.

García-Mendoza, A., Tenorio-Lezama, P. & Reyes-Santiago, J. (1994). El endemismo en la flora fanerogámica de la Mixteca alta, Oaxaca-Puebla, México. *Acta Botánica Mexicana*, 27:53-73.

García-Vázquez, U., Canseco-Márquez, L., López, J., Hernández-Jiménez, C., & Maceda-Cruz, J., Gutiérrez-Mayén, M. & Melgarejo-Velez, E. (2006). Análisis De La Distribución De La Herpetofauna En La Región Mixteca De Puebla, México. Inventarios Herpetofaunísticos de México: Avances en El Conocimiento de Su Biodiversidad. Publicaciones de la Sociedad Herpetológica Mexicana, 3.

García-Vázquez- U., Canseco-Márquez, L., Gutiérrez-Mayén, G. & Trujano-Ortega, N. (2009). Actualización del conocimiento de la fauna herpetológica en el estado de Puebla, México. Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana 17: 12–36.

GBIF.org (15 August 2023) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.hhpm5w>

Grant, B. W., & Dunham, A. E. (1990). Elevational Covariation in Environmental Constraints and Life Histories of the Desert Lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology*, 71(5), 1765–1776.

Guisan, A. & Zimmermann, N. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling*, 135,147-186.

- Hernández-Salinas U., Ramírez-Bautista, A., Montiel-Canales, G. & Cruz-Elizalde, R. (2017). Historical and ecological biogeography of the genus *Crotalus* in Mexico. *Herpetological Journal*, 26, 99-108.
- Hidalgo-García, L., Fernández-Badillo, L., Del Campo-Hernández, D., Ocaña-Falcón, J., Hernández-Medina, M., Jiménez-Ortiz, I., ... & Morales-Capellán, N. (2022). Nota de distribución: *Crotalus intermedius* (Viperidae). *Revista Latinoamericana de Herpetología*, 5 (1), 133-135.
- Hoss, S., Guyer, C., Smith, L. & Schuett, G. (2010). Multiscale influence of landscape composition and configuration on the spatial ecology of eastern diamond-backed rattlesnake (*Crotalus adamanteus*). *Journal of Herpetology*, 44(1): 110-123.
- Huey, R. & Berrigan, D. (2001). Temperature, Demography, and Ectotherm Fitness. *The American Naturalist*, 158(2), 204–210.
- Huey, R & Kingsolver, J. (1989). *Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. Trends in Ecology and Evolution*, 4(5).
- Huntley, B., Berry, P. M., Cramer, W., & McDonald, A. P. (1995). Special Paper: Modelling Present and Potential Future Ranges of Some European Higher Plants Using Climate Response Surfaces. *Journal of Biogeography*, 22(6), 967.
- Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* 22:415-427.
- INEGI (1983). Conjunto de datos vectoriales Geológicos serie I. Ciudad de México.
- INEGI (2000) Síntesis Geográfica del Estado de Puebla.
- INEGI (2006). Carta Hidrológica de Aguas Superficiales Escala 1:250 000, serie I. Ciudad de México.
- INEGI (2008). Conjunto de datos vectoriales escala 1:1 000 000. Unidades climáticas.
- INEGI (2013) Conjunto de datos vectorial edafológico. Escala 1:250 000 Serie II Continuo nacional.
- INEGI (2016). Conociendo Puebla. Sexta Edición.
- INEGI (2020). Marco Geoestadístico. Censo de Población y Vivienda 2020.
- INEGI (2023) Modelo Digital de Elevaciones del Terreno de México.

- Jenkins, C., Peterson, C. & Kingsbury, C. (2009). Modeling Snake Distribution and Habitat. En Mullin, S. & Seigel, R. (Eds). *Snakes Ecology and Conservation*. (pp. 123-148). Cornell University.
- Kirk, D., Karimi, S., Maida, J., Harvey, J., Larsen, K. & Bishop C. (2021). Using ecological niche models for population and range estimates of a threatened snake species (*Crotalus oreganus*) in Canada. *Diversiti*, 13, 467.
- Lannuzel, G., Balmont, J., Dubos, N., Thibault, M. & Fogliani, B. (2021). High-resolution topographic variables accurately predict the distribution of rare plant species for conservation area selection in a narrow-endemism hotspot in New Caledonia. *Biodiversity and Conservation*, 30:963–990.
- Leach, K., Montgomery, W. I., & Reid, N. (2016). Modelling the influence of biotic factors on species distribution patterns. *Ecological Modelling*, 337, 96–106.
- Maag, D., Francioli, Y., Shaw, N., Soni, A., Castoe, T., Schuett, G & Clark, R. (2023). Hunting behavior and feeding ecology of Mojave rattlesnakes (*Crotalus scutulatus*), prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*), and their hybrids in southwestern New Mexico. *Ecology and Evolution*, 13(11).
- MacArthur, R. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*. 39 (4). 599-619.
- McCranie, J. (1991). *Crotalus intermedius*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles.
- McCranie, J. (1993). *Crotalus culminatus*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles.
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander J. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069.
- Miller, J. (2010). Species Distribution Modeling. *Geography Compass*, 4(6), 490–509.
- Mittermeier, R., Turner, W., Larsen, F., Brooks, T. & Gascon, C. (2011). Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. *Biodiversity Hotspots*, 3–22.
- Moen, D., Winne, C. & Reed, R. (2005). Habitat-mediated shifts and plasticity in the evaporative water loss in two congeneric pit vipers (Squamata, Viperidae, *Agkistrodon*). *Evolutionary Ecology Research*, 7:759-766.
- Morrone, J. (2014). Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1).

- Morrone, J. (2019). Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del nuevo mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90.
- Morrone, J., Escalante, T. & Rodríguez-Tapia, G. (2017). Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa*, 4277(2), 277.
- Oliveira-Dalland, L., Alencar, L., Tambosi, L., Carrasco, P., Rautsaw, R., Sigala-Rodríguez, J, Scrocchi, G. & Martins, M. (2022). Conservation gaps for Neotropical vipers: Mismatches between protected areas, species richness and evolutionary distinctiveness. *Biological Conservation*, 275.
- Papeş & Gaubert (2007). Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia, Carnivora) across two continents. *Diversity and Distributions*, 13. 890-902.
- Paredes-García, D., Ramírez-Bautista, A. & Martínez-Morales, M. (2011). Distribución y representatividad de las especies del género *Crotalus* en las áreas naturales protegidas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82 (2).
- Pearson, R., Raxworthy, C., Nakamura, M. & Peterson, T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of biogeography*, 34(1), 102-117.
- Peterson, T. (2003). Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4), 419–433.
- Peterson, T., Egbert, S., Sánchez-Cordero, V. & Price, K. (2000). Geographic analysis of conservation priority: endemic birds and mammals in Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 93.
- Perfecto, I. & Vandermeer, J. (2008). Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Annals of the New York Academy of Science*, 1134(1).
- Phillips, S., Dudík, M. & Schapire, R. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modelling. Proceedings, Twenty-First International Conference on Machine Learning, ICML 2004: 655–662.
- Phillips, S., Anderson R & Schapire, R. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231-259.

Phillips, J. & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31:161-175.

Place, A. & Abramson, C. (2004). A quantitative analysis of the ancestral area of rattlesnakes. *Journal of Herpetology*. 38(1): 152-156.

Price, A. (1980). *Crotalus molossus*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles.

Ratnarathorn, N., Sanunsilp, N., Laoungbua, P., Tanapong, T., Sumontha, M., Kongrit, C. & Thaweeproradej, P. (2024). Species richness, seasonality and mortality of snakes in human-snake conflicts in Thailand: Insights from citizen science data. *Biological Conservation*, 294.

Rzedowsky, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 1era edición.

Sánchez, M., Solano, G., Vargas, M., Reta-Mares, F., Neri-Castro, É., Alagón, A., ... Segura, Á. (2020). Toxicological profile of medically relevant *Crotalus* species from Mexico and their neutralization by a *Crotalus basiliscus* / *Bothrops asper* antivenom. *Toxicon*.

Schild, D., Adams, R., Card, D., Corbin, A., Jezkova, T., Hales, N., Meik, J., Perry, B., Spencer, C., Smith, L., García, G., Bouzid, N., Strickland, J., Parkinson, C., Borja, M., Castañeda-Gaytán, G., Bryson, R., Flores-Villela, O., Mackessy, S. & Castoe, T. (2018) Cryptic genetic diversity, population structure, and gene flow in the Mojave rattlesnake (*Crotalus scutulatus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127: 669–681.

SEMARNAT (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental, especies nativas de flora y fauna silvestres de México, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio, y lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010.

SEMARNAT (2018). Programa de acción para la conservación de las especies: serpientes de cascabel (*Crotalus spp.*). SEMARNAT/CONAMP. México.

Serna-Lagunes R., Torres-Cantú, G., Andrés-Meza, P., Mora-Collado, N., Llarena-Hernández, R. & Leyva-Ovalle, O. (2020). Altitudinal adaptation of *Crotalus intermedius* Troschel, 1865 in a natural protected area from Mexico (Squamata, Viperidae). *Herpetology Notes*, 13:883-889.

Soberón, J., Osorio-Olvera, L. & Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 437-441.

- Sunny, A., Gandarilla-Aizpuro, F., Monroy-Vilchis, O. & Zarco-González, M. (2019). Potential distribution and habitat connectivity of *Crotalus triseriatus* in Central Mexico. *Herpetozoa*, 32, 139-148.
- Tamayo, R., Caso A., Arredondo, J., Cuevas G., Ampudia R. & Robelo E. (2018). Estrategias y Políticas para Enfrentar el Cambio Climático y Proteger la Biodiversidad. SEMARNAT, México.
- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R., Reyes, F. & Hošek, J. (eds.) (2022) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed [22 de marzo].
- Vitt, L. & Caldwell, J. (2014). Herpetology, an introductory biology of amphibians and reptiles. Academic Press, Elsevier. 4th Edition.
- Watson, J., Spencer, C., Schield, D., Butler, B., Smith, L., Flores-Villela, O., Campbell, J., Mackessy, S., Castoe, T. & Meik, J. (2019). Geographic variation in morphology in the Mojave rattlesnake (*Crotalus scutulatus* Kennicott 1861) (Serpentes: Viperidae): implications for species boundaries. *Zootaxa*, 4683(1): 129-143.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., ... Svenning, J.-C. (2012). The role of biotic interactions in shaping distributions and realized assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88(1), 15–30.
- Wittenberg, R. (2010). Foraging ecology of the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in a fragmented agricultural landscape. *Herpetological Conservation and Biology*, 7(3): 449-461.
- Wüster, W., Ferguson, J., Quijada-Mascareñas, A., Pook, C., Da Graça, M., Thorpe, R. (2005). Tracing an invasion: landbriges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular ecology*, 14(4), 1095-1108.
- Yáñez, G., López, C., Hernández, C., Andrés, A. y Ochoa., L. (2011). Escenario de Biodiversidad. En: Secretaría de Sustentabilidad Ambiental y Ordenamiento Territorial, Síntesis de la Estrategia de Mitigación y Adaptación del Estado de Puebla ante el Cambio Climático. Gobierno del Estado de Puebla.so
- Yañez-Arenas, C., Castaño-Quintero, S., Rioja-Nieto, R., Rodríguez-Medina, K., Chiappa-Carrara, X. (2020). Assessing the Relative Role of Environmental Factors That Limit the Distribution of the Yucatan Rattlesnake (*Crotalus tzabcan*), *Journal of Herpetology*, 54 (2), 216, 224.

Yañez-Arenas, C., Peterson, P., Rodríguez-Medina, K. & Barve, N. (2016). Mapping current and future potential snakebite risk in the new world. *Climatic Change*, 134, 697-711.

Zellweger, F., Braunisch, V., Baltensweiler, A., & Bollmann, K. (2013). Remotely sensed forest structural complexity predicts multi species occurrence at the landscape scale. *Forest Ecology and Management*, 307, 303–312.

Anexos

Anexo 1. Colecciones y sus acrónimos de donde se obtuvieron registros de las especies de *Crotalus*.

Acrónimo		Colección	
		Instituto	Nombre
Nacionales	CARIE	INECOL	Colección de Referencia de Anfibios y Reptiles
	CNAR	UNAM	Colección Nacional de Anfibios y Reptiles
	EBUAP	BUAP	Colección Herpetológica de la Facultad de Biología
	ENCB	IPN	Laboratorio de Cordados Terrestres. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas
	MZFC-HE	UNAM	Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias
Internacionales	AMNH	AMNH	American Museum of Natural History
	BYU	BYU	Bean Life Science Museum
	CAS	CAS	California Academy of Science
	CUMV	CU	Cornell University Museum of Vertebrates
	FMNH	FM	Field Museum of Natural History
	KUBI	KU	Biodiversity Institute and Natural History Museum
	LMNH	LSU	Luisiana State University Museum of Natural Science
	MSB	UNM	Museum of Southwestern Biology
	MVZ	UCB	Museum of Vertebrate Zoology
	NHLAC	LACM	Natural History Museum of Los Angeles County
	ROM	ROM	Royal Ontario Museum
	SDNHM	SDSNH	San Diego Natural History Museum
	SMNK	SMNK	Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe
	TCWC	TAMU	Texas Cooperative Wildlife Collections
	UF-FLMNH	UF	Florida Museum of Natural History
	UIMNH	UIUC	Museum of Natural History Amphibian and Reptile Collection
	UMMZ	U-M	University of Michigan Museum of Zoology
	UNSM	UNL	University of Nebraska State Museum
	USNM	SI	National Museum of Natural History
	ARDRC	UTA	University of Texas Arlington Amphibians and Reptiles
	YPM	Yale	Peabody Museum of Natural History

Anexo 2. Bases de datos del SNIB de donde se obtuvieron registros de las especies de *Crotalus*.

Base de datos	Cita
Algunas especies de anfibios y reptiles contenidas en el proyecto de la Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000.	Aguilar-Miguel, X. y Casas-Andreu, G. (2002)
Formación de una base de datos y elaboración de un atlas de la herpetofauna de México.	Flores-Villela, O. (1998)
Apoyo a las colecciones biológicas de la Facultad de Ciencias de la UNAM.	Flores-Villela, O. y Nieto-Montes de Oca, A. (2020)
Inventario herpetofaunístico del valle semiárido de Tehuacán-Cuicatlán.	Gutiérrez-Mayén, M.G. (2001)
Herpetofauna de la reserva de la biósfera Valle de Tehuacán-Cuicatlán (etapa final).	Gutiérrez-Mayén, M.G. (2007)
Anfibios y reptiles de las regiones Chimapalas (7) y bosque de coníferas y BMM de Veracruz.	Pineda-Arredondo, E. (2015)
Sistemática natural de algunos anfibios y reptiles de México.	Ramírez-Bautista, A. y Arizmendi-Arriaga, M del C. (2002)

Anexo 3. Clasificación de los registros de *Crotalus*.

Especie	Fuente de los registros				
	Académicas				iNaturalista
	Clasificación	Total	Georreferenciados	Adelgazados 1 km (thinned)	
<i>C. culminatus</i>	Colecciones científicas: 1	15	1 (+11 por estimación)	12	4
	Tesis: 9				
	Artículos: 5				
<i>C. intermedius</i>	Colecciones científicas: 15	23	23	8	6
	Tesis: 1				
	Artículos: 6				
	Bases de datos: 1				
<i>C. molossus</i>	Colecciones científicas: 39	59	48	24	26
	Tesis: 3				
	Artículos: 14				
	Bases de datos: 3				
<i>C. ravus</i>	Colecciones científicas: 81	100	82	53	102
	Tesis: 10				
	Artículos: 9				
	Propio: 1				
<i>C. scutulatus</i>	Colecciones científicas: 23	31	29	16	4
	Artículos: 8				
<i>C. triseriatus</i>	Colecciones científicas: 34	41	23	18	41
	Tesis: 3				
	Bases de datos: 4				

Anexo 4. Registros con georreferencia y localidades únicas.

Especie	Número de registros		Localidades únicas (coordenadas)
	Total	Georreferenciados	
<i>C. culminatus</i>	19	1(+11 por estimación)	12
<i>C. intermedius</i>	29	29	19
<i>C. molossus</i>	85	74	56
<i>C. ravus</i>	202	188	159
<i>C. scutulatus</i>	35	33	28
<i>C. triseriatus</i>	82	64	54

Anexo 5. Todas las variables utilizadas en la construcción de los modelos con su porcentaje de contribución y los estadísticos descriptivos.

<i>Crotalus culminatus</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
Estacionalidad de la P	52.3	95.017502	111.178001	105.466318	4.72516598	16.160499
P del mes más seco	21.2	1.20387	3.73585	1.993231	0.67926209	2.53198
T media anual	10.8	19.110001	24.5254	22.798382	1.67111002	5.415399
Isotermalidad	7.9	68.263496	71.913803	70.11891	1.08408087	3.650307
MDE	5	858.106995	1677.5	1153.751814	258.4740469	819.393
Pendiente	2.6	0.577383	5.80412	2.452981	1.6755555	5.226737
Cobertura del suelo	0.2	-	-	-	-	-
P del cuarto más cálido	0	69.470596	271.712006	204.331146	50.39599503	202.24141
P anual	0	575.752014	854.653992	717.173456	76.2535019	278.901978
Rango de T anual	0	21.5282	24.7059	23.4673	1.0354132	3.1777

<i>Crotalus intermedius</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
Cobertura del suelo	34.9	-	-	-	-	-
P anual	25.2	415.605988	756.692017	543.5462532	122.8486435	341.0860291
Temporalidad de la T	19.4	147.354996	210.712997	170.59375	19.35397331	63.3580017
T media anual	18	12.4027	19.932699	14.94112491	2.41333699	7.4515991
Pendiente	1.8	0.382462	16.355101	4.99425909	4.92122077	15.9726386
Isotermalidad	0.60	67.609596	73.247597	70.30478764	1.717375622	5.6380004
P del cuarto más seco	0	15.8753	47.827999	28.48441243	9.541854854	31.9526987
Rango de T anual	0	18.134701	23.4433	21.83853746	1.617936841	5.3085994
P del cuarto más cálido	0	163.457001	279.864014	205.0406284	34.99732263	116.407013
MDE	0	1520.89002	2565.81006	2242.048752	353.360351	1044.920044

<i>Crotalus molossus</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
P anual	68.8	392.496002	786.067993	477.285393	81.71056092	393.571991
P del cuarto más seco	12.2	14.4326	30.8871	19.869067	4.635700934	16.4545
Cobertura del suelo	7.9	-	-	-	-	-
Pendiente	5.4	0.209472	10.4147	2.799319	2.442454779	10.205228
Rango de T anual	2.5	20.560101	24.5207	22.820429	1.132885975	3.960599
MDE	1.1	1288.35999	2579.28003	1791.25541	350.309178	1290.92004
Temporalidad de la T	0.7	158.507996	218.681	194.286043	20.40763361	60.1730042
T media anual	0.3	12.7528	22.3715	18.153515	2.357965168	9.6187
Isotermalidad	0	66.456902	73.599998	68.893576	1.745152502	7.1430969

<i>Crotalus ravus</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
MDE	45.1	1474.03003	4131.41016	2055.90048	509.314281	2657.38013
P anual	16.4	412.221985	1260.29004	563.337102	184.381506	848.06806
Cobertura del suelo	16	-	-	-	-	-
Pendiente	8.2	0.382462	12.6676	3.17153	2.65690782	12.285138
P del cuarto más seco	5.2	12.6711	73.454597	24.585769	11.4968449	60.783497
Rango de T anual	3.3	14.352	24.5207	22.252356	1.82565154	10.1687
Temporalidad de la T	1.5	85.077499	216.031998	183.621076	26.4178111	130.954498
P del cuarto más cálido	1.3	92.495499	365.799011	200.422303	54.4815643	273.303512
T media anual	1.3	4.56856	20.2033	16.419633	3.35190126	15.6347404
Estacionalidad de la P	1	69.378197	107.535004	87.602263	9.51918199	38.156807
Isotermalidad	0.7	63.460999	73.418198	69.590662	2.1055237	9.9571991

<i>Crotalus scutulatus</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
P del cuarto más húmedo	53.2	189.942001	426.700012	227.449067	42.808513	236.758011
Pendiente	20	0.132942	3.1294	1.735833	0.9626813	2.996458
Cobertura del suelo	11.8	-	-	-	-	-
Rango de T anual	7.9	15.3929	23.9196	23.277396	0.3936756	8.5267
P anual	3.5	398.563995	785.286987	460.308171	69.4249506	386.722992
P del cuarto más seco	2.6	15.8753	36.4165	21.559759	5.64661893	20.5412
MDE	0.9	1489.06006	2475.76001	1945.75278	383.650491	986.69995
T media anual	0.1	13.4155	19.932699	16.787841	2.66639436	6.517199
Rango diurno medio	0	15.3929	17.2523	16.135952	0.62502306	1.8594

<i>Crotalus triseriatus</i>						
Variable	Contribución %	Mínimo	Máximo	Promedio	DE	Rango
T media anual	89.7	-0.468395	15.5992	11.148788	4.35047814	16.067595
Pendiente	4.9	0.238356	10.8468	4.85694	3.4778989	10.608444
Cobertura del suelo	3.6	-	-	-	-	-
P del cuarto más cálido	0.9	118.926003	447.084991	254.580956	101.714315	328.158988
P anual	0.8	445.007996	1607.76001	937.610054	362.498817	1162.75201
MDE	0	1816.31995	5147.3501	2917.59003	854.63268	3331.03015
Rango de T anual	0	12.1466	24.503201	18.698604	3.23538866	12.356601
Isotermalidad	0	62.329399	77.0495	70.166774	3.58976219	12.356601
P del cuarto más seco	0	22.6308	147.503006	54.046735	37.5536495	124.872206

Anexo 6. Todas las coberturas de suelo en las que se encontraron registros de las especies y el porcentaje que corresponde a cada cobertura.

<i>Crotalus culminatus</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
54.54	Bosque de latifoliadas caducifolio tropical o subtropical
36.36	Suelo agrícola
9.09	Asentamiento humano

<i>Crotalus intermedius</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
60.8	Matorral tropical o subtropical
26	Pastizal templado o subpolar
4.3	Bosque de coníferas templado o subpolar
4.3	Bosque de latifoliadas caducifolio templado o subpolar
4.3	Suelo agrícola

<i>Crotalus molossus</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
54.1	Suelo agrícola
10.4	Matorral tropical o subtropical
10.4	Pastizal templado o subpolar
8.3	Bosque de latifoliadas caducifolio tropical o subtropical
4.1	Matorral templado o subpolar
4.1	Suelo desnudo con líquenes y musgos subpolar o polar
4.1	Asentamiento humano
2	Pastizal tropical o subtropical

<i>Crotalus ravus</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
41.8	Suelo agrícola
20.9	Asentamiento humano
13.9	Matorral tropical o subtropical
8.1	Bosque de coníferas templado o subpolar
6.9	Pastizal templado o subpolar
5.8	Matorral templado o subpolar
1.1	Bosque de latifoliadas caducifolio tropical o subtropical
1.1	Suelo desnudo con líquenes y musgos subpolar

<i>Crotalus scutulatus</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
44.8	Suelo agrícola
24.1	Asentamiento humano
24.1	Matorral tropical o subtropical
6.8	Pastizal templado o subpolar

<i>Crotalus triseriatus</i>	
Porcentaje de registros	Cobertura de suelo
43.4	Suelo agrícola
26	Bosque de coníferas templado o subpolar
17.3	Pastizal templado o subpolar
4.3	Bosque de latifoliadas caducifolio templado o subpolar
4.3	Suelo desnudo con líquenes y musgos subpolar o polar
4.3	Asentamiento humano