

**COMPARACIÓN MORFOLÓGICA DE TRES POBLACIONES DE SERPIENTES
DEL COMPLEJO *Bothrops asper* (SERPENTES: VIPERIDAE) DEL
SUROCCIDENTE COLOMBIANO**

ANDRÉS FELIPE LIÉVANO-BONILLA

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES EXACTAS Y DE LA EDUCACION
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2016**

**COMPARACIÓN MORFOLÓGICA DE TRES POBLACIONES DE SERPIENTES
DEL COMPLEJO *Bothrops asper* (SERPENTES: VIPERIDAE) DEL
SUROCCIDENTE COLOMBIANO**

ANDRÉS FELIPE LIÉVANO-BONILLA

**Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de
Biólogo**

DIRECTOR:

**JIMMY ALEXANDER GUERRERO-VARGAS, Ph. D.
Departamento de Biología. Universidad del Cauca.**

ASESORES:

**JOHN D. LYNCH, Ph. D.
Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia.**

**DAVID SALAZAR-VALENZUELA, Ph. D. (c).
Department of Evolution, Ecology, and Organismal Biology. The Ohio State
University.**

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES EXACTAS Y DE LA EDUCACION
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2016**

Nota de aceptación

Jimmy Alexander Guerrero-Vargas, Ph.D.
Universidad del Cauca
Director

Diana Rocío Cárdenas-Rojas, Ph.D.
Universidad Antonio Nariño
Jurado

María Cristina Gallego-Roperó, Ph.D.
Universidad del Cauca
Jurado

Popayán, 02 de febrero de 2016

AGRADECIMIENTOS

Quizas la sección de agradecimientos puede parecer muy sencilla pero ciertamente no es mi caso, ya que es casi imposible lograr expresar en pocas palabras mi gratitud con todas las personas que me han brindado su apoyo incondicional en el transcurso del pregrado y en el desarrollo de esta investigación. A la primera persona que deseo agradecer es a mi Madre, ya que gracias a su inagotable amor, paciencia y esfuerzo he podido disfrutar de una maravillosa carrera en ciencias. Su ejemplo de amor y tenacidad es lo que me motiva a tener grandes aspiraciones y trabajar cada día más fuerte.

Quiero expresar mis más sinceros agradecimientos a mi profe y amigo Jimmy Alexander Guerrero-Vargas por haber orientado esta investigación, su ayuda para el desarrollo del trabajo fue incondicional, pero en especial le agradezco por ser un gran ejemplo de lo que significa ser un investigador y por enseñarme que bajo cualquier circunstancia siempre se puede y se debe hacer lo correcto. Estoy en deuda con él por la confianza que ha depositado en mí y por su firme compañía en situaciones difíciles.

Me siento muy afortunado por haber contado con asesores de tal prestigio para el desarrollo de esta investigación. Agradezco a John D. Lynch por sus valiosas sugerencias metodológicas para este trabajo, por enseñarme a contar escamas de la forma correcta y por permitirme trabajar en su laboratorio revisando especímenes recientemente colectados por él. Igualmente deseo agradecerle a David Salazar-Valenzuela por sus continuas asesorías las cuales me permitieron ampliar mi conocimiento sobre Sistemática y Evolución en Viperidos, también por su ayuda en el tratamiento estadístico de los datos y por sus valiosas correcciones y sugerencias para el documento final.

También agradezco a Diana Rocío Cárdenas-Rojas y María Cristina Gallego-Ropero por su rigurosa y acertada evaluación del proyecto, todas las correcciones

y sugerencias fueron de gran ayuda para lograr que el documento final sea lo mejor posible.

Estoy muy agradecido con los curadores y funcionarios de las diferentes colecciones e instituciones que visité ya que me ofrecieron las mejores condiciones de trabajo a la hora de realizar la revisión de los especímenes, especialmente agradezco a Martha Lucia Calderon Espinosa (Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional), Fernando Castro-Herrera (Universidad del Valle), María del Pilar Rivas Pava (Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca), Hernando Vergara Varela (Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca) y Jimmy Alexander Guerrero-Vargas (Centro de Investigaciones Biomedicas de la Universidad del Cauca y Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca).

A Jael Claros Tulcán quiero agradecerle por soportar la tortura de leer las primeras versiones de este trabajo, sus recomendaciones y discusiones entorno al tema de investigación fueron de gran ayuda para construir este documento. Además quiero decirte que en realidad no tengo palabras para describir lo importante que ha sido tu amistad en el transcurso del pregrado y durante el desarrollo de este trabajo, solo te puedo decir que gracias a tu compañía estos años en la Universidad han sido los mejores. Gracias por estar en los buenos y malos momentos. Recuerda que somos...“diferentes” y no olvides aquella vez cuando vimos un lobo.

A Miyer Ivan Cerón le agradezco por brindarme su amistad incondicional desde los primeros días de Universidad y más que un compañero de estudio y de parranda, eres un verdadero amigo. Gracias por estar en las buenas y en las malas.

Deseo agradecer a aquellos profesores del departamento de Biología de la Universidad del Cauca que han sido muy importantes para mi formación como Biólogo. A María del Pilar Rivas Pava por ser la primera persona en brindarme una formación investigativa en el campo de la Zoología por medio del grupo GEMAVIC, igualmente estoy muy agradecido por toda la confianza que me ofreció durante su paso por la dirección del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca. A Edna Orozco Calambas por darme una gran formación e influencia en el campo de

la Evolución y además por evaluar el anteproyecto de esta investigación. A Patricia Torres por sus valiosas asesorías y por facilitarme información en la parte de Biogeografía y Geología para el desarrollo de esta investigación, además por la formación que me brindo en el énfasis de Zoología. A Luis Germán Gómez por la formación que me ofreció durante el énfasis de Zoología, además de estar siempre atento al desarrollo de este trabajo y por todos los buenos consejos que me ha regalado.

A Deiby William Malfitano le agradezco por toda la ayuda que me brindó durante la colecta de los datos para realizar este trabajo, ciertamente sin su ayuda me hubiese tardado mucho más de lo ya me he demorado.

Tambien agradezco a todos mis compañeros de carrera: Yurany, Gustavo, Karol, Dilber, Mario, Dayana, Ginna, Deiby, Adriana, Julian y Lina por compartir buenos momentos en el transcurso de la carrera.

CONTENIDO

RESUMEN.....	13
INTRODUCCIÓN.....	14
1. JUSTIFICACIÓN.....	17
2. MARCO TEÓRICO.....	20
2.1 Aspectos generales de las víboras (Familia: Viperidae).....	20
2.2 Género <i>Bothrops</i> Wagler, 1824.....	21
2.2.1 Especies del género <i>Bothrops</i> en Colombia.....	23
2.3 Grupo <i>Bothrops atrox</i>	24
2.4 Caracteres morfológicos de importancia en la clasificación de las serpientes.....	25
2.4.1 Lepidosis.....	25
2.4.2 Hemipenes.....	28
3. ANTECEDENTES.....	31
4. OBJETIVOS.....	37
4.1 General.....	37
4.2 Específicos.....	37
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	38
5.1 Lepidosis.....	39
5.1.1 Reducciones en hileras dorsales.....	40
5.2 Morfometría.....	40
5.3 Hemipenes.....	42
5.3.1 Método de preparación.....	43

5.4	Tratamiento de datos y diseño experimental	44
6.	RESULTADOS	48
6.1	Lepidosis.....	48
6.1.1	Dimorfismo sexual.....	52
6.1.2	Variación geográfica y comparación interpoblacional	56
6.1.3	Reducciones en hileras dorsales	65
6.2	Morfometría	72
6.2.1	Dimorfismo sexual en adultos	75
6.2.2	Variación geográfica y comparación interpoblacional en adultos	78
6.3	Hemipenes.....	86
6.3.1	Variación geográfica y comparación interpoblacional	87
6.4	Análisis multivariado	92
6.4.1	Análisis discriminante.....	95
6.4.2	Análisis de componentes principales (PCA) en adultos	100
7.	DISCUSIÓN	108
7.1	Dimorfismo sexual	108
7.2	Variación geográfica	110
7.3	Comentarios biogeográficos	114
7.4	Comentarios taxonómicos	118
8.	CONCLUSIONES.....	120
9.	LITERATURA CITADA.....	122
	ANEXOS.....	133

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Caracteres de lepidosis empleados.....	39
Tabla 2. Caracteres morfométricos empleados.....	41
Tabla 3. Caracteres hemipenianos empleados.	43
Tabla 4. Variación en los caracteres de lepidosis en machos y hembras de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	50
Tabla 5. Dimorfismo sexual en los caracteres de lepidosis para cada población del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	53
Tabla 6. Comparación interpoblacional de los caracteres de lepidosis entre hembras de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	58
Tabla 7. Comparación interpoblacional de los caracteres de lepidosis entre machos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	62
Tabla 8. Fórmulas de las reducciones de hileras dorsales en hembras de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	68
Tabla 9. Fórmulas de las reducciones de hileras dorsales en machos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	69
Tabla 10. Dimorfismo sexual en caracteres morfométricos de adultos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	78
Tabla 11. Comparación interpoblacional de las variables morfométricas entre hembras adultas de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	81

Tabla 12. Comparación interpoblacional de variables morfométricas en machos adultos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	83
Tabla 13. Comparación interpoblacional de los caracteres hemipenianos entre las poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	88
Tabla 14. Autovalores de las variables morfométricas para los dos primeros componentes principales (PCA) de las hembras de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	92
Tabla 15. Autovalores de las variables morfométricas para los dos primeros componentes principales (PCA) de los machos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	93
Tabla 16. Validación cruzada del análisis discriminante en hembras de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	99
Tabla 17. Validación cruzada del análisis discriminante en machos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	100
Tabla 18. Autovalores de las variables morfométricas para los dos primeros componentes principales (PCA) de las hembras adultas de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	101
Tabla 19. Autovalores de las variables morfométricas para los dos primeros componentes principales (PCA) de los machos adultos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	102
Tabla 20. Autovalores de las variables morfométricas y de lepidosis para los dos primeros componentes principales (PCA) de las hembras adultas de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	105
Tabla 21. Autovalores de las variables morfométricas y de lepidosis para los dos primeros componentes principales (PCA) de los machos adultos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	106

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de las localidades muestreadas agrupadas por cuencas.....	45
Figura 2. Aspecto general de las serpientes pertenecientes a las tres poblaciones de serpientes del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.	49
Figura 3. Diagramas de caja para los caracteres de lepidosis con dimorfismo sexual significativo al interior de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	55
Figura 4. Diagramas de caja de los caracteres de lepidosis en hembras con diferencias significativas entre las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	60
Figura 5. Diagramas de caja de los caracteres de lepidosis en machos con diferencias significativas entre las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	65
Figura 6. Regresiones del ANCOVA aplicado a las variables morfométricas en hembras de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	73
Figura 7. Regresiones del ANCOVA aplicado a los machos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	76
Figura 8. Hemipenes de la población de la cuenca del río Cauca.....	89
Figura 9. Hemipenes de la población de la cuenca del río Patía.....	90
Figura 10. Hemipenes de la población de la cuenca del Pacífico.....	91
Figura 11. Reducción de variables morfométricas por medio del PCA para hembras y machos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	94

Figura 12. Gráfico discriminante de puntuaciones para hembras y machos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> en el suroccidente colombiano.	96
Figura 13. Gráfico de estructura para la primera variable canónica del análisis discriminante para hembras y machos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> en el suroccidente colombiano.....	97
Figura 14. Reducción de variables morfométricas por medio del PCA para hembras y machos adultos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidente colombiano.....	103
Figura 15. Análisis de componentes principales (PCA) clasificatorio para adultos de las tres poblaciones del complejo <i>Bothrops asper</i> del suroccidene colombiano.	107
Figura 16. Mapa de las localidades muestreadas para las tres poblaciones de serpientes del complejo <i>Bothrops asper</i> en el suroccidente colombiano.	117

RESUMEN

En el suroccidente colombiano el grupo *Bothrops atrox* se encuentra representado por tres poblaciones (distribuidas en las cuencas del Pacífico, Cauca y Patía), las cuales han sido tradicionalmente asignadas a la especie *Bothrops asper*, pero debido a su variabilidad morfológica, existen controversias entorno a la taxonomía de estas poblaciones e incluso se han asignado a especies nominales. Por esta razón, el principal objetivo de esta investigación consistió en realizar una comparación morfológica entre estas poblaciones con el fin de aportar información que pueda emplearse para esclarecer la controversia existente. Se utilizó estadística univariada y multivariada aplicada a variables relacionadas a la morfología externa (lepidosis y morfometría) e interna (hemipenes) y se encontró que en las tres poblaciones existe un marcado dimorfismo sexual en cuanto a lepidosis, mientras que morfométricamente parecen existir procesos ontogénicos que solo permiten diferenciar machos y hembras en estado adulto. Por otra parte, las comparaciones interpoblacionales mostraron que solo algunos caracteres de lepidosis permiten distinguir entre hembras de las tres poblaciones, mientras que los machos de las tres poblaciones no pueden separarse por medio de estos caracteres. En cuanto a los caracteres morfométricos, solo las hembras adultas de la cuenca del Pacífico pueden diferenciarse de las otras poblaciones. La morfología hemipeniana de las tres poblaciones no muestra una clara separación pues se encontró alta variabilidad intrapoblacional y cierta similitud entre poblaciones. Los resultados encontrados indican que la discriminación entre las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano es problemática, lo cual puede indicar que estas corresponden a una misma especie con gran plasticidad fenotípica o también a un caso de especies crípticas. Sin embargo, es necesario reunir evidencia molecular que junto a la evidencia morfológica permita esclarecer la situación taxonómica que rodea a estas poblaciones.

INTRODUCCIÓN

Colombia es el tercer país con mayor riqueza en especies de reptiles a nivel mundial (aproximadamente 593 especies, de las cuales 115 son endémicas), siendo este uno de los grupos faunísticos más diversos del país, pues representa cerca del 8.71 % de la fauna vertebrada existente en el territorio nacional (Andrade-C, 2011; Páez *et al.*, 2006; Sanchez-C *et al.*, 1995; Uetz & Hošek, 2013). Constituyen también un grupo que enfrenta varias amenazas para su conservación como la caza, captura y comercialización de fauna silvestre, la destrucción de los hábitats nativos por efecto de la deforestación y la introducción de especies exóticas (Castaño-Mora, 2002; Rueda-Almonacid, 1999).

Aunque la diversidad de serpientes en Colombia ha sido poco estudiada, éstas constituyen el grupo de reptiles con mayor riqueza de especies. De acuerdo a Lynch (2012), la fauna de serpientes en Colombia excede las 270 especies, mientras que otros autores como Uetz & Hošek (2013) reportan 301 especies para el país pero muchos de estos registros deben ser confirmados. En Colombia están presentes 11 familias de serpientes, siendo Dipsadidae, Colubridae, Elapidae y Viperidae las más diversas, esta última presenta 6 géneros en el país: *Bothriechis*, *Bothrocophias*, *Bothrops*, *Crotalus*, *Lachesis* y *Porthidium*. De acuerdo a la taxonomía propuesta por Carrasco *et al.* (2012), el género *Bothrops* (Serpentes: Viperidae) posee 42 especies, de las cuales 8 se encuentran en el territorio colombiano. Este género se encuentra distribuido en Centro y Sur América con excepción del suroeste de América del Sur, las tierras altas de los Andes (> 3300 m) y el extremo sur de la Patagonia. Además, presenta una gran diversidad de tamaño, forma y preferencia de hábitat, abarcando todo el espectro de variación observado en todos los géneros de víboras del continente Americano (Campbell & Lamar, 2004; Wüster *et al.*, 2002).

En las últimas décadas los estudios realizados en el género *Bothrops* han estado dirigidos hacia la comprensión de sus relaciones evolutivas, así como la

consecución de una organización taxonómica que refleje la historia evolutiva del grupo (Carrasco *et al.*, 2012; Fenwick *et al.*, 2009; Salomão *et al.*, 1997; Vidal *et al.*, 1997; Wüster *et al.*, 2002). Por otra parte, debido al interés toxinológico que representa el veneno de estas serpientes, se ha generado bastante conocimiento sobre las toxinas que lo componen, al igual que sus efectos biológicos y los potenciales usos médicos de sus componentes (Gutiérrez, 2002). A pesar del amplio conocimiento existente en torno a las serpientes del género *Bothrops*, aún hay grupos de especies para los cuales no existen robustas hipótesis sobre su sistemática y taxonomía. Tal es el caso del grupo *Bothrops atrox*, cuyos miembros (*B. asper*, *B. atrox*, *B. colombiensis*, *B. caribbaeus*, *B. isabelae*, *B. lanceolatus*, *B. leucurus*, *B. maraojensis* y *B. moojeni*) se distribuyen desde las tierras bajas de la cuenca del Amazonas hacia el norte en Centroamérica. Estos animales se caracterizan por presentar una amplia variación geográfica principalmente en patrones de coloración, lepidosis y tamaño, lo cual trae como consecuencia confusión taxonómica y por ello la asignación de poblaciones a especies nominales (Campbell & Lamar, 2004; Salomão *et al.*, 1997; Sasa, 2002; Wüster *et al.*, 1996, 1999).

En Colombia, el grupo *Bothrops atrox* se encuentra representado por las especies *B. atrox* y *B. asper*, esta última distribuida en los valles interandinos, la región Caribe, las tierras bajas del Pacífico y la zona norte de la Orinoquía en donde parece habitar en simpatria con *B. atrox* (Campbell & Lamar, 2004). La interacción de procesos bióticos y abióticos al interior de los Andes Colombianos junto al grado de complejidad que alcanza la cordillera en el departamento del Cauca, en donde se origina el Macizo Colombiano dividiendo la cadena montañosa en tres cordilleras (Central, Occidental y Oriental), tiene como consecuencia la formación de diversos ecosistemas con gradientes ecológicos y barreras geográficas que han generado procesos de especiación. Como consecuencia de ello existen controversias taxonómicas respecto a la situación de *B. asper* en esta zona; recientemente Folleco-Fernández (2010) plantea que dos poblaciones tradicionalmente asignadas

a *B. asper* distribuidas en la cuencas de los ríos Cauca y Patía corresponden a *Bothrops rhomboatus*, descrita originalmente por García (1896), y a una nueva especie denominada *Bothrops ayerbei*. Este estudio ha generado controversia, ya que el autor en sus descripciones no hace referencia a la amplia plasticidad morfológica existente en el complejo *B. asper* y que ha sido reportada por varios autores (Campbell & Lamar, 2004; Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009; Sasa, 2002). Por otro lado, se ha cuestionado la validez nomenclatural del trabajo por parte de Ramírez-Chaves & Solari (2014), quienes argumentan que *Bothrops rhomboatus* es un *nomen dubium* y *Bothrops ayerbei* un nombre no disponible. Lo anterior ha traído consecuencias en salud pública por el problema del ofidismo en Colombia, debido a que la mayor incidencia y morbimortalidad de ofidismo en Latinoamérica son causadas por *B. asper* (Ayerbe & Latorre, 2010; Otero-Patiño, 2009). Además, los productores de suero antiofídico en laboratorios nacionales e internacionales elaboran este producto sin distinción de linajes evolutivos dentro del grupo, esto tiene como consecuencia una posible diferencia en el poder de neutralización del suero antiofídico usado actualmente en el país y la región.

Partiendo del problema de investigación planteado anteriormente, el principal objetivo de esta investigación consiste en realizar una comparación morfológica entre las poblaciones de serpientes pertenecientes al complejo *Bothrops asper* distribuidas en el suroccidente colombiano en las cuencas de los ríos Cauca y Patía y en la cuenca del Pacífico. Empleando caracteres de morfología externa e interna (conteo de escamas corporales, morfología hemipeniana), así como comparaciones morfométricas se evaluará una posible variación fenotípica significativa entre poblaciones y se aportará información robusta y de valor taxonómico que pueda emplearse como base para esclarecer la controversia existente en la taxonomía del grupo.

1. JUSTIFICACIÓN

En el noroccidente suramericano se encuentra distribuido un linaje de serpientes que taxonómicamente ha sido asignado a la especie *Bothrops asper*, la cual se incluye en el clado Centro-Sur Americano del grupo *Bothrops atrox*, recientemente formulado por Nascimento (2014). Este linaje se caracteriza por presentar una amplia variabilidad morfológica en patrones de coloración, lepidosis y tamaño, caracteres que a su vez se superponen con los existentes en otros miembros del grupo *B. atrox*, principalmente con *Bothrops atrox*, lo cual dificulta la correcta delimitación taxonómica de estas entidades biológicas con base a los caracteres empleados tradicionalmente en la clasificación de serpientes (Campbell & Lamar, 2004; Sasa, 2002). Debido a la variabilidad en los caracteres morfológicos de las especies asociadas al grupo *B. atrox*, se han descrito un gran número de especies y subespecies (Wüster *et al.*, 1999). Un ejemplo de esto corresponde a lo planteado por Folleco-Fernández (2010), quien con base en patrones de coloración y lepidosis asigna dos especies: *B. ayerbei* y *B. rhombeatus* a poblaciones distribuidas en los valles interandinos de los Ríos Cauca y Patía, las cuales han sido tradicionalmente incluidas en el linaje *Bothrops asper*. Según este autor, *B. ayerbei* se distribuye desde la margen sur del divorcio de aguas de los ríos Cauca y Patía en los municipios de Popayán, Timbío y el sudeste de El Tambo hasta la cuenca del río Patía incluyendo el norte de Nariño, habitando ecosistemas de selva neotropical inferior, selva subandina y formaciones subxerofíticas. Por su parte, *B. rhomboatus* se encuentra distribuida en zonas de selva neotropical inferior y selva subandina ubicadas desde el divorcio de aguas de los Ríos Patía y Cauca hasta la región norte del país denominada “La Mojana” en los departamentos de Antioquia, Bolívar y Córdoba.

La validez del trabajo de Folleco-Fernández (2010) es cuestionable principalmente porque no hace referencia a la variabilidad morfológica existente en *Bothrops asper*, tal como ha sido reportado previamente (Campbell & Lamar, 2004; Saldarriaga-

Córdoba *et al.*, 2009; Sasa, 2002). Además, el autor argumenta que el río Cauca, en su parte alta, funciona como una barrera geográfica que aísla las poblaciones de *B. ayerbei* y *B. rhomboatus* pero también menciona que existe una zona de hibridación para estas poblaciones, lo que genera cierta ambigüedad en la validez de estas dos especies. Por otra parte, este trabajo carece de un componente estadístico que permita hacer comparaciones válidas entre las especies propuestas por el autor con especímenes taxonómicamente asignados a *B. asper*, algo que es fundamental cuando se trabaja con especies del grupo *B. atrox* (Wüster *et al.*, 1996, 1997, 1999).

Por otro lado, la validez nomenclatural del trabajo de Folleco-Fernández (2010) ha sido ampliamente cuestionada por Ramírez-Chaves & Solari (2014). Estos autores plantean que el nombre *Bothrops ayerbei* constituye un nombre no disponible debido a que la descripción de esta especie fue publicada en la versión electrónica de la revista Novedades Colombianas del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca en el año 2010, un año antes de que la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica permitiera realizar este tipo de publicaciones de manera electrónica (ICZN, 2012). En cuanto a *Bothrops rhomboatus*, Ramírez-Chaves & Solari (2014) además de corregir la grafía del epíteto específico, proponen mantener a *Bothrops rhomboatus* como un *nomen dubium* debido a la carencia de material tipo y a la compleja historia que impide la correcta asignación taxonómica de este.

Recientemente Mora-Obando *et al.* (2014) realizaron el perfil funcional y proteómico del veneno de la población asignada como *Bothrops ayerbei*, el cual fue comparado con el veneno de las población de *Bothrops asper* en el Pacífico caucano. Este estudio reveló que existe una marcada diferencia en los componentes del veneno de estas poblaciones, siendo la característica más llamativa el bajo contenido de fosfolipasas A₂ (0.7%) por parte de *B. ayerbei* frente a una mayor proporción de este componente en *B. asper* (25.3%); con base en esto los autores plantean que esta diferencia en la composición de venenos puede reflejar en cierta medida las

relaciones filogenéticas argumentando así la separación taxonómica de estas especies. La evidencia obtenida por estos investigadores es valiosa pues ciertamente refleja diferencias entre estas poblaciones de serpientes, pero la inclusión del veneno como carácter para diferenciar especies puede llegar a ser problemático ya que la composición del veneno está ligada a muchas fuentes de variación no solo filogenéticas, tales como la edad, la distribución geográfica, el sexo y la disponibilidad o preferencia en la dieta (Mackessy, 2010). Además, para muchas especies del grupo *Bothrops atrox* es relativamente común encontrar diferencias en la composición del veneno a nivel poblacional, tal como ha sido reportado por otros autores (Núñez *et al.*, 2009; Saldarriaga *et al.*, 2003; Segura *et al.*, 2012).

Teniendo en cuenta toda la problemática existente en torno a la taxonomía de las poblaciones del linaje *Bothrops asper* en el suroccidente colombiano expuesta anteriormente, se plantea la presente investigación que pretende generar información robusta que ayude a esclarecer la controversia existente en torno a la situación del complejo *Bothrops asper* en el suroccidente colombiano; empleando para esto, conteo de patrones de escamación, comparaciones morfométricas y comparaciones de caracteres hemipenianos entre las poblaciones de este linaje de serpientes distribuidas en la cuenca del Pacífico y en las cuencas de los Ríos Cauca y Patía; por medio de ello se espera contribuir al conocimiento en la variabilidad morfológica del grupo *Bothrops atrox*, específicamente del Clado Centro-Sur Americano en Colombia, además de poder establecer unos criterios válidos para el adecuado trato taxonómico que deben recibir las poblaciones objeto de estudio y contribuir con información valiosa para los productores de suero antiofídico y médicos que atienden a pacientes con ofidismo.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Aspectos generales de las víboras (Familia: Viperidae)

La familia Viperidae está compuesta por aproximadamente 270 especies (McDiarmid *et al.*, 1999), aunque recientemente algunos autores reportan 329 especies (Uetz & Hošek, 2013; Wallach *et al.*, 2014). Es una familia cosmopolita ya que se distribuye en el viejo y el nuevo mundo con excepción de las regiones Ártica, Antártida, Australia, Papúa-Nueva Guinea y algunas islas oceánicas. Las zonas en donde esta familia presenta la mayor diversidad es en las regiones tropicales de América y el Sudeste Asiático (Campbell & Lamar, 2004; Vitt & Caldwell, 2009).

Estas serpientes se caracterizan por poseer un par de colmillos móviles en la parte delantera de la boca con conductos conectados a un par de glándulas de veneno ubicadas en la región temporal de la cabeza (Campbell & Lamar, 2004). Estos colmillos se pliegan contra el paladar cuando la boca está cerrada y se desdobl原因 al momento de morder; la adquisición de esta característica, denominada dentición solenoglifa, ha permitido el desarrollo de largos colmillos y representa el sistema inoculador de veneno más sofisticado conocido en serpientes (Pough & Groves, 1983).

Actualmente se considera que la familia Viperidae está constituida por las subfamilias Viperinae, Crotalinae y Azemiopinae, siendo el género *Azemiops* (género monotípico de Azemiopinae) grupo hermano de Crotalinae y estos dos a su vez son grupo hermano de Viperinae (Vidal *et al.*, 1997; Wüster *et al.*, 2008). La subfamilia Viperinae se encuentra restringida al viejo mundo, mientras que por su parte, Crotalinae está ampliamente distribuida en América, el suroeste y sur de Asia (Campbell & Lamar, 2004; Vitt & Caldwell, 2009).

En la subfamilia Crotalinae la presencia de dos fosas termorreceptoras en la región loreal, además de otros caracteres morfológicos y moleculares constituyen

características derivadas, por lo cual este taxón es considerado monofilético (Campbell & Lamar, 2004; Carrasco *et al.*, 2012; Castoe & Parkinson, 2006; Vidal *et al.*, 1997; Wüster *et al.*, 2008). Estas fosas son sensibles a la radiación infrarroja y por lo tanto este órgano permite a los Crotalinae localizar y determinar el tamaño de presas endotérmicas de las cuales se alimentan (Campbell & Lamar, 2004).

La evidencia sugiere que las víboras pertenecientes a la subfamilia Crotalinae tienen su origen en Asia y se dispersaron hacia el continente americano a través del estrecho de Bering durante periodos de climas favorables (Campbell & Lamar, 2004; Parkinson *et al.*, 2002). Se acepta que el ancestro de los Crotalinae pudo haber surgido en Eurasia durante el Oligoceno tardío (Groombridge, 1986), aunque el registro fósil más antiguo que se ha documentado para Crotalinae data aproximadamente del Mioceno (Holman, 1976, 1981).

2.2 Género *Bothrops* Wagler, 1824

El género *Bothrops* es un taxón que se encuentra incluido en la subfamilia Crotalinae y cercanamente emparentado con los géneros *Bothrocophias* y *Bothriopsis*. Estos tres géneros forman un clado comúnmente conocido como “bothropoides” cuya monofilia ha sido evidenciada en varios estudios (Castoe & Parkinson, 2006; Gutberlet & Campbell, 2001). Las relaciones intergenéricas entre estos “bothropoides” permanecen controversiales, pues tradicionalmente se acepta a *Bothrocophias* como un grupo monofilético (Castoe & Parkinson, 2006; Gutberlet & Campbell, 2001; Gutberlet & Harrvey, 2002) y grupo hermano del clado *Bothrops+Bothriopsis*; por su parte *Bothriopsis* también es monofilético pero *Bothrops* es parafilético respecto a este (Castoe & Parkinson, 2006; Gutberlet & Harrvey, 2002; Parkinson, 1999; Salomão *et al.*, 1997; Vidal *et al.*, 1997; Wüster *et al.*, 2002).

Con el fin de esclarecer las relaciones filogenéticas entre estos tres géneros se han formulado principalmente dos hipótesis: (1) mantener los géneros *Bothrocophias* y *Bothriopsis*, y con el fin de evitar la parafilia de *Bothrops*, dividir este en varios géneros monofiléticos (Castoe & Parkinson, 2006; Gutberlet & Campbell, 2001; C. Parkinson, 1999) y (2) con el fin de reflejar una apropiada aproximación a la única historia evolutiva y biogeográfica del clado, se propone a *Bothrops* como un gran género diverso que incluya a *Bothriopsis* y a *Bothrocophias* (Salomão *et al.*, 1997; Wüster *et al.*, 2002). Apoyando la primera de estas hipótesis surge la propuesta de Fenwick *et al.* (2009) quienes plantean mantener los géneros *Bothriopsis* y *Bothrocophias*, y divide a *Bothrops* en tres géneros: *Bothropoides*, *Rhinocerophis* y *Bothrops*. Por otra parte, soportando la segunda hipótesis, Carrasco *et al.* (2012) quienes están en desacuerdo con algunas afirmaciones hechas por Fenwick *et al.* (2009), proponen sinonimizar *Bothriopsis* con *Bothrops* y mantener el género *Bothrocophias*.

Según Carrasco *et al.* (2012) el género *Bothrops*, cuya monofilia esta apoyada por 5 sinapomorfias (4 no homoplásicas: espacio interorbital/ancho máximo de la cabeza, ancho mínimo entre frontales/longitud del frontal, internasales en contacto y parietal en forma cuadrangular), actualmente está constituido por 42 especies. Este género se encuentra distribuido en Centro y Sur América, siendo este último lugar donde exhibe una amplia radiación evolutiva (Campbell & Lamar, 2004).

Las víboras que se encuentran ubicadas en el género *Bothrops* exhiben una gran diversidad morfológica y ecológica, por lo que ocupan una amplia gama de hábitats en Suramérica: desde los bosques tropicales y subtropicales hasta las regiones áridas y semiáridas, desde el nivel del mar hasta altitudes mayores a 3000 m. e incluyendo varias islas (Carrasco *et al.*, 2012).

Dentro del género *Bothrops* existen especies que se caracterizan por presentar caracteres (morfológicos, ecológicos e incluso moleculares) similares entre sí, por lo cual han sido tratadas como grupos o complejos de especies afines que parecen tener una historia evolutiva cercana. Tradicionalmente se reconocen cinco grupos:

grupo *Bothrops alternatus*, grupo *Bothrops atrox*, grupo *Bothrops jararaca*, grupo *Bothrops neuwiedi* y grupo *Bothrops taeniatus* (= *Bothriopsis*).

2.2.1 Especies del género *Bothrops* en Colombia

De acuerdo a la clasificación propuesta por Carrasco *et al.* (2012) y siguiendo la distribución planteada por Campbell & Lamar (2004), existen en Colombia 8 especies de serpientes que pertenecen al género *Bothrops*:

- ***Bothrops asper* (Garman, 1884)**: Se distribuye por debajo de los 2640 m, incluyendo zonas al oeste de los Andes a lo largo de la vertiente Pacífica, al norte de los Andes en la llanura costera del Caribe y al interior de los valles interandinos.
- ***Bothrops atrox* (Linnaeus, 1758)**: Se encuentra distribuida al este de los Andes en la zona de los Llanos Orientales, la Orinoquia y la Amazonia, verticalmente se distribuye por debajo de los 1900 m.
- ***Bothrops bilineata* (Wied-Neuwied, 1821)**: Distribuida por debajo de los 1000 m al este de los Andes en la zona de la Amazonia.
- ***Bothrops brazili* Hoge, 1954**: Se ubica en la parte sur del país al este de los Andes, restringida a altitudes menores a 500 m.
- ***Bothrops pulchra* (Peters, 1863)**: Solo se ha registrado en la vertiente este de los Andes hacia la zona centro-sur del país llegando hasta Ecuador. Aparentemente tiene amplia distribución vertical (300 – 3000 m)

- ***Bothrops punctatus* (García, 1896)**: Se distribuye al oeste de los Andes a lo largo de la vertiente del Pacífico, ausente al este de los Andes y en los valles interandinos. Reportada en altitudes menores a 2300 m.
- ***Bothrops taeniata* (Wagler, 1824)**: Distribuida al este de los Andes, desde la zona centro del país hacia el la zona del sur en la Amazonia, exhibiendo altitudes menores a los 2000 m.
- ***Bothrops venezuelensis* Leybold, 1873**: Solo se tiene registro hacia la zona este de los Andes en los departamentos de Norte de Santander y Boyacá en altitudes menores a 950 m (Mendoza *et al.* 2012).

2.3 Grupo *Bothrops atrox*

De acuerdo a Nascimento (2014) el grupo *Bothrops atrox* está formado por las siguientes especies: *Bothrops atrox* (Linnaeu, 1758); *Bothrops leucurus* Wagler, 1824; *Bothrops moojeni* Hoge, 1966; *Bothrops marajoensis* Hoge, 1966; *Bothrops asper* Garman, 1883; *Bothrops isabelae* Sandner Montilla, 1979; *Bothrops colombiensis* Hallowell, 1845; Hoge, 1947; *Bothrops caribbaeus* Garman, 1887 y *Bothrops lanceolatus* Bonnaterre, 1790.

Para algunas de las especies suramericanas (*B. atrox*, *B. leucurus*, *B. moojeni*, *B. marajoensis*, *B. isabelae* y *B. colombiensis*) se han realizado múltiples aproximaciones de sus relaciones sistemáticas, pero estas aún no están claras y de acuerdo a la evidencia existente, la hipótesis más consistente radica en asumir que estas poblaciones del grupo *B. atrox* conforman una sola especie altamente variable, ya que exhiben bajos niveles de diferenciación en el DNA mitocondrial, al igual que incongruencias entre la variabilidad morfológica y la variabilidad en el DNA mitocondrial (Puerto *et al.*, 2001; Wüster *et al.*, 1996, 1997, 1999).

Recientemente Nascimento (2014) realizó una filogenia molecular basada en ADN mitocondrial en donde incluye un mayor número taxones y marcadores moleculares que en estudios previos. Encuentra que el complejo *B. atrox* está compuesto por dos clados: (1) Clado Centro-Sur Americano, que está formado por las especies insulares *B. caribbaeus* y *B. lanceolatus* y por los especímenes taxonómicamente determinados como *B. asper* y (2) Clado Sur Americano, formado por especies exclusivas de Sur América. Al interior del Clado Centro-Sur Americano, Nascimento (2014) describe los siguientes linajes:

- *Bothrops asper* (Centro América).
- *Bothrops asper* (Ecuador).
- *Bothrops asper* (Ecuador y noreste de Colombia).
- *Bothrops caribbaeus* y *Bothrops lanceolatus*.

En Colombia se encuentran distribuidas dos especies pertenecientes al complejo *B. atrox*: (1) *Bothrops asper* incluida en el Clado Centro-Sur Americano y en el linaje *Bothrops asper* (Ecuador y noreste de Colombia) y (2) *Bothrops atrox* incluida en el Clado Sur Americano.

2.4 Caracteres morfológicos de importancia en la clasificación de las serpientes.

2.4.1 Lepidosis

En las serpientes las escamas están dispuestas tanto en la cabeza como en el cuerpo en patrones bastante regulares, por lo cual varias series de escamas se pueden contar con precisión. Estos patrones de escamación pueden reflejar una consistencia considerable al interior de una especie, así como diferencias

constantes entre especies, por lo cual, los patrones de escamación son de vital importancia en la clasificación de las serpientes (Klauber, 1972).

A continuación se presentan algunos patrones de escamación de importancia taxonómica para Viperidos y los cuales fueron utilizados en esta investigación:

- **Ventrales:** Escamas grandes transversalmente alargadas que cubren el vientre desde el cuello hasta la escama cloacal (sin incluirla) (Campbell & Lamar, 2004); la primera escama ventral corresponde a aquella escama bajo la cabeza que esta bordeada en ambos lados por la primera hilera de escamas dorsales (Dowling, 1951a).
- **Subcaudales:** Escamas ubicadas en la parte ventral de la cola de las serpientes, se extienden desde la escama cloacal (sin incluirla) hasta la parte final de la cola. En Viperidos pueden presentarse subcaudales enteras o divididas, generalmente cuando las subcaudales son divididas se registran en un solo lado, iniciando desde la primera escama subcaudal que está completamente en contacto con la subcaudal opuesta y que se encuentran ubicadas posteriormente a la placa anal, la escama terminal o “espina” no se incluye en el conteo de subcaudales (Campbell & Lamar, 2004; Klauber, 1972; Myers, 1974).
- **Dorsales:** Número de hileras de escamas longitudinales que rodean el cuerpo de una serpiente en un cierto punto, con exclusión de las ventrales. A menudo el conteo se realiza en tres puntos del cuerpo de la serpiente: (1) Cerca a la cabeza (a una longitud de una cabeza detrás de la cabeza), (2) A medio cuerpo y (3) Cerca de la cloaca (a una longitud de una cabeza en la zona anterior a la cloaca) (Campbell & Lamar, 2004).

- **Supralabiales:** Escamas a lo largo del borde superior de la boca, que se extienden desde la rostral al ángulo de la boca, la rostral no se incluye en el conteo (Klauber, 1972).
- **Infralabiales:** Escamas a lo largo del borde inferior de la boca, que se extienden desde la mental hasta el ángulo de la boca, la mental no se incluye en el conteo (Klauber, 1972).
- **Intersupraoculares:** Escamas situadas en la parte dorsal de la cabeza entre las supraoculares; generalmente se registra el menor número de escamas contadas en línea recta ubicadas entre las supraoculares, las cuales no se incluyen en el conteo (Campbell & Lamar, 2004; Klauber, 1972).
- **Interrictales:** Escamas de la parte dorsal de la cabeza ubicadas en línea recta entre los ángulos de la boca, en el conteo se incluye la última supralabial de cada lado de la boca (Gutberlet & Campbell, 2001; Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009).
- **Lacunolabial:** Escama que se forma en algunos Crotalinae de la fusión de la prelacunal y la segunda (raramente la tercera) supralabial (Campbell & Lamar, 2004).
- **Prefoveales:** Pequeñas escamas que se reconocen por estar rodeadas por las escamas supralabiales, nasales, loreales, lacunales y subfoveales (si están presentes) (Gutberlet & Campbell, 2001; Klauber, 1972).
- **Internasales:** Escamas ubicadas en la parte superior delantera del hocico entre las escamas prenasales y que están en contacto con las prenasales y/o la rostral (Campbell & Lamar, 2004; Klauber, 1972).

- **Interoculolabiales:** Escamas ubicadas entre el ojo y el labio superior, el conteo se realiza en línea recta bajo el centro del ojo y se incluyen las suboculares y supralabiales (Gutberlet & Campbell, 2001; Klauber, 1972).

2.4.2 Hemipenes

La inclusión de caracteres de la morfología hemipeniana en la clasificación de las serpientes es importante, ya que estos a diferencia de los caracteres osteológicos o de escamación, no tienen ninguna correlación obvia con la ecología, los hábitos alimenticios o la locomoción del animal. Por lo tanto, pueden brindar información más clara sobre las relaciones genéticas entre especies (Dowling, 1967).

Según Dowling & Savage (1960) y de acuerdo con trabajos que han contribuido a la aclaración en la terminología de estructuras hemipenianas (Branch, 1986; Keogh, 1999; Myers & Campbell, 1981; Myers & McDowell, 2014; Myers, 1974; Zaher, 1999); algunos de los caracteres y términos importantes al realizar la descripción de los hemipenes de las serpientes son los siguientes:

Forma: Se pueden definir 3 formas básicas de hemipenes:

- **Hemipene simple:** Hemipene de forma cilíndrica con ápice asimétrico e irregular, el cual no presenta división en dos partes.
- **Hemipene bilobulado:** Hemipene en donde la porción del ápice que se encuentra dividida presenta una distancia menor que la longitud del segmento basal no dividido.
- **Hemipene dividido:** Hemipene que presenta una porción basal no dividida igual o más corta que los segmentos apicales divididos.

De acuerdo a Branch (1986), aparte de las tres formas básicas de hemipenes descritas anteriormente, pueden existir formas intermedias entre estas, tales como: hemipenes superficialmente bifurcados y hemipenes profundamente bifurcados.

Surco espermático: Consiste en una ranura longitudinal en la superficie exterior del hemipene evertido que corre longitudinalmente hacia los lobulos y que sirve para el transporte de los espermatozoides al interior de la cloaca de la hembra. El surco espermático puede ser simple y no dividido o bifurcado en dos canales separados en los lóbulos apicales.

Orientación del surco espermático: Cuando el surco espermático es bifurcado, tanto en hemipenes simples, bilobulados o divididos, puede presentar tres tipos de orientación: centrípeto, centrolineal y centrífugo.

Ornamentación: Los hemipenes pueden presentar modificaciones estructurales especializadas que pueden o no cubrir la mayor parte del hemipene. Existen ornamentaciones de tipo homogéneo y uniforme sobre la superficie del hemipene, u ornamentaciones diferenciadas, las cuales hacen referencia a hemipenes que presentan dos o más tipos de ornamentación. Principalmente se definen los siguientes tipos de ornamentación:

- **Cálices:** Complejas depresiones en forma de copa que presentan bordes elevados en forma de labios.

- **Espinas:** Proyecciones carnosas que son agudas y presentan calcificación. Pueden existir crestas de pequeño tamaño (espinulas) y de gran tamaño (ganchos basales).
- **Papilas:** Pequeñas proyecciones carnosas que son redondeadas en la punta y no son agudas ni presentan calcificación.

Micro-ornamentación: Cuando estructuras como los cálices y las crestas están presentes a menudo presentan su propio tipo de ornamentación (micro-ornamentación). Se definen 3 tipos de micro-ornamentación: espinulado, papilado y festoneado.

3. ANTECEDENTES

El conocimiento sobre taxonomía, distribución y morfología de las serpientes de la familia Viperidae en América (Subfamilia: Crotalinae) ha tenido un rápido desarrollo en las últimas cuatro décadas. Quizás algunos de los aportes más destacados corresponden a los realizados por Campbell & Lamar (2004; 1989), quienes recopilan y describen aspectos importantes sobre la distribución, morfología y relaciones filogenéticas de cada uno de los géneros y especies de reptiles venenosos del continente Americano. Sin embargo, es importante hacer referencia a trabajos previos a las publicaciones de Campbell & Lamar, que han contribuido al conocimiento en algunos géneros de Viperidos americanos. Un ejemplo de ello corresponde al amplio trabajo realizado por Klauber (1972) en serpientes de cascabel (géneros: *Crotalus* y *Sistrurus*) en donde se tratan temas taxonómicos, biogeográficos, etológicos, reproductivos, ecológicos, entre muchos otros, y además se describen muchos patrones de lepidosis empleados posteriormente en el estudio de diferentes géneros de Viperidos.

Otro trabajo importante es la tesis doctoral no publicada de Burger (1971), ya que este autor es quien reconoce varios géneros de Viperidos Neotropicales (*Bothriechis*, *Bothriopsis*, *Bothrops*, *Ophryacus* y *Porthidium*), pues anteriormente la mayoría de las especies de Viperidos Americanos (excepto *Lachesis*, *Sistrurus* y *Crotalus*) eran incluidos solamente en el género *Bothrops* o en géneros que actualmente están restringidos al continente asiático (*Trigonocephalus* y *Trimeresurus*). Hacia la década de 1990 se estableció que algunos de los géneros formulados por Burger (1971) estaban constituidos por diferentes linajes y con base en esto se describieron nuevos géneros, tal es el caso de los géneros *Atropoides* y *Cerrophidion* descritos por Werman (1992) y Campbell & Lamar (1992), respectivamente. Gutberlet & Campbell (2001) reconocieron que al interior de los géneros *Bothrops* y *Porthidium* también existía otro linaje de serpientes y debido a esto describen el género *Bothrocophias* para incluir estas especies.

Debido al rápido desarrollo de la biología molecular y de las herramientas informáticas, los estudios filogenéticos se han convertido en un instrumento importante para la generación de hipótesis de clasificación con base en las relaciones evolutivas entre taxones. Algunos de estos (Castoe & Parkinson, 2006; Cullings *et al.*, 1997; Parkinson, 1999; Vidal *et al.*, 1997; Wüster *et al.*, 2002, 2008) se basan en secuencias de ADN mitocondrial y han evidenciado las clasificaciones parafileticas que existen al interior de Crotalinae, por lo que se han generado diversas propuestas con el fin de lograr una clasificación natural al interior de este grupo. Por otra parte existen importantes aportes a la filogenia de Crotalinae desde el enfoque morfológico; Gutberlet & Harrvey (2002), a partir de caracteres anatómicos de la mayoría de los géneros de Crotalinae de América realizan un estudio filogenético en donde se evidencia la monofilia de muchos de estos géneros y se resuelven algunas de las relaciones entre *Porthidium*, *Bothrocophias* y *Bothrops*.

Las relaciones filogenéticas entre algunos de los géneros de Crotalinae permanecen controversiales, pero quizás uno de los grupos que mayor interés ha generado es el clado *Bothrocophias+Bothrops+Bothriopsis*. Varios estudios han mostrado la monofilia de *Bothrocophias* y *Bothriopsis* pero a su vez parece ser que *Bothrops* es parafiletico respecto a *Bothriopsis* (Castoe & Parkinson, 2006; Gutberlet & Campbell, 2001; Gutberlet & Harrvey, 2002; Parkinson, 1999; Salomão *et al.*, 1997; Vidal *et al.*, 1997; Wüster *et al.*, 2002), situación que dificulta la comprensión de las relaciones evolutivas y la historia biogeográfica de cada una de las especies que conforman estos géneros. Con el fin de tener una mejor aproximación a esta problemática, recientemente se han incluido caracteres morfológicos, ecológicos y moleculares en los análisis filogenéticos y se han planteado diferentes hipótesis de clasificación para este clado de serpientes. Por un lado Carrasco *et al.* (2012), proponen unificar el género *Bothriopsis* con *Bothrops* y a su vez mantener *Bothrocophias* como un grupo separado de estos dos, mientras que Fenwick *et al.* (2009) proponen mantener los géneros *Bothriopsis* y

Bothrocophias separados de *Bothrops* y dividir este último en tres géneros: *Bothropoides*, *Rhinocerothis* y *Bothrops*.

Al interior del género *Bothrops* se han realizado múltiples investigaciones con el fin de esclarecer las relaciones sistemáticas y taxonómicas entre los cinco grupos de especies que conforman el género, al igual que entre las especies de cada uno de los grupos. Uno de los estudios más llamativos es el realizado por Silva & Rodrigues (2008) para el grupo *Bothrops neuwiedi*, en donde se establece por medio de análisis de componentes principales de datos morfológicos que este grupo está compuesto por siete especies diferenciadas principalmente por caracteres cualitativos. Estudios similares se han realizado para el grupo *Bothrops atrox*; por un lado, para las especies amazónicas de este grupo se han realizado análisis multivariados de caracteres morfológicos, morfométricos y en algunos casos se han combinado estos análisis con caracteres moleculares, principalmente ADN mitocondrial (Puerto *et al.*, 2001; Wüster *et al.*, 1996, 1997, 1999). Estos estudios evidencian la amplia variabilidad morfológica y los bajos niveles de diferenciación molecular existente entre muchas de las especies nominales descritas al interior de este grupo. Por otra parte, para la única especie del grupo *Bothrops atrox* que se distribuye en el noroccidente de Sur América y Centro América (*B. asper*), Sasa (2002) y Saldarriaga-Córdoba *et al.* (2009) han realizado estudios morfológicos y moleculares que muestran incongruencias entre la amplia variabilidad morfológica y los niveles de diferenciación molecular para las poblaciones de *Bothrops asper* de esta zona.

Recientemente, Nascimento (2014) realizó un estudio de filogenia molecular para el grupo *Bothrops atrox* que incluye un mayor número de taxones y marcadores moleculares que en estudios previos, aunque la investigación se basó en ADN mitocondrial. El autor plantea que este grupo está compuesto por los clados Centro-Sur Americano y Sur Americano, y a su vez cada uno de estos clados está formado por algunos linajes bien definidos.

El estudio de serpientes en Colombia ha sido mínimo y hasta el momento no se conoce con precisión cual es el número total especies que se distribuyen en el país. Lynch (2012) reporta que en Colombia existen más de 270 especies; a pesar de que las serpientes constituyen un gran porcentaje de la fauna vertebrada en Colombia, el conocimiento de su distribución, ecología, etología, taxonomía e historia biogeográfica es prácticamente nulo. Sin embargo, en la historia colombiana han existido investigadores que han realizado aportes valiosos al conocimiento básico de estos reptiles; por ejemplo las publicaciones realizadas por Amaral (1927, 1928, 1931a, 1931b) muestran aspectos relevantes sobre algunas características morfológicas de las especies existentes en el territorio nacional. Por otra parte, en la década de 1940 se publica la obra realizada por Nicéforo María (1942), en la cual se presenta un listado de la fauna ofidia de Colombia estableciendo la existencia de 180 especies de estos reptiles en el país. Ya en la década de 1980 es publicada la criticada monografía de Pérez-Santos & Moreno (1988) sobre los Ofidios de Colombia, en donde se dan aspectos importantes de la taxonomía, distribución y biología general de las serpientes existentes en Colombia.

Afortunadamente en los últimos años se ha despertado un gran interés en el estudio de ciertos grupos de serpientes que se distribuyen en el territorio colombiano, pues se han realizado grandes aportes a la taxonomía, morfología y distribución de géneros como *Tricheilostoma*, *Epictia* (Pinto *et al.*, 2010), *Oxyrhopus* (Lynch, 2009), *Imantodes* (Missassi & Prudente, 2015) y *Atractus* (Passos *et al.*, 2009a,b; Passos & Arredondo, 2009; Passos *et al.*, 2008; Passos & Lynch, 2010). También se han realizado estudios similares que están enfocados a ciertas especies tales como *Ninia atrata* (Angarita-Sierra, 2009) y *Erythrolamprus pseudocorallus* (Curcio *et al.*, 2009). Por otra parte, también se han completado y ampliado los rangos de distribución de las siguientes especies: *Atractus titanicus* (Vanegas-Guerrero *et al.*, 2014), *Imantodes chocoensis* (Jaramillo-Martínez *et al.*, 2013), *Ninia atrata* (Meza-Joya, 2015), *Tantilla alticola* (Vanegas-Guerrero *et al.*, 2015; Vera-Pérez *et al.*, 2015), *Tantilla supracincta* (Hurtado-Gómez *et al.*, 2015) y *Urotheca dumerilli* (Vera-Pérez & Zúñiga-Baos, 2015).

En el país las serpientes de la familia Viperidae han recibido gran atención por los investigadores, tal vez por el interés médico y toxicológico de estas. Posiblemente una de las primeras publicaciones sobre serpientes en Colombia corresponde a la obra de García (1896) “Los Ofidios Venenosos del Cauca”, en la cual se describen aspectos importantes de la morfología de algunos de las serpientes venenosas de este departamento, haciendo énfasis en los tratamientos existentes en la época contra las mordedura producidas por algunas de estas serpientes. En la obra de García se describe a la especie *Bothrops rhomboatus*, la cual fue propuesta posteriormente por Folleco-Fernández (2010), para referirse a la población de víboras del complejo *Bothrops asper* que habitan en la cuenca del río Cauca.

Tal vez uno de los trabajos menos conocido sobre los Viperidos del país es la tesis no publicada de Renjifo (1979), en donde se plantean aspectos sobre la distribución y las relaciones sistemáticas entre los Crotalidos de Colombia. Aparte de los trabajos nombrados anteriormente, los estudios morfológicos y de distribución para esta familia son escasos. Para el género *Bothrops*, además del trabajo de Saldarriaga-Córdoba *et al.* (2009), solo se conoce el estudio realizado por Hoyos *et al.* (2003), quienes a partir de análisis de morfometría multivariada cuantifican las diferencias en la variación morfológica entre *Bothrops atrox* y *Bothrops asper*.

Ayerbe *et al.* (1990) sugieren la existencia de un posible aislamiento de dos poblaciones de serpientes del género *Bothrops* en el departamento del Cauca. Con base en este estudio, Folleco-Fernández (2010) realiza un reordenamiento del complejo *Bothrops asper* a partir del análisis de algunas de las características taxonómicas de las serpientes pertenecientes a este complejo en el sudoeste de Colombia, estableciendo la posible existencia de tres especies: *Bothrops asper*, *Bothrops ayerbei* y *Bothrops rhomboatus*. Como se mencionó anteriormente, este último trabajo carece de una evaluación representativa respecto al número de individuos, caracteres y poblaciones analizadas dentro de este complejo de especies presente en el país.

Finalmente, cabe mencionar las investigaciones realizadas en los venenos de algunas de estas poblaciones. Saldarriaga *et al.* (2003) presenta un estudio sobre la composición y variabilidad ontogénica de los venenos de especímenes de los complejos de especies *B. asper* y *B. atrox*. Por otro lado, Mora-Obando *et al.* (2014) muestran diferencias en la composición de venenos de *B. asper* y la población asignada a *Bothrops ayerbei*.

4. OBJETIVOS

4.1 General

Comparar la variación fenotípica de tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano, a través de análisis de morfometría, lepidosis y estructuras hemipenianas.

4.2 Específicos

- Determinar posibles variaciones morfológicas entre las poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano a partir de comparaciones morfométricas.
- Comparar los patrones de escamación corporal entre las poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano para determinar posibles variaciones morfológicas.
- Comparar caracteres de la morfología hemipeniana entre las poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano para determinar variaciones morfológicas.
- Evaluar la existencia de dimorfismo sexual al interior de las poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano a partir de las comparaciones morfométricas y de lepidosis.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

Se revisaron un total de 141 especímenes de las poblaciones del complejo *Bothrops asper* (Anexo 1) provenientes del Pacífico Colombiano y de los valles interandinos de los ríos Cauca y Patía, los cuales se encontraban preservados en las colecciones de referencia de las siguientes instituciones: Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (MHNUC), Centro de Investigaciones Biomédicas de la Universidad del Cauca (CIBUC), Instituto de Ciencias Naturales – Universidad Nacional (ICN) y Universidad del Valle (Univalle).

Para cada espécimen se determinó el sexo por medio de una incisión en la parte ventral de la cola para revisar la presencia o ausencia de hemipenes; además, se registraron los datos correspondientes a la localidad de colecta de cada espécimen, incluyendo (cuando estaba disponible) datos de coordenadas geográficas y altitud. Los conteos de patrones de escamación y las mediciones morfométricas fueron obtenidas de todos los especímenes, excepto de aquellos que presentaban un mal estado de preservación, en cuyo caso solo se obtuvieron algunos caracteres que se podían registrar adecuadamente. Todos los valores para los caracteres morfométricos y de lepidosis fueron registrados en formatos previamente elaborados (Anexo 7) y posteriormente digitalizados en matrices realizadas en la hoja de cálculo Microsoft Excel.

En la presente revisión se incluyeron los especímenes tipo (holotipo y paratipo) del taxón *Bothrops ayerbei*, así como especímenes determinados como *Bothrops rhomboatus* en algunas colecciones, aunque la inexistencia de material tipo para el taxón "*B. rhomboatus*" hace que estas determinaciones sean confusas. En este estudio debido a la ambigüedad en la descripción de caracteres por parte de Folleco-Fernández (2010) se optó por tratar a las formas "*B. rhomboatus*" y "*B. ayerbei*" como poblaciones del complejo *Bothrops asper*.

5.1 Lepidosis

Para cada uno de los especímenes se registraron 17 caracteres de escamación, siguiendo para la mayoría la terminología planteada por Klauber (1972) y algunas aclaraciones realizadas por Gutberlet & Campbell (2001) y Campbell & Lamar (2004). Las escamas ventrales fueron contadas de acuerdo al método de Dowling (1951a). En la Tabla 1 se presentan todos los patrones de escamación registrados y el autor que define la forma en la cual se debe realizar el conteo de cada carácter.

Tabla 1. Caracteres de lepidosis empleados.

Patrón de escamación	Autor
Número de hileras dorsales a medio cuerpo (= Número máximo de hileras dorsales)	Campbell & Lamar (2004)
Número de hileras dorsales cerca a la cloaca	Campbell & Lamar (2004)
Número de reducciones	Dowling (1951b)
Preventrales	Dowling (1951a)
Ventrales	Dowling (1951a)
Subcaudales	Campbell & Lamar (2004)
Gulares	Gutberlet & Campbell (2001)
Supralabiales	Klauber (1972)
Infralabiales	Klauber (1972)
Escamas alrededor del ojo	Wüster <i>et al.</i> (1996)
Escamas en contacto con la supraocular	Wüster <i>et al.</i> (1996)
Internasales	Klauber (1972)
Intercantales	Klauber (1972)

...continuación **Tabla 1**

Interrictales	Gutberlet & Campbell (2001)
Intersupraoculares	Klauber (1972)
Interoculolabiales	Klauber (1972)
Prefoveales	Gutberlet & Campbell (2001)

5.1.1 Reducciones en hileras dorsales

En serpientes de la familia Viperidae es poco común registrar este carácter debido al gran número de hileras dorsales, adiciones y reducciones que pueden llegar a presentar estas serpientes. Solamente Klauber (1972) y Puerto *et al.* (2001) han estudiado este carácter en Viperidos americanos. Debido a la cantidad de adiciones y reducciones que puede tener un individuo, en el presente trabajo solo se registraron las reducciones existentes desde la zona del medio cuerpo a la zona anterior a la cloaca (longitud de una cabeza antes de la cloaca). La posición de cada una de las reducciones fue ubicada respecto a las escamas ventrales y se indicó sobre cuáles de las hileras dorsales se presentaba la reducción. Se empleó la fórmula propuesta por Dowling (1951b) para expresar de manera clara el número de reducciones y los conteos dorsales y ventrales para ubicar este carácter.

5.2 Morfometría

Se registraron 19 caracteres morfométricos con un calibrador Mitutoyo modelo CD-6" BS, de acuerdo a Klauber (1972), Hoyos (2006), Hoyos *et al.* (2003) y Wüster *et al.* (1996) (Tabla 2). La longitud total, longitud rostro-cloaca y longitud de la cola fueron medidas con una cuerda y cinta métrica.

Tabla 2. Caracteres morfométricos empleados.

Carácter Morfométrico	Autor
Longitud rostro-cloaca (LRC)	Klauber (1972)
Longitud de la cola (LCOL)	Klauber (1972)
Longitud total (LT)	Klauber (1972)
Longitud de la cabeza (LC)	Klauber (1972)
Distancia entre los bordes anteriores de los ojos (DBAO)	Hoyos (2006)
Distancia entre los bordes posteriores de los ojos (DBPO)	Hoyos (2006)
Distancia entre los bordes anteriores de la narina (DBAN)	Hoyos <i>et al.</i> (2003)
Distancia entre los bordes posteriores de la narina (DBPN)	Hoyos <i>et al.</i> (2003)
Longitud de las supraoculares (LS)	Wüster <i>et al.</i> (1996)
Ancho de las supraoculares (AS)	Wüster <i>et al.</i> (1996)
Distancia entre los bordes posteriores de las supraoculares (DBPS)	Hoyos <i>et al.</i> (2003)
Distancia entre los bordes anteriores de la fosa termorreptora (DBAFT)	Hoyos <i>et al.</i> (2003)
Longitud máxima de la fosa termorreptora (LMFT)	Wüster <i>et al.</i> (1996)
Distancia entre el borde posterior de la fosa termorreptora al borde posterior de la supraocular (DBPFT-BPS)	Hoyos (2006)
Distancia entre el ojo y la fosa termorreptora (DOFT)	Wüster <i>et al.</i> (1996)

...continuación **Tabla 2**

Distancia entre el ojo y la narina (DON)	Wüster <i>et al.</i> (1996)
Distancia entre el ojo y el borde anterior de la rostral (DOBAR)	Wüster <i>et al.</i> (1996)
Distancia entre el borde posterior de la supraocular al borde anterior de la rostral (DBPS-BAR)	Hoyos (2006)
Distancia entre el borde anterior de la supraocular al borde anterior de la rostral (DBAS-BAR)	Hoyos (2006)

5.3 Hemipenes

Se revisaron 14 hemipenes, los cuales fueron totalmente evertidos por medio del método propuesto por Pesantes (1994) a partir de especímenes preservados en las diferentes colecciones y provenientes de las tres zonas de interés: Pacífico ($n = 3$), cuenca del río Cauca ($n = 6$) y cuenca del río Patía ($n = 5$) (Anexo 2).

La terminología empleada para realizar las descripciones de los hemipenes fue la propuesta por Dowling & Savage (1960), con algunas adiciones y aclaraciones realizadas por otros autores (Branch, 1986; Keogh, 1999; Myers & Campbell, 1981; Myers & McDowell, 2014; Myers, 1974; Zaher, 1999). Los caracteres hemipenianos utilizados en las comparaciones entre poblaciones fueron los propuestos por Carrasco *et al.* (2012) y Jadin *et al.* (2010) (Tabla 3).

Tabla 3. Caracteres hemipenianos empleados.

Carácter hemipeniano	Autor
Longitud Capitulo/Longitud Lóbulo	Carrasco <i>et al.</i> (2012)
Porcentaje del Lóbulo cubierto por espinas	

Longitud Lóbulo	
Longitud Zona Espinosa	
Longitud Zona Caliculada	
Longitud Bifurcacion del <i>Sulcus Spermaticus</i> a bifurcacion de lobulos	
Longitud de la espina más larga	Jadin <i>et al.</i> (2010)
Hileras de espinas por lóbulo	
Espinas por lóbulo	
Espinas en la base del lóbulo	
Espinas en la base del Calice	
Espinas alrededor del <i>Sulcus Spermaticus</i>	
Hileras de Cálices	

5.3.1 Método de preparación

Todos los hemipenes fueron preparados a partir de especímenes preservados usando el método descrito por Pesantes (1994). A cada espécimen se le realizó una incisión superficial en la sección de la línea media ventral de la cola para remover el hemipene; una vez removido se sumergió en solución de Hidróxido de Potasio (KOH) al 2% a 25°C para que así la estructura perdiera rigidez y se ablandasen los tejidos fijados. Posteriormente, se realizó la eversión del órgano empleando fórceps de punta redonda y se rellenó cuidadosamente con solución líquida de agar – agar.

Debido a que el tejido hemipenial es muy delicado, durante la eversión algunos de los órganos preparados sufrieron daños; estos pequeños agujeros fueron parchados con pegamento de cianoacrilato tal como sugiere Zaher (1999).

5.4 Tratamiento de datos y diseño experimental

Debido a que el número de individuos revisados por cada localidad fue muy heterogéneo, y con el fin de lograr un adecuado tratamiento de la variación geográfica de las poblaciones, las localidades fueron agrupadas en tres grupos que coinciden con las tres cuencas hidrográficas: Cauca, Pacífico y Patía (Figura 1). Se optó por realizar el agrupamiento por cuencas debido a las características geológicas, fisiográficas y climáticas que presenta cada una de estas; además la variación fenotípica de las poblaciones del complejo *Bothrops asper* reportada por Folleco-Fernández (2010) puede ajustarse adecuadamente al agrupamiento por cuencas.

En primera instancia, para cada uno de los parámetros evaluados (lepidosis, morfometría y algunos caracteres hemipenianos) se determinó si los datos se ajustaban a la distribución normal empleando el test de normalidad de Shapiro – Wilk y si presentaban homogeneidad de varianzas por medio de la prueba de Brown-Forsythe, el cual es un test de tipo Levene basado en la desviación absoluta de las medias. Los datos de lepidosis al no presentar una distribución normal fueron tratados con estadística no paramétrica; el dimorfismo sexual para este parámetro fue evaluado por medio del test de suma de rangos de Wilcoxon con corrección continua. Debido al dimorfismo sexual encontrado en este y otros estudios (Campbell & Lamar, 2004; Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009; Sasa, 2002) y con el fin de evitar incongruencias causadas por la variación no-geográfica al interior de los grupos establecidos, las comparaciones interpoblacionales fueron realizadas para machos y hembras de forma separada.

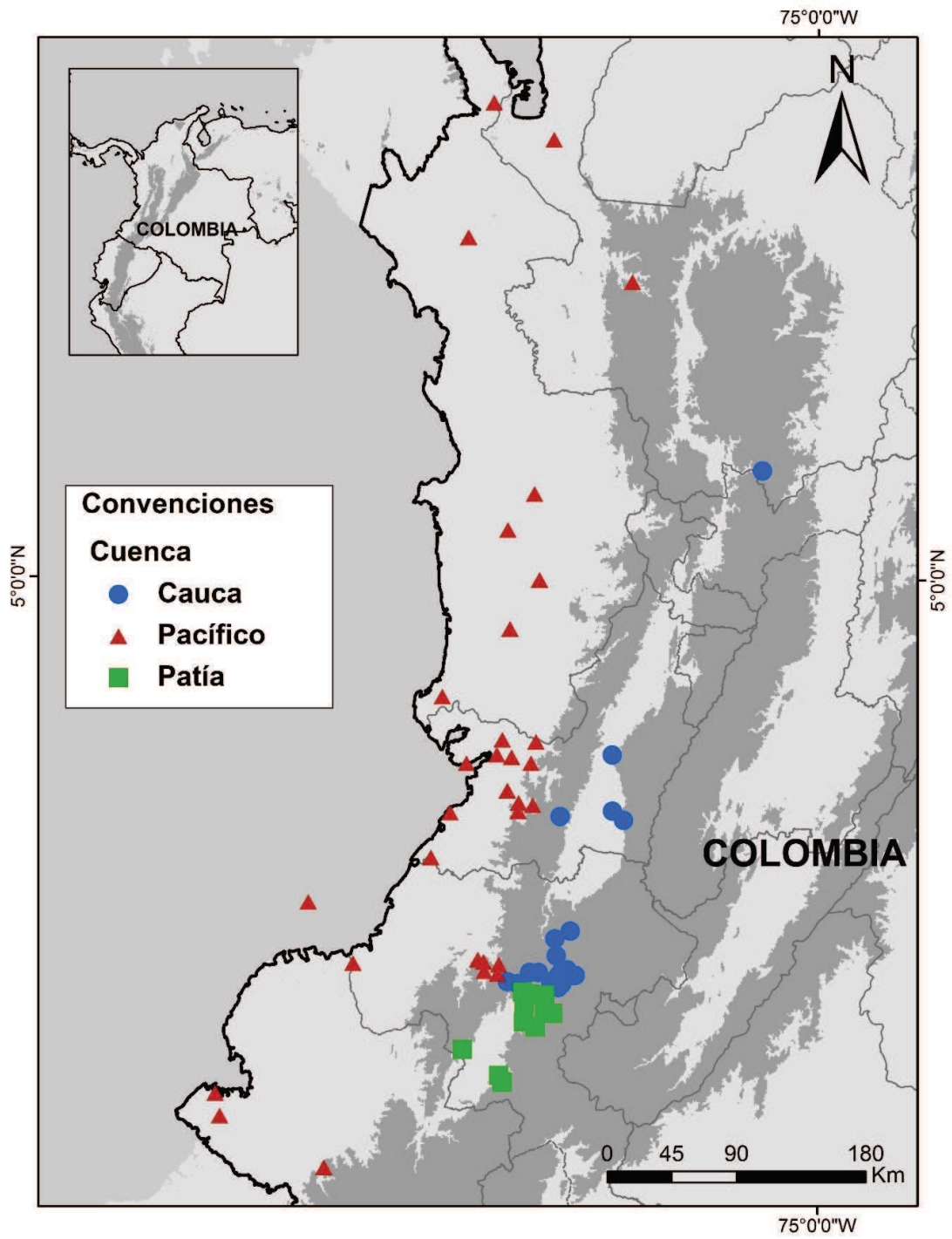


Figura 1. Mapa de las localidades muestreadas agrupadas por cuencas.

Debido a que existe evidencia de que los caracteres de lepidosis no varían con la edad del individuo (Sasa, 2002), este tipo de variación no-geográfica no fue tenido en cuenta; por lo tanto, las comparaciones interpoblacionales, en cuanto a lepidosis, fueron realizadas por medio de un ANOVA de Kruskal – Wallis y posteriormente se realizó una prueba post-hoc Student-Newman-Keuls.

Para el parámetro de morfometría, el efecto no-geográfico del tamaño y la alometría fue evitado por medio de un ANCOVA aplicado a cada grupo por separado. Se empleó como covariables la longitud rostro-cloaca (LRC) para las variables morfométricas del cuerpo y la longitud de la cabeza para las variables morfométricas de la cabeza; los residuos obtenidos de las regresiones del ANCOVA fueron considerados libres de los efectos alométricos y de tamaño. El dimorfismo sexual de este parámetro fue evaluado por medio de una prueba *T* de Student, mientras que las comparaciones interpoblacionales fueron realizadas para machos y hembras por separado empleando un ANOVA paramétrico y una prueba post-hoc de Tukey, debido al ajuste a la curva normal y homogeneidad de varianzas de los datos. Los especímenes fueron considerados adultos cuando excedían los 1100 mm y 980 mm de longitud total, en hembras y machos respectivamente, tal como sugieren Solórzano & Cerdas (1989) para poblaciones de Costa Rica.

Los datos de los caracteres hemipenianos mostraron una distribución normal, por lo tanto las comparaciones interpoblacionales de estos caracteres fueron analizados por medio de un ANOVA paramétrico y una prueba post-hoc de Tukey.

Para la aplicación de los análisis multivariantes solo se tuvieron en cuenta los parámetros de lepidosis y morfometría. En primer lugar se seleccionaron los caracteres de lepidosis que mostraron diferencias significativas entre grupos, mientras que para la selección de las variables morfométricas se aplicó un análisis de componentes principales (PCA) con el fin de obtener las variables que mostraban mayor variabilidad. Posteriormente, con base en estas variables se realizó un análisis discriminante para lograr examinar los patrones de variación geográfica de los grupos previamente establecidos. Con el fin de evaluar los supuestos y la

capacidad resolutive del análisis discriminante, conjuntamente con este, se realizó un análisis discriminante cuadrático. Todos los análisis multivariantes fueron realizados para machos y hembras por separado, y a partir de la matriz de correlaciones debido a que las variables fueron medidas en diferentes unidades y con el fin de evitar que las diferencias en varianzas generaran que ciertas variables tuvieran mayor peso y llegaran a producir sesgos en los resultados.

Todos los análisis estadísticos y los respectivos gráficos fueron realizados por medio de la interfaz gráfica RWizard (Guisande *et al.*, 2014) del software de libre acceso R.

6. RESULTADOS

6.1 Lepidosis

Las poblaciones de serpientes del complejo *Bothrops asper* tratadas en este estudio (Figura 2) presentan patrones de lepidosis variables (Tabla 4). Sin embargo, comunmente en la cabeza existen entre 7 y 9 supralabiales, de las cuales, la segunda (raramente la tercera) esta fusionada con la prelacunal; las infralabiales varían entre 9 y 12, pero usualmente existen 10 y por lo general las 3 primeras están en contacto con las geniales; pueden presentar entre 5 y 9 escamas en contacto con el ojo, pero normalmente poseen 6 (dos preoculares, dos postoculares, una supraocular y una subocular); las suboculares son estrechas y están separadas de la supralabiales por una o dos hileras de escamas, formando entre 3 y 4 interoculolabiales; las prefoveales usualmente varían entre 2 y 3 pero pueden llegar a encontrarse hasta 5 escamas.

En la zona dorsal de la cabeza, en contacto con la rostral se encuentran un par de internasales raramente separadas por una pequeña escama; en la zona cantal generalmente existen 3 intercantales pero pueden hallarse entre 2 y 6; las supraoculares pueden estar rodeadas por un rango de 9 a 14 escamas, y están separadas entre sí usualmente por 6 escamas quilladas (pueden existir entre 3 y 9) que forman las intersupraoculares; en la zona posterior de la cabeza pueden existir entre 23 y 34 interrietales. En la parte ventral de la cabeza existen entre 1 y 3 (normalmente 2) preventrales, en medio de las geniales y las preventrales se pueden hallar entre 3 y 6 gulares.

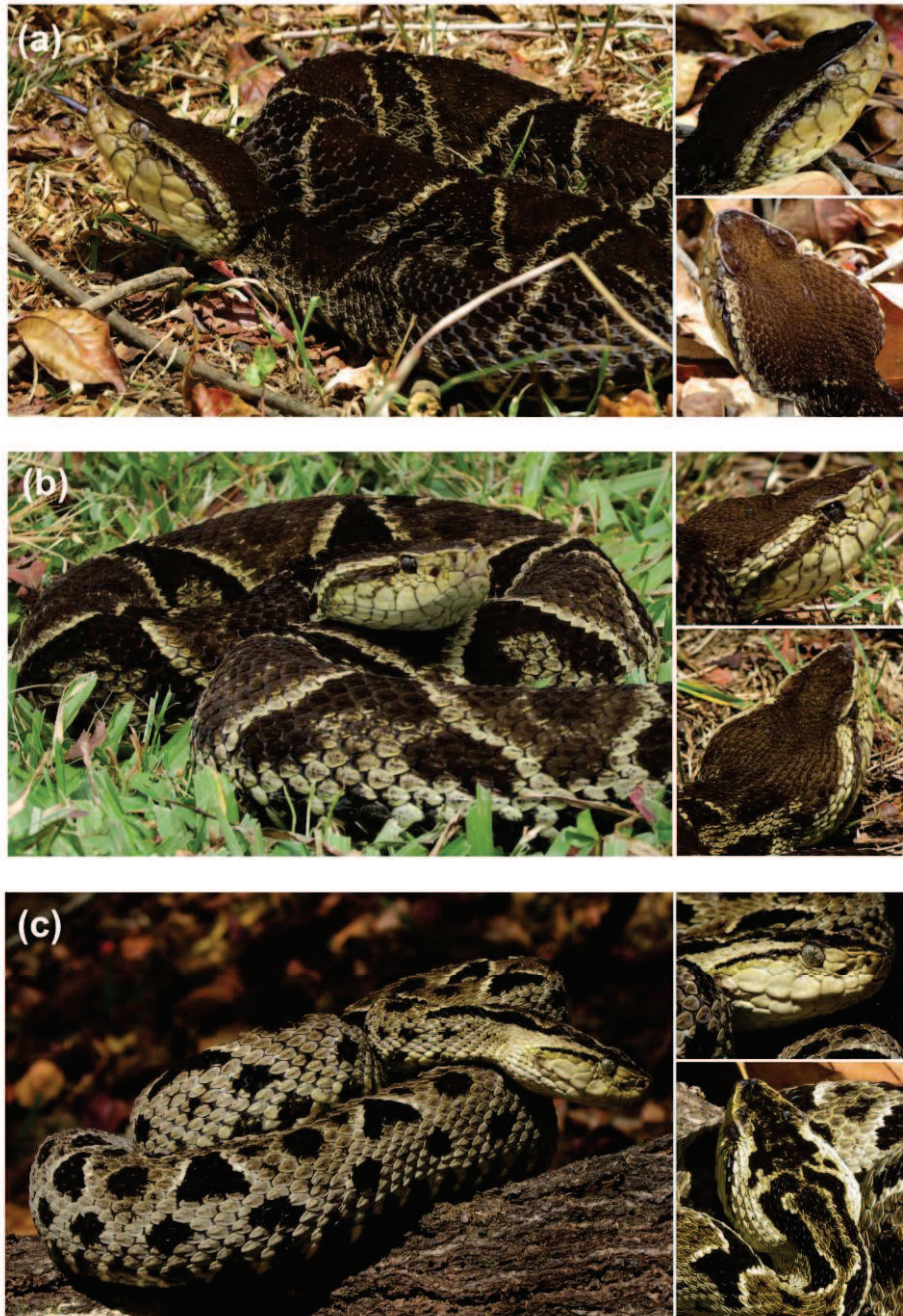


Figura 2. Aspecto general de las serpientes pertenecientes a las tres poblaciones de serpientes del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. (a) Cuenca del Pacífico, (b) cuenca del río Cauca, (c) cuenca del río Patía. Vista general (izquierda), vista lateral de la cabeza (superior derecha), vista dorsal de la cabeza (inferior derecha). Fotografías: J. Claros.

Los patrones de lepidosis en el cuerpo, al igual que en la cabeza, presentan gran variabilidad, pueden existir entre 174 a 204 ventrales y entre 42 a 75 subcaudales divididas. Las escamas dorsales son quilladas y están dispuestas en hileras que presentan un patrón más o menos regular; el número máximo de hileras al medio cuerpo puede ir desde 21 hasta 29 (usualmente 25 – 27). Desde la parte media del cuerpo hasta la zona cercana a la cloaca (la longitud de una cabeza antes de la cloaca) pueden existir entre 2 y 4 reducciones de hileras dorsales, dando como resultado 17 a 21 (normalmente 19 – 21) hileras dorsales cerca a la cloaca. Las reducciones en las hileras dorsales comúnmente se presentan en la zona de las hileras 4 a 7, pero pueden encontrarse en las primeras hileras e incluso en las hileras vertebrales (Tabla 8 y 9).

Tabla 4. Variación en los caracteres de lepidosis en machos y hembras de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. Rango (media \pm desviación estándar) [n]

Carácter	Pacífico		Cauca		Patía	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Número máximo de hileras dorsales	23 – 27 (24.65 \pm 0.93) [29]	25 – 29 (26.25 \pm 1.15) [24]	21 – 25 (23.86 \pm 1.24) [15]	25 – 27 (25.48 \pm 0.87) [29]	23 – 25 (24.68 \pm 0.74) [19]	25 – 27 (25.96 \pm 1.01) [25]
Hileras dorsales cerca a la cloaca	17 – 21 (19.00 \pm 0.75) [29]	19 – 21 (19.66 \pm 0.96) [24]	17 – 21 (19.00 \pm 0.75) [15]	19 – 21 (19.41 \pm 0.82) [29]	17 – 21 (19.15 \pm 0.83) [19]	19 – 21 (19.92 \pm 0.99) [25]
Número de Reducciones	2 – 3 (2.82 \pm 0.39) [28]	2 – 4 (3.26 \pm 0.54) [23]	2 – 3 (2.38 \pm 0.50) [13]	2 – 4 (3.03 \pm 0.34) [26]	2 – 4 (2.76 \pm 0.56) [17]	2 – 4 (3.00 \pm 0.58) [24]
Gulares	4 – 5 (4.24 \pm 0.43) [29]	4 – 5 (4.54 \pm 0.50) [24]	4 – 6 (4.71 \pm 0.72) [14]	4 – 5 (4.35 \pm 0.48) [28]	3 – 6 (5.00 \pm 0.88) [19]	3 – 6 (4.66 \pm 0.76) [24]
Preventrales	1 – 3 (2.03 \pm 0.62) [29]	1 – 3 (2.16 \pm 0.56) [24]	1 – 3 (2.00 \pm 0.65) [16]	1 – 3 (2.06 \pm 0.65) [29]	1 – 3 (2.00 \pm 0.68) [18]	1 – 3 (2.00 \pm 0.57) [25]
Ventrales	177 – 197 (189.13 \pm 5.04) [29]	184 – 203 (190.83 \pm 4.79) [24]	174 – 184 (179.80 \pm 2.95) [15]	176 – 204 (183.58 \pm 5.03) [29]	174 – 200 (191.10 \pm 7.12) [19]	179 – 204 (196.36 \pm 5.75) [25]

...continuación **Tabla 4**

	55 – 75	56 – 70	42 – 70	47 – 65	57 – 73	45 – 62
Subcaudales	(66.44 ± 5.32) [29]	(62.00 ± 3.06) [24]	(59.30 ± 7.30) [13]	(56.07 ± 4.57) [27]	(64.00 ± 3.94) [16]	(56.16 ± 3.71) [25]
Supralabiales	7 – 8 (7.03 ± 0.18) [29]	7 – 8 (7.12 ± 0.33) [24]	7 – 8 (7.13 ± 0.35) [15]	7 – 8 (7.10 ± 0.30) [29]	7 – 9 (7.52 ± 0.61) [19]	7 – 8 (7.63 ± 0.49) [19]
Infralabiales	9 – 11 (9.86 ± 0.63) [29]	9 – 12 (10.41 ± 0.82) [24]	8 – 10 (9.28 ± 0.61) [14]	8 – 11 (9.86 ± 0.63) [29]	9 – 12 (10.00 ± 0.81) [19]	9 – 12 (10.44 ± 0.91) [25]
Inter-supraoculares	3 – 9 (6.31 ± 1.36) [29]	4 – 9 (6.50 ± 1.28) [24]	4 – 9 (7.06 ± 1.22) [15]	5 – 9 (6.93 ± 0.75) [29]	3 – 9 (6.16 ± 1.58) [18]	6 – 9 (7.08 ± 0.66) [23]
Interrictales	23 – 33 (29.10 ± 1.75) [29]	26 – 33 (29.87 ± 1.70) [24]	26 – 29 (27.80 ± 1.08) [15]	23 – 32 (26.65 ± 1.83) [29]	25 – 31 (29.29 ± 1.68) [17]	24 – 34 (29.73 ± 2.35) [23]
Escamas en contacto con el ojo	6 – 9 (6.62 ± 0.94) [29]	6 – 8 (6.70 ± 0.69) [24]	5 – 7 (6.00 ± 0.65) [15]	5 – 8 (6.40 ± 0.88) [27]	6 – 7 (6.22 ± 0.42) [18]	6 – 9 (6.45 ± 0.75) [20]
Escamas en contacto con la supraocular	9 – 14 (11.37 ± 1.11) [29]	10 – 14 (11.54 ± 1.02) [24]	10 – 12 (11.26 ± 0.59) [15]	9 – 14 (11.31 ± 1.16) [29]	9 – 12 (10.05 ± 0.93) [18]	9 – 12 (10.73 ± 0.75) [23]
Escamas en contacto con 3ra supralabial	5 – 6 (5.20 ± 0.41) [29]	5 – 6 (5.20 ± 0.41) [24]	5 – 6 (5.21 ± 0.42) [14]	5 – 6 (5.10 ± 0.30) [29]	5 – 6 (5.10 ± 0.31) [19]	5 – 6 (5.18 ± 0.39) [22]
Internasales	2 – 3 (2.35 ± 0.48) [28]	2 – 3 (2.13 ± 0.35) [22]	2 – 3 (2.26 ± 0.45) [15]	2 – 3 (2.17 ± 0.38) [29]	2 – 3 (2.16 ± 0.38) [18]	2 – 3 (2.21 ± 0.42) [23]
Intercantales	2 – 4 (2.82 ± 0.66) [28]	2 – 6 (2.78 ± 0.85) [23]	2 – 4 (2.80 ± 0.56) [15]	2 – 4 (2.89 ± 0.40) [29]	2 – 3 (2.83 ± 0.38) [18]	3 – 4 (3.08 ± 0.28) [23]
Inter-oculolabiales	3 – 4 (3.17 ± 0.38) [29]	3 – 4 (3.45 ± 0.50) [24]	3 (3.00) [14]	3 – 4 (3.25 ± 0.44) [27]	3 – 4 (3.22 ± 0.42) [18]	3 – 4 (3.57 ± 0.50) [21]
Prefoveales	2 – 4 (2.62 ± 0.77) [29]	1 – 5 (2.78 ± 0.79) [23]	2 – 6 (3.53 ± 1.18) [15]	2 – 4 (2.89 ± 0.73) [28]	2 – 5 (2.94 ± 0.93) [18]	2 – 5 (2.80 ± 0.83) [20]

6.1.1 Dimorfismo sexual

El test de Wilcoxon mostró que para los especímenes agrupados por cuencas (Pacífico, Cauca y Patía) existen diferencias significativas entre machos y hembras en los siguientes caracteres: subcaudales, infralabiales y número máximo de hileras dorsales (Tabla 5). Los machos presentan un mayor número de subcaudales y un menor número de infralabiales que las hembras; en cuanto al número máximo de hileras dorsales los machos usualmente presentan entre 23 y 25 hileras dorsales, mientras que las hembras pueden llegar a tener de 25 a 27 o incluso 29 hileras (Figura 3). Para algunos caracteres solo se encontró dimorfismo sexual en dos de las tres cuencas (Tabla 5): Pacífico y Patía (hileras dorsales cerca a la cloaca e interoculolabiales), Cauca y Patía (ventrales), Pacífico y Cauca (número de reducciones). Generalmente los machos tienen 19 hileras dorsales cerca a la cloaca, mientras que las hembras tienen entre 19 y 21; las hembras pueden presentar entre 3 y 4 interoculolabiales, mientras que los machos rara vez tienen más de 3 interoculolabiales; relacionado al hecho de que los machos tienen un menor número en el máximo de hileras dorsales que las hembras, el número de reducciones en los machos es menor que en las hembras, usualmente las hembras tienen entre 3 y 4 reducciones, mientras que los machos tienen entre 2 y 3 reducciones (Tabla 5); en el caso de las escamas ventrales también se observa que las hembras tienen mayor número de escamas que los machos (Figura 3).

Por último, algunos caracteres presentaron dimorfismo sexual solo para una cuenca en particular (Tabla 5), tal es el caso del número de gulares para los especímenes del Pacífico, las interrietales y las prefoveales para la cuenca del Cauca, y las intercantaes y las escamas en contacto con la supraocular para la cuenca del Patía. En general, las hembras tienen un mayor número gulares, intercantaes y escamas en contacto con el ojo, que los machos; mientras que para los caracteres prefoveales e interrietales, los machos poseen mayor cantidad de escamas (Figura 3).

Tabla 5. Dimorfismo sexual en los caracteres de lepidosis para cada población del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. Me = mediana; S = desviación estándar; n = número muestral; CE = comparación estadística (W = test de suma de rangos de Wilcoxon); (P < 0.05).

Carácter		Pacífico		Cauca		Patía	
		Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Número máximo de hileras dorsales	Me	25.00	27.00	24.00	25.00	25.00	25.00
	S	0.93	1.15	1.24	0.87	0.74	1.01
	n	29	24	17	29	17	25
	CE	W = 569.5 P = 5.929e-06		W = 358 P = 3.771e-05		W = 371 P = 0.0001542	
Hileras dorsales cerca a la cloaca	Me	19.00	19.00	19.00	19.00	19.00	19.00
	S	0.75	0.96	0.75	0.82	0.83	0.99
	n	29	24	17	29	17	25
	CE	W = 456 P = 0.008356		W = 259.5 P = 0.125		W = 325 P = 0.0149	
Número de Reducciones	Me	3.00	3.00	2.00	3.00	3.00	3.00
	S	0.39	0.54	0.50	0.34	0.56	0.58
	n	28	23	15	26	15	24
	CE	W = 446 P = 0.002188		W = 271.5 P = 0.0001107		W = 244 P = 0.2123	
Gulares	Me	4.00	5.00	5.00	4.00	5.00	5.00
	S	0.43	0.50	0.72	0.48	0.88	0.76
	n	29	24	16	28	17	24
	CE	W = 452.5 P = 0.0269		W = 144 P = 0.1146		W = 174.5 P = 0.1664	
Preventrales	Me	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
	S	0.62	0.56	0.65	0.65	0.68	0.57
	n	29	24	16	29	17	25
	CE	W = 385 P = 0.4429		W = 229.5 P = 0.7466		W = 225 P = 1	
Ventrales	Me	190.00	190.00	181.00	183.00	193.00	197.00
	S	5.04	4.79	2.95	5.03	7.12	5.75
	n	29	24	17	29	17	25
	CE	W = 389 P = 0.4676		W = 340.5 P = 0.002262		W = 361 P = 0.003462	
Subcaudales	Me	67.00	61.50	62.00	57.00	64.00	56.00
	S	5.32	3.06	7.30	4.57	3.94	3.71
	n	29	24	15	27	14	25
	CE	W = 173.5 P = 0.001819		W = 104 P = 0.03984		W = 21.5 P = 1.833e-06	
Supralabiales	Me	7.00	7.00	7.00	7.00	7.00	8.00
	S	0.18	0.33	0.35	0.30	0.61	0.49
	n	29	24	17	29	17	25
	CE	W = 379.5 P = 0.2261		W = 211 P = 0.787		W = 242 P = 0.9138	
Infralabiales	Me	10.00	10.00	9.00	10.00	10.00	11.00
	S	0.63	0.82	0.61	0.63	0.81	0.91
	n	29	24	16	29	17	25

...continuación **Tabla 5**

	CE	W = 471.5 P = 0.01432		W = 297.5 P = 0.005675		W = 307.5 P = 0.08272	
Inter-supraoculares	Me	6.00	7.00	7.00	7.00	6.50	7.00
	S	1.36	1.28	1.22	0.75	1.58	0.66
	n	29	24	17	29	16	23
	CE	W = 375 P = 0.6252		W = 186 P = 0.3984		W = 280 P = 0.03775	
Interrictales	Me	29.00	29.00	28.00	27.00	29.00	30.00
	S	1.75	1.70	1.08	1.83	1.68	2.35
	n	29	24	16	29	16	23
	CE	W = 424 P = 0.1612		W = 111.5 P = 0.007102		W = 223 P = 0.4527	
Escamas en contacto con el ojo	Me	6.00	7.00	6.00	6.00	6.00	6.00
	S	0.94	0.69	0.65	0.88	0.42	0.75
	n	29	24	17	27	16	20
	CE	W = 397.5 P = 0.3331		W = 250.5 P = 0.1692		W = 205 P = 0.3643	
Escamas en contacto con la supraocular	Me	11.00	11.50	11.00	12.00	10.00	11.00
	S	1.11	1.02	0.59	1.16	0.93	0.75
	n	29	24	17	29	16	23
	CE	W = 379.5 P = 0.5589		W = 235.5 P = 0.6448		W = 292.5 P = 0.01803	
Escamas en contacto con 3ra supralabial	Me	5.00	5.00	5.00	5.00	5.00	5.00
	S	0.41	0.41	0.42	0.30	0.31	0.39
	n	29	24	16	29	17	22
	CE	W = 348.5 P = 1		W = 180.5 P = 0.3422		W = 225 P = 0.5081	
Internasales	Me	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
	S	0.48	0.35	0.45	0.38	0.38	0.42
	n	28	22	17	29	16	23
	CE	W = 240 P = 0.08255		W = 197 P = 0.4786		W = 217.5 P = 0.702	
Intercantales	Me	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
	S	0.66	0.85	0.56	0.40	0.38	0.28
	n	28	23	17	29	16	23
	CE	W = 295 P = 0.5698		W = 238.5 P = 0.4868		W = 256.5 P = 0.02346	
Inter-oculolabiales	Me	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	4.00
	S	0.38	0.50	0.00	0.44	0.42	0.50
	n	29	24	16	27	16	21
	CE	W = 447.5 P = 0.02613		W = 238 P = 0.04082		W = 255 P = 0.03037	
Prefoveales	Me	2.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
	S	0.77	0.79	1.18	0.73	0.93	0.83
	n	29	23	17	28	16	20
	CE	W = 383.5 P = 0.3218		W = 136 P = 0.04483		W = 165.5 P = 0.6614	

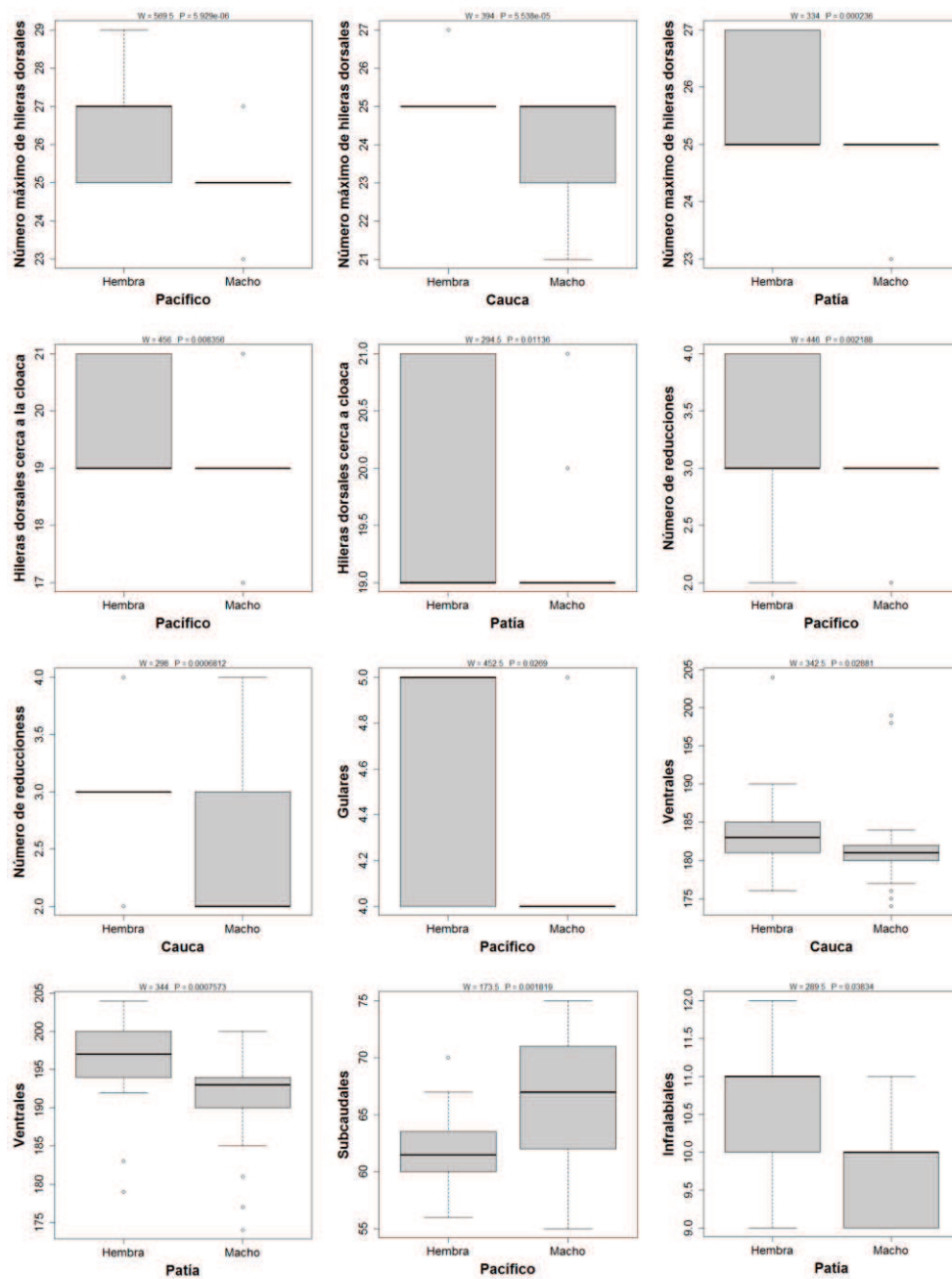


Figura 3. Diagramas de caja para los caracteres de lepidosis con dimorfismo sexual significativo al interior de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

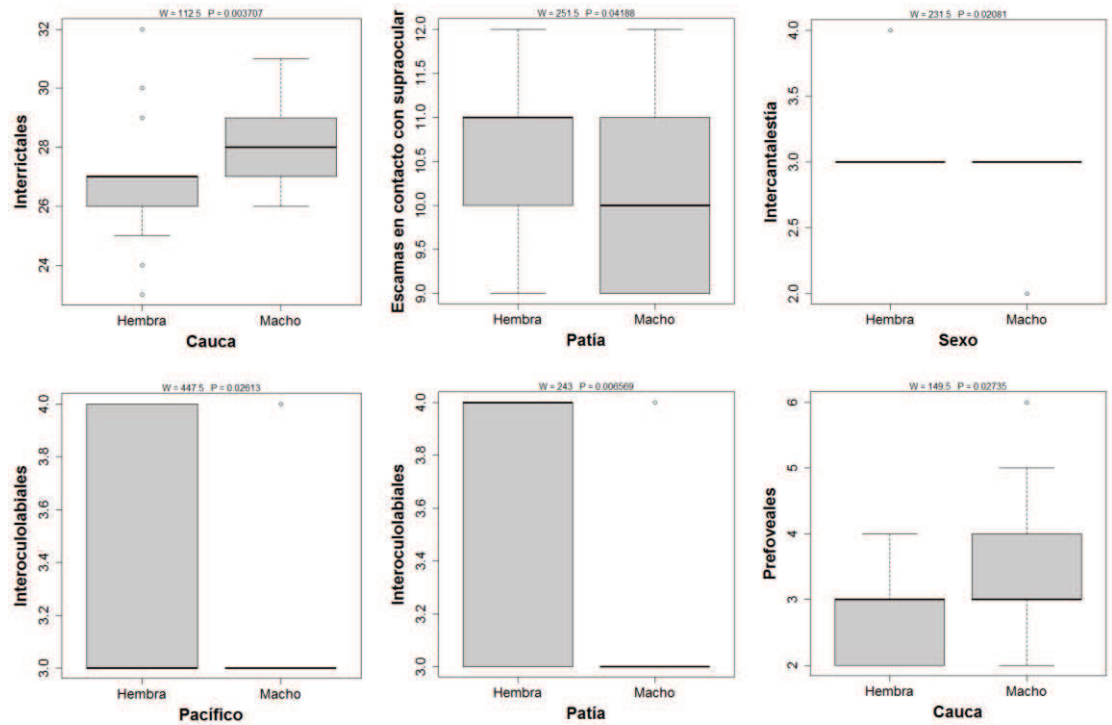


Figura 3 (...continuación). Diagramas de caja para los caracteres de lepidosis con dimorfismo sexual significativo al interior de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

6.1.2 Variación geográfica y comparación interpoblacional

Al comparar los caracteres de lepidosis entre las hembras de las tres poblaciones, el ANOVA de Kruskal-Wallis y las comparaciones Student-Newman-Keuls mostraron que el único carácter que conjuntamente muestra diferencias significativas para las tres poblaciones es el número de ventrales. Al observar los valores de la mediana para cada una de las poblaciones se encontró que las hembras del Pacífico presentan valores cercanos a 190 ventrales, mientras que para las hembras de las poblaciones del Cauca y el Patía este carácter toma valores cercanos a 183 y 197 ventrales, respectivamente (Tabla 6).

Los caracteres: número máximo de hileras dorsales, subcaudales, infralabiales e interrietales muestran diferencias significativas entre las hembras de las poblaciones del Pacífico y el Cauca (Tabla 6). En las hembras del Pacífico es mucho más común encontrar un número máximo de 25 o 27 hileras dorsales, mientras que para las hembras del Cauca este carácter parece ser más estable y por lo tanto exhiben como máximo 25, pocas veces 27, hileras dorsales. Las hembras del Cauca presentan un rango de 47 – 65 subcaudales, mientras que las hembras del Pacífico al parecer tienen un número de subcaudales mayor, 56 – 70 escamas. En cuanto a las infralabiales e interrietales, al parecer existe un patrón similar, pues las hembras del Pacífico presentan números mayores que las hembras del Cauca en los conteos de estos caracteres; las hembras del Cauca pueden presentar entre 8 y 11 infralabiales, mientras que las hembras del Pacífico presentan entre 9 y 12 escamas; las interrietales pueden variar entre 23 y 32 para las hembras del Cauca, mientras que para las hembras del Pacífico existen entre 26 y 33 interrietales.

Para las hembras de las cuencas del Pacífico y Patía se encontraron diferencias significativas en los caracteres: subcaudales, supralabiales, intercantales y escamas en contacto con la supraocular (Tabla 6). Las hembras del Pacífico parecen presentar un mayor número de subcaudales y escamas en contacto con la supraocular que las hembras del Patía, ya que el rango de subcaudales en las hembras del Patía es de 45 – 62, mientras que las hembras del Pacífico presentan 56 – 70 subcaudales. Las escamas en contacto con la supraocular varían entre 10 y 14 para las hembras del Pacífico, y entre 9 y 12 para las hembras del Patía. Las hembras del Pacífico usualmente presentan 7 supralabiales mientras que las hembras del Patía por lo general tienen 8 supralabiales; en las hembras del Patía es mucho más común encontrar 3 intercantales que en las hembras del Pacífico, que pueden llegar a presentar 3 intercantales pero normalmente poseen 2 (Figura 4).

Tabla 6. Comparación interpoblacional de los caracteres de lepidosis entre hembras de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. Me = media; S = desviación estándar; n = número muestral; CE = comparación estadística (H = ANOVA de Kruskal-Wallis) ($P < 0.05$) (* = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$).

Carácter		Pacífico	Cauca	Patía
Número máximo de hileras dorsales	Me	27.00	25.00	25.00
	S	1.15	0.87	1.01
	n	24	29	25
	CE	H = 7.0205 P = 0.02989 Pacífico – Cauca: *		
Hileras dorsales cerca a la cloaca	Me	19.00	19.00	19.00
	S	0.96	0.82	0.99
	n	24	29	25
	CE	H = 4.1114 P = 0.128		
Número de Reducciones	Me	3.00	3.00	3.00
	S	0.54	0.34	0.58
	n	23	26	24
	CE	H = 3.7135 P = 0.1562		
Gulares	Me	5.00	4.00	5.00
	S	0.50	0.48	0.76
	n	24	28	24
	CE	H = 3.3428 P = 0.188		
Preventrales	Me	2.00	2.00	2.00
	S	0.56	0.65	0.57
	n	24	29	25
	CE	H = 0.94817 P = 0.6225		
Ventrales	Me	190.00	183.00	197.00
	S	4.79	5.03	5.75
	n	24	29	25
	CE	H = 41.353 P = 1.048e-09 Pacífico – Cauca: ** Pacífico – Patía: * Cauca – Patía: **		
Subcaudales	Me	61.50	57.00	56.00
	S	3.06	4.57	3.71
	n	24	27	25
	CE	H = 30.342 P = 2.578e-07 Pacífico – Cauca: ** Pacífico – Patía: **		
Supralabiales	Me	7.00	7.00	8.00
	S	0.33	0.30	0.49
	n	24	29	25
	CE	H = 15.093 P = 0.0005278 Pacífico – Patía: ** Cauca – Patía: **		
Infralabiales	Me	10.00	10.00	11.00
	S	0.82	0.63	0.91
	n	24	29	25

...continuación **Tabla 6**

	CE		H = 8.4651 P = 0.01452	
			Pacífico – Cauca: *	
			Cauca – Patía: *	
Intersupraoculares	Me	7.00	7.00	7.00
	S	1.28	0.75	0.66
	n	24	29	23
	CE		H = 4.4152 P = 0.11	
Interrictales	Me	29.00	27.00	30.00
	S	1.70	1.83	2.35
	n	24	29	23
	CE		H = 30.783 P = 2.068e-07	
			Pacífico – Cauca: **	
			Cauca – Patía: **	
Escamas en contacto con el ojo	Me	7.00	6.00	6.00
	S	0.69	0.88	0.75
	n	24	27	20
	CE		H = 2.9891 P = 0.2243	
Escamas en contacto con la supraocular	Me	11.50	12.00	11.00
	S	1.02	1.16	0.75
	n	24	29	23
	CE		H = 8.0859 P = 0.01755	
			Pacífico – Patía: *	
			Cauca – Patía: *	
Escamas en contacto con 3ra supralabial	Me	5.00	5.00	5.00
	S	0.41	0.30	0.39
	n	24	29	22
	CE		H = 1.1693 P = 0.5573	
Internasales	Me	2.00	2.00	2.00
	S	0.35	0.38	0.42
	n	22	29	23
	CE		H = 0.50636 P = 0.7763	
Intercantales	Me	3.00	3.00	3.00
	S	0.85	0.40	0.28
	n	23	29	23
	CE		H = 8.8129 P = 0.0122	
			Pacífico – Patía: *	
Interoculolabiales	Me	3.00	3.00	4.00
	S	0.50	0.44	0.50
	n	24	27	21
	CE		H = 4.9238 P = 0.08527	
Prefoveales	Me	3.00	3.00	3.00
	S	0.79	0.73	0.83
	n	23	28	20
	CE		H = 0.13866 P = 0.933	

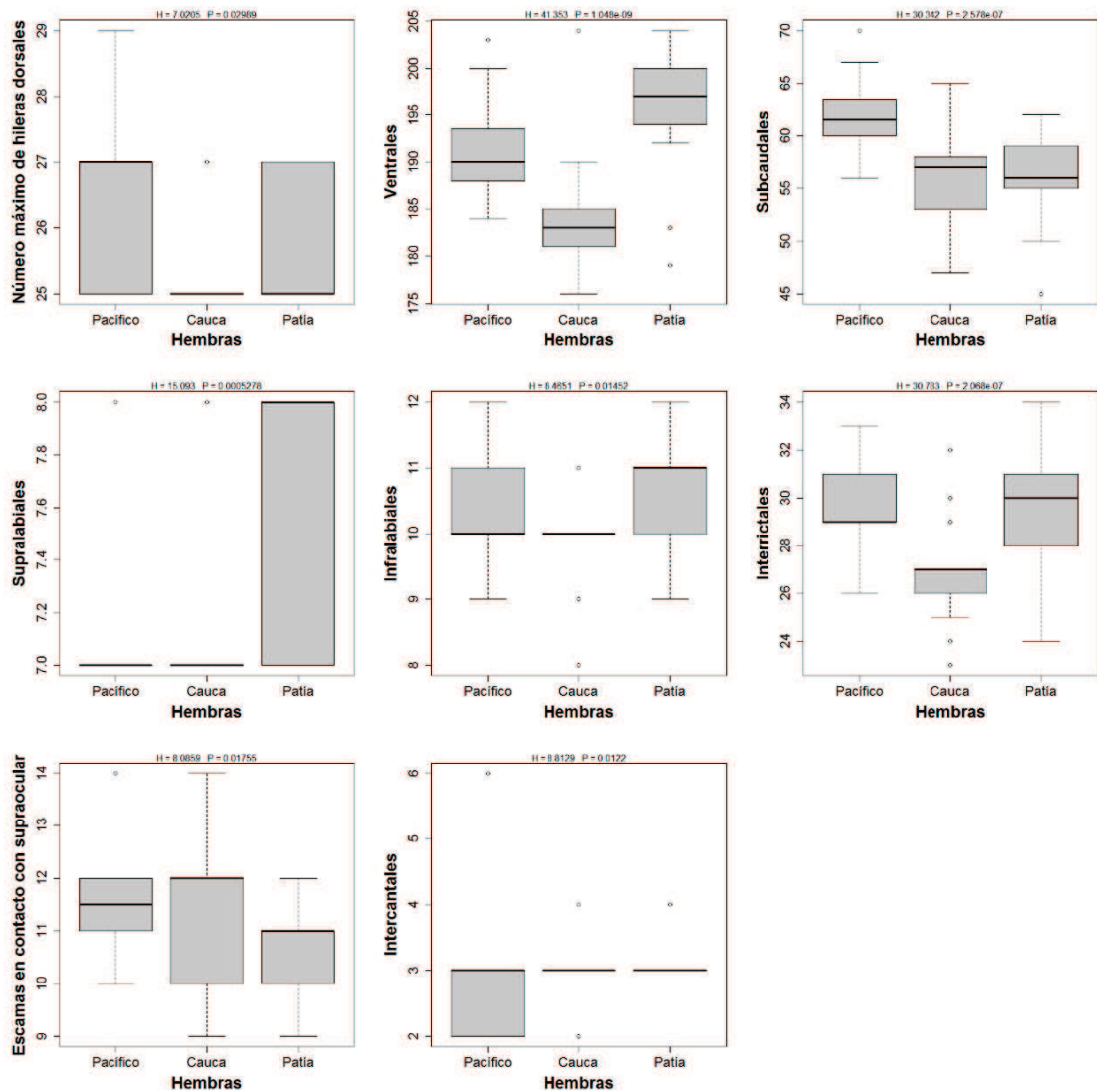


Figura 4. Diagramas de caja de los caracteres de lepidosis en hembras con diferencias significativas entre las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

Para las poblaciones de las cuencas del Cauca y Patía existe diferencias significativas entre hembras para los caracteres: supralabiales, infralabiales, interrictales y escamas en contacto con la supraocular (Tabla 6). Las hembras del Patía usualmente presentan 8 supralabiales y las del Cauca normalmente presentan

7; para las infralabiales, las hembras del Cauca generalmente poseen 10 escamas mientras que las hembras del Patía por lo regular tienen 11 escamas. Las interrietales en las hembras del Cauca pueden variar entre 23 y 32, mientras que para las hembras del Patía entre 24 y 34; las escamas en contacto con la supraocular presentan rangos entre 9 – 14 para el Cauca y 9 – 12 para el Patía (Figura 4).

Al observar los resultados del ANOVA de Kruskal-Wallis y las comparaciones Student-Newman-Keuls en los machos de las tres poblaciones, se puede apreciar que los caracteres no presentan tanta variabilidad entre cuencas como en el caso de las hembras. Por un lado, no existe un carácter que conjuntamente muestre diferencias significativas para las tres cuencas, por ejemplo el número de ventrales varía entre los machos del Pacífico y los machos del Cauca, al igual que entre los machos del Patía y el Cauca, pero no entre machos del Pacífico y del Patía (Tabla 7).

Para los machos de las poblaciones de las cuencas del Pacífico y Cauca, existen diferencias en los caracteres: gulares, subcaudales, interrietales y prefoveales (Tabla 7). En los especímenes del Pacífico es más común encontrar 4 gulares, mientras que en los del Cauca por lo general se encuentran 5 gulares; los machos del Cauca presentan menor número de subcaudales (42 – 70) que los machos del Pacífico (55 – 75). A pesar de que los machos del Pacífico pueden llegar a tener incluso 23 o 33 interrietales, en general presentan alrededor de 29 interrietales, mientras que los machos del Cauca comúnmente presentan cerca de 28 interrietales y no tienen menos de 26 ni sobrepasan las 31 escamas; las prefoveales en los machos del Cauca se presentan generalmente como 3 escamas, mientras que en los especímenes del Pacífico usualmente existen 2 escamas (Figura 5).

Tabla 7. Comparación interpoblacional de los caracteres de lepidosis entre machos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. Me = media; S = desviación estándar; CE = comparación estadística (H = ANOVA de Kruskal-Wallis) ($P < 0.05$) (* = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$).

Carácter		Pacífico	Cauca	Patía
Número máximo de hileras dorsales	Me	25.00	24.00	25.00
	S	0.93	1.24	0.74
	n	29	17	17
	CE	H = 6.8861 P = 0.03197		
Hileras dorsales cerca a la cloaca	Me	19.00	19.00	19.00
	S	0.75	0.75	0.83
	n	29	17	17
	CE	H = 0.8663 P = 0.6485		
Número de Reducciones	Me	3.00	2.00	3.00
	S	0.39	0.50	0.56
	n	28	15	15
	CE	H = 7.4538 P = 0.02407 Pacífico – Cauca: *		
Gulares	Me	4.00	5.00	5.00
	S	0.43	0.72	0.88
	n	29	16	17
	CE	H = 12.87 P = 0.001605 Pacífico – Patía: **		
Preventrales	Me	2.00	2.00	2.00
	S	0.62	0.65	0.68
	n	29	16	17
	CE	H = 0.04362 P = 0.9784		
Ventrales	Me	190.00	181.00	193.00
	S	5.04	2.95	7.12
	n	29	17	17
	CE	H = 24.339 P = 5.186e-06 Pacífico – Cauca: ** Cauca – Patía: **		
Subcaudales	Me	67.00	62.00	64.00
	S	5.32	7.30	3.94
	n	29	15	14
	CE	H = 10.299 P = 0.005802 Pacífico – Cauca: **		
Supralabiales	Me	7.00	7.00	7.00
	S	0.18	0.35	0.61
	n	29	17	17
	CE	H = 14.721 P = 0.000636 Pacífico – Patía: *		
Infralabiales	Me	10.00	9.00	10.00
	S	0.63	1.08	0.81
	n	29	16	17
	CE	H = 8.0757 P = 0.01764 Pacífico – Cauca: * Cauca – Patía: *		

...continuación **Tabla 7**

Intersupraoculares	Me	6.00	7.00	6.50
	S	1.36	1.22	1.58
	<i>n</i>	29	17	16
	CE		$H = 4.1484$	$P = 0.1257$
Interrictales	Me	29.00	28.00	29.00
	S	1.75	1.08	1.68
	<i>n</i>	29	16	16
	CE		$H = 11.219$	$P = 0.003663$ Pacífico – Cauca: ** Cauca – Patía: **
Escamas en contacto con el ojo	Me	6.00	6.00	6.00
	S	0.94	0.65	0.42
	<i>n</i>	29	17	16
	CE		$H = 5.2935$	$P = 0.07088$
Escamas en contacto con la supraocular	Me	11.00	11.00	10.00
	S	1.11	0.59	0.93
	<i>n</i>	29	17	16
	CE		$H = 17.113$	$P = 0.0001922$ Pacífico – Patía: ** Cauca – Patía: **
Escamas en contacto con 3ra supralabial	Me	5.00	5.00	5.00
	S	0.41	0.42	0.31
	<i>n</i>	29	16	17
	CE		$H = 0.96505$	$P = 0.6172$
Internasales	Me	2.00	2.00	2.00
	S	0.48	0.45	0.38
	<i>n</i>	28	17	16
	CE		$H = 1.9591$	$P = 0.3755$
Intercantales	Me	3.00	3.00	3.00
	S	0.66	0.56	0.38
	<i>n</i>	28	17	16
	CE		$H = 0.08187$	$P = 0.9599$
Interoculolabiales	Me	3.00	3.00	3.00
	S	0.38	0.00	0.42
	<i>n</i>	29	16	16
	CE		$H = 3.3088$	$P = 0.1912$
Prefoveales	Me	2.00	3.00	3.00
	S	0.77	1.18	0.93
	<i>n</i>	29	17	16
	CE		$H = 7.0813$	$P = 0.029$ Pacífico – Cauca: *

En las cuencas del Pacífico y Patía los machos presentan diferencias significativas en los caracteres: gulares, supralabiales y escamas en contacto con la supraocular (Tabla 7). Los machos del Patía comúnmente presentan 5 gulares mientras que los machos del Pacífico en su mayoría presentan 4 gulares; los especímenes del Pacífico por lo general poseen un menor número de supralabiales (7 – 8) que los

machos del Patía, los cuales pueden llegar a tener incluso hasta 9 supralabiales. Los machos del Pacífico pueden tener hasta 14 (usualmente 11) escamas en contacto con la supraocular, mientras que los machos del Patía en general poseen 10, máximo 12 escamas en contacto con la supraocular (Figura 5).

Para los machos de las cuencas del Cauca y Patía, además de las ventrales, existen diferencias significativas en las interrietales y el número de escamas en contacto con la supraocular (Tabla 7). A pesar de que los machos de ambas poblaciones presentan rangos similares para las interrietales, los especímenes del Patía usualmente presentan un mayor número de escamas que los del Cauca. De manera similar que la situación anterior, ambas poblaciones presentan el mismo rango de escamas en contacto con la supraocular (9 – 12), pero los machos del Patía normalmente presentan 10 escamas, mientras que los del Cauca usualmente poseen 11 escamas en contacto con la supraocular (Figura 5).

A pesar de que el carácter número máximo de hileras dorsales mostro un valor significativo en el ANOVA de Kruskal-Wallis, al realizar las comparaciones Student-Newman-Keuls no se encontraron diferencias significativas entre machos de las tres poblaciones, por lo tanto este carácter no se tuvo en cuenta para posteriores análisis.

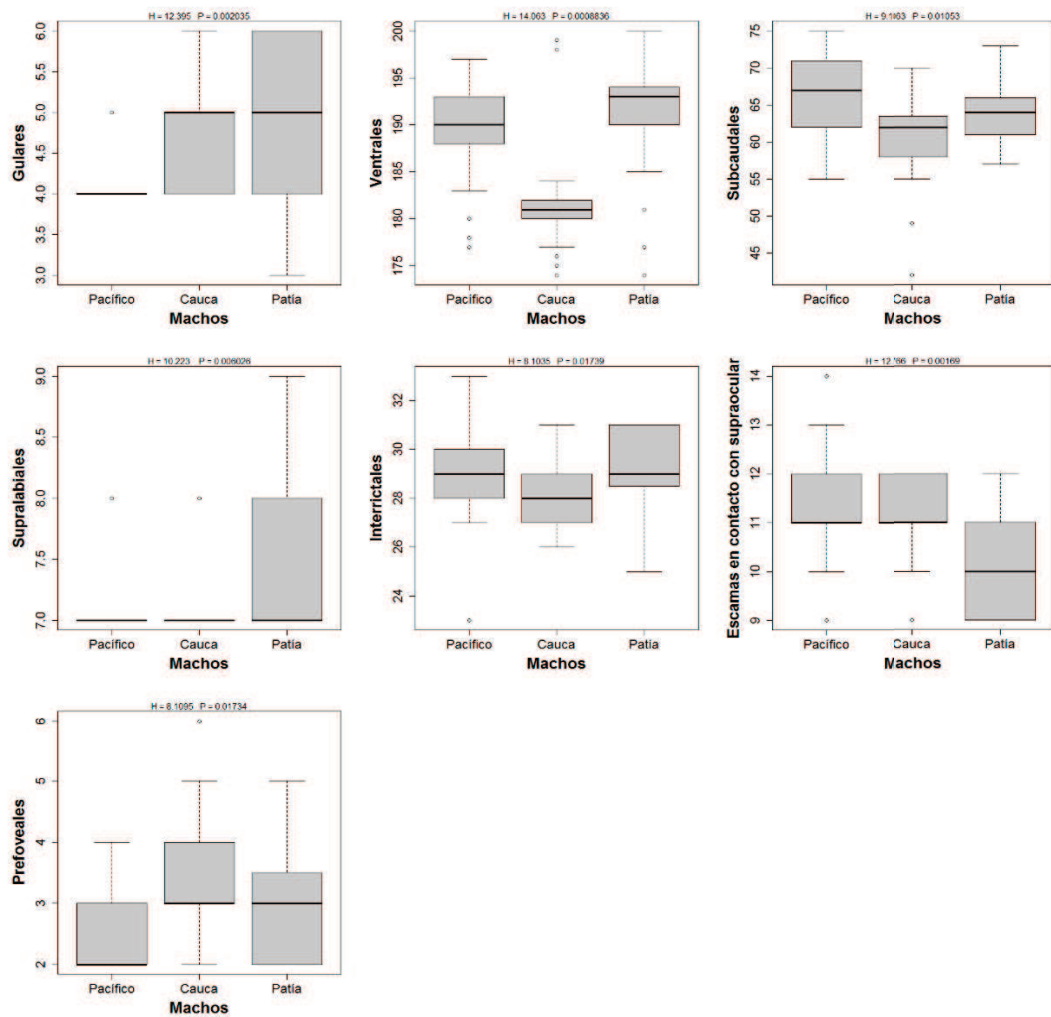


Figura 5. Diagramas de caja de los caracteres de lepidosis en machos con diferencias significativas entre las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del surccidente colombiano.

6.1.3 Reducciones en hileras dorsales

El estudio de reducciones de hileras de escamas dorsales en especímenes del complejo *B. asper* es complicado debido al elevado número de hileras que presentan estas serpientes. Por esta razón, el patrón de disposición de estas

escamas es muy variable y en algunas ocasiones la correcta asignación de las hileras que se combinan para formar una hilera se dificulta. Muchas veces, el punto en el cual se presenta una reducción de hileras está formado por una zona de continuas adiciones y reducciones (zona con una longitud aproximada de 5 ventrales, pero pueden darse casos de hasta 10 o más ventrales). En estas situaciones se optó por ignorar estas continuas adiciones y reducciones, registrando solamente el punto posterior en el cual se presentaba la reducción que estaba seguida por un patrón fijo en las hileras dorsales y que permitía constatar una disminución en el conteo total de dorsales.

Por otra parte, las reducciones pueden ser asimétricas respecto a la bilateralidad del espécimen; por ejemplo al comparar las hileras que se reducen en el lado derecho no siempre son las mismas respecto a las del lado izquierdo (Tabla 8 y 9). La ubicación de las reducciones con base en las ventrales también varía entre el lado derecho e izquierdo del espécimen, existiendo incluso una separación de hasta 10 o más ventrales entre reducciones de una misma zona (Tabla 8 y 9).

A pesar de las dificultades generadas por la variabilidad de este carácter, el registro de los patrones de reducción en las hileras ventrales mostró ciertas tendencias importantes. Como se indicó anteriormente en la sección de dimorfismo sexual, parece existir diferencia entre machos y hembras en cuanto al número de reducciones (muy notoria entre especímenes del Pacífico y el Cauca). Se puede decir que en general los machos tienen entre 2 y 3 reducciones (rara vez 4), mientras que las hembras poseen entre 3 y 4 reducciones (pocas veces 2), situación que parece estar asociada con el hecho de que las hembras poseen mayor número de hileras dorsales al medio cuerpo que los machos.

La forma en la que se presentan las reducciones en las hembras está determinada por el número máximo de hileras que puede presentar un espécimen; es decir que si una hembra posee entre 27 y 29 hileras dorsales al medio cuerpo es mucho más probable que presente 4 reducciones, pero si solo tiene entre 25 y 27 hileras dorsales al medio cuerpo, probablemente tendrá 3 reducciones (Tabla 8). En los

machos este patrón parece que no es tan claro como en las hembras, ya que los especímenes con dos reducciones pueden presentar tanto 23 como 25 hileras dorsales al medio cuerpo, aunque la mayoría de machos con 3 reducciones generalmente poseen 25 hileras dorsales al medio cuerpo (Tabla 9).

El rango de hileras dorsales en las cuales ocurren las reducciones parece ser bastante amplio, pues desde la hilera 4 hasta la 8 normalmente se pueden encontrar reducciones, e incluso en algunas pocas ocasiones se pueden presentar en las primeras hileras dorsales o en las hileras vertebrales. De igual forma, la ubicación de un mismo punto de reducción, de acuerdo a las ventrales, para diferentes especímenes puede cubrir un rango amplio de escamas ventrales (incluso hasta 20 ventrales o más). Sin embargo, a pesar de existir rangos de ventrales tan amplios para cada población, el ANOVA de Kruskal-Wallis y las comparaciones Student-Newman-Keuls entre especímenes de las diferentes cuencas mostraron que existe cierta tendencia en la ubicación de la última reducción (cerca de la cloaca). Para las hembras con 4 reducciones y 27 hileras dorsales al medio cuerpo se encontró que existen diferencias significativas en la ubicación de la última reducción ($H = 6.7500$, $P = 0.0342$) entre los especímenes del Pacífico y el Patía ($SNK = 5.2500$, $P = 0.0241$), y los especímenes del Cauca y el Patía ($SNK = 6.7500$, $P = 0.0306$). Para las hembras con 3 reducciones y 27 hileras dorsales, la ubicación de la última reducción ($H = 6.0977$, $P = 0.0474$) varía entre el Pacífico y el Patía ($SNK = 5.5833$, $P = 0.0422$), y el Cauca y el Patía ($SNK = 6.6250$, $P = 0.0311$). Finalmente y de manera similar, las hembras con 3 reducciones y 25 hileras dorsales presentan diferencias en la ubicación de la última reducción ($H = 6.8724$, $P = 0.0322$) pero solo para los especímenes del Cauca y el Patía ($SNK = 11.1608$, $P = 0.0088$). Para cada uno de los casos anteriores, al observar la Tabla 8, se puede apreciar que la última reducción de las hembras provenientes del Patía tiende a ubicarse en posiciones posteriores respecto a la ubicación de esta misma reducción en hembras del Pacífico y el Cauca.

Tabla 8. Fórmulas de las reducciones de hileras dorsales en hembras de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

Cuenca	<i>n</i>	Fórmula de reducción de hileras dorsales				
4 Reducciones						
Pacífico	6	$27 \frac{7+8 [3] \bar{x} = 103.833}{6+7 [2] (97-107)}$ $7+8 [4] \bar{x} = 103$	$25 \frac{6+7 [4] \bar{x} = 117}{4+5 [1] (112-120)}$ $5+6 [2] (113-120)$ $4+5 [1] (112-120)$ $5+6 [3] \bar{x} = 117$ $6+7 [2]$	$23 \frac{6+7 [1] \bar{x} = 131.166}{5+6 [4] (131-138)}$ $5+6 [5] (126-137)$ $5+6 [4] (131-138)$ $6+7 [2] \bar{x} = 133.833$	$21 \frac{12+11 [1]}{5+6 [3] \bar{x} = 167}$ $4+5 [2] (146-180)$ $5+6 [6] (160-173)$ $\bar{x} = 167.500$	$19 \bar{x} = 189.833$ $(184-195)$
	1		$29 \frac{6+7 (99)}{7+8 (105)}$	$27 \frac{7+8 (116)}{7+8 (117)}$	$25 \frac{6+7 (133)}{6+7 (131)}$	$23 \frac{6+7 (159)}{5+6 (161)}$
Cauca	2	$27 \frac{\bar{x} = 95.500}{6+7 [2] (91-100)}$ $6+7 [2] (90-101)$ $\bar{x} = 95.500$	$25 \frac{6+7 [1] \bar{x} = 111.500}{5+6 [1] (110-113)}$ $5+6 [3] (117-124)$ $5+6 [1] (108-114)$ $6+7 [1] \bar{x} = 111$	$23 \frac{\bar{x} = 132.500}{4+5 [1] (125-133)}$ $5+6 [2] (129-136)$ $6+7 [1] \bar{x} = 129$	$21 \frac{5+6 [1] \bar{x} = 165.500}{4+5 [1] (162-165)}$ $4+5 [3] (164-167)$ $5+6 [1] \bar{x} = 163.500$	$19 \bar{x} = 182$ $(181-183)$
	4	$27 \frac{7+8 [2] \bar{x} = 101.750}{7+8 [4] (100-108)}$ $\bar{x} = 103$	$25 \frac{6+7 [1] \bar{x} = 120.500}{5+6 [3] (119-124)}$ $6+7 [1] \bar{x} = 121$	$23 \frac{6+7 [1] \bar{x} = 137.250}{5+6 [4] (132-143)}$ $5+6 [3] (134-141)$ $5+6 [4] (132-143)$ $\bar{x} = 138$	$21 \frac{6+7 [1] \bar{x} = 181.750}{4+5 [2] (175-188)}$ $5+6 [3] (176-186)$ $5+6 [2] \bar{x} = 182.750$	$19 \bar{x} = 200.500$ $(198-202)$
3 Reducciones						
Pacífico	6	$27 \frac{7+8 [5] \bar{x} = 105}{6+7 [1] (99-112)}$ $6+7 [1] (101-113)$ $7+8 [5] \bar{x} = 107.333$	$25 \frac{6+7 [4] \bar{x} = 121.666}{5+6 [2] (114-127)}$ $5+6 [5] (116-126)$ $7+8 [1] \bar{x} = 121.500$	$23 \frac{\bar{x} = 141}{5+6 [6] (130-154)}$ $5+6 [5] (132-153)$ $6+7 [1] \bar{x} = 142.500$	$21 \bar{x} = 190$ $(184-195)$	
	9	$25 \frac{7+8 [1]}{5+6 [5] (99-120)}$ $5+6 [2] (106-119)$ $6+7 [6] \bar{x} = 112.777$ $7+8 [1]$	$23 \frac{\bar{x} = 126.222}{5+6 [9] (114-138)}$ $5+6 [6] (119-140)$ $6+7 [3] \bar{x} = 127.777$	$21 \frac{5+6 [6] \bar{x} = 159.888}{4+5 [2] (149-173)}$ $4+5 [3] (148-174)$ $5+6 [7] \bar{x} = 159.111$	$19 \bar{x} = 191.111$ $(184-203)$	
Cauca	4	$27 \frac{7+8 [2] \bar{x} = 103.500}{5+6 [1] (95-115)}$ $6+7 [2] \bar{x} = 104.500$ $7+8 [1]$	$25 \frac{6+7 [2] \bar{x} = 116.750}{5+6 [2] (111-128)}$ $5+6 [2] (109-128)$ $6+7 [2] \bar{x} = 119.250$	$23 \frac{\bar{x} = 138.750}{4+5 [1] (135-143)}$ $5+6 [4] (128-147)$ $5+6 [2] \bar{x} = 139.750$ $6+7 [1]$	$21 \bar{x} = 188.250$ $(179-204)$	
	19	$25 \frac{6+7 [11] \bar{x} = 106.842}{5+6 [7] (99-116)}$ $6+7 [12] \bar{x} = 108$	$23 \frac{6+7 [2]}{4+5 [3] \bar{x} = 123.263}$ $3+4 [1] (113-140)$ $2+3 [1] (116-143)$ $4+5 [1] \bar{x} = 124.315$ $5+6 [16]$ $6+7 [1]$	$21 \frac{5+6 [8]}{3+4 [1] (144-170)}$ $3+4 [1] (145-165)$ $4+5 [9] \bar{x} = 156.789$ $5+6 [9]$	$19 \bar{x} = 182.842$ $(176-190)$	

Tabla 9. Fórmulas de las reducciones de hileras dorsales en machos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

Cuenca	<i>n</i>	Fórmula de reducción de hileras dorsales				
4 Reducciones						
Pacífico						
Cauca						
Patía	1	$25 \frac{6+7(108)}{5+6(103)}$	$23 \frac{6+7(125)}{6+7(128)}$	$21 \frac{5+6(162)}{4+5(163)}$	$19 \frac{3+4(183)}{2+3(171)}$	17 (199)
3 Reducciones						
	20	$7+8[1]$ $6+7[13] \bar{x} = 109.150$ $25 \frac{5+6[6](88-118)}{5+6[6](87-120)}$ $6+7[10] \bar{x} = 109.950$ $7+8[4]$	$6+7[1]$ $5+6[18] \bar{x} = 124.600$ $23 \frac{4+5[1](115-133)}{4+5[3](114-133)}$ $5+6[15] \bar{x} = 124.450$ $6+7[2]$	$6+7[2]$ $5+6[17] \bar{x} = 151.950$ $21 \frac{4+5[1](132-175)}{4+5[1](134-171)}$ $5+6[17] \bar{x} = 151.150$ $6+7[2]$	$19 \bar{x} = 189.450$ (178 - 196)	
Pacífico	2	$23 \frac{5+6[1] \bar{x} = 107}{2+3[1](104-110)} \frac{4+5[1](104-111)}{5+6[1] \bar{x} = 107.500}$	$21 \frac{5+6[1] \bar{x} = 125}{3+4[1](124-126)} \frac{4+5[1](124-127)}{5+6[1] \bar{x} = 125.500}$	$19 \frac{4+5[1] \bar{x} = 163.500}{2+3[1](156-162)} \frac{2+3[1](156-171)}{4+5[1] \bar{x} = 159}$	$17 \bar{x} = 187$ (177 - 197)	
	1		$27 \frac{6+7(103)}{6+7(102)}$	$25 \frac{7+8(124)}{7+8(124)}$	$23 \frac{5+6(138)}{5+6(139)}$	21 (189)
Cauca	5	$25 \frac{6+7[4] \bar{x} = 97.800}{4+5[1](89-103)} \frac{5+6[1](89-102)}{5+6[1] \bar{x} = 96.200}$ $7+8[1]$	$23 \frac{5+6[4] \bar{x} = 118.800}{4+5[1](112-126)} \frac{4+5[2](115-125)}{5+6[3] \bar{x} = 119}$	$21 \frac{5+6[1] \bar{x} = 144.800}{3+4[1](138-152)} \frac{4+5[4](134-155)}{4+5[3] \bar{x} = 145.800}$ $5+6[1]$	$19 \bar{x} = 180.600$ (177 - 182)	
Patía	11	$25 \frac{7+8[1]$ $6+7[8] \bar{x} = 110.272$ $5+6[2](98-119)$ $5+6[3](97-121)$ $6+7[5] \bar{x} = 111.363$ $7+8[3]$	$23 \frac{\bar{x} = 132.545}{5+6[11](115-147)} \frac{4+5[1](115-148)}{5+6[10] \bar{x} = 131.545}$	$21 \frac{5+6[9] \bar{x} = 164.909}{4+5[2](139-181)} \frac{4+5[1](141-181)}{5+6[10] \bar{x} = 167.090}$	$19 \bar{x} = 191.818$ (177 - 200)	
2 Reducciones						
	4		$23 \frac{\bar{x} = 118.500}{5+6[4](114-123)} \frac{3+4[1](108-124)}{5+6[3] \bar{x} = 118.250}$	$21 \frac{\bar{x} = 140.250}{5+6[4](128-146)} \frac{4+5[1](127-152)}{5+6[2] \bar{x} = 143.250}$ $6+7[1]$	$19 \bar{x} = 189$ (180 - 193)	
Pacífico						

...continuación **Tabla 9**

	1		$25 \frac{5+6(114)}{6+7(120)}$	$23 \frac{5+6(139)}{6+7(131)}$	$21(192)$
	6		$23 \frac{5+6[3] \bar{x} = 113.333}{4+5[3] (108-117)}$	$21 \frac{5+6[2] \bar{x} = 138.333}{4+5[4] (131-154)}$	$19 \bar{x} = 181.500$ (180 - 184)
			$5+6[4] (109-119)$	$4+5[3] (131-158)$	$5+6[2] \bar{x} = 114$
					$5+6[3] \bar{x} = 138.166$
Cauca	1		$25 \frac{5+6(110)}{6+7(107)}$	$23 \frac{5+6(129)}{5+6(127)}$	$21(180)$
	1		$21 \frac{5+6(127)}{4+5(121)}$	$19 \frac{1+2(160)}{2+3(162)}$	$17(174)$
	3		$23 \frac{5+6[2] \bar{x} = 110}{4+5[1] (104-113)}$	$21 \frac{5+6[2] \bar{x} = 135}{4+5[1] (124-141)}$	$19 \bar{x} = 182.666$ (174 - 193)
Patía			$5+6[3] (107-116)$	$4+5[1] (128-141)$	$5+6[2] \bar{x} = 135.333$
			$\bar{x} = 111.666$		
	2		$25 \frac{6+7[1] \bar{x} = 114.5}{5+6[1] (112-117)}$	$23 \frac{6+7[1] \bar{x} = 136.5}{5+6[1] (132-141)}$	$21 \bar{x} = 197$ (196 - 198)
			$5+6[2] (112-116)$	$5+6[1] (136-140)$	$6+7[1] \bar{x} = 138$
			$\bar{x} = 114$		
Otros Casos					
Cauca	1		$24 \frac{5+6(112)}{5+6(90)}$	$23 \frac{5+6(112)}{5+6(113)}$	$21 \frac{4+5(142)}{4+5(136)}$
					$19(175)$
Patía	1		$25 \frac{7+8(121)}{6+7(115)}$	$23 \frac{6+7(146)}{5+6(136)}$	$21 \frac{5+6(173)}{5+6(136)}$
					$20(195)$

6.2 Morfometría

Debido a que los caracteres morfométricos presentaron una relación lineal y una alta correlación ($R^2 > 0.80$) con sus respectivas covariables (Longitud Rostro – Cloaca y Longitud de la cabeza), y ya que las transformaciones logarítmicas no mejoraron el ajuste significativamente, se emplearon los residuos obtenidos de las regresiones del ANCOVA aplicado a los datos morfométricos como valores libres de los efectos alométricos para realizar las comparaciones entre poblaciones y evaluar la existencia de dimorfismo sexual al interior de cada población.

Como se puede observar en las Figuras 6 y 7, para las tres poblaciones de serpientes, tanto para machos y hembras, todas las variables morfométricas presentaron vectores alométricos con orígenes o pendientes similares, por lo cual al momento de realizar la prueba *T* de Student para evaluar la existencia de dimorfismo sexual, no se encontraron diferencias significativas al interior de las poblaciones; de igual manera, al comparar la morfometría, tanto en machos como en hembras, entre poblaciones, la prueba de ANOVA y las comparaciones de Tukey mostraron que no existen diferencias significativas entre poblaciones. Sin embargo, se puede apreciar que para algunas variables morfométricas, los vectores alométricos presentan cierta divergencia entre especímenes adultos de las tres poblaciones, por lo tanto se decidió realizar las comparaciones interpoblacionales y evaluar el dimorfismo sexual, tomando los datos morfométricos originales de los especímenes adultos.

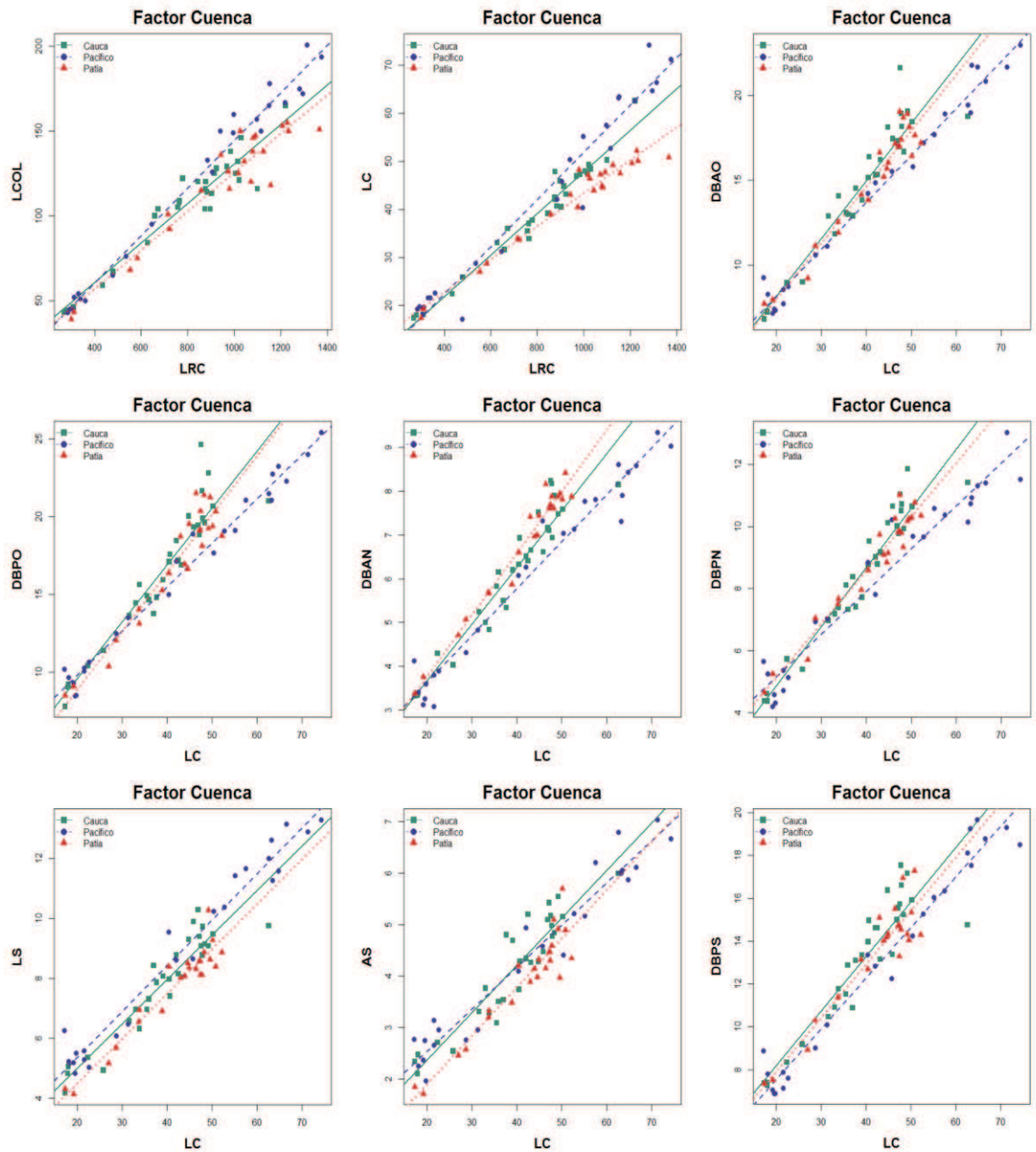


Figura 6. Regresiones del ANCOVA aplicado a las variables morfométricas en hembras de las tres poblaciones del complejo *Bothriopsis asper* del suroccidente colombiano.

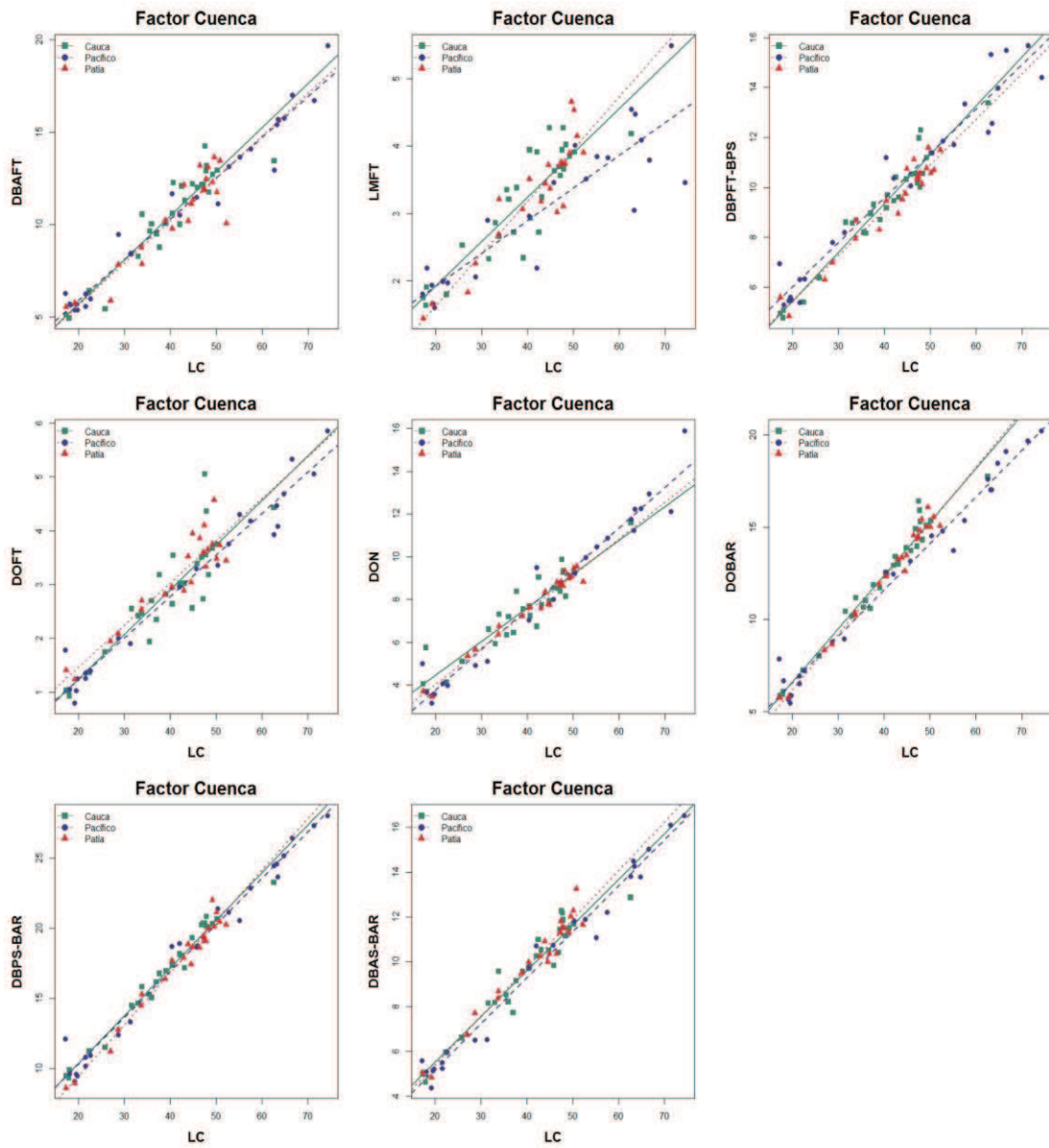


Figura 6 (...continuación). Regresiones del ANCOVA aplicado a las variables morfométricas en hembras de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. Longitud Rostro-Cloaca (LRC); Longitud cola (LCOL); Longitud de la cabeza (LC); Distancia entre bordes anteriores de los ojos (DBAO); Distancia entre bordes posteriores de los ojos (DBPO); Distancia entre bordes anteriores de la nariz (DBAN); Distancia entre bordes posteriores de la nariz (DBPN); Longitud supraoculares (LS); Ancho supraoculares (AS); Distancia entre

bordes posteriores de las supraoculares (DBPS); Distancia entre bordes anteriores de fosa termorreptora (DBAFT); Longitud máxima de fosa termorreptora (LMFT); Distancia entre borde posterior de fosa termorreptora al borde posterior de supraocular (DBPFT-BPS); Distancia entre ojo y fosa termorreptora (DOFT); Distancia entre ojo y narina (DON); Distancia entre ojo y borde anterior de rostral (DOBAR); Distancia entre borde posterior de supraocular al borde anterior de rostral (DBPS-BAR); Distancia entre borde anterior de supraocular al borde anterior de rostral (DBAS-BAR).

6.2.1 Dimorfismo sexual en adultos

Los especímenes provenientes de la cuenca del Pacífico muestran un marcado dimorfismo sexual, ya que al aplicar la prueba *T* de Student se encontró que existen diferencias significativas en todas las variables morfométricas con excepción de la longitud cola y longitud máxima fosa termorreptora, siendo las hembras quienes presentan valores mayores en las variables morfométricas que los machos (Tabla 10); de igual manera, los especímenes de la cuenca del Patía también exhiben un dimorfismo sexual significativo, ya que las hembras presentan valores mayores que los machos en todas las variables (Tabla 10). En el caso de los especímenes distribuidos en la cuenca del Cauca, no se encontró un dimorfismo sexual tan notorio como en los casos anteriores, ya que la prueba *T* de Student mostró que no existen diferencias significativas en las siguientes variables, algo que puede ser explicado por el bajo número de machos ($n = 4$) incluidos en el análisis para esta cuenca (Tabla 10).

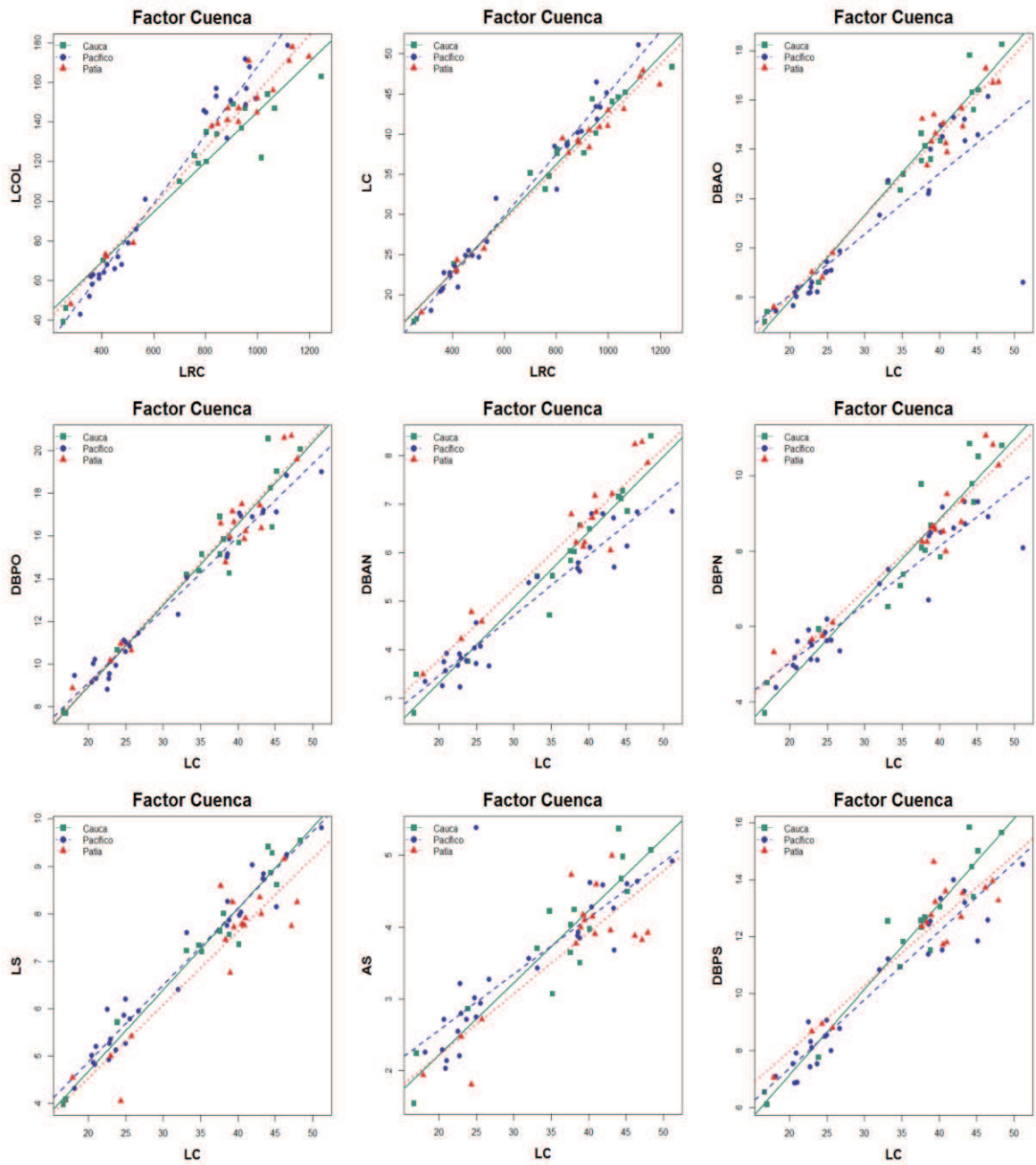


Figura 7. Regresiones del ANCOVA aplicado a los machos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

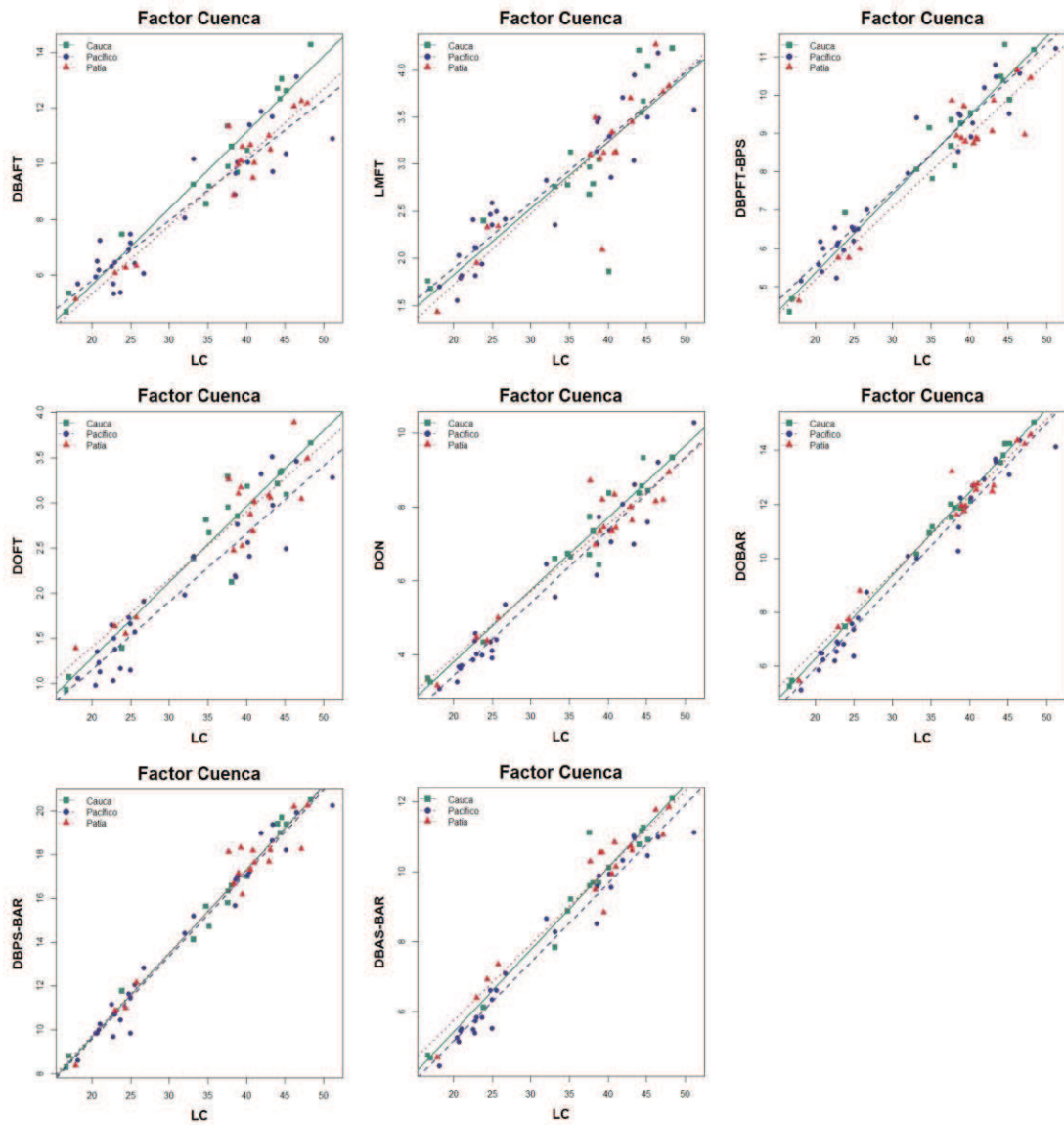


Figura 7 (...continuación). Regresiones del ANCOVA aplicado a los machos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. Longitud Rostro-Cloaca (LRC); Longitud cola (LCOL); Longitud de la cabeza (LC); Distancia entre bordes anteriores de los ojos (DBAO); Distancia entre bordes posteriores de los ojos (DBPO); Distancia entre bordes anteriores de la narina (DBAN); Distancia entre bordes posteriores de la narina (DBPN); Longitud supraoculares (LS); Ancho supraoculares (AS); Distancia entre bordes posteriores de las supraoculares (DBPS); Distancia entre bordes anteriores de fosa

termorreptora (DBAFT); Longitud máxima de fosa termorreptora (LMFT); Distancia entre borde posterior de fosa termorreptora al borde posterior de supraocular (DBPFT-BPS); Distancia entre ojo y fosa termorreptora (DOFT); Distancia entre ojo y nariz (DON); Distancia entre ojo y borde anterior de rostral (DOBAR); Distancia entre borde posterior de supraocular al borde anterior de rostral (DBPS-BAR); Distancia entre borde anterior de supraocular al borde anterior de rostral (DBAS-BAR).

6.2.2 Variación geográfica y comparación interpoblacional en adultos

Al aplicar pruebas paramétricas (ANOVA y comparaciones de Tukey) y no paramétricas (ANOVA de Kruskal-Wallis y comparaciones Student-Newman-Keuls) a las variables morfométricas de las hembras en las tres poblaciones se encontró que existe una diferenciación morfométrica notoria entre los especímenes de la cuenca del Pacífico respecto a los especímenes de las otras dos cuencas, ya que para 15 de las 18 variables morfométricas existieron diferencias significativas entre el Pacífico y al menos una de las otras dos cuencas, siendo las hembras del Pacífico quienes presentan valores mayores para cada una de las variables (Tabla 11). Las hembras de las cuencas del Cauca y el Patía mostraron una mayor similitud morfométrica, pues solo se encontraron diferencias significativas en dos variables: Longitud supraocular y ancho supraocular (Tabla 11).

Tabla 10. Dimorfismo sexual en caracteres morfométricos de adultos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. \bar{x} = Media; S = Desviación Estándar; CE = Comparación Estadística (T = Prueba T de Student); (P < 0.05). Longitud Rostro-Cloaca (LRC); Longitud cola (LCOL); Longitud de la cabeza (LC); Distancia entre bordes anteriores de los ojos (DBAO); Distancia entre bordes posteriores de los ojos (DBPO); Distancia entre bordes anteriores de la nariz (DBAN); Distancia entre bordes posteriores de la nariz (DBPN); Longitud

supraoculares (LS); Ancho supraoculares (AS); Distancia entre bordes posteriores de las supraoculares (DBPS); Distancia entre bordes anteriores de fosa termorreceptora (DBAFT); Longitud máxima de fosa termorreceptora (LMFT); Distancia entre borde posterior de fosa termorreceptora al borde posterior de supraocular (DBPFT-BPS); Distancia entre ojo y fosa termorreceptora (DOFT); Distancia entre ojo y nariz (DON); Distancia entre ojo y borde anterior de rostral (DOBAR); Distancia entre borde posterior de supraocular al borde anterior de rostral (DBPS-BAR); Distancia entre borde anterior de supraocular al borde anterior de rostral (DBAS-BAR).

Carácter	n	Pacífico		Cauca		Patía	
		Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
		10	11	4	7	14	14
LRC	\bar{x}	939.700	1180.636	1091.750	1054.285	986.142	1121.500
	S	77.695	120.916	104.843	75.699	105.929	102.297
	CE	T = 5.2171		T = -0.61565		T = 3.3771	
		P = 6.663e-05		P = 0.5644		P = 0.002315	
LCOL	\bar{x}	157.000	169.818	146.500	134.714	154.000	139.214
	S	12.633	15.879	17.597	15.5629	13.490	12.445
	CE	T = 1.9559		T = -1.086		T = -2.9622	
		P = 0.06556		P = 0.3185		P = 0.006457	
LC	\bar{x}	42.948	61.060	45.547	50.458	41.550	47.261
	S	3.697	8.948	1.933	5.051	3.444	3.008
	CE	T = 5.8685		T = 2.1565		T = 4.5967	
		P = 4.582e-05		P = 0.06255		P = 9.948e-05	
DBAO	\bar{x}	14.007	19.575	17.020	18.517	15.048	16.890
	S	2.033	2.435	1.230	1.504	1.218	1.361
	CE	T = 5.4271		T = 1.7222		T = 3.6937	
		P = 3.15e-05		P = 0.1234		P = 0.00106	
DBPO	\bar{x}	17.128	21.340	19.022	21.080	17.115	19.055
	S	1.095	2.710	1.849	1.865	1.910	1.540
	CE	T = 4.521		T = 1.7172		T = 2.9131	
		P = 0.000527		P = 0.1305		P = 0.007395	
DBAN	\bar{x}	6.336	8.001	7.417	7.628	6.879	7.632
	S	0.490	0.895	0.678	0.462	0.787	0.474
	CE	T = 5.0935		T = 0.54374		T = 3.0347	
		P = 0.0001122		P = 0.6104		P = 0.00612	
DBPN	\bar{x}	8.758	10.775	10.367	10.768	9.000	9.875
	S	0.395	1.043	0.727	0.697	1.056	0.696
	CE	T = 5.678		T = 0.86795		T = 2.5569	
		P = 7.407e-05		P = 0.416		P = 0.01763	
	\bar{x}	8.597	11.805	9.210	9.378	7.922	8.600
	S	0.611	1.113	0.413	0.267	0.582	0.556

...continuación **Tabla 10**

LS	CE	T = 7.8888 P = 7.098e-07		T = 0.72054 P = 0.5053		T = 3.0917 P = 0.004706	
AS	\bar{x}	4.337	5.929	4.977	5.268	4.132	4.457
	S	0.385	0.803	0.365	0.391	0.370	0.440
	CE	T = 5.5917 P = 5.53e-05		T = 1.1993 P = 0.2682		T = 2.0716 P = 0.04879	
DBPS	\bar{x}	12.959	17.473	14.967	15.847	12.985	14.517
	S	0.893	1.897	1.103	0.755	0.837	1.034
	CE	T = 6.7375 P = 7.785e-06		T = 1.3916 P = 0.2236		T = 4.2113 P = 0.0002967	
DBAFT	\bar{x}	10.886	15.066	13.155	12.904	10.630	11.772
	S	1.070	2.164	0.766	0.775	1.022	1.174
	CE	T = 5.4153 P = 7.25e-05		T = -0.50459 P = 0.6296		T = 2.6884 P = 0.01254	
LMFT	\bar{x}	3.506	3.911	4.037	3.874	3.227	3.752
	S	0.371	0.692	0.259	0.194	0.644	0.452
	CE	T = 1.6139 P = 0.1265		T = -1.0728 P = 0.3297		T = 2.4649 P = 0.02133	
DBPFT-BPS	\bar{x}	9.997	13.440	10.720	11.561	9.405	10.524
	S	0.720	1.566	0.668	1.013	0.619	0.622
	CE	T = 6.2526 P = 1.881e-05		T = 1.5822 P = 0.1486		T = 4.6784 P = 7.884e-05	
DOFT	\bar{x}	2.894	4.417	3.327	3.881	3.088	3.636
	S	0.455	0.764	0.245	0.734	0.336	0.401
	CE	T = 5.3348 P = 5.962e-05		T = 1.7095 P = 0.127		T = 3.8259 P = 0.0007776	
DON	\bar{x}	7.989	11.521	8.870	9.371	7.951	8.635
	S	1.034	2.063	0.537	1.049	0.568	0.571
	CE	T = 4.7861 P = 0.0002378		T = 0.99143 P = 0.3477		T = 3.1139 P = 0.004462	
DOBAR	\bar{x}	13.018	16.879	14.277	15.454	12.753	14.365
	S	0.930	2.390	0.612	1.188	1.013	1.034
	CE	T = 4.725 P = 0.0003782		T = 2.05 P = 0.07095		T = 4.0838 P = 0.0003776	
DBPS-BAR	\bar{x}	18.357	23.890	19.750	20.825	17.943	19.437
	S	1.203	2.774	0.519	1.015	1.152	1.215
	CE	T = 5.7363 P = 5.236e-05		T = 2.1986 P = 0.05581		T = 3.2718 P = 0.003034	
DBAS-BAR	\bar{x}	10.391	13.536	11.260	11.817	10.536	11.285
	S	0.589	2.005	0.589	0.537	0.699	0.892
	CE	T = 4.7372 P = 0.000495		T = 1.5169 P = 0.1779		T = 2.4126 P = 0.02377	

Tabla 11. Comparación interpoblacional de las variables morfométricas entre hembras adultas de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. \bar{x} = Media; S = Desviación Estándar; CE = Comparación Estadística (F = ANOVA; H = ANOVA de Kruskal-Wallis) ($P < 0.05$) (* = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$). Longitud Rostro-Cloaca (LRC); Longitud cola (LCOL); Longitud de la cabeza (LC); Distancia entre bordes anteriores de los ojos (DBAO); Distancia entre bordes posteriores de los ojos (DBPO); Distancia entre bordes anteriores de la narina (DBAN); Distancia entre bordes posteriores de la narina (DBPN); Longitud supraoculares (LS); Ancho supraoculares (AS); Distancia entre bordes posteriores de las supraoculares (DBPS); Distancia entre bordes anteriores de fosa termorreptora (DBAFT); Longitud máxima de fosa termorreptora (LMFT); Distancia entre borde posterior de fosa termorreptora al borde posterior de supraocular (DBPFT-BPS); Distancia entre ojo y fosa termorreptora (DOFT); Distancia entre ojo y narina (DON); Distancia entre ojo y borde anterior de rostral (DOBAR); Distancia entre borde posterior de supraocular al borde anterior de rostral (DBPS-BAR); Distancia entre borde anterior de supraocular al borde anterior de rostral (DBAS-BAR).

Carácter		Pacífico	Cauca	Patía
	<i>n</i>	11	7	14
LRC	\bar{x}	1180.636	1054.285	1121.500
	S	120.916	75.699	102.297
	CE		$F = 2.883$ $P = 0.07212$	
LCOL	\bar{x}	169.818	134.714	139.214
	S	15.879	15.5629	12.445
	CE		$F = 16.46$ $P = 1.672e-05$ Pacífico – Cauca: ** Pacífico – Patía: **	
LC	\bar{x}	61.060	50.458	47.261
	S	8.948	5.051	3.008
	CE		$H = 14.2533$ $P = 0.0008$ Pacífico – Cauca: * Pacífico – Patía: **	
DBAO	\bar{x}	19.575	18.517	16.890
	S	2.435	1.504	1.361
	CE		$F = 6.16$ $P = 0.005894$ Pacífico – Patía: **	

...continuación **Tabla 11**

DBPO	\bar{x}	21.340	21.080	19.055
	S	2.710	1.865	1.540
	CE		F = 3.967 P = 0.03 Pacífico – Patía: *	
DBAN	\bar{x}	8.001	7.628	7.632
	S	0.895	0.462	0.474
	CE		F = 1.065 P = 0.3577	
DBPN	\bar{x}	10.775	10.768	9.875
	S	1.043	0.697	0.696
	CE		F = 4.149 P = 0.02601 Pacífico – Patía: *	
LS	\bar{x}	11.805	9.378	8.600
	S	1.113	0.267	0.556
	CE		H = 23.824 P = 6.71e-06 Pacífico – Cauca: * Pacífico – Patía: ** Cauca – Patía: *	
AS	\bar{x}	5.929	5.268	4.457
	S	0.803	0.391	0.440
	CE		F = 17.96 P = 8.43e-06 Cauca - Patía: * Pacífico – Patía: **	
DBPS	\bar{x}	17.473	15.847	14.517
	S	1.897	0.755	1.034
	CE		F = 13.32 P = 7.884e-05 Pacífico – Patía: **	
DBAFT	\bar{x}	15.066	12.904	11.772
	S	2.164	0.775	1.174
	CE		H = 13.4737 P = 0.0012 Pacífico – Patía: **	
LMFT	\bar{x}	3.911	3.874	3.752
	S	0.692	0.194	0.452
	CE		F = 0.2966 P = 0.7456	
DBPFT-BPS	\bar{x}	13.440	11.561	10.524
	S	1.566	1.013	0.622
	CE		H = 18.5146 P = 0.0001 Pacífico – Patía: **	
DOFT	\bar{x}	4.417	3.881	3.636
	S	0.764	0.734	0.401
	CE		F = 4.43 P = 0.02095 Pacífico – Cauca: *	
DON	\bar{x}	11.521	9.371	8.635
	S	2.063	1.049	0.571
	CE		H = 14.3746 P = 0.0008 Pacífico – Cauca: * Pacífico – Patía: **	
DOBAR	\bar{x}	16.879	15.454	14.365
	S	2.390	1.188	1.034
	CE		H = 7.8152 P = 0.0201 Pacífico – Patía: **	

...continuación **Tabla 11**

DBPS-BAR	\bar{x}	23.890	20.825	19.437
	S	2.774	1.015	1.215
	CE		H = 15.8194 P = 0.0004 Pacífico – Patía: **	
DBAS-BAR	\bar{x}	13.536	11.817	11.285
	S	2.005	0.537	0.892
	CE		H = 8.6453 P = 0.0133 Pacífico – Patía: **	

A diferencia de lo observado en las hembras, las pruebas paramétricas y no paramétricas aplicadas a los machos de las tres poblaciones de serpientes, mostraron que existe diferenciación morfométrica entre los especímenes de la cuenca del Cauca respecto a los del Pacífico y Patía, ya que 12 de las 18 variables morfométricas mostraron diferencias significativas entre el Cauca y al menos una de las otras dos cuencas, sin embargo este patrón puede ser atribuido al hecho de que el número de especímenes examinados para la cuenca del Cauca es muy bajo ($n = 4$). Entre los especímenes del Pacífico y Patía parece existir una gran similitud morfométrica ya que solo la variable longitud supraocular mostró una leve diferencia significativa entre estas poblaciones (Tabla 12).

Tabla 12. Comparación interpoblacional de variables morfométricas en machos adultos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. \bar{x} = Media; S = Desviación Estándar; CE = Comparación Estadística (F = ANOVA; H = ANOVA de Kruskal-Wallis) ($P < 0.05$) (* = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$). Longitud Rostro-Cloaca (LRC); Longitud cola (LCOL); Longitud de la cabeza (LC); Distancia entre bordes anteriores de los ojos (DBAO); Distancia entre bordes posteriores de los ojos (DBPO); Distancia entre bordes anteriores de la nariz (DBAN); Distancia entre bordes posteriores de la nariz (DBPN); Longitud supraoculares (LS); Ancho supraoculares (AS); Distancia entre bordes posteriores de las supraoculares (DBPS); Distancia entre bordes anteriores de fosa termorreceptora (DBAFT); Longitud máxima de fosa termorreceptora (LMFT); Distancia entre borde posterior de fosa termorreceptora al borde posterior de

supraocular (DBPFT-BPS); Distancia entre ojo y fosa termorreceptora (DOFT); Distancia entre ojo y nariz (DON); Distancia entre ojo y borde anterior de rostral (DOBAR); Distancia entre borde posterior de supraocular al borde anterior de rostral (DBPS-BAR); Distancia entre borde anterior de supraocular al borde anterior de rostral (DBAS-BAR).

Carácter	Pacífico		Cauca		Patía	
	<i>n</i>	10	4	14		
LRC	\bar{x}	939.700	1091.750	986.142		
	S	77.695	104.843	105.929		
	CE		H = 6.1921 P = 0.0452 Pacífico – Cauca: *			
LCOL	\bar{x}	157.000	146.500	154.000		
	S	12.633	17.597	13.490		
	CE		F = 0.8051 P = 0.4583			
LC	\bar{x}	42.948	45.547	41.550		
	S	3.697	1.933	3.444		
	CE		F = 2.126 P = 0.1404			
DBAO	\bar{x}	14.007	17.020	15.048		
	S	2.033	1.230	1.218		
	CE		H = 7.5337 P = 0.02312 Pacífico – Cauca: ** Patía – Cauca: *			
DBPO	\bar{x}	17.128	19.022	17.115		
	S	1.095	1.849	1.910		
	CE		F = 2.223 P = 0.1292			
DBAN	\bar{x}	6.336	7.417	6.879		
	S	0.490	0.678	0.787		
	CE		F = 3.931 P = 0.03279 Pacífico – Cauca: *			
DBPN	\bar{x}	8.758	10.367	9.000		
	S	0.395	0.727	1.056		
	CE		H = 5.471 P = 0.01069 Pacífico – Cauca: ** Patía – Cauca: *			
LS	\bar{x}	8.597	9.210	7.922		
	S	0.611	0.413	0.582		
	CE		F = 8.844 P = 0.001245 Patía – Cauca: ** Pacífico – Patía: *			
AS	\bar{x}	4.337	4.977	4.132		
	S	0.385	0.365	0.370		
	CE		F = 7.57 P = 0.002689 Pacífico – Cauca: * Patía – Cauca: **			

...continuación **Tabla 12**

DBPS	\bar{x}	12.959	14.967	12.985
	S	0.893	1.103	0.837
	CE		F = 8.202 P = 0.001824 Pacífico – Cauca: ** Patía – Cauca: **	
DBAFT	\bar{x}	10.886	13.155	10.630
	S	1.070	0.766	1.022
	CE		F = 9.531 P = 0.0008386 Pacífico – Cauca: ** Patía – Cauca: **	
LMFT	\bar{x}	3.506	4.037	3.227
	S	0.371	0.259	0.644
	CE		F = 3.774 P = 0.03696 Patía – Cauca: *	
DBPFT-BPS	\bar{x}	9.997	10.720	9.405
	S	0.720	0.668	0.619
	CE		H = 6.46 P = 0.005475 Patía – Cauca: **	
DOFT	\bar{x}	2.894	3.327	3.088
	S	0.455	0.245	0.336
	CE		F = 1.917 P = 0.168	
DON	\bar{x}	7.989	8.870	7.951
	S	1.034	0.537	0.568
	CE		F = 2.222 P = 0.1294	
DOBAR	\bar{x}	13.018	14.277	12.753
	S	0.930	0.612	1.013
	CE		F = 3.923 P = 0.03298 Patía – Cauca: *	
DBPS-BAR	\bar{x}	18.357	19.750	17.943
	S	1.203	0.519	1.152
	CE		F = 3.898 P = 0.03362 Patía – Cauca: *	
DBAS-BAR	\bar{x}	10.391	11.260	10.536
	S	0.589	0.589	0.699
	CE		F = 2.563 P = 0.09713	

6.3 Hemipenes

Como en la mayoría de los Crotalinae, las serpientes del complejo *Bothrops asper* de las tres poblaciones estudiadas presentan hemipenes profundamente bifurcados, los cuales en su forma retraída se unen con el musculo retractor a nivel de las subcaudales 9 – 11 y sus lóbulos se bifurcan cerca a las subcaudales 3 – 5. En su forma evertida, se puede decir que son hemipenes fuertemente bilobulados, no capitados y caliculados; los lóbulos pueden ser desde moderadamente atenuados a casi subcilíndricos y llegan a extenderse más de dos veces la longitud del cuerpo del hemipene. Hacia la zona basal, los lóbulos están ornamentados con espinas bien desarrolladas que pueden ocupar hasta 50 % del lóbulo, las cuales tienden a estar ubicadas en mayor proporción hacia la zona proximal pero se extienden hacia la zona basal invadiendo el cuerpo del hemipene. En la zona mesial superior de los lóbulos, las espinas están bien desarrolladas y tienden a situarse en una zona más distal que aquellas ubicadas en el lado opuesto del lóbulo; las espinas están dispuestas en hileras longitudinales irregulares que usualmente están compuestas por 5 – 6 espinas, llegando a sumar un promedio de 70 – 90 espinas por lóbulo. La parte distal de los lóbulos esta ornamentada con cálices y carece de papila apical, esta zona caliculada, en su base posee cálices organizados en hileras, pero hacia la parte distal se forma un patrón entrecruzado, generalmente pueden existir hasta 20 hileras por lóbulo; la parte basal de la zona caliculada, en la superficie lateral del lóbulo, puede extenderse incluso hasta la zona de bifurcación de los lóbulos; cada cálice presenta una microornamentación papilada, pero existen cálices, principalmente en especímenes de gran tamaño, que pueden presentar papilas con formas que se aproximan a espínulas. El cuerpo del hemipene en la superficie asulcada presenta una corta base desnuda que es seguida por una zona cubierta por pequeñas espínulas, la superficie sulcada está cubierta por pequeñas espínulas, el surco espermático se bifurca en la parte basal del cuerpo del hemipene directamente bajo la bifurcación de los lóbulos, y cada una de las ramificaciones se

extienden hacia el ápice de los lóbulos siguiendo una orientación centrolineal; desde la base del hemipene hasta la región caliculada, el surco espermático está rodeado por pequeñas espínulas, cuyo número puede variar bastante, existiendo desde 25 hasta 50 espínulas (Figura 8, 9 y 10).

6.3.1 Variación geográfica y comparación interpoblacional

Los hemipenes de las tres poblaciones de serpientes analizadas presentan morfología similar en cuanto a forma y tipo de ornamentación, pero varían morfométricamente y en conteos de espinas y cálices, entre poblaciones y entre especímenes de la misma población (Figura 8, 9 y 10). Al aplicar la prueba de ANOVA y las comparaciones múltiples de Tukey, se encontró que solo existen diferencias significativas en las poblaciones del Pacífico y Cauca en cuanto a la longitud de la región caliculada, y en el número de hileras de cálices para las poblaciones del Cauca y el Patía. Sin embargo es notorio que los especímenes del Pacífico presentan espinas más largas y poseen un mayor número de espínulas alrededor del surco espermático; también es evidente que los hemipenes de las cuencas del Patía y Pacífico poseen mayor número de espinas por lóbulo, tanto en la base como cerca al cálice, que los especímenes de la cuenca del Cauca, pero quizás debido al bajo número de hemipenes analizados para cada región, en especial para el Pacífico, estos caracteres no mostraron diferencias significativas entre poblaciones (Tabla 13).

Tabla 13. Comparación interpoblacional de los caracteres hemipenianos entre las poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. \bar{x} = Media; S = Desviación Estándar; CE = Comparación Estadística (F = ANOVA) (P < 0.05) (* = P < 0.05; ** = P < 0.01).

Carácter	Pacífico		Cauca		Patía	
	n	3	6	5		
Longitud capítulo/Longitud lóbulo	\bar{x}	0.8131	0.7464	0.7238		
	S	0.0631	0.0632	0.0448		
	CE		F = 1.834 P = 0.2054			
Porcentaje del lóbulo cubierto por espinas	\bar{x}	46.8689	45.0477	52.5880		
	S	1.1694	5.2356	4.9711		
	CE		F = 3.034 P = 0.08927			
Longitud lóbulo	\bar{x}	18.593	16.2166	17.5460		
	S	1.6748	1.4282	1.3927		
	CE		F = 2.215 P = 0.1555			
Longitud zona espinosa	\bar{x}	10.940	10.0133	9.9740		
	S	1.1237	1.6775	0.7716		
	CE		F = 0.49 P = 0.6254			
Longitud zona calculada	\bar{x}	15.1066	12.1250	12.6480		
	S	1.6494	1.6932	0.5134		
	CE		F = 3.812 P = 0.05524 Pacífico – Cauca: *			
Longitud bifurcacion del surco espermático a bifurcacion de lobulos	\bar{x}	3.5366	3.6983	3.3260		
	S	0.1184	0.5261	0.3892		
	CE		F = 0.8453 P = 0.4555			
Longitud de la espina más larga	\bar{x}	3.3766	3.0100	2.7720		
	S	0.2288	0.3216	0.3941		
	CE		F = 2.427 P = 0.1339			
Hileras de espinas	\bar{x}	5.6666	5.1666	5.8000		
	S	0.9428	0.6871	0.7483		
	CE		F = 0.7952 P = 0.4758			
Espinass por lóbulo	\bar{x}	91.6666	74.3333	90.6000		
	S	10.9645	15.2716	14.1788		
	CE		F = 1.899 P = 1.899			
Espinass en la base del lóbulo	\bar{x}	20.6666	18.6666	20.2000		
	S	1.6996	2.0548	3.0594		
	CE		F = 0.7089 P = 0.5134			
Espinass en la base del calice	\bar{x}	21.3333	18.5000	20.800		
	S	1.6996	2.2173	2.4000		
	CE		F = 1.804 P = 0.2101			

...continuación **Tabla 13**

Espinas alrededor del surco espermático	\bar{x}	50.6666	40.5000	36.8000
	S	5.2493	7.3880	8.3522
	CE		$F = 2.669$	$P = 0.1136$
Hileras de cálices	\bar{x}	17.0000	15.2000	18.0000
	S	1.4142	0.7483	1.4142
	CE		$F = 5.311$	$P = 0.02681$
Cauca – Patía: *				

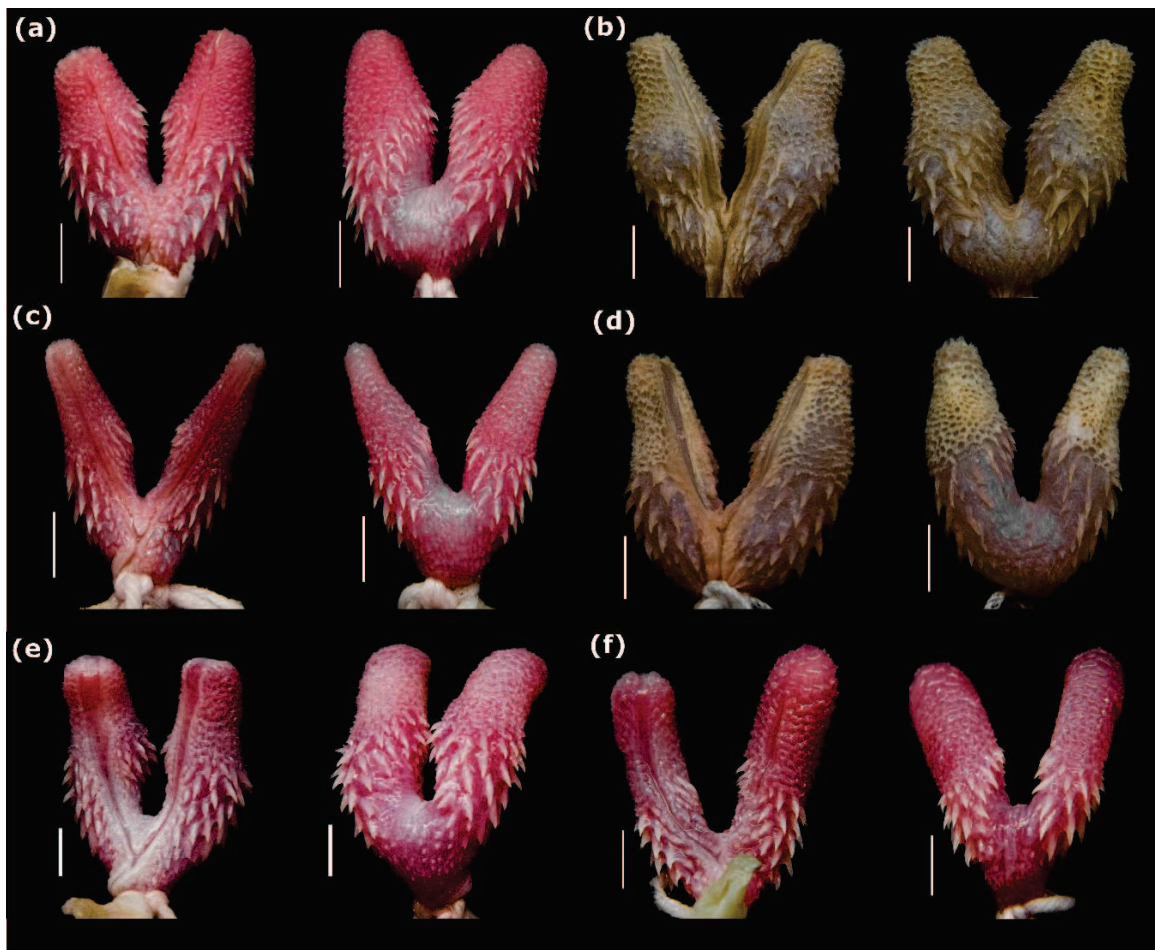


Figura 8. Hemipenes de la población de la cuenca del río Cauca. Vista sulcada (izquierda) y asulcada (derecha). (a) CIBUC-Se 00243. (b) MHNUC-He-Se R000374. (c) CIBUC-Se 00327. (d) MHNUC-He-Se R000552. (e) CIBUC-Se 00316. (f) CIBUC-Se 00069. Escala = 5 mm. Fotografías: D. Malfitano & F. Liévano-Bonilla.

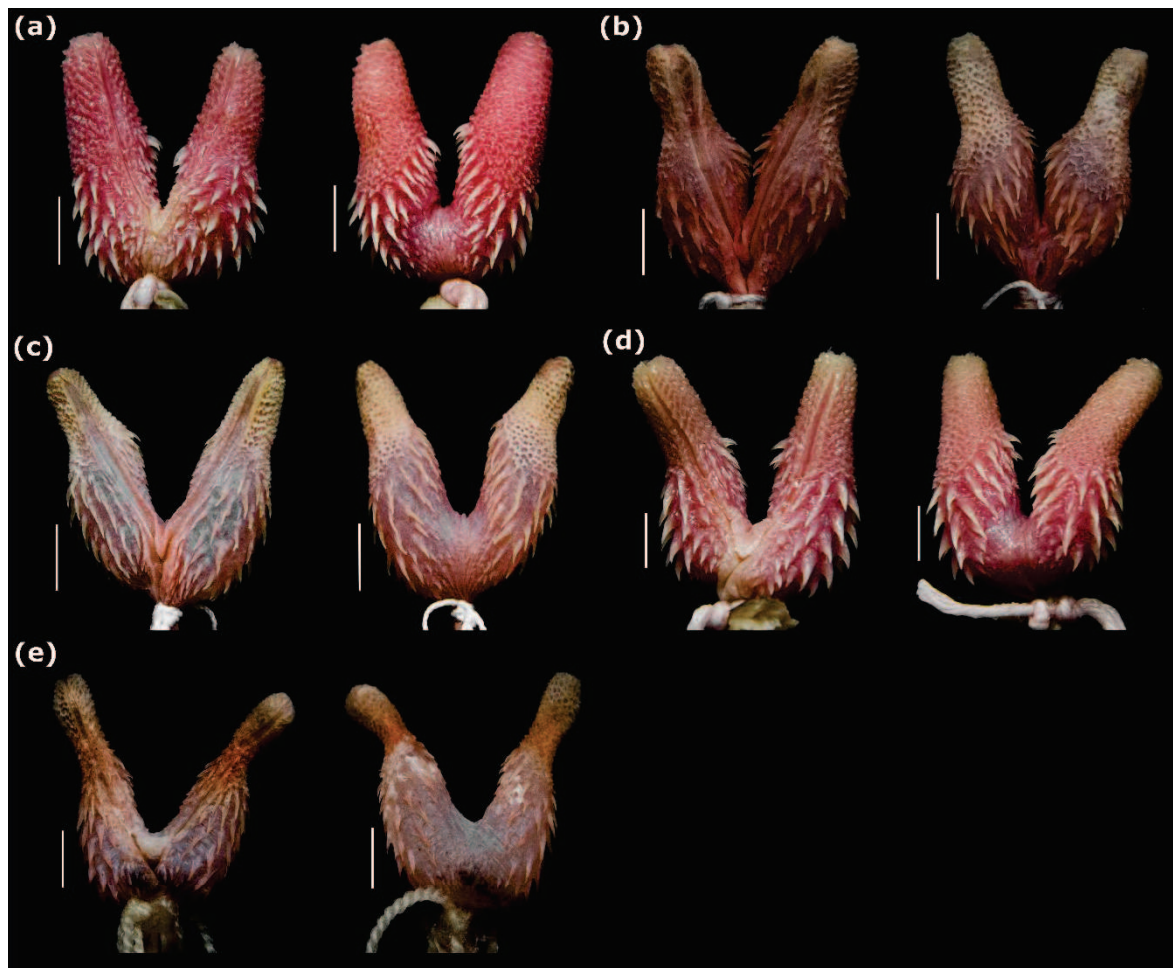


Figura 9. Hemipenes de la población de la cuenca del río Patía. Vista sulcada (izquierda) y asulcada (derecha). (a) CIBUC-Se 00396. (b) MHNUC-He-Se R000401. (c) MHNUC-He-Se R000547. (d) CIBUC-Se 00332. (e) CIBUC-Se 00325. Escala = 5 mm. Fotografías: D. Malfitano & F. Liévano-Bonilla.

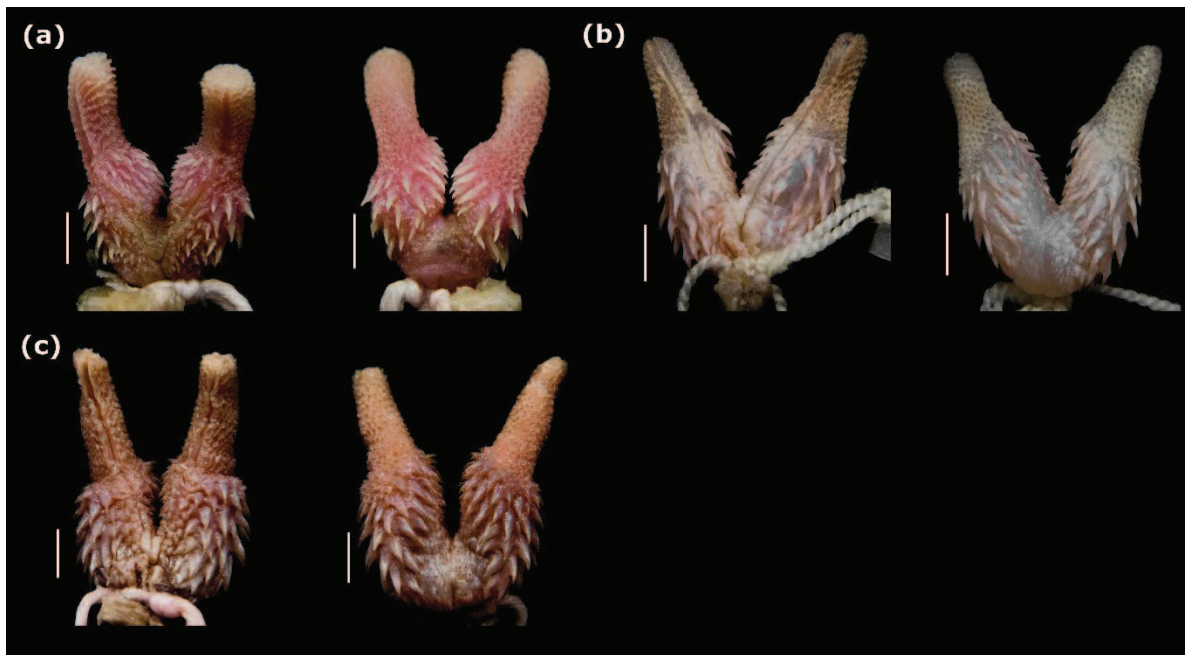


Figura 10. Hemipenes de la población de la cuenca del Pacífico. Vista sulcada (izquierda) y asulcada (derecha). (a) CIBUC-Se 00086. (b) CIBUC-Se 00259. (c) MHNUC-He-Se R00001. Escala = 5 mm. Fotografías: D. Malfitano & F. Liévano-Bonilla.

6.4 Análisis multivariado

El análisis de componentes principales (PCA) aplicado a las variables morfométricas para obtener las variables libres de alometría que mayor variabilidad aportaban a cada uno de los sets de especímenes, mostró que para las hembras las variables distancia entre ojo y borde anterior de rostral, distancia entre bordes anteriores de los ojos y distancia entre bordes posteriores de los ojos, son las que aportan mayor variabilidad (Tabla 14), a pesar de que las otras 7 variables seleccionadas también tienen autovalores de gran peso para los PC1 y PC2, y en conjunto resumen 58.56 % (PC1 = 40.69 % y PC2 = 17.87 %) de la variabilidad explicada (Figura 11).

Tabla 14. Autovalores de las variables morfométricas para los dos primeros componentes principales (PCA) de las hembras de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

Variable	PC1	PC2
LCOL	0.0815895907482548	-0.00908434562227757
LC	0.192115903381906	-0.0400090653412541
DBAO	-0.345446291272452	0.125572934812406
DBPO	-0.322617124767594	0.199664738310809
DBAN	-0.258385288744443	0.328210420376342
DBPN	-0.260286923626415	0.394144953507901
LS	-0.13944867115316	-0.0853302525636097
AS	-0.0976912654204285	-0.309675092551648
DBPS	-0.269666499861489	0.0662262420842262
DBAFT	-0.279240209759953	0.0161219191623777
LMFT	-0.0505987496018987	0.437232485243964
DBPFT-BPS	-0.21060589971054	-0.176492131104242
DOFT	-0.257150739649902	-0.189386253968317
DON	-0.150929043071693	-0.471114664685632
DOBAR	-0.356995927668506	-0.103079003594416
DBPS-BAR	-0.294421904525799	-0.204758902198649
DBAS-BAR	-0.262433401448426	-0.197723850119755

En el caso de los machos, los dos primeros componentes principales resumen un total de 59.43 % de la variación total (PC1 = 36.6 % y PC2 = 22.83 %), siendo las variables distancia entre borde posterior de supraocular al borde anterior de rostral, distancia entre ojo y borde anterior de rostral, distancia entre borde posterior de fosa termorreceptora al borde posterior de supraocular, Distancia entre bordes anteriores de los ojos, las que aportan mayor variabilidad a los componentes (Tabla 15), aunque las 6 variables restantes que fueron seleccionadas, también poseen autovalores con gran peso para los dos primeros componentes (Figura 11).

Tabla 15. Autovalores de las variables morfométricas para los dos primeros componentes principales (PCA) de los machos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

Variable	PC1	PC2
LCOL	0.0227130407582162	-0.3191624419836590
LC	-0.1627585619289800	-0.0342250443158675
DBAO	0.3140363381656830	0.2373624049744380
DBPO	0.1975261362043470	0.3408522121448940
DBAN	0.1797893015696730	0.2692486516590350
DBPN	0.2284980976530460	0.4027102919279060
LS	0.2935895906544800	-0.1436809621340490
AS	0.1378806626131780	-0.0479616301775222
DBPS	0.1807793356995530	-0.0864300184820955
DBAFT	0.3037607327647910	0.2684884593807840
LMFT	0.0615952345781011	0.2227180027066900
DBPFT-BPS	0.3153825726267500	-0.2825971211164550
DOFT	0.2913054157726610	-0.1426737475585110
DON	0.1306669128642380	-0.4057745930070330
DOBAR	0.3246457781277550	-0.0171131579196539
DBPS-BAR	0.3611256859958480	-0.2332602984021260
DBAS-BAR	0.2822510459315200	-0.1345183987039550

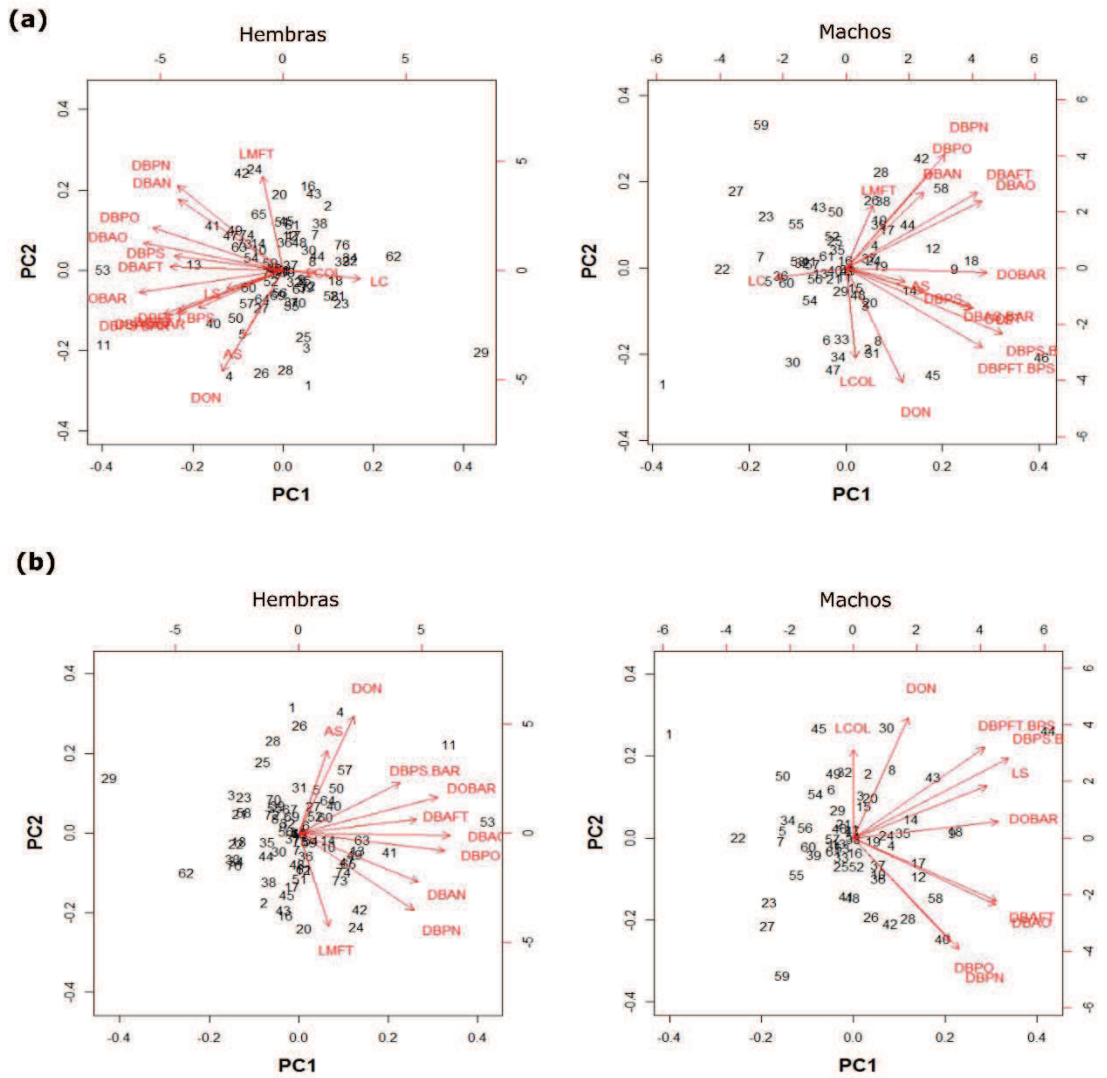


Figura 11. Reducción de variables morfométricas por medio del PCA para hembras y machos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. (a) Gráfico de puntuaciones preliminar con las variables morfométricas originales. (b) Gráfico de puntuaciones mostrando los vectores de las variables morfométricas seleccionadas. Hembras (izquierda), machos (derecha).

6.4.1 Análisis discriminante

El análisis discriminante se llevó a cabo a partir de los caracteres de lepidosis que presentaron diferencias significativas entre poblaciones, y también empleando las variables morfométricas libres de alometría previamente seleccionadas por medio del análisis de PCA (Figura 11). Para las hembras se encontró que existe un patrón geográfico relativamente claro, ya que cada uno de los centroides obtenidos para las tres poblaciones presentan posiciones alejadas entre sí; a pesar de esto, la primera función canónica que explica el 57.93 % de la separación entre grupos, solo logra separar claramente los especímenes de la cuenca del Cauca, mientras que los especímenes del Pacífico y el Patía presentan una mínima diferencia respecto a esta variable canónica. En cuanto a la segunda función canónica, la cual explica el 42.07 % de separación entre grupos, las poblaciones del Pacífico y el Patía están más alejadas entre sí, mientras que la población del Cauca parece representar un intermedio entre estas dos (Figura 12). Al observar el gráfico de estructura (Figura 13), se puede apreciar que las variables que poseen mayor poder discriminante entre hembras de las tres poblaciones, son las ventrales y las interrietales, mientras que la mayoría de las variables morfométricas tienen poco aporte discriminante entre poblaciones.

Para los machos de las tres poblaciones, el análisis discriminante (Figura 12) es relativamente similar al obtenido para las hembras, ya que a pesar de que los centroides de cada población presentan posiciones alejadas entre sí, la primera función canónica, la cual explica el 53.14 % de separación entre grupos, solo logra discriminar tenuemente a las poblaciones del Pacífico y Patía, mientras que la población del Cauca parece representar un estado intermedio entre estas dos. Por su parte, la segunda función canónica que explica una separación entre grupos menor (CAN2 = 46,86 %), no logra separar adecuadamente las poblaciones del Pacífico y Patía, mientras que la población del Cauca se diferencia adecuadamente de estas dos. El gráfico de estructura (Figura 13) muestra que en general para los

machos todas las variables de lepidosis poseen mayor poder discriminante que las variables morfométricas, las cuales tienen un aporte discriminante nulo.

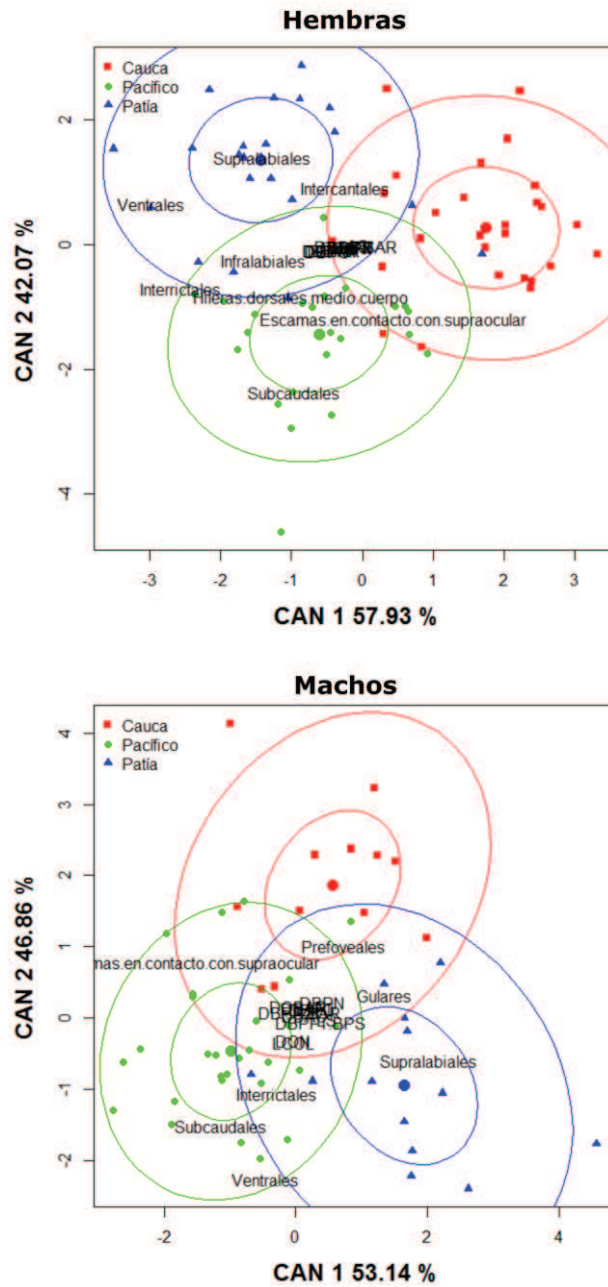


Figura 12. Gráfico discriminante de puntuaciones para hembras y machos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* en el suroccidente colombiano.

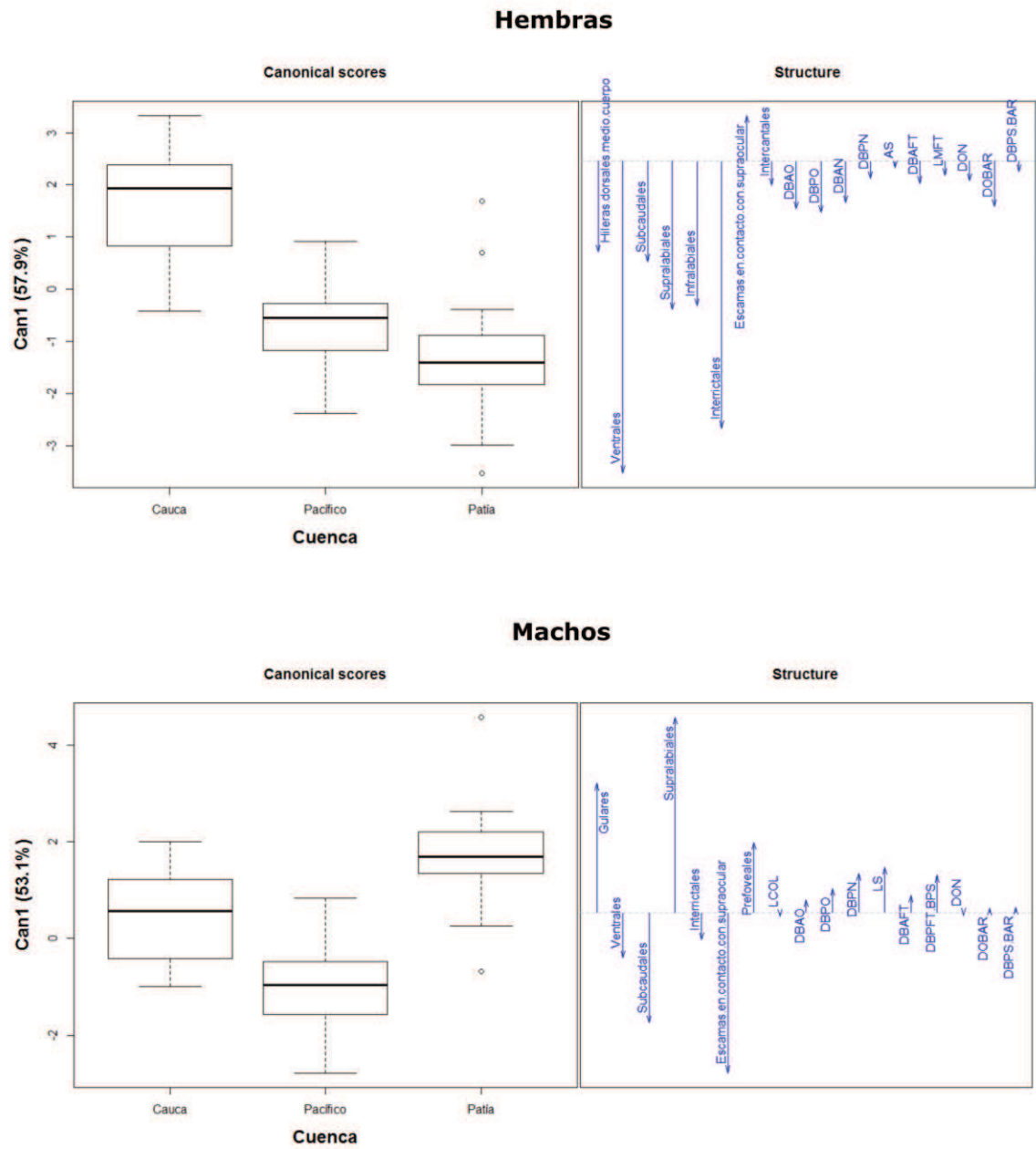


Figura 13. Gráfico de estructura para la primera variable canónica del análisis discriminante para hembras y machos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* en el suroccidente colombiano.

Por medio del análisis discriminante lineal se identificaron correctamente 86.11 % de las hembras en sus respectivas cuencas, sin embargo, el análisis de validación cruzada lineal mostró que solo 66.67 % de los especímenes fueron correctamente asignados a los grupos previamente establecidos; por su parte, el análisis discriminante cuadrático identificó correctamente 100 % de las hembras en sus respectivas cuencas, pero la validación cruzada cuadrática, muestra que en realidad solo 43.06 % de los casos fueron correctamente asignados en sus respectivos grupos (Tabla 16). En el caso de los machos, el análisis discriminante lineal mostró una tendencia similar a lo encontrado en hembras, ya que se identificaron 84.91 % de los especímenes en sus respectivas cuencas, pero al realizar la validación cruzada lineal solo el 56.60 % de los especímenes fueron correctamente asignados a los grupos previamente establecidos (Tabla 17); la validación cruzada cuadrática no pudo ser calculada debido al bajo número de machos revisados para las cuencas del Patía y Cauca.

Para hembras y machos, el porcentaje de acierto del análisis discriminante lineal fue bajo, especialmente en la validación cruzada, esto puede indicar que se están incumpliendo las hipótesis de homogeneidad de varianzas y de distribución normal de las funciones canónicas, sin embargo, al aplicar el análisis discriminante cuadrático en hembras, se encontró un porcentaje de acierto relativamente similar al obtenido del análisis discriminante lineal; debido a que el análisis discriminante cuadrático no tiene como requisito el cumplimiento de las hipótesis de homogeneidad de varianzas y distribución normal, se puede decir que el bajo acierto del análisis discriminante en general no se debe al incumplimiento de estas hipótesis, sino que por el contrario refleja la dificultad de asignar un determinado espécimen a uno de los grupos establecidos previamente, debido en gran parte a la variabilidad morfológica existente en hembras al interior y entre poblaciones. Lastimosamente el hecho de no poder realizar el análisis discriminante cuadrático entre machos impide validar lo obtenido en el análisis discriminante lineal.

Tabla 16. Validación cruzada del análisis discriminante en hembras de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. Se presenta la validación cruzada lineal y cuadrática.

Validación cruzada lineal					
	Cuenca	Grupo de pertenencia pronosticado			Total
		Cauca	Pacífico	Patía	
Recuento	Cauca	20	3	4	27
	Pacífico	5	12	6	23
	Patía	3	3	16	22
%	Cauca	74.07	11.11	14.81	100
	Pacífico	21.73	52.17	26.08	100
	Patía	13.63	13.63	72.72	100
Total de casos correctamente asignados					66.67

Validación cruzada cuadrática					
	Cuenca	Grupo de pertenencia pronosticado			Total
		Cauca	Pacífico	Patía	
Recuento	Cauca	19	7	1	27
	Pacífico	12	9	2	23
	Patía	9	10	3	22
%	Cauca	70.37	25.92	3.70	100
	Pacífico	52.17	39.13	8.69	100
	Patía	40.90	45.45	13.63	100
Total de casos correctamente asignados					43.06

Tabla 17. Validación cruzada del análisis discriminante en machos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suoccidente colombiano. Solo se presenta la validación cruzada lineal.

Validación cruzada lineal					
	Cuenca	Grupo de pertenencia pronosticado			Total
		Cauca	Pacífico	Patía	
Recuento	Cauca	7	3	2	12
	Pacífico	5	20	3	28
	Patía	4	3	6	13
%	Cauca	58.33	25.00	16.66	100
	Pacífico	17.85	71.42	10.71	100
	Patía	30.76	23.07	46.15	100
Total de casos correctamente asignados					62.26

6.4.2 Análisis de componentes principales (PCA) en adultos

Con el fin de explorar la divergencia morfométrica encontrada en los especímenes adultos, se realizó un PCA como método de clasificación de los especímenes de cada una de las poblaciones con base en las variables de lepidosis y morfométricas, estas últimas fueron empleadas en su estado no transformado, es decir sin extraer el efecto de la alometría. Se optó por no realizar un análisis discriminante por el bajo número y la desigualdad de especímenes adultos entre poblaciones, situación que generaría resultados sesgados en este tipo de análisis.

En primera instancia se seleccionaron los caracteres de lepidosis que mostraron diferencias significativas entre poblaciones y se realizaron PCA's previos para obtener las variables morfométricas que aportan mayor variabilidad a cada uno de los sets de especímenes (Figura 13); se encontró que para las hembras cada una de las 10 variables morfométricas seleccionadas explican gran parte de la variabilidad (Tabla 18), ya que sus autovalores tienen gran peso para los PC1 y PC2

y en conjunto resumen el 87.62 % de la variabilidad explicada (PC1 = 77.21 % y PC2 = 10.41 %)

En el caso de los machos, se encontró que las variables: distancia entre borde posterior de supraocular al borde anterior de rostral, distancia entre ojo y borde anterior de rostral, distancia entre borde anterior de supraocular al borde anterior de rostral, explican en mayor proporción la variabilidad ya que presentan autovalores de mayor peso para los PC1 y PC2 (Tabla 19); en conjunto las 10 variables seleccionadas resumen el 81.93 % (PC1 = 64.98 % y PC2 = 16.95) de la variabilidad explicada.

Tabla 18. Autovalores de las variables morfométricas para los dos primeros componentes principales (PCA) de las hembras adultas de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

Variable	PC1	PC2
LCOL	-0.211552789829483	0.288265787431746
LC	-0.267911834264601	0.118166773564938
DBAO	-0.251770961975827	-0.202439922880602
DBPO	-0.237568195215517	-0.316945901506114
DBAN	-0.223025665000209	-0.355295635653274
DBPN	-0.230974049464226	-0.331620068509596
LS	-0.239222855234885	0.365335641075066
AS	-0.243880778295963	0.0944655508490949
DBPS	-0.242100936850346	0.114520015028707
DBAFT	-0.25619305225848	0.105155190682871
LMFT	-0.13186531919409	-0.511201421531811
DBPFT-BPS	-0.251104162427303	0.227260224065467
DOFT	-0.235658201950405	-0.0812592762804423
DON	-0.263511077068163	0.113718034240449
DOBAR	-0.26888323496054	-0.0708677812762266
DBPS-BAR	-0.26770777790984	0.144733909706386
DBAS-BAR	-0.26498774232014	0.0158282643222162

Tabla 19. Autovalores de las variables morfométricas para los dos primeros componentes principales (PCA) de los machos adultos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

Variable	PC1	PC2
LCOL	-0.124109733819439	-0.356196589871311
LC	-0.278104068912864	-0.142696399151611
DBAO	-0.161184802954772	0.547121249112203
DBPO	-0.273903494104767	0.181148054436643
DBAN	-0.241757858363218	0.211798070026447
DBPN	-0.234379802611389	0.400200301695166
LS	-0.250302714181827	-0.226745421818117
AS	-0.148436286003868	0.00766854424211429
DBPS	-0.215311537810962	0.022608833977237
DBAFT	-0.27599104707993	0.175656339101377
LMFT	-0.211927276366472	0.083728044508788
DBPFT-BPS	-0.251111610785735	-0.290519422787194
DOFT	-0.245652234319984	-0.016379495637713
DON	-0.228320052948687	-0.344119242131517
DOBAR	-0.299809391207617	0.00814375013534083
DBPS-BAR	-0.302947516144626	-0.143449001578786
DBAS-BAR	-0.289045738656336	-0.0447877734423776

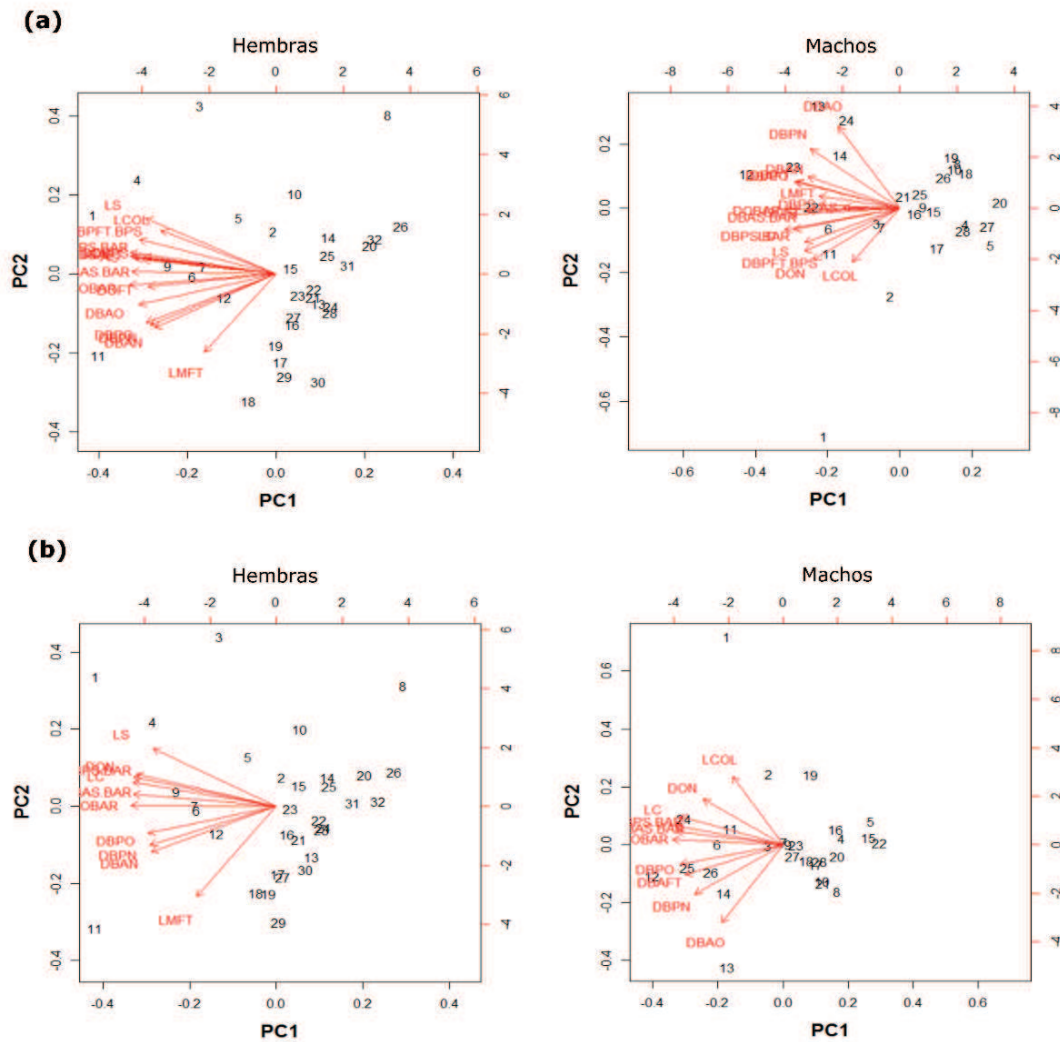


Figura 14. Reducción de variables morfométricas por medio del PCA para hembras y machos adultos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano. (a) Gráfico de puntuaciones preliminar con las variables morfométricas originales. (b) Gráfico de puntuaciones mostrando los vectores de las variables morfométricas seleccionadas. Hembras (izquierda), machos (derecha).

El PCA obtenido a partir de las variables morfométricas seleccionadas junto a las de lepidosis (Figura 14), muestra que para las hembras el PC1 que resume el 46.58 % de la variabilidad, está compuesto en gran parte por las variables morfométricas (Tabla 20), las cuales logran separar las población del y Patía, mientras que la población del Cauca representa un intermedio morfométrico entre estas dos; por su parte, los caracteres de lepidosis están relacionados con el PC2 (Tabla 20), que resume el 12.50 % de la variabilidad, y que separara la población del Cauca de las poblaciones del Pacífico y Patía, aunque quizás esta separación puede estar afectada por el bajo numero de especímenes de la cuenca del Cauca incluidos en este análisis.

Para los machos de las tres poblaciones, también se encontró que la mayoría de las variables morfométricas, junto a caracteres de lepidosis como ventrales y subcaudales están relacionadas con el PC1, el cual resume el 43.25 % de la variabilidad, mientras que el PC2, que resume el 16.30 %, tiene mayor aporte de caracteres de lepidosis junto a variables morfometricas como longitud cola y distancia entre bordes anteriores de ojos (Tabla 21). Sin embargo, a diferencia de las hembras, en los machos no parece existir un patrón obvio de separación entre poblaciones, aunque los especímenes de la cuenca del Cauca parecen tener una leve separación respecto a los del Pacífico y Patía, esto puede ser producto del bajo número de especímenes de esta cuenca incluidos en el análisis (Figura 14).

Tabla 20. Autovalores de las variables morfométricas y de lepidosis para los dos primeros componentes principales (PCA) de las hembras adultas de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del surccidente colombiano.

Variable	PC1	PC2
Número máximo de hileras dorsales	0.117473129554479	0.370540571748321
Ventrales	-0.143463822042157	0.455115560162993
Subcaudales	0.10288710134741	0.0727479102218767
Supralabiales	-0.0851475029394594	0.393946515375495
Infralabiales	0.0461069530618923	0.390248305410343
Interrictales	-0.0331157520136197	0.487658623176605
Escamas en contacto con supraocular	0.0700750152923466	-0.0447469985060488
Intercantales	-0.105143185436689	0.25767135695007
LC	0.336196213226356	0.0566261334415225
DBPO	0.306966161598887	-0.101334282953979
DBAN	0.280641273780449	0.0825447082342427
DBPN	0.293346415693147	-0.0415908991459605
LS	0.298293941275341	0.0469820007625772
LMFT	0.174266564207349	0.0557722223962973
DON	0.325139393416407	0.0478120962630896
DOBAR	0.333902612507286	0.0111845145526887
DBPS.BAR	0.334712236425604	0.0251742593120776
DBAS.BAR	0.328541484814192	0.0787440879866515

Tabla 21. Autovalores de las variables morfométricas y de lepidosis para los dos primeros componentes principales (PCA) de los machos adultos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

Variable	PC1	PC2
Gulares	-0.134089304516086	-0.220111235806907
Ventrales	0.198897610340284	-0.369510817373832
Subcaudales	0.191077342847375	-0.347770328697039
Supralabiales	0.120890554905899	-0.0410560362672656
Interrictales	-0.00218691366792745	-0.424141462778844
Escamas en contacto con supraocular	-0.115935295813843	0.00641413057858258
Prefoveales	-0.186969597837134	0.140891321914859
LCOL	-0.105159178170185	-0.512135360022882
LC	-0.303854879924334	-0.188511234273533
DBAO	-0.20056342865353	0.326303943785496
DBPO	-0.31721882843006	0.027884151982945
DBPN	-0.261157296646364	0.106084218556788
DBAFT	-0.324730029594347	0.0922217038454831
DON	-0.275160195670054	-0.17075562960836
DOBAR	-0.344336740880301	-0.0961940861773991
DBPS.BAR	-0.340248011913605	-0.116933088169065
DBAS.BAR	-0.339100635980797	-0.125226887767895

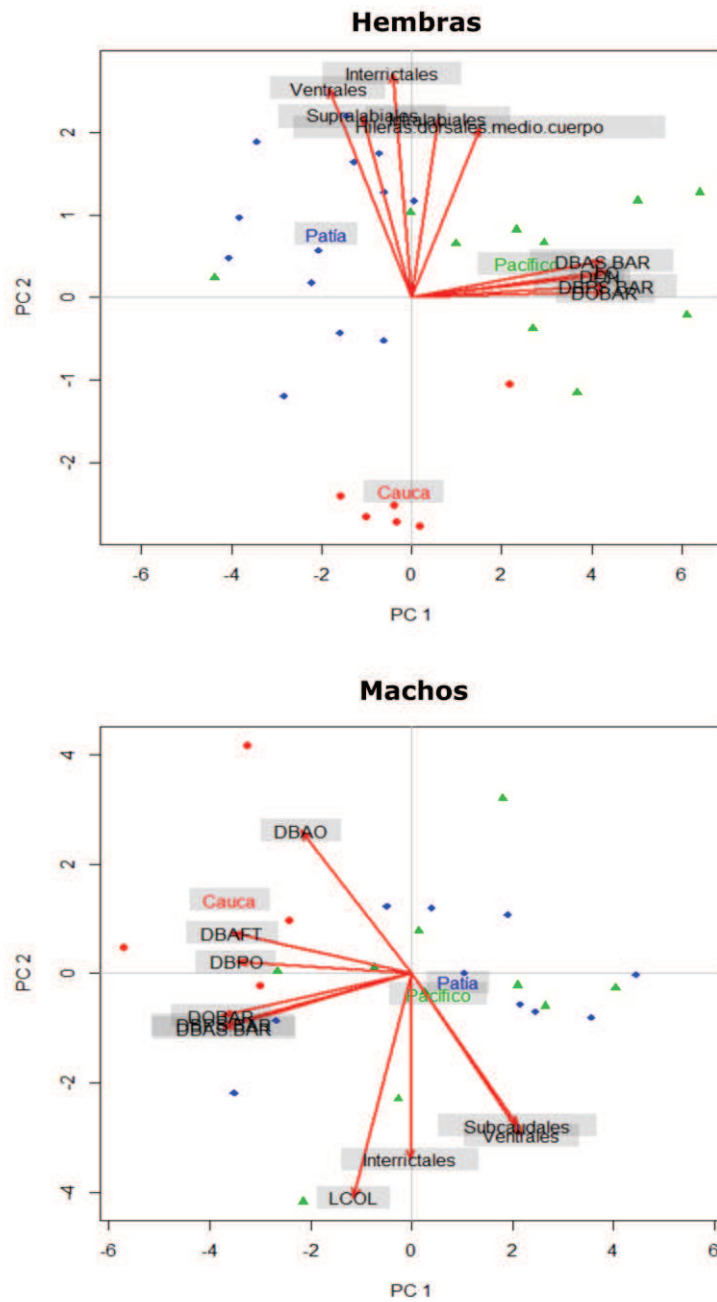


Figura 15. Análisis de componentes principales (PCA) clasificatorio para adultos de las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano.

7. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que la variación morfológica existente en las tres poblaciones de *Bothrops asper* del suroccidente colombiano puede explicarse por factores geográficos, ontogénicos y sexuales, siendo este patrón morfológico similar al reportado por otros autores para *Bothrops asper* en Centro América y el norte de Sur América (Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009; Sasa, 2002).

7.1 Dimorfismo sexual

Para hembras y machos de las poblaciones del Cauca, Pacífico y Patía, a pesar de que los residuos del ANCOVA obtenidos para las variables morfométricas de las tres poblaciones no mostraron diferencias significativas, los vectores alométricos si mostraron cierta divergencia en especímenes adultos. Por lo tanto, al comparar los datos no transformados de las variables morfométricas en adultos, sí se encontró un marcado dimorfismo sexual para las poblaciones del Pacífico y Patía (Tabla 10). Esos resultados concuerdan con los obtenidos por Sasa (2002), quien indica que poblaciones de *Bothrops asper* en Centro América exhiben un dimorfismo sexual conspicuo, siendo el tamaño corporal y las dimensiones en la cabeza los caracteres morfométricos que mejor discriminan entre machos y hembras.

El patrón de diferenciación morfométrica entre machos y hembras adultas puede ser explicado por que en serpientes es común que las hembras muestren una maduración sexual tardía en comparación a los machos y a la existencia de rangos de crecimiento reducidos en ambos sexos después de la maduración (Shine, 1993); esta situación permite a las hembras obtener longitudes corporales mayores que los machos. A pesar de que solo para los machos y hembras de la población del Patía

se encontraron diferencias en la longitud de la cola, en serpientes es común que los machos posean colas más largas que las hembras. Esto puede ser explicado por dos hipótesis: (1) los machos poseen colas relativamente largas para la acomodación de los hemipenes y los músculos retractores y (2) las hembras poseen colas relativamente cortas como un resultado secundario de la selección natural por el incremento de la capacidad reproductiva (King, 1989). Un resultado curioso se presenta para los especímenes adultos de la cuenca del Pacífico, ya que las hembras presentan colas más largas que los machos; sin embargo esto puede ser explicado por el efecto del tamaño, ya que las comparaciones se hicieron con los datos originales que no estaban libres de los efectos de tamaño y alometría.

A pesar de que los patrones de lepidosis no varían ontogénicamente, ya que su desarrollo se lleva a cabo en el periodo de embriogénesis (Maderson, 1985; Sasa, 2002), estos sí varían entre machos y hembras de una misma población, tal como se observa para las poblaciones del Cauca, Pacífico y Patía, y para los *Bothrops asper* de Centro América y el norte de Sur América (Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009; Sasa, 2002). Generalmente las hembras poseen un mayor número de ventrales, número máximo de hileras dorsales, hileras dorsales cerca a la cloaca y número de reducciones (Tabla 5). Estas características pueden atribuirse a la presión adaptativa generada por la selección en cuanto a fecundidad, lo que favorece el aumento de volumen abdominal en hembras permitiendo una mayor expansión en la cavidad corporal de hembras grávidas, lo cual a su vez viene acompañado por el aumento en vertebras, escamas ventrales e hileras dorsales (Sasa, 2002). Por su parte, la presencia de un mayor número de escamas subcaudales en machos (Tabla 5) puede explicarse bajo las mismas dos hipótesis planteadas por King (1989) para la longitud de la cola.

7.2 Variación geográfica

Tanto en machos como en hembras de las poblaciones del Cauca, Pacífico y Patía (Tabla 6 y 7) se puede describir un patrón general: los especímenes del Cauca presentan un menor número de escamas en los conteos de la mayoría de patrones de lepidosis que los especímenes del Pacífico, y a su vez estos últimos presentan un menor número de escamas que los especímenes del Patía. Una tendencia similar ocurre en las poblaciones de *Bothrops asper* de Centro América y el norte de Sur América, en donde las diferencias en patrones de escamación a nivel geográfico parecen ser comunes (Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009; Sasa, 2002). De acuerdo con Saldarriaga-Córdoba *et al.* (2009), el patrón observado puede explicarse como una respuesta adaptativa a los efectos de factores ambientales existentes en cada una de las áreas en las que se distribuyen estas poblaciones de serpientes. Las condiciones ambientales secas de la cuenca del Patía podrían explicar que la población de serpientes distribuidas en esta zona muestren mayores conteos en los patrones de escamación como una adaptación local a la termorregulación y al control de la pérdida de agua, una condición que parece ser común en reptiles (Calsbeek *et al.*, 2006; Horton, 1972; Soule & Kerfoot, 1972). El caso opuesto lo presentan las serpientes de la cuenca del Cauca, cuyos especímenes fueron colectados en su mayoría en la parte alta de la cuenca del Río Cauca, en altitudes promedio de 1500 – 1700 m, en donde la temperatura oscila entre 20 °C y la precipitación promedio anual es de 2000 mm. Al parecer estos especímenes no están bajo presiones de selección para evitar la pérdida de agua, ya que habitan ecosistemas relativamente húmedos y fríos, pero el hecho de que posean un menor número de escamas en los patrones de lepidosis puede indicar que presenten una adaptación local a la termorregulación con el fin de obtener mayor ganancia de calor a partir de los factores ambientales. Como se mencionó anteriormente, los especímenes del Pacífico, al parecer, muestran un estado intermedio en los patrones de escamación respecto a los especímenes de las

cuencas del Patía y Cauca, esto puede explicarse por la alta precipitación y la alta temperatura existente en esta zona. Estos dos factores ambientales hacen que también exista una alta humedad y por lo tanto la presión de selección para evitar la pérdida de agua y generar una termorregulación adecuada no es tan fuerte en los especímenes de esta zona.

El patrón de escamación discutido anteriormente parece ser congruente tanto en hembras como en machos de las tres poblaciones, así lo demuestran en primera instancia las comparaciones univariadas entre poblaciones, pero de una forma más práctica, el análisis discriminante (Figura 11) también está indicando la existencia de este mismo patrón. Dejando de lado las variables morfométricas, cuyo aporte discriminante en realidad es nulo, al observar cada uno de los centroides y los individuos alrededor de estos, tanto en machos como en hembras, se puede apreciar que en los extremos del gráfico se ubican los especímenes del Cauca y el Patía, mientras que en la zona de transición de estos se ubican los individuos de la cuenca del Pacífico, lo que indica las diferencias en los patrones de lepidosis de los dos primeros y el carácter intermedio de este último.

Las diferencias geográficas en cuanto a las variables morfométricas son menos notorias que las de lepidosis para las poblaciones aquí estudiadas, pero por medio de las regresiones obtenidas por el ANCOVA se logró observar que existen diferencias entre los adultos de las tres poblaciones, situación constatada posteriormente por las comparaciones univariadas de los datos no transformados en adultos. En general se encontró que las hembras del Pacífico poseen dimensiones mayores en la cabeza que las hembras del Cauca, mientras que las dimensiones de la cabeza en hembras del Patía son las más pequeñas de las tres poblaciones (Tabla 11). Al parecer, en machos no existe una clara diferenciación geográfica en cuanto a variables morfométricas (Tabla 12). Para explicar esta tendencia morfométrica, se podría especular en un origen determinado por la disponibilidad de presas en los ambientes en los cuales se distribuyen estas poblaciones. De acuerdo a Sasa *et al.* (2009), *Bothrops asper* es un reptil eurífago

que consume gran variedad de tipos de presas y además muestra un notorio cambio ontogénico en la dieta, ya que en juveniles la alimentación se basa en organismos ectotermicos (ranas y lagartos), mientras que los adultos consumen presas homeotérmicas (mamíferos, principalmente roedores); generalmente, este cambio de dieta viene acompañado por un cambio en la composición del veneno de estas serpientes. A pesar de que no existen estudios sobre la dieta en las poblaciones tratadas, el perfil proteómico del veneno mostrado por Mora-Obando *et al.* (2014) para la población del Patía, revela que existe una retención de una condición paedomorfica en la composición del veneno en serpientes adultas, situación que puede explicarse como una adaptación local a la disponibilidad de presas en la cuenca del Patía, quizás la alimentación en los adultos de esta población es similar a la existente en juveniles. Podría pensarse que la existencia de esta condición paedomorfica afecta la morfometría de las hembras de la población del Patía dando como resultado hembras con dimensiones cefálicas pequeñas. Por el contrario, las hembras del Pacífico no presentan esta condición paedomorfica, característica sustentada por la composición del veneno (Mora-Obando *et al.*, 2014), lo que indica que pueden existir diferencias en la dieta de juveniles y adultos de esta población, y por lo tanto es factible que las hembras adultas posean dimensiones cefálicas mayores que las hembras del Patía. En cuanto a las hembras del Cauca, no existen estudios sobre la composición del veneno en adultos y juveniles, pero se podría presentar un fenómeno similar al descrito en la población del Patía, lo cual explicaría las dimensiones cefálicas pequeñas en las hembras de esta región respecto a las del Pacífico.

El patrón morfométrico encontrado en machos adultos puede explicarse bajo el hecho de que estos presentan una maduración sexual temprana en comparación a las hembras, seguida por rangos de crecimiento reducido (Shine, 1993), lo cual traería como consecuencia que sea difícil distinguir entre machos juveniles y adultos por medio de dimensiones cefálicas. Por lo tanto, a pesar de que los machos adultos del Patía pueden presentar la condición paedomorfica explicada para hembras,

estos no pueden distinguirse morfométricamente respecto a los del Pacífico; una situación similar puede ocurrir para los machos adultos de la cuenca del Cauca. Los patrones morfométricos expuestos anteriormente tanto en machos como en hembras, además de ser observables a través de las comparaciones interpoblacionales univariadas, puede apreciarse fácilmente en el PCA clasificatorio aplicado a los especímenes adultos (Figura 13). Para las hembras el eje horizontal (PC1) que aloja la mayoría de las variables morfométricas, discrimina las tres poblaciones, por su parte el gráfico para machos no logra discriminar las poblaciones a partir de caracteres morfométricos.

En cuanto a la variabilidad en la morfología hemipeniana entre las tres poblaciones, se pueden realizar varias observaciones, pero antes hay que tener en cuenta ciertos elementos teóricos planteados por Myers & McDowell (2014). En primera instancia, a diferencia de lo propuesto por Dowling (1967), los hemipenes son estructuras que pueden estar correlacionados con factores externos (ambientales, alimenticios o de locomoción) y además están bajo una fuerte presión de selección sexual, por lo tanto son estructuras que no son estables y que no necesariamente brindan información clara de las relaciones genéticas entre grupos cercanos. Por otra parte, es común que para especies de amplia distribución geográfica exista variación intraespecífica en cuanto a caracteres hemipenianos, por lo tanto, en estos casos es necesario revisar una gran cantidad de hemipenes para abarcar toda la variabilidad que pueda existir en un determinado grupo antes de hacer cualquier afirmación de tipo evolutivo y taxonómico. Teniendo en cuenta lo anterior, las leves diferencias morfológicas encontradas entre los hemipenes de las poblaciones estudiadas (Tabla 13), más que reflejar la cercanía evolutiva existente entre estas poblaciones muestran la variabilidad morfológica en estructuras hemipenianas que pueden exhibir las poblaciones pertenecientes a este complejo, algo que puede ser ocasionado por el amplio rango de distribución que presenta el complejo *Bothrops asper*. Sin embargo, para lograr hacer esta afirmación es necesario examinar un mayor número de hemipenes para cada población y realizar comparaciones con

hemipenes de poblaciones que abarquen la mayor parte del rango de distribución de la especie. Debido a que el estudio morfológico de hemipenes en serpientes del género *Bothrops* ha sido escaso, solo se conoce la tesis no publicada de Pesantes (1989), es necesario esperar a que se desarrollen más investigaciones que permitan entender la importancia evolutiva y taxonómica que tienen los caracteres hemipenianos para el complejo *Bothrops asper* y para el grupo *Bothrops atrox*.

7.3 Comentarios biogeográficos

La evidencia filogenética apunta a que la subfamilia Crotalinae tiene un origen Euroasiático con un evento de migración hacia el nuevo mundo a través del estrecho de Bering durante el Cretácico tardío o el Terciario temprano. Posteriormente, al parecer existió una dicotomía basal dando origen al clado Neartico (*Crotalus*, *Sistrurus*, y *Agkistrodon*) y al clado Neotropical (*Lachesis*, *Bothriechis*, *Ophryacus*, complejo *Porthidium* y complejo *Bothrops*). En este último clado existe evidencia de por lo menos 5 eventos de colonización hacia Suramérica: (1) ancestro de *Bothrops*, (2) ancestro de *Lachesis*, (3) *Crotalus durissus*, (4) *Bothriechis schlegelii* y (5) ancestro de *Porthidium nasutum* / *Porthidium lansbergii*, siendo el ancestro de *Bothrops* quien primero colonizó Suramérica durante el Mioceno (Parkinson *et al.*, 2002; Parkinson, 1999; Wüster *et al.*, 2002). Durante el Plioceno – Mioceno la población ancestral que dio origen al grupo *Bothrops atrox* posiblemente se distribuía en el noroeste de Suramérica, en donde sufrió un proceso de divergencia ocasionado por el surgimiento de la cordillera de los Andes y por eventos de transgresión marina, dando origen a dos subpoblaciones ancestrales que se diversificaron en direcciones opuestas, una hacia Centroamérica y otra hacia Suramérica, y que producirían los actuales clados: Suramericano y Centro-Suramericano (Hoorn *et al.*, 2010; Nascimento, 2014).

Durante el Plioceno, la formación de picos montañosos de gran altitud en los Andes del norte y el levantamiento del Istmo de Panamá, moldearon la distribución de la subpoblación ancestral del grupo *Bothrops atrox* restringida al noroeste de los Andes, permitiendo la diversificación y formación del clado Centro-Suramericano, dando como resultado la actual distribución de *Bothrops asper*: Valles Interandinos y Caribe Colombiano, Pacífico de Ecuador y Colombia, y colonización de Centroamérica a través del recién formado Istmo de Panamá.

La distribución actual de las poblaciones del complejo *Bothrops asper* estudiadas en este trabajo, al parecer está determinada por eventos vicariantes relativamente recientes. En primera instancia, varios autores (Haffer, 1970; Irving, 1975; Van der Hammen, 2000) señalan que los Andes Colombianos iniciaron su orogénesis durante el Oligoceno y que para el Mioceno ya se había formado parte de la Cordillera Central; a pesar de que existe poca evidencia, se cree que hacia el oeste de esta cordillera existió una Mega-Cuenca, similar a la formada al este por las cuencas del Magdalena y los Llanos Orientales, que posteriormente fue fragmentada por la elevación de la Cordillera Occidental. Este evento geológico correspondería al primer evento vicariante que afectó a las poblaciones tratadas en este trabajo, separando así a la población del Pacífico de las poblaciones ubicadas en el valle interandino de las Cordilleras Central y la recién formada Cordillera Occidental.

Por otra parte, durante el Plioceno y Holoceno se presentó una gran actividad volcánica hacia el sur de la Cordillera Central arrojando bastantes escombros a los valles adyacentes (Irving, 1975). Estos eventos facilitaron la formación de estructuras geológicas importantes, tal es el caso del Altiplano de Popayán, una formación geológica que se extendía longitudinalmente desde el alto Patía hasta la región norte de Cartago y Quindío, mientras que transversalmente abarcaba desde la parte alta occidental de la Cordillera Central hasta cerca de la cumbre de la Cordillera Occidental (Alvarado & Hubach, 1932; Torres, 1997). La formación de este altiplano podría corresponder al segundo evento vicariante que moldeó la

distribución actual de las poblaciones estudiadas, aislando las poblaciones distribuidas en esta zona y restringiéndolas al sur (Cuenca del Patía) y al norte del altiplano (Cuenca del Cauca). El anterior escenario parece ser mucho más probable que el planteado por Ayerbe *et al.* (1990) y Folleco-Fernández (2010), quienes proponen al Río Cauca como barrera geográfica para estas poblaciones, teoría que puede ser refutada por la presencia de especímenes hacia el sur del Río Cauca que presentan gran similitud morfológica con especímenes presentes en la zona norte de este río (Figura 15).

Debido a procesos de erosión y al efecto de afluentes tanto del Río Patía como del Río Cauca, el Altiplano de Popayán actualmente presenta una geomorfología diferente a la descrita anteriormente. Principalmente posee una menor altitud (Alvarado & Hubach, 1932; Torres, 1997) y esto puede haber permitido que las poblaciones del Cauca y el Patía migren hacia el sur y hacia el norte respectivamente. Actualmente en la zona correspondiente a la divisoria de aguas entre las cuencas de los ríos Cauca y Patía, estas dos poblaciones parecen habitar en simpatría (Figura 14), sin embargo no existen estudios filogeográficos que permitan determinar la existencia de flujo genético o aislamiento reproductivo entre estas dos poblaciones. Folleco-Fernández (2010) menciona que se sabe con certeza que existen mezclas entre las poblaciones del Cauca y el Patía (*Bothrops rhomboatus* y *Bothrops ayerbeii*, según este autor) hacia las zonas de “La Paloma” en el Tambo y “Las Chozas” en Timbío, pero tal como mencionan Ramírez-Chaves & Solari (2014), este autor no aporta datos adicionales sobre la extensión de esta hibridación o su relevancia para distinguir entre los taxones que propone. Por otra parte, hacia la zona sur de la Cordillera Occidental, el Río Patía a partir de la erosión y por medio de procesos históricos, divide esta cordillera transversalmente formando un cañon conocido como la Hoz de Minamá. Este cañon podría corresponder a un corredor que facilite el intercambio de fauna entre las tierras bajas del Pacífico y el valle alto del Río Patía, sin embargo la geomorfología y el relieve de la zona pueden dificultar este hecho. Folleco-Fernández (2010) también menciona que hacia la Hoz de Minamá existe una intergradación entre las poblaciones del Patía y el Pacífico

(*Bothrops ayerbei* y *Bothrops asper*, para este autor), pero de igual manera que en el caso anterior no aporta datos adicionales que soporten esta afirmación. El posible flujo genético entre las poblaciones del Patía y el Pacífico a través de la Hoz de Minamá es un aspecto que necesita mayor investigación, ya que hasta el momento no se han colectado especímenes en esta zona (Figura 14).

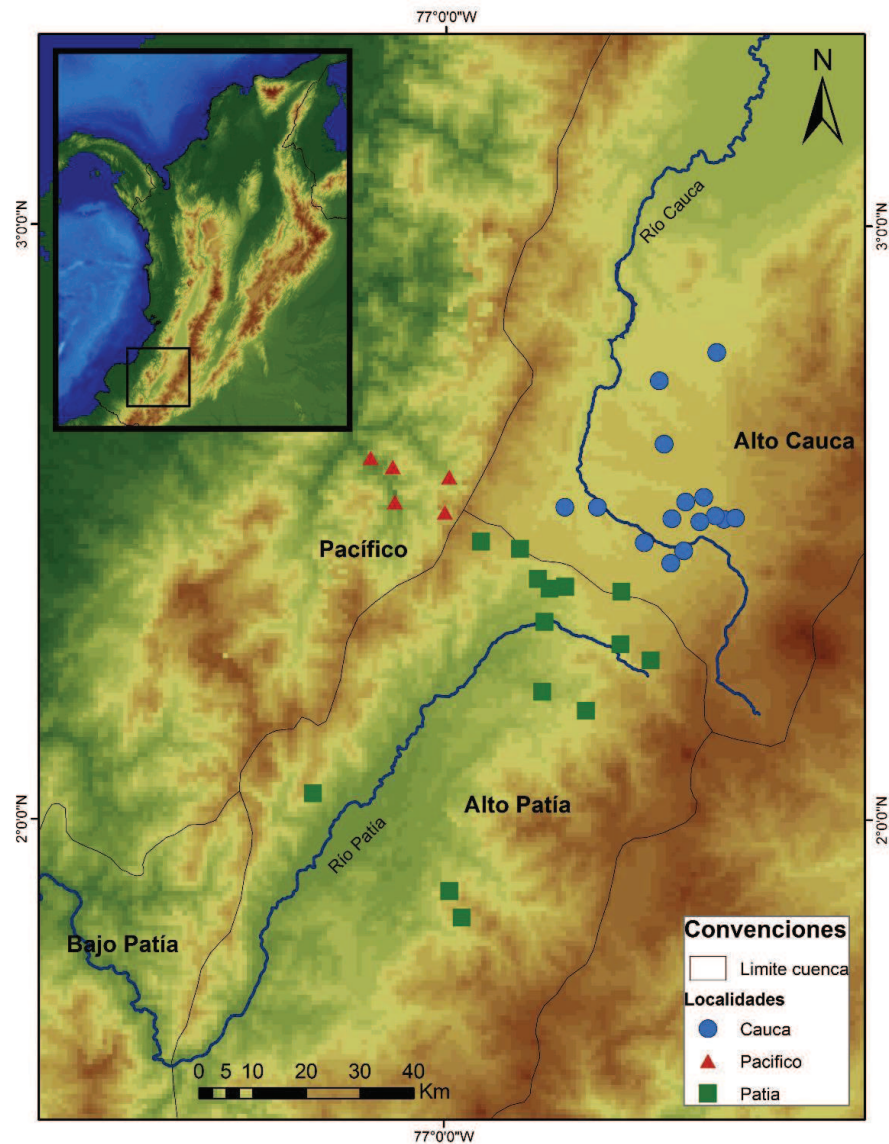


Figura 16. Mapa de las localidades muestreadas para las tres poblaciones de serpientes del complejo *Bothrops asper* en el suroccidente colombiano.

7.4 Comentarios taxonómicos

La aceptación de la propuesta taxonómica de Folleco-Fernández (2010) no es adecuada, ya que además de los problemas nomenclaturales expuestos por Ramírez-Chaves & Solari (2014), el trabajo presenta múltiples falencias de carácter teórico (conteos de patrones de lepidosis inadecuados, morfometría limitada, estadística inexistente), lo que imposibilita realizar una correcta asignación de especímenes a estas especies nominales. Los resultados obtenidos en la presente investigación no permiten establecer una clasificación taxonómica tan simple como la planteada por Folleco-Fernández (2010); por un lado, el análisis discriminante (Figura 11, Tablas 16 y 17) muestra que las tres poblaciones difícilmente pueden diferenciarse a partir de los caracteres morfológicos examinados. De manera similar, los hemipenes analizados poseen cierta similitud entre poblaciones y gran variabilidad al interior de estas, haciendo complicado encontrar un patrón que muestre la existencia de barreras reproductivas. Por lo tanto, en cierta forma sería más adecuado pensar en estas poblaciones (o “especies nominales”) como un grupo de poblaciones de *Bothrops asper* con una amplia variabilidad morfológica producida por la extensa distribución geográfica de la especie y por la plasticidad fenotípica que presenta como posible mecanismo de respuesta a presiones de selección producidas por variables ecológicas locales, situación similar a la encontrada para *Bothrops asper* en Centroamérica y el noroccidente colombiano (Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009; Sasa, 1996, 2002), y para poblaciones del complejo *Bothrops atrox* en Sudamérica (Wüster *et al.*, 1996, 1999). Sin embargo es necesario hacer referencia a ciertos puntos importantes: (1) la historia biogeográfica expuesta para las poblaciones estudiadas muestra que estas han estado sometidas a procesos de aislamiento geográfico durante periodos de tiempo relativamente largos con posteriores eventos de reconexión entre poblaciones; (2) a pesar de que los caracteres relacionados al veneno no son adecuados para hacer afirmaciones sistemáticas dentro del grupo *Bothrops atrox* (ya que la variabilidad de

estos caracteres en gran medida está dada por factores ontogénicos, sexuales, geográficos y disponibilidad o preferencia en la dieta), la evidencia encontrada por Mora-Obando *et al.* (2014) en cierta forma puede estar indicando algún tipo de divergencia entre las poblaciones del Patía y el Pacífico; (3) para la población del Patía, la presencia de un patrón de coloración en la parte dorsal de la cabeza parece ser un carácter fijo en los especímenes distribuidos en esta cuenca (Figura 2); (4) debido a que aún no existe evidencia respecto al flujo genético y a los procesos de hibridación entre poblaciones, se dificulta hacer afirmaciones que permitan relacionar adecuadamente a las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* en el suroccidente colombiano. Las situaciones planteadas anteriormente, además de lo encontrado en esta investigación, deben tenerse en cuenta al plantear una nueva propuesta taxonómica, la cual debe estar basada en adicionales estudios moleculares que permitan relacionar filogenéticamente cada una de estas poblaciones.

8. CONCLUSIONES

- En las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* existe un marcado dimorfismo sexual en cuanto a lepidosis, siendo las subcaudales, infralabiales, número máximo de hileras dorsales y el número de reducciones, los caracteres que muestran mayor diferenciación entre machos y hembras; morfométricamente hay distinción entre sexos, pero parecen existir procesos ontogénicos que solo permiten diferenciar adecuadamente entre machos y hembras adultas.
- A pesar de que los caracteres de lepidosis muestran un elevado grado de solapamiento entre poblaciones, los conteos de escamas ventrales y en menor medida las interrietales, permiten diferenciar entre hembras de las tres poblaciones. En el caso de los machos no se encontró un patrón de lepidosis que permita diferenciar entre poblaciones.
- Aunque los caracteres de lepidosis relacionados a las reducciones de hileras dorsales son muy variables entre individuos, aportan información valiosa en cuanto a dimorfismo sexual de las poblaciones del complejo *Bothrops asper*; sin embargo, estos caracteres no presentan un patrón geográfico claro que permita diferenciar entre las poblaciones estudiadas.
- Existe una diferenciación morfométrica entre hembras adultas de la cuenca del Pacífico respecto a las hembras de las cuencas del Patía y el Cauca, siendo las primeras quienes presentan medidas morfométricas mayores, mientras que las dos últimas presentan medidas morfométricas similares entre sí. Al parecer los machos de las tres poblaciones no presentan una diferenciación morfométrica que permita hacer distinción entre cuencas.

- Los hemipenes de las tres poblaciones presentan morfología similar en cuanto a forma y tipo de ornamentación, pero varían morfométricamente y en número de espinas y cálices entre poblaciones y entre especímenes de la misma población, por lo tanto la diferenciación entre cuencas a partir de estos caracteres no es clara.
- La amplia variabilidad morfológica encontrada en las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* del suroccidente colombiano dificulta la discriminación entre poblaciones, lo cual puede indicar que estas corresponden a una misma especie, cuya variación fenotípica a nivel geográfico está relacionada a la ecología y hábitat de cada población. Sin embargo, la historia biogeográfica de cada población hace factible pensar en un posible caso de especies cripticas, pero debido a que no existe evidencia molecular y filogeográfica respecto al flujo genético y a los procesos de hibridación entre poblaciones, se dificulta hacer afirmaciones taxonómicas que permitan asignar tres epítetos diferentes a las tres poblaciones del complejo *Bothrops asper* en el suroccidente colombiano.

9. LITERATURA CITADA

- Alvarado, B., & Hubach, E. (1932). Estudios Geológicos Alrededor de Popayán. Bogotá: Ministerio de Minas y Petroleos-Servicio Geológico Nal.
- Amaral, A. (1927). Studies of Neotropical Ophidia VII. An interesting collection of snakes from West Colombia. Bulletin of the Antivenin Institute of America, 1(2), 44–47.
- Amaral, A. (1928). Studies of Neotropical Ophidia XI. Snakes from the Santa Marta region, Colombia. Bulletin of the Antivenin Institute of America, 3(3), 7–8.
- Amaral, A. (1931a). Studies of Neotropical Ophidia XXIII. Additional notes on Colombian snakes. Bulletin of the Antivenin Institute of America, 4(33), 85–89.
- Amaral, A. (1931b). Studies of Neotropical Ophidia XXVI. Ophidia of Colombia. Bulletin of the Antivenin Institute of America, 4(4), 89–94.
- Andrade-C, M. G. (2011). Estado del conocimiento de la biodiversidad en Colombia y sus amenazas. Consideraciones para fortalecer la interacción ambiente-política. Revista de La Académica Colombiana de Ciencias, 35(137), 491–507.
- Angarita-Sierra, T. G. (2009). Variación geográfica de *Ninia atrata* en Colombia (Colubridae: Dipsadinae). Papéis Avulsos de Zoologia, 49(22), 277–288.
- Ayerbe González, S., & Latorre Ledezma, J. P. (2010). Manual para la prevención y mejoramiento en la atención del paciente con accidente ofídico (Segunda Ed.). Popayán: Secretaría Departamental de Salud del Cauca.
- Ayerbe, S., Tidwell, M. A., & Tidwell, M. (1990). Observaciones sobre la biología y comportamiento de la serpiente coral “rabo de aji” (*Micrurus mipartitus*). Descripción de una subespecie nueva. Novedades Colombianas, Museo de Historia Natural de La Universidad Del Cauca., 2(30-41), 12.
- Branch, W. R. (1986). Hemipenial Morphology of African Snakes : A Taxonomic Review Part 1. Scolecophidia and Boidae. Journal of Herpetology, 20(3), 285–299.
- Burger, W. L. (1971). Genera of pitvipers (Serpentes: Crotalidae). University of Kansas.

- Calsbeek, R., Knouft, J. H., & Smith, T. B. (2006). Variation in scale numbers is consistent with ecologically based natural selection acting within and between lizard species. *Evolutionary Ecology*, 20(4), 377–394.
- Campbell, J. A., & Lamar, W. W. (2004). *The venomous reptiles of the Western Hemisphere*. Ithaca, NY: Comstock, Ithaca and London.
- Campbell, J. A., & Lamar, W. W. (1989). *The venomous reptiles of Latin America*. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Campbell, J. A., & Lamar, W. W. (1992). The taxonomic status of miscellaneous Neotropical viperids, with the description of a new genus. *Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University*, 153, 1 – 31.
- Carrasco, P. A., Mattoni, C. I., Leynaud, G. C., & Scrocchi, G. J. (2012). Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta*, 41(2), 109–124.
- Castaño-Mora, O. V. (2002). *Libro rojo de reptiles de Colombia*. (O. V. Castaño-Mora, Ed.). Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente, Conservación Internacional-Colombia.
- Castoe, T. a, & Parkinson, C. L. (2006). Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(1), 91–110.
- Cullings, K. W., Morafka, D. J., Hernandez, J., & Roberts, J. W. (1997). Reassessment of Phylogenetic Relationships among Pitviper Genera Based on Mitochondrial Cytochrome b Gene Sequences. *Copeia*, 1997(2), 429–432.
- Curcio, F. F., Sánchez-Pacheco, S. J., Mueses-Cisneros, J. J., & Rodrigues, M. T. (2009). Notes on distribution, variation and characterization of *Erythrolamprus pseudocorallus* Roze, 1959 (Serpentes: Colubridae) with the first records from Colombia. *Zootaxa*, 2045, 33–42.
- Dowling, H. G. (1951a). A proposed standard system of counting ventrals in snake. *Br. J. Herpetol.*, 1, 97–99.
- Dowling, H. G. (1951b). A Proposed Method of Expressing Scale Reductions in Snakes. *Copeia*, 1951(2), 131–134.

- Dowling, H. G. (1967). Hemipenes and Other Characters in Colubrid Classification. *Herpetologica*, 23(2), 138–142.
- Dowling, H., & Savage, J. (1960). A guide to the snake hemipenis: A survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica*, (45), 17 – 31.
- Fenwick, A., Gutberlet JR, R., Evans, J., & Parkinson, C. (2009). Morphological and molecular evidence for phylogeny and classification of South American pitvipers, genera *Bothrops*, *Bothriopsis*, and *Bothrocophias* (Serpentes: Viperidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156, 617–640.
- Folleco-Fernández, A. J. (2010). Taxonomía del complejo *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae) en el sudoeste de Colombia. Revalidación de la especie *Bothrops rhombeatus* (García 1896) y descripción de de una nueva especie. *Revista Novedades Colombianas*, 10, 1–34.
- García, E. (1896). Los ofidios venenosos del Cauca. Métodos empíricos y racionales empleados contra los accidentes producidos por la mordedura de esos reptiles. Cali.
- Groombridge, G. (1986). Phyletic relationships among viperine snakes. In Z. Rocek (Ed.), *Studies in herpetology: proceeding of the European herpetological meeting (3d ordinary general meeting of the Societas Europea Herpetologica)* (pp. 219 – 222). Prague: Charles University.
- Guisande, C., & Al., E. (2014). RWizard Software. Spain: University of Vigo. Retrieved from <http://www.ipez.es/RWizard>
- Gutberlet, R. L. J., & Campbell, J. A. (2001). Generic recognition for a neglected lineage of South American pitvipers (Squamata: Viperidae: Crotalinae), with the description of a new species from the Colombian Chocó. *American Museum Novitates*, (3316), 1–16.
- Gutberlet, R. L. J., & Harvey, M. B. (2002). Phylogenetic relationships of New World pitvipers as inferred from anatomical evidence. *Biology of the Vipers.*, 51–68.
- Gutiérrez, J. (2002). Comprendiendo los venenos de serpientes: 50 años de investigaciones en América Latina. *Revista de Biología Tropical*, 50(2), 377–394.
- Haffer, J. (1970). Geologic-Climatic History and Zoogeographic Significance of the Uraba Region in Northwestern Colombia. *Caldasia*, 10, 603–636.

- Holman, J. A. (1976). Snakes of the Split Rock Formation (Middle miocene), central Wyoming. *Herpetologica*, 32, 419–426.
- Holman, J. A. (1981). A herpetofauna from an eastern extension of the Harrison Formation, Early Miocene: Arikareean, Cherry Country, Nebraska. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1, 49–56.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., ... Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927–931.
- Horton, D. R. (1972). Lizard scale size and adaptation. *Systematic Zoology*, 21, 441–443.
- Hoyos Argáez, M. A. (2006). Ecologia da cascavel (Viperidae, *Crotalus durissus*) no Cerrado brasileiro. Universidade de Brasília.
- Hoyos, M. A., Otero, R., Saldarriaga, M., & Jaramillo, N. (2003). Divergencia morfológica entre *Bothrops atrox* y *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae). *Actualidades Biológicas*, 25(79), 157–165.
- Hurtado-Gómez, J. P., Grisales-Martínez, F. A., & Rendón-Valencia, B. (2015). Starting to fill the gap: first record of *Tantilla supracincta* (Peters, 1863) (Serpentes: Colubridae) from Colombia. *Check List*, 11(4), 3–6.
- ICZN, I. C. O. Z. N. (2012). Amendment of articles 8, 9, 10, 21 and 78 of the International Code of Zoological Nomenclature to expand and refine methods of publication. *Zookeys*, 219, 1–10.
- Irving, E. M. (1975). Structural evolution of the Northernmost Andes, Colombia. *Geological Survey Professional Paper* 846, 475.
- Jadin, R. C., Gutberlet, R. L. J., & Smith, E. N. (2010). Phylogeny, evolutionary morphology, and hemipenis descriptions of the Middle American jumping pitvipers (Serpentes: Crotalinae: *Atropoides*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 48(4), 360–365.
- Jaramillo-Martínez, A. F., Valencia-Zuleta, A., & Castro-Herrera, F. (2013). *Imantodes chochoensis* Torres-Carvajal, Yáñez-Muñoz, Quirola, Smith and Almendáriz, 2012 (Squamata: Dipsadidae): First records from Colombia. *Check List*, 9(5), 1070–1071.

- Keogh, J. S. (1999). Evolutionary implications of hemipenial morphology in the terrestrial Australian elapid snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125, 239–278.
- King, R. B. (1989). Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biological Journal of the Linnean Society*, 38(2), 133–154.
- Klauber, L. M. (1972). *Rattlesnakes: Their Habits, Life Histories, and Influence on Mankind* (2nd ed.). Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
- Lynch, J. D. (2009). Snakes of the genus *Oxyrhopus* (Colubridae: Squamata) in Colombia: taxonomy and geographic variation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49(25), 319–337.
- Lynch, J. D. (2012). El contexto de las serpientes de Colombia con un análisis de las amenazas en contra de su conservación. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias*, 36(140), 435–449.
- Mackessy, S. P. (2010). The Field of Reptile Toxinology Snakes, Lizards, and Their Venoms. In S. P. Mackessy (Ed.), *Handbook of Venoms and Toxins of Reptiles* (p. 521). CRC Press.
- Maderson, P. F. A. (1985). Some developmental problems of the reptilian integument. In A. C. Gans, F. Billett, & P. F. A. Maderson (Eds.), *Biology of the Reptilia* (pp. 523–598). New York: Wiley.
- McDiarmid, R. W., Campbell, J. A., & Touré, T. . (1999). *Snake Species of the World: A Taxonomic and Geographical Reference* (Vol. 1.). Washington, DC: The Herpetologists' League.
- Mendoza, J. S., Berrio, V., & Gómez, D. A. (2012). Reptilia, Squamata, Viperidae, *Bothrops venezuelensis* Leybold, 1873: Distribution extension and first country record. *Check List Journal of Species Lists and Distribution*, 8(2), 310–312.
- Meza-Joya, F. L. (2015). First record of *Ninia atrata* (Hallowell, 1845) (Squamata: Colubridae) from Sierra Nevada de Santa Marta, northern Colombia. *Check List*, 11(2), 2702–2704.
- Missassi, A. F. R., & Prudente, A. L. C. (2015). A new species of *Imantodes* Duméril, 1853 (Serpentes, Dipsadidae) from the Eastern Cordillera of Colombia. *Zootaxa*, 3980(4), 562–574.

- Mora-Obando, D., Guerrero-Vargas, J. A., Prieto-Sánchez, R., Beltrán, J., Rucavado, A., Sasa, M., ... Lomonte, B. (2014). Proteomic and functional profiling of the venom of *Bothrops ayerbeii* from Cauca, Colombia, reveals striking interspecific variation with *Bothrops asper* venom. *Journal of Proteomics*, 96, 159–172.
- Myers, C. W. (1974). The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of New World snakes. *Bulletin American Museum Of Natural History*, 153, 1–262.
- Myers, C. W., & Campbell, J. A. (1981). A New Genus and Species of Colubrid Snake from the Sierra Madre del Sur of Guerrero, Mexico. *American Museum Novitates*, (2708), 1–20.
- Myers, C. W., & McDowell, S. B. (2014). New Taxa and Cryptic Species of Neotropical Snakes (Xenodontinae), with Commentary on Hemipenes as Generic and Specific Characters. *Bulletin American Museum Of Natural History*, (385), 112.
- Nascimento, D. D. S. (2014). Filogenia molecular de serpentes neotropicais do grupo *Bothrops atrox* (Linnaeus, 1758) (Viperidae: Crotalinae). Universidade de Brasília.
- Nicéforo María, H. (1942). Los ofidios de Colombia. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas Y Naturales*, V(17), 84 – 101.
- Núñez, V., Cid, P., Sanz, L., De La Torre, P., Angulo, Y., Lomonte, B., ... Calvete, J. J. (2009). Snake venomomics and antivenomics of *Bothrops atrox* venoms from Colombia and the Amazon regions of Brazil, Perú and Ecuador suggest the occurrence of geographic variation of venom phenotype by a trend towards paedomorphism. *Journal of Proteomics*, 73(1), 57–78.
- Otero-Patiño, R. (2009). Epidemiological, clinical and therapeutic aspects of *Bothrops asper* bites. *Toxicon*, 54(7), 998–1011.
- Páez, V. P., Arredondo, J. C., López, C., Martínez, L. M., Molina, C., & Restrepo, A. (2006). Reptiles de Colombia, diversidad y estado del conocimiento. In M. E. Chaves & M. Santamaría (Eds.), *Informe Nacional sobre el Avance en el Conocimiento y la Información de la Biodiversidad 1998 - 2004 Tomo II*. Bogotá D.C. Colombia.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Parkinson, C. (1999). Molecular systematics and biogeographical history of pitvipers as determined by mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Copeia*, 1999(3), 576–586.

- Parkinson, C. L., Campbell, J. A., & Chippindale, P. T. (2002). Multigene phylogenetic analysis of pitvipers, with comments on their biogeography. In G. W. Schuett, M. Höggren, M. E. Greene, & H. W. Douglas (Eds.), *Biology of the Vipers* (pp. 93 – 110). Eagle Mountain: Eagle Mountain, UT: Eagle Mountain Publishing.
- Passos, P., & Arredondo, J. C. (2009). Rediscovery and redescription of the Andean earth-snake *Atractus wagleri* (Reptilia: Serpentes: Colubridae). *Zootaxa*, 1969, 59–68.
- Passos, P., Arredondo, J. C., Fernandes, R., & Lynch, J. D. (2009a). Three New *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from the Andes of Colombia. *Copeia*, 3, 425–436. doi:10.1643/CH-08-063
- Passos, P., & Lynch, J. D. (2010). Revision of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from Middle and Upper Magdalena Drainage of Colombia. *Herpetological Monographs*, 24, 149–173.
- Passos, P., Lynch, J. D., & Fernandes, R. (2008). Taxonomic status of *Atractus sanctaemartae* and *Atractus nebularis*, and description of a new *Atractus* from the Atlantic coast of Colombia. *Herpetological Journal*, 18, 175–186.
- Passos, P., Mueses-Cisneros, J. J., Lynch, J. D., & Fernandes, R. (2009b). Pacific lowland snakes of the genus *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae), with description of three new species. *Zootaxa*, 2293, 1–34.
- Pérez-Santos, C., & Moreno, A. (1988). Ofidios de Colombia. *Museo Regionale Di Scienze Naturali*, 497.
- Pesantes, O. (1994). A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. *Journal of Herpetology*, 28(1), 93–95.
- Pesantes, O. S. (1989). Relações entre algumas espécies do genero *Bothrops* pela eletroforese do plasma e morfologia do hemipenis (Serpentes: Viperidae). Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho.
- Pinto, R. R., Passos, P., Caicedo Portilla, J. R., Arredondo, J. C., & Fernandes, R. (2010). Taxonomy of the Threadsnakes of the tribe Epictini (Squamata: Serpentes: Leptotyphlopidae) in Colombia. *Zootaxa*, 2724, 1–28.
- Pough, F. H., & Groves, J. . (1983). Specializations of the body form and food habits of snakes. *American Zoologist*, 23(2), 443–454.

- Puerto, G., Da Graça Salomão, M., Theakston, R. D. G., Thorpe, R. S., Warrell, D. a., & Wüster, W. (2001). Combining mitochondrial DNA sequences and morphological data to infer species boundaries: Phylogeography of lanceheaded pitvipers in the Brazilian Atlantic forest, and the status of *Bothrops pradoi* (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 14, 527–538.
- Ramírez-Chaves, H., & Solari, S. (2014). *Bothrops ayerbei* Folleco-Fernández, 2010 y *Bothrops rhomboatus* García, 1896 (Serpentes: Viperidae) son un nombre no disponible y un nomen dubium, respectivamente. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 18(52), 138–141.
- Renjifo, J. M. (1979). Systematics and Distribution of Crotalid Snakes in Colombia. University of Kansas, Lawrence.
- Rueda-Almonacid, J. V. (1999). Anfibios y reptiles amenazados de extinción en Colombia. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas Y Naturales*, 23, 475–498.
- Saldarriaga, M. M., Otero, R., Núñez, V., Toro, M. F., Díaz, A., & Gutiérrez, J. M. (2003). Ontogenetic variability of *Bothrops atrox* and *Bothrops asper* snake venoms from Colombia. *Toxicon*, 42, 405–411.
- Saldarriaga-Córdoba, M. M., Sasa, M., Pardo, R., & Méndez, M. A. (2009). Phenotypic differences in a cryptic predator: Factors influencing morphological variation in the terciopelo *Bothrops asper* (Garman, 1884; Serpentes: Viperidae). *Toxicon*, 54, 923–937.
- Salomão, M. D. G., Wüster, W., Thorpe, R. S., Touzet, J.-M., & BBBSP. (1997). DNA evolution of South American pitvipers of the genus *Bothrops* (Reptilia: Serpentes: Viperidae). *Symposium of the Zoological Society of London*, 70, 89–98.
- Sanchez-C, H., Castaño-M, O., & Cardenas-A, G. (1995). Diversidad de los reptiles en colombia. In J. O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica I* (I., pp. 277–326). Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia-Inderena.
- Sasa, M. (1996). Morphological variation in the lancehead snake *Bothrops asper* (Garman) from middle America. The University Of Texas At Arlington.

- Sasa, M. (2002). Morphological variation in the lancehead pitviper *Bothrops asper* (Garman) (Serpentes: Viperidae) from Middle America. *Revista de Biología Tropical*, 50(1), 259–71.
- Sasa, M., Wasko, D. K., & Lamar, W. W. (2009). Natural history of the terciopelo *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Toxicon*, 54(7), 904–922.
- Segura, Á., Herrera, M., Villalta, M., Vargas, M., Uscanga-Reynell, A., de León-Rosales, S. P., ... León, G. (2012). Venom of *Bothrops asper* from Mexico and Costa Rica: Intraspecific variation and cross-neutralization by antivenoms. *Toxicon*, 59(1), 158–162.
- Shine, R. (1993). Sexual dimorphism in snakes. In R. A. Seigel & J. T. Collins (Eds.), *Snakes: Ecology & Behavior* (pp. 49 – 86). New York: McGraw-Hill.
- SiB Colombia. (2013). Biodiversidad en Cifras - Sistema de Información Sobre Biodiversidad de Colombia. Retrieved October 7, 2013, from <http://www.sibcolombia.net/web/sib/cifras>
- Silva, V. X. da, & Rodrigues, M. T. (2008). Taxonomic revision of the *Bothrops neuwiedi* complex (Serpentes, Viperidae) with description of a new species. *Phyllomedusa*, 7(May 2006), 45–90.
- Solórzano, A., & Cerdas, L. (1989). Reproductive biology and distribution of the Terciopelo *Bothrops asper* Garman (Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Herpetologica*, 45, 444–450.
- Soule, M., & Kerfoot, W. C. (1972). On the climatic determination of scale size in a lizard. *Systematic Biology*, 21(1), 97–105.
- Torres, M. P. (1997). Aporte al conocimiento de la Geología y Estratigrafía de la formación Popayán Departamento del Cauca. *Novedades Colombianas*, 7, 4–27.
- Uetz, P., & Hošek, J. (2013). The Reptile Database. Retrieved February 8, 2015, from <http://reptile-database.reptarium.cz/>
- Van der Hammen, T. (2000). Aspectos de historia y ecología de la biodiversidad norandina y amazónica. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas Y Naturales*, 24(91), 231–245.

- Vanegas-Guerrero, J., Batista, A., Medina, I., & Vargas-Salinas, F. (2015). *Tantilla alticola* (Boulenger, 1903) (Squamata: Colubridae): filling a geographical distribution gap in western Colombia. *Check List*, 11(1).
- Vanegas-Guerrero, J., Mantilla-Castaño, J. C., & Passos, P. (2014). *Atractus titanicus* Passos, Arredondo, Fernandes & Lynch, 2009 (Serpentes: Dipsadidae): Filling gaps in its geographical distribution. *Check List*, 10(3), 672–673. doi:10.15560/10.3.672
- Vera-Pérez, L. E., & Zúñiga-Baos, J. A. (2015). First record of *Urotheca dumerilli* (Bibron, 1840) (Squamata: Dipsadidae) in Cauca state, Colombia and notes on natural history. *Check List*, 11(6).
- Vera-Pérez, L. E., Zúñiga-Baos, J. A., & Montingelli, G. G. (2015). First record of *Tantilla alticola* (Boulenger, 1903) (Serpentes: Colubridae) in Cauca state, Colombia, filling distribution gap and notes on natural history. *Check List*, 11(2), 2–5.
- Vidal, N., Lecointre, G., Vié, J., & Gasc, J. (1997). Molecular systematics of pitvipers: paraphyly of the *Bothrops* complex. *Académie Des Sciences*, 320, 95 – 101.
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2009). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles* (3rd Editio.). Norman, Oklahoma: Elsevier Inc.
- Wallach, V., Williams, K. L., & Boundy, J. (2014). *Snakes of the World: A catalogue of living and extinct species*. CRC Press.
- Werman, S. D. (1992). Phylogenetic relationships of Central and South American pitvipers of the genus *Bothrops* (sensu lato): cladistic analyses of biochemical and anatomical characters. In J. A. Campbell & E. D. Brodie Jr (Eds.), *Biology of the Vipers* (pp. 21 – 40). Selva, Tyler, Texas.
- Wüster, W., Peppin, L., Pook, C. E., & Walker, D. E. (2008). A nesting of vipers: Phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(2), 445–59.
- Wüster, W., Salomáño, M. D. G., Quijada-Mascareñas, J. A., Thorpe, R. S., & BBBSP. (2002). Origins and evolution of the South American pitvipers fauna: evidence from mitochondrial DNA sequence analysis. In G. W. Schuett, M. Höggren, M. E. Douglas, & H. W. Greene (Eds.), *Biology of the Vipers* (pp. 111 – 129). Eagle Mountain: UT: Eagle Mountain Publishing.

- Wüster, W., Salomão, M., Duckett, G., Thorpe, R., & Bbbbsp. (1999). Mitochondrial DNA phylogeny of the *Bothrops atrox* species complex (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Kaupia*, 8, 135–144.
- Wüster, W., Salomão, M. G., Thorpe, R. S., Puerto, G., Furtado, M. F. D., Hoge, S. A., & Warrell, D. A. (1997). Systematics of the *Bothrops atrox* complex: New insights from multivariate analysis and mitochondrial DNA sequence information. In R. S. Thorpe, W. Wüster, & A. Malhotra (Eds.), *Venom Snakes: Ecology, Evolution and Snakebite* (pp. 99–113). Bangor: The Zoological Society Of London Clarendon Press - Oxford.
- Wüster, W., Thorpe, R. S., Puerto, G., & BBBSP. (1996). Systematics of the *Bothrops atrox* complex (Reptilia: Serpentes: Viperidae) in Brazil: a multivariate analysis. *Herpetologica*, 52(2), 263–271.
- Zaher, H. (1999). Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes: with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin American Museum Of Natural History*, (240), 168.

ANEXOS

Anexo 1. Especímenes examinados.

Cuenca del Río Cauca

Antioquia, Sonsón (5°41'11.59"N 75°20'49.20"W, 1287 m. [ICN 10859 ♀]); **Cauca**, Cajibío (2°37'57.02"N 76°38'0.14"W, 1692 m. [CIBUC-Se 00347 ♂]); **Cauca**, Caldono, Pescador, Río Ovejas (2°47'13.50"N 76°32'44.50"W, 1540 m. [MHNUC-He-Se R000009 ♀]); **Cauca**, El Tambo, Los Anayes, Murgueito (2°31'33.55"N 76°47'57.99"W, 1690 m. [CIBUC-Se 00362 ♀; CIBUC-Se 00419 ♀]); **Cauca**, Morales (2°44'20.17"N 76°38'29.78"W, 1672 m. [UVC 6897 ♀; UVC 6568 ♀]); **Cauca**, Popayán (2°27'10.1"N 76°36'09"W, 1746 m. [MHNUC-He-Se R000035 ♀; MHNUC-He-Se R000036 ♂]); **Cauca**, Popayán, Cajete (2°27'59.45"N 76°39'58.68"W, 1726 m. [MHNUC-He-Se R000126 ♀; MHNUC-He-Se R000389 ♂; CIBUC-Se 00014 ♀]); **Cauca**, Popayán, Calibío, La Viuda (2°30'21.69"N 76°31'58.94"W, 1872 m. [CIBUC-Se 00243 ♂]); **Cauca**, Popayán, Clarete Bajo (2°30'42.38"N 76°32'50.82"W, 1844 m. [CIBUC-Se 00329 ♀]); **Cauca**, Popayán, La Rejoya (2°32'6.20"N 76°35'49.40"W, 1693 m. [CIBUC-Se 00272 ♀]); **Cauca**, Popayán, La Yunga (2°31'34.20"N 76°44'41.20"W, 1621 m. [MHNUC-He-Se R000441 ♀; MHNUC-He-Se R000571 ♀; MHNUC-He-Se R000443 ♀; CIBUC-Se 00370 ♀; CIBUC Se 00129 ♀; CIBUC Se 00360 ♀; CIBUC Se 00315 ♀; CIBUC-Se 00058 ♀; CIBUC-Se 00228 ♀; CIBUC-Se 00153 ♀; CIBUC-Se 00146 ♂; CIBUC-Se 00324 ♀; CIBUC-Se 00401 ♀; CIBUC-Se 00081 ♀; CIBUC-Se 00410 ♀]); **Cauca**, Popayán, Morinda (2°30'25.41"N 76°37'12.85"W, 1759 m. [CIBUC-Se 00398 ♂]); **Cauca**, Popayán, Punta Larga (2°30'6.90"N 76°34'23.90"W, 1802 m. [MHNUC-He-Se R000523 ♀; CIBUC-Se 00327 ♂]); **Cauca**, Popayán, Río Palacé (2°32'36"N 76°34'04"W, 1724 m. [MHNUC-He-Se R000032 ♂]); **Cauca**, Popayán, San Bernardino, Subestación Cedelca (2°25'55.40"N 76°37'18.40"W; 1736 m. [MHNUC-

He-Se R000552 ♂); **Cauca**, Totoró, Río Palacé (2°30'29.33"N 76°30'50.46"W, 1912 m. [MHNUC-He-Se R000404 ♂]); **Valle del Cauca**, Campamento Cartón Colombia, Km 13 Vía Buenaventura (3°30'28.10"N 76°36'41.5"W, 1720 m [ICN 0287 ♂; ICN 0304 ♂]); **Valle del Cauca**, Guadalajara de Buga (3°53'46.95"N 76°17'6.90"W, 1060 m. [UVC 7437 ♂]); **Valle del Cauca**, Palmira (3°32'32.50"N 76°16'59.69"W, 1024 m. [MHNUC-He-Se R000374 ♂; ICN 0460 ♀; UVC 13463 ♀]); **Valle del Cauca**, Palmira, La Buitrera (3°29'03.13"N 76°12'50.07"W, 1250 m. [UVC 16112 ♂]);

Cuenca del Pacífico

Antioquia, Carepa, Tulemapa (07°46' N 76°40' W, 30 m. [JDL 31778 ♀]); **Antioquia**, Río Sucio (6°52'27.00"N 76°10'6.80"W, 1076 m. [ICN 0052 ♂]); **Cauca**, El Tambo, Huisito (2°32'02.4"N 77°05'01.1"W, 500 m. [MHNUC-He-Se R000440 ♀; MHNUC-He-Se R000288 ♀]); **Cauca**, El Tambo, Huisito, Santa Rita (2°35'35"N 77°05'14"W, 1014 m. [MHNUC-He-Se R000025 ♀; MHNUC-He-Se R000001 ♂; MHNUC-He-Se R000026 ♀; MHNUC-He-Se R000033 ♂; CIBUC-Se 00267 ♀; CIBUC-Se 00259 ♂]); **Cauca**, El Tambo, La Bermeja (2°36'30.68"N 77°7'27.14"W, 430 m. [MHNUC-He-Se R000034 ♂; CIBUC-Se 00394 ♂]); **Cauca**, El Tambo, Playa Rica, Costa Nueva (2°34'35.28"N 76°59'33.69"W, 900 m. [MHNUC-He-Se R000461 ♀; MHNUC-He-Se R000463 ♀; MHNUC-He-Se R000459 ♀]); **Cauca**, El Tambo, Reserva Natural Tambito, Camino a El Cocal (2°31'1.41"N 77° 0'0.10"W, 1770 m. [MHNUC-He-Se R000465 ♀]); **Cauca**, Guapi (2°35'0.4"N 77°54'16.5"W, 17 m. [MHNUC-He-Se R000024 ♀]); **Cauca**, Isla Gorgona (2°58'2.98"N 78°11'1.67"W, 100 m. [ICN 0059 ♂; ICN 0058 ♂; ICN 0060 ♂; UVC 5424 ♂; UVC 5425 ♀; UVC 5426 ♀]); **Chocó**, Alto Río Truando (7° 9'2.59"N 77°12'4.16"W, 20 m. [ICN 0061 ♀]); **Chocó**, Noanamá (4°41'21.20"N 76°55'41.90"W, 30 m. [ICN 0048 ♂; ICN 0062 ♀]); **Chocó**, Primavera (4°59'53.40"N 76°44'41.80"W, 30 m. [ICN 0046 ♂]); **Chocó**, Quibdo, Río Quito (5°32'18.36"N 76°46'42.30"W, 70 m. [UVC 5427 ♂]); **Chocó**, Rio Dubasa (5°18'37.20"N 76°56'38.20"W, 20 m. [ICN 1298 ♀]); **Chocó**, Santa Genoveva de Docorodó, Bajo San Juan (4°15'39.40"N 77°21'02.5"W, 20 m. [ICN 10895 ♀]); **Chocó**, Unguía, Río Arquía, Reserva indígena Cuna de Arquía

(7°59'47.50"N 77°2'47.20"W, 100 m. [ICN 2115 ♀]); **Nariño**, Barbacoas, Reserva Río Ñambi (1° 18' N 78° 05' W, 1450 m. [JDL 29310 ♂]); **Nariño**, Tumaco (1°45'55.10"N 78°45'41.48"W, 7 m. [MHNUC-He-Se R000274 ♂]); **Nariño**, Tumaco, 1 km S "Km 28" (1° 37' 30" N 78° 44' W, 20 m. [JDL 29301 ♀; JDL 29302 ♂]); **Valle del Cauca**, Bajo Calima (3°59'26.46"N 76°58'25.39"W, 30 m. (MHNUC-He-Se R000358 ♂; MHNUC-He-Se R000359 ♂)); **Valle del Cauca**, Buenaventura (3°53'49.30"N 77°0'26.70"W, 30 m. [UVC 13872 ♂]); **Valle del Cauca**, Buenaventura, Agua Clara (3°40'14.50"N 76°56'33.60"W, 100 m. [UVC 7443 ♂]); **Valle del Cauca**, Buenaventura, Bajo Anchicayá (3°35'43.51"N 76°52'17.09"W, 330 m. [UVC 6898 ♂]); **Valle del Cauca**, Buenaventura, Carretera vieja a Buenaventura (3°50'35.40"N 76°47'40.90"W, 250 m. [UVC 5422 ♂]); **Valle del Cauca**, Buenaventura, Córdoba (3°52'54"N 76°55'00"W, 146 m. [MHNUC-He-Se R000506 ♀]); **Valle del Cauca**, Buenaventura, Piangüita (3°50'32.55"N 77°11'54.60" W, 25 m. [UVC 16155 ♂]); **Valle del Cauca**, Buenaventura, Puerto Merizalde, (3°15'1.13"N 77°25'10.49"W, 10 m. [UVC 10245 ♀; UVC 7405 ♂]); **Valle del Cauca**, Buenaventura, Río Cajambre (3°31'58.60"N 77°17'59.80"W, 30 m. [UVC 7239 ♀]); **Valle del Cauca**, Dagua, La Elsa (3°34'46.24"N 76°46'55.15"W, 830 m. [UVC 16171 ♂]); **Valle del Cauca**, Represa de Anchicayá (3°32'28.14"N 76°52'27.10"W, 500 m. [ICN 0057 ♀]); **Valle del Cauca**, Rio Calima (3°58'41.69"N 76°45'50.50"W, 200 m. [ICN 0282 ♂; ICN 0412 ♀])

Cuenca del Río Patía

Cauca, Balboa (2°2'36.59"N 77°13'9.76"W, 1704 m. [MHNUC-He-Se R000589 ♂; CIBUC-Se 00010 ♀; CIBUC-Se 00332 ♂; CIBUC-Se 00238 ♀; CIBUC-Se 00332 ♀]); **Cauca**, Bolívar (1°50'0.5"N 76°58'14.8"W, 1680 m. [MHNUC-He-Se R000401 ♂; ICN 2121 ♂]); **Cauca**, Bolívar, El Rodeo (1°52'45.80"N 76°59'28.90"W, 1260 m. [MHNUC-He-Se R000018 ♂; MHNUC-He-Se R000013 ♀]); **Cauca**, El Tambo, Alto Rey (2°27'21"N 76°52'26"W, 1803 m. [MHNUC-He-Se R000124 ♂]); **Cauca**, El Tambo, Cuatro Esquinas (2°24'17.10"N 76°50'39.10"W, 1347 m. [MHNUC-He-Se R000570 ♀]); **Cauca**, El Tambo, Fondas (2°28'04"N 76°56'22"W, 2051 m. [MHNUC-

He-Se R000027 ♂); **Cauca**, El Tambo, Quilcacé (2°19'58.10"N 76°49'57.90"W, 1022 m. [MHNUC-He-Se R000583 ♀; CIBUC-Se 00160 ♂]); **Cauca**, El Tambo, San Joaquin (2°23'18.58"N 76°49'28.26"W, 1070 m. [CIBUC-Se 00197 ♀; CIBUC-Se 00392 ♀; CIBUC-Se 00412 ♂; CIBUC-Se 00027 ♂; CIBUC-Se 00065 ♂; CIBUC-Se 00190 ♀; CIBUC-Se 00048 ♂; CIBUC-Se 000396 ♂]); **Cauca**, El Tambo, San Joaquin, Pomarroso (2°23'31.10"N 76°47'54.40"W, 1370 m. [MHNUC-He-Se R000559 ♀; MHNUC-He-Se R000547 ♂; MHNUC-He-Se R000471 ♀; CIBUC-Se 00384 ♀; CIBUC-Se 00147 ♀; CIBUC-Se 00404 ♀; CIBUC-Se 00161 ♀; CIBUC-Se 00314 ♂; CIBUC-Se 00210 ♀; CIBUC-Se 00148 ♀; CIBUC-Se 00325 ♂; CIBUC-Se 00289 ♀; CIBUC-Se 00397 ♀]); **Cauca**, La Sierra (2°11'0.21"N 76°45'47.89"W, 1698 m. [MHNUC-He-Se R000012 ♀]); **Cauca**, La Sierra, La Depresión (2°12'54" N 76°50'11" W, 1060 m. [MHNUC-He-Se R000123 ♀]); **Cauca**, Sotará, La Paz, Corralejas (2°16'7.00"N 76°39'18.00"W, 2200 m. [MHNUC-He-Se R000339 ♀; MHNUC-He-Se R000237 ♂; CIBUC-Se 00383 ♀; CIBUC-Se-00382 ♀]); **Cauca**, Sotará, Las Yescas (2°17'43.70"N 76°42'20.50"W, 1720 m. [CIBUC-Se 00406 ♂]); **Cauca**, Sucre (2° 2'12.08"N 76°55'37.13"W, 1132 m. [MHNUC-He-Se R000562 ♀]); **Cauca**, Timbío, El Hato (2°23'3.00"N 76°42'15.20"W, 1790 m. [MHNUC-He-Se R000125 ♂]).

Anexo 2. Hemipenes examinados

Cuenca del Cauca

Cauca, Popayán, Calibío, La Viuda (2°30'21.69"N 76°31'58.94"W, 1872 m. [CIBUC-Se 00243]); **Cauca**, Popayán, Punta Larga (2°30'6.90"N 76°34'23.90"W, 1802 m. [CIBUC-Se 00316; CIBUC-Se 00327]); **Cauca**, Popayán, San Bernardino (2°25'55.40"N 76°37'18.40"W; 1736 m. [MHNUC-He-Se R000552; CIBUC-Se 00069]); **Valle del Cauca**, Palmira (3°32'32.50"N 76°16'59.69"W, 1024 m. [MHNUC-He-Se R000374]).

Cuenca del Pacífico

Cauca, El Tambo, Playa Rica, Costa Nueva (2°34'35.28"N 76°59'33.69"W, 900 m. [CIBUC-Se 00086]); **Cauca**, El Tambo, Huisito, Santa Rita (2°35'35"N 77°05'14"W, 1014 m. [MHNUC-He-Se R000001 CIBUC-Se 00259])

Cuenca del Patía

Cauca, Balboa (2°2'36.59"N 77°13'9.76"W, 1704 m. [CIBUC-Se 00332]); **Cauca**, Bolívar (1°50'0.5"N 76°58'14.8"W, 1680 m. [MHNUC-He-Se R000401]); **Cauca**, El Culebrero, La Gaviota ([CIBUC-Se 00396]); **Cauca**, El Tambo, San Joaquin, Pomarrosa (2°23'31.10"N 76°47'54.40"W, 1370 m. [MHNUC-He-Se R000547; CIBUC-Se 00325]).

Anexo 3. Matriz de correlaciones de las hembras del complejo *Bothrops asper*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	*****	0.265	0.039	0.154	0.283	0.336	0.171	0.004	0.063	-0.041	-0.068	0.029	0.075	-0.032	0.086	-0.107	-0.092	0.008
2	0.025	*****	0.149	0.336	0.371	0.592	-0.128	0.209	-0.009	-0.065	0.084	0.131	-0.12	-0.057	0.069	-0.064	0.019	0.086
3	0.743	0.211	*****	-0.07	0.094	0.32	0.143	-0.162	-0.247	-0.278	-0.083	-0.128	-0.046	-0.146	0.006	-0.098	-0.084	0.056
4	0.196	0.004	0.559	*****	0.295	0.192	-0.175	0.071	-0.026	-0.117	-0.091	-0.015	-0.09	-0.175	0.201	-0.189	-0.122	-0.122
5	0.016	0.001	0.431	0.012	*****	0.43	-0.134	0.005	-0.066	-0.117	-0.23	-0.032	-0.087	0.023	0.064	0.048	0.005	-0.049
6	0.004	<0.001	0.006	0.106	<0.001	*****	-0.031	-0.021	-0.073	-0.05	0.004	0.136	-0.104	-0.086	0.115	-0.106	-0.026	0.085
7	0.151	0.282	0.23	0.141	0.262	0.794	*****	0.166	0.029	0.105	0.151	0.126	0.176	0.132	-0.089	-0.105	0.15	0.184
8	0.974	0.079	0.175	0.551	0.965	0.859	0.165	*****	0.001	-0.021	0.025	0.152	-0.042	-0.027	0.123	-0.098	-0.035	-0.086
9	0.602	0.939	0.036	0.827	0.579	0.544	0.808	0.993	*****	0.726	0.41	0.532	0.041	0.612	0.082	0.216	0.545	0.379
10	0.733	0.588	0.018	0.327	0.327	0.679	0.38	0.86	<0.001	*****	0.484	0.528	0.084	0.534	0.137	0.096	0.491	0.249
11	0.573	0.485	0.489	0.447	0.052	0.972	0.205	0.836	<0.001	<0.001	*****	0.542	0.039	0.273	0.231	-0.088	0.332	0.276
12	0.809	0.274	0.285	0.898	0.787	0.254	0.291	0.202	<0.001	<0.001	<0.001	*****	-0.129	0.383	0.288	-0.204	0.294	0.272
13	0.532	0.316	0.702	0.45	0.469	0.386	0.138	0.726	0.733	0.482	0.742	0.282	*****	-0.113	-0.067	0.27	0.139	0.37
14	0.788	0.633	0.221	0.142	0.846	0.472	0.268	0.822	<0.001	<0.001	0.02	0.001	0.343	*****	-0.237	0.215	0.42	0.211
15	0.473	0.564	0.963	0.091	0.593	0.336	0.455	0.304	0.495	0.25	0.051	0.014	0.579	0.045	*****	-0.34	0.061	0.084
16	0.37	0.592	0.411	0.112	0.691	0.376	0.38	0.413	0.068	0.425	0.464	0.085	0.022	0.07	0.003	*****	0.362	0.272
17	0.444	0.875	0.483	0.308	0.964	0.829	0.208	0.767	<0.001	<0.001	0.004	0.012	0.246	<0.001	0.613	0.002	*****	0.663
18	0.949	0.475	0.64	0.307	0.683	0.478	0.121	0.474	0.001	0.035	0.019	0.021	0.001	0.075	0.485	0.021	<0.001	*****

- | | |
|---|---------------|
| (1) Número máximo de hileras dorsales | (10) DBPO |
| (2) Ventrales | (11) DBAN |
| (3) Subcaudales | (12) DBPN |
| (4) Supralabiales | (13) AS |
| (5) Infralabiales | (14) DBAFT |
| (6) Interrictales | (15) LMFT |
| (7) Escamas en contacto con supraocular | (16) DON |
| (8) Intercantales | (17) DOBAR |
| (9) DBAO | (18) DBPS-BAR |

Anexo 4. Matriz de correlaciones de los machos del complejo *Bothrops asper*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	****	-0.131	-0.169	-0.011	0.213	-0.148	0.364	0.051	-0.097	0.099	-0.033	0.132	0.018	0.079	0.315	0.179	0.065
2	0.349	****	0.463	0.197	0.437	-0.263	-0.413	0.073	-0.259	-0.333	-0.009	-0.208	-0.262	-0.094	-0.122	-0.213	-0.138
3	0.226	<0.001	****	-0.009	0.3	0.142	-0.267	0.522	-0.058	-0.299	0	-0.01	-0.061	0.056	0.068	0.092	0.104
4	0.935	0.157	0.95	****	-0.003	-0.283	0.098	-0.034	-0.117	-0.148	0.056	-0.159	-0.101	-0.207	-0.097	-0.064	-0.141
5	0.126	0.001	0.029	0.982	****	-0.087	0.057	0.25	-0.232	-0.149	-0.123	-0.022	-0.017	0.162	0.102	-0.047	0.079
6	0.29	0.057	0.312	0.04	0.534	****	0.004	0.092	-0.061	0.05	-0.135	0.225	0.049	0.101	0.335	0.118	0.177
7	0.007	0.002	0.053	0.487	0.684	0.977	****	-0.064	0.176	0.07	-0.049	0.227	0.256	0.191	0.248	0.143	0.101
8	0.715	0.601	<0.001	0.807	0.071	0.51	0.648	****	0.007	-0.274	-0.107	0.038	-0.064	0.298	0.107	0.114	0.082
9	0.492	0.061	0.682	0.406	0.094	0.663	0.207	0.963	****	0.481	0.568	0.232	0.576	0.209	-0.052	0.54	0.394
10	0.478	0.015	0.03	0.292	0.287	0.72	0.616	0.047	<0.001	****	0.407	0.196	0.484	-0.069	0.003	0.289	0.084
11	0.815	0.949	0.999	0.691	0.381	0.336	0.728	0.447	<0.001	0.002	****	0.094	0.494	0.048	-0.343	0.298	0.179
12	0.345	0.135	0.944	0.255	0.875	0.106	0.102	0.785	0.094	0.16	0.504	****	0.413	0.733	0.362	0.273	0.684
13	0.898	0.058	0.665	0.47	0.905	0.73	0.064	0.647	<0.001	<0.001	<0.001	0.002	****	0.333	0.043	0.406	0.307
14	0.575	0.505	0.689	0.138	0.247	0.474	0.17	0.03	0.134	0.624	0.733	<0.001	0.015	****	0.349	0.359	0.778
15	0.022	0.386	0.628	0.488	0.468	0.014	0.073	0.446	0.711	0.985	0.012	0.008	0.758	0.01	****	0.396	0.463
16	0.2	0.125	0.513	0.651	0.738	0.399	0.308	0.417	<0.001	0.036	0.03	0.048	0.003	0.008	0.003	****	0.612
17	0.643	0.323	0.457	0.313	0.573	0.204	0.472	0.561	0.004	0.551	0.2	<0.001	0.025	<0.001	<0.001	<0.001	****

- | | |
|---|----------------|
| (1) Gulares | (10) DBPO |
| (2) Ventrales | (11) DBPN |
| (3) Subcaudales | (12) LS |
| (4) Supralabiales | (13) DBAFT |
| (5) Interrictales | (14) DBPFT-BPS |
| (6) Escamas en contacto con supraocular | (15) DON |
| (7) Prefoveales | (16) DOBAR |
| (8) LCOL | (17) DBPS-BAR |
| (9) DBAO | |

Anexo 5. Autovalores de las variables morfométricas y de lepidosis en hembras para las variables canónicas del análisis discriminante

Variable	Can1	Can2
Número máximo de hileras dorsales	-0.24657223	-0.26355414
Ventrales	-0.84754308	0.20498313
Subcaudales	-0.27256644	-0.73560537
Supralabiales	-0.40389949	0.42394322
Infralabiales	-0.3934057	-0.07783342
Interrictales	-0.72593038	-0.21940716
Escamas en contacto con supraocular	0.12430595	-0.37715206
Intercantales	-0.06516088	0.28141201
DBAO	-0.12852719	-0.02954521
DBPO	-0.13947424	-0.03195966
DBAN	-0.11283731	-0.0261666
DBPN	-0.04744851	-0.01082013
AS	-0.01803241	-0.00407188
DBAFT	-0.06039037	-0.01375746
LMFT	-0.03858843	-0.00918204
DON	-0.0525332	-0.01203453
DOBAR	-0.12365439	-0.02858626
DBPS.BAR	-0.02831461	-0.00645119

Anexo 6. Autovalores de las variables morfométricas y de lepidosis en machos para las variables canónicas del análisis discriminante

Variables	Can1	Can2
Gulares	0.450690506	0.03741182
Ventrales	-0.43598241	0.60966089
Subcaudales	-0.54507805	0.39458135
Supralabiales	0.539891163	0.40825764
Interrictales	-0.22520186	0.24177141
Escamas.en.contacto.con.supraocular	-0.41274347	-0.47127811
Prefoveales	0.35117793	-0.26330658
LCOL	-0.05917667	-0.03145213
DBAO	0.044983792	0.04113822
DBPO	0.092708305	0.05491993
DBPN	0.15257583	0.03408255
LS	0.140740242	0.11035294
DBAFT	0.073096888	0.04676236
DBPFT.BPS	0.109906995	0.03343797
DON	-0.04989604	0.02564495
DOBAR	0.035095376	-0.01162505
DBPS.BAR	0.026822794	-0.00588353

Anexo 7. Formato de colecta de datos morfométricos y de lepidosis

Colección: _____ Fecha: _____

N° Colección			
Localidad			
Sexo			
Morfometría		Lepidosis	
Rostro-Cloaca		Dorsales	A
L. Cola			M
Longitud de la cabeza			P
Bordes anteriores ojos		Pre-ventrales	
Bordes posteriores ojos		Ventrales	
Bordes anteriores narina		Subcaudales	
Bordes posteriores narina		Supralabiales	I
			D
Bordes anteriores fosea		Infralabiales	I
			D
			Intersupraoculares
Bordes posteriores fosea		Interrictales	
L. supraoculares		Escamas alrededor del ojo	I
			D
A. supraoculares		Preoculares	
Bordes posteriores supraoculares		Post-oculares	I
			D
Bordes anteriores supraoculares		Suboculares	
Longitud máxima fosea		Escamas en contacto con la supraocular	I
			D
Bordes anteriores de huesos cuadrados		Escamas en contacto con la 3ra supralabial	
Borde posterior de la fosea al borde posterior de la supraocular		Internasales	I
			D
Ojo-fosea		Intercantales	
Ojo-narina		Interoculolabiales	I
			D
Ojo-rostral		Prefoveales	
Borde posterior de la supraocular a rostral		Gulares	I
			D
Borde anterior de la supraocular a rostral		Observaciones :	