

MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA DEL COMPLEJO *Bothrops asper* (Garman, 1883) DEL SUROCCIDENTE COLOMBIANO.



Universidad
del Cauca

PAULA ANDREA RAMÍREZ BURBANO

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2023**

MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA DEL COMPLEJO *Bothrops asper* (Garman, 1883) DEL SUROCCIDENTE COLOMBIANO.

PAULA ANDREA RAMÍREZ BURBANO

Trabajo de Grado presentado como requisito para optar al título de Bióloga

Director

JIMMY ALEXANDER GUERRERO VARGAS, Ph.D

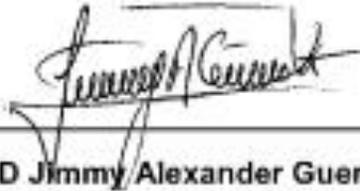
Asesora

PAULA CAROLINA ALMEIDA DE RODRIGUES, Ph.D

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2023**

Aprobado con solicitud
de Mención de Honor

Director:



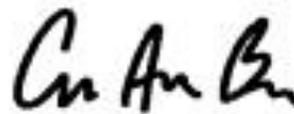
Ph.D Jimmy Alexander Guerrero Vargas

Jurado 1:



Ph.D Fernando Castro Herrera

Jurado 2:



Ph.D Carlos Andrés Bravo Vega

Contenido

INTRODUCCIÓN	7
1. PLANTEAMIENTO DE PROBLEMA	10
2. JUSTIFICACIÓN	12
3. OBJETIVOS	13
3.1. Objetivo general	13
3.2. Objetivos específicos	13
3.1. Generalidades de las serpientes en Colombia	14
3.2. Generalidades de la Familia: Viperidae (Víboras)	14
3.3. Familia Viperidae en Colombia	14
3.4. Género <i>Bothrops</i> (Wagler, 1824)	15
3.5. <i>Bothrops asper</i> en Colombia	16
3.6. Características importantes para la determinación de serpientes	17
3.6.1. Escamación dorsal, ventral, caudal y de la Cabeza	17
4. ANTECEDENTES	21
5. MATERIALES Y METODOS	26
5.1. Consideraciones éticas	26
5.2. Individuos	26
5.4. Lepidosis	27
5.5. Morfometría lineal	28
5.6. Morfometría geométrica	30
5.7. Tratamiento de datos	32
6. RESULTADOS	33
6.1. Dimorfismo sexual en lepidosis separados por cuencas (Pacífico, Cauca, Patía, Brasil)	33
6.2. Dimorfismo sexual en lepidosis del Género	1
6.3. Dimorfismo sexual morfometría lineal separados por cuencas (Pacífico, Alto Cauca, Alto Patía) y <i>Bothrops atrox</i> del Brasil.	3
6.4. Dimorfismo sexual de morfometría lineal del género.	2
6.4 Lepidosis	5
6.4.1. Variación de rangos en lepidosis de los caracteres separados por cuencas (Pacífico: <i>B. asper sensu stricto</i> , Alto Cauca: <i>B. rhombatus</i> , Alto Patía: <i>B. ayerbeji</i>) y <i>B. atrox</i> del Brasil.	5

6.4.2 Variación en rangos de lepidosis de los caracteres de machos y hembras separados por cuencas (Pacífico: <i>B. asper</i> , Alto Cauca: <i>B. rhombeatus</i> , Patía: <i>B. ayerbeï</i>) y <i>B. atrox</i> de Brasil	8
6.4.3. Variación Interpoblacional de Hembras	1
6.4.4. Variación Interpoblacional de machos	2
6.5. Morfometría lineal	1
6.5.1. Variación de rangos en morfometría lineal de los caracteres separados por cuencas (Pacífico: <i>B. asper sensu stricto</i> , Alto Cauca: <i>B. rhombeatus</i> , Alto Patía: <i>B. ayerbeï</i>) y <i>B. atrox</i> de Brasil.	1
6.5.2. Variación en rangos de morfometría lineal de los caracteres de machos y hembras separados por cuencas (Pacífico: <i>B. asper sensu stricto</i> , Alto Cauca: <i>B. rhombeatus</i> , Alto Patía: <i>B. ayerbeï</i>) y <i>B. atrox</i> de Brasil	4
6.5.3. Variación Interpoblacional en hembras	1
6.5.4 Variación Interpoblacional en machos	1
6.3. Morfometría geométrica	1
6.2.1. Dorsal Machos y Hembras.	1
6.3.2. Lateral Machos y Hembras	3
7. DISCUSIÓN	9
8. CONCLUSIONES	20
9. RECOMENDACIONES	20
10. BIBLIOGRAFÍA	21
11. ANEXOS	26

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, le agradezco a la universidad del Cauca por brindarme una educación de Calidad y permitirme formar académicamente en su seno científico.

Al Museo de Historia Natural de la universidad del Cauca, a la Universidad del Valle y La Universidad Federal de Matto Grosso por permitirme revisar las colecciones biológicas de cada instalación.

Agradezco al Grupo de Investigaciones Herpetológicas y Toxinológicas de la universidad del Cauca y al Centro de Investigaciones Biomédicas de la Universidad del Cauca por todo el conocimiento que me han transmitido a través de los años permitiéndome crecer y desenvolverme en el mundo de la ciencia.

A mi director de Tesis Jimmy Alexander Guerrero por haberme compartido sus conocimientos y por ser pilar más fuerte en mi formación académica, así como la paciencia que tuvo para guiarme, por sus consejos y por ser un gran amigo.

A mi asesora de tesis Paula Carolina Almeida y a su esposo Felipe Cursio quienes amablemente me recibieron en Brasil haciéndome sentir como parte de su familia, además de todo el conocimiento que me transmitieron.

A mi madre Rosa Mary Burbano que es la persona más importante en mi vida quien ha sido mi motivo de inspiración, mi fuerza para salir adelante para hacerla sentir orgullosa y mi padre Miguel Ramírez que desde el cielo me ha mandado las mejores energías pues sé que está muy orgulloso de mí.

A mi hermana Alma Ramírez quien me enseñó la perseverancia y mi hermano Luis Miguel Ramírez quien ha sido un padre para mí, gracias por siempre apoyarme.

A Mary Bueno Profesional de apoyo del Bioterio quien siempre confió en mis capacidades y me ayudo a fortalecer mis debilidades.

Finalmente, a mis personas cercanas y amigos Sebastián Valencia, Kevin Varón, Santiago Alvear, Luisa Castillo, Karen López, Camilo viveros y a mi primo Leo Ramírez por ser mi apoyo moral y compartir conmigo mis tristezas y alegrías.

INTRODUCCIÓN

La Región Neotropical comprende zonas de América del Sur y América Central que alberga la mayor biodiversidad del planeta. Colombia hace parte de esta Región, donde por la presencia de la cadena montañosa de los Andes, la cual está compuesta por las tres Cordilleras: Occidental, Central y Oriental, hace de este un medio físico natural, lleno de procesos bióticos y abióticos que abarca una gran diversidad y complejidad de flora y fauna (De Porta, 2003), que hace de Colombia un foco de atención para realizar diferentes estudios de alto impacto en diferentes ramas como la ecología y evolución importantes para el Continente.

Colombia alberga una amplia biodiversidad de fauna, incluyendo los reptiles han sido objeto de numerosos estudios. Sin embargo, estos animales se consideran vulnerables debido a factores como la caza, destrucción de hábitad e intolerancia humana, sin tener en cuenta la importancia ecológica que estos representan. A pesar de que las serpientes son muy temidas por la población humana solamente el 18% son consideradas peligrosas para los seres humanos, aquí encontramos tres familias representativas Elapidae, Hydrophiidae y Viperidae siendo esta última la principal responsable del 95% de los accidentes por mordedura de serpiente en el país (Lynch *et al.*, 2016; Rojas Bárcenas, 2018; Cañas *et al.*, 2022)

El género *Bothrops* tiene una amplia distribución encontrándose desde México hasta América del Sur y cuenta con 51 especies distribuidas desde el nivel del mar hasta los 3500 msnm (Timms *et al.*, 2019). En Colombia se ha identificado 8 especies de *Bothrops*: *Bothrops atrox*, *Bothrops bilineatus*, *Bothrops oligobalius*, *Bothrops pulcher*, *Bothrops punctatus*, *Bothrops taeniatus*, *Bothrops venezulensis* y *Bothrops asper*. Sin embargo, hay una controversia en torno a la clasificación de esta última especie ya que algunos autores afirman que son tres poblaciones de *B. asper* en el Suroccidente Colombiano (Ramírez-Chavez & Solari, 2014; Liévano-Bonilla, 2016) mientras que otros consideran que son tres especies diferentes sumando *Bothrops rhombeatus* y *Bothrops ayerbei* (Folleco-Fernandez, 2010; Wallach *et al.*, 2014; Rengifo-Ríos *et al.*, 2019; Diaz-Florez *et al.*, 2022), incluso autores como Campbell & Lamar, (2004) y Uetz & Hošek, (2023) consideran que *B.*

rhombeatus es sinónimo de *Bothrocophias colombianus* mostrando que la taxonomía de este grupo sigue siendo objeto de estudio.

La distribución geográfica, patrones de coloración y longitud de *B. asper* y *B. atrox* resultaron cruciales en su separación ya que *B. atrox* tiene una distribución específica en la Orinoquía y Amazonía Colombiana y es de menor tamaño con un rango entre 700 mm a 1000 mm (Hoyos *et al.*, 2003). Estudios revelan que la separación de *B. asper* y *atrox* se remonta al Pleistoceno donde por el levantamiento de la Cordillera oriental restringe a este hacia el oriente del país y a *B. asper* con la diversificación del puente terrestre panameño concordando con que esta es la única especie distribuida en Centroamérica (Hamdan *et al.*, 2020) eliminándose de esta manera el complejo de especies *B. asper/atrox*. En Colombia la complejidad del paisaje puede propiciar que existan complejos genéticos debido a variables ambientales como el clima, la humedad y relaciones con otras especies simpátricas y alopátricas lo que, sumado a periodos prolongados de tiempo, facilitan la especiación y divergencia evolutiva (Barbo *et al.*, 2016; Ferreira-cunha, 2017).

En Colombia *Bothrops asper* también tiene una distribución en el Suroccidente Colombiano donde y como previamente mencionado es un complejo de especies en la Región Pacífico cordillera occidental, Valle Alto del río Cauca y Valle del río Patía al Sur de la Cordillera Occidental. A pesar de los diversos estudios realizados para comprender la taxonomía de los complejos de especies, estos no han sido suficientes para tener una clasificación clara. En el año 2010, mediante el uso de métodos tradicionales como la morfometría lineal y lepidosis se separó estas poblaciones en tres especies diferentes (*Bothrops asper*, *Bothrops rhombeatus* y *Bothrops ayerbei*), sin embargo debido a diferentes inconvenientes como la falta de estadística y patrones de escamación mal contados (Ramírez-Chavez & Solari, 2014) hasta la fecha, la clasificación de estas poblaciones no ha sido clara y se manejan como tal, aunque existe la tendencia a que tuvieron una posible separación reciente, haciéndose imperativo avanzar en estudios que contribuyan a dar una posible solución a este problema taxonómico (Mora-Obando *et al.*, 2021).

Debido a la diferencia morfológica presente en este complejo de especies, se planteó este trabajo usando métodos convencionales como la lepidosis y la morfometría lineal con la implementación de la morfometría geométrica, como un método adicional que permita separar especies. Se puede reconocer que *B. asper* estaría separado en tres especies distintas: *B. asper sensu stricto* para la población de Pacífico en el Chocó biogeográfico entre el nivel del mar hasta los 1975 msnm en bosques húmedos; *B. rhombeatus* (E. García, 1896), para los distribuidos en la parte alta del Río Cauca desde los divorcios de los ríos Patía y Cauca, desplazándose desde la formación Altiplano de Popayán hacia el Norte, hasta el bajo Cauca con altitudes desde 950 hasta los 2600 msnm en bosques subtropicales y montanos; y *B. ayerbei* (Folleco-Fernandez, 2010) para los distribuidos en la Cuenca alta del río Patía, ubicada en el Piedemonte de las Cordilleras Occidental desde los divorcios del río Cauca y Patía distribuyéndose desde los 400 a los 1800 msnm habitando bosques premontanos y subtropicales con climas mayoritariamente secos y calurosos (Diaz-Florez *et al.*, 2022). De esta manera queda claro que la implementación de nuevas técnicas como la morfometría geométrica puede ser de gran utilidad para poder entender las variaciones fenotípicas en procesos de especiación y lograr un conocimiento más amplio de las variaciones que ocurren al nivel interpoblacional y si dichas características son suficientes para poder hacer una separación de especies de forma adecuada.

1. PLANTEAMIENTO DE PROBLEMA

En el mundo existen aproximadamente 4000 especies de serpientes distribuidas en 465 géneros donde solo unas 600 son peligrosas para el ser humano, a pesar que la diversidad de serpientes ha sido poco estudiada a lo largo de los años, son el grupo de reptiles con mayor número de especies (Wallach *et al.*, 2014; Uetz & Hošek, 2021).

Para Colombia se registran más de 349 especies de serpientes según reptil data base consultado el 7 de mayo del 2023 (Uetz & Hosek, 2023), distribuidas en 10 familias, que se extienden desde el mar a 3500 msnm en todo el territorio Nacional, excepto en las aguas del caribe. Las familias más representativas son Dipsadidae, Colubridae, Elapidae y Viperidae siendo la familia viperidae la principal implicada en accidentes por mordedura de serpiente (Lynch, 2012; Rojas Bárcenas, 2018; Urieles-Sierra, 2020).

La familia Viperidae en Colombia está representada por los géneros *Bothriechis*, *Bothrocophias*, *Bothrops*, *Crotalus*, *Lachesis* y *Porthidium* (Campbell & Lamar, 2004; Sevilla-Sánchez *et al.*, 2019; Diaz-Florez *et al.*, 2022). De estos géneros *Bothrops* es el más diverso en especies y el responsable del 96% de los accidentes del País (Urieles-Sierra, 2020), dentro del género *Bothrops* encontramos a la especie *B. asper*, que debido a su polimorfia ha hecho que se considere como un complejo de especies habitando tres ecoregiones diferentes en el Suroccidente Colombiano, distribuyéndose por la cuenca Alta del río Cauca, Cuanca Alta del Patía y Cuenca del Pacífico (Diaz-Florez *et al.*, 2022).

La taxonomía del complejo de especies *B. asper* sigue siendo ampliamente debatida, Folleco-Fernandez (2010), hizo una separación en tres especies diferentes, basándose en barreras naturales como las Cordilleras y las Cuencas Hídricas, además de características morfológicas como el tamaño de la cabeza y largo del cuerpo, y para otros son tres poblaciones diferentes (Ramírez-Chavez & Solari, 2014 Liévano, 2015), ya que existen vacíos en su taxonomía que no permiten su separación total.

La ambigüedad en la identificación y distinción correcta de *B. asper* en el Suroccidente Colombiano, lleva a unos autores a postular que hay tres poblaciones de *B. asper*, a otros, a referirse como tres especies propiamente dichas y otros autores hablan del complejo *B. asper* del Suroccidente Colombiano, hechos que han generado una controversia. Por lo tanto, es crucial contribuir a la taxonomía de especies colombianas es clave para entender los procesos evolutivos (Carrasco *et al.*, 2012). Además, es importante implementar métodos específicos de separación de especies que permitan obtener un conocimiento claro de lo que ocurre a nivel interpoblacional, de esta manera el objetivo de este trabajo es usar lepidosis, morfometría lineal y geométrica en el complejo *B. asper* para comparar características cefálicas de ejemplares adultos de todas las poblaciones para identificar si *B. asper* son tres especies o tres poblaciones y, de esta manera, contribuir al conocimiento de la biodiversidad colombiana.

2. JUSTIFICACIÓN

Ley 165 de 1994 del Convenio de las Naciones Unidas sobre la Diversidad Biológica, establece la importancia de estudiar y comprender la biodiversidad de cada país para poder preservarla y protegerla. El género *Bothrops* es fundamental en los ecosistemas por su rol para controlar poblaciones de otros organismos, pero han presentado dificultad en su taxonomía debido a su amplia variabilidad generando confusiones en su delimitación, empleando caracteres tradicionales para separación de especies; como es el caso de *B. asper* en el Suroccidente Colombiano que caracteriza por presentar una amplia variabilidad morfológica: mostrando diferentes patrones de coloración, lepidosis, tamaños, entre otros (Campbell & Lamar, 2004; Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012) esta amplia plasticidad y variabilidad, implicando la necesidad realizar estudios en grupos que presentan dificultad taxonómica, además de su implicación en accidentes por mordedura de serpiente; resaltando que la organización mundial de la salud destaca al ofidismo como una enfermedad tropical desatendida haciendo que sea imperativo el estudio de estos animales que son principales implicados en accidentes por mordedura de serpiente en el suroccidente colombiano (Rojas Bárcenas, 2018).

Se ha encontrado que *B. asper* en el Suroccidente Colombiano presentan diferencias en la composición en su veneno, encontrándose que en perfil funcional y proteómico del veneno de las poblaciones distribuidas en la cuenca alta del Río Patía y de la cuenca del Pacífico, tienen notorias diferencias en sus componentes, por ejemplo población asignada como *Bothrops ayerbei* de la cuenca del Patía tenía un bajo contenido de fosfolipasas A2 (0.7%) en contraste con *B. asper* población del Pacífico con un contenido de fosfolipasas A2 (25.3 %), lo que indicó una posible separación taxonómica reciente (Mora-Obando *et al.*, 2014), lo que resalta la necesidad de avanzar en estudios que permitan entender estas variaciones de importancia toxinológica.

Teniendo en cuenta la controversia taxonómica de las poblaciones de *B. asper* en el suroccidente colombiano, se plantea esta investigación que tiene como fin brindar

información que contribuya a aclarar el estatus taxonómico de *B. asper* en la Cuenca del Patía y La cuenca del Cauca para posteriormente continuar con estudios de las poblaciones andinas al Norte (Región Caribe y Región del Magdalena medio).

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Determinar las diferencias implementando la morfometría geométrica basándonos en los escudos cefálicos y morfometría lineal en las poblaciones de *B. asper* en el suroccidente colombiano.

3.2. Objetivos específicos

Establecer los hitos que permitan generar los mejores polígonos en la cabeza de individuos del complejo *Bothrops asper* Senu *Latu* del suroccidente colombiano.

Correlacionar la morfometría geométrica, la morfometría lineal y la lepidosis de los individuos del complejo *Bothrops asper* analizados en este estudio.

3. MARCO TEÓRICO

3.1. Generalidades de las serpientes en Colombia

Las serpientes en Colombia están distribuidas en 10 familias, 73 géneros y 317 especies (Cañas *et al.*, 2021, 2022) pero a la fecha se reportan 349 (Uetz & Hošek, 2023) donde solo 18% son consideradas de mayor importancia clínica (Lynch, 2012), estas son Elapidae y Viperidae y el 83% pertenece a las familias Aniliidae, Anomalepididae, Boidae, Colubridae, Leptotyphlopidae, Typhlopidae, Tropidophiidae, Dipsadidae (Boundy, 2020).

3.2. Generalidades de la Familia: Viperidae (Víboras)

La subfamilia Crotalinae, a la que pertenecen las víboras, tuvo su origen en Asia y se dispersó hacia el Continente Americano a través del Estrecho de Bering (Campbell & Lamar, 2004). Esta subfamilia está compuesta por aproximadamente 329 especies venenosas que se distribuyen principalmente en el Trópico y zonas templadas (Silva Duarte, 2016). Las víboras se caracterizan por poseer escamas pequeñas en la cabeza, una escama loreal, escama dorsales quilladas y por tener una glándula de veneno en la parte temporal de la cabeza conectada a un par de colmillos retráctiles con conductos ubicados en la zona delantera de la boca (Campbell & Lamar, 2004; Diaz-Florez *et al.*, 2022), este tipo de colmillos es conocido como dentición Solenoglífa, la cual es sistema inoculador de veneno más sofisticado en serpientes conocido hasta el momento (Pough & Groves, 1983).

3.3. Familia Viperidae en Colombia

En Colombia la familia Viperidae tiene 6 géneros: *Bothriechis*, *Bothrocophias*, *Bothrops*, *Crotalus*, *Lachesis* y *Porthidium* (Diaz-Florez *et al.*, 2022). Estos géneros se distribuyen desde el nivel del mar hasta los 3000 msnm, se caracterizan por ser de importancia médica debido al cóctel proteico que contiene su veneno, entre estos géneros tenemos:

Bothrops o talla equis (x), presentan un diseño en zig-zag con diferentes tonalidades que le dan apariencias de equis, de ahí su nombre común (Lynch, 2012), por parte *Bothriechis* también conocida como colgadora o víbora de pestañas, que es un

complejo de formas polimórficas bajo discusión taxonómica se caracteriza por tener hábitos arborícolas, presentar un desarrollo en las escamas superciliares que le dan la apariencia de pestañas (Díaz-Florez *et al.*, 2022); otro género es *Bothrocophias* conocida también como equis colorada, que son serpientes corpulentas de hábitos terrestres y nocturnos (Rivera-Gómez *et al.*, 2021). Serpientes del género *Crotalus* conocidas comúnmente como cascabel estas son serpientes de gran tamaño y se caracterizan por poseer dos franjas diferenciadas que van desde la base de la cabeza hasta el conocido cascabel (Pañeda, 2019) y por último las *Lachesis* que se caracteriza por ser la víbora de mayor tamaño en América (Cañas-Davila *et al.*, 2016).

3.4. Género *Bothrops* (Wagler, 1824)

La mayor diversidad de este género está en Centroamérica (Norte de México) y Suramérica (Argentina), en este último es donde se encuentra mayor abundancia (Campbell & Lamar, 2004). Tienen una amplia distribución ubicándose desde bosques tropicales y subtropicales hasta zonas áridas, caracterizándose por ser las serpientes que causan mayor incidencia en envenenamiento por mordedura de serpiente en Suramérica (Carrasco *et al.*, 2012), en su morfología presentan una foseta loreal que está ubicada entre el ojo y la nariz, presentan una amplia diversidad morfológica con diferentes patrones y coloraciones crípticas, una cabeza en forma de lanza (con escamas quilladas pequeñas fusionadas en forma de escudos cefálicos) bien diferenciada del cuello y cuerpo cilíndrico grueso de aproximadamente hasta 2.5 metros de largo (Cañas-Davila *et al.*, 2016; Díaz-Florez *et al.*, 2022)

En Colombia existen 8 especies del género *Bothrops* distribuidas a lo largo de toda Colombia:

Bothrops atrox (Linnaeus 1758), distribuida por debajo de los 1933 msnm al Este de la Cordillera Oriental, en el Piedemonte Andino, en los Llanos de la Orinoquía y la Amazonía.

Bothrops bilineatus (Wied-Neuwied 1821), la cual se encuentra hasta de los 1000 msnm al Este de los Andes en la Amazonía.

Bothrops oligobalius Dal Vechio, Prates, Grazziotin, Graboski and Rodrigues 2021, en altitudes inferiores a 300 msnm en la Amazonía y Orinoquía en los departamentos de Amazonas, Caquetá, Guainía y Vaupés.

Bothrops pulcher (Peters 1862), se encuentra en el piedemonte andino Amazónico, en departamentos de Caquetá, Cauca y Putumayo, con un amplio rango desde los 300 hasta los 3000 msnm

Bothrops punctatus (García 1896), distribuida por debajo de los 2300 msnm al Oeste de los Andes por la Vertiente del Pacífico, estando ausente al Este de los Andes y en los Valles interandinos.

Bothrops taeniatus Wagler 1824, la cual se encuentra por debajo de los 2000 msnm al Este de los Andes en la Amazonía.

Bothrops venezulensis Sandner-Montilla 1952, a altitudes entre los 300 a los 2200 msnm en la vertiente de la Cordillera oriental en los Departamento de Norte de Santander, Boyacá, Casanare y Cundinamarca.

Bothrops asper (Garman 1883), el cual representa un problema taxonómico en el Suroccidente Colombiano distribuyéndose hasta los 2600 en el Pacífico colombiano, en el Valle del Cauca y en el valle del Patía, valle del Magdalena y la región Caribe (Campbell & Lamar, 2004; Carrasco *et al.*, 2012; Liévano, 2015; Diaz-Florez *et al.*, 2022).

3.5. *Bothrops asper* en Colombia

En el Suroccidente Colombiano, existe un complejo de especies determinado como el complejo *B. asper*. Estas serpientes presentan dimorfismo sexual, donde los machos tienen mayor número de escamas subcaudales y menor número de escamas Infralabiales que las hembras, además los machos presentan de 23-25 escamas dorsales mientras que las hembras de 25-29 identificándose que las hembras son de mayor tamaño (Liévano-Bonilla, 2016) autores como Folleco-Fernandez, (2010); Cañas-Davila *et al.*, (2016), consideran la separación de las tres poblaciones, en tres especies debido a diferencias morfológicas marcadas como:

patrones de coloración, forma, tamaño de la cabeza respecto al cuerpo, la cantidad de figuras (x) presentes a lo largo del cuerpo y a una separación por cuencas:

B. asper tiene la cabeza más ancha de las tres sin ninguna marca supracefálica, puede medir hasta 2.5 m siendo el de mayor longitud, tiene de 18 a 15 figuras en forma de x en el dorso y se encuentra distribuida en el Chocó Biogeográfico en bosque húmedo tropical entre 0-1800 msnm (Folleco-Fernandez, 2010).

Bothrops ayerbei presenta una cabeza más alargada y con una notoria marca supracefálica. Su longitud intermedia, teniendo 14-19 figuras en forma de equis en el cuerpo. Se encuentran distribuidas en la Cuenca alta del Río Patía en los departamentos de Cauca y Nariño entre los 400- 1800 msnm (Folleco-Fernandez, 2010; Diaz-Florez *et al.*, 2022)

Bothrops rhombeatus representa una cabeza intermedia entre las otras dos poblaciones sin marca supracefálica presenta el menor tamaño con 11-17 figuras en forma de equis a lo largo del cuerpo. Se pueden encontrar en la cuenca del Río Cauca hacia el norte entre los 400-2600 msnm (García, 1896).

3.6. Características importantes para la determinación de serpientes

3.6.1. Escamación dorsal, ventral, caudal y de la Cabeza

Las serpientes tienen un cuerpo largo con escamas regulares por todo el cuerpo que pueden ser lisas o quilladas, por esta razón los patrones de escamación resultan claves para la clasificación de las serpientes. Los patrones de escamación de importancia taxonómica para las víboras son los siguientes: Las escamas ventrales, son largas, se distribuyen a lo largo del vientre desde el cuello hasta la escama cloacal (sin incluirla), las escamas subcaudales se encuentran después de la escama cloacal en la parte ventral de la cola de las serpientes, estas pueden ser escamas enteras o divididas y van hasta la escama terminal o espina sin incluirla y las escamas dorsales son regulares cubriendo toda la serpiente a excepción de zona ventral, el conteo de estas escamas se hace en tres partes: cerca a la cabeza, en la mitad y cerca de la cloaca (Campbell & Lamar, 2004; Carrasco *et al.*, 2012; Tashima *et al.*, 2008).

Para realizar la morfometría geométrica se deben conocer bien la disposición de las escamas de la cabeza ya que se deben marcar hitos o *landmarks* que son puntos clave para determinar la forma exacta de la cabeza a escala con el centroide.

Supralabiales: Escamas que se encuentran en el borde superior de la boca, se extienden desde la rostral (sin incluirla) al ángulo de la boca (Klauber, 1972).

Infralabiales: Escamas que se encuentran en la parte inferior de la boca, se extienden desde la mental (sin incluirla) hasta el ángulo de la boca (Klauber, 1972)

Intersupraoculares: Escamas que están entre las supraoculares (sin incluirlas); generalmente se registra el menor número de escamas contadas en línea recta (Campbell & Lamar, 2004).

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 (Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009).

Internasales: Escamas que están entre las prenasales y la rostral en la parte delantera del hocico (Campbell & Lamar, 2004).

Interoculolabiales: Escamas entre el ojo-labio superior, el conteo se realiza en línea recta bajo el centro del ojo y se incluyen las suboculares y supralabiales.

Loreal: Escama donde se encuentra el orificio loreal característico en Viperidos.

posee entre 1-2 escamas interoculares y solamente 1 escama loreal; entre 5-11 escamas intersupraoculares (en la mayoría de individuos este rango es de 6-9); entre 7-9 escamas supralabiales (generalmente 7), esta última está usualmente conectada con la escama prelacunal, además posee entre 8-12 infralabiales (Díaz-Ricuarte *et al.*, 2018). Desde los 800 mm de longitud total para el complejo de especies *B. asper* del Suroccidente Colombiano y 600 mm para *B. atrox* del Brasil, de esta manera no se tomó grupos etarios para evitar la alometría.

Es un conjunto de técnicas de análisis de forma que evalúa la distribución espacial relativa de un conjunto de puntos de referencia predeterminados, un ejemplo a esto son los puntos donde las suturas de un cráneo entran en contacto, el conjunto de coordenadas resultantes representa una forma que se escala para que sea

independiente del tamaño y generalmente se analiza usando estadísticas multivariadas (Klingenberg, 2011; Barbo *et al.*, 2016).

Es una herramienta útil para evaluar las variaciones morfológicas con valores subyacentes, esto quiere decir que es una técnica más sensible que la morfometría tradicional lo que permite observar pequeñas variaciones en caracteres de incisiones anatómicas, usada desde sus inicios para responder preguntas de carácter taxonómico para hacer diferenciaciones de poblaciones o especies (Villalobos-Leiva & Benítez, 2020)

Algunos conceptos que se deben tener en cuenta son:

Forma: Propiedad geométrica que no toma en cuenta la escala, rotación, o translación (Bookstein, 1991).

Landmarks: Puntos anatómicos claves para la cobertura de la forma siendo diferentes en cada tipo de organismo (Klingenberg, 2011).

Tipos de landmarks: Tipo I son yuxtaposiciones discretas de tejido, tipo II zonas de máxima y mínima curvatura, tipo III son puntos extremos.

Procrusters: o superposición se usa para remover la información no relacionada a la forma, de tal manera que tengan tamaño de centroide 1

Centroide: Medida de tamaño que cuantifica la extensión de los landmarks entorno a su centro.

Distancias Mahalanobis: Indica la similitud de dos variables aleatorias en planos multidimensionales (Moreno *et al.*, 2015).

Distancias de Procrusters: Determinan si las representaciones alternativas de los puntos marcados landmarks o hitos muestran diferencias entre ellos, indicando un ordenamiento y translación y desplazando los puntos a un ángulo fijo alrededor de un eje implicando una rotación, mostrando de esta manera las verdaderas diferencias entre las representaciones (Torcida & Pérez, 2012).

Análisis de Variables Canónicas (AVC): Es un tipo de análisis multivariado en el que se encuentran transformaciones de datos para maximizar las separaciones de grupos. (Moreno *et al.*, 2015).

Estos métodos de descripción de forma han tomado mucha fuerza y relevancia para hacer la descripción de grupos taxonómicos y muchos herpetólogos han mostrado gran interés en realizar estudios de morfometría geométrica para separar grupos separar especies y encontrar dimorfismo sexual (Silva *et al.*, 2017).

4. ANTECEDENTES

García, (1896) realiza una de las primeras obras más completas sobre ofidios, donde preocupado por la salud pública de los habitantes encuentra que una de la enfermedades que aquejan a la población del Cauca es el accidente ofídico, su obra llamada ofidios venenosos del Cauca presenta detalladamente la clasificación de los ofidios, el aparato venenoso y efectos del veneno realiza la descripción de una nueva especie *B. rhombeatus* y finalmente cuestiona métodos empíricos para neutralizar el veneno.

Ayerbe *et al.*, (1990), realiza una descripción de una nueva subespecie del género *Micrurus* mediante características morfométricas, escamación, coloración y la existencia de una barrera natural presente en el río Cauca en sus primeros 80 km ya que sus aguas tienen altos niveles de ácido sulfúrico y clorhídrico provenientes del río vinagre haciendo que sus aguas en los primeros kilómetros sean inhabitables para serpientes, anfibios, peces y reptiles reconociendo también un posible aislamiento de *Bothrops* donde se estaría hablando de dos especies.

Hoyos *et al.*, (2003) realizaron estudios a partir de análisis de morfometría multivariada y cuantificaron las diferencias en la variación morfológica entre poblaciones de *Bothrops atrox* y *Bothrops asper* mediante análisis de componentes principales, usaron machos y hembras donde se encontraron altas, pero no totales diferencias morfométricas, sugiriendo como conclusión que se requiere más estudios utilizando herramientas analíticas.

(Campbell & Lamar, 2004) han recopilado una robusta información sobre la taxonomía, distribución y morfología de las víboras del continente Americano, realizando claves taxonómicas para identificación de especies con caracteres morfológicos donde influye la distribución, es así como estos autores concluyen que *B. asper* tiene una amplia variabilidad morfológica y plasticidad distribuyéndose en Centroamérica y Suramérica.

Da-Silva & Trefaut-Rodrigues, (2008) hacen la revisión taxonómica del complejo *Bothrops neuwiedi* del Brasil mediante un análisis de componentes principales, se diferencia principalmente los ejemplares de este complejo por características

cualitativas, reorganizando las 13 subespecies en 7 especies completas y describiendo una nueva especie caracterizada por escamas Supralabiales punteadas en lugar de manchas llamativas como se caracterizan el resto, así se comparó dicha nueva especie con los congéneres dando información sobre su distribución teniendo en cuenta que las características morfológicas con un factor importante en la descripción y organización taxonómica clásica.

Tashima *et al.*, (2008) en su estudio realizan la caracterización proteómica del veneno de *Bothrops cotiara* y *Bothrops fonsecai* del Brasil, los venenos se fraccionaron mediante HPLC de fase reversa, SDS-PAGE, secuenciación N-terminal, espectrómetro de masas MALDI-TOF y CIDMS/MS así este análisis comparativo muestra las diferencias entre los venenos que pueden emplearse como una base taxonómica para la identificación de especies.

Fenwick *et al.*, (2009) al reconocer que *Bothrops* es un género con muchas variaciones morfológicas y geográficas en comparación con otros géneros de la subfamilia Crotalinae es realiza este trabajo donde presenta una filogenia de *Bothrops*, *Bothropsis* y *Bothrocophias* usando 85 caracteres y 2343 pb de cuatro regiones de genes obteniendo una taxonomía que concuerda con otros autores que sugieren dividir a *Bothrops* cambiando la taxonomía para identificar en solamente grupos monofiléticos fenotípicamente cohesivos.

Saldarriaga-Córdoba *et al.*, (2009) en su artículo hablan sobre la gran variación morfológica de *B. asper* a lo largo de Centroamérica y el noroeste de Suramérica, analizan la variación fenotípica mediante 514 especímenes de 9 regiones diferentes, realizaron análisis univariados y multivariados donde se reconoció una marcada diferencia fenotípica entre los ejemplares de las regiones, relacionaron la coloración y el número de escamas a la altitud y el número de meses secos, finalmente las relaciones observadas entre los recuentos de escamas realizados y las variables ambientales funcionan para mejorar el equilibrio a lo largo del rango de distribución de especie.

Folleco-Fernandez, (2010) realiza un reordenamiento del complejo *B. asper* con ejemplares del museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca y el Centro

de investigaciones Biomédicas de la misma universidad mediante características taxonomías, patrones de coloración, morfología y la topografía en presencia de barreras naturales como las Cordilleras y el río Cauca, estableciendo la existencia de tres especies: *B. asper*, *B. ayerbei* y *B. rhombeatus* cada una de estas distribuidas en el Chocó biogeográfico, en la cuenca alta del río Patía, y en la cuenca del río Cauca al norte respectivamente.

Carrasco *et al.*, (2012) realiza un trabajo de morfología, filogenia y taxonomía del grupo Bothropoides en el que está incluido el género *Bothrops*, haciendo un análisis de parsimonia de datos morfológicos provenientes de examinar 111 caracteres que se relacionan con lepidosis, patrones de coloración, osteología y morfología hemipeniana usando 35 especies de las 48 que componen el grupo, este estudio dio información valiosa y novedosa sobre varias especies, la morfología se analizó combinando 2393 caracteres moleculares y se realizó un análisis de sensibilidad con criterios ponderados proponiendo en este trabajo un arreglo que rectifica la parafilia de *Bothrops*.

Lynch, (2012) en su artículo habla sobre la existencia de 272 especies presentes el territorio colombiano, su distribución y enfatiza en 5 amenazas principales contra las serpientes: amenazas por parte de campesinos y trabajadores de zonas rurales, mortalidad vehicular, mortalidad asociada a la pérdida de hábitat, tráfico ilegal de fauna y colecta científica, habla sobre el temor que infunden las serpientes es la mayoría de la población sin considerar que solo el 17% son consideradas peligrosas para los seres humanos, finalmente habla de la importancia de estos reptiles como controladores de plagas y de la importancia económica que tienen.

Mora-Obando *et al.*, (2014) realizaron el perfil proteómico y funcional de la población asignada como *B. ayerbei* usando 30 ejemplares de la población alta del río Cauca y lo compararon con el veneno de 30 ejemplares de *B. asper* provenientes del tambo (Pacífico Colombiano), realizaron HPLC de fase reversa y SDS-PAGE en 2.0 a 2.5 g de veneno, realizaron espectrómetro de masa para analizar los péptidos mediante MALDI-TOF-TOF, para el perfil toxinológico se utilizaron biomodélos, se realizó la dosis letal 50, actividad miotóxica, hemorrágica, entre otros, las características más

relevantes de este trabajo fue la baja presencia de fosfolipasas A2 para *B. ayerbei* contrario a *B. asper* que tenía un alto contenido de fosfolipasas A2, así este trabajo argumento a favor de la separación taxonómica de *B. asper*.

Ruane, (2015) hizo un estudio de morfometría geométrica realizando una comparación de 6 especies de serpientes del género *Lampropeltis* usando hitos en los cráneos de los individuos, basándose en que a pesar de que los estudios moleculares se están volviendo cada vez más populares para la separación de especies, también es necesario realizar métodos analíticos como la morfometría geométrica para la identificación de especies en campo y en museos, se usaron 487 especímenes y se usó análisis de variantes canónicas para establecer las diferencias de la cabeza para clasificarlas correctamente, de esta manera finalmente dicen que los métodos de morfometría geométrica pueden ser muy útiles para detectar diferencias entre la forma de las especies ayudando a la correcta delimitación.

Barbo *et al.*, (2016) realizó un trabajo empleando métodos de morfometría lineal y geométrica describiendo una nueva especie insular presente en el sureste de Brasil, diferenciada de *B. Jararaca* inicialmente por su tamaño más pequeño, una cola más larga, la cabeza más pequeña y ojos relativamente grandes, la nueva especie es semiarbórea y nocturna encontrada solamente en una isla donde los autores debido al turismo constante considera que dicha especie puede considerarse en peligro crítico y que debe ser protegida.

Maza, (2017) resalta que anteriormente se han realizado estudios de la ofidiofauna del Chaco de composición taxonómica donde se han hecho algunos análisis de ecología, variación morfológica, analizó la diversidad funcional, taxonómica y filogenia entre las subregiones bajo la creencia de que las características ambientales condicionan a la diversidad funcional, la biogeografía la diversidad filogenética y la diversidad taxonómica varía junto a las anteriores dos, así obtuvieron un incremento de casi el 88% con respecto al último estudio hecho denotando que se deben continuar con estudios de taxonomía y filogenia para el estudio de la ofidiofauna.

Silva *et al.*, (2017), mediante morfometría geométrica realizaron el dimorfismo sexual y la ontogenia del complejo de especies *Bothrops atrox*, encontrando diferencias entre machos y hembras adultos y neonatos identificando las variaciones existentes en la cabeza usando siete puntos de referencia, digitalizando los datos mediante el programa TpsDig2 y MorphoJ encontrando variaciones en las cabezas, Hembras con cabezas más grandes que machos reconociéndose que si existe una variación ontogénica y un dimorfismo sexual marcado.

Ferreira, (2017) mediante su trabajo realizo un estudio de *Bothrops Jararaca* de Brasil distribuida 4 diferentes ambientes, desde terrestres, arbóreos y semiarbóreos, encontrando diferencias significativas de morfometría lineal y geométrica, permitiendo identificar que las variables ambientales, climáticas, y de dieta influyen directamente en las variaciones genéticas de los ejemplares.

Timms *et al.*, (2019) Realizaron una descripción de una nueva especie de víbora *Bothrops* en Bolivia con diferencias de coloraciones, tamaños de ojos conspicuos, realizando métodos tradicionales como la lepidosis y la morfometría lineal, estando distribuida en un área restringida.

Mora-Obando *et al.*, (2020) realizan el perfil funcional y proteómico de las *Bothrops* distribuidos en los Andes, incluidos en este trabajo el complejo *Bothrops asper*, el cual tiene composiciones de veneno muy diferente, encontrándose para *Bothrops asper* *Sensu stricto* un alto nivel de fosfolipasas, y menor cantidad de metaloproteinasas; *Bothrops ayerbei* tiene un muy bajo porcentaje de fosfolipasas y la mayor cantidad de metaloproteinasas de las tres; y *Bothrops rhombeatus* representa un valor intermedio tanto de fosfolipasas como metaloproteinasas.

Diaz-Florez *et al.*, (2022) en su libro hacen una redacción clara para identificación de serpientes venenosas de Colombia describiendo morfologías, distribución, dieta, exponiendo la existencia de 21 especies distribuidas a lo largo del territorio nacional pertenecientes a los géneros: *Bothriechis*, *Bothrocophias*, *Bothrops*, *Crotalus*, *Lachesis* y *Porthidium*.

5. MATERIALES Y METODOS

5.1. Consideraciones éticas

Para realización de este proyecto se usaron ejemplares adultos machos y hembras adultos conservados en líquido de cuatro instalaciones: Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (MHNUC), del centro de investigaciones biomédicas de la universidad del Cauca (CIBUC), de la colección de referencia de la Universidad del Valle (UV) y de la colección de referencia de la Universidad Federal de Mato Grosso (UFMT), de esta manera garantizo el cuidado en el manejo, para seguir usándolos en futuras investigaciones en pro de la ciencia.

5.2. Individuos

Se analizaron 112 ejemplares adultos del Suroccidente Colombiano (55 machos y 57 hembras), el sexo se determinó mediante una pequeña incisión después de la cloaca entre las escamas caudales, para evidenciar la presencia o no de las estructuras hemipeniales.

Debido a los vacíos taxonómicos existentes para el género *Bothrops*, la amplia morfología que presentan y la discrepancia entre autores, en este trabajo se separaron geográficamente y se trataron a *B. ayerbei* distribuidos en el Valle alto del río Patía: Departamentos de Cauca y Nariño y a *B. rhombeatus* los registrados en los departamentos con territorios en el valle del Río Cauca hacia el Norte como subespecies de *B. asper* localizados en el Chocó Biogeográfico siguiendo la metodología de Folleco-Fernandez, (2010), (Figura 1), obteniéndose los datos para cada espécimen como lugar de colecta, coordenadas geográficas, altitud entre otros, cuando estaban disponibles.

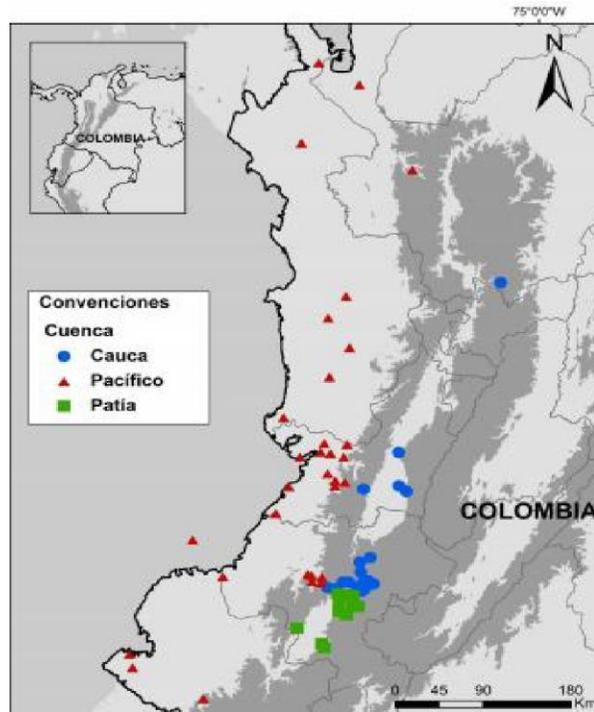


Figura 1. Agrupación de serpientes por cuencas. *B. asper* (triángulos rojos) cuenca pacífica, *B. rhombeatus* (círculos azules) cuenca del Río Cauca y *B. ayerbei* (cuadrados verdes) cuenca del Patía. Tomado de Liévano, (2015).

5.4. Lepidosis

Se analizaron 112 individuos adultos (24 Pacífico, 30 Cauca, 30 Patía, 28 Brasil) realizándose tres tipos de conteos el primero se realizó en la parte dorsal de la cabeza, estos conteos fueron en las escamas internasales intercantales, intrasupraoculares, interictales, en contacto con el escudo cefálico y gulares (Figura 2, A); el segundo conteo se realizó en escamas de la parte lateral de la cabeza, teniendo en cuenta: Escamas supralabiales, infralabiales, interoculabiales, circunorbitales (Figura 2, B); y el ultimo en la región corporal, escamas ventrales, escamas caudales, escamas del primero, segundo y tercer tercio para un total de 15 grupos de escamas que se consideran claves para la identificación de serpientes (Figura 2, C) (Matias *et al.*, 2011; Silva Duarte, 2016).

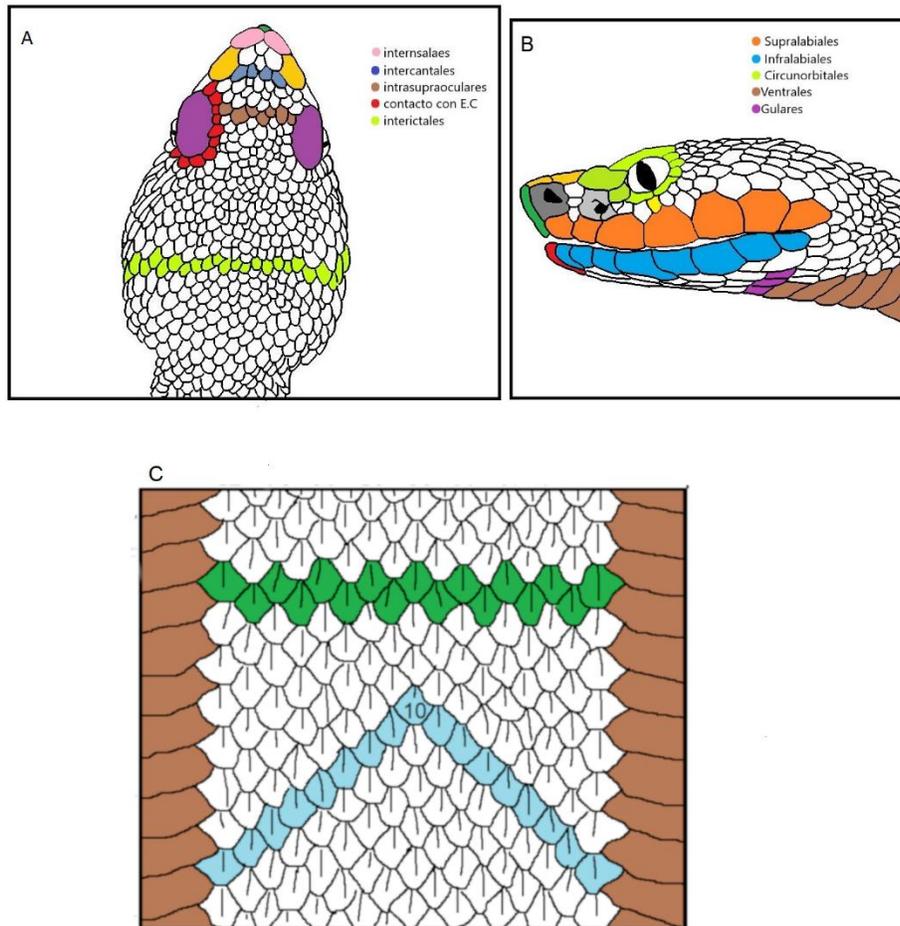


Figura 2. A. Escamas dorsales de la cabeza: Rosado -internasales, amarillo-cantales, azul- intercantaes, café- Intrasupraoculares- rojo, en contacto con el Escudo cefálico, morado-escudo cefálico, verde- Interictales. **B.** Escamas laterales de la cabeza: naranja-supralabiales, azul-infralabiales- verde-circunorbitales (supraocular, preoculares, por oculares e infraoculares, café-ventrales. **C.** vista dorsal parte del cuerpo explicando las dos formas de conteos de escamas, verdes y azules- escamas dorsales, café- escamas ventrales.

5.5. Morfometría lineal

Se analizaron 112 individuos adultos (24 Pacífico, 30 Cauca, 30, Patía, 28 Brasil) teniendo en cuenta un total de 14 medidas separadas en dos partes, la primera se centró en el cuerpo de la serpiente midiéndose la longitud rostral-cloacal (LRC), la longitud de la cola (LC), el ancho de la cola (AC), y la longitud total (LT); la segunda

parte se centró específicamente en la cabeza de los individuos midiéndose mediante un calibrador digital Fisher el Largo de la cabeza (LAC), ancho de los ojos (AO), ancho nasal (AN), ancho loreal (AL), distancia ocular-nasal (DON), distancia ocular-loreal (DOL), distancia-loreal nasal (DLN), distancia rostral-labial (DRL), distancia ventral-sinfisal (DVS) (Figura 3) (Matias *et al.*, 2011).

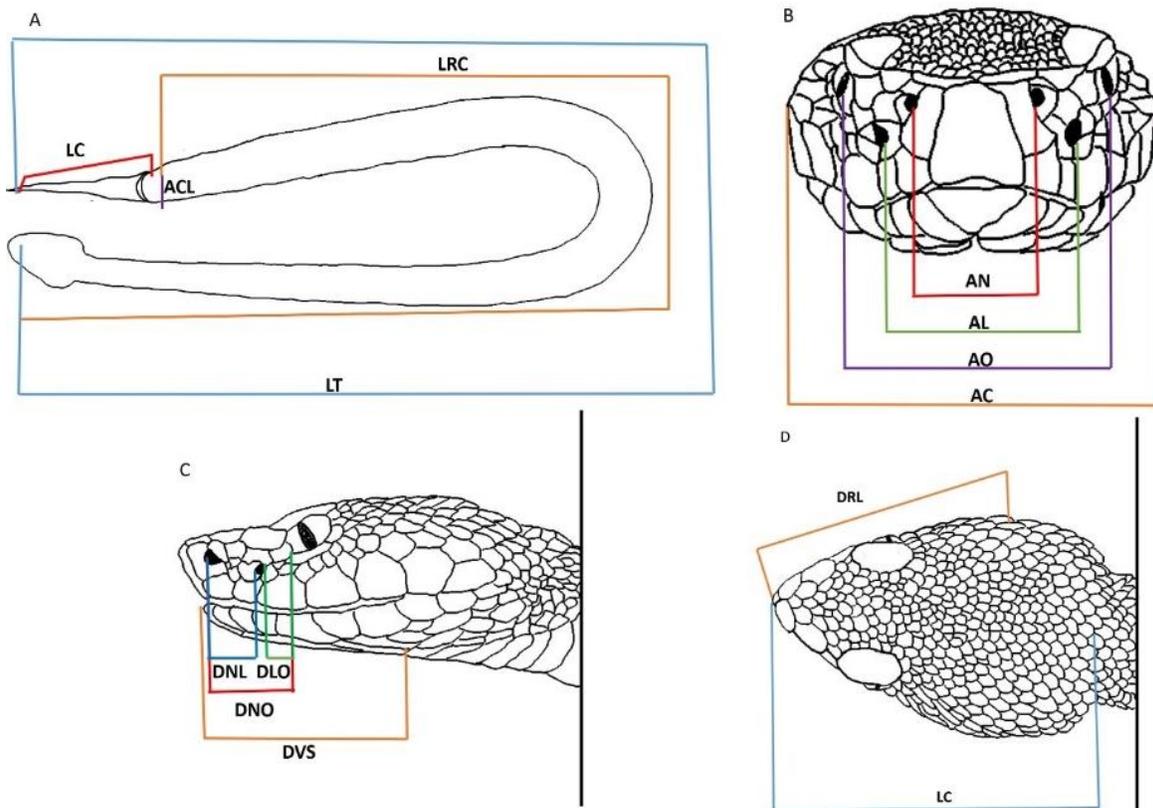


Figura 3: **A.** Medidas en el cuerpo de la serpiente: longitud caudal (LC) en rojo, longitud rostral-cloacal (LRC) naranja, longitud total (LT), en azul ancho de la cola (AC) azul. **B.** medidas en la cabeza: ancho de la cabeza (AC) naranja, ancho ocular (AO) en morado, ancho loreal (AL) en verde, ancho nasal rojo. **C Y D** distancias: Distancia loreal-nasa (DLN) en azul, distancia ocular-loreal (DOL) en verde, distancia ocular-nasal (DON) rojo, distancia ventral-sinfisal (DVS) naranja, distancia rostral- labial (DRL) negro, largo de la cabeza (LAC) azul celeste).

5.6. Morfometría geométrica

El análisis de morfometría geométrica se realizó, recolectando datos a través de imágenes digitales con ayuda de una cámara digital (marca Nikon D3500, resolución 70-3000mm) fijada en un trípode. Los ejemplares se separaron por sexos: población del Pacífico 19 (10 Hembras – 9 machos); la población del Cauca 26 (15 hembras, 8 machos), la población de Patía 18 (7 hembras 11 machos) la especie *B. Atrox* 15 (7 hembras, 8 machos), siendo necesario hacer una preselección de los ejemplares que tuvieran tamaños similares y la cabeza sin deformaciones.

Se tomaron fotografías a las cabezas en vista dorsal y lateral a una distancia estándar de 1 m con una configuración en la cámara manual (iso= 400, F= 18) colocándose la cámara directamente encima de cada ejemplar para evitar la perspectiva de la imagen con alteraciones, posicionando una alineación correcta para ambos (Cámara y ejemplares) y esto se comprobó con un nivel de burbuja ubicado tanto en la cámara como en la superficie donde se ubicaron los especímenes.

Las imágenes se digitalizaron inicialmente pasando los pixeles a mm usando TPSUtil, y el software TPSDig2 (Rohlf, 2005) para marcar los puntos anatómicos de referencia tipo I II y III (Bookstein, 1991). Se marcaron 13 puntos en la región dorsal y 11 para la región lateral (Figura 4) haciendo algunas modificaciones en las metodologías (Ferreira-cunha, 2017; Silva et al., 2017) estos puntos son claves para identificar diferencias en la forma y cubrir así la cabeza total de los ejemplares; cubriendo el largo el ancho y la curvatura de la mandíbula o ángulo de la boca (Ruane, 2015)

Con el fin de evaluar las variaciones de forma entre los ejemplares, las imágenes se digitalizaron en el software MorphoJ (Klingenberg, 2011). Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) de las coordenadas de procrustes, debido al dimorfismo sexual se realizó una matriz de covarianza agrupando machos y hembras, para analizarlos por separado. Finalmente realizar un análisis de variables canónicas (CVA) con los residuos del tamaño del centroide y con intervalo de confidencialidad para eliminar pequeños errores de fijación de los ejemplares

debido a que el formol genera un deterioro y a la posible diferencia alométrica, los posibles efectos de la alometría. Estos problemas se eliminaron mediante Procrustes y mediante la marcación de la escala a 10 mm en cada imagen.

Las diferencias se visualizaron mediante diagramas estructurales alámbricos mediante la unión de los puntos anatómicos de referencia de las cabezas de los ejemplares *B. aspersensu stricto*, *B. ayerbei*, *B. rhombeatus* y *B. atrox* (Klingenberg, 2011).

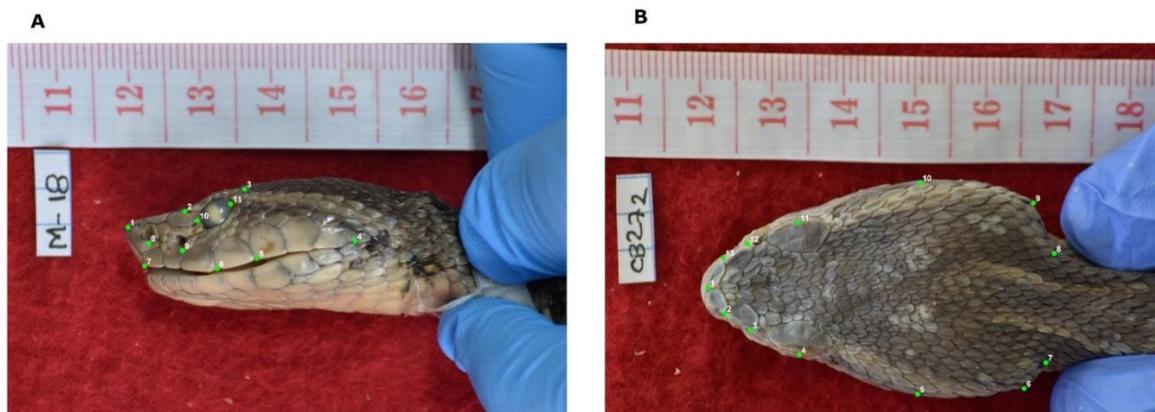


Figura 4. A. vista lateral de ejemplar macho de la población del Cauca con los 11 landmarks de referencia con escala de 1 cm, **B.** Vista dorsal de ejemplar Hembra de la población del Cauca con los 13 landmarks de referencia con escala de 1 cm.

Landmarks laterales: 1. intersección entre la escama rostral, internasal y prenasal; 2 intersección entre escamas supraoculares y preoculares 3 intersección de escalas supraoculares y postoculares; 4 final de la 7^a escama supralabiales; 5 intersección de la 5^a y 6^a escamas supralabiales; 6 intersección de la 3ra y 4ta escama supralabiales; 7 intersección de la 1ra escama supralabiales y rostral; 8 intersección de escamas nasales; 9 intersección de las escamas loreal y 2da supralabial, 10 intersección de escamas preoculares; 11 intersección de escalas postoculares (Figura 4, A).

Landmarks dorsales: 1 intersección entre escamas nasales y rostral; 2-13 intersección entre escama nasal y cantal; 3-12 intersección entre escama cantal y preocular; 4-11 punto máximo de escama supracefálica; 5-10 punto máximo de la

zona temporal; 6-9 punto de máxima curvatura final de la cabeza; 7-8 punto intersección entre cabeza y cuello (Figura 4, B).

5.7. Tratamiento de datos

Para identificar el dimorfismo sexual se usó el test de comparaciones de Wilcoxon o la prueba t, dependiendo de la normalidad de los datos, para identificar el dimorfismo del género se usó la prueba de Kolmogórov-Smirnov debido a que era una muestra superior a 30 datos.

La varianza Interpoblacional, se midió inicialmente identificando el ajuste a la curva normal mediante el test de Shapiro-Wilks, posteriormente se realizó una prueba de homocedasticidad, donde los datos que se ajustaron a ambas pruebas fueron analizados mediante una prueba paramétrica ANOVA de un criterio, usando el test de Tukey, y si no cumplía al menos una de las dos pruebas se analizaron por medio de estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis usando Student-Neuman-Keuls y así también analizar su significancia ($p < 0.05$ significativo, $p < 0.1$ muy significativo, 0,001 extremadamente significativo) a cada una de las variables (Silva Duarte, 2016).

Se obtuvieron datos de tamaño y forma mediante morfometría geométrica y para separar la forma del tamaño se utilizó la superposición de Procrustes, donde se estimó el tamaño del centroide que es igual a la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de los puntos de referencia desde su baricentro. Obteniéndose los datos en tres formas: 1. Obteniendo las coordenadas cartesianas de cada espécimen respecto a su centroide (Estandarización de tamaño); 2. La superposición de todos los especímenes 3. Rotación (minimización de la variación rotacional). Descartándose el componente asimétrico mediante un intervalo de confianza del 95%. Se realizó un análisis de componentes principales ACP agrupándolos y posteriormente un análisis ACV, mediante el programa morphoJ con significancia de $p < 0.05$ a todas las imágenes digitalizadas en las distancias de Procrustes y mahalanobis (Klingenberg, 2011).

6. RESULTADOS

6.1. Dimorfismo sexual en lepidosis separados por cuencas (Pacífico, Cauca, Patía, Brasil)

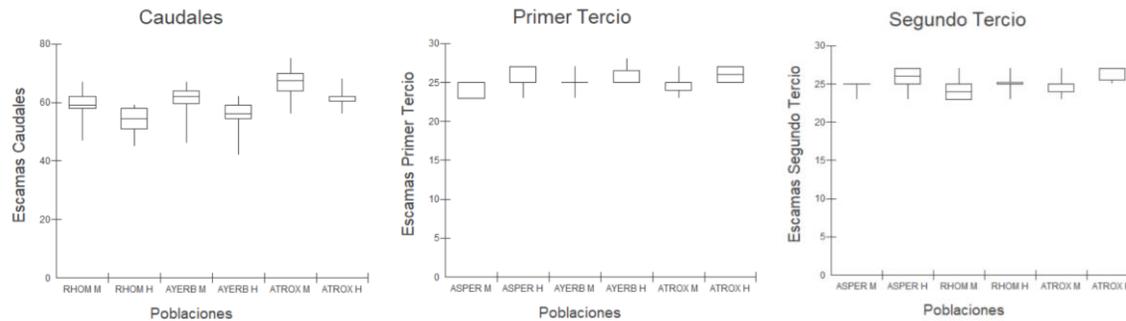
Al utilizar las Pruebas t y Wilcoxon se identificaron diferencias entre machos y hembras en algunos de los caracteres analizados. Específicamente, en las escamas infralabiales sólo tuvo diferencia significativa la población de la parte alta del río Cauca (*B. rhombeatus*) ($Z(U)=1.7252$; $p=0.0422$). y en las circunorbitales sólo se observó dimorfismo sexual en la población del Pacífico (*B. asper*) ($Z(U)=2.2361$; $p=0.0253$), donde los machos presentaron un mayor número de escamas que las hembras se encontraron diferencias en el número de escamas caudales con diferencias entre la población de la parte Alta del río Cauca (*B. Rhombeatus*) ($Z(U)=3.0916$; $p=0.002$), parte Alta del río Patía (*B. ayerbei*) ($Z(U)=3.0072$; $p=0.0026$), y *B. atrox* de Brasil ($Z(U)=2.7868$ $p=0.0053$) donde se evidencio que los machos de *B. atrox* de Brasil tienen un mayor número de escamas para todas las poblaciones. En cuanto a las escamas dorsales, se encontraron diferencias entre las poblaciones de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) ($Z(U)=1.9677$; $p=0.0491$), Cuenca del alto Cauca (*B. Rhombeatus*) ($Z(U)=2.0870$; $p=0.0369$) y Cuenca alta del río Patía (*B. Ayerbei*) ($Z(U)=2.1403$; $p=0.0230$) en el primer tercio, siendo las hembras las que presentaron un mayor número de escamas que los machos Tabla (1). El segundo tercio vario en las poblaciones de la Cuenca del Pacifico (*B. asper*) ($Z(U)=2.0870$; $p=0.0369$), Cauca ($Z(U)=2.2864$ $p=0.0222$), Brasil ($Z(U)=3.0106$; $p=0.0026$) donde las hembras presentaron más escamas. En el tercer tercio, solo Cauca presento dimorfismo sexual ($Z(U)=1.6384$; $p=0.0113$). (Tabla 1).

Tabla 1. Dimorfismo sexual de Complejo de especies *Bothrops asper* separados por Cuencas (Pacífico: *B. asper sensu stricto*, Alto Cauca: *B. rhombeatus*, Alto Patía: *B. ayerbei*) y la especie *Bothrops atrox* de Brasil. Me= Mediana; DE= Desviación estándar; EP= Estadístico, $Z(U)$ =Wilcoxon; (p)= significancia; [n]= Número de individuos.

Escama Carácter		Cuenca del Pacífico[24]		Cuenca Alto Cauca[30]		Cuenca Alto Patía[30]		<i>B. atrox</i> de Brasil[28]	
		Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Ventrales	Me	192	192	180.5	183.5	197	198	195	197
	DE	4.64	8.4	6.6	4.78	4.37	4.73	5.1	4.32
	EP	$Z(U)=0.477;$ $(p)=0.0.6333$		$Z(U)=1.3303;$ $(p)=0.1834$		$Z(U)=1.4103;$ $(p)=0.1585$		$Z(U)=1.3484;$ $(p)=0.1885$	
Caudales	Me	62	61	59	54.5	62	56	67.5	62
	DE	5.25	4.6	5.24	4.12	5.68	4.74	5.06	2.84
	EP	$Z(U)=0.4095;$ 0.6822		$(p)=$ $Z(U)=3.0916;$ $(p)=0.002$		$Z(U)=3.0072;$ 0.0026		$(p)=$ $Z(U)=2.7868;$ $(p)=0.0053$	
Primer tercio	Me	25	25	23.5	23.5	25	26	25	26
	DE	1	1.3	0.99	0.91	0.88	1.01	1.22	1
	EP	$Z(U)=1.9677;$ 0.0491		$(p)=$ $Z(U)=$ $(p)=0.8192$		$0.2286;$ $Z(U)=2.087;$ 0.0369		$(p)=$ $Z(U)=2.1403;$ $(p)=0.0323$	
segundo tercio	Me	25	26	24	25	25	25	25	27
	DE	0.67	1.21	1.19	0.98	0.72	0.83	1.16	0.9
	EP	$Z(U)=2.087;$ $(p)=0.0369$		$Z(U)=$ $(p)=0.0222$		$2.2864;$ $Z(U)=1.3348;$ $(p)=0.1776$		$Z(U)=$ $(p)=0.0026$ $3.0106;$	
Tercer tercio	Me	19	20	19	19	19	20.5	20	21
	DE	0.67	1	0.62	0.73	0.82	0.83	0.78	0.92
	EP	$Z(U)=1.6696;$ $(p)=0.095$		$Z(U)=$ $1.7875;$ $(p)=$ 0.0739		$Z(U)=1.6384;$ $(p)=0.0113$		$Z(U)=0.8467;$ $(p)=0.3971$	
Supralabiales	Me	7	7	7	7	7	8	7	7
	DE	0	0.41	0.36	0.25	0.51	0.62	0	0

Infralabiales	EP	Z(U)= (p)=0.4208	0.850;	Z(U)=0.3542 (p)=0.7083	Z(U)=1.0577; (p)=0.2902	Z(U)= 0.000; (p)=1			
	Me	10	11	9	10	10	9	9	
	DE	0.67	0.91	0.99	0.79	0.68	0.98	0.53	0.9
Internasales	EP	Z(U)= 1.0733; 0.283	(p)=	Z(U)=1.7252; (p)=0.0422	Z(U)= 1.4517; (p)=0.1466	Z(U)=0.3293; (p)=0.7419			
	Me	2.5	2	2	2	3	2	2	
	DE	0.53	0.46	0.5	0.34	0.51	0.51	0.33	0.3
Interoculabiales	EP	Z(U)=0.9037; (p)=0.3662	Z(U)=1.0808; (p)=0.2798	Z(U)=0.9333; 0.3507	(p)=	Z(U)=0.1176; (p)=0.9064			
	Me	3	3	3	3	3	3	3	
	DE	0.33	0.51	0	0.48	0.46	0.51	0.33	0.54
Circunorbitales	EP	Z(U)=1.2599; (p)=0.2077	Z(U)=1.4558; (p)=0.1457	Z(U)=0.6222; (p)=0.5338	Z(U)=0.8232; (p)=0.4104				
	Me	8	7	7	6	6.5	6	6	6
	DE	0.5	0.7	0.74	0.89	0.88	1.01	0.85	0.45
Intercantales	EP	Z(U)=2.2361; (p)=0.0253	Z(U)=0.5404; (p)=0.5889	Z(U)= 0.0826; 0.934	(p)=	Z(U)=0.9643; (p)=0.3349			
	Me	4	3	4	4	3	4	4	5
	DE	0.5	0.98	0.63	0.66	0.62	0.51	1.11	0.82
Intrasupraoculares	EP	Z(U)=0.1789; (p)=0.858	Z(U)=1.5589; (p)=0.119	Z(U)=1.3688; (p)=0.1711	Z(U)=0.9173; (p)=0.359				
	Me	6	7	7	7	7	7	7	
	DE	1.3	0.92	1.14	0.5	1.3	0.8	1.06	0.93

Interictales	EP	$Z(U)=0.6261;$ $(p)=0.5313$		$Z(U)=0.6028;$ $(p)=0.5467$		$Z(U)=1.348;$ $(p)=0.1776$		$Z(U)=0.2587;$ $(p)=0.7959$		
	Me	28.5	28	26	26	28	29	27	27.5	
	DE	1.09	1.38	1.65	1.97	1.54	1.32	1.21	1.13	
En contacto escudo cefálico	EP	$Z(U)=0.14407;$ $(p)=0.8815$		$Z(U)=0.6651;$ $(p)=0.560$		$Z(U)=0.1964;$ $(p)=0.8443$		$Z(U)=1.6699;$ $(p)=0.0949$		
	Me	12	11	11	11	10	10	12	11	
	DE	1.32	1.12	1	1.12	0.7	1.5	1.12	1.04	
Gulares	EP	$Z(U)=0.7155;$ $(p)=0.4743$		$Z(U)=0.0416;$ $(p)=0.9668$		$Z(U)=0.9747;$ $(p)=0.3297$		$Z(U)=0.1882;$ $(p)=0.8508$		
	Me	2	2	2	2	2	2	2	2	
	DE	0.83	0.56	0.36	0.7	0.62	0.68	0.73	0.77	
	EP	$Z(U)=0.2087;$ 0.8347		$(p)=$	$Z(U)=1.8291;$ $(p)=0.0674$		$Z(U)=0.5019;$ $(p)=0.6157$		$Z(U)=0.5645;$ $(p)=0.5724$	



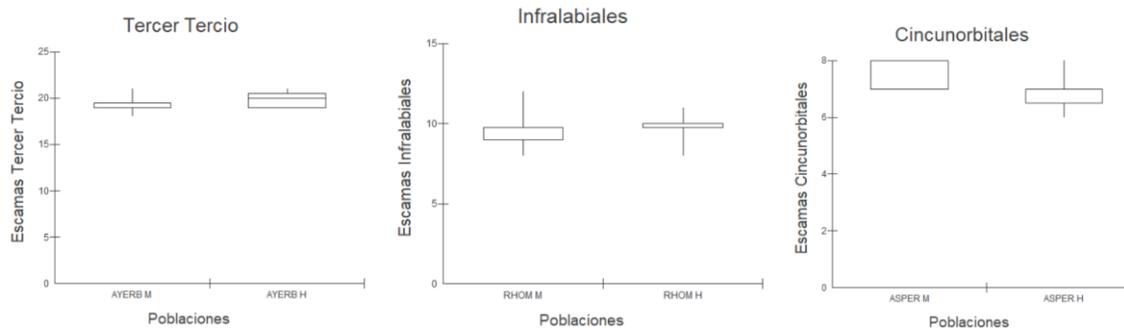


Figura 5. Diagramas de cajas para los caracteres que presentaron diferencias significativas en dimorfismo sexual al interior de las poblaciones. Machos: M Hembras: H; Pacífico: Asper, Cauca: Rhom, Patía: Ayerbei, Brasil=Atrox

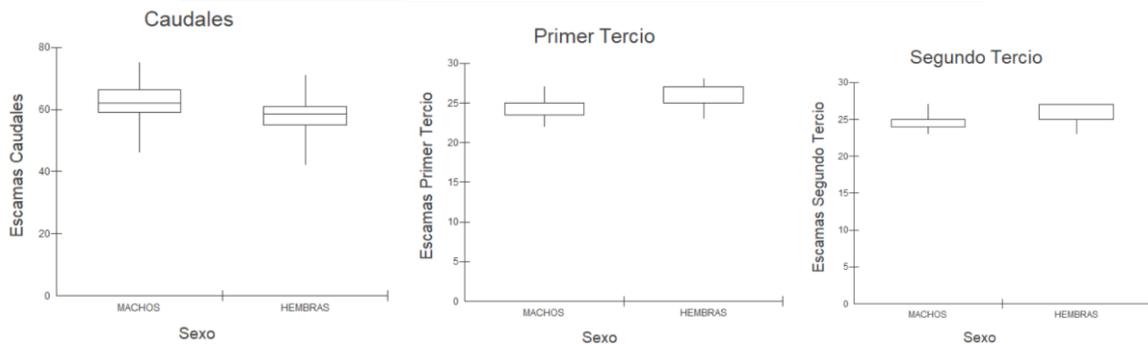
6.2. Dimorfismo sexual en lepidosis del Género

De las 15 variables analizadas en la lepidosis, se encontraron diferencias significativas en seis de ellas. En la región de la cabeza se observaron diferencias en las infralabiales ($Z(U)= 2.6976$; $p=0.007$) donde las hembras generalmente presentan 10 escamas y los machos 9, y en las interoculabiales, las hembras tienen una tendencia de tener 4 escamas y los machos 3 ($Z(U)=2.2873$; $p=0.0222$). En la región corporal, se encontró diferencias en escamas dorsales en el primer tercio ($Z(U)=2.4561$; $p=0.014$) en el segundo tercio ($Z(U)=4.26031$; $p=0.0001$) llegando a tener las hembras hasta 28 escamas y los machos con un máximo de 25 escamas y en el tercer tercio ($Z(U)=2.6976$; $p=0.007$), donde las hembras también tuvieron mayor cantidad de escamas; sin embargo en las escamas caudales se observó comportamiento diferente ya que los machos tienen más escamas, con un promedio de 62, en comparación con las hembras que tuvieron un promedio de 57 ($Z(U)=4.3793$; $p=0.0001$) (Tabla 2).

Tabla 2. Dimorfismo sexual de ejemplares del Género *Bothrops* estudiados (Complejo de especies *Bothrops asper* y *Bothrops atrox*) Me= Mediana; DE= Desviación estándar. EP= Estadístico, Z (U)= Wilcoxon; (p)= significancia.

Carácter		Machos	Hembras
Escama	Me	194	195
	DE	7.61	8.38
	EP	$Z(U)=0.7246$; $(p)=0.4687$	
Caudales	Me	62.2	57.92
	DE	5.81	5.38
	EP	$Z(U)=4.3793$; $(p)=0.0001$	
Primer tercio	Me	25	25
	DE	1.15	1.38
	EP	$Z(U)= 2.4561$; $(p)=0.0140$	
Segundo tercio	Me	25	25
	DE	0.99	1.07
	EP	$Z(U)=4.2603$; $(p)=0.0001$	
Tercer tercio	Me	19	20
	DE	0.84	0.89
	EP	$Z(U)=2.2902$; $(p)=0.0220$	

	Me	7	7
Supralabiales	DE	0.36	0.47
	EP	$Z(U)=0.777; (p)=0.4372$	
	Me	9	10
Infralabiales	DE	0.81	1.01
	EP	$Z(U)=2.6976; (p)=0.007$	
	Me	2	2
Internasales	ED	0.47	0.45
	EP	$Z(U)=0.259; (p)=0.7956$	
	Me	3	3
Interoculares	ED	0.36	0.5
	EP	$Z(U)=2.2873; (p)=0.0222$	
	Me	7	6
Circunorbitales	ED	0.89	0.86
	EP	$Z(U)=0.9167; (p)=0.3593$	
	Me	4	4
Intercantales	ED	0.85	0.8
	EP	$Z(U)=1.4114; (p)=0.1581$	
	Me	7	7
Intrasupraoculares	ED	1.19	0.64
	EP	$Z(U)=0.5122; (p)=0.6085$	
	Me	27	27
Interictales	ED	1.7738	1.9215
	EP	$Z(U)=0.5606; (p)=0.5751$	
	Me	11	11
Contacto EC	ED	1.23	1.27
	EP	$Z(U)=0.3725; (p)=0.7095$	
	Me	2	2
Gulares	ED	0.63	0.69
	EP	$Z(U)=0.8997; (p)=0.3683$	



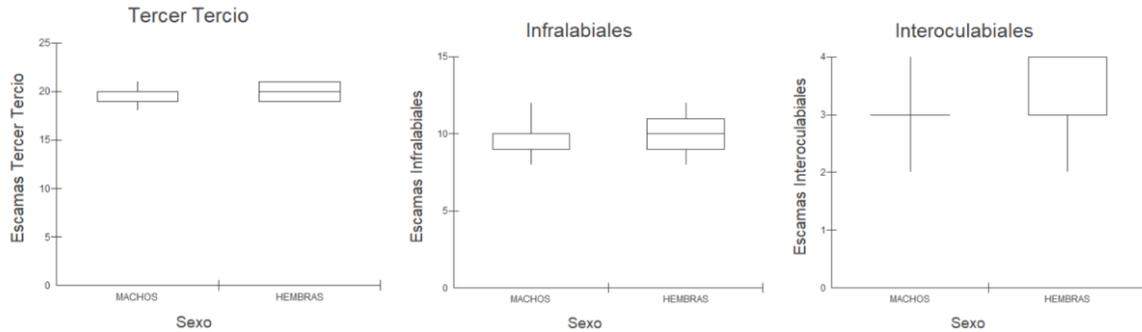


Figura 6. Diagrama de cajas de Dimorfismo sexual entre machos y hembras del Género *Bothrops* analizado.

6.3. Dimorfismo sexual morfometría lineal separados por cuencas (Pacífico, Alto Cauca, Alto Patía) y *Bothrops atrox* del Brasil.

Se observó que la población de la Cuenca de Pacífico (*B. asper*) presenta el mayor dimorfismo sexual $p < 0.05$, en 9 de las variables analizadas, incluyendo LCL, LT, AC, LC, AO, AN, AL, DON, DOL, y DRL. Se reconoció que las hembras tienen cabezas más largas y anchas además de una longitud mayor, sin embargo, es importante reconocer el menor tamaño de la cola para las hembras, siendo los machos los que tienen una mayor longitud. Por otro lado la población del Valle Alto del río Cauca (*B. rhombeatus*) también tuvo un elevado dimorfismo interpoblacional, con diferencias entre las variables LC, AC, AO, AN, AL, y las distancias DON DOL, DLN y DVS donde se identificó que las hembras tienen unas mayores dimensiones que los machos; por su parte los ejemplares de Brasil (*B. atrox*), mostraron algunas variables con dimorfismo sexual, estas fueron ACL, AC, LC, AO reconociéndose que los machos tienen una cola más larga, pero en la región de la cabeza las hembras tienen una mayor longitud teniendo la cabeza más ancha y larga; la población de la cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*) no presentaron dimorfismo sexual, ya que la población del río Patía (*B. ayerbei*) solo presentó significancia en dos variables, esta fueron ACL, LCL donde los machos tienen valores más altos teniendo una cola más larga y ancha que las hembras (Tabla 3)

Tabla 3. Dimorfismo sexual con morfometría lineal entre machos y hembras de Complejo *Bothrops asper* separados por cuencas (Pacífico: *B. asper sensu stricto*, Alto Cauca: *B. rhombeatus*, Alto Patía: *B. ayerbei*) y *Bothrops atrox* de Brasil. Me= Mediana; DE= Desviación estándar; Ep= Estadístico, Z (U)= Wilcoxon, (p)= Significancia. LRC: Longitud rostro cloacal, LCL: Longitud de la cola, ACL: Ancho de la cola, LT: Longitud total, AC: Ancho de la cabeza, LC: Largo de la cabeza, AO: Ancho entre los ojos, AN: Ancho entre las narinas, AL: Ancho entre las loreales, DON: Distancia Ocular-nasal, DOL: Distancia ocular-loreal, DLN: Distancia loreal-nasal, DRL: distancia rostral labial, DVS: Distancia ventral-sinfisal.

Carácter (mm)		Cuenca Pacífico [24]		Cuenca Alto Cauca [30]		Cuenca Alto Patía [30]		<i>B. atrox</i> de Brasil [28]	
		Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
LRC	Me	1026	1181	906.5	910.5	1036	1046	760	768
	DE	149.3	185.2	119.11	85.27	171.23	112.13	88.78	107.19
	EP	Z(U)=1.580; (p)= 0.01141		Z(U)=0.9146; (p)=0.3604		Z(U)= 0.8; (p)=0.917		Z(U)= 0.5007; (p)= 0.6166	
LCL	Me	163	168	144.46	136.12	167.73	152	146.44	135.1
	DE	6.59	23.74	14.93	13.75	16.11	15.79	14.06	14.2
	EP	Z(U)=0.0894; (p)=0.9287		t= 1.6263; (p)=0.115		t=2.07007; (p)=0.0116		Z(U)=1.9927; (p)=0.0577	
ACL	Me	12.2	10.6	11.65	11.45	13.1	10.6	8.9	7.25
	DE	0.76	1.92	2.07	2.02	2.94	1.48	1.15	1.01
	EP	Z(U)=0.8348; (p)=0.4038		Z(U)=0.3118; (p)=0.7552		Z(U)=2.9035; (p)=0.0037		Z(U)= 3.61; (p)=0.0003	
LT	Me	1197	1360	1047	1056.5	1196	1208	899.5	901
	DE	153.24	194.03	130.95	92.3	184.16	119.89	96.39	120.72
	EP	Z(U)=1.8187; (p)=0.0345		Z(U)=0.6236; (p)=0.5329		Z(U)=0.1452; (p)= 0.8846		Z(U)=0.211; (p)=0.833	
AC	Me	31.9	38.4	25.65	30.9	27.8	29.5	20.35	23.85
	DE	6.02	8.71	4.5	5.31	4.6	2.6	2.15	3.84
	EP	Z(U)=2.3553; (p)= 0.0185		Z(U)=3.2425; (p)= 0.0012		Z(U)=3733; (p)=0.7089		Z(U)=2.4771; (p)=0.0132	

LC	Me	51.9	61.1	38.85	45.4	43.3	45.3	33.4	37.35
	DE	7.78	10.82	6.49	4.39	4.78	2.56	3.53	5.31
	EP	Z(U)=2.6237; (p)=0.0087		Z(U)=2.5774; (p)=0.01		Z(U)=1.1196; (p)=0.2628		Z(U)=1.6602; (p)=0.0484	
AO	Me	17.4	20.98	16.54	18.88	17.791	17.386	12.919	14.61
	DE	2.75	3.13	2.62	2.22	2.24	1.42	1.32	2.34
	EP	t=-2.8344; (p)=0.0096		t=-2.6423; (p)=0.0133		t=0.4955; (p)=0.6241		t= -2.3725; (p)= 0.026	
AN	Me	7.4	9	6.75	8	8.3	8	5.6	6
	DE	0.98	1.46	1.26	1.12	1.26	1.31	0.66	0.88
	EP	Z(U)=2.564; (p)=0.0103		Z(U)=2.4734; (p)=0.0134		Z(U)=0.1037; (p)=0.917		Z(U)=0.9223; (p)=0.3564	
AL	Me	14.42	17.15	12.91	14.78	13.17	13.26	9.812	10.51
	DE	2.44	2.97	2.1	2.1	1.24	1.2	1.05	1.72
	EP	t=-2.295; (p)=0.0316		t=-2.437; (p)=0.0214		t=-0.8362; (p)=0.8362		t= -1.2875; (p)=0.2101	
DON	Me	14.71	18.31	13	15.29	14.5	15.8	12.3	12.9
	DE	3.59	2.87	2.1	1.41	2.21	0.94	1.3	1.45
	EP	t=-2.7055; (p)=0.0129		t=-3.5515; (p)=0.0014		Z(U)=1.6799; (p)=0.93		t=-1.0996; (p)=0.2824	
DOL	Me	11.3	13.5	9.7	10.6	10.3	10.9	8.5	8.9
	DE	1.46	2.26	0.89	0.74	1.18	0.62	1.08	0.93
	EP	t=2.087; (p)=0.0369		t=2.3072; (p)=0.021		t=0.6661; (p)=0.5108		t=-0.3612; (p)=0.7211	
DLN	Me	8.59	9.27	6.97	7.63	7.164	6.96	5.65	5.77
	DE	1.68	1.83	1.13	1.07	1.02	0.63	0.9	0.67
	EP	t=-0.904; (p)=0.3757		t=-1.7322; (p)=0.0941		t= 0.4867; (p)=0.6331		t= -0.3612; (p)=0.0987	
DRL	Me	41.84	50.9	35.86	40.06	37.95	38.52	29.64	32.16
	DE	7.61	8.96	6.03	3.93	4.23	2.53	2.88	3.784
	EP	t=-2.5274; (p)=0.0191		t=-2.2889; (p)=0.0298		t=-0.4459; (p)=0.6591		t= -1.9261; (p)=0.0659	
DVS	Me	30.7	37.9	27.4	28.9	28.5	29.4	21.5	23.4

DE	4.68	7.01	5.58	3.01	3.63	2.49	3.37	3.96
EP	$Z(U)=1.8074; (p)=0.0707$		$Z(U)=1.455; (p)=0.1457$		$Z(U)=1.4839; (p)=0.1378$		$Z(U)=1.4494; (p)=0.1472$	

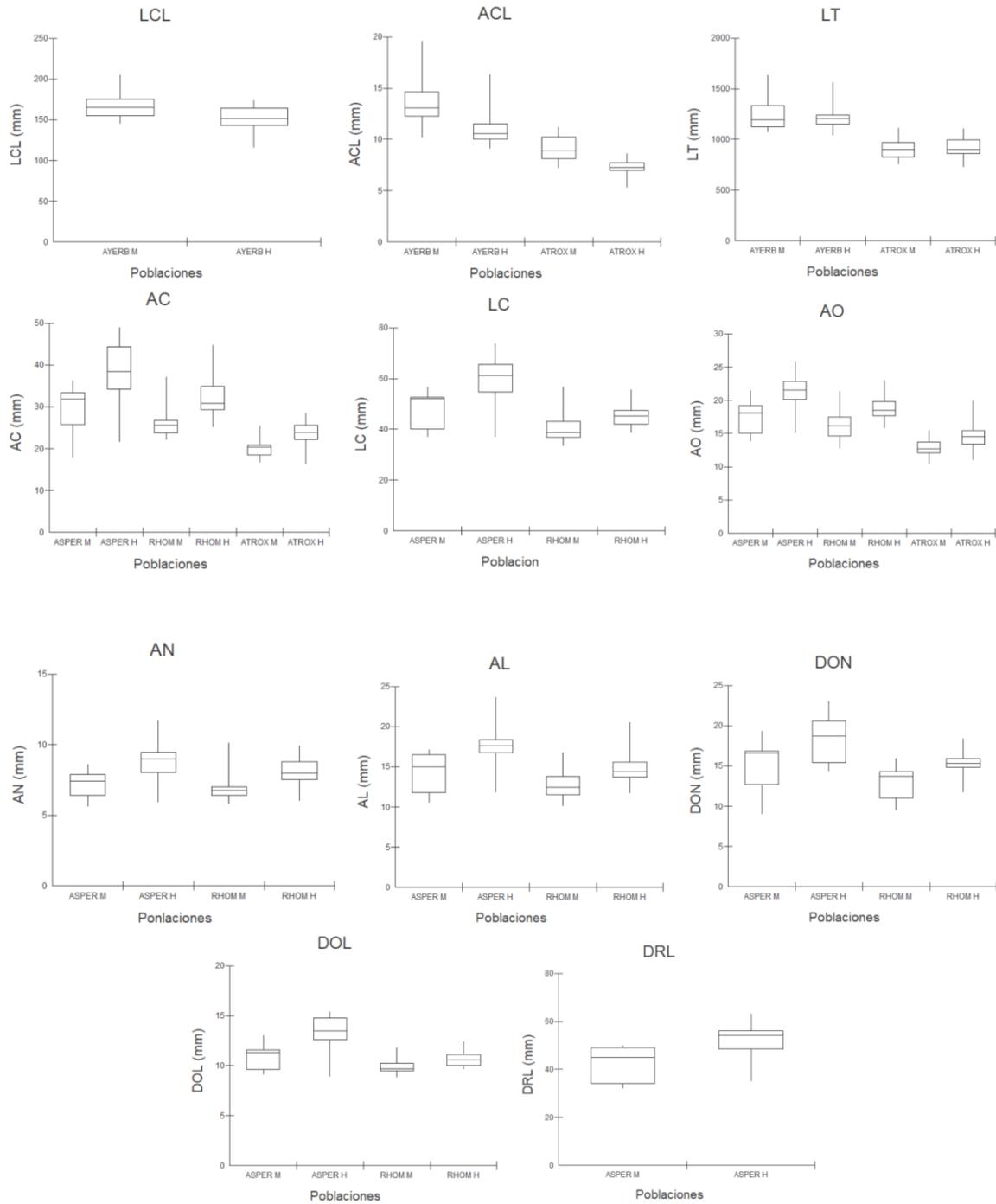


Figura 7. Diagrama de cajas de Dimorfismo sexual entre machos y hembras analizando morfometría lineal del Complejo de especies *Bothrops asper* y *Bothrops atrox* separados por cuencas. Machos: M, Hembras: H; Pacífico: Asper, Cauca: Rhom, Patía: Ayerbei, Brasil: Atrox. LCL: Longitud de la cola, ACL: Ancho de la Cola, LT: Longitud total, LC: Longitud de la Cabeza, AC: Ancho de la cabeza, LC:

Largo de la Cabeza, AO: Ancho ocular, AN: Ancho nasal, AL: Ancho loreal, DON: Distancia ocular-nasal, DOL: Distancia Ocular-Loreal, DRL: Distancia Rostral-Labia.

6.4. Dimorfismo sexual de morfometría lineal del género.

En la morfometría lineal de las 14 variables analizadas 12 tuvieron diferencias significativas con $p < 0.5$; en la región dorsal de la cabeza las significativas fueron AC ($w=3.9971$; $p=0.0001$) donde las hembras tuvieron un promedio de 29.30 mm y los machos un promedio de 25.45 mm, LC ($w=4.0269$; $p=0.0001$) con promedios de 45.30 las hembras y 38.80 los machos, AO ($f=3.7639$; $t=0.0002$) en esta variable se identificó que las hembras tienen mayores distancias con promedio de 17.95 mm y 15.65 mm los machos, el AN ($w=2.6545$; $p=0.0079$) tuvo promedios de 7.90 mm y 6.60 mm para hembras y machos respectivamente; en el AL ($w=3.0045$; $p=0.0027$) las hembras tuvieron un promedio de 7.60 mm y los machos 6.65 mm; La región lateral estuvo dada por las distancias donde DON ($w=3.4799$; $p=0.0001$) que tuvo 15 mm para las hembras y 13.45 mm para los machos, en el parámetro de DOL ($w=3.6622$; $p=0.0003$) las hembras tuvieron 10.85 mm y los machos 9.60 mm en promedio, DLN ($w=2.0449$; $p=0.0409$) mostro que las hembras tienen mayores distancias que los machos con 7.55 mm y 6.70 mm respectivamente, la DRL ($w=3.4266$; $p=0.0006$) donde las hembras presentan mayores distancias con 38.60 mm que los machos con 34.40 mm; en la parte ventral la DVS mostro mayores distancias para las hembras con 29.90 mm que los machos 25.90 mm ($w=2.5001$; $p=0.0009$) en la región corporal hubo diferencia en LRC ($Z(U)=2.141$; ($p)=0.0323$) donde las hembras midieron hasta 975mm y los machos 916; finalmente LCL ($Z(U)=2.278$; ($p)=0.0227$) indico que los machos tienen mayores tamaños con 154mm y las hembras con 146.5mm (Tabla 4).

Tabla 4. Dimorfismo sexual con morfometría lineal de machos y hembras de ejemplares del género *Bothrops* estudiados Me= Mediana; DE= Desviación estándar; EP= Estadístico, Z (U)=Wilcoxon, (p)= Significancia. LRC: Longitud rostro cloacal, LCL: Longitud de la cola, ACL: Ancho de la cola, LT: Longitud total, AC: Ancho de la cabeza, LC: Largo de la cabeza, AO: Ancho entre los ojos, AN: Ancho

entre las narinas, AL: Ancho entre las loreales, DON: Distancia Ocular-nasal, DOL: Distancia ocular-loreal, DLN: Distancia loreal-nasal, DRL: distancia rostral labial, DVS: Distancia ventral-sinfisal.

Carácter (mm)		Machos	Hembras
LRC	Me	918.44	985.18
	DE	190.78	181.57
	DE	Z(U)=2.141; (p)=0.0323	
LCL	Me	154	146.5
	s	17.31	20.28
	DE	Z(U)= 2.278; (p)=0.0227	
ACL	Me	11.3	10.5
	S	2.59	6.38
	DE	<i>Z(U)= 1.6921; (p)=0.09</i>	
LT	Me	1073.3	1128.64
	DE	204.17	194.12
	EP	<i>Z(U)=1.7399; (p)=0.0819</i>	
AC	Me	25.45	29.9
	DE	6.053	7.7196
	EP	Z(U)= 3.9971; (p)=0.0001	
LC	Me	38.8	45.3
	DE	7.2541	9.91
	EP	Z(U)=4.0269; (p)=0.0001	
AO	Me	15.65	17.95
	DE	2.92	3.18
	EP	Z(U)= 3.7639; t= 0.0002	
AN	Me	6.65	7.6
	DE	1.377	1.42
	EP	Z(U)= 3.0045; (p)=0.0027	
AL	Me	12.05	13.85
	DE	2.38	3.08
	EP	Z(U)=3.4799; (p)=0.0005	
DON	Me	13.45	15.4
	DE	1.578	2.072
	EP	Z(U)=4.3528; (p)=0.0001	

DOL	Me	9.6	10.85
	DE	2.41	15.78
	EP	Z(U)=3.6622; (p)=0.0003	
DLN	Me	9.5	7.55
	DE	1.52	1.65
	EP	Z(U)=2.0449; (p)=0.0409	
DRL	Me	34.4	38.6
	DE	6.663	8.748
	EP	Z(U)= 3.4266; (p)=0.0006	
DVS	Me	26	29.4
	DE	5.47	5.92
	EP	Z(U)=3.3326; (p)=0.0009	

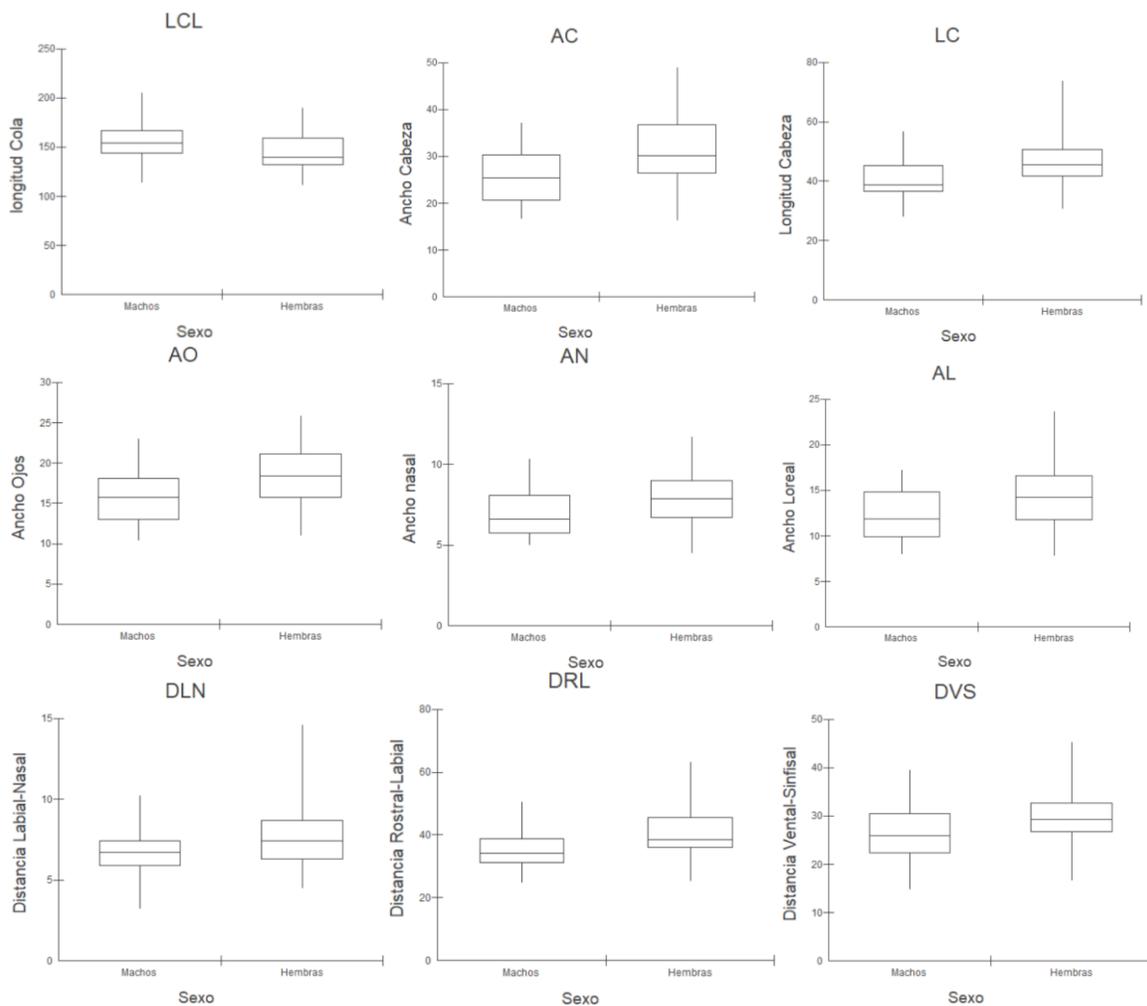


Figura 8. Diagrama de cajas de Dimorfismo sexual entre machos y hembras analizando morfometría lineal del Complejo *Bothrops asper* y *Bothrops atrox*. LCL:

Longitud de la cola, AC: Ancho de la cabeza, LC: Largo de la Cabeza, AO: Ancho ocular, AN: Ancho nasal, AL: Ancho loreal, DLN: Distancia loreal-nasal; DRL: Distancia rostral-labial, DVS: Distancia ventral-sinfisal

6.4 Lepidosis

6.4.1. Variación de rangos en lepidosis de los caracteres separados por cuencas (Pacífico: *B. asper sensu stricto*, Alto Cauca: *B. rhombeatus*, Alto Patía: *B. ayerbei*) y *B. atrox* del Brasil.

Las escamas del complejo *B. asper* presentaron diferencias tanto en la cabeza como en el cuerpo. En la parte lateral de la cabeza, se pudo apreciar que poseen de 7 a 9 escamas supralabiales bien definidas y de 8 a 12 infralabiales, pero generalmente tenían 10, las interoculares contadas, variaron entre 3 y 4 encontrándose mayoritariamente 3, las escamas circunorbitales tuvieron una variación amplia de 5 a 10 pero generalmente se encontraron 6 dos posoculares, dos preoculares, una escama subocular larga que a veces estaba dividida y una supraocular grande conocida como escudo cefálico.(Tabla 5)

En la parte dorsal de la cabeza tenían en la región delantera las escamas intersasales que eran pares una frente a la otra y rara vez estaban separadas por una pequeña escama también considerada como internasal; las intrercantales tuvieron una variación de 2 a 6 reconociéndose que la mayoría tenían 3, en medio de los escudos cefálicos se encontraron de 3 a 8 escamas intersupraoculares y rodeando toda la cabeza pasando por la parte temporal de 23 a 32 interictales; en contacto con el escudo cefálico se ubicaron de 9 a 15 pero generalmente habían 10 y por la parte inferior de la cabeza están dispuestas de 1 a 3 escamas gulares (Tabla 5).

A lo largo del cuerpo de estos ofidios presentaron mucha variabilidad en general tiene escamas ventrales que varían de 176 a 213; escamas caudales divididas con valores de 42 y 75 escamas, Dorsalmente las escamas se distribuyen de manera más o menos uniforme, encontrándose en el primer tercio unos rangos de 22 a 28 escamas, en el segundo que es aproximadamente en la mitad del espécimen una

variación de 23 a 27 y el último tercio una cabeza antes de la cloaca con unas variaciones de 19-21 (Tabla 5).

La especie *B. atrox* de Brasil también presentó diferencias al ser comparada con las tres poblaciones, de esta manera: La parte lateral de la cabeza presentó un número estable de 7 escamas supralabiales que presentaron todos los especímenes analizados, pero de 8-11 infralabiales, presentaron el mismo rango en las escamas interoculares, pero de 5 a 8 circunorbitales teniendo un número menor que las poblaciones de *B. asper* (Tabla 5)

En la parte dorsal de la cabeza tuvieron el mismo rango de escamas internasales y mayor número de escamas intercantales de 2 a 6, intrasupraoculares una variación de 5 a 8; además de un menor número de escamas interictales de 25 a 29, en contacto con el escudo cefálico de 10 a 14 y las gulares no presentaron diferencias en los rangos en comparación a las poblaciones. (Tabla 5)

En general a lo largo del cuerpo un menor número de escamas ventrales, y menor número de escamas en el primer tercio con rangos de 184 y 207, 23-27 respectivamente pero un mayor número de escamas caudales de 56 a 75, para el segundo y el tercer tercio no presentó variación en los rangos comparándose con *B. asper*. (Tabla 5)

En la parte dorsal de la cabeza tuvieron el mismo rango de escamas internasales y mayor número de escamas intercantales de 2 a 6, intrasupraoculares una variación de 5 a 8; además de un menor número de escamas interictales de 25 a 29, en contacto con el escudo cefálico de 10 a 14 y las gulares no presentaron diferencias en los rangos en comparación a las poblaciones. (Tabla 5).

Tabla 5. Variación en los caracteres interpoblacional del complejo *Bothrops asper* (Pacífico: *B. asper*, Alto Cauca: *B. rhombatus*, Alto Patía: *B. ayerbei*) y *B. atrox* (Brasil). Rango (media \pm D.E) [n].

Carácter escama	Cuenca Pacífico	Cuenca Alto Cauca	Cuenca Alto Patía	B. atrox del Brasil
	186-213	176-199	186-207	184-207
Ventrales	(194.17 \pm 7.1) [24]	(183.4 \pm 5.65) [30]	(198 \pm 4.67) [30]	(195.64 \pm 4.96) [30]
	51-71	45-67	42-67	56-75
Caudales	(61.56 \pm 4.75) [24]	(56.44 \pm 5.38) [30]	(58.3 \pm 5.74) [30]	(64.42 \pm 4.88) [28]
	23-27	22-25	23-28	23-27
Primer tercio	(25.12 \pm 1.33) [24]	(23.77 \pm 0.94) [30]	(25.43 \pm 1) [30]	(25.32 \pm 1.25) [28]
	23-27	23-27	23-27	23-27
segundo tercio	(25.42 \pm 1.14) [24]	(24.73 \pm 1.17) [30]	(24.9 \pm 0.8) [30]	(25.32 \pm 1.29) [28]
	19-21	18-21	18-21	19-21
Tercer tercio	(19.7 \pm 0.95) [24]	(19.33 \pm 0.71) [30]	(19.6 \pm 0.86) [30]	(20.21 \pm 0.83) [28]
	7-8	7-8	7-9	7
supralabiales	(7.12 \pm 0.33) [24]	(7.1 \pm 0.3) [30]	(7.53 \pm 0.57) [30]	(7 \pm 0) [28]
	9-12	8-12	8-11	8-11
Infralabiales	(10.46 \pm 0.83) [24]	(9.5 \pm 0.9) [30]	(10.07 \pm 0.87) [30]	(9.2 \pm 0.69) [28]
	2-3	2-3	2-3	2-3
Internasales	(2.3 \pm 0.47) [24]	(2.23 \pm 0.43) [30]	(2.5 \pm 0.51) [30]	(2.11 \pm 0.32) [28]
	3-4	3-4	3-4	2-4
Interoculabiales	(3.29 \pm 0.46) [24]	(3.17 \pm 0.37) [30]	(3.33 \pm 0.48) [30]	(2.97 \pm 0.43) [30]
	6-8	5-8	6-10	5-8
Circunorbitales	(7.23 \pm 0.72) [24]	(6.57 \pm 0.82) [30]	(6.77 \pm 0.94) [30]	(6.18 \pm 0.73) [28]

	2-5	3-5	3-5	2-6
Intercantales	(3.67±0.82)	(3.6±0.67)	(3.47±0.57)	(4.25±0.1)
	[24]	[30]	[30]	[28]
	4-8	5-9	3-8	5-8
Intrasupraoculares	(6.41±1.1)	(6.97±0.85)	(6.73±1.11)	(6.61±0.99)
	[22]	[29]	[19]	[27]
	26-31	23-31	27-32	25-29
Interictales	(28.21±1.25)	(25.73±1.82)	(28.7±1.42)	(27.04±1.23)
	[24]	[30]	[30]	[28]
	10-14	9-14	9-15	10-14
En contacto escudo cefálico	(11.75±1.19)	(11.03±1.1)	(10.37±1.9)	(11.57±1.07)
	[24]	[30]	[30]	[28]
	1-3	1-3	1-3	1-3
Gulares	(2.21±0.66)	(1.9±0.61)	(2.14±0.64)	(2.11±0.73)
	[24]	[30]	[30]	[28]

6.4.2 Variación en rangos de lepidosis de los caracteres de machos y hembras separados por cuencas (Pacífico: *B. asper*, Alto Cauca: *B. rhombeatus*, Patía: *B. ayerbei*) y *B. atrox* de Brasil

En la parte lateral de la cabeza se evidencia que las hembras presentan un mayor número de escamas supralabiales e infralabiales pero los machos tienden a tener un patrón más regular que las hembras, *B. atrox* presenta una característica particular donde en machos y hembras existió en la misma cantidad de escamas supralabiales como carácter fijo, para las escamas interoculabiales generalmente se encuentran tres escamas pero para todas las poblaciones y para *B. atrox* las hembras tienen una tendencia a encontrarse 4 escamas, contrario a las escamas circunorbitales donde las hembras tienen un menor número (Tabla 6).

En la parte dorsal de la cabeza se reconoce inicialmente el par de escamas internas pero en ocasiones la presencia de una pequeña escama que indistintamente aparece más en machos o hembras dependiendo de la población, por otra parte se evidencia que las hembras presentan un mayor número de escamas intercantales y un mayor número de escamas interictales pero una menor cantidad

de escamas en contacto con la supracefálica y en la parte ventral del animal se identifica un número de escamas gulares variado para machos y hembra.

Se identificó que las hembras tienen más escamas ventrales, un mayor número de escamas en el primer tercio que los machos, pero los machos presentan un mayor número de escamas caudales, en el segundo y tercer tercio; se encontró que las hembras presentan mayores patrones de escamación que los machos con una tendencia más regular o uniforme. (Tabla 6)

Tabla 6. Variación en los caracteres de lepidosis de machos y hembras del complejo *B. asper* separados por cuencas (Pacífico: *B. asper*: *sensu stricto*, Alto Cauca: *B. rhombeatus*, Patía:) y *B. atrox* (Brasil). Rango (media \pm D.E) [n]

Carácter escama	Cuenca del Pacifico		Cuenca Alto Cauca		Cuenca Alto Patía		B. atrox del Brasil	
	Machos [9]	Hembras [15]	Machos [14]	Hembras [16]	Machos [15]	Hembras [15]	Machos [17]	Hembras [11]
Ventrales	187-201	186-213	176-199	172-196	183-204	170-207	184-205	191-207
	(194 \pm 4.64)	(194.26 \pm 8.41)	(182.64 \pm 6.6)	(184.1 \pm 4.78)	(196.67 \pm 4.37)	(199.33 \pm 4.73)	(194.77 \pm 5.1)	(197.36 \pm 4.32)
Caudales	51-69	55-71	47-67	45-59	46-67	42-62	56-75	56-68
	(61.44 \pm 5.25)	(61.64 \pm 4.6)	(59.54 \pm 5.23)	(53.94 \pm 4.12)	(60.8 \pm 5.68)	(55.8 \pm 4.74)	(66.44 \pm 5.01)	(61.63 \pm 2.83)
Primer Tercio	23-25	23-27	22-25	23-25	23-27	25-28	23-27	25-27
	(24.33 \pm 1)	(25.6 \pm 1.3)	(23.71 \pm 0.99)	(23.81 \pm 0.91)	(25.1 \pm 0.88)	(25.8 \pm 1.01)	(24.88 \pm 1.21)	(26 \pm 1)
Segundo Tercio	23-25	23-27	23-27	23-27	23-25	23-27	23-27	25-27
	(24.78 \pm 0.67)	(25.8 \pm 1.21)	(24.21 \pm 1.19)	(25.19 \pm 0.98)	(24.66 \pm 0.72)	(25.13 \pm 0.83)	(24.7 \pm 1.16)	(26.27 \pm 0.9)
Tercer Tercio	19-21	19-21	18-21	19-21	18-21	19-21	19-21	19-21
	(19.22 \pm 0.67)	(20 \pm 1)	(19.07 \pm 0.62)	(19.56 \pm 0.73)	(19.33 \pm 0.82)	(19.87 \pm 0.83)	(20.12 \pm 0.78)	(20.36 \pm 0.92)
Supralabiales	7	7-8	7-8	7-8	7-8	7-9	7	7
	(7 \pm 0)	(7.2 \pm 0.41)	(7.14 \pm 0.36)	(7.06 \pm 0.25)	(7.4 \pm 0.51)	(7.67 \pm 0.62)	(7 \pm 0)	(7 \pm 0)
Infralabiales	9-11	9-12	8-12	8-11	9-11	9-12	9-11	8-11
	(10.22 \pm 0.67)	(10.6 \pm 0.91)	(9.28 \pm 0.99)	(9.69 \pm 0.79)	(9.8 \pm 0.68)	(10.33 \pm 0.98)	(9.18 \pm 0.53)	(9.27 \pm 0.9)
Internasales	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3
	(2.5 \pm 0.53)	(2.27 \pm 0.46)	(2.36 \pm 0.5)	(2.1 \pm 0.34)	(2.4 \pm 0.51)	(2.6 \pm 0.51)	(2.12 \pm 0.33)	(2.1 \pm 0.3)
Interoculabiales	3-4	3-4	3	3-4	3-4	3-4	2-3	2-4
	(3.11 \pm 0.33)	(3.43 \pm 0.51)	(3 \pm 0)	(3.31 \pm 0.48)	(3.27 \pm 0.46)	(3.4 \pm 0.51)	(2.88 \pm 0.33)	(3.1 \pm 0.54)
Circunorbitales	7-8	6-8	6-8	5-8	6-9	6-10	5-8	5-7
	(7.66 \pm 0.5)	(6.93 \pm 0.7)	(6.64 \pm 0.74)	(6.5 \pm 0.89)	(6.7 \pm 0.88)	(6.8 \pm 1.01)	(6.29 \pm 0.85)	(6 \pm 0.44)

intercantaes	3-4	2-5	2-4	3-5	3-5	3-4	2-6	3-5
	(3.66±0.5)	(3.67±0.98)	(3.36±0.63)	(3.81±0.66)	(3.33±0.62)	(3.6±0.51)	(4.11±1.11)	(4.45±0.82)
intrasupraoculares	4-8	5-8	5-9	6-8	3-8	6-8	5-8	5-8
	(6.22±1.3)	(6.5±0.92)	(7.1±1.14)	(6.88±0.5)	(6.4±1.3)	(7.07±0.8)	(6.65±1.06)	(6.54±0.93)
interictales	27-30	26-31	23-28	23-31	27-31	27-32	25-29	26-29
	(28.22±1.1)	(28.2±1.37)	(25.42±1.65)	(26±1.97)	(28.71±1.54)	(28.8±1.32)	(26.7±1.21)	(27.54±1.13)
Escudo Cefálico	10-14	10-14	9-13	9-11	9-11	9-15	10-14	10-14
	(12±1.32)	(11.6±1.12)	(11.07±0.99)	(11±1.21)	(10.07±0.7)	(10.66±1.5)	(11.59±1.12)	(11.54±1.04)
Gulares	2-3	1-3	2-3	1-3	1-3	1-3	1-3	1-3
	(2.22±0.83)	(2.2±0.56)	(2.14±0.36)	(1.68±0.7)	(2.1±0.61)	(2.2±0.68)	(2.18±0.73)	(2±0.77)

6.4.3. Variación Interpoblacional de Hembras

En la parte dorsal de la cabeza se puede apreciar que existen diferencias significativas en tres variables a nivel interpoblacional, internasales ($H=11.271$; $p=0.0103$) para Cauca-Patía y Patía-Brasil, debido a que Patía tiende a tener tres escamas internasales y Cauca y Brasil tienden a tener dos. Las escamas intercantales tuvieron diferencias ($H=8.0983$; $p=0.44$) entre Pacífico-Brasil y Patía-Brasil, donde Brasil tiende a tener más Intercantales. Las interictales ($H=20.8681$; $p=0.0001$) para Pacífico-Cauca, Cauca-Patía, Cauca-Brasil, Patía-Brasil, donde Pacífico y Patía tiene un promedio de 28 escamas, seguido por Brasil con un promedio de 27 y el menor es Cauca con un promedio de 25 escamas (Tabla 7).

En la región lateral existió diferencia significativa en tres variables, las supralabiales ($H=17.5451$; $p=0.005$) entre Cauca-Patía y Patía-Brasil, debido a que Patía puede tener hasta 9 escamas, Brasil tiene un numero específico de 7, Cauca y Pacífico tienden a tener 7, pero en algunas ocasiones tienen 8; en las escamas infralabiales se obtuvo ($H=16.0158$; $p=0.0029$), variaciones entre Pacífico-Cauca, Pacífico-Brasil y Brasil-Patía; donde Pacífico y *B. ayerbeii* tiene hasta 12 escamas, Cauca y Brasil hasta 11 escamas. También existen diferencias en las circunorbitales ($H=8.0983$; $p=0.044$) variando Pacífico-Brasil y Patía-Brasil, donde pacífico tiene un promedio de 7 escamas y Brasil 6, mientras que Patía un promedio de 7 (Tabla 7).

En la región ventral del cuerpo ($H=31.8066$; $p=0.0001$) la significancia estuvo dada entre Pacífico-Cauca; Cauca-Patía, Cauca-Brasil, donde Cauca tuvo en menor valor con 184 escamas, Patía el mayor tamaño con promedio de 199 escamas seguido de Brasil con 197 y pacífico 193. A lo largo del dorso de los especímenes se encontraron diferencias en el primer tercio ($H=24.3364$; $p=0.0001$) entre Pacífico-Cauca, Pacífico-Patía, Cauca-Brasil, Patía-Brasil, donde Patía tiene hasta 28 escamas, seguido por Pacífico y Brasil que tienen hasta 27 y Cauca con un máximo de 25 escamas; el tercer tercio tuvo diferencias entre Brasil-Cauca y Patía-Brasil ($H= 8.1683$; $p=0.0427$), donde Brasil tiene un promedio de 20 escamas, Cauca y Patía un promedio de 19; finalmente las escamas caudales dieron significantes

entre Pacifico-Cauca y Cauca-Brasil ($F=7.1731$; $p=0.0007$), donde Brasil tiene hasta 64 escamas, después Pacifico con hasta 61 y por último Cauca un promedio de 56 escamas (Tabla 7).

Tabla 7. Comparación de caracteres de lepidosis de las hembras de las poblaciones del *Bothrops asper* (Cuenca del Pacífico: *B. asper sensu stricto*, Cuenca Alto Cauca: *B. rhombeatus* y Cuenca Alto Patía: *B. ayerbei*) y *Bothrops atrox* (Brasil). Me= Mediana, DE= Desviación estándar EP= comparación estadística ($H=$ ANOVA *Kruskal-Wallis*) y la significancia ($p < 0.5 = *$; $p < 0.01 = **$; $p < 0.001 = ***$).

Carácter escama		Cuenca del Pacífico	Cuenca Alto Cauca	Cuenca Alto Patía	Brasil (B. atrox)
Ventrales	Me	192	183.5	198	197
	DE	8.4	4.78	4.78	4.319
	PE	$H= 31.8066$ ($p=0.0001$; <i>Pacífico-Cauca***</i>; <i>Cauca-Patía***</i> <i>Cauca-Brasil***</i>)			
Caudales	Me	61	54.5	56	62
	DE	4.6	4.12	4.74	2.84
	PE	$H=29.4071$; ($p=0.0001$; <i>Pacífico-Cauca***</i>; <i>Pacífico-Patía**</i> <i>Cauca-Brasil***</i>; <i>Patía-Brasil***</i>)			
Primer tercio	Me	25	23.5	25	26
	DE	1.3	0.91	1.01	1
	PE	$H=24.3364$; ($p=0.0001$; <i>Pacífico-Cauca***</i>; <i>Cauca-Patía***</i>; <i>Cauca-Brasil***</i>)			
segundo tercio	Me	26	25	25	27
	DE	1.21	0.98	0.83	0.9
	PE	$H=10.8995$; ($p= 0.0123$ <i>Cauca-Brasil*</i>; <i>Patía-Brasil*</i>)			
Tercer tercio	Me	20	19	20	21
	DE	1	0.73	0.83	0.85
	PE	$H= 8.1683$; ($p=0.0427$; <i>Cauca-Brasil*</i>; <i>Patía-Brasil*</i>)			
supralabiales	Me	7	7	8	7
	DE	0.41	0.25	0.62	0
	PE	$H=17.5451$; ($p=0.0005$; <i>Cauca-Patía**</i>; <i>Patía-Brasil**</i>)			
Infralabiales	Me	11	10	10	9
	DE	0.91	0.79	0.98	0.9
	PE	$H= 14.0158$ ($p=0.0029$; <i>Pacífico-Cauca*</i>; <i>Pacífico-Brasil**</i>; <i>Patía-Brasil*</i>)			
Internasales	Me	2	2	3	2
	DE	0.46	0.34	0.51	0.3
	PE	$H=11.271$; ($p=0.0103$; <i>Cauca-Patía*</i>; <i>Patía-Brasil*</i>)			
Interoculabiales	Me	3	3	3	3
	DE	0.51	0.48	0.51	0.54
	PE	$H=2.8454$ ($p=0.4161$)			
Circunorbitales	Me	7	6	7	6
	DE	0.7	0.89	1.01	0.45
	PE	$H=11.22$; ($p=0.0106$; <i>Pacífico-Brasil*</i>; <i>Patía-Brasil*</i>)			

	Me	3	4	4	5
Intercantales	DE	0.98	0.66	0.51	0.82
	PE	$H=8.0983$; (p)= 0.044; Cauca-Brasil*; Patía-Brasil*			
	Me	7	7	7	7
Intrasupraoculares	DE	0.91	0.5	0.8	0.93
	PE	$H=3.6776$ (p)=0.2984			
	Me	28	26	29	27.5
Interictales	DE	1.37	1.97	1.32	1.13
	PE	$H=20.8681$; (p)=0.0001; Pacífico-Cauca**; Cauca-Patía***; Cauca-Brasil*; Patía-Brasil*			
	Me	11	11	10	11
En contacto escudo cefálico	DE	1.12	1.21	1.5	1.04
	PE	$H= 7.5755$ (p)=0.0556			
	Me	2	2	2	2
Gulares	S	0.56	0.7	0.68	0.77
		$H=5.6519$ (p)=0.1298			

6.4.4. Variación Interpoblacional de machos

Variaron en la región dorsal de la cabeza en las interictales ($F=15.0018$; $p= 0.001$) entre Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Cuenca Alto Cauca (*B. rhombeatus*), Cuenca Alto Cauca (*B. rhombeatus*)-Cuenca Alta de Patía (*B. ayerbei*), Cuenca Alto Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*) y la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)- Cuenca Alto Patía (*B. ayerbei*), con promedio de 28 escamas 26 para Brasil (*B. atrox*) y 25 escamas para La cuenca del Valle alto del río Cauca (*B. rhombeatus*). Las escamas intercantales ($H=8.0775$; $p=0.0444$) entre la población de la Cuenca del Alto Cauca *B. rhombeatus*-Brasil (*B. atrox*), Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*), con hasta 6 escamas para Brasil (*B. atrox*), 5 para la Cuenca alta del río Patía (*B. ayerbei*) y 4 para la Cuenca Alto Cauca (*B. rhombeatus*). Las escamas en contacto con el escudo cefálico ($H=19.97$; $p=0.0002$) entre la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)- Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*), Cuenca Alto Cauca (*B. rhombeatus*)-Cuenca del Patía (*B. ayerbei*), Cuenca del Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*) con hasta 14 escamas para la cuenca del Pacífico (*B. asper*) y Brasil (*B. atrox*), hasta 13 escamas para la Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*) y 11 para la población de la Cuenca alta del río Patía (*B. ayerbei*) (Tabla 1).

En la región lateral las variables significativas fueron: escamas supralabiales ($H=12.0228$; $p=0.0073$) de la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*),

donde la población de la Cuenca del alto Patía (*B. ayerbei*) tiene hasta 8 escamas y Brasil (*B. atrox*) tiene un número fijo de 7 al igual que la Cuenca del Pacífico (*B. asper*). Las infralabiales ($H=16.6869$; $p=0.0008$) para la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Cuenca del Valle alto del río Cauca (*B. rhombeatus*), Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*); donde la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) tiene en promedio hasta 10 escamas; para el caso de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) y Brasil (*B. atrox*) tiene un promedio de 9 escamas. Las escamas circunorbitales ($H=14.05$; $P=0.0023$) entre la cuenca del Pacífico (*B. asper*)- la Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), La cuenca del Pacífico (*B. asper*) –Brasil (*B. atrox*), Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*) tuvieron un promedio de 6 escamas (Tabla 8).

En las variables corporales ventrales se identificó una varianza interpoblacional ($H=23.4277$; $p=0.0001$) entre la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)- la cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), la cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)- Cuenca Alto Patía (*B. ayerbei*), Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), donde Brasil (*B. atrox*) tuvo un promedio de 197, la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) con 196, Cuenca del Pacífico (*B. asper*) con 194 y la cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*) con 182; en el dorso se identificó varianza en el primer tercio ($H=12.4386$; $p=0.006$) de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*), Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*)-Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*), Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), teniendo un promedio de 24 escamas para la cuenca del Pacífico (*B. asper*) y Brasil (*B. atrox*), de 25 escamas la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) y 23 escamas la Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*). El tercer tercio ($H=17.1155$; $p=0.0007$) entre la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), Cuenca Alto Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), Cuenca del Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*), donde Brasil (*B. atrox*) tuvo promedio de 20 escamas, mientras que la Cuenca del Pacífico (*B. asper*), Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*) y la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) tienen un promedio de 19 escamas. Finalmente, en las escamas caudales ($H=14.5196$; $p=0.0023$) entre la cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la cuenca

del Alto Patía (*B. ayerbei*) –Brasil (*B. atrox*); Brasil (*B. atrox*) tuvo un promedio de 66 escamas seguido de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) con 61 escamas, la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) con 60 escamas y la Cuenca del Valle Alto del río Cauca (*B. rhombeatus*) con promedio de 59 escamas.

Es así como se puede identificar que las hembras presentan una mayor variación interpoblacional que los machos, teniendo significancias más altas y variando principalmente entre los especímenes de Brasil en relación a la población del complejo *B. asper* y al interior del complejo variando la población de la Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*) y la cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) en su mayoría en regiones de la cabeza y cuerpo. Los machos del complejo de especies tuvieron variaciones con los machos de Brasil (*B. atrox*) y a nivel interpoblacional la mayor varianza estuvo dada entre la cuenca del Alto Cauca y la Cuenca del Alto Patía.

Tabla 8. Comparación de caracteres de lepidosis de machos de las poblaciones del *B. asper*: (Cuenca del Pacífico: *B. asper sensu stricto*, Cuenca Alto Cauca: *B. rhombeatus* y Cuenca del Alto Patía: *B. ayerbei*) y la especie *B. atrox* (Brasil). Me= Mediana, DE= Desviación estándar EP= comparación estadística ($H=$ ANOVA *Kruskal-Wallis*) y la significancia ($P<0.5= *$; $P<0.01= **$; $P<0.001= ***$)

Carácter escama		Cuenca Pacífico	Cuenca Alto Cauca	Cuenca Alto Patía	Brasil (<i>B. atrox</i>)
Ventrales	Me	192	180.5	197	195
	DE	4.64	6.6	4.37	5.1
	EP	$H=23.4277$; ($p=0.0001$); <i>Pacífico-Cauca***</i>; <i>Cauca-Patía***</i>; <i>Cauca-Brasil***</i>			
Caudales	Me	62	59	62	76.5
	DE	5.25	5.24	5.68	5.06
	EP	$H= 14.5196$; ($p=0.0023$); <i>Pacífico-Brasil*</i> <i>Cauca-Brasil**</i>; <i>Patía-Brasil**</i>			
Primer tercio	Me	25	23.5	25	25
	DE	1	0.99	0.88	1.22
	EP	$H= 12.4386$; ($p)= 0.006$ <i>Cauca-Patía**</i>; <i>Cauca-Brasil**</i>			
segundo tercio	Me	25	24	25	25
	DE	0.67	1.19	0.72	1.16
	EP	$H= 3.9674$ ($p)= 0.265$			
Tercer tercio	Me	19	19	19	20
	DE	0.67	0.62	0.82	0.78
	EP	$H=17.1155$; ($p)=0.0007$; <i>Pacífico-Brasil*</i>; <i>Cauca-Brasil**</i>; <i>Patía-Brasil*</i>			
supralabiales	Me	7	7	7	7
	DE	0	0.13	0.26	0
	EP	$H=12.0228$; ($p)=0.0073$ <i>Patía-Brasil*</i>			
Infralabiales	Me	10	9	10	9

	DE	0.67	0.99	0.68	0.53
	EP	$H=16.6869$; $(p)=0.0008$; <i>Pacífico-Cauca</i>**; <i>Pacífico-Brasil</i>**; <i>Patía-Brasil</i>*			
	Me	2.5	2	2	2
Internasales	DE	0.53	0.5	0.51	0.33
	EP	$H=4.8647$; $(p)=0.182$			
	Me	3	3	3	3
Interoculabiales	DE	0.33	0	0.46	0.33
	EP	$H=9.9023$; $(p)=0.0194$			
	Me	8	6.5	7	6
Circunorbitales	DE	0.5	0.74	0.88	0.85
	EP	$H=14.05009$; $(p)=0.0023$; <i>Pacífico-Patía</i>**; <i>Pacífico-Brasil</i>***			
	Me	4	3	3	4
Intercantales	DE	0.5	0.63	0.62	1.11
	EP	$H=8.0775$; $(p)=0.0444$; <i>Cauca-Brasil</i>*; <i>Patía-Brasil</i>*			
	Me	6	7	7	7
Intrasupraoculares	DE	1.3	1.14	1.3	1.06
	EP	$H=2.9749$; $(p)=0.3955$			
	Me	28.22	25.43	28.71	26.7
Interictales	DE	1.061	1.787	1.286	1.213
	EP	$F=15.0018$ $(p)=0.001$; <i>Pacífico-Cauca</i>***; <i>Cauca-Patía</i>***; <i>Patía-Brasil</i>**			
	Me	12.5	11	10.5	12
En contacto escudo cefálico	DE	1.32	1	0.7	1.12
	EP	$H=19.97$ $(p)=0.0002$; <i>Pacífico-Patía</i>***; <i>Cauca-Patía</i>*; <i>Patía-Brasil</i>***			
	Me	2	2	2	2
Gulares	DE	0.83	0.36	0.62	0.73
	EP	$H=0.5317$ $(p)=0.9119$			

6.5. Morfometría lineal

6.5.1. Variación de rangos en morfometría lineal de los caracteres separados por cuencas (Pacífico: *B. asper sensu stricto*, Alto Cauca: *B. rhombeatus*, Alto Patía: *B. ayerbei*) y *B. atrox* de Brasil.

Las 5 variables analizadas en el regio dorsal de la cabeza AC, LC, AO, AN, AL denotaron que la población del pacífico tuvo los valores más grandes, 34.7, 54.64, 19.63, 5.6, 16.13 mm y quien tuvo los valores más pequeños fue *B. atrox* con 20.85, 35.41, 13.57, 5.8, y 10.8 mm, Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*) tuvo valores de 29.86 mm en el ancho de la cabeza y La Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) 28.95 siendo este el de la cabeza más delgada dando una mayor apariencia de forma de lanza, el ancho ocular para la población de la Cuenca Alta del Valle del río Cauca (*B. rhombeatus*) y la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) fue de 17.79 mm en promedio y ancho nasal fue muy parecido representando 7.6 mm para la Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*) y 13.47 mm para la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) respectivamente, en el ancho loreal de la población de la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) tuvo un mayor diámetro con 13.47 mm y la población de la Cuenca Alta del Valle del río Cauca (*B. rhombeatus*) con 13.9 mm. (Tabla 9)

En la región lateral las variables DON, DOL, DLN y DRL tienen el mismo comportamiento que la región dorsal, la población del Pacífico la que tiene los mayores valores mostrando que tiene una cabeza mucho más grande comparada con las dos poblaciones y la especie *B. atrox* con valores de 18.7, 10.9, 14.6, 63.2 mm y la cabeza más pequeña con valores de 15.7, 10.7, 7.1, 37.2 mm *B. atrox*; La población de la Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*) por su parte tiene las distancias más grandes que la población de la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) pero menores que la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) y a su vez la población de la cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) es menor que la población del Alto Cauca (*B. rhombeatus*) pero mayor que la especie del Brasil (*B. atrox*); La variable DVS en la parte ventral denoto una mayor distancia para la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) con hasta 45.2 mm seguida de la población de la Cuenca alta

del Valle del río Cauca (*B. rhombestus*) con 39.5 mm, la población de la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) es menor que la población de la Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombetetus*) con 37.2 y la menor distancia con 14.24 de *B. atrox*. (Tabla 9)

El cuerpo de las serpientes analizadas se realizó al mm más cercano, de esta manera la longitud rostro-cloaca de la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*) puede llegar a medir 1448 mm siendo la más larga, seguida de la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) llegando hasta los 1360 mm y posteriormente la población de la Parte Alta del río Cauca y la especie *B. atrox* siendo las de menor longitud con 1153 mm y 950 mm respectivamente, para la longitud de la cola se denota una variación donde la población de la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) tiene la cola más larga llegando a medir hasta 205 mm después la población de la Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*) con 196 mm y a pesar de que *B. atrox* tiene una LCL menor que la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*) tiene una cola más larga llegando hasta los 178 mm de esta forma la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*) tiene la cola con el menor tamaño llegando a medir hasta 171 mm, la longitud total se obtuvo de la suma de las dos anteriores, encontrando similitud en lo anterior expuesto, el resto de medidas realizadas con un calibrador digital muestran diferencias donde en el ancho de la cola de la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*) representó con un grosor de hasta 19.5 mm siendo el más alto, seguido de la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) y la población de la Cuenca Alta del Valle del Cauca (*B. rhombeatus*) que tienen cierta similitud en el grosor con 15.6 mm y 16.4 mm respectivamente, el menor de todos fue *B. atrox* 11.2 mm. (Tabla 9)

Tabla 9. Variación en morfometría lineal del complejo *B. asper*, separados por cuencas (Pacífico: *B. asper sensu stricto*, Valle Alto Cauca: *B. rhombeatus*, Alto Patía: *B. ayerbei*) y *B. atrox* (Brasil). Rango (media \pm D.E) [n]. Rango (media \pm D.E) [n]. LRC: Longitud rostro cloacal, LCL: Longitud de la cola, ACL: Ancho de la cola, LT: Longitud total, AC: Ancho de la cabeza, LC: Largo de la cabeza, AO: Ancho entre los ojos, AN: Ancho entre las narinas, AL: Ancho entre las loreales, DON: Distancia Ocular-nasal, DOL: Distancia ocular-loreal, DLN: Distancia loreal-nasal, DRL: distancia rostral labial, DVS: Distancia ventral-sinfisal

Carácter (mm)	Cuenca Pacifico	Cuenca Alto Cauca	Cuenca Alto Patía	Brasil (<i>B. atrox</i>)
LRC	804-1445 (1092.17±180.55) [24]	803-1153 (922.17±101.94) [30]	903-1448 (1074.97±142.91) [30]	609+950 (769.46±94.74) [27]
LCL	115+190 (162.61±19.04) [24]	111+171 (140.1±14.71) [30]	115+205 (159.87±17.6) [30]	112+178 (142.33±14.7) [27]
ACL	7.2-15.5 (11.56±2.08) [24]	8.9-16.4 (11.8±1.88) [30]	9.1-19.6 (12.47±2.6) [30]	5.3-11.2 (8.33-1.46) [27]
LT	965-1590 (1254.7±186.52) [24]	872-1324 (1062.27±110.64) [30]	1037-1634 (1234.83±193.56) [30]	726-1115 (883.16-164.03) [27]
AC	17.8-48.9 (34.7±8.64) [24]	22.6-44.7 (29.86±5.78) [30]	23.5-37.1 (28.95±3.67) [30]	10.3-28.5 (20.85±3.87) [27]
LC	36.9-73.7 (54.64±11.16) [24]	33.5-56.6 (43.28±5.9) [30]	37.7+55.5 (43.98±3.8) [30]	27.9-48.3 (35.41±4.59) [27]
AO	13.8-25.8 (19.63±3.42) [24]	12.7-23 (17.79±2.65) [30]	14.4-23 (17.79±2.65) [30]	10.4-19.9 (13.57±1.92) [27]
AN	5.6-11.7 (8.15±1.48) [24]	5.8-10.1 (7.6±1.28) [30]	5.9+10.3 (7.74±1.02) [30]	4.5-7.5 (5.8±0.75) [27]
AL	10.5-23.6 (16.13±3.07) [24]	10.1-20.5 (13.90±2.26) [30]	11.4-17.2 (13.47±1.52) [30]	7.8 -13.2 (10.08±1.36) [27]
DON	9-23 (16.96±3.56) [24]	9.5-18.4 (14.22±2.09) [30]	9.9-18.6 (15.27±1.86) [30]	9.9-15.7 (12.55±1.36) [27]
DOL	8.9-15.4 (12.65±2.22) [24]	8.8-12.4 (10.35±0.89) [30]	5.8-12.1 (5.1±5.19) [30]	6-10.7 (8.52±1.03) [27]
DLN	5.7-13	5-9.9	5.8+9.2	3.2-7.1

	(9.01±1.78)	(7.35±1.14)	(7.44±0.84)	(5.7±0.81)
	[24]	[30]	[30]	[27]
DRL	31.9–63.2	28.4–50.3	31.6–48.2	24.8–37.2
	(47.5±9.36)	(38.1±5.37)	(38.24±3.47)	(29.99±4.63)
	[24]	[30]	[30]	[27]
DVS	23.6–45.2	19.5–45.2	22.7–37.2	14.8–31.8
	(34±6.65)	(28.43±4.48)	(29.44±3.20)	(22.11±3.77)
	[24]	[30]	[30]	[27]

6.5.2. Variación en rangos de morfometría lineal de los caracteres de machos y hembras separados por cuencas (Pacífico: *B. asper sensu stricto*, Alto Cauca: *B. rhombeatus*, Alto Patía: *B. ayerbei*) y *B. atrox* de Brasil

Teniendo en cuenta los rangos separando las variables por sexos y por cuencas se puede identificar diferencias asociadas, se encontró que las hembras de cada población y de *B. asper* son mayores que los machos en todas las variables con excepción del largo y ancho de la cola donde los machos obtuvieron una medida mayor, la longitud total (LT) que se hace con la suma de LRC y LC, donde se encontró que las hembras tienen medidas que van desde 726 la más pequeña (*B. atrox*) hasta 1557 mm la más grande (Cuenca Alta del río Patía) y los machos desde 753 (Brasil, *B. atrox*) hasta 1434 (Cuenca Alta del río Patía) los mayores; Las hembras de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) llegaron a medir hasta 1550 mm la de mayor tamaño, muy cercano a la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*, pero los machos de la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) muestran una marcada diferencia con las hembras de su población reportando valores de 1363 para los machos de mayor longitud. (Tabla 10)

Haciendo una comparación de todas las medidas AC, LC, AO, AN, AL, de la región dorsal de la Cabeza, se identificó que las hembras y machos de la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) tienen las cabezas más anchas y largas, con longitudes de 48.9 – 73.7 mm para las hembras y 36 – 56.7 mm para los machos respectivamente, los de menor tamaño en estas dos variables fueron en *B. atrox* con valores de 28.5-48.3 mm las hembras y 25.5 -38.9 para los machos, a pesar de que las hembras y machos de la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B.*

ayerbei) tienen la mayor longitud en el cuerpo, estos ofidios tienen la cabezas más pequeñas con valores de 31.3-48.4 las hembras y 37.1-55.5 mm los machos, por su parte la población de la Cuenca Alta del Valle del río Cauca (*B. rhombeatus*) tiene una cabeza de tamaño intermedio siendo más pequeña que la cabeza de la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*), Pero más grande que la población de la Cuenca alta del río Patía (*B. ayerbei*) y que *B. atrox* con valores de 44.7-23 para las hembras y 37.1 -56.6 para machos respectivamente. (Tabla 10).

En la parte dorsal de la cabeza se midieron las variables las variables DON, DOL, DLN y DRL se identifica que las hembras tienen mayores valores siendo la población de la Cuenca del Pacífico la que encabeza la lista y *B. atrox* la de menor valor, 18.7, 10.9, 14.6, 63.2 hembras y 11.7, 6.3, 10.1, 49.7 machos respectivamente, pese a que *B. atrox* tiene valores inferiores en todas las variables, la distancia DLN no tiene ese mismo comportamiento ya que es inferior que las hembras de la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*), pero mayor que las hembras de la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) y la población de la Cuenca Alta del Valle del río Cauca (*B. rhombeatus*) con un valor máximo de 10.1 mm denotando una cabeza más puntiaguda. (Tabla 10)

Tabla 10. Variación en morfometría Lineal de machos y hembras del complejo *B. asper*, separados por cuencas (Pacífico: *B. asper sensu stricto*, Alto Cauca: *B. rhombeatus*, Alto Patía: *B. ayerbei*) y *B. atrox* (Brasil). Rango (media \pm D.E) [n]. LRC: Longitud rostro cloacal, LCL: Longitud de la cola, ACL: Ancho de la cola, LT: Longitud total, AC: Ancho de la cabeza, LC: Largo de la cabeza, AO: Ancho entre los ojos, AN: Ancho entre las narinas, AL: Ancho entre las loreales, DON: Distancia Ocular-nasal, DOL: Distancia ocular-loreal, DLN: Distancia loreal-nasal, DRL: distancia rostral labial, DVS: Distancia ventral-sinfisal.

Carácter (mm)	Cuenca del Pacífico		Cuenca Alto Cauca		Cuenca Alto Patía		Brasil (<i>B. atrox</i>)	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
	[8]	[11]	[8]	[17]	[11]	[7]	[16]	[10]
LRC	804-1194 (1012.56±149.3)	850-1445 (1139.93±185.19)	803-1153 (904.86±119.11)	841-1148 (937.31±85.27)	917-1448 (1088.8±171.24)	903-1385 (1061.13±112.13)	609-950 (761.31±88.78)	614-950 (782.5±107.2)
LCL	158-175 (165.22±6.59)	115-190 (160.93±23.74)	114-171 (144.64±14.93)	118+158 (136.12±16.74)	145+205 (167.73±16.11)	115+174 (152±15.79)	125+178 (146.4±14.06)	112+154 (135.1±14.2)
ACL	9.4-13.8 (12.1±1.32)	7.2-15.6 (11.36±2.36)	8.9-15.7 (11.93±1.94)	9-16.4 (11.68±1.89)	10.2-19.6 (13.72±2.61)	9.1-16.3 (11.21±1.96)	7.2+11.2 (9.09±1.15)	5.3+8.6 (7.1±1.01)
LT	967 – 1363 (1177.78±153.23)	956-1550 (1300.87±194.03)	872-1324 (1049±130.94)	962-1275 (1073±92.1)	1071-1643 (1256.53±184.16)	1037-1557 (1213.13±119.89)	753-1115 (907.75±96.39)	726-1104 (917.6±120.72)
AC	17.8-36.3 (29.79±6.02)	21.6-48.9 (37.66±8.7)	22.6-37.1 (26.56±8.7)	25.1-44.7 (32.75±5.31)	23.5–37.1 (29.3±4.6)	23.5–37.1 (28.9±2.6)	16.6-25.5 (19.94±2.15)	16.3 – 28.5 (23.36±3.84)
LC	35.9– 56.7 (47.48±7.78)	36.9–73.7 (58.94±10.82)	33.5–56.6 (40.74±6.49)	38.5-55.6 (45.5±4.39)	37.7–55.5 (43.47±4.78)	39–48.4 (44.5±2.57)	27.9–38.9 (33.99±3.53)	30.6–48.3 (37.69±5.32)
AO	13.8-21.4 (17.4±2.75)	15–25.8 (20.98±3.13)	12.7–21.3 (16.54±2.62)	15.8-23 (18.88±2.22)	14.4 – 23 (17.17±2.24)	15-20.2 (17.38±1.42)	10.4 – 15.5 (12.91±1.31)	11-19.9 (14.6±2.33)
AN	5.6–8.6 (7.22±0.97)	5.9-11.7 (8.71±1.46)	5.8 – 10.1 (7.06±1.26)	6-9.9 (8.08±1.12)	5.9 – 10.3 (7.99±1.26)	6.7-10.7 (8.1±1.31)	5 – 6.6 (5.73±0.52)	4.5 – 7.5 (5.94±0.88)
AL	10.5–17.1 (14.42±2.53)	11.8–23.6 (17.15±2.97)	10.1–16.8 (12.91±2.09)	11.7–20.5 (14.77±2.1)	11.4 – 17.2 (13.17±1.24)	11.6– 15.1 (13.26±1.42)	8-12 (9.81±1.05)	7.8 – 10.51 (2.96±1.72)
DON	9–19.3 (14.71±3.59)	14.3–23 (18.31±2.87)	9.5 – 18.4 (13±1.41)	11.7-18.4 (15.29±1.41)	9.9-17.9 (14.51±2.21)	14.3–17.5 (15.69±0.94)	9.9–14.7 (12.27±1.32)	11–15.7 (12.92±1.45)
DOL	9.9–13 (10.91±1.45)	8.9–15.4 (13±2.26)	8.8–11.8 (10±0.89)	9.6–12.4 (10.65±0.74)	5.8–12.1 (9.49±2.18)	9.8–12 (10.84±0.61)	6–10.7 (8.34±1.07)	7–10.2 (8.81±0.92)
DLN	5.8 – 10.3 (8.59±1.68)	5.7–13 (9.27±1.95)	5–9.3 (6.98±1.13)	6.2–9.9 (7.68±1.07)	5.8–9.2 (7.55±1.02)	6.2–8.2 (7.34±0.63)	3.2-7 (5.65±0.9)	4.5–7.1 (5.77±0.67)
DRL	31.9–50 (41.84±7.6)	35–63.2 (50.9±8.97)	28.4–50.3 (35.86±6.03)	34.5–48.4 (40.06±3.92)	31.6–48.2 (37.95±4.29)	34.3–43.1 (38.52±2.53)	24.8 –34.9 (29.64±2.88)	25.2 – 37.2 (32.16±3.78)
DVS	23.6–37.1 (30.74±4.69)	23.8–45.2 (35.74±7.01)	19.5–39.5 (27.18±5.57)	24.4-35.9 (29±3.64)	22.7–37.2 (28.61±3.64)	27.3-36.6 (30.03±2.49)	14.8–25.6 (21.09±3.37)	16.6-31 (23.76±3.9)

6.5.3. Variación Interpoblacional en hembras

En la región dorsal de la cabeza se encontró que existen diferencias significativas en las variables de AC ($H=241487$; $p=0.0001$) entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-la población de la Cuenca del Alto Patía (*B. rhombeatus*), Cuenca del Pacífico-Brasil (*B. atrox*); Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), población de la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) tuvo promedio de 40.26 mm, la población de la Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*) tuvo 32.24 mm, la población de la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*) 28.83 mm, sin embargo, Brasil (*B. atrox*) fue el más pequeño con 23.36 mm. En el LC ($H=25.35$; $p=0.001$) estas fueron entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)- la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) la población de la cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), la población de la cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca alta del río Cauca(*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), y la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*); AO tuvo una varianza ($F=16.098$; $p=0.0001$) entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-la Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) la población de la Cuenca del Alto Patía (*B. ayerbei*), la población de la cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*); AN ($F=17.1248$ $p=0.0001$) en la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)- población de la Cuenca alta del río Patía (*B. ayerbei*), la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) –Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*); AL ($F=22.226$; $p=0.0001$) en todas esas variables la mayor longitud fue para la Cuenca del Pacífico (*B. asper*), seguido por la población de la Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), después de la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*) y la de menor tamaño fue Brasil (*B. atrox*).

En la región lateral de la cabeza las variaciones se dieron en las variables DON ($H=29.9279$; $p=0.0001$) para la población de la Cuenca Alta del Pacífico (*B. asper*)-la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*); DOL ($H=29.472$; $p=0.0001$) entre la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)- Cuenca del Alto Cauca (*B. rhombeatus*), Cuenca del Pacífico (*B. asper*)- población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*); DLN ($H=28.6261$; $p=0.0001$) población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhommbtatus*)-Brasil (*B. atrox*), población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*); DRL ($H=27.8319$; $p=0.0001$) población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*); población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-población de la Cuenca alta del río Patía (*B. ayerbei*), población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), población del Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*), y la DVS ($H=22.7233$; $p=0.0001$) la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)- población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*).

A lo largo del cuerpo del animal LRC ($H=31.8901$; $p=0.0001$) la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B.*

rhombeatus), la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*) donde la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*) tuvo las longitudes mayores, Brasil (*B. atrox*) la de menor y la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) fue mayor que la población de la Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*); LCL ($F=7.13$; $p=0.0007$) entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la LT ($H=28.8335$; $p=0.0001$) entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)- la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombetaus*)-Brasil (*B. atrox*), Patía-Brasil, y el ACL ($H=22.651$; $p=0.001$) entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*).

Se reconoce de esta manera que la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) tiene la cabeza más robusta de las tres poblaciones siendo más ancha y larga teniendo además las mayores longitudes corporales, la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*) tiene la cabeza más pequeña que la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*), pero más grande que la de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), pero está última a su vez tiene el cuerpo más largo, los menores tamaños tanto de cabeza como de cuerpo fueron para *B. atrox* (Tabla 11).

Tabla 11. Comparación de morfometría lineal en hembras de las poblaciones del complejo de especies *B. asper*, *B. atrox*. Me= Mediana, DE= Desviación estándar EP= Estadístico ($H=$ ANOVA *Kruskal-Wallis*, $F=$ ANOVA *de una vía*). LRC: Longitud rostro cloacal, LCL: Longitud de la cola, ACL: Ancho de la cola, LT: Longitud total, AC: Ancho de la cabeza, LC: Largo de la cabeza, AO: Ancho entre los ojos, AN: Ancho entre las narinas, AL: Ancho entre las loreales, DON: Distancia Ocular-nasal, DOL: Distancia ocular-loreal, DLN: Distancia loreal-nasal, DRL: distancia rostral labial, DVS: Distancia ventral-sinfisal y la significancia ($P<0.5= *$; $P<0.01= **$; $P<0.001***$)

Carácter (mm)		Cuenca del Pacifico	Cuenca Alto Cauca	Cuenca Alto Patía	Brasil (<i>B. atrox</i>)
LRC	Me	1181	906.5	1385	950
	DE	185.2	85.27	112.13	107.19
	EP	<i>H= 31.8901; (p)=0.0001; Pacífico-Cauca***; Pacífico-Brasil***; Cauca-Patía*; Cauca-Brasil*; Patía-Brasil***</i>			
LCL	Me	160.93	136.12	152	135.1
	DE	23.74	13.75	15.79	14.2
	EP	<i>F=7.13; (p)=0.0007; Pacífico-Cauca***; Pacífico-Brasil*</i>			
ACL	Me	10.6	11.45	10.6	7.25
	DE	2.36	1.89	1.96	1.01
	EP	<i>H=22.6510; (p)= 0.0001; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil***</i>			
LT	Me	1360	1047	1208	899.5
	DE	194.03	92.31	119.89	120.72
	EP	<i>H=28.8335; (p)=0.0001; Pacífico-Cauca**; Pacífico-Brasil***; Cauca-Patía*; Cauca-Brasil*; Patía-Brasil***</i>			
AC	Me	38.4	30.9	29.5	23.85
	DE	8.71	5.32	2.6	3.84
	EP	<i>H=24.1487; (p)=0.0001; Pacífico-Patía***; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil*</i>			
LC	Me	61.1	45.4	45.3	37.35
	DE	10.82	4.39	2.57	5.32
	EP	<i>H=25.35; (p)= 0.0001; Pacífico-Cauca**; Pacífico-Patía**; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil*** Patía-Brasil**</i>			
AO	Me	20.98	18.88	17.17	14.61
	DE	3.13	2.22	1.42	1.33
	EP	<i>F=16.098 (p)= 0.0001; Pacífico-Cauca***; Pacífico-Patía***; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil**</i>			
AN	Me	8.71	8.09	8.1	5.94
	DE	1.46	1.12	1.31	0.88

	EP	<i>F= 17.1248 (p)=0.0001; Pacífico-Cauca*; Pacífico-Brasil**; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil***</i>			
AL	Me	18	14.547	13.629	10.51
	DE	2.544	2.236	1.422	1.72
	EP	<i>F=22.226; (p)= 0.0001; Pacífico-Cauca***; Pacífico-Patía***; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil*</i>			
DON	Me	17.6	14.4	13.3	10.45
	DE	2.97	2.1	1.2	1.72
	EP	<i>H= 29.92793; (p)=0.0001; Pacífico-Cauca*; Pacífico-Patía*; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil**; Patía-Brasil***</i>			
DOL	Me	13.3	10.6	10.9	8.95
	DE	2.26	0.75	0.62	0.93
	EP	<i>H= 29.472; (p)=0.0001; Pacífico-Cauca**; Pacífico-Patía*; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil**; Patía-Brasil***</i>			
DLN	Me	9.6	7.7	6.9	5.7
	DE	1.954	1.13	0.594	0.675
	EP	<i>H=28.6261; (p)= 0.0001; Pacífico-Cauca*; Pacífico-Patía**; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil**</i>			
DRL	Me	54.2	39.4	38.3	31.7
	DE	8.96	3.93	2.53	3.78
	EP	<i>H=27.8319; (p)= 0.0001; Pacífico-Cauca*; Pacífico-Patía**; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil**</i>			
DVS	Me	37.9	28.9	29.4	23.4
	DE	7.01	3.01	2.49	3.96
	EP	<i>H=22.7233 (p)= 0.0001; Pacífico-Cauca*; Pacífico-Patía*; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil**</i>			

6.5.4 Variación Interpoblacional en machos

En la región dorsal el AC ($H=29.39$; $p=0.0001$); LC ($H=26.7198$; $p=0.0001$); AO ($F=14.0552$; $P=0.0001$); AN ($H=27.13.84$; $p=0.0001$) y AL ($H=30.0718$; $p=0.0001$) todas estas variables fueron entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombetaus*)-Brasil, Patía-Brasil. Para estas variables la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) tuvo mayor tamaño seguido de la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), Luego la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*) y las más pequeñas fueron para Brasil (*B. atrox*).

En la región la lateral las distancias DON ($H=9.1631$; $p=0.0272$) con 14.71 mm para Pacífico seguido de Patía con 14.51 mm, 13 mm para Cauca y 12.92 mm para Brasil; DOL ($H=9.16$; $p=0.0001$) donde es la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) el que tiene la mayor distancia con promedio de 10.91 mm, seguido por la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*) con 10 mm, después la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*) con 9.49 mm y la de menor tamaño Brasil (*B. atrox*) con 8.34 mm; y en la parte ventral el DVS ($F=12.035$; $p=0.0001$) donde las variaciones se dieron entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del Río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*); con 30.73 mm para la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*), la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*) con 28.61 mm, seguido de 27.18 mm para la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*) y 21.09 mm para Brasil (*B. atrox*).

En la región corporal la LRC ($H=24.5433$; $p=0.0001$) y la LT ($H=30.6097$; $p=0.001$) para ambas las variaciones se dieron entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)- la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), la población de la Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*), y en la región caudal el LCL ($F=10.23$; $p=0.0001$) entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) –la

población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*), la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)- la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil(*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*) y finalmente el ACL ($H_{27.3893}$; $p=0.0001$) entre la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)-Brasil (*B. atrox*), la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*)-Brasil (*B. atrox*).

Se puede identificar que los machos no tienen una variación tan marcada como la de las hembras y en este caso solo se tuvieron diferencias en todas las variables entre la población de *B. asper* (*B. asper sensu stricto*, *B. rhombeatus* y *B. ayerbei*) y *B. atrox* a excepción de ACL, donde hubo diferencias entre la población de la Cuenca Alta del río Cauca (*B. rhombeatus*)- la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*), pero cabe resaltar que *B. atrox del* Brasil tiene las menores longitudes en cabeza y cuerpo. A nivel interpoblacional también se evidencian diferencias siendo los machos de la población de la Cuenca del Pacífico (*B. asper*) son los que tienen la cabeza más robusta, sin embargo, los machos de la población de la Cuenca Alta del río Patía (*B. ayerbei*) tuvieron mayor longitud en el cuerpo y una la cola más gruesa.

Tabla 12. Comparación de morfometría lineal en machos del complejo de especies *B. asper* (Cuenca del Pacífico: *B. asper sensu stricto*, Cuenca Alto Cauca: *B. rhombeatus*, Cuenca Alto Patía: *B. ayerbei*) y la especie *B. atrox* del Brasil. Me= Mediana, DE= Desviación estándar EP= comparación estadística ($H=$ *anova Kruskal-Wallis*, $F=$ *anova una vía*). LRC: Longitud rostro cloacal, LCL: Longitud de la cola, ACL: Ancho de la cola, LT: Longitud total, AC: Ancho de la cabeza, LC: Largo de la cabeza, AO: Ancho entre los ojos, AN: Ancho entre las narinas, AL: Ancho entre las loreales, DON: Distancia Ocular-nasal, DOL: Distancia ocular-loreal, DLN: Distancia loreal-nasal, DRL: distancia rostral labial, DVS: Distancia ventral-sinfisal. y la significancia ($P<0.5= *$; $P<0.01= **$; $P<0.001***$)

Carácter (mm)		Cuenca Pacifico	Cuenca Alto Cauca	Cuenca Alto Patía	Brasil (<i>B. atrox</i>)
LRC	Me	988	914	979	696
	DE	150.373	126.249	205.924	88.783
	EP	<i>H= 24.5433; (p)= 0.0001; Pacifico-Brasil***; Cauca-Brasil**; Patía-Brasil***</i>			
LCL	Me	164.37	145.875	166.727	146.438
	DE	6.501	19.43.8	18.188	14.062
	EP	<i>F=5.7196; (p)=0.0027; Pacifico-Brasil**; Cauca-Brasil**; Patía-Brasil***</i>			
ACL	Me	12.95	11.9	13.4	8.9
	DE	0.763	2.074	2.942	1.151
	EP	<i>H= 25.4550; (p)=0.0001; Pacifico-Brasil***; Cauca-Brasil**; Patía-Brasil***</i>			
LT	Me	1152	1059.5	1136	901
	DE	153.872	142.71	221.477	96.394
	EP	<i>H= 24.037; (p)=0.0001; Pacifico-Brasil***; Cauca-Brasil**; Patía-Brasil***</i>			
AC	Me	28.975	26.35	27.8	20.35
	DE	6.093	5.158	4.585	2.149
	EP	<i>H= 24.46601; (p)= 0.0001; Pacifico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil***</i>			
LC	Me	48.35	41.4	43.6	33.4
	DE	8.066	7.136	5.01	3.531
	EP	<i>H= 24.3624; (p)=0.0001; Pacifico-Brasil***; Cauca-Brasil**; Patía-Brasil***</i>			
AO	Me	17.1	17.15	17	12.7
	DE	2.847	2.904	2.439	1.315
	EP	<i>H=24.7162; (p)= 0.0001; Pacifico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil***</i>			
AN	Me	7.2	6.9	8.5	5.6
	DE	1.041	1.508	1.306	0.52
	EP	<i>H=24.6786; (p)=0.0001; Pacifico-Brasil**; Cauca-Brasil**; Patía-Brasil***</i>			
AL	Me	13.4	13.3	14.8	9.7
	DE	1.844	2.412	2.557	1.056
	EP	<i>H=26.063; (p)=0.0001; Pacifico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil***</i>			
DON	Me	11.2	9.8	10	12.3
	DE	0.568	0.518	0.316	0.342
	EP	<i>H= 12.4476; (p)=0.006; Pacifico-Brasil**; Cauca-Brasil**; Patía-Brasil**</i>			
DOL	Me	5.762	5.212	5.218	8.344
	DE	0.588	0.664	0.69	1.076
	EP	<i>F= 42.354; (p)=0.0001; Pacifico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil***</i>			

DLN	Me	7.725	7.562	7.164	5.65
	DE	1.462	1.459	1.01	0.902
	EP	<i>F=8.4807; (p)=0.0003; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil***</i>			
DRL	Me	20.8	36.05	37.7	28.8
	DE	7.272	6.651	4.41	
	EP	<i>H= 24.3751; (p)=0.0001; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil***</i>			
DVS	Me	29.825	29.512	29.991	21.088
	DE	4.78	5.567	4.58	3.375
	EP	<i>H= 13.1037; (p)= 0.0001; Pacífico-Brasil***; Cauca-Brasil***; Patía-Brasil***</i>			

6.3. Morfometría geométrica

El análisis de morfometría Geométrica realizado en la cabeza de estos ofidios explica diferencias entre las poblaciones de *B. asper* y *B. atrox* con una confiabilidad de elipse del 95%. Mediante análisis discriminante se pudo hacer una separación por poblaciones, en la vista dorsal los machos tienen una variación del 59.6% y las hembras del 76%, en la vista lateral los machos tienen una variación del 61.66% y las hembras 64% acertando de forma positiva a nivel interpoblacional y comparativo con *B. atrox*.

6.2.1. Dorsal Machos y Hembras.

Las hembras del complejo de especies *B. asper* y *B. atrox* tienen diferencia significativa con las distancias de mahalanobis de $p < 0.0001$ para todas las variables y Procrustes con $p < 0.05$ entre Pacífico-Patía, Cauca-Patía, Patía-Brasil, Brasil-Pacífico, así estas se separan completamente teniendo la población del Pacífico una cabeza más ancha y larga estando en congruencia con la morfometría lineal y morfometría geométrica (Figura 9). *B. atrox* se diferenció en las distancias 5 y 10 estando más próximos, y en el landmarks 1 haciendo que tenga una cabeza más delgada y puntiaguda (Figura 9, B), la población de Patía tiene diferencias en las distancias de landmarks 4, 11 (figura 9, C) que corresponden a la máxima curvatura del escudo cefálico, por consiguiente esta población tiene unos ojos que están más juntos congruente con un menor diámetro y menor número de escamas intrasupraoculares; por su parte la población del Cauca tiene una cabeza intermedia entre las poblaciones de Patía y Pacífico, siendo esta cabeza menos larga que Patía y Pacífico, pero más ancha que Patía (Figura 9, A y D).

La diferenciación en los machos dada en la región dorsal de la cabeza identifica que las poblaciones de *B. asper* no tienen ninguna relación entre sí teniendo ($p < 0.001$), en todas las distancias de mahalanobis y con significancia en las distancias de procrustes de $p < 0,05$ entre Pacífico-Patía, Cauca-Patía, Patía-Brasil y $p < 0.001$ entre Pacífico-Cauca, Cauca-Brasil. *B. atrox* tiene cierta similitud con la población del Pacífico con $p = 0.0747$, sobreponiéndose a algunos de los ejemplares, Patía

tiene una diferencia en los landmarks 4 y 5 haciendo tenga una cabeza más alargada que la de Pacífico y a su vez la población de la Cauca tiene una distancia menor entre los landmarks 1, 2 y 3 haciendo que tenga una cabeza más redondeada diferenciándose de Pacífico y Patía. (Figura 10, A y C).

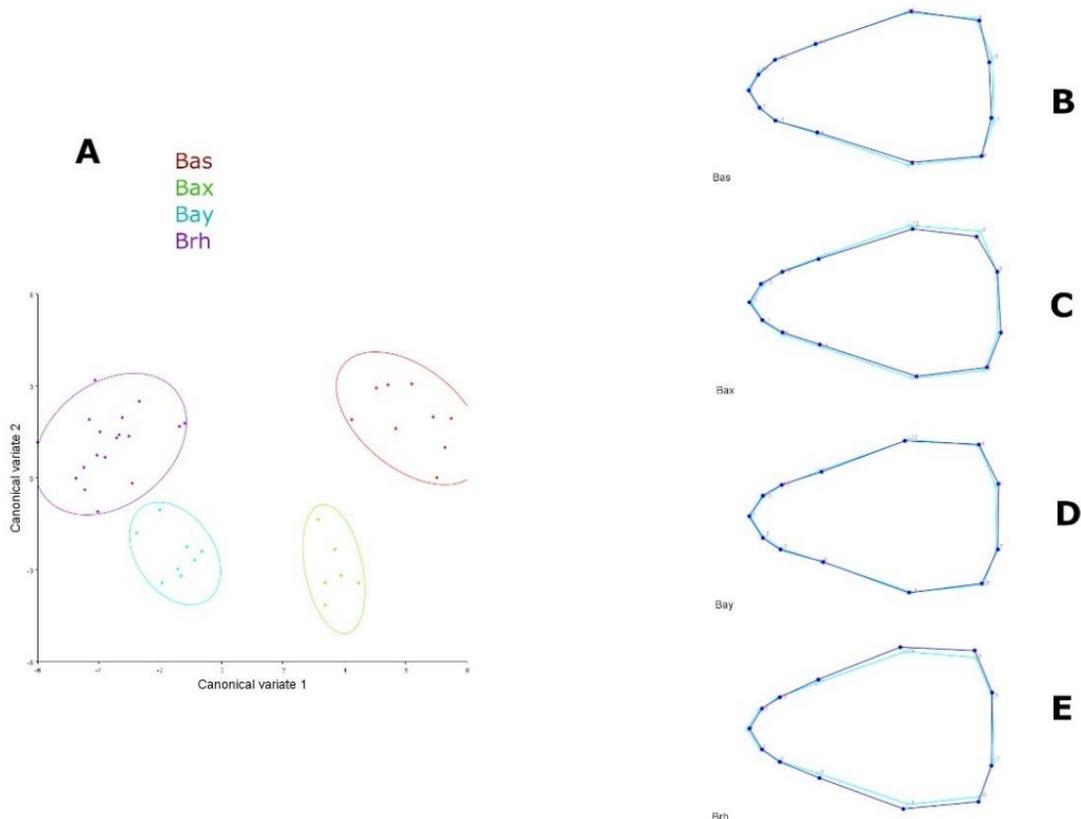


Figura 9. A. Análisis canónico de las cabezas en vista dorsal de hembras entre en complejo de especies *B. asper* y *B. atrox*. Las variaciones en la forma de la cabeza se realizaron con 95% de confiabilidad de la elipse. Rojo= Pacífico (Bas), Verde= Brasil (Bax). Celeste= Patía (Bay), Morado= Cauca (Brh). **B.** Bas= Pacífico, **C.** Bax=Brasil, **D.** Bay=Patía, **E.** Brh=Cauca.

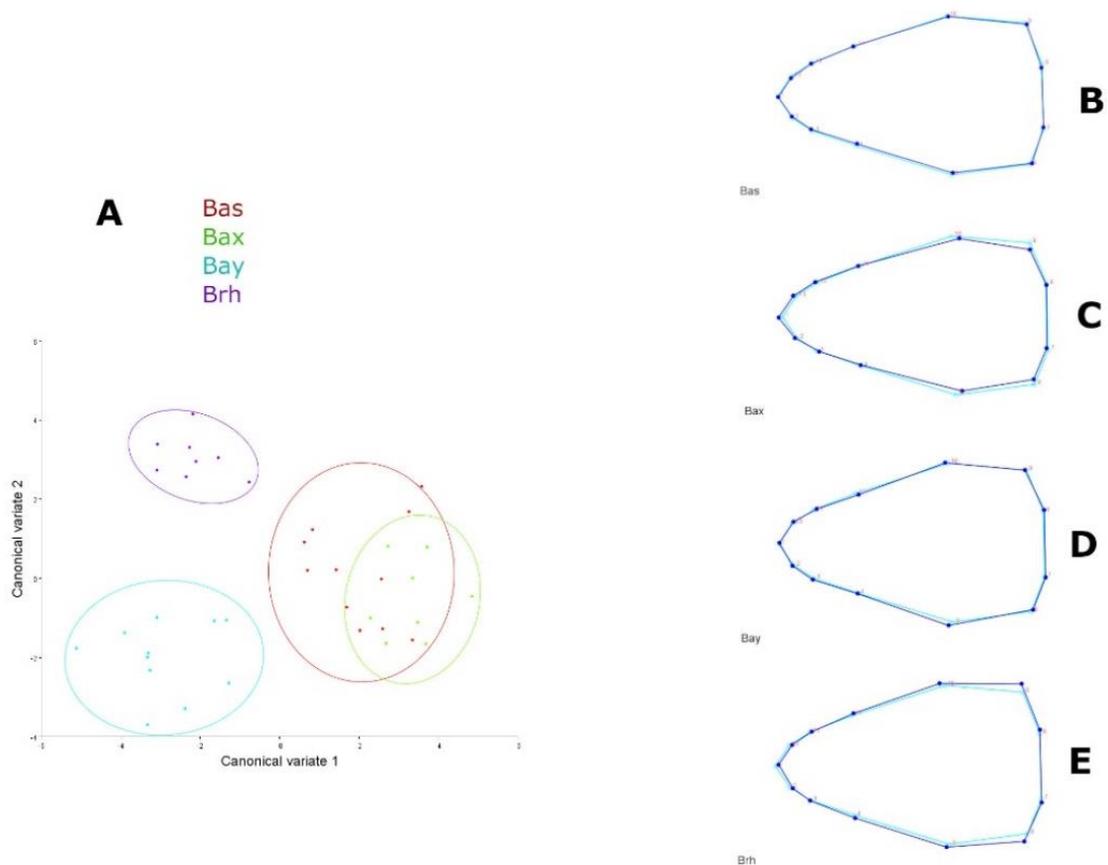


Figura 10. A. Análisis canónico de las cabezas en vista dorsal de machos entre en complejo de especies *B. asper* y *B. atrox*. Las variaciones en la forma de la cabeza se realizaron con 95% de confiabilidad de la elipse. Rojo= Pacífico (Bas), Verde= Brasil (Bax). Celeste= Patía (Bay), Morado= Cauca (Brh). **B.** Bas= Pacífico, **C.** Bax=Brasil, **D.** Bay=Patía, **E.** Brh=Cauca.

6.3.2. Lateral Machos y Hembras

Las hembras en la región lateral indica una separación total con *B. atrox* y las poblaciones del suroccidente colombiano indican que Patía y Cauca presentan un alto grado de diferencia y que Pacífico tiene una separación parcial con Patía

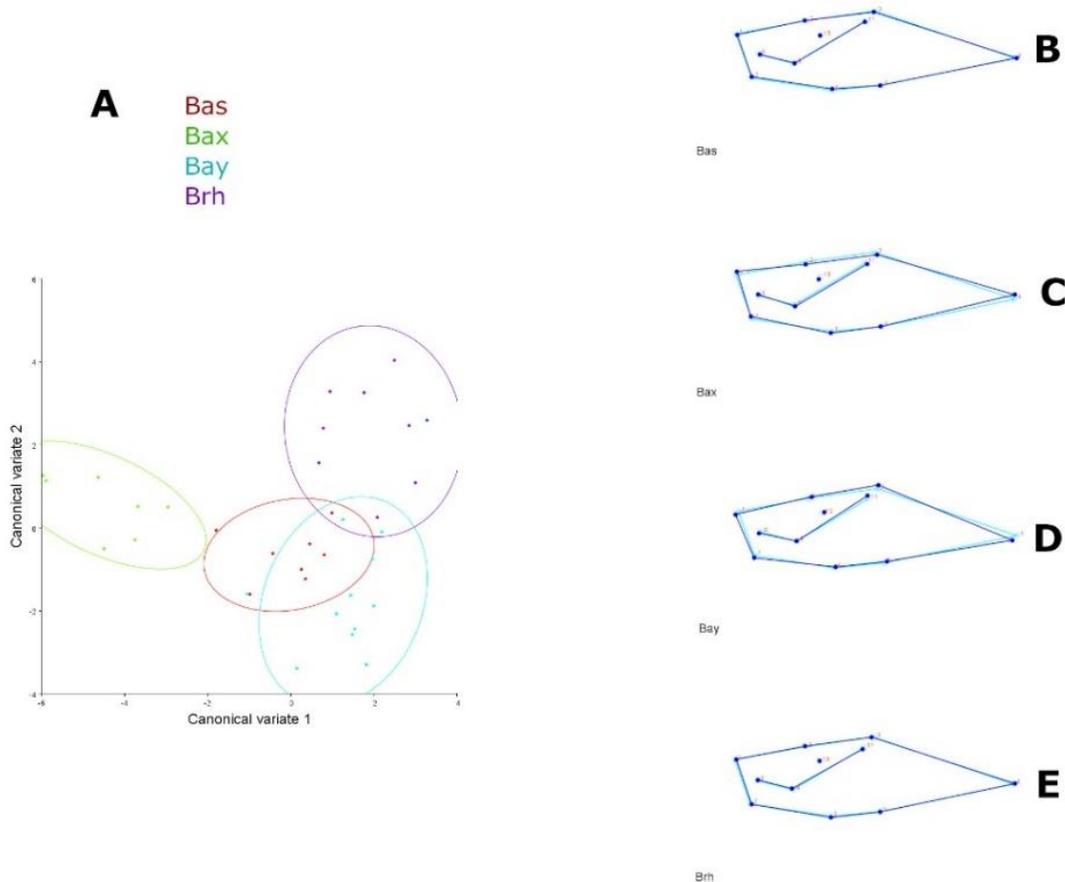


Figura 11. A. Análisis canónico de las cabezas en vista lateral de las hembras entre en complejo de especies *B. asper* y *B. atrox*. Las variaciones en la forma de la cabeza se realizaron con 95% de confiabilidad de la elipse. Rojo= Pacífico (Bas), Verde= Brasil (Bax). Celeste= Patía (Bay), Morado= Cauca (Brh). **B.** Bas= Pacífico, **C.** Bax=Brasil, **D.** Bay=Patía, **E.** Brh=Cauca.

Con el análisis de variable canónica realizado en la región lateral de los machos se puede reconocer que tienen menos variación que en la región dorsal, obtuvo distancias de mahalanobis de $p < 0.001$, en todas las variables, pero con distancias de procruster con $p < 0.05$ para Pacífico-Patía y Cauca-Patía; con $p < 0.01$ entre Patía-Brasil; $p < 0.001$ entre Pacífico-Cauca, Cauca-Brasil, generando una relación poco marcada ya que los valores son cercanos a la diferencia significativa, la principal diferencia se da en los landmarks 1, 2, 3 donde *B. atrox* tiene estos tres puntos en paralelo (Figura 12, C), difieren en el complejo de especies *B. asper*, donde se

reconoce que Pacífico y Patía tienen una mayor similitud. Hay ejemplares de Patía que se diferencian mostrando que el punto 4 de la intersección de la boca está más próximo a la región dorsal, por su parte la población de Cauca muestra que es la población que lateralmente está más alejada diferenciándose en un menor tamaño en la curvatura de la boca landmarks 4, con respecto al punto de referencia 1 (Figura 11, D, E).

Los machos en la región lateral representan una separación parcial donde *B. atrox* se separa de la población de Patía completamente, pero tiene una separación parcial con las otras dos poblaciones, la población del pacífico se separa de Cauca y Patía, pero tiene cierta similitud con *B. atrox*, las poblaciones de Cauca y Patía se separan de Pacífico, pero son las que tienen mayor similitud entre sí, compartiendo una semejanza (Figura 12).

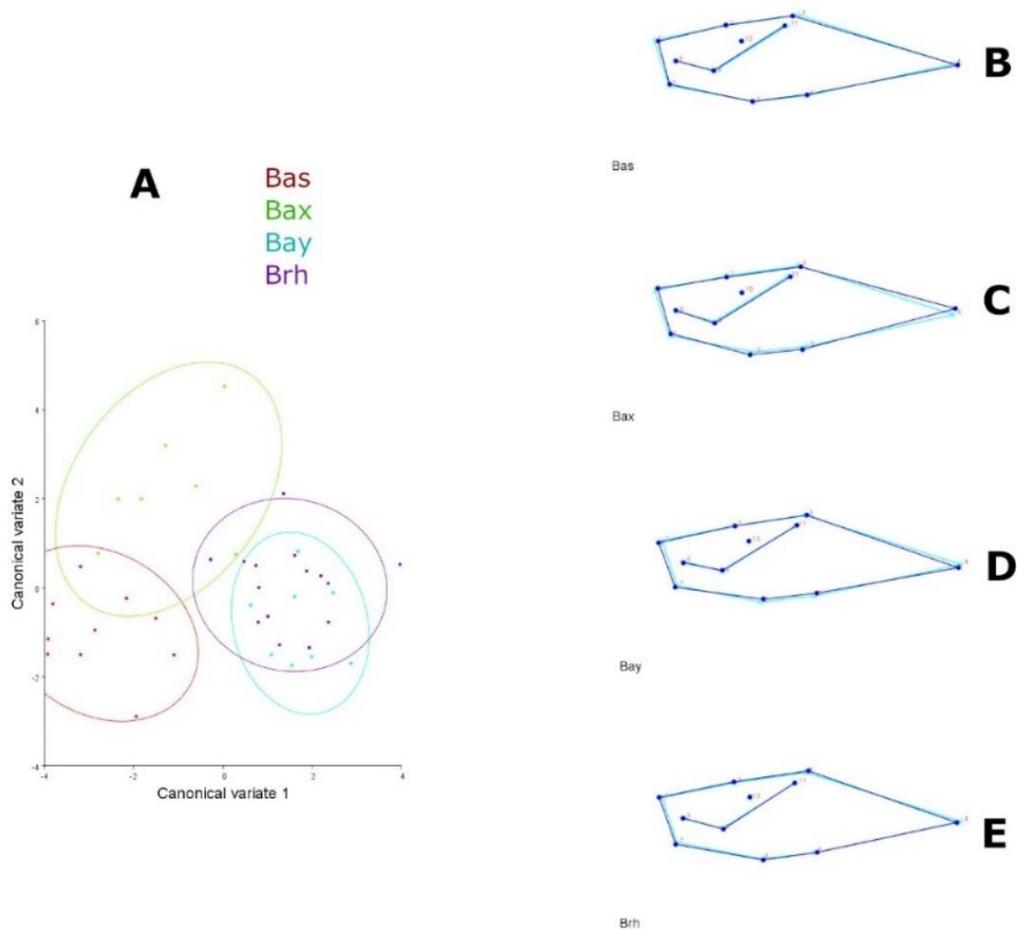


Figura 12. A. Análisis canónico de las cabezas en vista lateral de los machos entre en complejo de especies *B. asper* y *B. atrox*. Las variaciones en la forma de la cabeza se realizaron con 95% de confiabilidad de la elipse. Rojo= Pacífico (Bas), Verde= Brasil (Bax). Celeste= Patía (Bay), Morado= Cauca (Brh). **B.** Bas= Pacífico, **C.** Bax=Brasil, **D.** Bay=Patía, **E.** Brh=Cauca.

Es así como reuniendo todos los análisis realizados para este trabajo se puede hacer una separación del complejo *B. asper* en tres especies diferentes denominadas como: *B. asper Sensu stricto*, *B. ayerbei* y *B. rhombeatus*.

Debido a la separación en especies que se encontró en este trabajo se ratifica la descripción realizada por (E. García, 1896) y en este sentido se presentan dos neotipos para la colección de referencia del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca, Buscando subsanar lo Propuesto por (Ramírez-Chavez & Solari, 2014) quienes plantean la ausencia del holotipo.

Bothrops rhombeatus (E. García, 1896)

Figura 9 (D y H)

Neotipo I: Adulto Hembra, CIBUC-Se-370. Colectada el 19 de junio del 2013 en La Yunga, Popayán, departamento del Cauca, Colombia (2°31'33" N, 76°44'47" W) colectada por Floresmiro Ledezma a 1500 msnm.

Neotipo II: Hembra adulta (CIBUC-Se-442), colectada el 17 enero de 1017 en la vereda Santa Rosa, La Tetilla, departamento del Cauca, Colombia (2°30'54"N, 76°38'49"W) a 1752 msnm; Hembra adulta (CIBUC-Se-272), colectada el 5 de agosto de 2011 en La Rejoya, Popayán, departamento del Cauca, Colombia (2°31'08"N, 76°35'45"W) a 1600 msnm.

Diagnóstico: *B. rhombeatus* se diferencia de *B. asper* y *B. ayerbei* por la presencia de menos escamas interictales de 23-31, menor cantidad en contacto con el escudo cefálico que *B. ayerbei*, pero más que *B. asper*, menor número de escamas ventrales de 176-199 en machos y 172-200 en hembras, menos escamas dorsales en el primer tercio 22-25 en machos y 23-24 en hembras, menos escamas caudales 47-67 en machos y 45-59 en hembras.

También se diferencia por ser tener una cabeza intermedia siendo más ancha que *B. asper*, pero más grande que *B. ayerbei*, sin embargo, en el largo es la de menor longitud, tiene menor diámetro en el ancho de los ojos, en el ancho nasal, ancho loreal, es la de menor longitud corporal y la de menor longitud de la cola.

Descripción del Neotipo: Hembra con 186 escamas ventrales, 58 caudales, en el primer tercio del dorso 23, 25 en el segundo y 19 en el tercer tercio, 7 supralabiales, 10 infralabiales, 2 internasales, 3 interoculares, 6 alrededor del ojo (dos preoculares, 1 suboculares, 2 posoculares y una supraocular), 4 Intercantales, 7 supraoculares, 26 interictales, 8 en contacto con el escudo cefálico y 3 filas de escamas gulares, una longitud Rostro-cloaca de 1011 mm, longitud de la cola de 149 mm, Ancho de la cola de 12.7 mm, una longitud total de 1160 mm, longitud de la cabeza de 46.6 mm, ancho de la cabeza de 32.6 mm, el ancho ocular mide 18.2 mm, el ancho nasal 7.6 mm, el ancho loreal 13.90 mm, la distancia ocular-nasal mide 16.3 mm, la distancia ocular loreal 9.80 mm, distancia loreal-nasal 7.6 mm, en la parte lateral la distancia rostral-labial mide 41.50 mm y en la región la distancia ventral sinfisal mide 28 mm.



Figura 13. A. Vista dorsal de *Bothrops asper* (Sin presencia de marca supracefálica), B. Vista Dosal de *Bothrops atrox* (Sin marca supracefálica), C. Vista dorsal de *Bothrops ayerbei* (Presencia de marca supracefálica marcada), D. Vista dorsal de *Bothrops Rhombeatus*, Holotipo (CIBUC-Se-370) (Esbozo de marca

supracefálica), **E.** Vista lateral *Bothrops asper*, **F.** Vista lateral *Bothrops ayerbei*, **G.** Vista lateral de *Bothrops ayerbei*, **H.** Vista lateral *Bothrops rhombeatus* (**Neotipo CIBUC-Se-370**).

7. DISCUSIÓN

En este trabajo se identificó dimorfismo sexual en los patrones de escamación de individuos adultos de *B. asper sensu stricto*, las hembras tienen más escamas ventrales, y mayor escamación en algunas regiones cefálicas que los machos, pero estas tienen menos escamas caudales (Tabla 3), este resultado concuerda con lo planteado por (Martins *et al.*, 2002, Campbell & Lamar, 2004; Fenwick *et al.*, 2009; Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009). Adicionalmente y para dar una explicación de esto se comparte lo reportado por Shine, (2003); Tamagnini *et al.*, (2018), quienes reportan que las hembras tienen un mayor tamaño característica ligada a la fecundidad ya que necesitan tener reservorios de energía más grandes para garantizar una buena cantidad de neonatos en una camada, aspecto clave en el éxito reproductivo. Los machos son más esbeltos, hecho que puede ser respondido por el desplazamiento de estos en busca de hembras, lo cual, evolutivamente es más exitoso en tamaños pequeños evitando así gasto energético grande (Shine *et al.*, 1998).

En esta investigación se obtuvieron resultados similares en los patrones de lepidosis reportados para serpientes desde Centro a Suramérica (Campbell & Lamar, 2004; Saldarriaga-Córdoba *et al.*, 2009), encontrando que *B. ayerbei* tiene un mayor número de escamas caudales seguido de *B. asper sensu stricto* y *B. rhombeatus* presente en la Cuenca alta del Río Patía descrita en este trabajo en la tabla (Tabla 1), estas variaciones están ligadas a adaptaciones ambientales y de tamaño como lo indica Saldarriaga-Córdoba *et al.*, (2009) cuando habla de la influencia en la variación morfológica de *B. asper* en Costa Rica asociando dichos cambios a variables altitudinales que pueden influir en el color y tamaño de estas especies, como lo explicaron Ruane, (2015) para el género *lampropeltis* que asociaron el color y el tamaño de la cabeza a factores altitudinales.

En la región Caudal *B. asper* tiene un mayor número de escamas caudales, que *B. ayerbei* y este a su vez tiene más escamas que *B. rhombeatus*, asociándose la cantidad de escamas a una longitud mayor respectivamente para cada una de las

especies (Tabla 6), información corroborada en la morfometría lineal que tiene el mismo comportamiento de la lepidosis, donde la longitud de la cola más larga está asociada a hábitos arbóreos y semiarbóreos donde Diaz-Florez *et al.*, (2022) reconoce que *B. asper* juvenil tienen hábitos semi-arboreos que podrían explicar dichas longitudes ya que las colas más largas son características prensiles que adoptan estos animales para su locomoción (Barbo *et al.*, 2016).

Las diferencias en el largo de la cola reportadas en este trabajo para machos y hembras de *B. asper*, *B. ayerbei* y *B. rhombeatus* se pueden explicar en lo postulado por Shine *et al.*, (2005) quienes plantean que los machos presentan mayor número de escamas caudales (Tabla 3), además de la presencia de las estructuras hemipeniales dando como resultado machos con las colas más largas para el albergue de los hemipenes, y las hembras con colas más cortas por la ausencia de estos (Shine *et al.*, 2005)

En escamación de la región cefálica la mayor diferencia se encontró entre machos y hembras de la Región Pacífica (*B. asper sensu stricto*) y el Valle Alto del Río Cauca (*B. rhombeatus*), contrario a las pocas diferencias encontradas en el Valle alto del Río Patía (*B. ayerbei*) ((Tabla 7 y 8) lo cual se considera como uno de los principales problemas debido a que dichas diferencias pueden ser percibidas, pero estas no son suficiente para marcar la diferencia como lo explica Liévano-Bonilla, (2016).

En la región cefálica, al comparar las 14 variables lineales analizadas para *B. asper*, *B. ayerbei* y *B. rhombeatus*, midiendo anchos y distancias con el fin de conocer la morfología de la cabeza para ubicar los landmarks según la región de interés (Figura 3), además de identificar diferencias entre estas (Bookstein, 1991). Se pudo reconocer que en las características lineales las hembras tenían más variación ((Tabla 11) que los machos (Tabla 12), contando con cabezas más grandes diferenciables; donde es posible que estos resultados estén anclados a la maduración tardía de las hembras y a el consumo más variado de las presas siendo las hembras las que consumen animales más grandes como lo propuso Shine *et al.*, (1998) y que la cabeza de los machos de menor tamaño, está estrechamente relacionada a un efecto inhibitorio producto de la testosterona como lo explica

Tamagnini *et al.*, (2018) en diferencias morfométricas entre machos y hembras. Sin embargo *B. rhombeatus* y *B. ayerbei* no presentaron diferencias significativas en la cabeza, pero comparándolo con el tamaño del cuerpo si se puede apreciar la cabeza más pequeña de *B. ayerbei* ya que tiene una longitud total mucho mayor.

La lepidosis y la morfometría tradicional son comúnmente usadas, pero en algunos casos el uso de esta, es menos sensible, lo que ha generado controversias, inicialmente en García, (1896) hace una descripción de una víbora en la parte alta del Río Cauca al que designo como *B. rhombeatus*, posteriormente en el año 2003, se dio la separación del complejo *B. asper/atrox* en Colombia haciendo una restricción geográfica con especiación alopátrica quedando restringido *B. asper* en la región caribe, y la Región media del Valle del Río Magdalena y la Región Pacífica, y *B. atrox* en la Orinoquia y la Amazonia. Posteriormente Campbell & Lamar, (2004) sinonimizan a *B. rhombeatus* con *Bothrocophias colombianus*, generando una mayor controversia; ya que para otros autores *B. rhombeatus* se trata como una población aislada de *B. asper* (Lynch, 2012; Liévano-Bonilla, 2016) y no de *Bothrocophias colombianus*; y para otros autores se trata a *B. rhombeatus* como una especie hermana de *B. asper* (Wallach *et al.*, 2014; ; Rengifo-Ríos *et al.*, 2019; Cañas *et al.*, 2021; Diaz-Florez *et al.*, 2022). Por otra parte la redescipción y reorganización de Folleco-Fernandez, (2010) del Complejo de especies *B. asper* en tres especies diferentes incluyendo a *B. rhombeatus* y una nueva especie descrita *B. ayerbei*; fue refutada por Ramírez-Chavez & Solari, (2014) basándose en dos criterios: 1. En el epíteto específico de *B. ayerbei* no fue publicado en una revista impresa sino en una revista online y 2. La no existencia de un holotipo para *B. rhombeatus* y mediante un trabajo de comparación morfología Liévano-Bonilla, (2016) considera seguir manejando a *B. rhombeatus* y *B. ayerbei* como poblaciones aisladas de *B. asper* ubicadas en el Pacífico, Valle del Río Cauca, y Valle del Río Patía. Sin embargo, y de manera positiva, los resultados de este trabajo que incorpora en el análisis la morfometría geométrica, separan este complejo de especies ratificando entonces que en el Suroccidente Colombiano se encuentran distribuidas *B. asper*, *B. ayerbei* y *B. rhombeatus*. Adicionalmente no se comparte que *B. rhombeatus* sea un sinónimo de *Bothrocophias Colombianus* ya que las

características morfológicas de B. rhombeatus no coinciden con las características del género *Bothocophias* ya que en particular el género *Bothocophias* puede presentar algunas manchas claras o líneas en las escamas infralabiales, quillas tuberculares y escamas intersupraoculares que pueden también ser tuberculares o no y el género *Bothrops* no presenta manchas ni líneas infralabiales además de quillas lineales a lo largo de dorso y escamas intersupraoculares con quillas lineales (Vasques-Restrepo, 2023)

En este trabajo las técnicas convencionales como la lepidosis y la morfometría lineal usada, indican una separación de *B. asper sensu stricto*, *B. ayerbei* (Patía), y *B. rhombeatus* (Cauca) pero no de forma clara para las últimas dos, ya en la comparación conjunta de las tres poblaciones, la separación es clave, hecho que lleva a algunos autores a no considerar la separación de tres especies (Lynch, 2012; Ramírez-Chavez & Solari, 2014; Liévano-Bonilla, 2016), pero los presentes resultados realizados mediante la morfometría geométrica que aumenta la precisión y sensibilidad en comparaciones morfológicas, separa al complejo *B. asper* en su totalidad, siendo tres especies diferentes.

Tomando en cuenta la región dorsal de la cabeza con la posición de los 13 landmarks (Figura 4B) indican una separación en las distancias de mahalanobis encontrándose las mayores diferencias en las hembras que en los machos (Figura 9A y 10A) y las distancias de procrustes separan en su totalidad a todas las poblaciones pero una separación parcial de las hembras de *B. atrox* y *B. asper sensu stricto* (Figura 9A, 9B, 9C) esto debido a que a pesar de que son especies diferentes también guardan ciertas similitudes propias de la caracterización de la variación morfológica de estas especies; en la región lateral de la cabeza los resultados de la morfometría geométrica muestran la separación del complejo de especies mediante la diferenciación fenotípica en los tamaños de la cabeza, diferencias significativas en las distancias de mahalanobis y las distancias de procrustes que evitan errores alométricos a pesar de que se reconoce la separación se identifica que es menor que en la región dorsal (Figura 11 y 12). al identificar la significancia de estas distancias se reconoce un paso importante en la separación de estas mismas, datos similares fueron reportados por Barbo *et al.*, (2016) quienes

podieron hacer una descripción de una nueva especie insular mediante este método, si bien es claro que la morfometría geométrica es una herramienta muy sensible, cabe resaltar que la alometría es su principal inconveniente, por eso para evitar dichos errores alométricos no se consideraron grupos etáricos, para tener una proporción similar en las cabezas además de un elipse de confianza del 95%.

Los presentes resultados obtenidos por la morfometría geométrica reportan que *B. asper sensu stricto* tiene la cabeza más grande, *B. ayerbei* la cabeza más pequeña y *B. rhombeatus* tiene una cabeza intermedia siendo de menor tamaño que la cabeza de *B. asper*, pero de mayor tamaño que la cabeza de *B. ayerbei*, resultados que concuerdan en lo planteado por Tamagnini *et al.*, (2018), quienes reportan que las variaciones intraespecíficas en la morfología de serpientes con el paso del tiempo, llevan a procesos de especiación que se dan por influencia del hábitat. Tamagnini (2018) también reconocen que las víboras parecen ser comedores especializados de pequeños mamíferos, donde la boca influye directamente en la deglución explicándose de cierta manera la diferencia en los tamaños de las cabezas.

Estos resultados de morfometría geométrica y la diferenciación de los tamaños de las cabezas mediante procrusters están de acuerdo con lo reportado por Folleco-Fernandez, (2010) quien en su momento separa a las tres poblaciones por el tamaño de las cabezas. Estas variaciones también pueden estar asociadas a factores externos como la alimentación y el tamaño de las presas consumidas, al ser *B. asper* eurífago tiene una dieta generalista basada principalmente en roedores y otros pequeños mamíferos, (Sasa *et al.*, 2009), pero, la distribución geográfica de los individuos revisados en este trabajo permite mostrar que cada especie *B. asper*, *B. ayerbei* y *B. rhombeatus* habitan regiones ecológicamente distintas, por lo tanto, la disponibilidad de recursos no es la misma dadas las condiciones geográficas de cada zona, o como consecuencia de la deriva genética y la reducción del flujo génico la cual influye directamente por características ambientales y geográficas interfiriendo en la variación específica, especiación alopátrica y simpátrica (E. C. García, 2013)

Es posible que la divergencia entre estas tres especies se relacione específicamente a un evento reciente producto de especiación alopátrica generado por barreras de dispersión y aislamiento geográfico, el cual por la complejidad de la Cordillera de los Andes hace que la Cordillera Occidental sea una barrera biogeográfica así como sucede para algunos anuros de la Cordillera Occidental (García-R *et al.*, 2014). Teniendo en cuenta lo anterior *B. asper sensu escrito* se separa de *B. ayerbei* y *B. rhombeatus*, y que estas dos a su vez están separadas por la Cuenca alta del Río Patía produciendo especiación en *B. ayerbei* y La cuenca alta del Río Cauca generando especiación en *B. rhombeatus* (Folleco-Fernández, 2010), si bien es cierto que las serpientes son buenas nadadoras, el Caudal correntoso de estos dos ríos, además que en la formación Popayán El río Cauca recibe las aguas del río Vinagre que presentan cierto grado de acidez producto del Volcán Puracé explicado por Ayerbe *et al.*, (1990) se convierte también en una barrera hídrica, que no permite que se dé un intercambio ni flujo genético de estas especies provocando el aislamiento geográfico y la separación de estas, además que el ambiente de cada una de estas regiones es completamente diferente variando desde bosque muy húmedo tropical (*B. asper*) a bosque montano tropical (*B. rhombeatus*) y bosque seco tropical (*B. ayerbei*). Se sabe que estos cambios en el ambiente pueden producir variaciones genéticas o mutaciones que llevan a la pérdida de una copia de un segmento de ADN, provocando que la expresión fenotípica en poblaciones naturales se expresen en variaciones dando como resultado la pérdida de la heterosigocidad como modelador en características epidérmicas; el presente resultado muestra la presencia de marca supracefálica marcada para *B. ayerbei*, la no presencia de esta en *B. asper* y un esbozo de marca supracefálica para *B. rhombeatus* resultados que concuerda con el reporte de Folleco-Fernández, (2010).

La distribución de *B. asper* estudiadas, está relacionada por efectos vicariantes recientes, donde se señala que la formación de los Andes Colombianos inicio durante el Oligoceno y ya en el Plioceno estaba formada gran parte de la Cordillera Cordillera Central, mostrando barreras geográficas principales para la separación del Clado *B. asper/atrox* donde quedo restringido *B. atrox* para la Orinoquía y la

Amazonía, (Díaz-Florez *et al.*, 2022). Cabe resaltar que se cree que antiguamente existía una mega cuenca similar a la formada al este por la Cuenca del Magdalena y Los Llanos, que fue fragmentada por la elevación de la Cordillera Occidental, siendo este evento geológico el primer efecto vicariante que restringió la ubicación de cada una de las especies tratadas en este trabajo ubicando a una en los valles interandinos de Cordillera Central y la Cordillera Occidental que es la más joven de todas (Hamdan *et al.*, 2020).

Los efectos provocados por la alta actividad volcánica presente durante el Plioceno y el Holoceno facilitó la formación geológica del Altiplano de Popayán, dicha formación geológica se extiende longitudinalmente desde la parte alta de Patía hasta el norte de Cartago y Quindío, pero transversalmente abarca desde la parte alta de la Cordillera Central hasta la Cordillera Occidental (Hoorn *et al.*, 2010), la formación del Altiplano producto de la geología modificadora de efectos volcánicos es el segundo proceso vicariante importante en el aislamiento de las especies restringiendo de esta manera a *B. ayerbei* en el sur, en la Cuenca del Patía y al norte del altiplano *B. rhombeatus*, adicional a esto (Ayerbe *et al.*, 1990) plantea que el río Cauca es una barrera geográfica en sus primeros 80 km debido las características ácidas de este tramo.

Se puede identificar que la topografía del Chocó biogeográfico en su mayoría con bosques húmedos y muy húmedos desde el nivel del mar hasta los 1975 msnm presentan una amplia variedad de recursos, por tal razón los pequeños mamíferos encontrados en esta zona que son la principal fuente de alimento son de mayor tamaño lo cual puede explicar la robustez de la cabeza de *B. asper sensu stricto* al igual que la robustez de su cuerpo ya que necesitan poder alimentarse de presas más grandes para cumplir con el gasto energético de los procesos biológicos y la locomoción (Martins *et al.*, 2002; Díaz-Ricuarde *et al.*, 2018; Díaz-Florez *et al.*, 2022); algo similar ocurre con la *B. rhombeatus* donde la topografía y geografía que varía desde los 950 hasta los 2600 msnm en bosques subtropicales y montanos con temperaturas entre los 18 y 20 °C, por lo que existe una mayor diversidad de roedores que son la principal fuente de alimento, dando como resultado cabezas intermedias (Díaz-Ricuarde *et al.*, 2018).

Por su parte *B. ayerbei* de acuerdo a las condiciones del entorno de bosque seco y premontano tiene una reducción en la disponibilidad de recursos, esto podría causar que los adultos tengan una dieta similar a los juveniles, hecho explicado por Mora-Obando *et al.*, (2014, 2021) en la condición paedomórfica del veneno ya que este es similar en juveniles y adultos, cosa que no ocurre con las otras dos especies (Mora-Obando *et al.*, 2020), la especie *B. atrox* especie hermana del complejo *B. asper* utilizada en la comparación de este trabajo, presenta una cabeza de menor tamaño esto generalmente está asociado a actividades semiarbóreas las cuales hacen que se pierda la robustez de la cabeza y se tenga colas más largas, además de cuerpos más redondeados y esbeltos (Henderson, 1982; Ferreira, 2017).

Las variaciones en las cabezas observadas en este trabajo, (Tablas 9, 10 11 y 12) también pueden estar asociadas de cierta manera a la glándula de veneno y la producción de este, estos cambios que pueden ser explicados mediante el trabajo de Mora-Obando *et al.*, (2020) que identifica los linajes del veneno y la evolución de este de acuerdo a la ubicación geográfica y a barreras limitantes que permiten que se den estos procesos. En el trabajo realizado por Mora-Obando *et al.*, (2021) quienes reportan la dosis letal media (DL50), Dosis mínima hemorrágica (MHD), Dosis mínima coagulante (MCD) y Dosis mínima desfrifrinante (MDD) para el complejo de especies *B. asper* en el suroccidente colombiano, el cual indica una clara variación en los venenos de *B. asper sensu stricto* que presenta DL50 de 100.9 (3.2-122.8), comprada con *B. rhombeatus* 54.9 (36.0-83.8) y *B. ayerbei* 50.1 (37.4-58.3).

B. asper sensu stricto tiene la mayor dosis letal provocando un mayor volumen de este inoculado en cada mordida reflejado en la DL50, donde en cada mordida, las presas reciben un considerable volumen de veneno.

Un entorno completamente diferente es en el que se encuentra distribuido *B. ayerbei*, que por sus características más hacia bosque semiserofítico, presenta condiciones ambientales más extremas con características secas y calurosas dando como resultado una fauna de menor tamaño para evitar la deshidratación, además de reducción de la movilidad asociada a una DL50 menor, con un mayor nivel de

toxicidad para inmovilizar a las presas de manera más rápida dando como resultado una la DL50 más letal de las tres especies

En el sistema Andino montano, característico de ambientes donde se distribuye *B. rhombeatus*, presenta un DL50 cercana a la de *B. ayerbei*, pero un poco menos toxica, lo que sugiere que esta especie necesita una alta toxicidad para poder inmovilizar a sus presas rápidamente garantizando el éxito de la especie, como lo reporta Mora-Obando *et al.*, (2021) con las dosis de cada especie, inoculando *B. ayerbei* menos cantidad de microlitros/ratón en cada mordida que *B. asper*, pero un poco menos q *B. ayerbei*.

Sin embargo, estas afirmaciones sugieren realizar estudios ecológicos al interior de estas especies para poder tener clara la dieta de estos ofidios a fin de entender mejor los mecanismos de variación morfológica asociados a factores externos como fenotipos, geográficos y ontogenia y variación en el veneno, la toxicidad y como esta influye directamente sobre las presas consumidas.

La especiación dada en el suroccidente colombiano puede ser respondida debido a procesos antiguos como la crisis de salinidad que es un evento geológico presentado en el mediterráneo de acumulación de sales separando el Mediterráneo y el Atlántico, y la formación del Istmo de Panamá en América central los cuales fueron los dos eventos más importantes en el Mioceno y Plioceno como lo explica De Porta, (2003). Colombia por su posición geográfica tiene implicaciones relevantes con la formación del Istmo, Hoorn *et al.*, (2010) destaca dos eventos, la formación de la Cordillera de los Andes en Colombia y los llanos orientales, Al norte de Suramérica específicamente en lo que hoy es del Departamento del Cauca (Suroccidente de Colombia), la Cordillera de los Andes se trifurca en La Occidental que llega hasta la región del Darién, La Central que llega hasta la Serranía de San Lucas y La Oriental que va hasta la Serranía del Perijá en la Guajira pasando a Venezuela, es así como *B. atrox* quedó restringida al noreste de los Andes y *B. asper* que se ubicó en el Occidente, en los Valles Altos del río Cauca, Región Pacífica, Región del Caribe, Valle del Río Magdalena y Parte alta el Río Cauca (Hoorn *et al.*, 2010; Timms *et al.*, 2019).

La región neotropical se extiende desde América central a América del Sur y alberga la mayor diversidad del mundo, donde el levantamiento de la cadena montañosa de los Andes que inicio en el Oligoceno tardío como lo explica Hamdan *et al.*, (2020) quienes sugieren que la diversificación Neotropical se da por una especiación alopatrica debido al levantamiento de las cadenas montañosas como principales barreras geográficas, ríos como barreras secundarias y cambios de clima en el pleistoceno dando como resultado la actual distribución de *B. asper* y su diversidad en los valles interandinos, Caribe Colombiano, y Pacífico en Colombia (Hamdan *et al.*, 2020).

Teniendo en cuenta todas las formaciones montañosas y que el posible ancestro de *Bothrops* se dispersó de Norte a Sur por el estrecho de Bering, además de la radiación adaptativa junto a procesos vicariantes recientes que podrían explicar los procesos de especiación para las antiguas poblaciones de Valle del río Cauca, Pacífico y Valle del Río Patía, donde las cadenas montañosas y los afluentes hídricos correntosos, algunos ricos en aguas con ácido sulfúrico provenientes de volcanes pueden influir directamente con esta especiación (Hamdan *et al.*, 2020; Timms *et al.*, 2019).

La separación en tres especies *B. asper stricto Sensu*, *B. rhombeatus* y *B. ayerbei* también se fortalece en torno a otro aspecto fenotípico como lo es el comportamiento, aspecto que ha sido observado en campo y en cautiverio la población de Patía para este trabajo *B. ayerbei* tiene un comportamiento calmado “tranquilo”, La población del Río Cauca *B. rhombeatus* presenta mucha agresividad y movilidad, mientras que la del Pacífico *B. asper sensu stricto* presenta una agresividad y movilidad intermedia entre *B. ayerbei* y *B. rhombeatus*, esto según Medina-Barrios *et al.*, (2019) está relacionado con la temperatura corporal y el ambiente ya que altas temperaturas pueden afectar la capacidad de defenderse con un impacto en el sistema nervioso central, influyendo en la velocidad de locomoción y velocidad de ataque, aspecto que aplica para especies del género *Bothrops*; caso contrario para las *Crotalus* que sus periodos de actividad más marcados se dan en climas más secos a temperaturas más altas, (Pañeda, 2019), La población de Patía *B. ayerbei* al estar en climas secos tienden a ser serpientes lentas y calmadas, la

población del Pacífico *B. asper sensu stricto* realizan ataques fuertes y de largo alcance encontrándose, naturalmente a temperaturas ambiente menores a las poblaciones de Patía *B. ayerbei* y con mayor humedad que el Valle del Patía. y como dato específico la población de Cauca *B. rhombeatus* está dentro del umbral alrededor de los 20°C a 25°C (más frías) lo que, mezclado con su menor tamaño, hace que sean serpientes extremadamente escurridizas y de ataques rápidos (Medina-Barrios *et al.*, 2019).

En el actual trabajo se engloba el conjunto de caracteres taxonómicos, donde se encuentra métodos de separación tradicionales como la lepidosis, y con morfometría lineal además de la implementación de la morfometría geométrica como técnica usada para separar especie (Klingenberg, 2011; Barbo *et al.*, 2016), además de las diferencias en los venenos (Mora-Obando *et al.*, 2020), barreras hídricas, geográficas, climáticas comportamentales (Folleco-Fernandez, 2010; Salazar-Valenzuela *et al.*, 2019), en este trabajo efectivamente sí hay una separación de tres especies, descendientes de *B. asper*, Una distribuida en el Pacífico Colombiano *B. asper Sensu stricto*, separada por la Cordillera occidental con climas lluviosos y húmedos, una distribuida al norte en la cuenca Alta del río Cauca *B. rhombeatus* separada por la vertiente del río Cauca con un promedio de lluvia anual de 1000 mm y una especie endémica para la cuenca Alta del río Patía denominada como *B. ayerbei* con climas secos en bosques premontanos.

8. CONCLUSIONES

Implementando la morfometría geométrica en individuos adultos del complejo de especies *B. asper* se evidencian diferencias claras en la morfología de la cabeza entre *B. asper*, *B. ayerbei*, y *B. rhombeatus*, estas diferencias están dadas por las distancias de procruster con $p < 0.05$ y las distancias de mahalanobis $p < 0.001$ y significancias obtenidas en los análisis de componentes principales y regresión canónica, mostrando separación total en la región dorsal de las cabezas.

La región lateral de la cabeza elegida para el análisis de morfometría geométrica también separa a *B. asper*, *B. ayerbei*, y *B. rhombeatus*, pero en este caso la separación no es tan marcada como la indicada en la región dorsal de las cabezas.

Las diferencias obtenidas en el presente trabajo hacen una separación total en tres especies diferentes *B. asper*, *B. ayerbei* y *B. rhombeatus*.

Los hitos o landmarks estandarizados en este trabajo permitieron encontrar una clara separación en *B. asper*, *B. ayerbei*, y *B. rhombeatus*, diferencia mostrada en los 11 landmark elegidos y estandarizados en la región lateral de las cabezas y los 13 de la región dorsal también en las cabezas.

9. RECOMENDACIONES

Para seguir entendiendo mejor esta separación de especies *B. asper*, *B. rhombeatus* y *B. ayerbei* se sugiere realizar estudios moleculares con genes mitocondriales de cada una de las especies y genéticos específicamente citogenético obteniendo el cariotipo de cada especie.

Realizar trabajos de ecología trófica en *B. asper*, *B. ayerbei* y *B. rhombeatus*, para continuar entendiendo los procesos del ambiente y dieta de cada especie.

10. BIBLIOGRAFÍA

- 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.
- Barbo, F. E., Gasparini, J. L., Almeida, A. P., Zaher, H., Grazziotin, F. G., Gusmão, R. B., Ferrarini, J. M. G., & Sawaya, R. J. (2016). Another new and threatened species of lancehead genus *Bothrops* (Serpentes, Viperidae) from Ilha dos Franceses, Southeastern Brazil. In *Zootaxa* (Vol. 4097, pp. 511–529). Magnolia Press. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4097.4.4>
- Bookstein, F. L. (1991). Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. *Cambridge: Cambridge University Press.*, 485 pp.
- Boundy, J. (2020). Snakes of the World. In *Snakes of the World*. <https://doi.org/10.1201/9780429461354>
- Campbell, J. A., & Lamar, W. W. (2004). *The venomous reptiles of the Western Hemisphere*. Ithaca, NY.
- Cañas-Davila, C. A., Castro-Herrera, F., & Castaño-Valencia, R. S. (2016). *Serpientes venenosas: lecciones aprendidas desde Colombia*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2218.8565>
- Cañas, C. A., Castaño-Valencia, S., & Castro-Herrera, F. (2022). Biological and medical aspects related to the yellow-bellied sea snake *Hydrophis platurus* (Linnaeus, 1766): A view from Colombia. In *Travel Medicine and Infectious Disease* (Vol. 49). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/j.tmaid.2022.102410>
- Cañas, C. A., Castro-Herrera, F., & Castaño-Valencia, S. (2021). Clinical syndromes associated with Viperidae family snake envenomation in southwestern Colombia. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 115(1), 51–56. <https://doi.org/10.1093/trstmh/traa081>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2011.00511.x>
- Da-Silva, V. X., & Trefraut-Rodrigues, M. (2008). Taxonomic revision of the *Bothrops neuwiedi* complex (serpentes, viperidae) with description of a new species. *Phyllomedusa*, 7(1), 45–90. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v7i1p45-90>
- De Porta, J. (2003). La Formación del Itmo de Panamá. Su incidencia en Colombia. *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 27(103), 191–216.

- Díaz-Florez, R., Barrera, F., Romero-Muñoz, Y., Maldonado, M., Alarcon-Naforo, D., Ayerbe-Gonzales, S., Jimenez, J., Santana, D., MAtaus-Calderon, J., Típon, C., Pinilla, C., Lastre, L., & Vargas, Y. (2022). Fauna Ofídica Colombiana. In *Herpetological Review* (Issue 1).
- Díaz-Ricaurte, J. C., Daniel, S., Cubillos, C., & Butantan, I. (2018). *Ethnobiology of the ophidian accident View project Natural History Notes of amphibians and reptiles View project*. <https://www.researchgate.net/publication/325323301>
- Díaz-Ricuarte, J. C., Cubides-Cubillos, S. D., & Ferreto-Fiorillo, B. (2018). Catalogo de Anfibios y Reptiles de Colombia. In *Asociacion Colombiana de Herpetologia* (Vol. 4).
- Fenwick, A. M., Gutberlet, R. L., Evans, J. A., & Parkinson, C. L. (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(3), 617–640. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00495.x>
- Ferreira-cunha, C. (2017). *VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE QUATRO ESPÉCIES DE BOTHROPS (VIPERIDAE, CROTALINAE) NA AMAZÔNIA BRASILEIRA*.
- Folleco-Fernandez, A. J. (2010). TAXONOMIA DEL COMPLEJO *Bothrops aspes* (SERPIENTES: VIPERIDAE) EN EL SUDOESTE DE COLOMBIA. REVALIDACION DE LA ESPECIE *Bothrops rhombeatus* (GARCIA, 1896) Y DESCRIPCION DE UNA NUEVA ESPECIE. *Revista Novedades Colombianas*, 1(10), 33–70.
- García-R, J. C., Mendoza, Á. M., Ospina, O., Cardenas, H., & Castro, F. (2014). A morphometric and molecular approach to define three closely related species of frogs of the genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) from the cordillera occidental in Colombia. *Journal of Herpetology*, 48(2), 220–227. <https://doi.org/10.1670/12-091>
- García, E. (1896). LOS OFIDIOS VENENOSOS DEL CAUCA. In *Lithium*.
- García, E. C. (2013). Mecanismos de especiación ecológica en plantas y animales. *Biológicas Revista de La Ciencias Biológicas Agropecuarias Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo*, 14(2), 7–13.
- Hamdan, B., Guedes, T. B., Carrasco, P. A., & Melville, J. (2020). A complex biogeographic history of diversification in Neotropical lancehead pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta*, 49(2), 145–158. <https://doi.org/10.1111/zsc.12398>
- Henderson, R. W. (1982). *Trophic Relationships and foraging Strategies of some New World Tree Snakes (Leptophis, Oxybelis, Uromacer)*. 3, 71–80.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., & Antonelli, A. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, 330, 927–

932. <http://science.sciencemag.org/>

- Hoyos, M. A., Otero, R., Saldarriaga, M., & Jaramillo, N. (2003). DIVERGENCIA MORFOMÉTRICA ENTRE *Bothrops atrox* Y *Bothrops asper* (SERPENTES: VIPERIDAE). *Actualidades Biológicas*, 79(25), 157–165.
- Klauber, L. (1972). *Rattlesnakes: Their Habits, Life Histories, and Influence on Mankind* (Second edition). 1972.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353–357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Liévano-Bonilla, A. F. (2016). COMPARACIÓN MORFOLÓGICA DE TRES POBLACIONES DE SERPIENTES DEL COMPLEJO *Bothrops asper* (SERPENTES: VIPERIDAE) DEL SUROCCIDENTE COLOMBIANO.
- Lynch, J. D. (2012). EL CONTEXTO DE LAS SERPIENTES DE COLOMBIA CON UN ANÁLISIS DE LAS AMENAZAS EN CONTRA DE SU CONSERVACIÓN. *Zoología*, 1. <http://www.scielo.org.co/pdf/racefn/v36n140/v36n140a09.pdf>
- Lynch, J. D., Sierra, T. A., & Ruiz Gomez, F. J. (2016). PROGRAMA NACIONAL PARA LA CONSERVACION DE LAS SERPIENTES PRESENTES EN COLOMBIA (Issue November).
- Martins, M., Marquez, O., & Sazima, I. (2002). ECOLOGICAL AND PHYLOGENETIC CORRELATES OF FEEDING HABITS IN NEOTROPICAL PITVIPERS OF THE GENUS BOTHROPS. *Biology of the Vipers*, 307–328.
- Matias, N. R., Alves, M. L., Araujo, M. L. de, & Jung, D. M. H. (2011). Variação morfológica em *Bothropoides jararaca* (Serpentes, Viperidae) no Rio Grande do Sul. *Iheringia. Série Zoologia*, 101(4), 275–282. <https://doi.org/10.1590/s0073-47212011000300001>
- Maza, E. N. (2017). Serpientes De La Región Biogeográfica Del Chaco: Diversidad filogenética, taxonómica y funcional. In *Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de ciencias Exactas Físicas y Naturales*. [https://rdu.unc.edu.ar/bitstream/handle/11086/5558/Tesina Maza%2C Erika.pdf?sequence=1&isAllowed=y](https://rdu.unc.edu.ar/bitstream/handle/11086/5558/Tesina%20Erika.pdf?sequence=1&isAllowed=y)
- Mora-Obando, D., Guerrero-Vargas, J. A., Prieto-Sánchez, R., Beltrán, J., Rucavado, A., Sasa, M., Gutiérrez, J. M., Ayerbe, S., & Lomonte, B. (2014). Proteomic and functional profiling of the venom of *Bothrops ayerbei* from Cauca, Colombia, reveals striking interspecific variation with *Bothrops asper* venom. *Journal of Proteomics*, 96, 159–172. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2013.11.005>
- Mora-Obando, D., Pla, D., Lomonte, B., Guerrero-Vargas, J. A., Ayerbe, S., & Calvete, J. J. (2021). Antivenomics and in vivo preclinical efficacy of six Latin American antivenoms towards south-western Colombian *Bothrops asper* lineage venoms. In *PLOS Neglected Tropical Diseases* (Vol. 15, Issue 2). <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0009073>

- Mora-Obando, D., Salazar-Valenzuela, D., Pla, D., Lomonte, B., Guerrero-Vargas, J. A., Ayerbe, S., Gibbs, H. L., & Calvete, J. J. (2020). Venom variation in *Bothrops asper* lineages from North-Western South America. *Journal of Proteomics*, 229. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2020.103945>
- Moreno, C., Hurtado, J., & Cevallos, N. (2015). Morfometría geométrica: el estudio de la forma y su aplicación en biología. *Temas de Ciencia y Tecnología*, 19, 53–59.
- Pañeda, E. (2019). *ECOLOGÍA TÉRMICA DE LA SERPIENTE DECASCABEL Crotalus ruber lucasensis*.
- Pough, F. H., & Groves, J. D. (1983). Specializations of the body form and food habits of snakes. *American Zoologist*, 23(2), 443–454. <https://doi.org/10.1093/icb/23.2.443>
- Ramírez-Chavez, H. E., & 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(1), 138–141. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0123-30682014000100009
- Rengifo-Rios, A. M., Muñoz-Gómez, L. M., Cabezas-Fajardo, F. A., & Guerrero-Vargas, J. A. (2019). Edematic and coagulant effects caused by the venom of *Bothrops rhombeatus* neutralized by the ethanolic extract of *Piper auritum*. *Journal of Ethnopharmacology*, 242. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2019.112046>
- Rivera-Gómez, J., Vera-Pérez, L. E., & Mantilla-Castaño, J. C. (2021). Range extension of the Munchique rufous lancehead *Bothrocophias colombianus* in Colombia. *Herpetological Bulletin*, 155, 46–47. <https://doi.org/10.33256/hb155.4647>
- Rohlf, F. (2005). TpsDig. Digitize landmarks and outlines. Ver. 2.05. D. *Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook, New York*.
- Rojas Bárcenas, A. M. (2018). Informe de evento accidente ofídico, Colombia, 2018. *Instituto Nacional de Salud*, 33. https://www.ins.gov.co/buscador-eventos/Informesdeevento/ACCIDENTE_OFÍDICO_2018.
- Ruane, S. (2015). Using geometric morphometrics for integrative taxonomy: An examination of head shapes of milksnakes (genus *Lampropeltis*). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 174(2), 394–413. <https://doi.org/10.1111/zoj.12245>
- Salazar-Valenzuela, D., Kuch, U., Torres-Carvajal, O., Valencia, J. H., & Gibbs, H. L. (2019). Divergence of tropical pitvipers promoted by independent colonization events of dry montane Andean habitats. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1826–1840. <https://doi.org/10.1111/jbi.13661>
- 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(7), 923–937.
<https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.05.031>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.06.024>
- Sevilla-Sánchez, M. J., Mora-Obando, D., Calderón, J. J., Guerrero-Vargas, J. A., & Ayerbe-González, S. (2019). Accidente ofídico en el departamento de Nariño, Colombia: análisis retrospectivo, 2008-2017. *Biomedica: Revista Del Instituto Nacional de Salud*, 39(4), 715–736.
<https://doi.org/10.7705/biomedica.4830>
- Shine, R. (2003). Reproductive strategies in snakes. In *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 270, Issue 1519, pp. 995–1004). Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2307>
- Shine, R., Harlow, P., Keogh J., & Boeadi. (1998). The influence of sex and body size on food habits of a giant tropical snake, *Python reticulatus*. *Functional Ecology*, 12, 248–258.
- Shine, R., O'Donnell, R. P., Langkilde, T., Wall, M. D., & Mason, R. T. (2005). Snakes in search of sex: The relation between mate-locating ability and mating success in male garter snakes. *Animal Behaviour*, 69(6), 1251–1258.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.005>
- Silva, F. M. da, Oliveira, L. S. de, Nascimento, L. R. de S., Machado, F. A., & Prudente, A. L. da C. (2017). Sexual dimorphism and ontogenetic changes of Amazonian pit vipers (*Bothrops atrox*). *Zoologischer Anzeiger*, 271, 15–24.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2017.11.001>
- Silva Duarte, D. A. (2016). *Revisión taxonómica y distribución geográfica del género Bothrops (Wagler, 1824) en Venezuela*.
- Tamagnini, D., Stephenson, J., Brown, R. P., & Meloro, C. (2018). Geometric morphometric analyses of sexual dimorphism and allometry in two sympatric snakes: *Natrix helvetica* (Natricidae) and *Vipera berus* (Viperidae). *Zoology*, 129, 25–34. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.05.008>
- Tashima, A. K., Sanz, L., Camargo, A. C. M., Serrano, S. M. T., & Calvete, J. J. (2008). Snake venomomics of the Brazilian pitvipers *Bothrops cotiara* and *Bothrops fonsecai*. Identification of taxonomy markers. *Journal of Proteomics*, 71(4), 473–485. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2008.07.007>
- Timms, J., Chaparro, J. C., Venegas, P. J., Salazar-Valenzuela, D., Scrocchi, G., Cuevas, J., Leynaud, G., & Carrasco, P. A. (2019). A new species of pitviper of the genus *Bothrops* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) from the Central Andes of South America. In *Zootaxa* (Vol. 4656, Issue 1, pp. 99–120). Magnolia Press. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4656.1.4>
- Torcida, S., & Pérez, S. I. (2012). Análisis de procrustes y el estudio de la variación morfológica. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 14(1),

131–141.

- Uetz, P., & Hošek, J. (2023). *THE REPTILE DATABASE*. <https://reptile-database.reptarium.cz/search?search=snake&submit=Search>
- Urieles-Sierra, K. (2020). INFORME DE EVENTO ACCIDENTE OFÍDICO, COLOMBIA, 2020. *INSTITUTO NACIONAL DE SALUD, 04*, 1–19.
- Vasques-Restrepo, J., (2023). Clave para las Familias y Géneros de Serpientes en Colombia. DOI: 10.13140/RG.2.2.13210.47044/4
- Villalobos-Leiva, A., & Benítez, H. A. (2020). Geometric morphometric and its new applications in ecology and evolutionary biology. Part 2. *International Journal of Morphology*, 38(6), 1818–1836. <https://doi.org/10.4067/S0717-95022020000601818>
- Wallach, V., Williams, K. L., & Boundy, J. (2014). *Snakes of the world a catalogue of living and extinct species*. (C. Press (ed.); 1st Editio).

11. ANEXOS

Anexo 1. Plantilla usada para la colección de los datos de los especímenes

Colección: _____

Población: _____

Sexo: _____ Etiqueta _____

LEPIDOSIS

Cuerpo de la serpiente	Ventrales	
	Caudales	
	Primer tercio	
	Segundo tercio	
	Tercer tercio	
Parte lateral de la cabeza	Supralabiales	
	Infralabiales	
	internasales	
	interoculabiales	
	Alrededor del ojo	
Parte dorsal de la cabeza	Intercantales	
	Intrasuptaoculares	
	Interictales	
	Cincunorbitales	
	Gulares	

MORFOMETRIA LINEAL

Cuerpo de la serpiente		Medida mm
	Longitud Rostral-Cloaca (LRC)	
	Longitud de la cola (LC)	
	Ancho de la cola (ACL)	
	Longitud total (LT)	
Cabeza de la serpiente	Largo de la cabeza (LC)	
	Ancho de la cabeza (AC)	
	Ancho ojos (AO)	
	Ancho nasal (AN)	
	Ancho Loreal (AL)	
	Distancia ocular-nasal (DON)	
	Distancia ocular-loreal (DOL)	
	Distancia loreal-nasal (DLN)	
	Distancia rostral-labial (DRL)	
	Distancia ventral-sinfisal(DVS)	

Anexo 2. Especímenes analizados

1. *Bothrops asper* *Sensu stricto*

Etiqueta del Ejemplar, sexo (M= Machos, H= Hembras), Localidad, Coordenadas Geográficas, Altitud

(CIBUC-Se-41 H), Colombia, Cauca, El Tambo, Huisitó, 1.000m; (UV-C5427- H) Colombia, Choco, Quibdo; (CPZU-V16491 H) Colombia; (CPZ-UV5543 H) Colombia, Valle del Cauca- Reserva Tesorito; (MHNUC-He-Se440 H) Colombia, Cauca, El tambo, Huisitó, 2°32'02.4"N 77°05'01.1"W, 500 m; (MHNUC-He-Se461 H) Colombia, Cauca, El Tambo, Playa Rica, Costa Nueva, 2°34'35.28"N 76°59'33.69"W, 900 m; (MHNUC-He-Se-025 H), Colombia, Cauca, El Tambo, Huisitó, Santa Rita, 2°35'35"N 77°05'14"W, 1014 m; (MHNUC-He-Se R000463

H) Colombia, Cauca, El Tambo, Playa Rica, Costa Nueva (2°34'35.28"N 76°59'33.69"W, 900 m; (MHNUC-He-Se-026 H), Colombia, Cauca, El Tambo, Huisitó, Santa Rita (2°35'35"N 77°05'14"W, 1014 m; (MHNUC-He-Se-028 H), Colombia, Cauca, El Tambo, 2°28'4"N-76°56'22"W 1750 msnm; (MHNUC-He-Se-0465 H), Colombia 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-506 H), Colombia Valle del Cauca, Buenaventura, 3°52'54"N-76°55'00"W , 100m; (CPZ-UV6338 M), Colombia, Valle del Cauca, el Placer, anchicaya; (CIBUC-Se-100 M), Colombia, Cauca, El Tambo, Playa Rica, 500m; (CIBUC-Se-189 M) Colombia, Cauca, El Tambo, Playa Rica, 500m; (MHNUC-He-Se001 M) Colombia, Cauca, El Tambo, Huisito, Santa Rita 2°35'35"N 77°05'14"W, 1014 m; (MHNUC-He-Se-027 M), Colombia, Cauca, El Tambo, 2°28'4"N-76°56'22"W 1750 msnm; (UV-C7443 M), Colombia, Valle del Cauca, Buenaventura, Agua Clara; (UV-C16155 M); (UVC-16491 M).

2. *Bothrops rhombeatus*

(CIBUC-Se-517 H) Colombia, Cauca, Popayán; (CIBUC-Se-442 H) Colombia, Cauca, Vereda "Santa Rosa" La tetilla, 1752; (CIBUC-Se-220 H) Colombia, Cauca, Popayán, La Yunga, 1600 m; (CIBUC-Se-520 H) Colombia, Cauca, Popayán; (CIBUC-Se-392 H) Colombia, Cauca, Popayán, La Yunga 1450; (CIBUC-Se-239 H); (CIBUC-Se-419 H) Colombia, Cauca, El Tambo, Los Anayes, Vda Murguerito, Finca La Bocanada 1500 m; (CIBUC-Se-272 H) Colombia, Cauca, Popayán, La Rejoja, 1600; (MHNUC-He-Se R000523 H) Cauca, Popayán, Punta Larga (2°30'6.90"N 76°34'23.90"W, 1802 m; (CIBUC-Se-129 H), Colombia, Cauca, Popayán, La Yunga, El Tablón 1500; (MHNUC-He-Se R09 H) Cauca, Caldon, Pescador, Río Ovejas (2°47'13.50"N 76°32'44.50"W, 1540 m; (CIBUC-Se 00329 H) Cauca, Popayán, Clarete Bajo (2°30'42.38"N 76°32'50.82"W, 1844 m. CIBUC-Se 00329; (CIBUC-Se-362) H Colombia, Cauca, El Tambo, Murguerito, 1400; (MHNUC-He-Se-441 H) Popayán la yunga, 1800; (MHNUC-He-Se-571 H) Colombia, Cauca; (MHNUC-He-Se-540) H) Revisar; (CIBUC-Se-70 H), Colombia, Cauca, Popayán, La Yunga, 1600; (CIBUC-Se-370 H), Colombia, Cauca, Popayán, La Yunga, 1500; (CIBUC-Se-146 M) Colombia, Cauca, Popayán, La Yunga, Río Hondo, 1300 m; (CIBUC-Se-347 M) Colombia, Cauca, Cajibío, 1780; (CIBUC-Se-119 M) Colombia, Cauca, Popayán, Santa Rosa 1700; (CIBUC-Se-17 M) Colombia, Cauca, Popayán, La Yunga 1600; (MHNUC-He-Se-404 M) Cauca, Parque natural Palace, 1900 m; (CIBUC-Se-148 M) Colombia, Cauca, Popayán, La Yunga, 1400; (CIBUC-Se-23 M) Colombia, Cauca, Popayán, La Yunga, 1600; (CIBUC-Se-491 M) Colombia, Cauca, Popayán.

3. *Bothrops ayerbeii*

(CIBUC-Se-065 H), Colombia, Cauca, El Tambo, San Joaquin, 1400m; (CIBUC-Se-210 H), Colombia, Cauca, El Tambo, San Joaquin, Pomorroso. 1400; (CIBUC-Se-397 H), Colombia, Cauca, El Tambo, San Joaquin, Pomorroso 1400; (CIBUC-Se-083 H) Colombia, Cauca, Sotará, Corralejas, 1400; (MHNUC-He-Se R000583 H) Cauca, El Tambo, Quilcacé 2°19'58.10"N 76°49'57.90"W, 1022 m; (MHNUC-He-Se R000559 H), Colombia, Cauca, El Tambo, San Joaquin, Pomarroso (2°23'31.10"N 76°47'54.40"W, 1370 m; (MHNUC-He-Se R000562 H), Colombia, Cauca, Sucre (2° 2'12.08"N 76°55'37.13"W, 1132 m; (MHNUC-He-Se R000125 M), Colombia, Cauca, Timbío, El Hato (2°23'3.00"N 76°42'15.20"W, 1790 m. MHNUC-He-Se R000125;

(CIBUC-Se-27 M) Colombia, Cauca, El Tambo, Versalles, 1400 m;(CIBUC-Se-113 M), Colombia, Cauca, El Tambo, San Joaquin 1400m; (CIBUC-Se-408 M), Colombia, Cauca, El Tambo, San Joaquin, Pomorroso 1400; (CIBUC-Se-483 M); (CIBUC-Se-163M), Colombia, Cauca, El Tambo, San Joaquin, Pomorroso 1400; (CIBUC-Se-396M), Colombia, Cauca, El Culebrero, La Gaviota, Vte este, Cordillera Occidental 1400; (CIBUC-Se-325 M), Colombia, Cauca, El Tambo, San Joaquin, Pomorroso, 1400; (MHNUC-He-Se R000401 M), Colombia, Cauca, Bolívar (1°50'0.5"N 76°58'14.8"W, 1680 m; (MHNUC-He-Se-018 M), Colombia, Cauca, Bolivar, El Rodeo 1°50'0,5"N 76°58'14,8"W 1200 ; (CIBUC-Se-332 M), Colombia, Cauca, Balboa, San Fernando Bajo 1200; (CIBUC-Se-412 M), Colombia, Cauca, El Tambo, Versalles; (MHNUC-He-Se R000125 M), Colombia, Cauca, Timbío, El Hato (2°23'3.00"N 76°42'15.20"W, 1790 m).

4. *Bothrops atrox*

(UFMT-8578 H) Brasil, Mato Grosso, Paranaita (9°18'00"S 56°46'00"O); (UFMT-8580 H) Brasil, Mato Grosso, Paranaita (9°18'00"S 56°46'00"O); (UFMT-8915 H) Brasil, Mato Grosso, Cotriguaçu (9°30'51"S 58°40'43"O); (UFMT-10588 H) Brasil, Rondônia, Itapua do Oeste, 47°50'24"S 89°49'40"O); (UFMT-9613 H) Brasil, Mato Grosso, Alta Floresta); (UFMT-8907 H) Brasil, Mato Grosso, Cotriguaçu (9°30'51"S 58°40'43"O); (UFMT-7223 H) Brasil, Aripuanã, (9°51'37"S 60°15'47"O); (UFMT-6220 H) Brasil, Amazonas, Presidente Figueiredo(1°22'10"N 59°59'18"O); (UFMT-6222 H) Brasil, Amazonas, Manaus, (2°37'33"S 60°15'32"O); (UFMT-7778 H) Brasil, Mato Grosso, Apicás (8°40'10"S 57°49'38"O); (UFMT-8444 M) Brasil, Mato Grosso, Sinop (11°31'45"S 55°26'32"O); (UFMT-5718 M) Brasil, Mato Grosso Guaranatá(9°40'51"S 54°57'38"O); (UFMT-8445 M) Brasil, Mato Grosso, Sinop (11°31'45"S 55°26'32"O); (UFMT-8570 M) Brasil, Mato Grosso, Paranaita (9°35'40"S 56°40'56"O) (UFMT-8579 M) Brasil, Mato Grosso, Paranaita, (9°32'00"S 56°44'00"O) (UFMT-8547 M) Brasil, Mato Grosso, Paranaita (9°51'37"S 60°15'47"O); (UFMT-8577 M) Brasil, Mato Grosso, Paranaita, (9°32'00"S 56°42'56"O); (UFMT-8160 M) Brasil, Mato Grosso, Paranaita, (9°35'40"S 56°40'56"O); (UFMT-8550 M) Brasil, Mato Grosso, Paranaita, (9°32'00"S 56°44'00"O); (UFMT-10599 M) Brasil, Rodona, Alto Paraiso, (44°49'59"S 89°29'32"O);); (UFMT-6812 M) Brasil, Aripuanã, (9°51'37"S 60°15'47"O); (UFMT-6219 M), Amazonas, Manaus (8°54'46"S 59°06'14"O); (UFMT-7204 M) Mato Grosso, Colniza; (UFMT-1139 M) Mato Grosso, Cotriguaçu; (UFMT-7775 M) Brasil, Mato Grosso, Paranaita (9°24'45"S 57°07'42"O).