



## ***LACHESIS ACROCHORDA*** (GARCÍA, 1896)

Verrugosa, Rieca, Diamante, Mapaná rayo, Guascama

Sergio Daniel Cubides-Cubillos<sup>1, 2\*</sup>, María Fernanda Loaiza-López<sup>3</sup>, Kelly Johana Molina-Betancourt<sup>3, 4</sup>, Wilmar Agudelo-Sánchez<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología y Evolución, Instituto Butantan. São Paulo, Brasil

<sup>2</sup>Serpentario Universidad de Antioquia. Grupo de Toxinología, alternativas terapéuticas y alimentarias, Facultad de Ciencias Farmacéuticas y Alimentarias, Universidad de Antioquia - UdeA, Medellín, Colombia

<sup>3</sup>Grupo de Ecología y Diversidad de Anfibios y Reptiles. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia

<sup>4</sup>Semillero de Investigación en Biodiversidad y Conservación de Paisajes Urbanos OIKOS. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia

<sup>5</sup>Grupo Herpetológico de Antioquia, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

\*Correspondencia: [skubides@gmail.com](mailto:skubides@gmail.com)



Fotografía: Santiago Varela Velázquez

### **Taxonomía y sistemática**

*Lachesis acrochorda* fue descrita por García (1896) como «*Botrops* [*Bothrops*] *acrochordus*». No fueron designados espécimen ni localidad tipo. En su texto, García anotó la dificultad de conservar un ejemplar completo de este ofidio dado su gran tamaño. Su descripción estuvo basada en una cabeza preservada; además, des-

cribió que «habita en las selvas del Chocó, a orillas de los ríos Atrato, San Juan, Dagua y Telembí (...) en el camino de Buenaventura.» (García 1896). La etimología nominal del género deriva de Láquesis (Λάχαισις): la Repartidora, una de las Moiras, las tres diosas griegas que determinan el destino de la vida de los humanos (Campbell y Lamar 2004, Hard 2020); y el epíteto de la especie «*acrochorda*» hace referencia a la textura de las escamas que se asemejan a tubérculos o verrugas, voz

griega que significa verrugoso (García 1896, Campell y Lamar 2004).

En términos de la sistemática, Nicéforo-María (1929) fue uno de los primeros en reconocer que la especie nombrada por García correspondía al género *Lachesis* (Daudin 1803). Posteriormente, Campbell y Lamar (1989) advirtieron la complejidad taxonómica del género, asociada a las características y eventos biogeográficos a lo largo de la vertiente del pacífico, entre Panamá y Ecuador, hecho también señalado por Ripa (1994a) al realizar un estudio comparativo de diferentes poblaciones de *Lachesis*, concluyendo que las poblaciones del este de Panamá y noroeste de Sur América eran distintas de las poblaciones amazónicas y centroamericanas. Tres años después, Zamudio y Greene (1997), a partir de análisis filogeográfico, determinaron que hay dos clados bien diferenciados, uno centroamericano (*Lachesis muta stenophrys*, *L. muta melanocephala*) y otro suramericano (*L. muta muta*, *L. muta rhombeata*). Sin embargo, las poblaciones chocoanas permanecieron sin resolución (a falta de especímenes de *L. acrochorda* para incluir la especie en el estudio), exhibiendo mayor afinidad con las poblaciones suramericanas. Ya en el año 2004, Campbell y Lamar indicaron que el nombre «*Bothrops acrochordus* García, 1896» estaba disponible para esta especie y utilizaron la combinación *Lachesis acrochorda*, la cual está actualmente aceptada (Uetz et al. 2020), y corresponde

a las poblaciones del chocó biogeográfico que hasta entonces estaban sin resolución taxonómica.

El género *Lachesis* pertenece a la familia Viperidae, subfamilia Crotalinae, y su monofilia está ampliamente soportada (Kraus et al. 1996, Zamudio y Greene 1997, Vidal et al. 1999, Parkinson 1999, Wüster et al. 2002, Fernandes et al. 2004, Castoe y Parkinson 2006, Wüster et al. 2008, Castoe et al. 2009). Las especies del género *Lachesis* están agrupadas en dos clados restringidos geográficamente: *L. melanocephala* + *L. stenophrys*, Centroamérica; *L. muta* + *L. acrochorda*, Suramérica (Alencar et al. 2016). Actualmente se reconocen y destacan los siguientes sinónimos asociados a *L. acrochorda*: *Bothrops acrochordus* (García 1896), *Bothrops verrucosus* (Posada-Arango 1909), *Lachesis calcaratus* (Posada-Arango 1909), *Lachesis muta muta* (Pérez-Santos y Moreno 1988, Zamudio y Greene 1997), *Lachesis stenophrys* (McDiarmid 1999), *Lachesis muta* (Fernandes et al. 2004), *Lachesis darienensis* (Ripa 2004).

### Descripción morfológica

*Lachesis acrochorda* (Fig. 1) es considerada una de las especies de serpientes venenosas más grandes de América del Sur alcanzando hasta 350 cm de longitud (Lynch y Angarita 2014). Registros de ejemplares mantenidos en cautiverio del Serpentario de la Universidad de An-



**Figura 1.** Variación morfológica de *Lachesis acrochorda*. A y B) Patrón dorsal-vertebral; C y D) patrón dorsal-craneal. Fotografías: A y C) Santiago Varela Velázquez; B y D) Sergio D. Cubides-Cubillos.

tioquia - SUA, a lo largo de los últimos 30 años, detallan el dimorfismo sexual para la especie con relación al peso y la longitud: hembras con tallas máximas de 214 cm (42.6 cm en ejemplares recién nacidos) y un peso máximo de 4.30 kg (34.17 g en neonatos); machos con tallas máximas de 240 cm (39.5 cm en ejemplares recién nacidos) y un peso máximo de 5.66 kg (31.22 g en ejemplares recién nacidos) (Sergio D. Cubides-Cubillos obs. pers.). La morfología externa diagnóstica para el género se caracteriza por la presencia de escamas dorsales tuberculadas (Fig. 1A-B), casi piramidales, escamas subcaudales distales divididas dos veces (Hoge y Romano 1973, Campbell y Lamar 1989) y por tener un alto número de escamas ventrales (211-228), dorsales (31-39) y cefálicas con relación a otros géneros de vipéridos (Campbell y Lamar 2004). Su tonalidad de fondo es color marrón amarillento a rojizo, con unas 23-31 manchas romboides dorsales (Barrio-Amorós et al. 2020), normalmente de color marrón oscuro o negro que dejan unos intraespacios pálidos a los lados (Fig. 1A-B), y que incluso es solo un poco más pálida que el marrón oscuro o el negro pardusco de los rombos dorsales (Campbell y Lamar 2004); en ejemplares mantenidos en cautiverio se asocian estas tonalidades de marrón oscuro con machos adultos (Sergio D. Cubides-Cubillos obs. pers.). Los bordes oscuros de las manchas suelen tener 2-3 escamas de ancho en la mitad del cuerpo, y a menudo destacándose en contraste con el color de fondo y separando los rombos dorsales por 1-3 escamas. La coloración del vientre varía entre blanco y crema, con una serie poco frecuente de pequeñas manchas ventrolaterales que se extienden sobre los bordes laterales de las ventrales (Campbell y Lamar 2004). La región cefálica también puede ser de un color de base marrón-rojizo (Fig. 1C-D), presentan-

do una serie de formas o diseños con marcas tipo ocelos que varían de forma e incluso configuran una marca característica por individuo (Sergio D. Cubides-Cubillos obs. pers.). Presentan una franja postocular oscura (Fig. 1C), típica en muchos vipéridos, que es ancha e incluye las tres escamas temporales posteriores de la fila inferior, y puede o no estar bordeada dorsalmente por un pigmento pálido (Campbell y Lamar 2004). Las escamas supralabiales y el costado de la cabeza son immaculados, y las infracefálicas son de color crema a amarillo y carecen de marcas más oscuras. Finalmente, en su forma craneal romboide contrasta el iris de color marrón-rojizo oscuro y un tanto oscurecido por la melanina (Fig. 1A-C); en los adultos la pupila no siempre es fácilmente visible y el color de la lengua varía de bronceado rosado a rojo negruzco (Campbell y Lamar 2004). A nivel de lepidosis, se han reportado datos de algunos de los caracteres principales (Tabla 1).

### Distribución geográfica

*Lachesis acrochorda* se distribuye desde el este de Panamá en las vertientes Atlántica y Pacífica hacia el noroeste de Colombia en la costa Atlántica extendiéndose hacia el sur por los valles de los ríos Cauca y Magdalena, y a través de la región Pacífica de Colombia hasta el noroeste de Ecuador sobre el valle del río Daule, desde el nivel del mar hasta aproximadamente 1600 m s. n. m. (Campbell y Lamar 2004, Wallach et al. 2014, Fuente y Corrales 2016, Diniz-Sousa et al. 2020). En Colombia ocurre en los departamentos de Antioquia, Atlántico, Bolívar, Caldas, Cauca, Chocó, Córdoba, Cundinamarca, Nariño, Santander, Sucre, Tolima y Valle del Cauca (Fig. 2, Apéndice I). Específicamente, su distribución

**Tabla 1.** Datos taxonómicos y morfológicos reportados para *Lachesis acrochorda*, *L. muta*, *L. stenophrys* y *L. melanocephala*; referenciados en: Ripa 2001, Campbell y Lamar 2004 y Fernandes et al. 2004. Variables taxonómicas: HEMC (hileras de escamas de medio cuerpo); EV (escamas ventrales); Esb (escamas subcaudales); Esp (escamas supralabiales); Einf (escamas infralabiales); Eint (escamas inter supraoculares).

Caracteres morfo-taxonómicos	<i>Lachesis acrochorda</i>	<i>Lachesis muta</i>	<i>Lachesis stenophrys</i>	<i>Lachesis melanocephala</i>
HEMC	31-39	33-41	33-38	36-40
EV	211-215 H 211-228 M	215-234 H 213-236 M	197-211 H 198-204 M	211-214 H 209-214 M
Esb	32-53	41-56	35-53	35-40
Esp	8-10 (9)	8-11 (9)	7-10 (8)	8-19
Einf	14-17 (15)	13-16	12-16 (14)	13-14
Eint	11-15	-	-	-
Diseño craneal	Manchas oscuras de variada forma, formando diseños alternos	Manchas oscuras en gran parte de la superficie	Casi immaculada	Uniformemente negra

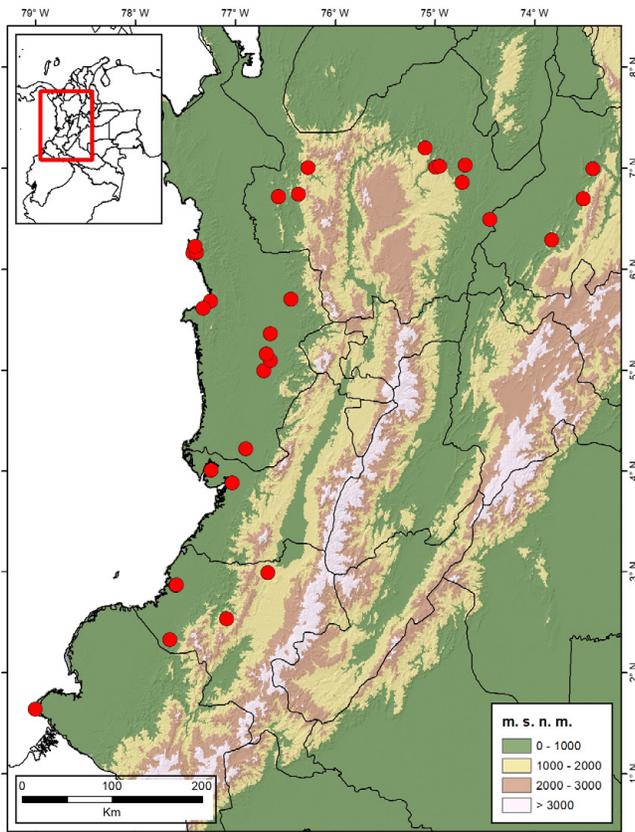


Figura 2. Mapa de distribución de *Lachesis acrochorda* en Colombia.

abarca tres ecorregiones en Colombia: 1) bosque tropical y subtropical, 2) bosque húmedo y 3) bosque montaño andino.

### Historia natural

*Lachesis acrochorda* habita bosques lluviosos y bosques húmedos tropicales del Pacífico, desde la parte baja de América Central y el Norte de América del Sur (Ripa 1999); es una especie asociada a madrigueras hechas sobre el suelo o árboles, algunas veces antiguos refugios de roedores, y cuyos hábitats corresponden a zonas con regímenes de pluviosidad entre 2500 y 6000 mm por año (Campbell y Lamar 2004), aunque en el este de Panamá su hábitat es relativamente seco (Fuentes y Corrales 2016). Eventualmente, algunos individuos pueden habitar en bosques secundarios o en áreas abiertas adyacentes a bosques (Campbell y Lamar 2004). Los individuos de esta especie son solitarios, de hábitos nocturno y terrestre (Campbell y Lamar 2004, Fuentes y Corrales 2016, Diniz-Sousa et al. 2020). El comportamiento de las especies de *Lachesis* no suele ser agresivo, incluso son poco frecuentes los eventos de retaliación defensiva; es más, en anotaciones sobre ejemplares bajo el cuidado humano se han registrado períodos largos de reposo

que se reflejan con disminución de actividad crepuscular-nocturna- las anotaciones bajo cuidado humano han registrado individuos durante varios días ubicados en la misma madriguera durante monitoreo diurno y nocturno (Sergio D. Cubides-Cubillos obs. pers.). Su dieta consiste principalmente de mamíferos pequeños y medianos como ratas, ardillas, puercoespines y marsupiales (Campbell y Lamar 2004). Emplean la emboscada (sit-and-wait) como estrategia de caza (Fuentes y Corrales 2016), con un particular comportamiento bajo el cuidado humano, debido a la pasividad y la sorprendente efectividad durante el ataque, que muestra una forma «ataque dirigido» para la captura del alimento



Figura 3. Alimentación en cautiverio de *Lachesis acrochorda*. Fotografías: Sergio D. Cubides-Cubillos.

(Sergio D. Cubides-Cubillos obs. pers.) (Fig. 3). En época reproductiva, el comportamiento de los machos es más agresivo y sus patrones de actividad son más altos, incluso presentando mayor actividad durante el día estando dispuestos para luchar entre sí (Diniz-Sousa et al. 2020); estos localizan a las hembras orientados por aromas asociados a feromonas, siendo ellas las que inician el cortejo frotando su cabeza y moviendo su lengua sobre su cuerpo. A veces, el macho suele frotar su "cuerpo y rodear" a la hembra usando toda su extensión corporal en una forma protectora de descanso (Fig. 4A) e incluso, llegar a "golpearla" sutilmente usando su hocico (golpe frontal del macho usando su cabeza hacia la zona dorsal del primer tercio del cuerpo de la hembra). El apareamiento puede durar hasta cinco horas. A diferencia de otros vipéridos, las especies del género *Lachesis* son las únicas víboras ovíparas del Nuevo Mundo (Campbell y Lamar 2004, Diniz-Sousa et al. 2020). Usualmente las hembras ponen entre 5-19 huevos (Campbell y Lamar 2004) en madrigueras abandonadas por mamíferos excavadores de los géneros *Agouti* y *Dasytus* (Ripa 1994a, 1999), y permanecen allí exhibiendo cuidados maternos que duran entre 75-108 días, hasta la eclosión (Solórzano 2004). El tamaño de la nidada está correlacionado con el tamaño y las condiciones nutricionales de la madre (Henao-Duque y Corrales 2015), así como la supervivencia de los embriones depende de las condiciones de temperatura y humedad del sitio de anidación (Henao-Duque y Corrales 2015, Fuentes y Corrales 2016). En uno de sus trabajos más reseñados con individuos *in situ* y *ex situ*, Ripa (1994a) explica para otras especies del género, como durante el período de gestación las hembras exploran su territorio para encontrar un lugar que les asegure la humedad y temperatura adecuadas,

así como el espacio físico necesario para envolver completamente sus huevos. En Colombia se reportó el primer caso de reproducción en cautiverio para la especie (Henao-Duque y Corrales 2015), proceso realizado en el vivario central del Serpentario de la Universidad de Antioquia, y que simulaba las condiciones naturales de su hábitat permitiendo llevar a cabo diferentes etapas del proceso (Fig. 4B), tales como: cortejo y cópula, postura y posterior incubación (en este caso, artificial o asistida). El número de huevos en la postura (11) y el tiempo de incubación (93 días) reportados por Henao-Duque y Corrales (2015), concuerdan con lo documentado por otros autores para el género: Corrales et al. 2014 (7-13 huevos), de Souza 2007 (18 huevos, 74-79 días), Ripa 1994b (9-16 huevos, 101 días tras cópula). El proceso de eclosión de los neonatos puede demorar entre seis o siete horas, con un período de aproximadamente 48 horas desde el inicio de la eclosión del primer huevo hasta la salida del último neonato (Fig. 4C-D, Sergio D. Cubides-Cubillos, obs. pers.).

#### Características del veneno y del envenenamiento por *Lachesis acrochorda*

El veneno de *Lachesis acrochorda* posee características de acción proteolítica, hemorrágica y coagulopatía; esta secreción tóxica está compuesta principalmente por las familias de proteínas fosfodiesterasa, L-aminoácido oxidasa, metaloproteína, serina proteinasas, fosfolipasa B, lectina C y fosfolipasa A2 (Ángel-Camilo et al. 2020). De manera específica, Madrigal et al. (2012) cuantificaron la composición proteica del veneno de esta especie a partir de dos individuos adultos procedentes de poblaciones de la Costa Pacífica y el Magdalena Medio, en



**Figura 4.** Aspectos reproductivos de *Lachesis acrochorda*. Fotografías: Sergio D. Cubides-Cubillos.

**Tabla 2.** Proporción de familias de proteínas cuantificadas en el veneno de individuos adultos de *Lachesis acrochorda* y los efectos clínicos producidos durante el envenenamiento por esta especie (Madrigal et al. 2012).

Familia de proteínas (sigla del inglés)	Proporción (%)	Efectos producidos en el envenenamiento
Lectina C (CTL)	6.9	Relacionado con actividad hemaglutinante.
Veneno de serpiente, factor de crecimiento vascular endotelial (svVEGF)	0.6	Induce hipotensión (Yamazaki et al. 2003).
Proteína secretora rica en cisteína (CRISP)	0.9	Efectos variables en diversas especies de serpientes, pero aún no evaluado en <i>L. acrochorda</i> . Entre los efectos reconocidos están: inhibición de canales de iones, bloqueo de contracciones musculares (Yamazaki y Morita 2004) y promoción de citotoxicidad (Suntravat 2019).
Péptidos vasoactivos (VAP)	21.5	Se correlaciona con dolor abdominal severo, vómito profuso, debilidad, diarrea acuosa, producción de contracciones musculares, disminución de la presión arterial.
Fosfolipasa A2 (D49-PLA2)	2.3	Se correlaciona con formación de edema, inflamación y daño muscular severo y acción anticoagulante.
Proteinasa serina	35.1	Relacionada con agregación plaquetaria y hemorragia.
L-aminoácido oxidasa (LAO)	9.6	Se presume que contribuye a la toxicidad del veneno al producir peróxido de hidrógeno, causando apoptosis y citotoxicidad.
Metaloproteinasa clase III (PIII-SVMP)	17.7	Las metaloproteinases están asociadas con efectos hemorrágicos leves.
Metaloproteinasa clase I (PI-SVMP)	5.5	-

Colombia, encontrando que las proteínas que conforman el veneno lachésico están muy conservadas en las cuatro especies del género, aunque la proteína secretora rica en cisteína (CRISP, por su sigla en inglés) solo ha sido hallada en el veneno de *L. acrochorda*, entre todas las especies del género (Tabla 2).

Los síntomas por envenenamiento lachésico pueden ser similares a los producidos por envenenamiento botrópico: dolor localizado, edema, hemorragia y mionecrosis, ocasionando colapso cardiovascular y el llamado «síndrome de *Lachesis*»: una alteración del sistema nervioso autónomo que se manifiesta con sudoración profusa, además de otros síntomas distintivos de envenenamiento por *Lachesis* como dolor local intenso y edema, ocasionando dentro de los siguientes 15-20 minutos «síntomatología vagal», cólico abdominal, náusea, vómito, diarrea acuosa, hipotensión diastólica y sistólica, bradicardia sinusal, marcha descoordinada, conciencia intermitente (Diniz-Sousa et al. 2020) y colapso cardiovascular (Pla et al. 2013). Según las manifestaciones clínicas, los accidentes lachésicos se pueden clasificar en: i) leve: edemas ausentes o leves y hemorragias ausentes o leves y ausencia de manifestaciones vagas; ii) moderado: con edema evidente y manifestaciones hemorrágicas discretas nasales y en las encías y ausencia de manifestaciones vagas; y iii) severo: presencia de edema severo

y hemorragia profusa y presencia de manifestaciones vagas como diarrea, bradicardia, hipotensión o shock (Diniz-Sousa et al. 2020), además de trastornos renales (Madrigal et al. 2012).

Las serpientes del género *Lachesis* no son de comportamiento agresivo, además, por su comportamiento elusivo y hábitos ecológicos no es común que ocurran accidentes ofídicos con estas especies (Sass 1979). Sin embargo, la cantidad de veneno que pueden inocular en una mordida (200-411 mg) es un factor que suele dejar serias secuelas y alta tasa de mortalidad en los pocos accidentes que ocurren (Diniz-Sousa et al. 2020). En conjunto, entre *L. acrochorda* y *L. muta* provocan aproximadamente el 2% de accidentes ofídicos anuales reportados en Colombia, de los cuales, cerca del 60% son severos y, de estos, el 10% llegan a ser fatales (Otero-Patiño 2018).

### Amenazas

La destrucción de su hábitat natural y la reacción negativa de los humanos hacia las serpientes en general, impactan de manera negativa a las poblaciones del género *Lachesis* (Ripa 1994a, Ripa 1999, Fuentes y Corrales 2016, Barrio-Amorós et al. 2020). Se ha documentado que, en Colombia, el territorio donde ocurre la especie

se ha visto fragmentado principalmente por actividades de deforestación, agricultura y ganadería (Lynch 2012). Por esta razón, muchas instituciones proponen mantener ejemplares en cautiverio para la extracción de venenos y la generación de programas de reproducción *ex situ* para proteger las poblaciones de esta especie (Ripa 1994b, Ripa 1999, de Souza 2007, Corrales et al. 2014).

### Estado de conservación

*Lachesis acrochorda* no ha sido evaluada por la lista roja de las especies amenazadas de la UICN (IUCN 2020), pero sí está incluida en el listado de especies evaluadas en el Libro Rojo de Reptiles de Colombia como preocupación menor (LC) (Morales-Betancourt et al. 2015), además, no está contemplada en los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES 2019).

Por lo anterior, en este trabajo, a partir de una premisa científica basada en los aspectos de amenaza anteriormente mencionados y teniendo en cuenta características reproductivas descritas para el género, consideramos que es posible incluir a *Lachesis acrochorda* en alguna categoría de amenaza (probablemente NT-Casi amenazada) (UICN 2012, Barrio-Amorós et al. 2020), y considerando que el proceso reproductivo - cada dos o tres años, como ha sido informado por Ripa (1994), no presenta tasas altas de reclutamiento (5-19 huevos por nidada), lo cual podría proyectar una reducción considerable del tamaño efectivo de las poblaciones de esta especie.

### Perspectivas para la investigación y conservación

En la actualidad, el conocimiento sobre las dinámicas poblacionales de vipéridos en Colombia es escaso, por lo que se requiere de investigaciones para informar sobre el estado de conservación de las especies de esta familia. Por lo tanto, la investigación con estos grupos debe estar encaminada a profundizar aspectos relacionados con su ecología, historia natural y las consecuencias sobre sus poblaciones debido a la pérdida y destrucción de su hábitat. Adicionalmente, se deben incluir estrategias de prevención e identificación de serpientes en programas de educación ambiental y prevención del accidente ofídico, así como en planes de conservación que mitiguen la caza indiscriminada por parte de los humanos. Finalmente, se requieren planes de manejo integral *in situ* y *ex situ* para fomentar la protección de las poblaciones de

*Lachesis acrochorda* a través de su rango de distribución geográfica (Fuentes y Corrales 2016).

Aunque la composición proteica y peptídica del veneno de *Lachesis* está relativamente conservada en todas las especies (Pla et al. 2013, Diniz-Sousa et al. 2020), aún se desconoce la variabilidad proteómica de *L. acrochorda* a nivel biogeográfico. De hecho, estudios en *Lachesis stenophrys* han revelado diferencias ontogénicas en la composición molecular del veneno (Madrigal et al. 2012, Pla et al. 2013), lo que podría sugerir un patrón similar en *L. acrochorda*. Además de conocer tal variabilidad, estudios en proteómica y antivenómica para venenos de diferentes poblaciones de *L. acrochorda* implicaría una mejora en la producción y disponibilidad de antivenenos para atender los accidentes ofídicos que ocasionan individuos de esta especie.

En relación a la sistemática y taxonomía, aún falta por compilar información acerca de la variación morfológica de hemipenes y el patrón de escamas a nivel poblacional, con lo cual se tendrían más herramientas para discutir rasgos morfológicos distintivos respecto de las demás especies del género, y sería posible identificar rasgos ecológicamente funcionales que permitan complementar las características de su historia natural.

### Agradecimientos

Queremos agradecer al Serpentario de la Universidad de Antioquia - SUA por conceder el acceso a la información biológica de sus colecciones, a Santiago Varela Velásquez por su contribución con algunas de las fotografías utilizadas en esta ficha. Finalmente, a Greivin Corrales y a los editores de la Asociación Colombiana de Herpetología por la revisión de este documento y sus comentarios que contribuyeron para una sustancial mejora del manuscrito.

### Literatura citada

- Alencar, L. R. V., T. B. Quental, F. G. Grazziotin, M. L. Alfaro, M. Martins, M. Venzon y H. Zaher. 2016. Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 105: 50-62.
- Angel-Camilo, K. L., J. A. Guerrero-Vargas, E. F. de Carvalho, K. Lima-Silva, R. J. B. de Siqueira, L. B. N. Freitas, J. A. C. de Sousa, M. R. L. Mota, A. A dos Santos, A. G. da C. Neves-Ferreira, A. Havt, L. K. Leal y P. J. C. Magalhães. 2020. Disorders on car-

- diovascular parameters in rats and in human blood cells caused by *Lachesis acrochorda* snake venom. *Toxicon* 184: 180-191.
- Barrio-Amorós, C. L., G. Corrales, S. Rodríguez, J. Culebras, Q. Dwyer y D. A. Flores. 2020. The Bushmasters (*Lachesis* spp.): Queens of the rainforest. An overview of the taxonomy, distribution, natural history, lore, and conservation of the largest vipers in the world. *IRCF Reptiles & Amphibians* 27(3): 358-381.
- Campbell, J. A. y W. W. Lamar. 1989. *The Venomous Reptiles of Latin America*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, New York, United States. 425 pp.
- Campbell, J. A. y W. W. Lamar. 2004. *The venomous reptiles of the western hemisphere* (Vol. 1). Comstock Publishing, Cornell University, Ithaca, New York, Estados Unidos. Pp. 442-443.
- Castoe, T. A. y C. L. Parkinson. 2006. Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39(1): 91-110.
- Castoe, T. A., J. M. Daza, E. N. Smith, M. M. Sasa, U. Kuch, J. A. Campbell, P. T. Chippindale y C. L. Parkinson. 2009. Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography* 36(1): 88-103.
- Chacón, D. y R. Valverde. 2004. *Lachesis stenophrys* (Bushmaster). *Reproduction*. *Herpetological Review* 35: 68.
- CITES. 2019. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. Página web accesible en <https://www.cites.org/esp/app/appendices.php>. Châtelaine, Ginebra, Suiza. Acceso el 26 de octubre de 2020.
- Corrales, G., R. Meidinger, S. Rodríguez, D. Chacon. y A. Gómez. 2014. Reproduction in captivity of the Central American bushmaster (*Lachesis stenophrys*, Serpentes: Viperidae), in Costa Rica. *Cuadernos de Herpetología* 28: 137-139.
- Daudin, F. M. 1801-1803. *Histoire naturelle Générale et particulière des reptiles; ouvrage faisant suite à l'histoire naturelle Générale et particulière par Laclec de Buffon, et rédigée par C. S. Sonnini, membre de plusieurs sociétés savants*. 8 vols. F. Dufort, Paris.
- de Souza, R. C. G. 2007. Reproduction of the Atlantic bushmaster (*Lachesis muta rhombeata*) for the first time in captivity. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 42: 41-43.
- Diniz-Sousa, R., J. do N. Moraes, T. M. Rodrigues-da-Silva, C. S. Oliveira y C. A. da S. Caldeira. 2020. A brief review on the natural history, venomics and the medical importance of bushmaster (*Lachesis*) pit viper snakes. *Toxicon*: X: 7.
- Fernandes, D. S., F. L. Franco. y R. Fernandes. 2004. Systematic revision of the genus *Lachesis* Daudin, 1803 (Serpentes, Viperidae). *Herpetologica* 60: 245-260.
- Fuentes, R. D. y G. Corrales. 2016. New distribution record and reproductive data for the Chocoan Bushmaster, *Lachesis acrochorda* (Serpentes: Viperidae), in Panama. *Mesoamerican Herpetology* 3(1): 114-127.
- García, E. 1896. Los ofidios venenosos del Cauca. Métodos empíricos y racionales empleados contra los accidentes producidos por la mordedura de esos reptiles. Librería Colombiana, Cali, 102 pp.
- Hard, R. 2019. *The Routledge Handbook of Greek Mythology* (8th ed.). Taylor y Francis Group. London, 645 pp.
- Henao-Duque, A. M. y G. Corrales. 2015. First report of the reproduction in captivity of the Chocoan Bushmaster, *Lachesis acrochorda* (García, 1896). *Herpetology Notes* 8: 315-320.
- Hoge, A. R. y S. A. R. Romano. 1973. Sinopse das serpentes peçonhentas do Brasil. Serpentes, Elapidae e Viperidae. *Memórias Instituto Butantan* 36: 109-207.
- IUCN. 2020. Red List of Threatened Species. Versión 2020.2. Base de datos electrónica accesible en: <http://www.iucnredlist.org/>. Acceso el 26 de octubre de 2020.
- Kraus, F., D. G. Mink. y W. M. Brown. 1996. Crotalinae intergeneric relationships based on mitochondrial DNA sequence data. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists* 4: 763-773.
- Lynch, J. D. 2012. El contexto de las serpientes de Colombia con un análisis de las amenazas en contra de su conservación. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 36(140): 435-449.
- Lynch, J. D. y T. Angarita-Sierra. 2014. Programa nacional para la conservación de las serpientes presentes en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales; Francisco J. Ruiz - Instituto Nacional de Salud. Bogotá D. C.: Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, 128 p.
- Madrigal, M., L. Sanz, M. Flores-Díaz, M. M. Sasa, V. Núñez, A. Alape-Girón y J. J. Calvete. 2012. Snake venomics across genus *Lachesis*. Ontogenetic changes in the venom composition of *Lachesis stenophrys* and comparative proteomics of the venoms of adult *Lachesis melanocephala* and *Lachesis acrochorda*.

- Journal of Proteomics 77: 280-297.
- McDiarmid, R.W., J. A. Campbell y T.A. Touré. 1999. Snake Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. The Herpetologists' League, Washington, D. C., v.1.
- Morales-Betancourt, M. A., C. A. Lasso, V. P. Páez y B. C. Bock. 2015. Libro Rojo de Reptiles de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH) y Universidad de Antioquia. Bogotá D. C., Colombia, 258 pp.
- Nicéforo-María, H. 1929. Observaciones acerca de algunos nombres científicos que emplea el Dr. Evaristo García en su obra titulada Los ofidios venenosos del Cauca. Revista de la Sociedad Colombiana de Ciencias Naturales 18(103): 189-191.
- Otero-Patiño, R. 2018. Snakebites in Colombia. In: Gopalakrishnakone, P., Vogel, C. W., Seifert, S., Tambourgi, D. Editors. Clinical toxicology in Australia, Europe, and the Americas. Toxinology. Springer. Dordrecht. Pp. 3-50.
- Parkinson, C. L. 1999. Molecular systematics and biogeographical history of pitvipers as determined by mitochondrial ribosomal DNA Sequences. American Society of Ichthyologists and Herpetologists 3(3): 576-586.
- Pérez-Santos, C. E. y A. G. Moreno. 1988. Ofidios de Colombia. Museo Regionale di Scienze Naturali, Monographie VI. Torino, Italy, 517 pp.
- Pla, D., L. Sanz, P. Molina-Sánchez, V. Zorita, M. Madrigal, M. Flores-Díaz, A. Alape-Girón, V. Núñez, V. Andrés, J. M. Gutiérrez y J. J. Calvete. 2013. Snake venomomics of *Lachesis muta rhombeata* and genus-wide antivenomics assessment of the paraspecific immunoreactivity of two antivenoms evidence the high compositional and immunological conservation across *Lachesis*. Journal of Proteomics 89: 112-123.
- Posada-Arango, A. 1909. Estudios científicos. Imprenta Oficial, Medellín 3: 432.
- Ripa, D. 1994a. Reproduction of the Central American bushmaster (*Lachesis muta stenophrys*) and the black-headed bushmaster (*Lachesis muta melanocephala*) for the first time in captivity. Bulletin of the Chicago Herpetological Society 29: 165-183.
- Ripa, D. 1994b. The reproduction of the Central American bushmasters (*Lachesis muta melanocephala* and *Lachesis muta stenophrys*) for the first time in captivity. Vivarium (Lakeside) 5: 36-37.
- Ripa, D. 1999. Keys to understanding the bushmasters (genus *Lachesis* Daudin, 1803). Bulletin of the Chicago Herpetological Society 34: 45-92.
- Ripa, D. 2001. The Bushmasters (Genus *Lachesis* Daudin 1803): Morphology in Evolution and Behavior. CD-ROM. Wilmington, NC: Ecologica.
- Ripa, D. 2004. Resurrecting García's *Botrops* [*Lachesis acrochordus*]. Bulletin of the Chicago Herpetological Society 39(7): 122-134.
- Sass, J. K. 1979. Snakebite in the Canal Zone: An Update with review of cases from September 1975 to August 1978. American Society of Clinical Pathologists, 10(2): 77-81.
- Solórzano, A. 2004. Snakes of Costa Rica: distribution, taxonomy, and natural history. Snakes of Costa Rica: Distribution, Taxonomy, and Natural history 1-791.
- Suntravat, M., W. E. Cromer, J. Marquez, J. A. Galan, D. C. Zawieja, P. Davies, E. Salazar y E. E. Sánchez. 2019. The isolation and characterization of a new snake venom cysteine-rich secretory protein (sv-CRiSP) from the venom of the Southern Pacific rattlesnake and its effect on vascular permeability. Toxicon 165: 22-30.
- Uetz, P., P. Freed y J. Hošek (Eds.). 2020. The Reptile Database. Base de datos electrónica accesible en: <http://www.reptile-database.org>. Acceso el 26 de octubre de 2020.
- UICN. 2012. Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN 6: 34.
- Vidal, N., G. Lecointre, J. Christophe y J. P. Gasc. 1999. What can mitochondrial gene sequences tell us about intergeneric relationships of pitvipers? *Kaupia: Darmstädter Beiträge Zur Naturgeschichte* 8: 107-112.
- Wallach, V., L. W. Kenneth y J. Boundy. 2014. Snakes of the world: A catalogue of living and extinct species. Florida: CRC Press, Taylor and Francois Group.
- Wüster, W., M. D. G. Salomão, J. A. Quijada-Mascareñas, R. S. Thorpe y BBBS. 2002. Origins and evolution of the South American pitviper fauna: Evidence from mitochondrial DNA sequence analysis. In: G. Schuett, M. Höggren, M. Douglas y G. HW (Eds.). *Biology of the Vipers* (pp. 111-128). Eagle Mountain Publishing. Salt Lake City, Utah.
- Wüster, W., L. Peppin, C. E. Pook y D. E. Walker. 2008. A nesting of vipers: Phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49(2): 445-459.
- Yamazaki, Y., K. Takani, H. Atoda y T. Morita. 2003. Snake Venom Vascular Endothelial Growth Factors (VEGFs) Exhibit Potent Activity through Their Specific Recognition of KDR (VEGF Receptor 2). *Journal of Biological Chemistry* 278(52): 51985-51988.
- Yamazaki, Y. y T. Morita. 2004. Structure and function

of snake venom cysteine-rich secretory proteins. *Toxicon* 44(3): 227-231.

Zamudio, K. R. y H. W. Greene. 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematics and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 421-442.

#### Acerca de los autores

**Sergio Daniel Cubides-Cubillos** es estudiante doctoral del programa Interunidades en Biotecnología (Instituto de Ciencias Biomédicas) de la Universidad de São Paulo y vinculado como alumno de posgraduación al Laboratorio de Ecología y evolución del Instituto Butantan - SP, Brasil; sus intereses de investigación se enfocan en aspectos evolutivos y genéticos de la ofidiofauna neotropical, conservación y temáticas de prevención frente a casos de ofidismo.

**María Fernanda Loaiza-López** es bióloga egresada de la Universidad de Caldas, Colombia; docente dedicada a la educación ambiental y conservación de anfibios y reptiles en paisajes urbanos. Actualmente trabaja con taxonomía de anfibios.

**Kelly Johana Molina-Betancourth** es bióloga egresada de la Universidad de Caldas, Colombia; con intereses de investigación en biodiversidad: ecología espacial y biogeografía de los anfibios y reptiles del Neotrópico; especialmente en patrones de distribución de vipéridos.

**Wilmar Agudelo-Sánchez** es biólogo egresado de la Universidad de Antioquia. Está interesado en la sistemática, taxonomía, evolución y conservación de anfibios y reptiles, principalmente de serpientes.

**Apéndice I.** Localidades de distribución geográfica para *Lachesis acrochorda* en Colombia. Fuente: 1) Serpentario Universidad de Antioquia (SUA); 2) iNaturalist; 3) Universidad del Valle (UVC); 4) Colección de Reptiles del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH-R); 5) Fundación Ecohabitats; 6) Museo de Herpetología Universidad de Antioquia (MHUA); 7) Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico John Von Neumann (IIAP); 8) Universidad Tecnológica del Chocó (UTCH); 9) Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC); 10) Universidad Industrial de Santander (UIS-MHN); 11) Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional (ICN).

Departamento	Municipio	Localidad	Voucher	Latitud	Longitud	Altitud (m s. n. m.)	Fuente
Antioquia	Amalfi	-	SUA0473	7.02040	-74.95048	1047	1
Antioquia	Amalfi	-	Observación: 30559191	7.00901	-74.99188	1150	2
Antioquia	Anorí	-	UVC: 5441	7.20438	-75.0993	1054	3
Antioquia	Dabeiba	Sector Pantanos, río Amparrado	IAvH-R: 8255	6.71968	-76.56677	874	4
Antioquia	Dabeiba	-	SUA0403	7.00411	-76.26771	450	1
Antioquia	Frontino	Murrí, La Blanquita	SUA5148, SUA4230, SUA4239, 4253, SUA4296, SUA4302, SUA4332, SUA4354, SUA4355, SUA4366, SUA4437	6.74408	-76.36753	796	1
Antioquia	Puerto Berrío	Vereda la Carlota	SUA0445, SUA0768, SUA1294, SUA1337, SUA1339, SUA2210	6.49238	-74.40749	125	1
Antioquia	Remedios	-	SUA1512	7.03121	-74.69538	700	1
Antioquia	Vegachí	-	SUA3175, SUA4073	6.8604	-74.72352	749	1
Cauca	Timbiquí	Caño Peña, Resguardo Indígena Calle Santa Rosa	-	2.86768	-77.58580	38	5
Cauca	-	-	Observación: 45742509	2.86559	-77.59565	45	2
Cauca	-	-	Observación: 33853633	2.32635	-77.65361	71	2
Cauca	El Tambo	Honduras	IAvH-R: 6553	2.99028	-76.67361	1130	4
Cauca	El Tambo	Huisito	IAvH-R: 6545	2.53356	-77.08333	464	4
Chocó	-	-	Observación: 17429265	6.16224	-77.42161	124	2
Chocó	Bahía Solano	Pozamansa	SUA0247, SUA0426, SUA1067, SUA1577, SUA2221	6.22456	-77.40344	7	1
Chocó	Condoto	-	SUA3963	5.09196	-76.64983	90	1
Chocó	Itsmina	-	SUA0319	5.15939	-76.68567	64	1
Chocó	Litoral del Bajo San Juan	Taparalito, Comunidad Waunana	IAvH-R: 6685, 6695, 6696, 6736, 6771, 6772, 6773	4.21805	-76.89416	29	4
Chocó	Nuquí	Quebrada Bejuquillal	MHUA-R: 14439	5.61	-77.32389	60	6
Chocó	Nuquí	Corregimiento de Arusí	-	5.6805	-77.24806	600	7
Chocó	Quibdó	Pacurita	UTCH: COL- ZOOCH-H: 2097	5.70472	-76.44028	221	8
Chocó	Unión Panamericana	Centro poblado Ánimas, Salero	UTCH: COL- ZOOCH-H: 1433, 1448, 1463	5.36028	-76.64583	132	8
Chocó	-	-	Observación: 1514946	6.16521	-77.38879	25	2

Departamento	Municipio	Localidad	Voucher	Latitud	Longitud	Altitud (m s. n. m.)	Fuente
Chocó	-	Pie de Pepe, quebrada Aguasucia	IAvH-R: 3354	4.99306	-76.71444	29	4
Nariño	San Andrés de Tumaco	Bajo Cumilínche	Observación	1.635	-79.00444	6	9
Santander	Betulia	Vereda Sogamoso, sector Corintios, finca La Esperanza	UIS-MHN-R: 3767, 4009, 4011	6.99673	-73.41475	688	10
Santander	El Carmen de Chucurí	-	Observación: 10151718	6.69892	-73.51160	769	2
Santander	Landázuri	Santander, vereda Morro Negro, finca La Fortuna	ICN-MHN-Rep: 8926, 8931	6.2925	-73.83028	1050	11
Valle del Cauca	Buenaventura	Bahía Málaga, sector El Polvorín	IAvH-R: 3047	4.00889	-77.23972	5	4
Valle del Cauca	-	Campamento Cartón Colombia, Km 13, carretera Buenaventura	ICN-MHN-R p: 301	3.88333	-77.02833	15	11