



Foto: Cesar Barrio-Amorós

LACHESIS

LA REINA DE LA SELVA TROPICAL

César Barrio-Amorós / Greivin Corrales / Sylvia Rodríguez /
Jaime Culebras / Quetzal Dwyer / Diego Alejandro Flores



Fig. 1. Escamas en forma de cono en *Lachesis stenophrys*, probablemente la que posee las escamas más extremas del género.
Foto: Cristian Porras / CRWild.

Lachesis, **la reina de la selva tropical.**

Una visión popular sobre taxonomía, distribución, historia natural, creencias y conservación de la víbora más grande del mundo.

César Barrio-Amorós¹, Greivin Corrales^{2,3}, Sylvia Rodríguez³,
Jaime Culebras⁴ Quetzal Dwyer⁵ y Diego Alejandro Flores⁶

¹CBA: CRWild/Doc Frog Expeditions; Uvita Costa Rica.
E-mail: cbarrioamoros@crwild.com

² GC: Bushmaster Conservation Project, Limón, Costa Rica.

³ SR: Instituto Cloromido Picado, Dulce Nombre de Coronado, San José. Costa Rica.

⁴JC: Photo Wildlife Tours, Quito, Ecuador.

⁵ QD: Parque Reptilandia, Platanillo de Barú, San José, Costa Rica.

⁶ DAF: Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-graduação Em Ecologia e conservação da biodiversidade. Laboratório de Zoologia de Vertebrados. Ilheus, Bahia, Brazil.

Introducción

Entre las serpientes, las venenosas son las más temidas e intrigantes de todas. En el Neotrópico, desde Nicaragua hasta Bolivia, hay una reina que habita los últimos remanentes de selva primaria. Una que puede detener tu corazón (de miedo o emoción) solo con verla. Es la cuaima piña o verrugosa, la víbora más larga del mundo.

Estas serpientes están rodeadas de misterio y folklore y se desconoce casi todo sobre su historia natural. Como todos los autores son fanáticos incondicionales de este género, decidimos sacar a la luz cierta información general en un solo artículo, que incluye varias ideas y observaciones nuevas e inéditas. Nuestras experiencias combinadas incluyen encuentros y observaciones con las cuatro especies en cinco países, Costa Rica, Brasil, Colombia, Ecuador y Venezuela.

Lachesis es un género que contiene cuatro especies de enormes víboras, las serpientes venenosas más grandes del hemisferio occidental y las víboras



Fig. 2. Detalle de la vista dorsal de la cabeza de *Lachesis muta* de Loreto, Perú. Las múltiples escamas sobresalientes son típicas del género. Foto: William W. Lamar.

más largas del mundo. Su cuerpo está cubierto de escamas cónicas que la asemejan a una piña (de la que se deriva su nombre común en muchos países). Las escamas dorsales poseen quillas extendidas (Fig. 1). La cabeza está cubierta por escamas muy pequeñas y sobresalientes (Fig. 2). Los ojos pequeños y oscuros también son característicos, aunque pueden variar en color según la especie y el área geográfica (Fig. 3). Una escama particular es única en ellas: la punta de la cola es en forma de punzón y tan larga como las 3-4 escamas subcaudales precedentes (Fig. 4). Otra peculiaridad es que *Lachesis* es la única víbora ovípara (que pone huevos) del Nuevo Mundo. Con esos pequeños ojos oscuros y colmillos que casi alcanzan los 5 cm en ejemplares grandes (Fig. 5), estamos realmente en presencia de ¡la reina de la selva!

Taxonomía

En 1766, Carl von Linné describió la especie que nos ocupa en su ópera magna *Systema Naturae* como *Crotalus mutus* (serpiente de cascabel silenciosa).

Daudin (1803) propuso el género *Lachesis* para la *C. mutus* de Linnaeus, como *Lachesis mutus*. Schinz (1822) es el primero en notar que *Lachesis* es un género femenino, y aplica apropiadamente *Lachesis muta*. La cuaima piña era hasta hace poco considerado como una especie única, *Lachesis muta*, con diferentes subespecies, de la siguiente manera: *L. m. melanocephala* Solórzano y Cerdas, 1986; *L. muta muta* Linnaeus, 1766; *L. m. rhombeata* Wied-Neuwied, 1824; *L. m. stenophrys* Cope, 1876. Pero después de la revisión genética de Zamudio y Greene (1997), dos subespecies fueron elevadas a estatus específico como *L. melanocephala* y *L. stenophrys*. *Lachesis muta muta* y *L. m. rhombeata* aparecían en el mismo clado, pero se mantuvo el estado subespecífico. La población al oeste de los Andes en América del Sur y Panamá se consideró como *L. stenophrys*. Campbell y Lamar (1989) señalaron que el estado de las serpientes del este de Panamá, el Pacífico de Colombia y Ecuador, y los valles interandinos de Colombia nunca se había determinado satisfactoriamente. Ripa (1999) consideró esta forma bastante divergente, mereciendo el estatus de una nueva especie y estaba preparando una descripción. Sin embargo, Ripa



Fig 3. Detalle del ojo de *Lachesis acrochorda*. Morromico, Chocó, Colombia. Foto: Jose Vieira / Tropical Herping.



Fig. 4. Escama final en forma de punzón en una *Lachesis muta* de Camamu, Bahía, Brasil. Foto: Marco A. de Freitas.



Fig 5. *Lachesis stenophrys* cautiva bostezando y mostrando el tamaño de sus colmillos, cubiertos por encías. Foto: César Barrio-Amorós / Doc Frog Photography / CRWild; cortesía de Quetzal Dwyer / Parque Reptilandia, Costa Rica.

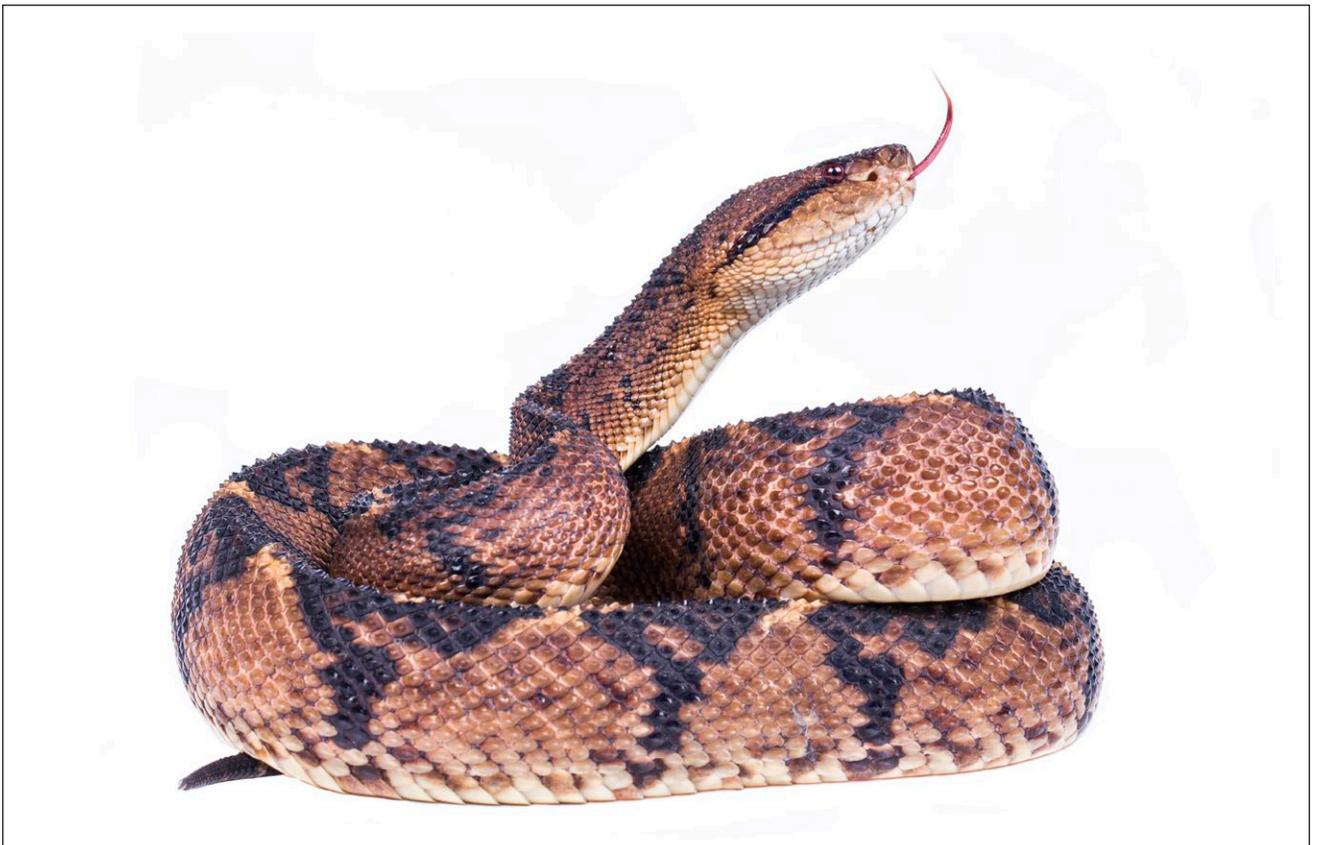


Fig. 6. *Lachesis acrochorda*, del Chocó ecuatoriano. Foto: Jaime Culebras.



Fig 7. Macho adulto *Lachesis acrochorda* de Viento Frío, provincia de Panamá, Panamá. Foto: Kevin Martínez.

(2004) resucitó el nombre *Botrops* [sic.] *acrochordus* García, 1896 para dar cabida a las poblaciones al oeste de los Andes en Colombia y Ecuador y el este de Panamá como *Lachesis acrochorda*, pero fueron Campbell y Lamar (2004) quienes hicieron oficial la nueva combinación. Fernandes y col. (2004), utilizando una filogenia morfológica, también concluyeron que *L. melanocephala* y *L. stenophrys* son especies válidas pero sinonimizaron *L. m. rhombeata* con *L. muta*. Además, en un estudio sobre el veneno de *Lachesis*, Madrigal et al. (2012) revelaron una estrecha relación entre los venenos de *L. stenophrys* y *L. melanocephala*; sus datos también apoyaron la elevación de *L. acrochorda* al estado de especie. En las filogenias genéticas más recientes de Viperidae (Alencar et al. 2016; Zaher et al. 2019), *Lachesis* aparece como basal del subclado *Lachesis* + *Ophryacus* + *Mixcoatlus* + *Bothriechis* y hermana del subclado *Agkistrodon* + *Sistrurus* + *Crotalus* en la subfamilia Crotalinae). El antepasado común de *Lachesis* apareció hace unos 7 millones (M) de años, mientras que el clado centroamericano (*L. melanocephala* + *L. stenophrys*) es anterior (3 M años) al clado sudamericano (*L. acrochorda* + *L. muta*) (alrededor de 1 M años); este hecho sugiere

un origen mesoamericano del género, contrario a la idea bien asentada de que *Lachesis* tiene un origen sudamericano (Ripa 1999). Desafortunadamente, Alencar et al. (2016) no examinaron especímenes del bosque atlántico y por lo tanto, la sinonimia de Fernandes et al. (2004) aún no se ha comprobado.

Especies

Lachesis acrochorda (García, 1896) (Fig.6).

Localidad tipo: "las selvas del Chocó, a orillas de los ríos Atrato, San Juan, Dagua, Telembí y... el camino a Buenaventura", Chocó colombiano.

Nombres comunes: Verrugosa; diamante, mapaná rayo; guascama; martiguaja; montuno (Colombia); verrugosa; guascama (Ecuador); verrugosa (Panamá).

Observaciones taxonómicas: Las poblaciones de *Lachesis* en América del Sur al oeste de los Andes fueron consideradas como *L. stenophrys* hasta que Ripa (1999) notó diferencias notables entre ésta y la forma Darién-Chocoana. Ripa (2004) sugirió y Campbell y Lamar (2004) resucitaron el nombre

de *Botrops* [sic.] *acrochordus* García, 1896 como *Lachesis acrochorda*.

Definición: Cabeza de color marrón con franjas postoculares negras (1-2 escamas de ancho), supralabiales generalmente de color marrón amarillento y sin manchas; cabeza dorsalmente marcada con manchas irregulares o "arabescos". Garganta blanca. El color de fondo del cuerpo es marrón oscuro a beige con 23-31 rombos negros irregulares o incompletos a lo largo de su dorso, que se ven como triángulos invertidos en los costados. Hay escamas blanco sucio que separan cada rombo dorsalmente. El interior de los rombos (o triángulos) es básicamente del mismo color que el fondo o más oscuro. Las escamas son pequeñas, apenas lisas a tuberculadas en la cabeza; dorsales aquilladas en 31-39 filas; hileras de escamas vertebrales y paravertebrales muy tuberculadas, apareciendo como una quilla vertebral. Escamas ventrales 211 a 228 en machos, 211-215 en hembras; subcaudales 35-53. Iris rojo-marrón, oscureciéndose con la edad. En neonatos o juveniles, el fondo es de color marrón tostado a marrón anaranjado; rombos o triángulos de color marrón oscuro, generalmente incompletos; cola rosada. *Lachesis acrochorda* y *L. stenophrys* son externamente similares, pero algunas diferencias pueden reconocerse fácilmente. *Lachesis stenophrys* tiene menos ventrales (191-209) que *L. acrochorda* (209-247) y generalmente tiene muy pocas o ninguna mancha oscura en la cabeza dorsal (contrariamente a la bastante marcada con manchas y líneas oscuras de *L. acrochorda*) (Ripa 1999, Campbell y Lamar 2004) aunque existen excepciones en ambas especies. *Lachesis acrochorda* es más similar a *L. muta* dado su origen común. Apenas se distinguen por el diseño manchado de su cabeza y su variación. Por el contrario, la forma del cuerpo es diferente; *L. muta* tiene una conformación de cuerpo redondo, *L. acrochorda* tiene un cuerpo alto y comprimido (Campbell y Lamar 2004). Sin embargo, este carácter no puede ser corroborado fehacientemente, ya que todas las especies pueden redondearse o comprimirse dependiendo de diferentes factores (posiblemente por la cantidad de grasa y estado de salud). Valencia et al. (2016) reportan una longitud máxima de 232 cm para machos y 234 cm para hembras en Ecuador. El tamaño máximo reportado para esta especie es de 300 cm (Campbell y Lamar 2004).

Distribución y hábitat: La especie se distribuye desde Panamá (noroeste de Darién: Fuentes y Corrales 2016; (Fig.7) a través de los ríos Magdalena y Cauca en Colombia y al sur hasta el Chocó biogeográfico en Colombia (Fig.8) y noroeste de Ecuador (Fig. 9). Ocurre desde 0 (dos individuos se encontraban cerca de la playa en el Golfo de Tribugá, Chocó, Colombia), hasta los 1600 m (Campbell y Lamar 2004) en bosques tropicales húmedos con regímenes de precipitaciones que oscilan entre 2.500 y 6.000 mm por año; en el este de Panamá, sin embargo, el hábitat de *L. acrochorda* es relativamente más seco (Fuentes y Corrales 2016). En Ecuador se encuentran en bosque primario, bosque secundario con bajos niveles de perturbación (MECN 2010), plantaciones de cacao y pastizales pero siempre cerca del bosque primario. La conservación de la selva tropical del Chocó ecuatoriano es crítica debido a la deforestación, según el Fondo de Alianzas para Ecosistemas Críticos (CEPF). En el Chocó ecuatoriano solo queda 2% de selva nativa (CEPF 2005) y 19% del hábitat selva tropical de tierras bajas, por lo que el estado de conservación de *Lachesis acrochorda* en Ecuador debe revisarse como una prioridad. En Colombia, el Chocó aún guarda el 20% de la selva primaria como hábitat de esta especie. No se sabe casi nada sobre la historia natural de esta especie más allá de informes anecdóticos sobre reproducción (Fuentes y Corrales 2016) y datos generales (Campbell y Lamar 2004; Valencia et al. 2016).

Lachesis melanocephala Solórzano y Cerdas 1986 (Fig.10)

Localidad tipo: "bosques tropicales a 9 km al norte de Ciudad Neily en el sureste de la Provincia Puntarenas, Costa Rica". Dado que se perdió la serie tipográfica, Solórzano y Sasa (2020) proporcionaron un neotipo de San Juan de Rincón, Península de Osa, Provincia de Puntarenas, Costa Rica.

Nombres comunes: Plato negro, matabuey (Costa Rica).

Definición: La más distintiva de todas las cuaimas o verrugosas, ya que tiene el dorso de la cabeza negro fácilmente identificable, fusionada con la estría postocular. Su color de fondo es marrón claro a amarillo o anaranjado con 20 a 32 rombos negros



Fig 8. *Lachesis acrochorda* de Bahía Solano, Chocó, Colombia. Fotos: Mateo Giraldo.

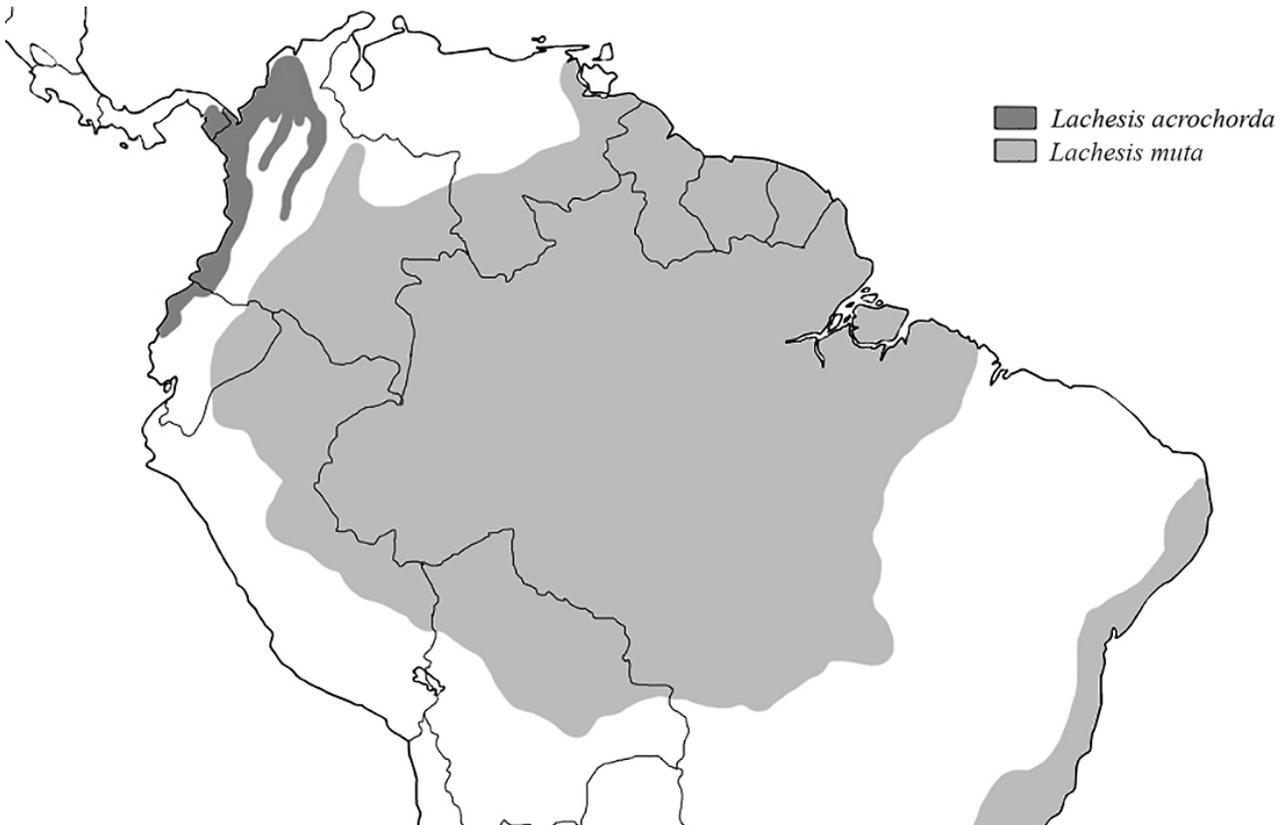


Fig 9. Mapa de distribución de *Lachesis* Sudamericana. El gris oscuro corresponde a *L. acrochorda*. Gris claro a *L. muta*. La población oriental aislada de *L. muta* en el lado oriental de Brasil se consideró una vez como *L. m. rhombeata*



Fig. 10. Representante de *Lachesis melanocephala* del Pacífico Sur de Costa Rica. Foto: Jaime Culebras, cortesía del Instituto Cloromido Picado.

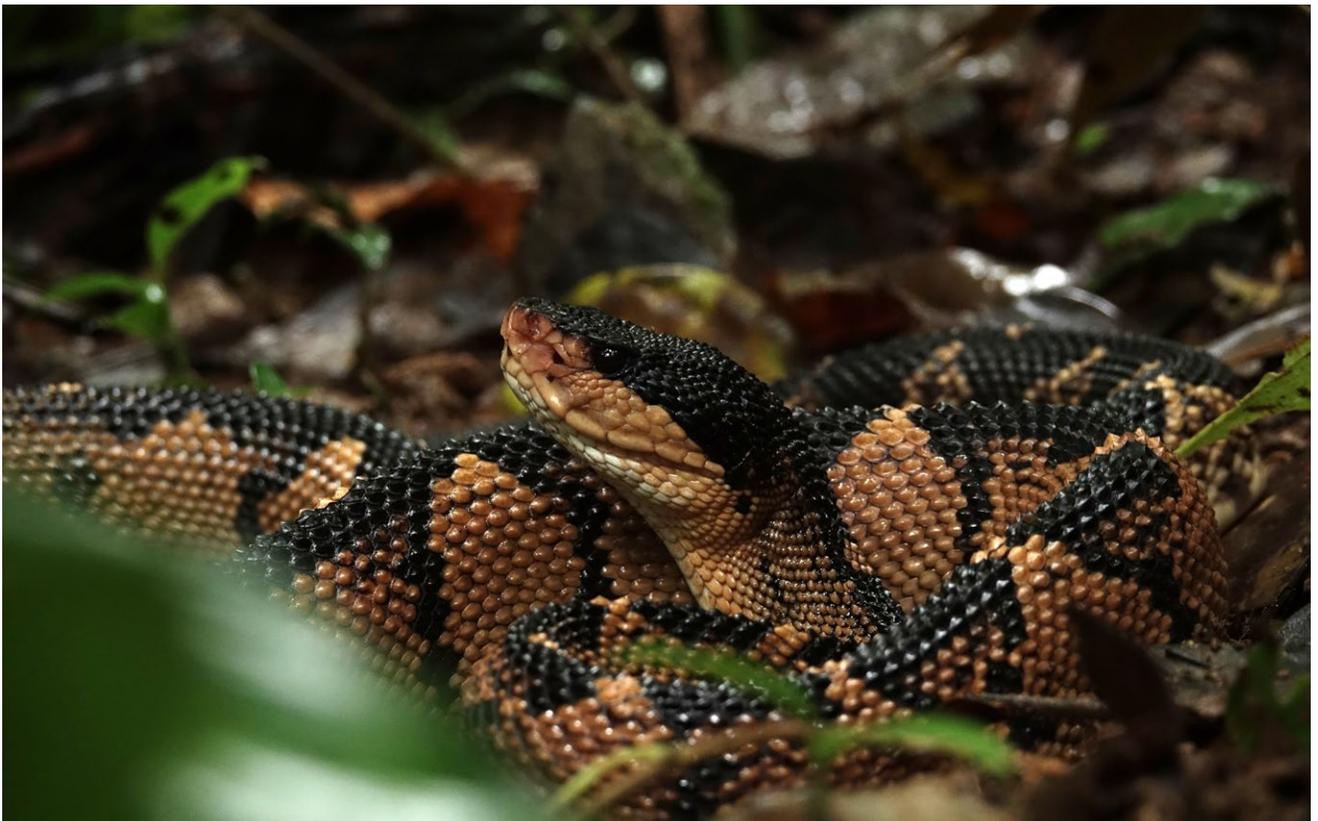


Fig. 11. Macho adulto de *Lachesis melanocephala* in situ de la Península de Osa, alrededor de 350 m, Costa Rica. Foto: César Barrio-Amorós / Doc Frog Photography / CRWild.

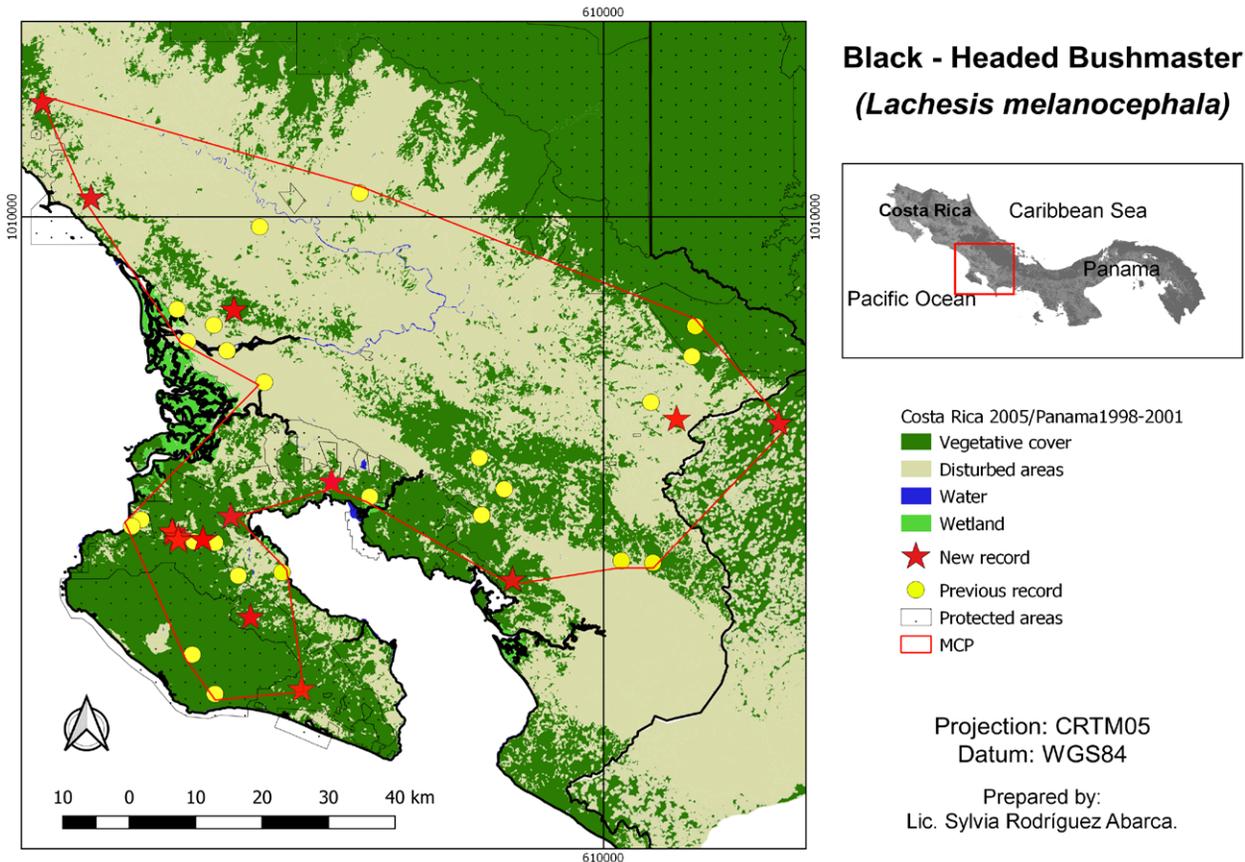


Fig. 12. Distribución de *Lachesis melanocephala* basada en registros publicados por Gonzalez-Maya et al. (2014) más nuevos récords (estrellas). El mapa fue realizado por S. Rodríguez con QGis 2.18 con archivos de forma Costa Rica 2014 v.1.2. Se muestra el polígono convexo mínimo.

regulares o irregulares a lo largo de su dorso, vistos como triángulos invertidos lateralmente. El interior de los rombos (o triángulos) es marrón y puede tener algunas escamas negras. Las escamas son lisas a tuberculadas en la cabeza; dorsales aquilladas en 36-40 filas; hileras de escamas vertebrales y paravertebrales muy tuberculadas, apareciendo como una quilla vertebral. Escamas ventrales de 209 a 216; subcaudales 43-56. Iris marrón rojizo. En neonatos o juveniles, los rombos o triángulos suelen estar incompletos; cola rosada. Savage (2002) reporta una longitud de 3.900 mm para esta especie pero sin mencionar referencias; esta afirmación pertenece al texto general sobre *Lachesis* de Savage (2002) pero no se refiere específicamente a la especie. La mayor longitud registrada de *L. melanocephala* es de 2,3 m de longitud total (Solórzano 2004) a 240 cm (Ripa 2001). **Distribución:** esta especie tiene el rango de distribución más reducido de todo el género. Es endémica de la zona biogeográfica conocida como Bosque Tropical siempreverde (Holdridge 1966) o bosque húmedo del Istmo-Pacífico (Leenders 2019), de la vertiente pacífica de la Cordillera de

Talamanca a la Cordillera Brunqueña y Península de Osa en Costa Rica y en una localidad adyacente en Panamá (Dwyer y Pérez 2009). Debido a esta pequeña distribución y a la alarmante disminución de la selva tropical primaria, la UICN debería considerar a esta especie en peligro crítico (ver más abajo en la sección sobre Conservación). Sumamos doce localidades nuevas (más la de Panamá reportada por Dwyer y Pérez 2009) a las ya reportadas por Savage (2002), Campbell y Lamar (2004) y González-Maya et al. (2014) para generar un mapa actualizado con 37 localidades. La Figura 280 de Solórzano (2004) muestra una *L. melanocephala* de Tinamastes de Pérez Zeledón, provincia de San José, pero su mapa de distribución y el de González-Maya et al. (2014) no muestran este récord. Dado que recientemente recibimos fotos de una *L. melanocephala* muerta encontrada en Tinamastes (09°17'N, 83°46'W, 860 msnm), y otro individuo muerto de un área cercana a Uvita (09°09'N, 83°42', 590 msnm), provincia de Puntarenas, no dudamos que la extensión de la distribución real de esta especie es mayor. Un informe antiguo de

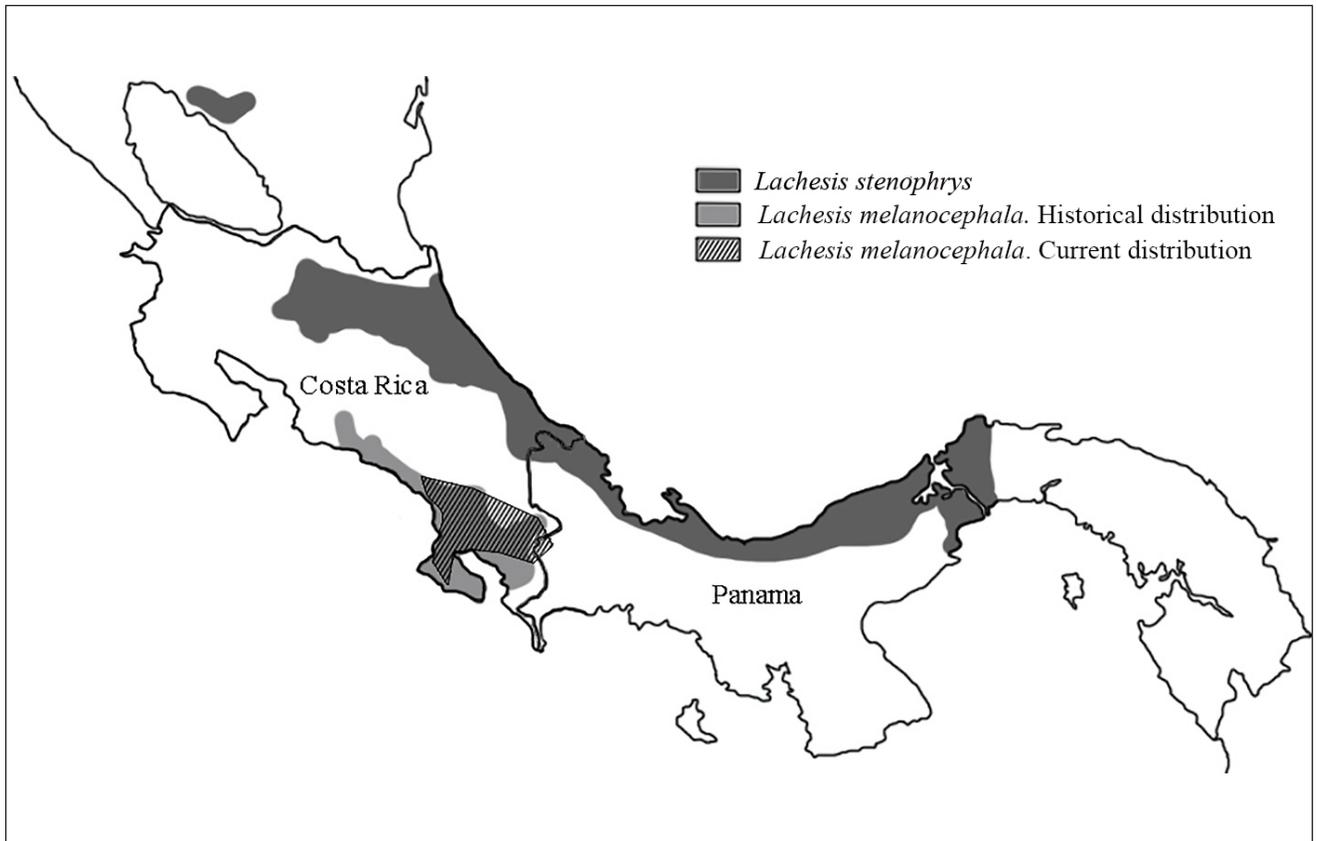


Fig. 13. Distribución de especies centroamericanas de *Lachesis*. El gris oscuro corresponde a *L. stenophrys*. Distribución histórica de gris claro a *L. melanocephala*. Distribución actual como se presenta aquí (ver Fig. 12) con líneas diagonales.

Alto Los Guarumos cerca de Puriscal (Solórzano 2004) ampliaría la distribución conocida 84 km hacia el NO (hasta una extensión de alrededor de 9.164 km²). Sin embargo, esa área carece de cualquier bosque primario capaz de mantener poblaciones para esta especie (M. Matarrita, com. Pers.). Campbell y Lamar (2004) muestran otra localidad cercana a Quepos que fue reportada por Bolaños et al. (1978). En el área entre Quepos y Tinamastes, la localidad más cercana en nuestro mapa, existen zonas extensas adecuadas donde aún podría subsistir, pero hasta no hay registros confirmados recientes posteriores a 1978. Sin embargo, debido a la protección general y la lejanía del Parque Nacional Corcovado y la Península de Osa en general, la población principal de la especie parece estar mayormente representada en ésta (Fig. 11). Generamos un Polígono Convexo Mínimo (PCM) como una estimación de la Extensión de Ocurrencia (EO) con los registros más externos, creando el polígono más pequeño que contiene todos los sitios de ocurrencia (Fig. 12). Sin embargo, dado que el manglar no está reportado en la literatura como hábitat adecuado, lo evitamos en

el PCM. El área de distribución superficial actual de *Lachesis melanocephala* es de 4.828.15 km², que difiere significativamente de la generada por González-Maya et al. (2014), en el que el área de distribución es de 3.434 km². La distribución actual se puede comparar con la histórica en la Fig. 13.

Lachesis muta (Linnaeus, 1766) (figura 14).

Localidad tipo: Surinam.

Nombres comunes: apaga fogo (estado de Bahía, Brasil), pico de jaca (estado de Bahía, Brasil), surucucú (Amazonas, Brasil), surucucú de fogo (noreste de Brasil), surucutinga / surucucutinga (región central, Brasil). Pucarara, cascabel púa (Bolivia). Sibucano, diamante, macaurel, mapaná rayo, martiguaja, montuno, pudridora, riega (Colombia). Yamunga (shuar), motolo (kichua), yamung/a (shuar), genenenka (huaroani) (Ecuador). Maitre de la brousse, urukuku (Guayana Francesa). Coonocooshe, counacouchi, patiesak (Guyana). Shushupe, cuanira, dueño del monte, macapé, monare (Perú). Bosmeester, kapisisneki, maka



Fig. 14. Representante de *Lachesis muta*, de Zamora-Chinchipe, Ecuador. Foto: César Barrio-Amorós / Doc Frog Photography / CRWild.

sneki, makkaslang (Surinam). Mapepire Z'Annana, Pine-apple Mapepire, Mapepire Ananas (Trinidad y Tobago). Cuaima, cuaima piña, cuaima concha de piña, daya (Venezuela).

Definición: Cabeza dorsalmente más o menos manchada de negro (a veces profusamente), aparentemente más oscura en los individuos de la Amazonía occidental, más clara en el noreste (Venezuela, Guayana Francesa, Guyana, Surinam, Trinidad) y rosada en la Mata Atlántica. Estría postocular negra. Su color de fondo es de color canela claro a Amarillo, rosa o naranja con 25-35 rombos negros regulares y/o irregulares a lo largo de su dorso, vistos como triángulos invertidos lateralmente y más gruesos posteriormente. Estos rombos pueden fusionarse vertebralmente o estar separados por una o dos escamas. Las escamas claras dentro de los rombos (o triángulos) pueden ser del mismo color que el resto del color de fondo, más claras o más oscuras, o ausentes; (Fig. 15). Los rombos suelen estar delimitados por una fila de escamas más pálidas que el resto del fondo. Las escamas son lisas a tuberculadas en la cabeza; dorsales aquilladas en 31-38 filas; hileras de escamas

vertebrales y paravertebrales muy tuberculadas, apareciendo como una quilla vertebral. Escamas ventrales 213 a 231 en machos, 220 a 236 en hembras; subcaudales 44-51 en machos, 41-49 en hembras. El iris puede ser negro, marrón, rojo marrón o vino tinto. En neonatos o juveniles, los rombos o triángulos pueden estar completos o incompletos; la cola es rojiza.

Las diferencias en el patrón y la morfología podrían suponer una especiación taxonómicamente significativa entre las poblaciones de *L. muta* (Fernandes et al. 2004). Ripa (1999) ya informó diferencias morfológicas notables entre las *L. muta* de Guyana y la Amazonia occidental. La estría postocular es significativamente más ancha en las poblaciones atlánticas (2-3 escamas de ancho; (Fig. 16), que en el Amazonas y Orinoco (1-2 escamas de ancho; (Fig. 17). Las cabezas de las cuaimas de las Guayanas son relativamente más pequeñas que las del Amazonas (Campbell y Lamar 2004). Fernandes y col. (2004), con base en la morfología, señaló que *L. m. muta* de Mato Grosso en Brasil es más similar a *L. m. rhombeata* de los bosques atlánticos que a



Fig. 15. *Lachesis muta* de Santa Cruz, Bolivia, probablemente la única *Lachesis* que vive en transición entre bosque lluvioso primario y bosque seco en la región de Chiquitania. Foto: Steffen Reichle.



Fig. 16. *Lachesis muta* de Eliseo Medrado, Bahía, Brasil. Foto: Marco A. de Freitas.



Fig. 17. *Lachesis muta* de alrededor de 1,20 m, procedente de San José de Anacoco, Bolívar, Venezuela. Foto: David Briceño.

otras *L. m. muta* (del sur o norte del Amazonas) y así, no vieron evidencia para mantener separadas las dos subespecies, sinonimizando *L. m. rhombata* bajo *L. muta*. Esta decisión, sin embargo, es preliminar, dejando sin resolver el problema taxonómico. Se necesitarían datos genéticos y morfológicos de un amplio abanico de localidades para tomar una decisión taxonómica final.

Existe mucha exageración con respecto al tamaño de esta especie tan extendida y así como a los pescadores les gusta exagerar sus propias capturas, cualquier observador no científico generalmente inflará al tamaño real del animal. En este asunto, el más exagerado es Sandner-Montilla (1994) quien reclama un ejemplar de Venezuela de 5,28 m (¡con colmillos de 6 cm)! Hoge y Lancini (1962) ofrecen una medida de 4,5 m, que no está corroborada. Dunn (1951) afirma otra increíble medida de 4,27 m. Todos estos registros, a pesar de la credibilidad variable de los autores, no tenían referencias ni podían ser probados. Esta serpiente es hasta ahora la segunda víbora más larga del mundo (después de *L. acrochorda* sensu Campbell y Lamar 2004) y la longitud máxima comprobada es de 291 cm (Campbell y Lamar

2004). Aquí reportamos un espécimen masculino del Parque Nacional Yasuní, Ecuador; en la colección de Zoología de la Universidad Católica de Quito, Ecuador (QCAZR-5989) con una medida de 315 cm de longitud total, por lo que es la *Lachesis* más larga jamás reportado con espécimen de prueba. En la literatura abundan mediciones mayores (Ditmars, 1937; Amaral, 1948) pero ninguna se puede probar. En cualquier caso, los machos de *Lachesis muta* son más grandes que las hembras (Ripa 1994, 1999, Alves et al. 2014) y este hecho se puede extrapolar para todas las demás especies.

Distribución y hábitat: La cuaima piña o surucucú posee una inmensa área de distribución, que cubre toda la cuenca del Amazonas, Esequibo y el sur del Orinoco en Brasil (Fig.18), Bolivia (Fig.19), Perú (Fig.20), Ecuador (Fig.21), Colombia, Venezuela (Fig.22), Guyana (Figs.23), Surinam (Fig.24) y Guayana Francesa (Fig.25) al este de los Andes y más allá (llegando al macizo de Turimiquire y la península de Paria en el NE de Venezuela (Fig. 26) y la isla de Trinidad en el Caribe (Fig. 27) (Roze 1966; Pérez-Santos y Moreno 1988; Visinoni 1995, Murphy 1997; Campbell y Lamar 2004; Natera et



Fig. 18. *Lachesis muta* de Acre, Brasil. Foto: Paulo R. Melo-Sampaio.



Fig. 19. *Lachesis muta* de Chapare, Cochabamba, Bolivia. Foto: Pedro Gómez Murillo.



Fig. 20. *Lachesis muta* de cerca de Iquitos, Loreto, Perú. Foto: William W. Lamar.

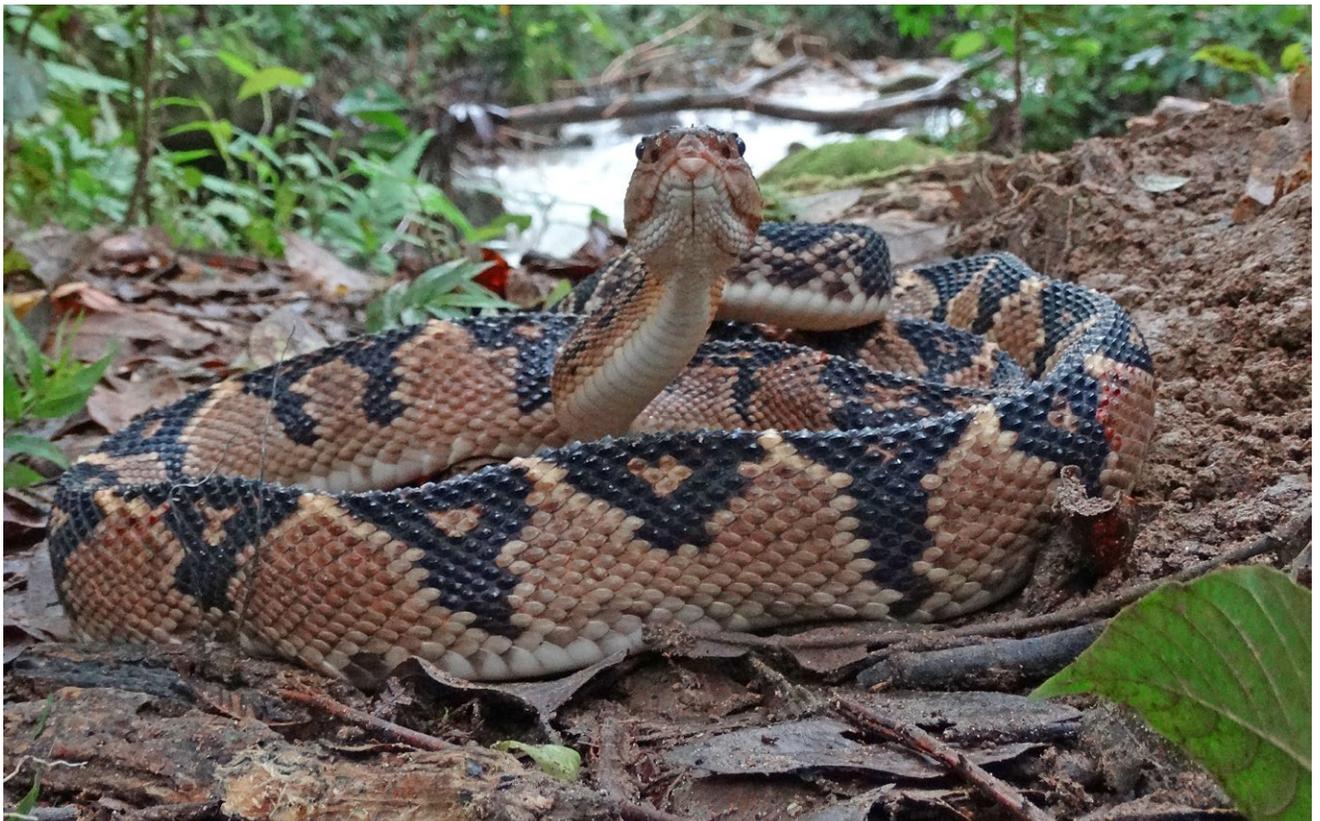


Fig 21. *Lachesis muta* de Nangaritza, Zamora-Chinchipec, Ecuador: Foto: César Barrio-Amorós / Doc Frog Photography / CRWild / cortesía de Darwin Núñez.



Fig 22. *Lachesis muta* de Cueva de El Fantasma, Aprada tepui, Bolívar, Venezuela. Foto: Philippe Kok.



Fig. 23. *Lachesis muta* de aprox. 120 cm, Parabara, Guyana. Foto: Andrew Snyder.



Fig. 24. *Lachesis muta* de 1,5 m de cerca de Saramacca, Surinam. Foto: Dick Lock.



Fig. 25. *Lachesis muta* de Saul, Guayana Francesa. Foto: Vincent Prémel.



Fig. 26. Macho de *Lachesis muta* de alrededor de 1,70 m de Caripe, Monagas, Venezuela, visto in situ en abril de 2013 (época seca). Foto: Diego A. Flores.



Fig. 27. *Lachesis muta* de la cordillera norte, Trinidad. Foto: Rainer Deo.



Fig. 28. *Lachesis muta*, 1,89 m, Igrapiuna, Bahía, Brasil. Foto: Verena Pietzsch.

al. 2015). La surucucú de la Mata atlántica (antes *L. m. rhombeata*) se distribuye en un área disyunta, la Mata Atlántica en los estados de Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Sergipe, Pernambuco, Alagoas, Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais y Río de Janeiro (Figs. 28, 29). *Lachesis muta* (sensu lato) se puede encontrar desde el nivel del mar (literalmente, un individuo estaba cerca de la playa en Península de Paria, Venezuela, DAF, pers. obs.) a 2100 m (en Caripe, también en Venezuela; Corrales et al. 2016).

Lachesis stenophrys Cope, 1875 (Fig.30).

Localidad tipo: Sipurio, Provincia de Limón Costa Rica.

Nombres comunes: Matabuey; cascabel muda (Costa Rica); bocaracá de jabillo (Cabecares, Costa Rica). Matabuey; Cascabel muda (Nicaragua). Verrugosa; mapaná; íja (Guaymés) (Panamá).

Definición: Cabeza de color marrón claro con franjas postoculares negras (2-3 escamas de ancho), supralabiales generalmente de color tostado amarillento y sin manchas; cabeza dorsalmente

inmaculada o solo con algunas manchas oscuras pequeñas irregulares. Garganta blanca. El color de fondo es de marrón oscuro a beige con 20-37 rombos negros irregulares o incompletos a lo largo de su dorso, vistos como triángulos invertidos lateralmente. Hay escamas de color marfil a blanco sucio que separan cada rombo dorsalmente. El interior de los rombos (o triángulos) es básicamente del mismo color que el fondo. Las escamas son pequeñas, lisas a tuberculadas en la cabeza; dorsales aquilladas en 33-38 filas; hileras de escamas vertebrales y paravertebrales muy tuberculadas, apareciendo como una quilla vertebral. Escamas ventrales de 198 a 209; subcaudales 36 a 49. Iris marrón rojizo. En neonatos o juveniles, el fondo naranja con rombos o triángulos suele estar incompleto; cola rosada. Solórzano (2004) afirma que la longitud máxima de esta especie es de 2,5 m pero que históricamente podría llegar hasta los 3,6 m. Ditmars (1910) especificó que un individuo de Costa Rica que él mismo midió medía 348,7 cm y, por lo tanto, sería la *Lachesis* más grande jamás medida. Desafortunadamente, no se puede probar. Las únicas referencias de esperanza de vida



Fig. 29. *Lachesis muta* de cerca de Recife, Pernambuco, Brasil. Foto: Marco A. de Freitas.



Fig. 30. Representante de *Lachesis stenophrys*. Foto: Cristian Porras / CRWild.



Fig. 31. Hembra adulta de *Lachesis stenophrys* del Parque Nacional Braulio Carrillo, Heredia, Costa Rica. Foto: César Barrio-Amorós / Doc Frog Photography / CRWild.

en el género corresponde a dos individuos de sexo indeterminado que vivieron en cautiverio una 8.5 años (Bowler 1975) y otra 31 años (Slavens y Slavens 2000).

Distribución y hábitat: *Lachesis stenophrys* es endémica de Centroamérica meridional en el Caribe de Costa Rica (Fig. 31) y Panamá (principalmente el Caribe pero llegando a las vertientes del Pacífico cerca de la ciudad de Panamá y también en el Valle de Antón; (Fig.32), ligeramente al este del Canal de Panamá (Fuentes y Corrales 2016). Ripa (1999) distinguió una forma occidental de una forma panameña central, pero esto debe ser probado más a fondo. La presencia en Nicaragua es tema de discusión, como lo explican Vial y Jiménez-Porras (1967). Se pensó que el material que se cree que era de Nicaragua estaba mal etiquetado y se originó en Panamá. Sin embargo, Köhler (1999) menciona un espécimen examinado por él (Kansas University Museum, KU 174464) de Chontales, Nicaragua. Por fin, Sunyer et al. (2014) proporcionan razones precisas para contar a Nicaragua como parte de su distribución original. Sin embargo, su supervivencia en Nicaragua es cuestionable y no se poseen datos

recientes. *Lachesis stenophrys* habita áreas desde cerca del nivel del mar hasta alrededor de 1000 msnm (Campbell y Lamar 2004).

Etimología

La mayoría de los autores clásicos en herpetología utilizaron muchas referencias a la mitología griega en sus primeros trabajos (Uetz et al. 2020). En la antigua Grecia, la personificación de dioses o entidades que controlan el destino fue evidente con la aparición de las Moiras (también llamadas Parcas). La palabra Moira, en griego, significa “repartidora” o “la que otorga”, y en este caso se refiere a la distribución de los diferentes destinos a cada persona. Cada Moira tiene un nombre, una personalidad y poderes o habilidades (Graves 2007).

La primera Moira es Clotho, cuyo nombre puede traducirse como “la hilandera”, y fue la encargada de hacer girar el hilo de la vida con una rueca y un huso. A Clotho se la llama durante el noveno mes de gestación, cuando un bebé estaba a punto de nacer.



Fig. 32. *Lachesis stenophrys* del Valle de Antón, Panamá. Sorprendido en un jardín del pueblo y rescatado. Foto: Mario Urriola / Cecib-SEMAT.

De las tres Moiras, era la más joven y se pensaba que era la hija de Zeus y Nix, la personificación de la noche o la diosa primordial de la oscuridad.

La segunda de las Moiras es Lákesis, cuyo nombre significa “la que echa la suerte”, y su tarea era controlar el tiempo de vida de las personas, utilizando para ello su vara de medir, con la que determinaba la longitud del hilo de la vida de cada persona.

La última Moira es Átropos, que significa “la inevitable”. Ella es la mayor de las tres y se encargaba de cortar el hilo de la vida cuando llegaba el momento de la muerte de una persona, utilizando para ello sus tijeras.

El nombre de género *Lachesis* (que se pronuncia Lákesis) fue acuñado por Daudin en 1803 y se refiere a la Moira Lákesis (o Láchesis). Átropos es también el origen de los géneros *Atropos* Rüppell, 1845 y *Atropoides* Werman, 1992, y Clotho es el origen de un antiguo sinónimo de *Bitis arietans* (como *Cobra clotho* Laurenti, 1768).

El nombre específico *acrochorda* proviene de “akrochordon” en griego, que significa verruga, en referencia a la apariencia dorsal “verrugosa” de la serpiente. El nombre específico *melanocephala* proviene de “melanos”, negro en griego, y “kephalos”, cabeza, en referencia a su cabeza negra. El nominativo específico *muta* proviene de la palabra latina “mutus”, que significa mudo, probablemente refiriéndose a su similitud externa con el género *Crotalus*, pero que a pesar de ello, no tiene “cascabel” y, en consecuencia, es “silencioso” o “mudo” (que sabemos no es el caso; ver más abajo). El nombre específico *stenophrys* proviene de la combinación del griego “stenos” que significa estrecho, y “ophrys”, ceja, refiriéndose a la pequeña escale supraocular (Campbell y Lamar 2004).

Creencias y folklore

En el occidente de Colombia, García (1896) observó muchas leyendas de los lugareños. La primera leyenda se refiere a una exagerada abundancia de verrugosas en los bosques, donde

a menudo sonaban como gallinas. Estas serpientes roncan durante el día cuando duermen enrolladas, acechando a los viajeros en los senderos. Se creía que la punta de la cola en forma de punzón era para apuntalarse en los árboles como un ancla, y luego podía pararse verticalmente y golpear a la víctima con toda su fuerza. Si una persona se paraba lo suficientemente cerca de una verrugosa, entonces la pelea era inevitable, si el hombre no tenía armas, debería estrangular a la serpiente con sus propias manos, que lo enrollaría hasta que muera.

En Trinidad, una gran cantidad de mitos rodean a la *bushmaster* (Eatherley 2015). Basado en las historias de R.R Mole a Raymond Ditmars, *Lachesis* en Trinidad se llama localmente *mapepire z'anana* (algo así como la víbora de la piña). Por la noche la serpiente era atraída por la luz de una fogata, y luego golpeaba a sus víctimas, paralizándolas y dejándolas para que fueran devoradas vivas por hormigas y gusanos. Otra creencia local es que la *zanana* mataba a las personas con la punta puntiaguda de su cola. Estas serpientes se consideran sobrenaturales, ya que pueden infligir mordeduras mortales incluso después de muertas. Si alguien mata a un *mapepire*, su pareja buscará venganza. Por supuesto, nada de esto es cierto.

En general, está profundamente arraigado que las *Lachesis* son extremadamente agresivas y persiguen a la gente. Esta creencia está muy extendida en toda el área de distribución donde habitan. Un caso extraordinario, contado por Steffen Reichle, herpetólogo alemán afincado en Bolivia, es que una de las varias *Lachesis* encontrados por él, ésta en la Chiquitania, estaba siendo fotografiada a un lado de una carretera de tierra; al pasar un tráiler; la *pucarara* se volvió loca, tratando de morder los neumáticos mientras el remolque pasaba lentamente cerca (quizás debido a la vibración que ponía nerviosa a la serpiente). D. Ripa (1999) escribió que fue perseguido por un macho de *L. melanocephala* en la península de Osa, Costa Rica, cosa que pensamos es altamente improbable. Después de algunas conversaciones con él, QD determinó que esta afirmación no era cierta. Es un misterio cómo *Lachesis* se ganó esta fama (que muy probablemente sea de boca en boca pero por eventos exagerados o fuera de contexto). Nosotros percibimos todas

las *Lachesis* como una de las víboras más nobles y tranquilas del Neotrópico. Incluso cuando está despierta y alerta, nunca se lanza ni persigue al agresor; excepto en situaciones excepcionales (De Plecker y Dwyer 2020). En comparación con *L. stenophrys*, De Plecker y Dwyer (2020) señalan que *L. melanocephala* parece más nerviosa y alerta, levantando la cabeza directamente hacia el agresor. QD envió al difunto Dean Ripa varios especímenes jóvenes de *Lachesis melanocephala* en cajas individuales a mediados de la década de 2000, todas alimentadas antes del envío. La carga tardó unas 48 horas en llegar. Curiosamente, las que defecaban antes de llegar en sus cajas se comportaban muy agresivas cuando las sacaban, mientras que las que tenían sus jaulas limpias estaban tranquilas (De Plecker y Dwyer 2020). Se puede entender por qué Ditmars y otros primeros curadores de *Lachesis* pensaban que las *Lachesis* eran serpientes agresivas, después de recibir a los animales que habían estado en sus cajones sobre sus heces por semanas en los barcos desde Trinidad a Nueva York (¿y quién no?).

Los indígenas Chaima de los alrededores de la Cueva del Guácharo (un lugar sagrado para ellos) en el estado venezolano de Monagas, consideraban a la cuaima como el guardián de la cueva (Civrieux, 1998), detectando cazadores cuando exploraban el bosque, persiguiéndolos mordiéndose la cola y rodando como una rueda montaña abajo en dirección a los mismos.

Un hermoso cuento de los nativos Shuar de la Amazonía ecuatoriana dice que Yamung, la reina de la noche (como se refieren a *Lachesis muta*) es el único ser que puede expulsar a Ibiash, un demonio de la noche, y por lo tanto, los Shuar no matan a *Lachesis* (Darwin Núñez, com. pers.). Este hecho, sin embargo, no impide que los Shuar actuales las maten cuando las encuentran.

Otra historia recurrente sobre las cuaimas es que pueden cantar o producir sonidos (que no son silbidos) para comunicarse entre ellos. Como todos (herpetólogos o entusiastas) sabemos, las serpientes no pueden emitir ningún otro sonido que un silbido o jadeo (de forma voluntaria o involuntaria) producido por el aire pasando por el esófago, o un sonido mecánico producido al frotar su propia piel

contra otra superficie (como las víboras del género *Echis*) o por supuesto, las famosas cascabeles con sus crótalos. Así, las verrugosas no pueden producir sonidos modulados (como un pájaro o una rana). Sin embargo, Ripa (2001) describe un ruido estridente, que desciende rápidamente y suena como Peeeee-oooo-oooo-wheet! Algunas de las explicaciones que sugiere sería para la comunicación entre parejas o para la atracción de presas. Sin embargo, Ripa no pudo grabar tales sonidos. Como explicación alternativa, Campbell y Lamar (2004) recuerdan la información de Ulrich Kuch sobre *Lachesis* cautivas que emiten un silbido, posiblemente debido a infecciones. La verdad es que muchas serpientes con enfermedades respiratorias pueden producir diferentes sonidos similares a silbidos, pero estos no pueden entenderse como el origen de la llamada de las cuaimas. Ripa (2001: capítulo 18) explica una historia realmente interesante sobre las *L. melanocephala* cautivas que silban, pero nuevamente, faltan pruebas (como grabaciones). Una explicación alternativa es que el sonido (como un ulular o aullido) que muchas personas describen podría provenir de otro animal, como una rana, un gecko, un insecto o un búho o pájaro nocturno que emite sonidos cercanos al *surucucú* encontrado. Campbell y Lamar (2004) informan de un conocido que admitió que el “canto” era realizado por el gecko *Thecadactylus*. Recientemente, Ron et al. (2016) describieron la rana arborícola *Tepuihyla shushupe* (*shushupe* es como llaman a *Lachesis muta* en Perú) del Alto Amazonas, un posible origen de los llamados imaginarios de las *Lachesis*. Se necesita más investigación para evaluar por qué esta creencia está tan extendida en el Amazonas y más allá (también en Centroamérica), en zonas donde no existe *Tepuihyla shushupe* o *T. tuberculosa*, y entonces el sonido debería estar relacionado con alguna otra especie de gecko, rana o ave nocturna.

Una historia más, explicada por muchos garimpeiros a CBA en la Guayana venezolana, es que las cuaimas son atraídas por la luz en la noche. Si alguien apunta su linterna hacia ellas, seguirán el rayo de luz o incluso la atacarán. Esto nunca se ha demostrado, pero puede tener cierta razón de ser, ya que una fuente de luz brillante (especialmente si produce calor) en medio de la oscuridad, podría atraer la atención de ciertas víboras, al menos para investigar

el origen del calor. La misma historia la relatan los campesinos de Ecuador y Colombia. Esto tiene un paralelo con la atracción por el fuego en Trinidad (arriba) y en el sur del estado de Bahía, Brasil, donde las *Lachesis* son llamados Apaga Fogo (apaga fuegos), por la creencia infundada que dicta que los animales llegan a los lugares donde arde el fuego y tratan de apagarlo.

Un cuento más propio del sur de Bahía (y probablemente en el resto de Brasil) es que a los *surucucús* comúnmente se les llama “Pico de Jaca” por la textura de la piel que recuerda a la Jaca (*Artocarpus heterophyllus*) y porque la gente dice que huelen a esa fruta, muy común en la región. Lima da Silva y col. (2019) en una serie de entrevistas en la región del Alto Juruá en la Amazonía brasileña sobre percepciones de serpientes peligrosas, revelan que la serpiente más venenosa para los habitantes de la región es en efecto *Lachesis muta*, a pesar de que la más temida es *Bothrops atrox*, debido a su abundancia y número de encuentros fatales.

Defensa

Las únicas manifestaciones defensivas que observamos tanto en *L. muta* como en *L. stenophrys*, es un despliegue repentino en una pose de S, sin dejar la cabeza mucho más alta que el resto del cuerpo, y un sonido producido por el traqueteo de la cola entre la hojarasca seca (Ditmars 1910, Greene 1988). El comportamiento de “cascabeleo” se puede extender a *L. acrochorda* y *L. melanocephala*. Esto es, el sonido que recuerda al de las serpientes de cascabel (la llamada “cascabel muda” o “serpiente de cascabel silenciosa” en Costa Rica). CBA observó este comportamiento directamente en un espécimen de *L. muta* en Triunfo, SE Venezuela (Barrio-Amorós 2005, Barrio-Amorós et al. 2011). En un video realizado por Pedro Gómez Murillo (<https://www.youtube.com/watch?v=4ugf-6feEyY>) se puede observar una *L. muta* de Villa Tunari, Cochabamba, Bolivia, mostrando exactamente este comportamiento. Fue sorprendido por un caminante a las 1600h en un sendero del bosque, y comenzó a hacer sonar la cola entre las hojas del suelo, haciendo un ruido audible para cualquier posible depredador. Valencia et al. (2016) informan de una defensa que

consiste en levantar una parte delantera del cuerpo mientras se hace vibrar la cola tanto en *L. acrochorda* como en *L. muta*.

En nuestra experiencia combinada, nunca nos enfrentamos a un ataque directo en condiciones naturales por parte de ninguna especie (a pesar de que JC afirma que vio una *L. stenophrys* que se lanzó sobre CBA mientras él no estaba al tanto). Valencia et al. (2016) también reportan hembras en cautiverio que excretan pequeños fluidos sanguinolientos en *L. acrochorda* y *L. muta*; y machos y hembras de *L. muta* que producen un fuerte olor defensivo. Este olor también fue mencionado por Beebe (1946).

Esa historia de Ripa (1999) de una plato negro que lo persigue por 8 o 10 metros cerca del Parque Nacional Corcovado en Costa Rica simplemente no es cierta (D. Ripa a QD, com. pers.). Muchos catalogan a *L. melanocephala* como la más agresiva de las *Lachesis*. Ya Alejandro Solórzano (2004) afirmaba que se comporta de la misma manera tranquila que todos los demás *Lachesis* (aunque por supuesto todos los seres pueden enojarse por diferentes razones y reaccionar de diferentes maneras). En nuestra apreciación, *L. melanocephala* es quizás un poco más nerviosa que las otras especies, más alerta y tensa, pero no tan agresiva como muchos sugieren. Por supuesto, estamos lejos de conocer el complejo comportamiento de estas serpientes. Se sabe que durante la actividad sexual, los machos se vuelven agresivos hacia otros machos y hacia o hacia objetos calientes (como cámaras o lámparas). Se sabe que *Lachesis* realiza combates rituales macho-macho (De Plecker y Dwyer 2020), pero los machos que se aparean también son agresivos con las hembras, realizando cortejos aparentemente violentos. En cautiverio, GC ha podido observar en varias oportunidades respuestas agresivas de machos a objetos calientes (como cámaras y luces) en el recinto durante el cortejo. Recientemente, uno de los machos de *L. stenophrys* del programa de cría del Instituto Clodomiro Picado (ICP), presentó una interacción agresiva hacia la cámara durante el apareamiento, atacando repetidamente al objeto con golpes potentes hasta que la cámara se apagó. Esto podría explicar el origen de la historia de las cuaimas que

persiguen a las personas cuando se les ilumina con luces caloríficas.

En 1.200 horas de trabajo de campo con *surucucús* en Brasil, DAF sólo notó dos situaciones en que los animales se mostraron defensivos (lanzándose al acercarse demasiado). Se puede plantear la hipótesis de que los animales que interactúan frecuentemente con los humanos (como los que se encuentran en cautiverio) pierden la asociación de ver a los humanos como un riesgo. Durante su trabajo de campo en Brasil, un investigador (Konrad Mebert) se acercó algunas veces demasiado, a menos de 40 cm, a algunos animales, que nunca intentaron atacar, incluso estando despiertos y activos.

Sin embargo, no se puede dejar de estar atento ante un encuentro con cualquier *Lachesis*. Si bien ellas se mantienen tranquilas, mucho depende su comportamiento de cómo son tratadas. En Brasil se pudo observar cómo una *L. muta* molesta se lanza más de la mitad de su cuerpo en dirección a la persona que la molesta con un largo palo. Algo similar ocurrió con una *L. melanocephala* que se hallaba en medio de un camino en la Península de Osa. Tico Haroutiounian con unos amigos se acercó de día y la serpiente se lanzó como un resorte para escapar; al hacerlo hacia ellos podía haber sido interpretado como un ataque, cuando era una respuesta de escape.

Las *Lachesis* en cautiverio que provienen de la naturaleza también pueden reaccionar ante sus cuidadores de varias formas, incluida la agresión (C. Porras, com. pers.). Pero no se sabe por qué actúan repentinamente de manera agresiva cuando normalmente son individuos tranquilos. Este comportamiento probablemente podría ser una respuesta de alimentación (De Plecker y Dwyer 2020) o territorial.

Movimiento caudal

Nadie ha informado sobre el uso de los juveniles de *Lachesis* de su cola de color rojizo como señuelo para atraer presas, como hacen otras víboras. Recientemente JC y CBA observaron a una hembra adulta de *Lachesis stenophrys*, la cual fue fotografiada

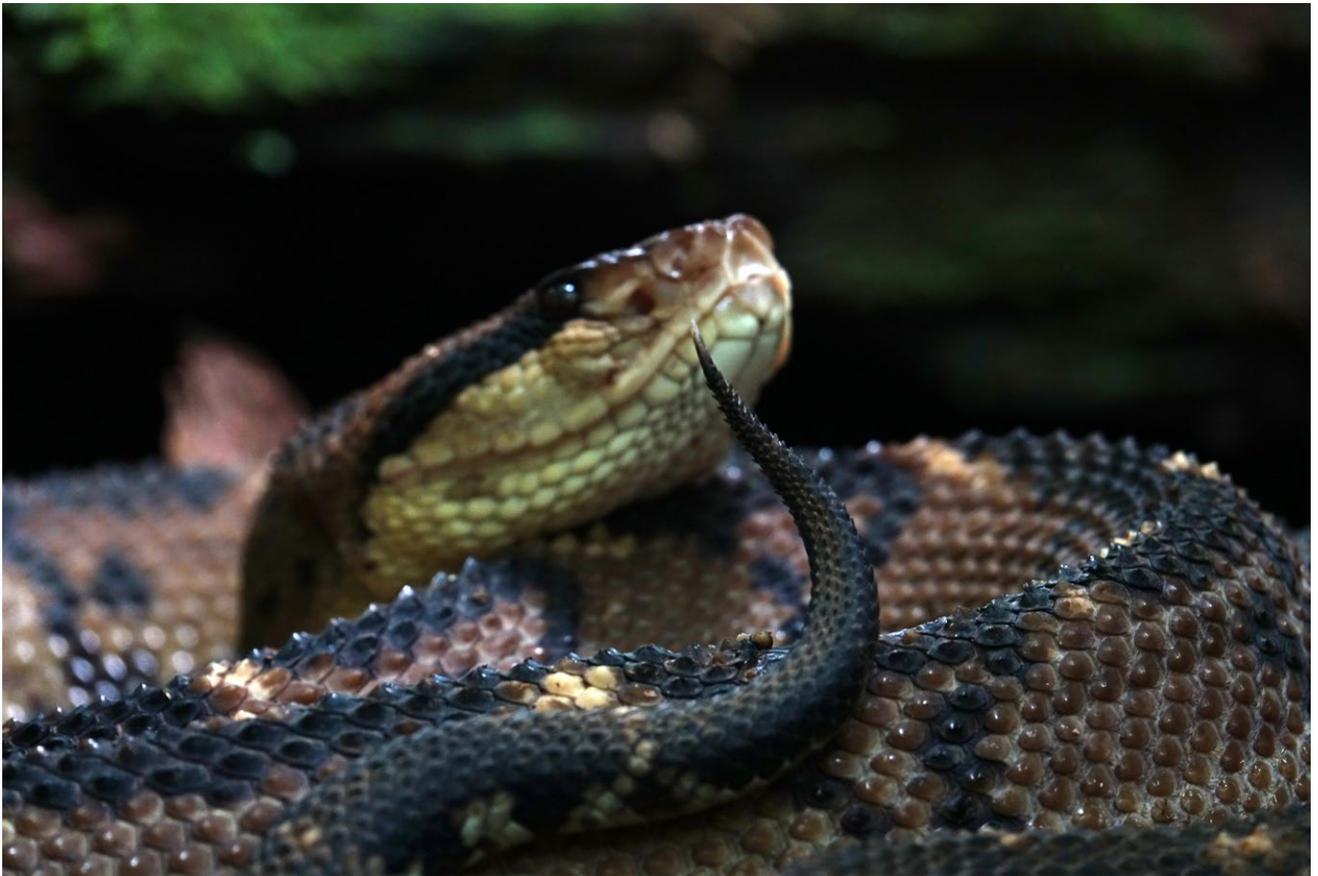


Fig. 33. Hembra de *Lachesis stenophrys* in situ ondulando su cola. Foto: César Barrio-Amorós / Doc Frog Photography / CRWild.

in situ durante el día (Fig. 33) en septiembre de 2017. Luego de fotografiarla y alejarla aproximadamente 20 m del camino por razones de seguridad, mientras se continuaba filmando y fotografiando a este individuo totalmente en calma, de repente comenzó a realizar lentos movimientos con su cola (ver: <https://www.youtube.com/watch?v=DJ2Jtm5c7qo>). Dos días después, un guía naturalista (J. Solís) nos informó que se habían visto otras dos mayabueyes (probablemente machos) en la misma zona exacta. Quizás esos machos estaban cerca porque la hembra estaba liberando feromonas para atraer machos y aparearse (ver más abajo en la sección Reproducción).

Reproducción

Lachesis es la única víbora (Crotalinae) ovípara del Nuevo Mundo (Amarel 1925). No se sabe mucho sobre su actividad reproductiva en la naturaleza. La mayoría de los datos de reproducción conocidos se obtuvieron en cautiverio y se pueden consultar en Ripa (2001), Campbell's y Lamar (2004) y la literatura que se menciona a continuación. Ponen

de 6 a 20 huevos, normalmente entre 7 y 10.

Se reportan pocos datos directos de patrones reproductivos *in situ*. Algunas excepciones se encuentran en Alves et al. (2014) que tratan aspectos reproductivos de *Lachesis muta* en el bosque atlántico brasileño, y Fuentes y Corrales (2016), que presentan datos reproductivos *in situ* de *L. acrochorda* en Panamá.

Un colega, Héctor de Burgos nos comenta que el 20 de noviembre de 2018 encontró una nidada de siete huevos de *Lachesis muta* en el interior de un árbol caído cerca de Iquitos, Perú. La nidada se hallaba dentro de un tronco hueco, junto con otros siete huevos más viejos y eclosionados (evidentemente de otra nidada). Los tomó y los incubó hasta que nacieron. El 1 de enero de 2019, los siete eclosionaron y los juveniles se encontraban en perfecto estado de salud; después de un año de cautiverio estaban comiendo bien.

Casi nada se conoce sobre la actividad reproductiva de *L. melanocephala*, además de lo publicado por

Ripa (1994) y De Plecker y Dwyer (2020) siempre en especímenes en cautiverio. Un desafortunado encuentro el 3 de abril de 2014 involucró a una pareja de cazadores en los alrededores del Parque Nacional Corcovado (Península de Osa, Costa Rica) que acababan de matar a dos plato negros; ambas hembras estaban juntas en una madriguera, custodiando 22 huevos, probablemente de al menos 2 nidadas. Según Ripa (1994) el período de incubación de *L. melanocephala* es de 67 a 75 días con temperatura y humedad similares a la de su hábitat natural. Según De Plecker y Dwyer (2020), la actividad reproductiva de *L. melanocephala* en el Parque Reptilandia, que se encuentra en el área general de distribución de la especie, es alta en octubre, cuando se desarrolla la mayor parte de la acción. El combate ritual y / o el apareamiento pueden extenderse hasta enero. Después de 138-144 días, las hembras ponen los huevos y la incubación necesita de 74 a 98 días hasta nacer (De Plecker y Dwyer 2020). La eclosión suele coincidir con el comienzo de la temporada de lluvias (mayo-julio), que ofrece muchas presas posibles para los jóvenes. Los recién nacidos probablemente permanezcan dentro de la madriguera por un tiempo, o en los alrededores inmediatos, hasta que comiencen a esparcirse en busca de nuevos territorios.

Se ha reportado reproducción ex situ exitosa en todas las especies de *Lachesis*: Ripa (1994), Chacón y Valverde (2004), Corrales et al. (2014) y Camina et al. (2020) publicaron sobre *L. stenophrys*; Ripa (1994) y De Plecker y Dwyer (2020) criaron con éxito *L. melanocephala*; Boyer y col. (1989), Corrales et al. (2016) y de Souza (2007) aportaron datos sobre *L. muta*, este último sobre poblaciones atlánticas brasileñas; finalmente existen solo dos reportes de reproducción en cautiverio de *L. acrochorda*: Henao-Duque y Corrales (2015) y Fuentes y Corrales (2016).

El serpentario del ICP está trabajando actualmente en recintos de cría con cámaras, lo que permite al personal observar con atención el comportamiento de reproducción de *L. stenophrys*. En los últimos intentos de reproducción de matabuey atlántica, GC pudo notar en los videos un comportamiento de movimiento caudal de cuatro hembras diferentes

varias veces, como una respuesta receptiva durante la presencia de un macho (ver más arriba sobre el movimiento de la cola). Este evento también se vio en una ocasión en *L. melanocephala*. Un factor determinante para la reproducción de la especie fue introducir al macho en el recinto de una hembra que apenas mudaba la piel, estimulando al macho de inmediato. En este sentido, el macho toma la iniciativa, arrastrándose sobre la hembra enroscada, probablemente alentando sus movimientos caudales. Quizás esto la ayude a rociar feromonas en el medio ambiente, llevándolo al siguiente paso, el cortejo. Ese cortejo de los machos suele ser muy rudo, en el que el macho domina a la hembra con movimientos bruscos, frotando sus escamas dorsales contra las de la hembra, para luego introducir uno de los hemipenes, moviendo la cola arriba y abajo.

Ripa (1994) y Corrales et al. (2016) reportaron sobre el período de gestación de las verrugosas, con un total de 95-101 días para *L. melanocephala*, *L. stenophrys* y *L. muta*. Esto siempre es difícil de evaluar, ya que es casi imposible saber qué evento de apareamiento desencadenó la fertilización. Existen diferentes técnicas para estimular la reproducción en parejas adultas antes del momento en que se juntan, y cuando eso sucede deben permanecer al menos durante dos meses. En este sentido, es difícil decir cuánto tiempo dura la gestación, ya que pueden aparearse en diferentes momentos durante este proceso. En 2018 en el serpentario del ICP, el personal juntó dos hembras de *L. stenophrys* con el mismo macho, grabando todo el proceso con cámaras. Para ambas hembras el período de gestación fue de 147 y 148 días (GC, obs. pers.). Grabaron por cámara, varios intentos de cortejo, pero solo un evento de copulación del macho a cada hembra. Camina y col. (2020) reportan 141 días de gestación en *L. stenophrys*, desde la primera cópula (que no es seguro que sea la correcta).

El tiempo de incubación informado en cautiverio para todas las especies de *Lachesis* es de 74 a 79 días (Switak 1969; Boyer et al. 1989; Ripa 1994, 1999; Eisele 2009; de Souza 2007; Corrales et al., 2014; Corrales et al. 2016; Fuentes y Corrales 2016; Camina et al. 2020), extendido a 74-98 en *L. melanocephala* (De Plecker y Dwyer 2020). Los huevos de *L. stenophrys* en el ICP tomaron 83 días



Fig. 34. *Lachesis muta* adulta de Igrapiuna, Bahía, Brasil. Este individuo estaba activo y compartía su guarida con un armadillo. Foto: Diego A. Flores.

de incubación con un rango de temperatura de 24-28 ° C y una humedad entre 85 y 95%.

Con respecto a la temporada de reproducción en *Lachesis*, en el Zoológico de Dallas, después de años de intentos fallidos de reproducción con *L. muta* en cautiverio, los cambios en los niveles de temperatura y humedad finalmente llevaron a la reproducción (Boyer et al. 1989). En Venezuela, no es evidente una temporada de reproducción bien marcada para *L. muta* en la naturaleza y se pueden encontrar neonatos en diferentes épocas del año (Corrales et al. 2016). En Brasil, de Souza (2007) informó que “no existe una “temporada de reproducción” concreta para *L. m. rhombeata* en la naturaleza “. Las especies de *Lachesis* parecen estimularse sexualmente por frentes fríos y tormentas que desencadenan un comportamiento reproductivo en lugar de un período específico de fertilidad; sin embargo hay que acotar que por ejemplo en el Pacífico de Costa Rica (hábitat de *L. melanocephala*) la temporada de tormentas empieza en mayo y se extiende hasta octubre); las nidadas y las crías se pueden encontrar durante

todo el año (Ripa 1994; Boyer et al. 1989; de Souza 2007; Turner et al. 2008; Henao-Duque y Corrales 2015; Corrales et al. 2016; Fuentes y Corrales 2016). Sin embargo, vemos al menos en Costa Rica que tanto *L. stenophrys* como *L. melanocephala* tienen una actividad de reproducción bastante estricta durante la temporada de lluvias, ya que desaparecen durante la estación seca.

Se sabe que las verrugosas pasan mucho tiempo en cavidades o madrigueras subterráneas (Fig. 34) hechas por Pacas (*Cuniculus paca*), agutíes (*Dasyprocta* spp.) y Armadillos (*Dasyus novemcinctus*). Esto está en consonancia con el conocimiento general de los cazadores que han informado que encuentran verrugosas que protegen los huevos dentro de las madrigueras de mamíferos.

Este tipo de cavidades subterráneas tienen las condiciones adecuadas para la incubación de los huevos, y la vigilancia materna es una ventaja importante contra los mamíferos excavadores activos como los armadillos (*Dasyus novemcinctus*), que se conoce que son aficionados a los huevos en la naturaleza (Ditmars 1910;



Fig. 35. Juvenil de *Lachesis stenophrys* del sur de Costa Rica, encontrada durante la mañana. Foto: Bert Jonckheere.



Fig. 36. *Lachesis stenophrys* juvenil en el Parque Nacional Chagres, Panamá. El individuo fue visto alrededor de la medianoche de marzo de 2011. Foto: Edgar Pérez.



Fig. 37. Juvenil de *Lachesis acrochorda* de la Reserva Canandé, Esmeraldas, Ecuador: Encontrado durante el día enrollado. Foto: Carlos Martínez Rivera.



Fig. 38. Juvenil de *Lachesis acrochorda* encontrado en medio de un sendero forestal al mediodía, de la Comarca Kuna de Wargandi, Panamá. Foto: Abel Batista.



Fig. 39. Juvenil de *Lachesis muta* de 52 cm cpn restos del cordón umbilical descansando a la entrada de una madriguera en el Municipio Caripe, Monagas, Venezuela. Foto: Diego A. Flores.

Mole 1924; Ripa 1994; Wainwright 2002; Campbell y Lamar 2004; de Souza 2007; Turner et al. 2008; Henao Duque y Corrales 2015; Fuentes y Corrales 2016). Sin embargo, ya sabemos que las cuaimas pueden compartir madrigueras con los mismos armadillos, agutíes y pacas, incluso en algunas ocasiones, junto a ellos. Dean Ripa comentó a GC que en la Península de Osa, dos cazadores estaban cavando una madriguera de paca y encontraron tres *L. melanocephala* enrolladas, pero no hay evidencia de esto.

Juveniles

No se sabe mucho sobre las primeras etapas de vida de los jóvenes después de eclosionar. Las *Lachesis* recién salidas del huevo probablemente permanezcan bajo tierra en el interior de la madriguera que las vio nacer (Dr. Antonio Suzart Argolo; Carlos Coronado, com. pers. A DAF) durante semanas o incluso meses.

Un colaborador, Bert Jonckheere, hizo algunas observaciones interesantes sobre juveniles de

L. stenophrys en el sur del Caribe de Costa Rica. Observó uno a las 9: 45h (Fig.35) del 14 de enero de 2016, otro a las 18: 45h del 23 de diciembre de 2015 y otro a las 10: 35h del 30 de diciembre de 2016 en la misma localidad del Caribe sur de Costa Rica. En Panamá, Edgar Pérez encontró un juvenil en el Parque Nacional Chagres (Fig. 36). Asimismo, Carlos Martínez Rivera, durante su visita a la Reserva Forestal Canandé en el Chocó Ecuatoriano, tuvo la oportunidad de observar una *L.acrochorda* joven descansando enrollada durante el día (Fig. 37). Abel Batista observó otra *L.acrochorda* joven en Panamá (Fig. 38). En Venezuela, DAF reportó ocho crías de *L. muta* en diferentes fechas, alrededor de 1000 m en el Municipio Caripe, Monagas, en diferentes microhábitats terrestres (bajo troncos, sustrato rocoso, contrafuertes de árboles y hojarasca; Corrales et al. 2016) (Fig.39). Steffen Reichle fotografió a un joven en la transición entre selva tropical y la selva seca, en la Chiquitania, Bolivia (Fig. 40). Los individuos subadultos, de alrededor de un metro de largo, son aún más raros. Omar Entiauspe pudo fotografiar uno en Bahía, Brasil (Fig. 41) y Marisa Ishimatsu fotografió otro de tamaño similar cerca de Iquitos, Perú (Fig. 42).



Fig. 40. *Lachesis muta* juvenil de unos 60-70 cm de Chiquitania, Bolivia. Foto: Steffen Reichle.



Fig. 41. *Lachesis muta* juvenil de 90-100 cm de Itacaré, Bahía, Brasil. Foto: Omar Entiauspe.



Fig. 42. Subadulto de *Lachesis muta* de unos 100 cm cerca de Iquitos, Loreto, Perú. Foto: Marisa Ishimatsu.



Fig. 43. Cría de *Lachesis melanocephala* de unos 50 cm, nacida en el Parque Reptilandia, Costa Rica. Foto: Roel de Plecker.

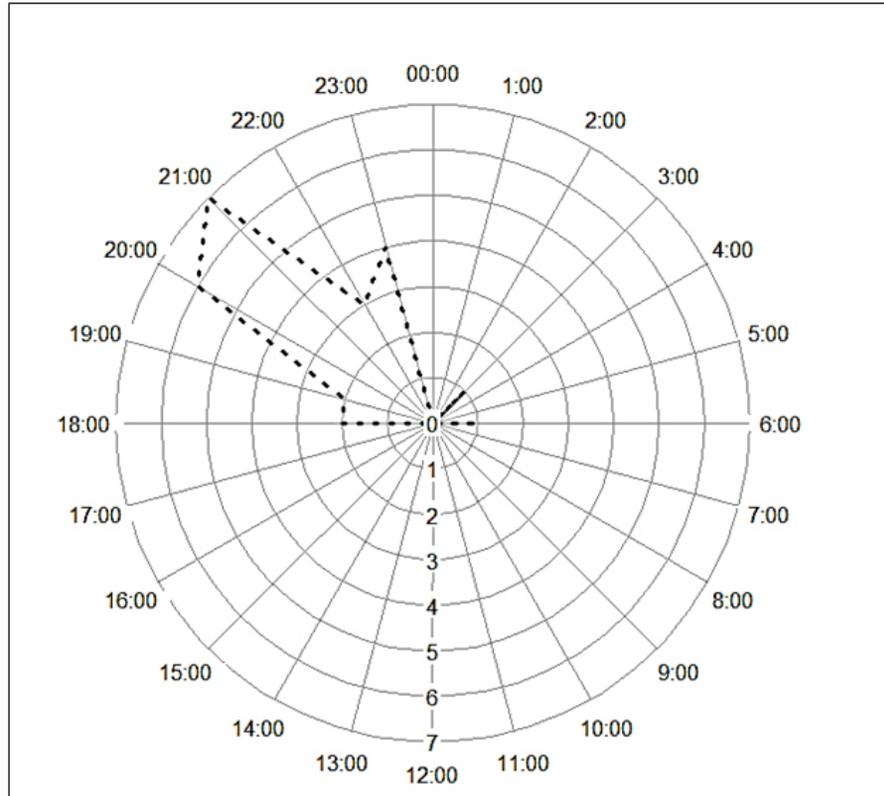


Fig. 44. Gráfico circular que muestra el período de actividad de *L. muta* a lo largo del día (24 h); el número interno describe la frecuencia y el número externo las horas del día.

No tenemos conocimiento de ningún juvenil de *L. melanocephala* fotografiado in situ, la Fig.43 muestra un individuo muy joven de alrededor de 50 cm eclosionado en el Parque Reptilandia, Costa Rica (De Plecker y Dwyer 2020).

La hora de la *Lachesis*

Dado que *Lachesis* es un género casi estrictamente nocturno, es raro encontrarlo activo durante el día. Se puede ver a los individuos descansando totalmente enrollados y bien camuflados, esperando las horas nocturnas para continuar su actividad (forrajeo de presas y/o guaridas, búsqueda de pareja, etc.). Una hembra de *L. melanocephala* en la península de Osa en Costa Rica estuvo descansando todos los días durante al menos dos meses (mayo y junio) sin usar ninguna madriguera (Eduardo Castro, com. pers.). En ese lugar, dos *L. melanocephala* marcadas fueron seguidas diariamente usando un transmisor de radio, hasta que ambos desaparecieron en julio en madrigueras. Una hembra adulta de *L. stenophrys* fue vista en el Parque Nacional Braulio Carrillo en

Costa Rica enrollada cerca de un sendero forestal. Esa hembra liberó feromonas (ver más arriba en la sección Movimientos caudales). Dos días después, un guía naturalista de la zona (J. Solís) se dirigió al mismo lugar, observó a la hembra alrededor de las 8.00 am y vio a dos machos muy activos y probablemente a otro (que escapó sin poder ser bien visto e identificado). Es casi seguro que se trataba de machos que buscaban a la hembra que había emitido las feromonas.

Los datos tomados en el NE de Venezuela por DAF (28 registros con período de tiempo preciso) muestran que 21 de las 28 serpientes se encontraron activas, siendo el pico de actividad entre las 20:00h y las 23:00h (Fig. 44). Aun así, se encontró un macho activo a las 3:00 am y otro a las 6:25 am. Por supuesto, estos datos pueden estar sesgados, ya que normalmente el esfuerzo de búsqueda se concentra entre las 20.00 y las 12.00 horas. El mismo patrón se observó en seis *surucucús* rastreadas por radio en el bosque atlántico brasileño que mostraban movimiento nocturno temprano. Este patrón puede correlacionarse con la alta temperatura corporal acumulada y la actividad



Fig. 45. *Lachesis muta* adulta cruzando nadando un río (Esequibo, Guyana). Foto: Steve Townson / Amazon-Angler.

nocturna habitual de las víboras neotropicales (Sazima 1988, Oliveira y Martins 2001, Tozetti y Martins, 2013), lo que indica una búsqueda de un lugar para emboscarse o una forma de evitar a los depredadores (Gibbons y Semlitsch 1987, Bonnet et al. 1999). Por lo general, los machos son siempre los primeros en iniciar su actividad a primera hora de la noche y los últimos en descansar:

Estas observaciones en áreas forestales, rurales, carreteras y zonas antrópicas, en ambos rincones de su distribución (NE Sudamérica, NE Venezuela; y Centro este de Sudamérica, Mata Atlántica), demuestran que este patrón de actividad puede ser un aspecto general de *L. muta* dentro de su distribución. En sustratos muy arenosos, como en los planos costeros de Surinam, *L. muta* espera hasta tarde (a veces medianoche) para salir de su madriguera, ya que la arena conserva el calor mucho más que otros sustratos (hojarasca, barro, etc.). Por supuesto, eso depende del suelo y las condiciones del bosque (D. Ripa com. pers. a QD; Dick Lock, com. Pers.). En caso de necesidad, *Lachesis muta* puede estar activa en cualquier momento y

se encuentra en una variedad de situaciones, tan extremas como nadar para cruzar un río tan ancho como el Esequibo en Guyana (Fig. 45).

Movimientos

En Costa Rica, los encuentros diurnos ocurren entre campesinos que limpian o trabajan el bosque, reportando enormes rollos de serpientes durmiendo, hasta que por regla general, la serpiente es eliminada. Desafortunadamente, es imposible saber si estas bellas durmientes son machos o hembras. En nuestra opinión, los individuos que descansan durante el día fuera de las madrigueras son normalmente machos, mientras que las hembras suelen estar dentro o muy cerca de sus refugios subterráneos. Una hembra rastreada por radio de *L. melanocephala* se movió un máximo de 50 m² en unos tres meses, probablemente acababa de poner huevos (E. Castro, com. pers.).

Greene y Santana (1983) informan de tres individuos de *Lachesis stenophrys* marcados por radio en La

Selva, Sarapiquí, Costa Rica. Se siguió a una hembra de 90 cm que permaneció 3, 6 y 25 días en cada sitio y se trasladó unos 50 m². Ella solo se movió el 1% del tiempo. El resto del tiempo estuvo inmóvil, pasando el día bajo pequeñas plantas, pero la noche, alerta y expuesta en el suelo del bosque. La noche 24 se comió un roedor que pesaba el 40% de su propio peso (lo que no es la norma, ver más abajo en Presas y depredadores) y permaneció inactiva durante 9 días más.

Durante todo el año 2017, DAF monitoreó seis *Lachesis muta* en la Reserva Ecológica Michelin, IGRAPIUNA, Bahía, Brasil. Todos los individuos usaban senderos de mamíferos para moverse dentro de su territorio. Los caminos se modelaban debido al constante uso de agutíes (*Dasyprocta leporina*) y otros mamíferos de tamaño mediano. Las surucucús usaban un sendero para ir a un lugar de su área de campeo y otro diferente para regresar al primer último lugar. Estos senderos estaban tanto bajo áreas cubiertas de dosel como en brechas forestales. Este evento en particular se observó ocho veces mostrando una disposición no aleatoria.

Presas y depredadores

Para ser víboras tan grandes, y sabiendo que otros Viperidae son capaces de tragar presas considerables varias veces el diámetro del cuerpo de la serpiente (ver, por ejemplo, Ripa 2001 para *Bothrops asper*, Morgan o Barrio-Amorós 2015 para *Bothriechis schlegelii*), las verrugosas están adaptadas a comer presas relativamente pequeñas. El tamaño de la presa no suele superar los 200-250 gr (máximo 525 gr; Ripa 1999). Las principales presas de *Lachesis* incluyen roedores y marsupiales de tamaño pequeño a mediano. Las presas favoritas al menos en América Central son las ratas espinosas (*Proechimys*, *Orozomys*, *Droechimys*), y la abundancia relativa de la serpiente se basa en gran medida en la disponibilidad de este tipo de presa. Las ratas espinosas son atraídas por semillas y frutos de varias palmas como *Welfia* sp. (Greene y Santana 1983). La presencia de *Lachesis* sin duda vendrá determinada por la presencia de *Proechimys* u otras presas de mamíferos similares en un hábitat adecuado. Hasta donde sabemos, no

existen registros de que *Lachesis* se alimente de anfibios (aunque Carrillo de Espinoza (1970) los menciona de pasada sin demostrarlo), aves u otros reptiles, pero no podemos descartar la posibilidad, al menos en individuos jóvenes, de alimentarse de elementos tan abundantes como los anfibios. Incluso las crías recién eclosionadas de *Lachesis* tienen el tamaño adecuado para tragar pequeños roedores. Una cuestión de interés aún no resuelta es por qué los recién nacidos de *Lachesis* tienen colas de color rosa a rojizo. En teoría, no realizan ningún movimiento-señuelo con la cola para atraer a las presas (ya que alimentan de roedores desde que nacieron) y, por supuesto, esos mamíferos nunca se sentirían atraídos por el movimiento de una criatura "parecida a un gusano". Pero entonces, ¿por qué ese color?

Las verrugosas mantienen su mordisco hasta el final del envenenamiento (Fig. 46), y luego proceden a tragar la presa. Esa actitud debe tener el efecto de minimizar la probabilidad de perder presas pequeñas y rápidas.

Por otro lado, *Lachesis* puede convertirse en presa de algunos depredadores, obviamente en función de su tamaño. Uno de ellos podría ser la mussurana (*Clelia* spp.), que se alimenta especialmente de serpientes venenosas, pero dependiendo completamente del tamaño del depredador y la presa (recuerden que las mussuranas pueden incluso tragar presas más grandes que ellos mismos: ver Barrio-Amorós y ter Harmsel 2017). Otro temible devorador de serpientes es *Drymarchon*. En Costa Rica, *D. melanurus* es simpátrico con *L. melanocephala* en la península de Osa y con *L. stenophrys* en la vertiente del Caribe. Existe un informe no confirmado de un caso de *D. melanurus* de alrededor de 1,80 m cerca de Turrialba (provincia de Limón) que vomitó una *L. stenophrys* subadulta de alrededor de 1,20 m (Minor Camacho y Miguel Solano a Esteban Arrieta, com. pers.; desafortunadamente, una foto de deficiente calidad muestra solo al depredador después de vomitar a la presa y no es una prueba total de este evento). En el Amazonas, *Drymarchon corais* sin duda puede ser un depredador importante de *L. muta*. Alexander Blanco (com. pers. a DAF), un investigador de águilas harpías en Venezuela, encontró pedazos de *Lachesis* en nidos de águilas



Fig. 46. *Lachesis muta* adulta sosteniendo una presa; cerca de Iquitos, Perú., Foto: Christopher Gillette.

harpías en Imataca, Venezuela. Los búhos grandes también podrían cazar pequeñas *Lachesis*, así como los mustélidos, zorros, zarigüeyas, pecaríes y felinos. En relación con los pecaríes de collar (*Pecari tajacu*), la Reserva Biológica La Selva cerca de Sarapiquí, Costa Rica, era bien conocida por tener una considerable población de *L. stenophrys*, estudiada por Harry Greene en los años ochenta. La población de pecarí de collar era estable en esos días debido a la presencia de grandes depredadores. Hoy en día, los jaguares son muy escasos en La Selva y la población de pecaríes ha adquirido dimensiones casi de plaga. *Lachesis stenophrys* no se ha vuelto a observar (a pesar de ser una de las estaciones biológicas tropicales más exploradas del mundo), desde principios de los noventa, por lo que parece una relación directa entre la población desmesurada de pecaríes y la extinción local de *L. stenophrys*. Por otro lado, en Rancho Quemado, Península de Osa, la población de chanchos de monte (*Tayassu pecari*) está controlada y defendida de cazadores, y la población de *L. melanocephala* es saludable. Las relaciones entre suidos y serpientes debería ser evaluada de forma más extensa.

Pero el ser humano, como siempre, es la principal preocupación de estas serpientes (no al contrario). Al ser tranquilas durante el día y poderse matar relativamente fácil, muchos nativos de las Américas utilizan *cuaimas* como recurso alimenticio, como los Yanomami en Venezuela (Fig. 47), o conservan la piel como trofeo, como los nativos Achuar en Ecuador. Pero por norma general, las *Lachesis* son asesinadas solo porque son serpientes, con el plus de ser grandes y venenosas. La amenaza más crítica para todas las especies es la destrucción del hábitat (Maxwell et al. 2016) y, por lo tanto, a veces se pueden ver individuos en áreas recientemente habitadas o después de que se hayan destruido extensos bosques (Fig.48), o deambulando por áreas de reciente construcción, pueblos en expansión por ejemplo, como este subadulto de surucucú visto cerca de un ancianato en una pequeña villa de Bahía, Brasil, que fue lamentablemente eliminado (Fig. 49).

Lachesis puede tener una amplia variedad de parásitos. Desde animales débilmente infestados con *Porocephalus crotali* (Pentastomida) (Barrio-



Fig. 47. Las cuaima piñas, como la mayoría de la fauna del reino neotropical, pueden verse, según la perspectiva, como animales terribles o como fuente de alimento. En este caso, una desafortunada *Lachesis muta* se está cocinando mientras un nativo Yanomami espera para consumirla; Amazonas, Venezuela. Foto: Charles Brewer-Carías.



Fig. 48. Una *Lachesis stenophrys* de cruzando un camino de tierra durante el día cerca de Turrialba, Cartago, Costa Rica. Apparently esa zona fue despejada recientemente, y esta camioneta turística se detuvo para observar a este animal completamente desorientado. Foto: Minor Camacho.



Fig. 49. Subadulto de *Lachesis muta* visto en las afueras de un pequeño pueblo cerca de Bahía, Brasil. Desafortunadamente, como muchas otras serpientes descubiertas cerca de asentamientos humanos, fue asesinada. Foto Rogerio Borges.

Amorós et al. 2011), hasta severamente infestados por nematodos (*Hastospiculum onchocercum*) (Araujo-Filho 2013), las infecciones parasitarias pueden ser una de las causas de muerte de individuos silvestres capturados cuando están en cautiverio (Eatherley 2015) especialmente aquellos por el gusano pulmonar *Rhabdias* (Campbell y Lamar 2004).

¿Son las *Lachesis* raras o simplemente difíciles de encontrar?

Esta es una pregunta interesante. Edward Taylor (1951), uno de los colectores más destacados de Costa Rica durante los años cincuenta del pasado siglo, ya consideraba a *L. stenophrys* como una serpiente rara en ese país. Incluso antes, en 1910, el coleccionista de Trinidad y Tobago Howel Mole escribió a Raymond Ditmars (a cargo de Bronx Reptile House en ese momento) disculpándose porque las *bushmasters* no eran tan frecuentes en la isla como antes, debido a la introducción de mangostas (Eatherley 2015). Varios herpetólogos activos durante las últimas décadas (desde los 50 hasta los 80 o incluso los 90) consideran a *Lachesis* como un elemento relativamente común del bosque primario que estudiaron, sin importar el país en la distribución del género. Sin embargo, los datos de campo actuales tomados por herpetólogos durante el siglo XXI indican lo contrario. En Venezuela, las cuaimas (*L. muta*) se consideran muy raras en general, pero pueden ser relativamente comunes en algunas áreas apropiadas. En un estudio de 3 meses al sur del río Orinoco, en una concesión minera de oro rodeada por bosque primario al sur de El Manteco, Bolívar, Barrio-Amorós et al. (2011) reportaron tres especímenes. En el macizo de Turimiquire (cadena costera nororiental de Venezuela) esta especie no es rara en comparación con el sur del país y el bosque atlántico de Brasil. DAF encontró utilizando el mismo esfuerzo de muestra un individuo cada 12,3 horas de búsqueda, lo que demuestra que en esta región la especie es más común que en los bosques atlánticos (un individuo cada 32,5 horas). La densidad por localidad en serpientes está altamente correlacionada con las condiciones del hábitat, la disponibilidad de presas, la densidad de depredadores y la disponibilidad de microhábitats

que no utilizan las especies de serpientes simpátricas (Perrin y Bodijt 2001; Lind et al, 2005, Luiselli 2006). Por supuesto, otra desventaja importante para la detección de *Lachesis* es su increíble cripsis, que las hace básicamente invisibles cuando están fuera de las madrigueras (Fig. 50).

En Costa Rica, la situación es muy diferente para cada especie. La plato negro solo se conoce de un área de distribución total de 4.828.15 km², que es la distribución más pequeña entre las *Lachesis* (ver más abajo en la sección de Conservación). A pesar de que existen algunos registros antiguos del Pacífico central (Solórzano 2004), el área de distribución aceptada actual se limita al sur de Costa Rica, de 0 a 1873 msnm (González-Maya et al. 2014) y una localidad de Panamá cercana a la frontera de Costa Rica (ver arriba en Taxonomía y distribución). En toda el área de distribución, su abundancia siempre se ha considerado muy baja. Durante los años ochenta, algunos colectores exportaron varias *L. melanocephala* del país, estableciendo la actual población reproductora de plato negro en los Estados Unidos y Europa (Ripa 2001). Entrevistando a diferentes pobladores locales, queda clara la tendencia a la reducción de sus poblaciones, principalmente debido a la pérdida de hábitat y al aumento de la caza ilegal. Si bien los campesinos locales ofrecen un panorama en el que alrededor de los años 60 y 70, la plato negro no era infrecuente, y se podían encontrar o matar de 1 a 10 individuos al año, ahora muchos de ellos no han visto una en 20 o 30 años. Otra observación interesante vincula el destino de *Lachesis melanocephala* con el aumento de las poblaciones de pecarí de collar, ya que originalmente los pecaríes habitaban las tierras bajas, cerca de la costa, manglares y zonas ribereñas de grandes ríos, y debido al desarrollo turístico a lo largo de las costas, han ido invadiendo las colinas cercanas hasta la cima de las montañas (E. Núñez, com. pers.), que es el hábitat más propio de la especie. Algunos campesinos confirman que los pecaríes destruirán cualquier serpiente que encuentren.

Por otro lado, *L. stenophrys* en la vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca todavía puede ser relativamente común en áreas apropiadas y no perturbadas. Recientemente se nos informó de



Fig. 50. El microhábitat de *Lachesis* está constituido por arbustos bajos, palmeras y una gruesa capa de hojarasca. Encontrar uno en tal situación no es fácil. Prueba tu suerte en esta imagen. Foto: César Barrio-Amorós / Doc Frog Photography / CRWild.

cuatro ejemplares vistos a principios de septiembre de 2017 en un solo camino en un lapso de pocos días (3 en una sola mañana) en el Parque Nacional Braulio Carrillo, Costa Rica. Lo mismo es cierto para una ubicación en el sur del Caribe de Costa Rica, donde los lugareños están comenzando a interesarse y están recopilando datos sobre la especie. Allí, se hicieron 16 observaciones anecdóticas en 2017.

Si bien *Lachesis muta* se considera rara de encontrar a través de toda su distribución general, algunos lugares en particular parecen tener una densidad más alta que otros (los alrededores de Iquitos, Perú, por ejemplo). En Ecuador, Darwin Núñez, un herpetólogo en la provincia de Zamora Chinchipe, desde 2008 ha observado 18 yamungas en los últimos años: 15 *L. muta*, 11 en la parte alta de Nangaritza (provincia de Zamora-Chinchipe), 2 en el Parque Nacional Yasuní (Napo-Pastaza) y 2 en el Parque Nacional Llanganates (Pastaza-Napo); y 3 *L. acrochorda*, 2 en Tesoro Escondido (Esmeraldas) y 1 en el bosque Mashpi Lodge, provincia de Pichincha. En la misma Reserva, Mashpi, occidente de Ecuador, en 2015 durante 8 meses, JC pudo observar 2 adultos de *L. acrochorda*, pasando 5 noches al

mes en la reserva. Otros cuatro individuos fueron reportados en 2016 por guías y turistas (Carlos Morozco com. pers.). En Nuquí, Departamento de Chocó, Colombia, se encontraron tres individuos de *L. acrochorda* (2 en la misma noche, 1 temprano en la mañana) en un período de 7 días en abril de 2020 (Pablo Montoya, com. pers.).

Conservación

Las serpientes venenosas son difíciles de proteger por una variedad de razones. Evidentemente se tiene la conciencia de que son peligrosas y ponen en riesgo vidas humanas. Incluso las especies que se ha demostrado son raras en la naturaleza o que están circunscritas a pequeñas áreas de distribución generalmente no están protegidas por la ley, o incluso no son consideradas por la UICN. De todas las *Lachesis*, sólo la subespecie *L. muta rhombeata* fue considerada por la UICN como VU (Vulnerable: cuando se enfrenta a un alto riesgo de extinción en la naturaleza; Martins y Marques 2000). Sin embargo, hemos visto que esta subespecie no es

válida actualmente, dejando a *Lachesis muta* como no evaluada. Este hecho deja a las poblaciones aisladas del Atlántico totalmente desprotegidas y en peligro de extinción. El Bosque Atlántico original restante (hogar de la población aislada de *L. muta (rhombeata)* era del 7% en 2008 (Turner et al. 2008). Actualmente, la UICN no evalúa ninguna especie de *Lachesis*. *Lachesis melanocephala*, con un polígono de distribución total área de 4.828.15 km², es el taxón distribución más restringida y con mayor amenaza para su supervivencia. Cuando se toma en consideración solo la cantidad de cobertura forestal en esa área, ésta disminuye drásticamente a 1,920.71 km²; y de esta cubierta boscosa, no hay medida precisa de lo que corresponde a selva primaria (el hábitat principal de la especie), lo que obviamente disminuye aún más el área potencial total. Si contamos el antiguo registro del Alto Los Guarumos cerca de Puriscal, entonces el polígono total crece considerablemente a 9,377.23 km², pero esto no sería pragmático, ya que no hay avistamientos recientes desde al menos 1968 cerca de Puriscal, y desde los años setenta alrededor del área de Quepos. Sugerimos considerar esta especie bajo la más alta categoría de la UICN, CR A2ac + 4 (ver UICN 2020 para una explicación de los criterios). También consideramos que *Lachesis stenophrys*, *L. achrochorda* y *L. muta* merecen un estatus de NT (Near Threatened=casi amenazada) debido a su escasez, a pesar de que poseen una distribución muy amplia. Sin embargo, este estado puede cambiar según las condiciones particulares de cada país. Por ejemplo, mientras que *L. achrochorda* aún debe estar bastante bien distribuida en el Chocó colombiano (probablemente mereciendo allí un estatus de LC menor preocupación), su distribución en Ecuador y Panamá debe ser revisada y verificada bajo los parámetros de la UICN y el SVE (ver abajo). De la misma manera, en Nicaragua, *Lachesis stenophrys* deberían ser consideradas como CR A1ac + B1, pero estos criterios no son aplicables en Costa Rica o Panamá. Otra calificación para organismos en peligro de extinción es el Puntaje de Vulnerabilidad Ambiental o EVS (por sus siglas en inglés; Wilson et al. 2013), utilizado recientemente como un método alternativo a los parámetros clásicos de la UICN (Johnson et al. 2015). Johnson y col. (2015) ya realizó una valuación EVS para los tres *Lachesis* centroamericanos,

dando los siguientes resultados. En una escala de 0 a 20 en la que cuanto mayor es el número, más amenazada está la especie, *Lachesis achrochorda* tiene una calificación de 14, mientras que *L. stenophrys* y *L. melanocephala* tienen una calificación de 17. Decir que *L. stenophrys* (cuya superficie de distribución es 20.138 km², 11 veces más grande que la distribución más pequeña de 1.920,71 km² de *L. melanocephala*) y *L. melanocephala* tienen exactamente la misma puntuación es, al menos, engañoso. Nuestra evaluación demuestra que los valores de EVS pueden ser subjetivos según el árbitro. Podemos afirmar que *L. stenophrys* tiene un valor de EVS de 17 (5 + 7 + 5 = distribución solo dentro de Centroamérica, pero no restringido a la vecindad de la localidad tipo + ocurre en dos formaciones vegetales o habitats + especies venenosas o imitadores de las mismas, que se matan al verlas = 17), mientras que *L. melanocephala* tiene un valor de 18 (6 + 7 + 5 = distribución limitada a Centroamérica en las cercanías de la localidad tipo + ocurre en dos formaciones + especies venenosas o imitadores de las mismas, muertas a la vista = 18). La diferencia en nuestra estimación es mínima, pero consideramos crítico agregar algo de peso a la situación real de *L. melanocephala*. También recomendamos un sistema más detallado que incluya uno con tantos datos objetivos como sea posible sobre la estimación de abundancia de la población. Esto debería reflejar, por ejemplo, que *L. stenophrys*, en habitats apropiados, es más abundante y / o detectable que *L. melanocephala*. Otra debilidad del sistema EVS en la medida del segundo componente, que otorga 7 puntos si la especie se encuentra en dos formaciones de vegetación y 8 si solo ocurre en una. Esto es engañoso, ya que una determinada especie puede tener un área de distribución más reducida en dos formaciones que en una (es decir, una especie puede habitar sólo una formación pero tener un área de distribución mayor que una que se encuentra en dos). Este es el caso de *Lachesis melanocephala*, que se encuentra en bosques húmedos de tierras bajas y también en bosques nubosos de tierras altas.

Así como en muchas otras partes, en el sur de Bahía, Brasil, la fragmentación del hábitat es uno de los principales factores de pérdida de biodiversidad, ya que algunos taxones se han reducido y restringido



Fig. 51. Ejemplar de *Lachesis muta* muerto en carretera en Caripe, Monagas, Venezuela, en un camino rural. Se sabe que los vehículos no pueden circular rápido en caminos rurales; por tanto, es muy probable que mucha gente quiera matar a cualquier serpiente que vean. Foto: Diego A. Flores.

a bosques primarios y áreas bien conservadas, pero este no es el patrón con las surucucús de esta región, ya que se han encontrado muchos animales en todas las etapas sucesionales de varios tipos de cultivos en la región, incluidas plantaciones de cacao (*Theobroma cacao*) en ambas formas (fincas agroforestales y monocultivo de cacao). De la misma forma se han hallado en plantaciones de caucho (*Leopoldinia piassaba*) y en otras. La *surucucú* es un depredador importante en este tipo de plantaciones, consumiendo ratas que pueden afectar al cacao (*Rhipidomys* sp., *Hylaiamys* sp., *Oligoryzomys* sp.). Las muertes en carretera y otros encuentros directos con humanos son algunas de las principales razones de la reducción de la población de la especie (Fig. 51). A pesar de estar en la Lista Roja de los vertebrados de Bahía (2017), DAF y colaboradores pudieron encontrar varios animales e registrar en los últimos dos años en su área de estudio en Bahía, Brasil: siete encuentros directos en busca de la especie; 11 encuentros ocasionales de personas asociadas al estudio; tres encuentros con cazadores; cinco encuentros con guardabosques; cuatro accidentes de serpientes en zonas urbanas y un accidente en una zona rural.

El esfuerzo dedicado a la conservación de estas serpientes debe dirigirse a la preservación del hábitat y la reducción de las interacciones con estos animales. Además, es necesario estudiar el tamaño de la población y la variabilidad genética de las poblaciones. Los esfuerzos para mantener y estudiar el género en cautiverio pueden ayudar a comprender sus ciclos de reproducción, comportamiento y muchos otros aspectos de su biología, pero parte de la producción de crías debería dedicarse a reintroducción en su hábitat. Para las serpientes tropicales en general, el esfuerzo principal debe ser preservar el hábitat y su conectividad.

Agradecimientos

Agradecemos a los siguientes amigos y colegas por facilitar, corregir o comentar información relevante sobre *Lachesis*: Ángel Sosa, Bert Jonckheere, Carlos Morozch, Cristian Porras, Jose Solís, Darwin Núñez, Dick Lock, Frank Fleming, Héctor de Burgos, Milton Salazar, Omar Torres, Pablo Montoya, Pedro Gomez Murillo, Roel De Plecker, Sebastian Hernandez, Sebastián

Valverde y Steffen Reichle. También agradecemos a Abel Batista, Bert Jonckheere, Bill Lamar, Carlos Martinez Rivera, Charles Brewer-Carias, Christopher Gillette, Cristian Porras, David Briceño, Dick Lock, Edgar Pérez, Jose Vieira, Kevin Martínez, Marco A. de Freitas, Mario Urriola, Marisa Ishimatsu, Mateo Giraldo, Minor Camacho, Omar Machado Entiauspe, Paulo R. Melo-Samapaio, Phillippe Kok, Rainer Deo, Roel de Plecker, Rogemif Fuentes, Rogerio Borges, por permitimos usar sus fantásticas fotos. Un agradecimiento especial al personal del Instituto Clodomiro Picado por el apoyo en diferentes proyectos de conservación ex-situ e in-situ de *Lachesis* sp., Especialmente a Aarón Gómez y Danilo Chacón. Un agradecimiento especial a la reserva ecológica Michelin Bahía, Brasil y a la comunidad de La Margarita en el municipio Caripe del estado Monagas por permitir y apoyar el trabajo de DAF. También queremos agradecer por su ayuda en el campo y por compartir información a Fernanda Werneck, Francesca Angiolani Larrea, Paulo Passos, Marcelo Gordo, Paulo Sérgio Bernarde, Rafael de Fraga, Pedro Salomão Ganança. A Alberto Blanco Dávila por su diligencia al ayudarnos a publicar el artículo en su versión en español en esta fantástica revista.

Referencias

- Alencar, L.R., T.B. Quental, T.B. Grazziotin, M.L. Alfaro, M. Martins, M. Venzon, and H. Zaher. 2016. Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 105: 50–62.
- Alves, F.Q., A.J.S. Argolo, and G.C. Carvalho. 2014. Reproductive biology of the Bushmaster *Lachesis muta* (Serpentes: Viperidae) in the Brazilian Atlantic Forest. *Phyllomedusa* 13: 99–109.
- Amarel, A. 1925. On the oviparity of *Lachesis muta* Daudin, 1803. *Copeia* 1925: 93–94.
- Amaral, A. 1948. Ofidios do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi* 10: 149–159.
- Araujo-Filho, J.A. de, C.R. de Oliveira, R. Waldemar Ávila, I. Joventino Roberto, and W. de Oliveira Almeida. 2013. *Lachesis muta* (Surucucu, Atlantic Forest Bushmaster). Parasitism. *Herpetological Review* 44: 692.
- Bahia. 2017. Portaria N° 37 de 15 de Agosto de 2017 - Torna pública a Lista Oficial das Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção do Estado da Bahia. Diário Oficial Bahia, Salvador, BA, Ano · CI · N° 22.240, 16 de ago. 2017.
- Barrio-Amorós, C.L. 2005. Fantastic herping in Venezuela's Guayana. *Reptiles Magazine* 13: 50–59.
- Barrio-Amorós, C. and R. ter Harmse. 2017. *Clelia clelia* (Daudin, 1803). Predation on larger prey. *Mesoamerican Herpetology* 4: 641–644.
- Barrio-Amorós, C.L., C. Brewer-Carías, and O. Fuentes. 2011. Aproximación preliminar a la herpetocenosis de un bosque pluvial en la sección occidental de la Sierra de Lema, Guayana Venezolana. *Revista de Ecología Latinoamericana* 16: 1–46.
- Beebe, W. 1946. Field notes on the snakes of Kartabo, British Guiana, and Caripito, Venezuela. *Zoologica* 31: 11–52.
- Bolaños, R., G. Muñoz, and L. Cerdas. 1978. Toxicidad, neutralización, inmunoelectroforesis de los venenos de *Lachesis muta* de Costa Rica y Colombia. *Toxicon* 16: 295–300.
- Bonnet, X., G. Naulleau, and R. Shine. 1999. The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biology Conservation* 89: 39–50.
- Bowler, J.K. 1975. Longevity of Reptiles and Amphibians in North American Collections as of 1 November, 1975. *SSAR Herpetological Circular* 6: 1–32.
- Boyer, D.M., L.A. Mitchell, and J.B. Murphy. 1989. Reproduction and husbandry of the Bushmaster *Lachesis m. muta* at the Dallas Zoo. *International Zoo Yearbook* 28: 190–194.
- Camina, A., N. Salinas, I. García-Delgado, B. Bautista, G. Rodríguez, R. Armendáriz, L. di Ienno, A. Angosto, R. Herrán, and G. Corrales. 2020. First report of reproduction in captivity of the Central American Bushmaster (*Lachesis stenophrys*) in a European zoo. *The Herpetological Bulletin* 151: 21–27.
- Campbell, J.A. and Lamar, W.W. 1989. *The Venomous Reptiles of Latin America*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Campbell, J.A. and W.W. Lamar. 2004. *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere. Volume 1*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Campbell, J.A. and W.W. Lamar. 2004. *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere. Volume 1*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.

- Carrillo de Espinoza, N., 1970. Contribución al conocimiento de los reptiles del Perú (Squamata, Crocodylia, Testudinata: reptilia). *Publicaciones del Museo de Historia Natural 'Javier Prado'*, Serie A. Zool. 22, 1–64.
- CEPF (Critical Ecosystem Partnership Fund). 2005. *Perfil del Ecosistema. Corredor de Conservación Chocó-Manabí, Ecorregión Terrestre Prioritaria del Chocó-Darién-Ecuador Occidental (Hotspot), Colombia y Ecuador. Versión Final. 11 de Diciembre del 2001 (Diciembre Actualizado de 2005)*. Critical Ecosystem Partnership Fund, Arlington, Virginia, USA.
- Chacón, D. and R. Valverde. 2004. *Lachesis stenophrys*. Reproduction. *Herpetological Review* 35: 68.
- Civrieux, M. de. 1998. *Los Chaima del Guácharo: Etimología del Oriente de Venezuela*. Colección V Centenario del Encuentro entre dos Mundos, 1492–1991, 1498–1998, No. 11. Banco Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Corrales, G., R. Meidinger, S. Rodríguez, D. Chacón, and A. Gómez. 2014. Reproduction in captivity of the Central American Bushmaster (*Lachesis stenophrys*, Serpentes: Viperidae), in Costa Rica. *Cuadernos de Herpetología* 28: 137–139.
- Corrales, G., A. Gómez, and D.A. Flores. 2016. Reproduction of the South American Bushmaster, *Lachesis muta* (Serpentes: Viperidae) in captivity. *Herpetological Review* 47: 608–611.
- Daudin, F.M. 1803. *Histoire Naturelle Générale et Particulière des Reptiles; Ouvrage faisant suite aux Œuvres de Leclerc de Buffon, et partie du Cours complet d'Histoire naturelle rédigé par C.S. Sonnini, member de plusieurs Sociétés savantes*. Tome huitième. L'Imprimerie de F. Dufart, Paris, France.
- de Plecker, R. and Q. Dwyer. 2020. First breeding of the Black-headed Bushmaster (*Lachesis melanocephala*) in Costa Rica. *Herpetological Review* 51: 57–64.
- de Souza, R.C.G. 2007. Reproduction of the Atlantic Bushmaster (*Lachesis muta rhombata*) for the first time in captivity. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 42: 41–43.
- Ditmars, R.L. 1910. *Reptiles of the world: tortoises and turtles, crocodilians, lizards, and snakes of the Eastern and Western Hemispheres*. Sturgis and Walton, New York, USA.
- Ditmars, R.L. 1937. *Snakes of the world*. MacMillan, New York, USA.
- Dwyer, Q. & M. Pérez. 2009. Geographic distribution. *Lachesis melanocephala*. *Herpetological Review* 40: 114.
- Eatherley, D. 2015. *Bushmaster. Raymond Ditmars and the Hunt for the World's Largest Viper*. Arcade Publishing, New York, New York, USA.
- Eisele, B.R. 2009. Propagation of the South American bushmaster (*Lachesis muta muta*) at Jacksonville Zoo and Gardens. *IRCF Reptiles & Amphibians* 16: 182–189.
- Fernandes, D.S., F.L. Franco, & R. Fernandes. 2004. Systematic revision of the genus *Lachesis* Daudin, 1803 (Serpentes, Viperidae). *Herpetologica* 60: 245–260.
- Fuentes, R.D. & G. Corrales. 2016. New distribution record and reproductive data for the Chocoan Bushmaster, *Lachesis acrochorda* (Serpentes: Viperidae) in Panama. *Mesoamerican Herpetology* 3: 115–127.
- 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, Colombia.
- Gibbons, J.W. & R.D. Semlitsch. 1987. Activity patterns, pp. 396–421. In: R.A. Seigel, J.T. Collins, and S.S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. MacMillan Publishing Company, New York, New York, USA.
- González-Maya, J.F., F. Castañeda, R. González, J. Pacheco, & G. Ceballos. 2014. Distribution, range extension, and conservation of the endemic Black-headed Bushmaster (*Lachesis melanocephala*) in Costa Rica and Panama. *Herpetological Conservation and Biology* 9: 369–377.
- Graves, R. 2017. *The Greek Myths. The Complete and Definitive Edition*. Penguin Books, London, United Kingdom.
- Greene, H.W. 1988. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *American Zoologist* 23: 431–441.
- Greene, H.W. & M.A. Santana. 1983. Field studies of hunting behavior by Bushmasters (abstract). *American Zoologist* 23: 897.
- Henao-Duque, A.M. & G. Corrales. 2015. First report of the reproduction in captivity of the Chocoan Bushmaster, *Lachesis acrochorda* (García, 1896). *Herpetology Notes* 8: 315–320.

- Holdridge, L.R. 1966. *Life Zone Ecology*. Revised edition. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Johnson, J.D., V. Mata-Silva, & L.D. Wilson. 2015. A conservation reassessment of the Central American herpetofauna based on the EVS measure. *Amphibian & Reptile Conservation* 9: 1–94.
- Köhler, G. 1999. The amphibians and reptiles of Nicaragua. A distributional checklist with keys. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 213: 1–121.
- Leenders, T. 2019. *Reptiles of Costa Rica. A Field Guide*. A Zona Tropical Publication. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Lima da Silva, J., A. Mota da Silva, G.L. Gurgel do Amaral, G. Pereira Ortega, W.M. Monteiro, & P.S. Bernarde. 2019. The deadliest snake according to ethnobiological perception of the population of the Alto Juruá region, western Brazilian Amazonia. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* 53: 1–6.
- Lind, A.J., H.H. Welsh, & D.A. Tallmon. 2005. Garter snake population dynamics from a 16-year study: Considerations for ecological monitoring. *Ecological Applications* 15: 294–303.
- Linnaeus, C. 1766. *Systema Naturæ per Regna Tria Naturæ, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Tomus I. Editio duodecima, reformata*. Laurentii Salvii, Stockholm, Holmiae.
- Luiselli, L. 2006. Interspecific relationships between two species of sympatric Afrotropical water snakes in relation to a seasonally fluctuating food resource. *Journal of Tropical Ecology* 22: 91–100.
- Madrigal, M., L. Sanz, M. Flores-Días, M. Sasa., V. Núñez, A. Alape-Girón, & J. Calvete. 2012. Snake venomomics 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.
- Martins, M. & O.A.V. Marques. 2000. *Lachesis muta* ssp. *rhombeata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2000: e.T39903A10281034. <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2000.RLTS.T39903A10281034.en>>.
- Maxwell, S.L., R.A. Fuller, T.M. Brooks, & J.E. Watson. 2016. Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536: 143–145.
- Mole, R.R. 1924. The Trinidad snakes. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1: 235–278.
- Morgan, R. & C. Barrio-Amorós. 2015. *Bothriechis schlegelii*. Diet. *Mesoamerican Herpetology* 2: 345–346.
- Murphy, J.C. 1997. *Amphibians and Reptiles of Trinidad and Tobago*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, USA.
- Natera-Mumaw, M., L.F. Esqueda-González, and M. Castelaín-Fernández. 2015. *Atlas Serpientes de Venezuela*. Dimacofi Negocios Avanzados S.A., Santiago, Chile.
- Oliveira, M.E. and M. Martins. 2001. When and where to find a pitviper: Activity patterns and habitat use of the lancehead, *Bothrops atrox*, in central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History* 8: 101–110.
- Pérez-Santos, C. and A.G. Moreno. 1988. *Ofidios de Colombia*. Monographia VI. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italy.
- Perrin, M.R. and T. Bodbijn. 2001. Habitat selection by the Gaboon Adder *Bitis gabonica gabonica* in Zululand, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research* 31: 115–126.
- Ripa, D. 1994. The reproduction of the Central American Bushmaster (*Lachesis muta stenophrys*) and the Blackheaded Bushmaster (*Lachesis muta melanocephala*) for the first time in captivity. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 29: 165–183.
- 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*. Ecologica, Wilmington, North Carolina, USA.
- Ripa, D. 2004. Resurrecting Garcia's *Bothrops* [*Lachesis*] *acrochordus*. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 39: 122–134.
- Ron, S. R., P. J. Venegas, H. M. Ortega-Andrade, G. Gagliardi-Urrutia, and P. E. Salerno. 2016. Systematics of *Ecnomiophyla tuberculosa* with the description of a new species and comments on the taxonomy of *Trachycephalus typhonius* (Anura, Hylidae). *ZooKeys* 630: 115–154.

- Roze, J.A. 1966. *La Taxonomía y Zoogeografía de los Ofidios de Venezuela*. Ediciones de la Biblioteca, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Sandner Montilla, F. 1994. *Mini Información sobre Serpientes Venezolanas*. Instituto Venezolano de Ofidiología, Caracas, Venezuela.
- Savage, J.M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna Between Two Continents, Between Two Seas*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Sazima, I. 1988. Um estudo de biologia comportamental da jararaca, *Bothrops jararaca*, com uso de marcas naturais. *Memorias Instituto Butantan* 50: 83–99.
- Schinz, H.R. 1822. *Das Thierreich eingetheilt nach dem Bau der Thiere als Grundlage ihrer Naturgeschichte und der vergleichenden Anatomie von dem Herrn Ritter von Cuvier. Zweiter Band. Reptilien, Fische, Weichthiere, Ringelwürmer*. J.G. Cotta'schen Buchhandlung, Stuttgart und Tübingen, Germany.
- Slavens, F.L., and K. Slavens., 2000. Reptiles and amphibians in captivity: breeding, longevity and inventory. SlaveWare. Seattle, USA.
- Solórzano, A. 2004. *Serpientes de Costa Rica: Distribución, Taxonomía e Historia Natural*. Instituto Nacional de Biodiversidad, San José, Costa Rica.
- Solórzano, A. and L. Cerdas. 1986. A new subspecies of the Bushmaster, *Lachesis muta*, from southeastern Costa Rica. *Journal of Herpetology* 20: 463–466.
- Solórzano, A., M. Sasa. 2020. Redescription of the snake *Lachesis melanocephala* (Squamata: Viperidae): Designation of a neotype, natural history, and conservation status. *Revista de Biología Tropical* 68: 1384–1400.
- Sunyer, J., J.G. Martínez Fonseca, M.A. Fernández, M.F. Ubeda Olivas, and L.A. Obando. 2014. Noteworthy snake records from Nicaragua (Reptilia: Serpentes). *Check List* 10: 1134–1147.
- Switak, K.H. 1969. First captive hatching of bushmasters, *Lachesis muta*. *International Zoo Yearbook* 9: 56–57.
- Taylor, E.H. 1951. A brief review of the snakes of Costa Rica. *University of Kansas Science Bulletin* 34: 3–188.
- Tozetti, A.M. and M. Martins. 2013. Daily and seasonal activity patterns of free range South-American rattlesnake (*Crotalus durissus*). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 85: 1047–1052.
- Turner, E. 1997. The Management, Care and Breeding of Central American Bushmasters. *Reptiles: Guide to Keeping Reptiles and Amphibians* (Calif.: Fancy Pub. Ltd.) 5: 24–26.
- Turner, E., R. Carmichael, and R.C.G. de Souza. 2008. Dialogues on the Tao of *Lachesis*. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 43: 157–164.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2020. IUCN Red List of Threatened Species. <<https://www.iucn.org/resources/conservation-tools/iucn-red-list-threatened-species>>.
- Valencia, J.H., K. Garzón-Tello, and M.E. Barragán-Paladines. 2016. *Serpientes Venenosas del Ecuador*. Fundación Herpetológica Gustavo Orcés-UTA-Fondo Ambiental Nacional, Quito, Ecuador.
- Vial, J.L. and J.M. Jiménez-Porras. 1967. The ecogeography of the Bushmaster, *Lachesis muta*, in Central America. *American Midland Naturalist* 78: 182–187.
- Visinoni, A. 1995. Contribuciones para el conocimiento de la herpetofauna boliviana: *Lachesis muta muta* (Linnaeus, 1766) (Serpentes: Viperidae) en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 24: 103–112.
- Wainwright, M. 2002. *The Natural History of Costa Rican Mammals*. Distribuidora Zona Tropical, San José, Costa Rica.
- Wilson, L.D., J.V. Mata-Silva, and J.D. Johnson. 2013. A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian & Reptile Conservation* 7: 1–47.
- Zaher, H., R.W. Murphy, J.C. Arredondo, R. Graboski, P.R. Machado-Filho, K. Mahlow, G.G. Montingelli, A., Bottallo Quadros, N.L. Orlov, M. Wilkinson, Y.-P. Zhang and F.G. Grazziotin. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PLoS ONE* 14: e0217959. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217959>.

Zamudio, K.R. and 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: 421–444.

Nota: Este artículo es la versión en español del original: Barrio-Amorós, C.L., G. Corrales, S. Rodríguez, J. Culebras, Q. Dwyer & D.A. Flores. et al. 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* 27(3): 358- 381.