

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ  
VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y TECNOLOGÍA

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Lachesis:** Primera aplicación del ArcGIS utilizando el Sistema de Información Geográfico (SIG)  
para potenciar la conservación de las especies en Panamá

MARCELO MACK PRADO

TESIS PRESENTADA COMO REQUISITO PARA OPTAR AL GRADO DE MAGISTER EN  
CIENCIAS BIOLÓGICAS, CON ORIENTACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y  
CONSERVACIÓN

PANAMÁ, REPÚBLICA DE PANAMÁ

2021

## **DEDICATORIA**

A Dios por darme fe, salud, fuerza, y guía en todo mi camino. A mis familiares por las enseñanzas, motivación, tiempo, paciencia, y apoyo incondicional.

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Universidad de Panamá por los recursos para desarrollar las actividades de investigación. A mis asesores los Magister Víctor Martínez, Jacobo Araúz y Edgar Araúz por sus comentarios y correcciones. A Louise Rodríguez por el apoyo en la investigación.

## ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA .....	ii
AGRADECIMIENTOS .....	iii
RESUMEN .....	9
SUMMARY .....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
1. OBJETIVOS .....	7
1.1 General .....	7
1.2 Específicos .....	7
2. REVISIÓN DE LITERATURA .....	8
2.1 Biología y distribución para el género <i>Lachesis</i> .....	9
2.2 Conceptos generales, y estados de conservación por UICN .....	13
2.3 Aplicaciones del Sistema de Información Geográficas (SIG) en conservación.....	16
2.4 Técnicas para Modelación.....	18
3. MATERIALES Y MÉTODOS .....	20
3.1 Sitio de estudio .....	21
3.2 Métodos para captura .....	23
3.3 Datos bibliográficos .....	24
3.4 Datos herpetológicos .....	24
3.5 Revisión del estado de conservación.....	24
3.6 Herramientas para análisis de los datos.....	25
3.7 Variables ambientales .....	27
4. RESULTADOS.....	29
4.1 Registros y distribución para las especies de <i>Lachesis</i> en Panamá.....	30
4.2 Datos herpetológicos .....	34
4.3 Estado de Conservación .....	35
4.4 Modelo de Geoprocesamiento.....	36
DISCUSIÓN .....	39
CONCLUSIONES .....	43
RECOMENDACIONES.....	45
LITERATURA CITADA .....	47

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Registros para localidades de <i>Lachesis sp.</i> en Panamá.....	30
<b>Cuadro 2.</b> Morfometría (cm) para las especies de <i>Lachesis</i> . Ca: Cabeza, Tr: Tronco, Co: Cola, Lo: Longitud .....	34
<b>Cuadro 3.</b> Estimado sobre lepidosis para las especies de <i>Lachesis sp.</i> .....	35

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa Topográfico de la República de Panamá.....	21
<b>Figura 2.</b> Primer Taller Internacional sobre la Herpetofauna de Panamá (1997); Descripción de prioridad globales y nacionales.....	25
<b>Figura 3.</b> Mapa para ubicación de especies para <i>Lachesis</i> en Panamá .....	33
<b>Figura 4.</b> Porcentual por sexo para las especies de <i>Lachesis</i> en Panamá .....	34
<b>Figura 5.</b> Modelo general para Geoprocesamiento.....	36
<b>Figura 6.</b> Reclasificación de las variables ambientales.....	37
<b>Figura 7.</b> Modelo 1 de distribución y mejores hábitats de <i>Lachesis</i> en Panamá. ....	38
<b>Figura 8.</b> Modelo 2 del área de distribución y mejores hábitats de <i>Lachesis</i> en Panamá.....	38

## ÍNDICE DE ANEXO

<b>ANEXO I.</b> Resumen de los cinco criterios UICN (A-E) utilizados al evaluar si el taxón pertenece a una categoría amenazada. (UICN Standards and Petitions Committee, 2019) .....	57
---	----

## **ABREVIATURAS**

**ANAM:** Autoridad Nacional del Ambiente de Panamá

**AOO:** Área de ocupación

**BRT:** Boosted Regression Trees

**CEREO:** Centro para Investigaciones y Respuestas en Ofidiología

**CLI:** Inventario de Tierras en Canadá

**CGIS:** Sistema de Información Geográfica de Canadá

**EOO:** Grado de ocurrencia

**GAM:** Modelos Aditivos Generalizados

**GBIF:** Global Biodiversity Information Facility

**GIS:** Geographic Information System

**GLM:** Modelos Lineales Generalizados

**IDW:** Ponderación de Distancia Inversa

**IUCN:** International Union for Conservation of Nature

**MiAmbiente:** Ministerio de Ambiente de Panamá

**NCGIA:** National Center for Geographic Information and Analysis

**PNUMA:** Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente

**RF:** Random Forest

**SIG:** Sistemas de Información Geográfica

**SDM:** Modelo de Distribución de Especies

**UICN:** Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza

## RESUMEN

El conocimiento sobre la abundancia relativa, distribución geográfica, y las preferencias de hábitat constituye la base para conservación y gestión de la biodiversidad. Para Panamá y al respecto hay escaso conocimiento específicamente sobre las especies de *Lachesis sp.* por ausencia de reportes detallados y georreferenciados para ejemplares observados/capturados. En este estudio, se colectaron ejemplares de *Lachesis* para confirmar la distribución, documentar los registros, estimar el estado de conservación, y modelar los mejores hábitats. El estudio tuvo duración de quince meses, de enero del 2019 hasta finalizado marzo del 2020. La búsqueda se realizó mediante la técnica de encuentros visuales y búsqueda generalizada. Para las capturas se utilizaron ganchos y bolsas herpetológicas. Los ejemplares fueron trasladados al Serpentario del Centro para Investigaciones y Respuestas en Ofidología (CEREO) en la Universidad de Panamá, donde fueron mantenidos en cajas plásticas con agujeros para la aireación. Los datos históricos se obtuvieron de bases con datos para identificadores de Global Biodiversity Information Facility (GBIF), iNaturalist, HERPNET, Museo de Vertebrados, y el CEREO de la Universidad de Panamá. Se utilizó la descripción para los ámbitos de prioridades globales y nacionales utilizados en el Primer Taller Internacional sobre la Herpetofauna de Panamá de 1997 para evaluar el estado de conservación. Para modelar los hábitats forestales naturales mejores representados se utilizó modelo de Geoprocesamiento en el programa ArcGIS pro. Para la República de Panamá se confirmó la presencia de *L. acrochorda*, *L. stenophrys*, y *L. melanocephala*. *L. stenophrys* en el área Oeste de Panamá, *L. acrochorda* en el Este de Panamá, y *L. melanocephala* en la Provincia de Chiriquí. *Lachesis sp.* no se encontró evaluada en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Con la descripción de los rangos de prioridad utilizada en el Primer Taller Internacional sobre la Herpetofauna de Panamá, *L. acrochorda* y *L. stenophrys* fueron consideradas especies en Peligro Nacional y Mundial por su rareza; y *L. melanocephala* se consideró en Peligro Crítico Nacional y Mundial a causa de su rareza extrema. Con el uso de las variables ambientales y el modelo de Geoprocesamiento, se pudo determinar con mayor precisión que la Vertiente Caribeña favorece los hábitats forestales naturales mejores representados, implementando técnicas adecuadas para promover la conservación de sus hábitats.

## SUMMARY

Knowledge on the geographic distribution and habitat preferences forms the basis for conservation and management of biodiversity. In Panama, there is limited knowledge of *Lachesis sp.* due to lack of detailed reports, geo-references for captured specimens and low capture rates. In this study, *Lachesis* specimens were collected to confirm distribution, document individual records, estimate conservation status and model the best natural forest habitats for these species. The study had a duration of fifteen months, beginning in January 2019 and ending in March 2020. The search for snakes was carried out using visual encounter and generalized search techniques. Herpetological hooks and bags were used for captures. The organisms were transported to the Serpentarium of the Center for Research and Responses in Ophidiology (CEREO) at the University of Panama, where they were kept in plastic boxes with holes for aeration. Historical data for the species were obtained through databases with identifier data from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF), iNaturalist, HERPNET, the vertebrate museum, and the Center for Research in Ophidiology (CEREO) of the University of Panama. The description of the global and national priority ranges used in the First International Workshop on Herpetofauna of Panama was used to evaluate the conservation status. To model the best represented natural forest habitats, a Geoprocessing model was used in the ArcGIS pro software. *L. acochorda*, *L. stenophrys* and *L. melanocephala* were confirmed present in Panama. *L. stenophrys* was distributed in the western area of Panama, *L. acochorda* was distributed in the east of Panama and *L. melanocephala* was located in the Province of Chiriquí. The *Lachesis sp.* is not evaluated in the Red List of Threatened Species of International Union for Conservation of Nature (IUCN). With the description of the priority ranges used in the First International Workshop on Herpetofauna of Panama, both *L. acochorda* and *L. stenophrys* were considered as endangered species due to their rarity; and *L. melanocephala* was considered as a critically endangered species because of its extreme rarity. With the use of environmental variables and the Geoprocessing model, it was possible to determine with greater precision that the Caribbean Slope favors the best represented natural forest habitats for the survival of the three *Lachesis sp.* in Panama, implementing a technique to promote the conservation of their habitats.

## **INTRODUCCIÓN**

La Bioconservación implica técnicas para mantener las especies como entidades dinámicas capaces de hacer frente al cambio ambiental (Hedrick & Miller, 1992; Frankham 2002; Baillie & Stuart 2004). Este concepto se basa en el conocimiento cuantitativa de la población para comprender las consecuencias y su dinámica. Un objetivo clave de la conservación es ayudar a minimizar las extinciones, evitando los problemas relacionados con tamaños efectivos, como el efecto deletéreo de la endogamia, la pérdida de diversidad, y la habilidad para evolucionar en respuesta a los cambios ambientales; así como los efectos que ocurren por la reproducción entre individuos muy distintos (Frankham 2002; Baillie & Stuart 2004).

La disminución global de los reptiles se encuentra entre los problemas más críticos en la Biología de la Conservación (Fouquet *et al.* 2007; Whitfield *et al.* 2007). Sin embargo, cabe resaltar que se encuentra en fase temprana de evaluación para reptiles, puesto que solamente se han analizado 499 especies de las más de 8.000 sometidas a estudio en el año 2004 (Baillie *et al.* 2004). Esta evaluación, por tanto, supone incremento significativo en el número de especies de reptiles valoradas de acuerdo con los criterios de la UICN. Así, en la última década, están amenazadas también, distintas poblaciones de serpientes, lo que ha aumentado el temor de que los reptiles puedan estar en declive mundial. El estudio de Stuart *et al.* en 2004 mostró que 11 de las 17 poblaciones de serpientes en Gran Bretaña, Francia, Italia, Nigeria y Australia disminuyeron drásticamente a partir de finales de la década de 1990.

En ambientes tropicales las serpientes ocupan posición crucial en la cadena trófica y participan en funciones ecológicas al controlar poblaciones de ranas, otras serpientes, lagartos, mamíferos, y aves (Lancini 1986; Martins & Gordo 1993; Keller & Heske 2000). Estos aspectos determinan la reproducción y sobrevivencia de las especies (McAllister 1995; Plummer 2002). Según Filippi & Luiselli (2000) la mayor amenaza para los ofidios son los impactos producidos por el humano en estos ambientes, lo que afecta negativamente las interacciones en estas condiciones ambientales. Estos sucesos favorecen la reducción de presas, por ende, reducción de las poblaciones de serpientes y otros animales; en algunos casos hasta extinciones. Prior & Weatherhead 1996; Gibbons *et al.* 2000; Keller & Heske 2000.

El factor más importante que conduce a la disminución de la población es el cambio ambiental, este es un proceso continuo; la diversidad genética es necesaria para que las poblaciones evolucionen y puedan adaptarse a ese cambio. La composición heterogénea de los bosques y la fragmentación resultante de la deforestación debido principalmente a la rápida e inminente extensión de las actividades agrícolas y ganaderas, ponen en riesgo la funcionalidad y estabilidad de los ecosistemas ya que generan procesos de extinción masiva y acelerada de especies a consecuencia del deterioro ambiental, la reducción de hábitats, y el aislamiento de poblaciones de fauna en los parches de bosques (Ehrlich & Ehrlich 1981; Kattan 2002; Dirzo & Raven 2003; Fahrig 2003).

Estas condiciones constituyen el principal factor indirecto que amenaza las especies de fauna, en el caso particular de las serpientes, su diversidad se ve amenazada en forma directa por los humanos, debido a la matanza indiscriminada derivada del temor y rechazo relacionado con las influencias religiosas y culturales que han sido transmitidas de generación en generación, y al potencial riesgo frente al accidente ofídico. En Latinoamérica los envenenamientos por mordedura de serpiente constituyen problemas de salud pública (Fan & Cardoso 1995; Chippaux *et al.* 1998; Gutiérrez *et al.* 2009).

La conservación biológica de las serpientes tiene importancia para las investigaciones con sus venenos en el ámbito médico y farmacológico (Dodd 1987; Sánchez *et al.* 1995; Rueda 1999; Gibbons *et al.* 2000), Los perfiles proteómicos y fisiopatológicos de los venenos en *Lachesis* son inusuales en adaptación evolutiva a diferentes nichos ecológicos. Los cambios ontogenéticos en la composición del veneno informados para *L. stenophrys* parecen no estar relacionados y estar genéticamente controlada por el medio ambiente desconociendo algunos aspectos como las variaciones intraespecíficas (McAllister 1995; Plummer 2002; Gutiérrez 2009; Madrigal *et al.* 2012).

El estudio exhaustivo de Zamudio & Greene (1997) para estimar la relación filogenética de las especies de *Lachesis* utilizando ADN mitocondrial sugiriendo la independencia de América Central y del Sur, mostrando que los especímenes de Mato Grosso, Brasil (*Lachesis m. muta*) están más relacionados con los especímenes del Bosque Atlántico (*Lachesis m. rombeata*) que a

individuos de Surinam y Ecuador (*L. m. muta*), lo que sugiere que la taxonomía actual necesita ser revisada. Por lo tanto, la necesidad de conservar la diversidad de principios activos del veneno de serpientes es prioridad global en materia de conservación (Frankham 2002).

González-Maya *et al.* 2014 para Panamá y Costa Rica, ha sugerido que la especie *Lachesis melanocephala* debe ser categorizada como En Peligro (EN) de acuerdo con la EOO, y Vulnerable de acuerdo con el SDM. usando además el enfoque de poblaciones mínimas viables, son de los pocos que han tratado de caracterizar el estado de conservación de *Lachesis melanocephala* González-Maya *et al.* 2014, Solórzano & Sasa 2020. El escaso conocimiento sobre *Lachesis* en Panamá se debe a la falta de reportes detallados, georreferencias para ejemplares capturados, ubicados, y el bajo índice de capturas; se sabe que son propensas a desaparecer cuando los bosques son alterados (Vial & Jiménez-Porras 1967; Solórzano 2004).

Para Panamá se tiene como objetivo del presente estudio ubicar ejemplares de *Lachesis* y poder confirmar la zoogeografía, tamaño poblacional, y estado de conservación para las 3 especies en las provincias de Panamá, Chiriquí, y Darién. Por consiguiente, es imprescindible realizar estudios rigurosos incluyendo análisis de lepidosis y la revisión de colecciones para la confirmación de las especies y conocer con mayor precisión su distribución, evaluar sus condiciones en reservas naturales, y contribuir con el aseguramiento y conservación a largo plazo. también buscamos cubrir parte del vacío de información del estado de conservación, y ecológico de forma tal que podamos coadyuvar en el planteamiento y estrategias de manejo para la conservación “in situ” y “ex situ” en el país.

## OBJETIVOS

### 1.1 General

- Confirmar la distribución, ubicación, y estado de conservación de especies de *Lachesis* reportadas en Panamá mediante parámetros ecológicos.

### 1.2 Específicos

- Evaluar el estado actual de conservación en las 3 especies de *Lachesis* en Panamá.
- Georreferenciar la ubicación y distribución de las 3 especies de *Lachesis* en Panamá
- Modelar los hábitats forestales naturales mejores representados para la sobrevivencia de las 3 especies de *Lachesis* en Panamá.

## **REVISIÓN DE LITERATURA**

## 2.1 Biología y distribución para el género *Lachesis*

*Lachesis* representa un clado de serpientes neotropicales que incluye cuatro especies nominales distribuidas en las selvas tropicales de América del Sur y bosques del Istmo Centroamericano (Campbell & Lamar 2004; Wallach *et al.* 2014). Son las serpientes venenosas con mayor morfometría del hemisferio occidental y se consideran los vipéridos de mayor longitud en el mundo, llegando a sobrepasar dos metros de longitud (Martínez-Cortes & Bolaños 1983, Solorzano & Cerdas 1986, Campbell & Lamar 2004).

Además de su gran tamaño, las especies del género comparten varias características externas que permiten distinguirlas: el bajo conteo de escamas ventrales, sus escamas internasales y prenasales mismas que son más pequeñas; color de fondo oscuro, también por la ausencia o disminución de marcas en la cabeza; aumento de distribución vertical de las patrones corporales; forma de la cabeza (más roma, de huesos cuadrados más cortos), conformación del cuerpo (más alta, más pesada, con cresta vertebral más alta), Los dientes inoculadores de veneno en individuos adultos pueden medir hasta 5 cm. La morfometría general de los hemipenes es conservadora. Los machos de este género suelen tener color más oscuro que las hembras, aunque el color de fondo en las especies varía de bronceado amarillo a naranja sobre el que se superpone un patrón de triángulos negros invertidos; las colas en los juveniles pueden ser de color rosa a naranja (Martínez-Cortes & Bolaños 1983, Solorzano & Cerdas 1986, Ripa 1994; Fernández 2001). La cola termina en una escama con forma de espina; y es tan larga como 3-4 escamas subcaudales que le anteceden; algunos autores sugieren que está involucrada en la producción de sonido para advertencia (Ripa 1994; Fernández *et al.* 2004).

Estas serpientes son las únicas entre las víboras del nuevo mundo, caracterizadas por su morfometría y oviparidad. Las hembras se enrollan alrededor de las nidadas, de 6 a 20 huevos dentro de las madrigueras. Las crías de 34 a 54 cm de longitud total parecen permanecer en madrigueras durante meses (Solorzano & Cerdas 1986, Campbell & Lamar 2004; Alves *et al.* 2014; Valencia *et al.* 2016).

Habitan preferentemente zonas boscosas y húmedas del Caribe y Pacífico, son casi completamente nocturnos y rara vez están activos durante el día, pueden verse enrollados y bien camuflados, presumiblemente descansando y esperando el anochecer antes de reanudar actividades como cazar y buscar pareja. Se sabe que pasan tiempo en cavidades o madrigueras subterráneas (Campbell y Lamar, 2004) situación que genera conocer su importancia ecológica e historia natural, los miembros del género han recibido poca atención en términos del estado de conservación poblacional en América Central (Martínez-Cortes & Bolaños 1983, González-Maya *et al.* 2014; Solórzano & Sasa 2020).

En Sudamérica *Lachesis muta* tiene amplia distribución incluye la totalidad de las cuencas del Amazonas, Esequibo y el sur del Orinoco en Brasil, Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, Guayana Francesa, llegando finalmente al Macizo de Turimiquire. y Península de Paria en el noreste de Venezuela; y la isla de Trinidad en el Caribe (Roze 1966; Pérez-Santos & Moreno 1988; Visinoni 1995; Murphy 1997; Campbell y Lamar 2004; Natera-Mumaw *et al.* 2014; Murphy *et al.* 2018). En la Mata Atlántica de los estados brasileños de Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Sergipe, Pernambuco, Alagoas, Bahía, Espirito Santo, y Minas se encuentran poblaciones disyuntas, antes conocidas como *L. m. Rhombeata* en áreas de Gerais y Río de Janeiro. El ámbito de elevación se extiende desde el nivel del mar (un individuo cerca de la playa en la Península de Paria de Venezuela) hasta 2100 msnm en Caripe, Venezuela (Corrales *et al.* 2016).

En Panamá son reconocidas tres especies: *Lachesis stenophrys* (Figura 2), se considera endémica en la región de América Central, Costa Rica y Panamá la vertiente Caribe de Nicaragua. (Martínez-Cortes & Bolaños 1983, Ditmars 1937; Cochran 1943; Allen y Neill 1959; Alves *et al.* 2014, Valencia *et al.* 2016, Solórzano & Sasa 2020). El ámbito de elevación se extiende desde cerca de cero metros nivel del mar hasta alrededor de 1000 msnm (Campbell & Lamar 2004).



**Figura 2.** *Lachesis stenophrys*. Tomada de Barrio-Amorós *et al.* 2020.

*Lachesis melanocephala* (Figura 3), es la especie, con la distribución más restringida de todas, es endémica de la vertiente del Pacífico de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica (Savage 2002; Campbell & Lamar 2004; González-Maya *et al.* 2014; Solórzano & Sasa 2020); y en el extremo occidental de Panamá, vertiente del Pacífico (Dwyer & Pérez 2009).



**Figura 3.** *Lachesis melanocephala*. Tomada de Solórzano & Sasa 2020.

*Lachesis acrochorda* (Figura 4), distribuida en las vertientes del Caribe y Pacífico del este de Panamá en la provincia de Darién, Colombia a través de los valles de los ríos Magdalena y Cauca y al sur hacia el Chocó y el noroeste de Ecuador a elevaciones desde el nivel del mar a 1.600 msnm (Campbell y Lamar 2004) y noroeste de Colombia en la vertiente atlántico (Campbell 2004), hacia el sur está estrechamente asociada al Bosque primario (Alves *et al.* 2014, González-Maya *et al.* 2014).



**Figura 4.** *Lachesis acrochorda*. Tomada de Barrio-Amorós *et al.* 2020.

## **2.2 Conceptos generales, y estados de conservación por UICN**

La conservación es el mantenimiento de la diversidad biológica nativa a largo plazo. Las pérdidas biológicas tienen sus raíces en problemas sociales, económicos, políticos y por desastres naturales. La Biología de la Conservación proporciona herramientas técnicas para entender los sistemas ecológicos y mantenerlos adecuadamente. Sin embargo, la conservación es un proceso social. Las soluciones implican la participación de la sociedad y, por lo tanto, la comprensión de aspectos socioeconómicos y políticos. Nos concentraremos en los retos latinoamericanos para intentar responder las preguntas centrales para la ciencia y la Biología de la Conservación. Este sistema se ha designado para determinar el riesgo de extinción relativo, con el objetivo principal de catalogar y destacar los taxones que se enfrentan a un riesgo elevado de extinción global, es decir, los clasificados como En Peligro Crítico, En Peligro, y Vulnerables (UICN 2004).

El mantenimiento de la biodiversidad implica la conservación de la composición, estructura y función de paisajes, ecosistemas, comunidades, poblaciones y especies, y de la información genética a diversas escalas de tiempo y de espacio (Noss 1990). El primer paso para conservar es conocer lo que existe y cuál es su estado. Sin embargo, Latinoamérica carece incluso de información sobre aspectos básicos de la mayoría de las especies: distribución, tendencias poblacionales y autoecología (Salas 1996; Weber 1996)

Una de las estrategias prometedoras es enfocar la estructura y dinámica del paisaje a nivel regional, integrando áreas protegidas con las zonas agropecuarias adyacentes. En este mosaico es necesario mantener y restaurar superficies adecuadas de la diversidad de ecosistemas nativos y la conectividad entre ellos (Scott *et al.* 1999; Johnson *et al.* 1999; Galindo-Leal 1999). En Latinoamérica el mosaico agrícola, además de influir en la composición, estructura y función de las áreas protegidas, también contiene elementos que requieren de estrategias de conservación. Dentro de la estrategia de “conservación en reservas” debemos promover la integración de estas áreas en el contexto regional, ya que la gran mayoría son relativamente pequeñas para cumplir con sus objetivos. Dicha integración debe considerar la dinámica del paisaje y el desarrollo de actividades económicas con menor deterioro ambiental en áreas circunvecinas a las áreas protegidas, con el fin de mantener procesos como la complementación, suplementación, efectos

de vecindad, y relaciones de hábitats donadores y receptores (Dunning *et al.* 1992), así como para disminuir el aislamiento, y la probabilidad de problemas genéticos, demográficos y ambientales sobre las poblaciones.

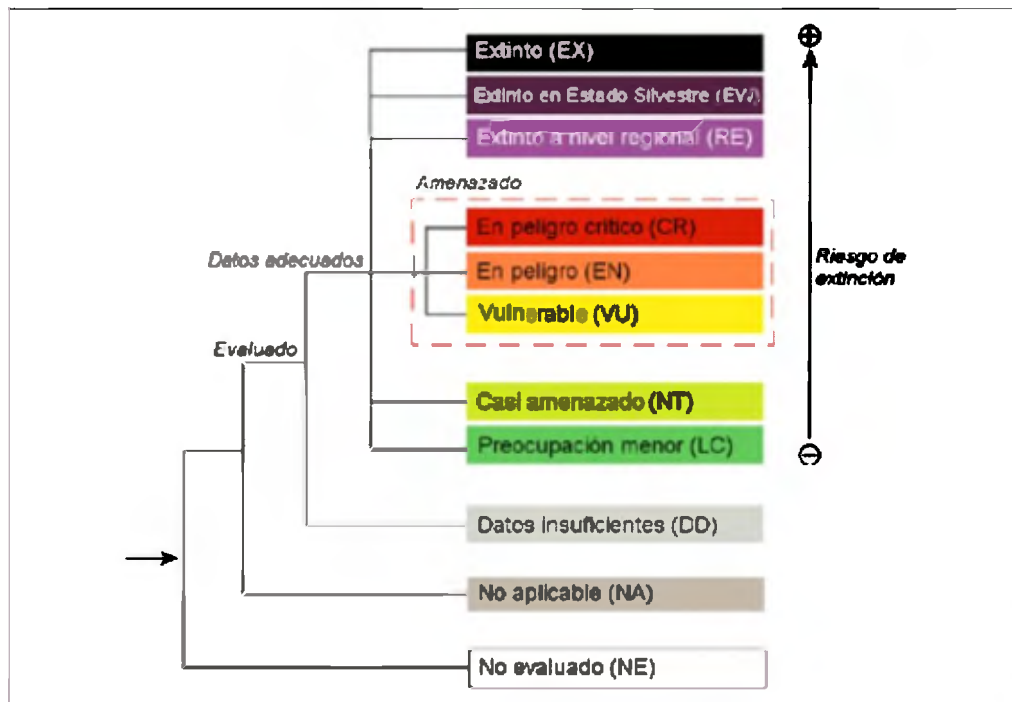
Las categorías de conservación forman parte del sistema para clasificación de especies según su riesgo de extinción. Para aplicar estos criterios y llevar a cabo el proceso de clasificación de manera objetiva, se requiere obtener información cuantitativa de los factores biológicos, tales como: área de distribución, tamaño de la población, tasa de disminución de individuos, grado de fragmentación de la población, calidad del hábitat, amenazas y presencia en áreas protegidas (UICN 2001).

Los taxones clasificados como En Peligro Crítico cumplen los requisitos de la clasificación, En Peligro y Vulnerable, En conjunto, los taxones que se encuentran en estas tres categorías se describen como ‘amenazados’. Las categorías de taxones amenazados forman una parte del esquema general. El sistema permite incluir cualquier taxón en alguna de las categorías definidas (UICN 2012).

Según las Directrices para el uso de los Criterios de la Lista Roja de la UICN a nivel regional y nacional, se establecen. Las categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN, éstos fueron desarrollados para clasificar las especies en alto riesgo de extinción a nivel mundial, y para la clasificación a nivel nacional y local (en adelante regional) existen básicamente dos opciones:

1. Publicar un subconjunto inalterado de la Lista Roja global de la UICN de las especies que se reproducen en la región, o que visitan la región de manera regular en cualquier estadio. Esta puede ser una opción factible, en especial si existe en la región un gran número de especies endémicas o casi endémicas amenazadas, o si hay insuficiencia general de datos sobre el estado de las especies dentro de la región.
2. Evaluar el riesgo de extinción de las especies y publicar una Lista Roja sólo referida a esa región. Para el propósito de las evaluaciones regionales de la conservación existen razones importantes para evaluar el riesgo de extinción de especies y publicar Listas Rojas dentro de zonas geográficas específicamente definidas.

Mientras la primera opción tiene directrices directas, la segunda presenta dificultades ya que no existen a escala mundial, tal como la evaluación de poblaciones que sobrepasan fronteras geopolíticas, fases no reproductivas de las poblaciones y taxones no autóctonos. Al realizar evaluaciones regionales también es particularmente importante reconocer que, aunque las Categorías de la Lista Roja de la UICN reflejan el riesgo relativo de extinción de especies, se enfoca para el proceso de establecer prioridades para las acciones de conservación esto puede requerir algunas otras consideraciones. En consecuencia, se han desarrollado las directrices para facilitar la aplicación de las Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN a nivel regional (Gärdenfors *et al.* 1999, 2001. Figura, 1).



**Figura 1. Categoría UICN (2012) regional, nacional, y directrices para el uso de los criterios de las Listas Rojas.**

Estos fueron diseñados para la evaluación global de los taxones. Sin embargo, mucha gente está interesada en aplicarlos a solo una parte de la información global, especialmente a nivel regional, nacional y local. Para hacer esto, es importante consultar las guías elaboradas por el

Grupo de Trabajo sobre la Aplicación Regional (de las categorías y criterios) de la UICN/CSE [IUCN/SSC Regional Applications Working Group] y el Grupo de Trabajo en Listas Rojas Nacionales del Comité de la Lista Roja de la CSE de la UICN [National Red List Working Group of the IUCN SSC Red List Committee] (eg. Gärdenfors *et al.* 2001; UICN 2003, 2012).

### **2.3 Aplicaciones del Sistema de Información Geográficas (SIG) en conservación**

Según Laín-Huerta (1999) y Burrough (1986), un SIG se define como el conjunto de métodos, herramientas y datos que están diseñados para actuar coordinada y lógicamente, capturar, almacenar, analizar, transformar y presentar toda la información geográfica y de sus atributos con el fin de satisfacer múltiples propósitos. Los SIG son tecnologías que permite gestionar y analizar la información espacial, y que surgió como resultado de la necesidad de disponer rápidamente de información para resolver problemas y contestar a preguntas de modo inmediato (Burrough 1986).

Las definiciones más comunes de SIG según Rolf (2000):

- Un conjunto de herramientas para reunir, introducir (en el ordenador), almacenar, recuperar, transformar y cartografiar datos espaciales sobre el mundo real para un conjunto particular de objetivos (Burrough 1986).
- Un sistema de hardware-software y procedimientos elaborados para facilitar la obtención, gestión, manipulación, análisis, modelado, representación y salida de datos espacialmente referenciados, para resolver problemas complejos de planificación y gestión (Chuvienco *et. al.* 2005).
- Sistemas informáticos para la gestión de la información geográficamente distribuida resultan en la integración de bases con datos relacionales (alfanuméricas) con bases cartográficas numéricas. Son capaces de ordenar (indexar) los contenidos de una base de datos de acuerdo con su disposición geográfica y de responder a preguntas espaciales o híbridas (basadas en criterios alfanuméricos, métricos y topológicos) (Goodchild & Haining 2005):

Por primera vez en el mundo (1962) se utilizaron realmente los Sistemas de Información Geográfica (SIG) concretamente en Ottawa (Ontario, Canadá) a cargo del Departamento Federal de Silvicultura y Desarrollo Rural. Desarrollado por Roger Tomlinson, el llamado Sistema de

Información Geográfica de Canadá (Canadian Geographic Information System, CGIS) fue utilizado para almacenar, analizar y manipular datos recogidos para el Inventario de Tierras en Canadá (Canada Land Inventory CLI), (Bridgewater 1993).

En la última década los Sistemas de Información Geográfica se han convertido en herramientas de trabajo esenciales en el planeamiento urbano y en la gestión de recursos. Su capacidad para almacenar, recuperar, analizar, modelar y representar amplias extensiones de terreno con enormes volúmenes de datos espaciales los ha situado a la cabeza de gran cantidad de aplicaciones. Estos se utilizan actualmente en la planificación del uso de los suelos, la gestión, de servicios, el modelado de ecosistemas, la valoración y planificación del paisaje, el marketing, el análisis de impactos visuales, la gestión de infraestructuras, la asignación de impuestos, el análisis de inmuebles, la gestión ambiental de riesgos, incluyendo la relacionada con el estudio científico de la Biodiversidad (Kemp *et al.* 2002). Los principales sistemas informáticos (software) para el SIG según Bosque Sendra (1999) la estructura de este sistema sería la base para el desarrollo de sistemas de gran difusión especializados en el procesamiento digital de imágenes satelitales como IDRISI (Clark University) y ERDAS (Erdas Inc), y su filosofía de “toolbox” (aplicación de comandos como si fuese una caja de herramientas) combinada al desarrollo vectorial de ODYSSEY GIS, inspiraría las primeras versiones de ARC/INFO (ESRI), sistema que sería la base para ARCVIEW SIG (ESRI), ambas herramientas SIG de mayor difusión con múltiples propósitos en la década del noventa (Liebhold *et al.* 1993; Kemp *et al.* 2002).

Durante la década de los 80 comienzan a generarse las primeras aproximaciones con carácter predictivo a distintos niveles de organización (especies, comunidades). es el primero en establecer un modelo global para la predicción de la distribución de los biomas. En Australia comienzan los trabajos de Austin (1987), aplicando modelos estadísticos para cuantificar la relación vegetación-ambiente (gradientes), y Nix (1986) establece los fundamentos para el algoritmo BIOCLIM, que se basa en operadores booleanos, que hasta el día de hoy son utilizados para generar modelos de distribución espacial de especies (Beaumont *et al.* 2005). Con el inicio de la masividad de los Sistemas de Información Geográfica en los años 90 y la mayor disponibilidad y manejo de grandes, bases de datos, se dispone de nuevas herramientas para proyectar en el espacio ecológico y geográfico los modelos estadísticos de nicho. Es así como comienzan a surgir distintas aproximaciones estadísticas y programas computacionales que

permiten determinar la distribución espacial de las especies y ecosistemas, basándose en datos de presencia/ausencia (Guisan & Zimmermann 2000; Guisan & Thuiller 2005; Elith & Leathwick 2009).

En la actualidad, con las nuevas técnicas y programas computacionales disponibles, se pueden obtener en forma muy simple modelos de distribución, esto ha llevado a críticas (Jiménez-Valverde *et al.* 2008) que se preguntan si los modelos de distribución están efectivamente respondiendo a las preguntas ecológicas básicas sobre las cuales fueron definidos (Austin 2007). Se señala que la existencia de técnicas estadísticas cada vez más complejas y el manejo de gran cantidad de información espacial, está desviando la pregunta central que buscan responder estas aproximaciones: cuáles son los factores que determinan la distribución de los seres vivos (McGill 2010). La capacidad predictiva de los modelos de distribución de especies/ecosistemas usados tanto para proyectar el espacio geográfico-ecológico en el pasado y en el futuro, ha generado nuevas técnicas y herramientas, generando así un nuevo dinamismo a la disciplina biogeográfica (Guisan & Thuiller 2005).

Identificar los patrones espaciales y temporales de la distribución de los seres vivos sobre el planeta ha sido desde sus inicios el centro del estudio de la biogeografía. Es así como la identificación, caracterización de “áreas con distribución” (Axelius 1991; Morrone 2009), se ha señalado como el hilo conductor en el desarrollo del conocimiento biogeográfico (Lomolino *et al.* 2010). Desde el viaje de Humboldt y Bonpland hacia América, pasando por la “Geografía Botánica Rasonée” de Agustín de Candolle en 1885, se inició una tradición investigativa que ha estudiado la relación entre la distribución de las especies vegetales y el clima.

## **2.4 Técnicas para Modelación**

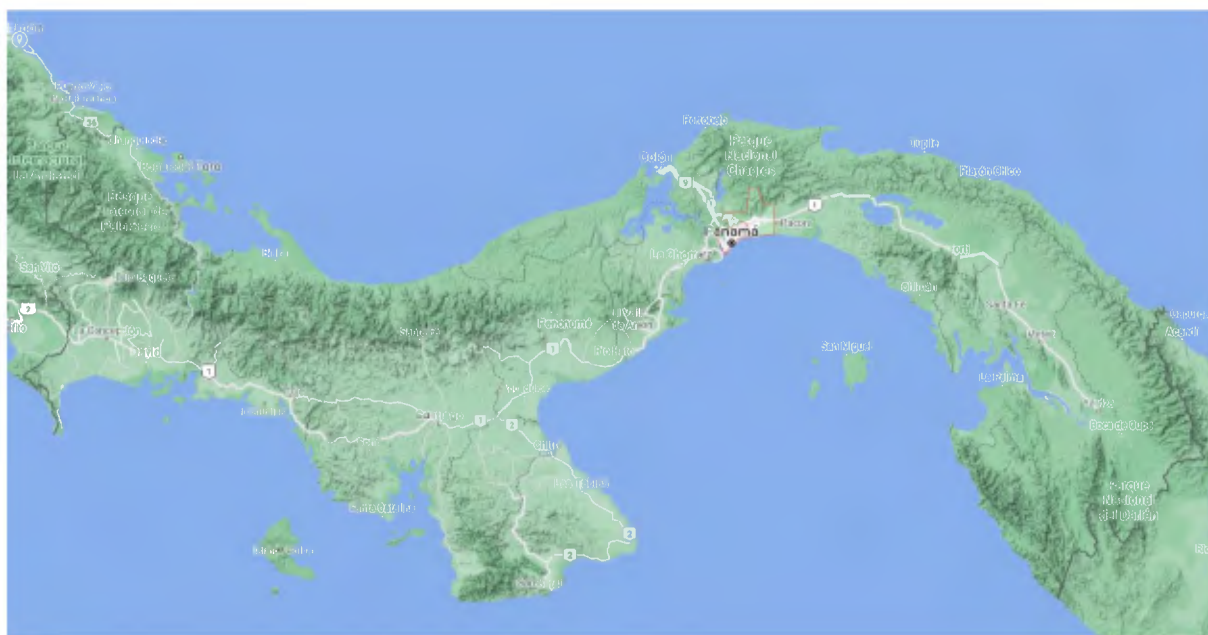
Cuatro grandes familias de técnicas de modelación se pueden distinguir usando la distribución geográfica de las especies/ ecosistemas: las relacionadas a modelos estadísticos de regresiones (Modelos Lineales Generalizados (GLM), Modelos Aditivos Generalizados (GAM)), los métodos de clasificación (Random Forest (RF), Boosted regression trees (BRT)), los métodos de “sobre” (BIOCLIM, ENFA) y aquellos basados en algoritmos específicos (GARP, MAXENT). Además, se puede incluir como nuevo enfoque los programas que utilizan

ensambles de técnicas para obtener modelos de consenso, buscando disminuir los sesgos y limitaciones propias del uso en forma individual de las técnicas estadísticas mencionadas.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### 3.1 Sitio de estudio

Panamá (Figura 5) una franja ístmica con superficie total de 74,733.4201 km<sup>2</sup>, y 683.2674 km<sup>2</sup> de superficie de aguas territoriales, totalizando 75,416.6875 km<sup>2</sup>. con ligera configuración de “S” acostada e invertida. El país se ubica en la porción final del istmo mesoamericano, que une América del Norte con América del Sur. al año 2009 Políticamente está dividida en 10 provincias, 75 distritos, 631 Corregimientos y 5 Comarcas: Emberá- Wounaan, Ngäbe-Buglé, Guna Yala, Guna de Madungandí y Guna de Wargandí. La topografía va desde terrenos montañosos hacia el oeste y hacia el Caribe, a colinas y vastas sabanas hacia el Pacífico. Las tierras bajas abarcan la mayor parte del país, y cubren alrededor del 70% con alturas por debajo de los 700 metros. Gran parte de la población habita en estas tierras cálidas y bajas. A este grupo pertenecen: las tierras bajas y llanuras del sur, las colinas y llanuras del istmo central, las depresiones orientales, las tierras bajas y las llanuras del norte. La región formada por colinas alcanza altitudes que oscilan entre los 90 y los 460 msnm. Están constituidas por valles fértiles, bien drenados y por llanuras.



**Figura 1.** Mapa Topográfico de la República de Panamá.

Esta región estaba está densamente cubierta de bosques y matorrales y existen algunos pliegues, crestas y mesetas altas, aunque bastante dispersas. El 30% restante del territorio panameño, a su vez, está constituido por tierras altas que llegan a sobrepasar los 1,500 m de

elevación. Estas tierras están constituidas por rocas ígneas, metamórficas y sedimentarias. Entre estas, se pueden mencionar el Volcán Barú, la Cordillera Central, el arco oriental del norte, el arco oriental del sur, y los macizos y cadenas volcánicas del sur. La Serranía de Tabasará o Cordillera Central, prolongación de la cordillera costarricense de Talamanca, entra en Panamá por el oeste y tiene elevación media de 1,525 msnm. En la parte oriental, la cordillera de San Blas y su continuación, la Serranía del Darién, en el límite fronterizo con Colombia, conforman la cadena montañosa más baja, con promedio de 915 msnm. Al sur de estas y cerca del litoral Pacífico, se extienden las Serranías de Majé y del Sapo, con Cerros de poca elevación, como Cerro Chucanti (1,439 msnm) y Cerro Piña (1,581 msnm). La unión entre los Andes colombianos y los panameños tiene lugar en los Altos de Espavé y de Quía en el oriente darienita.

En la costa pacífica, separando el golfo de Chiriquí del golfo de Panamá, se enclava la península de Azuero, que comprende un conjunto de pequeñas montañas y cerros, con elevaciones medias como la de cerro Hoya (1,559 msnm). La máxima elevación del territorio nacional es el volcán Barú, en la provincia de Chiriquí, que alcanza los 3,475 m; seguido por los cerros Fábrega (3,335 m), Itamut (3,279 m) y Echandi (3,163 m) en Bocas del Toro; Santiago (2,121 m) en la comarca Ngäbe-Buglé; y el cerro Tacarcuna (1,875 m) en la provincia de Darién, entre otros. La hidrografía de Panamá se caracteriza por la existencia de cerca de 500 ríos; de los cuales, 350 pertenecen a la vertiente del océano Pacífico y 150 a la del mar Caribe. La vertiente del Pacífico abarca el 70% (53,000 km<sup>2</sup>) del territorio nacional y la del Caribe ocupa alrededor del 30% (21,000 km<sup>2</sup>) restante. La línea divisoria continental está constituida por una serie de cadenas montañosas que se extienden de este a oeste. En términos generales, los ríos de la Vertiente Caribeña son de corto recorrido y sus cursos están usualmente orientados en dirección normal a las costas. La longitud media de los ríos de la Vertiente Caribeña es de 56 km, con una pendiente media de 2.5%; mientras que, en la vertiente del Pacífico, la longitud media de los ríos es de 106 km, con una pendiente media de 2.27%.

Entre los ríos más importantes están: el Chucunaque (231 km), el más largo de todo el país; el Tuira (230 km), el más caudaloso; el Bayano (206 km); el Santa María (173 km) y el Chagres (125 km), este último considerado como el más importante por su impacto en la economía del

país y también porque es vital para el funcionamiento del Canal de Panamá. Por su parte, los embalses o lagos más grandes son Gatún con 423.15 km<sup>2</sup>, Bayano con 185.43 km<sup>2</sup> y Alajuela con 57 km<sup>2</sup>. Panamá cuenta con dos extensas zonas costeras. La costa del mar Caribe que tiene 1,287.7 km de longitud, y la del océano Pacífico que presenta una extensión de 1,700.6 km. Frente a estas zonas se encuentran 1,518 islas (1,023 en el Caribe y 495 en el Pacífico), islotes y cayos. Sus principales islas son: Coiba (493 km<sup>2</sup>), isla del Rey (234 km<sup>2</sup>) y Cébaco (80 km<sup>2</sup>). Panamá es un país marítimo, con un mar territorial de 12 millas náuticas y con una zona económica exclusiva de 200 millas náuticas, cuya superficie es de 319,823.867 km<sup>2</sup>, la cual supera el territorio continental e insular.

### 3.2 Métodos para captura

El estudio tuvo duración de quince meses, iniciando en enero del 2019 y finalizando en marzo del 2020. Para la captura y recolección de especies *Lachesis* en campo, Según Bard *et al.* 1994, la búsqueda de serpientes se realizó mediante la técnica de encuentros visuales y búsqueda generalizada con énfasis en quebradas y madrigueras a través de recorridos de 2.5 a 3 horas de duración cada uno en horarios diurnos y nocturnos priorizando horas entre 8:00 pm a 11:00 pm mayo, junio y septiembre (Manzanilla & Péfaur 2000; Fernández 2001, Bard *et al.* 1994; Corrales *et al.* 2016).

Para las capturas utilizamos ganchos y sacos herpetológicos. Los individuos capturados son introducidos en sacos de tela, al momento de los hallazgos se registra fecha y hora, tipo de hábitat, tipo de sustrato o microhábitat, estado del tiempo, georreferenciación, estado del animal (activo o reposo), luego serán transportados al Serpentario del Centro para Investigaciones y Respuestas en Ofidiología (CEREO) en la Universidad de Panamá, donde son mantenidas cajas plásticas de tamaño adecuado para cada serpiente, con agujeros para la aireación, el espacio para su desplazamiento. Cada caja posee una porta etiqueta plástico dentro del cual va la etiqueta estándar con la codificación que consigna la siguiente información: zona, provincia, fecha de colecta, colector, longitud total, sexo, peso, lugar de procedencia, y la georreferencia.

### **3.3 Datos bibliográficos**

Los datos históricos para la especie se obtuvieron por medio de bases con datos para identificadores de Global Biodiversity Information Facility (GBIF), iNaturalist, HERPNET, museo de vertebrados, Centro para Investigaciones en Ofidiología (CEREO) Universidad de Panamá. Todos los resultados y revisiones de colecciones serán registrados y georreferenciados. La georreferenciación de datos en campo se realizó con GPS marca Garmin Etrex30 y mediante la aplicación para Android Collector for ArcGIS y ArcGIS Field Maps luego esto se ingresaron y unificamos con los registros de las Bases de Datos los cuales fueron ingresados en el programa ArcGIS pro. 2.0 (Savage 2002; Solórzano 2004).

### **3.4 Datos herpetológicos**

Los especímenes procedentes de colecciones y capturados en campo se le tomaron datos herpetológicos como: 1) número de escamas ventrales y escamas subcaudales; 2) Conteos de escamas a una cabeza de la cabeza y a una cabeza de la escama anal; 3) longitud de la cola; 4) longitud y ancho de la cabeza; 6) largo, ancho y alto de hemipenes (machos); 7) serán sexados; 8) pesados. Todas las medidas serán tomadas en centímetros utilizando cinta métrica y caliper de vernier (Fernández 2001, Solorzano 2004, Solorzano & Sasa 2020).

### **3.5 Revisión del estado de conservación**

Se revisará el alcance y la distribución de la especie actualmente dentro de las áreas usadas la base de datos en áreas protegidas (PNUMA & UICN 2009). Se utilizó la descripción de los rangos de prioridades globales y nacionales utilizados en el Primer Taller Internacional sobre la Herpetofauna de Panamá (Figura 6) para evaluar el estado de conservación de las 3 especies de *Lachesis*. El número de reportes indica el número de localidades donde ha sido registrada una población del organismo.

Rango	Descripción	Nº de Reportes
<b>Rangos Globales</b>		
G1	Peligro crítico mundial a causa de su rareza extrema.	5 ó menos
G2	Peligro mundial por su rareza.	6 a 20
G3	Muy raro en toda su distribución o sólo se ha encontrado localmente.	21 a 100
G4	Abundante, extendido y aparentemente seguro mundialmente.	más de 100
G5	Muy abundante, extenso y seguro mundialmente.	mucho más de 100
• GH	Registros históricos en toda su distribución. Población exacta desconocida, aunque puede ser redescubierta.	ninguno reciente
<b>Rangos Nacionales</b>		
N1	Peligro crítico nacional a causa de su rareza extrema.	5 ó menos
N2	Peligro nacional por su rareza.	6 a 20
N3	Muy raro en toda su distribución nacional o sólo se ha encontrado localmente.	21 a 100
N4	Abundante, extendido y aparentemente seguro nacionalmente.	más de 100
N5	Muy abundante, extenso y seguro nacionalmente.	mucho más de 100
• NA	Accidental en el país; no es parte de la biota establecida.	ninguno reciente
• NE	Exótico establecido en el país.	—
• NU	Condición dudosa por falta de información.	—
Nota: Cuando existe duda sobre el rango de un elemento, se puede asignar dos rangos consecutivos (e.g., G2G3, N1N2).		

**Figura 2.** Primer Taller Internacional sobre la Herpetofauna de Panamá (1997); Descripción de prioridad globales y nacionales.

### 3.6 Herramientas para análisis de los datos

Para modelar los hábitats forestales naturales mejores representados para la sobrevivencia de las 3 especies de *Lachesis* en Panamá se utilizó un modelo de Geoprocesamiento en el programa ArcGIS pro. Se sugerirán con estos datos estrategias de conservación de la especie.

Para llevar a cabo el modelo de Geoprocesamiento, se utilizaron las siguientes herramientas:

- Superposición ponderada (Spatial Analyst): Superpone varios rásteres con una escala de medición común y pondera cada uno según su importancia. Aplica uno de los enfoques más utilizados en el análisis de superposición para resolver problemas con varios criterios como la selección de sitios y los modelos de adecuación. En un análisis de superposición ponderada, se sigue cada uno de los pasos del análisis de superposición general. debe definir el problema, dividir el modelo en submodelos e identificar las capas de entrada.
- Cuando las capas de criterios de entrada están en sistemas de numeración distintos con rangos diferentes, cada celda de cada criterio se debe reclasificar con una escala de preferencia común como 1 a 10, siendo 10 el más favorable, para combinarlas en un

único análisis. Una preferencia asignada en la escala común implica la preferencia del fenómeno para el criterio. Los valores de preferencia están en una escala relativa. Es decir, un valor de preferencia igual a 10 tiene el doble de preferencia que un valor de preferencia igual a 5.

- Los valores de preferencia no solo se deben asignar unos con respecto a otros en la capa, sino que deben tener además el mismo significado en las distintas capas. Por ejemplo, si a la ubicación para un criterio se le asigna una preferencia de 5, tendrá la misma influencia en el fenómeno que una preferencia de 5 en un segundo criterio (Philip & Watson 1985).
- Reclasificar (Spatial Analyst): Reclassifica (o cambia) los valores en un ráster Si la entrada de la herramienta son datos derivados de una herramienta que todavía no está en ejecución, el parámetro de reasignación en la herramienta Reclassificar estará vacío hasta que se ejecute la herramienta precedente y se valide el modelo. Para evitar esto, ejecute siempre las herramientas precedentes antes de conectar sus variables de salida como entrada en la herramienta Reclassificar. Como alternativa, puede crear una tabla de reclasificación personalizada al agregar entradas. Si se expone la tabla de reclasificación como un parámetro de modelo, el campo reclasificación debe exponerse como una variable; sin embargo, no es necesario que se establezca como un parámetro de modelo. Si el campo no se expone como una variable, los botones clasificar y valores únicos se deshabilitarán en el cuadro de diálogo de la herramienta modelo (Philip & Watson 1982).

Los motivos más comunes por los que se realiza la reclasificación de datos son los siguientes:

- Reemplazar valores basándose en información nueva.
- Agrupar determinados valores.
- Reclasificar valores a una escala común (por ejemplo, para usar en un análisis de adecuación o para crear un ráster de costes para utilizar en la herramienta Coste de distancia).
- Establecer valores específicos en NoData o establecer celdas NoData en un valor.

- Ponderación de distancia inversa (IDW): La herramienta IDW (Ponderación de distancia inversa) utiliza un método de interpolación que estima los valores de las celdas calculando promedios de los valores de los puntos de datos de muestra en la vecindad de cada celda de procesamiento. Cuanto más cerca está un punto del centro de la celda que se está estimando, más influencia o peso tendrá en el proceso de cálculo del promedio (Philip & Watson, 1982).
- La interpolación mediante distancia inversa ponderada determina los valores de celda a través de una combinación ponderada linealmente de un conjunto de puntos de muestra. La ponderación es una función de la distancia inversa. La superficie que se interpola debe ser la de una variable dependiente de la ubicación. El parámetro Potencia permite controlar el significado de puntos conocidos en los valores interpolados, en función de su distancia respecto del punto de salida. Es un número real positivo y su valor predeterminado es 2.
- Al definir un valor de potencia más alto, se puede poner más énfasis en los puntos más cercanos. Entonces, los datos cercanos tendrán más influencia y la superficie tendrá más detalles (será menos suave). A medida que aumenta la potencia, los valores interpolados comienzan a acercarse al valor del punto de muestra más cercano. Al especificar un valor más bajo de potencia, los puntos circundantes adquirirán más influencia que los que están más lejos, lo que resulta en una superficie más suave (Philip y Watson 1985).

### **3.7 Variables ambientales**

Para construir el mejor modelo de Geoprocesamiento se registraron las siguientes variables ambientales: temperatura (°C), humedad relativa (%), cobertura boscosa (%), número de reportes de la especie. Además, se registró la posición geográfica de cada serpiente encontrada utilizando un GPS Garmin eTrex. Se utilizó un equipo multiparámetro para medir la temperatura, humedad relativa cuando los animales fueron colectados en campo y al confirmar la presencia de estos en lugares que señalaba el modelo, que fue creado en el programa ArcGIS pro. Mediante la elaboración de capas de entrada con los valores y parámetros requeridos.

La cobertura boscosa como variable se definió como la superficie ocupada por Bosque y no Bosque (ANAM 2014). La fuente de la información utilizada para el análisis de este estudio fue la capa de cobertura boscosa de MIAMBIENTE publicada en el 2019.

La precipitación y la temperatura: el comportamiento de las lluvias y la temperatura en diferentes regiones de la geografía, nacional, fue basado en registros de la Red Nacional de Meteorología e Hidrología, proporcionados por la Empresa Transmisión Eléctrica, S.A. (ETESA), y convertidos en una capa y generará los datos de patrones bioclimáticos (Bosque-Sendra 1999, Bridgewater 1993).

## **RESULTADOS**

#### 4.1 Registros y distribución para las especies de *Lachesis* en Panamá

Se revisó un total de 41 registros del género *Lachesis* pertenecientes a 3 especies (Cuadro 1). En cuanto al número de avistamiento de especies, *L. acrochorda* y *L. stenophrys* fueron las mejores representadas con 20 registros cada una, y *L. melanocephala* con un solo registro. *L. stenophrys* fue registrada en el área oeste de Panamá, distribuida desde la Reserva Forestal Fortuna hasta la Reserva Hidrológica Tapagra (Figura 5). *L. acrochorda* fue registrada en el este de Panamá, distribuida desde cerca del Humedal Bahía de Panamá hasta el Parque Nacional Darién (Figura 5). *L. melanocephala* fue registrada en la Provincia de Chiriquí, cerca de la frontera entre Panamá y Costa Rica (Figura 5). De los 41 registros, el 42% de los avistamientos fueron fuera de las áreas protegidas.

**Cuadro 1.** Registros para localidades de *Lachesis* sp. en Panamá.

No. de registro	Especies	Nombre común	Localidad	Georreferenciación		Elevación (msnm)
				Latitud	Longitud	
1	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Yavisa, Chucunaque River Boca de	8.153701	-77.693082	75
2	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Cupe: Darién: Panamá Fork of Pihuila-	8.048795	-77.581314	1030
3	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Tucuti branch of Rio Turia, Darién, PR	8.5	-77.5	1022
4	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Darién National Park; Rancho Frio	8.01333	-77.72638	538
5	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Darién National Park; Rancho Frio	8.01333	-77.72638	260
6	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Darién National Park; Rancho Frio	8.01333	-77.72638	302

No. de registro	Especies	Nombre común	Localidad	Georreferenciación		Elevación (msnm)
				Latitud	Longitud	
7	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Darién National Park; Rancho Frio	8.01333	-77.72638	220
8	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Darién National Park; Rancho Frio	8.01333	-77.72638	420
9	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Darién National Park; Rancho Frio	8.01333	-77.72638	193
10	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Plan Bonito	9.0303295	78.9008731	396
11	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	San José Viento Frio	8.6657753	78.4593861	355
12	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	San José Viento Frio	8.6619468	78.45483	380
13	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Viento Frio	8.6605956	78.4623475	405
14	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Reserva Hídrica Filo del Tallo	8.5331077	78.0626669	447
15	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Reserva Cerro Chucanti	8.7606112	78.4915739	426
16	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Paya Darién	7.7622401	77.5254364	324
17	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Paya Darién	7.7646258	77.5217292	410
18	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Playa Chuzo (VMC)	8.9096541	78.3543176	135
19	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Santa cruz de Chinina	9.0268018	79.0167064	305
20	<i>Lachesis acrochorda</i>	Verrugosa Bushmaster	Viento Frio	8.9462718	78.5632643	1975
21	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Donoso, Panamá	8.928173	-80.425078	198
22	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Midbasin Chagres & mouth of Pequini R	9.25	-80.066667	42
23	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Chagres River, Panamá	9.229167	-79.536111	383
24	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Chagres River,	9.229167	-79.536111	1022

No. de registro	Especies	Nombre común	Localidad	Georreferenciación		Elevación (msnm)
				Latitud	Longitud	
			Panamá			
25	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Pequesi Charges Ridge, etc. Panamá Republic	8.966667	-79.533333	340
26	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Old San Juan: Panamá	8.383333	-81.966667	1400
27	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Boca de Pikula, Panamá, Panamá	9.183333	-79.25	355
28	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Chagres River, Panamá	9.229167	-79.536111	385
29	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Chagres River	9.229167	-79.536111	340
30	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Alhajuela, Chagres River, Panamá	9.273886	-79.584325	425
31	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Chagres River, Panamá	9.229167	-79.536111	380
32	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Madden Dam, Canal Zone	9.216667	-79.616667	147
33	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Donoso Minera Panamá	8.901323	-80.693425	380
34	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	El Valle de Antón	8.6243204	80.13066601	1012
35	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Parque el Cope río San Judas	8.6945776	-80.6954333	1480
36	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Parque Santa Fé Rio	8.6653407	-80.9869063	1402
37	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Concepción Parque Santa Fé Rio Mulaba	8.5525377	81.1533005	1409
38	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Loma Grande Veraguas Santa Fé	8.67811786	81.0384207	605

No. de registro	Especies	Nombre común	Localidad	Georreferenciación		Elevación (msnm)
				Latitud	Longitud	
39	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Rio San Juan, Piedras Gordas	8.692954	80.5441335	953
40	<i>Lachesis stenophrys</i>	Verrugosa	Rio Tabasara Barroco Chiriquí, Cantón	8.5587213	81.6087416	320
41	<i>Lachesis melanocephala</i>	Verrugosa Plato negro	Racimiento Finca Hartmann	8.84504	-82.7607	1200

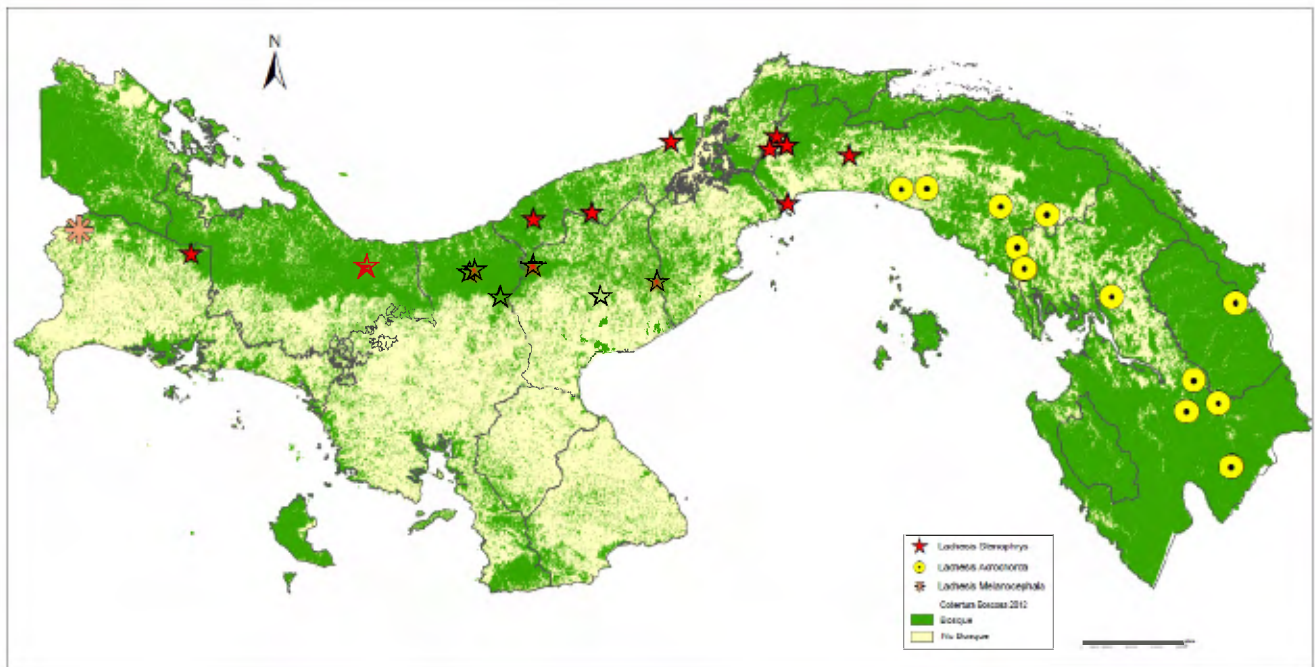


Figura 3. Mapa para ubicación de especies para *Lachesis* en Panamá

## 4.2 Datos herpetológicos

De los 41 registros del género *Lachesis*, la mayoría fueron hembras (Figura 8). Treinta hembras y 11 machos fueron inspeccionados. Se registraron 14 hembras de *L. stenophrys*, 15 de *L. acrochorda*, y una de *L. melanocephala*. Se registraron 6 machos de *L. stenophrys* y 5 de *L. acrochorda*.

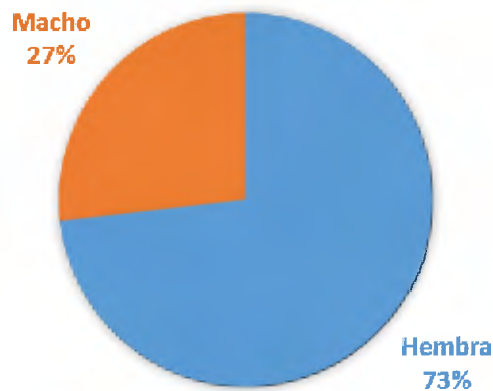


Figura 4. Porcentual por sexo para las especies de *Lachesis* en Panamá.

Los 41 individuos presentaron tamaños similares (Cuadro 2), cuyo intervalo de la longitud total varió entre 176 a 205 cm. No se registraron las medidas para el espécimen de *L. melanocephala* porque no se encontró el organismo completo, solo parte del cuerpo (la cabeza). Los individuos también presentaron el conteo de escamas similares (Cuadro 3). Una de las diferencias entre *L. stenophrys* y *L. acrochorda* es la condición de las escamas sub caudales. *L. stenophrys* presenta escamas sub caudales no divididas mientras *L. acrochorda* las presenta divididas.

Cuadro 2. Morfometría (cm) para las especies de *Lachesis* Ca: Cabeza, Tr: Tronco, Co: Cola, Lo:

Longitud

Especie	Ca	Tr	Co	Lo
<i>L. stenophrys</i>	7-8	153-170	15-19	183-205
<i>L. acrochorda</i>	6-7.5	153-170	15-19	176-195
<i>L. melanocephala</i>	-	-	-	-

**Cuadro 3.** Estimado sobre lepidosis para las especies de *Lachesis sp.*

<b>Característica de escama</b>	<b><i>L. stenophrys</i></b>	<b><i>L. acrochorda</i></b>	<b><i>L. melanocephala</i></b>
Al medio cuerpo	33-38	6-40	-
A una cabeza de la cabeza	33-39	37-39	-
A una cabeza de la cola	24-26	17-27	-
Ventrales	191-210	211-228	209-222
Canthales	3-5	2	-
Infra labiales	12-16	-	-
Supra labiales	8	-	-
Supra oculares	-	1	-
Sub caudales	35-51	32-53	-
Sub caudales (condición)	No Divididas	Divididas	-

### 4.3 Estado de Conservación

En la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN, las tres especies de *Lachesis* se encontraron no evaluadas (UICN, 2018). Según la descripción de los rangos de prioridad utilizada en el Primer Taller Internacional sobre la Herpetofauna de Panamá, se consideró a *L. acrochorda* y *L. stenophrys* como especies en peligro nacional y mundial por su rareza, por lo que en este criterio se asignó el rango de N2 a nivel nacional y G2 a nivel global. Se consideró a *L. melanocephala* como una especie en peligro crítico nacional y mundial a causa de su rareza extrema, por lo que en este criterio se asignó el rango de N1 a nivel nacional y G1 a nivel global.

#### 4.4 Modelo de Geoprocesamiento

Para modelar los hábitats forestales naturales mejores representados para la sobrevivencia de las 3 especies de *Lachesis* en Panamá utilizamos el modelo de Geoprocesamiento en el programa ArcGIS pro. El modelo compone 3 aplicaciones, los datos para cada aplicación se representan por unas figuras geométricas y colores, estas figuras se van colocando en orden de izquierda a derecha solo por motivos de hacer el diagrama y por ende la dirección de entrada y salida de la información (Figura 9).

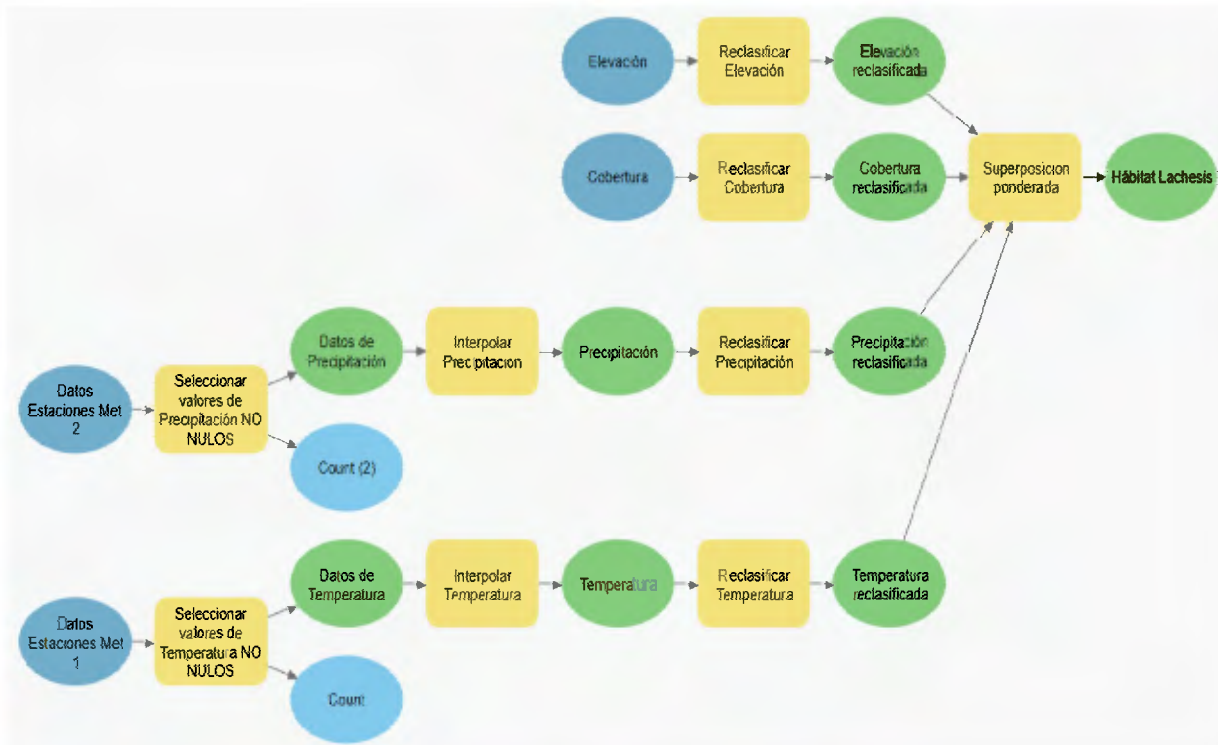
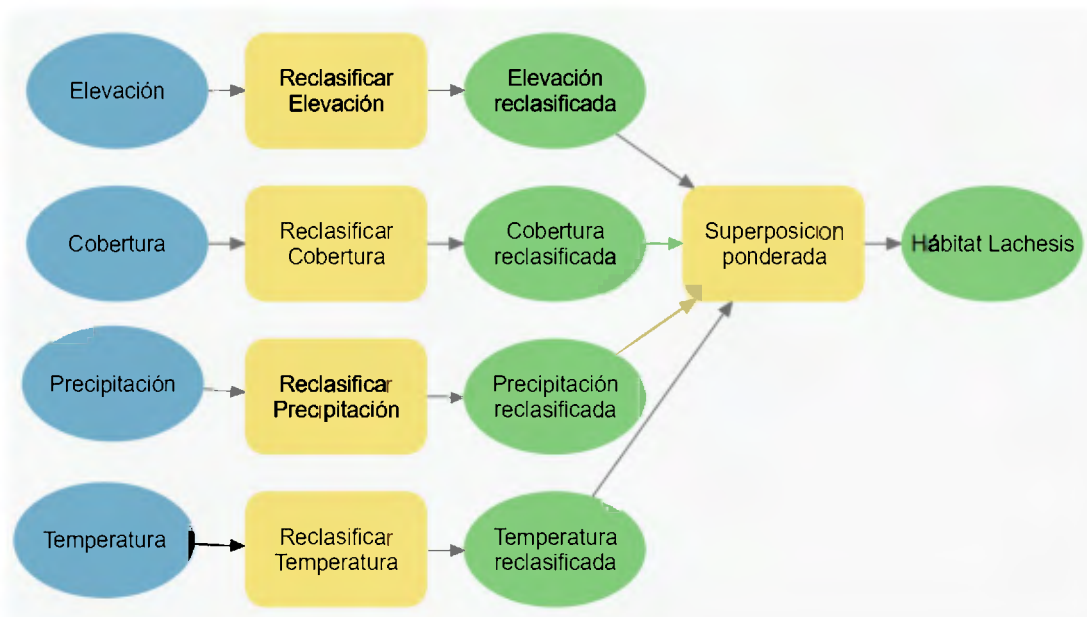


Figura 5. Modelo general para Geoprocesamiento.

En el modelo de Geoprocesamiento se hizo referencia a los siguientes óvalos celestes que fueron las capas o datos de entrada: cobertura boscosa, elevación, precipitación y temperatura (Figura 10). Se le asignó a cada variable un peso dentro del modelo. Estos datos de entrada se les hizo una reclasificación para poner una escala común de 1 a 5, los cuadros amarillos en la imagen, como lo estableció la herramienta de reclasificación.



**Figura 6.** Reclasificación de las variables ambientales.

Luego de esto se pasó por la herramienta de superposición de capas ráster de nombre superposición ponderada, la cual superpuso los puntos de los diferentes valores de entrada, esto generó un resultado de modelo el ovalo verde. De esta forma la herramienta estimó los parámetros de distribución del hábitat forestal natural disponible para la especie. Al final el modelo generó una capa con datos ráster usando el método de cortes naturales de Jenks. Las clases de cortes naturales se basaron en las agrupaciones naturales inherentes a los datos. Se identificaron los cortes de clase que mejor agrupan los valores parecidos y maximizan las diferencias entre clases. Las entidades se dividieron en clases cuyos límites quedan establecidos dónde hay diferencias considerables entre los valores de los datos. La clasificación de cortes naturales se utilizó mejor para los valores de datos de representación cartográfica que no estaban distribuidos de manera uniforme, tendiendo en su lugar a juntarse en grupos, ya que los cortes naturales colocaron los valores agrupados en la misma clase.

Figuras 11 y 12 muestran los mejores modelos de Geoprocesamiento que indican los hábitats forestales naturales mejores representados para la sobrevivencia de las 3 especies de *Lachesis* en Panamá. En el Modelo 1 de Geoprocesamiento, el peso de cada variable ambiental fue: 40% precipitación, 40% temperatura, 12% cobertura boscosa y 8% elevación. En el Modelo 2 de Geoprocesamiento, el peso de cada variable ambiental fue 25%. Los mejores hábitats naturales

para *Lachesis sp.* se encuentran en la Vertiente Caribeña, y también hay zonas aptas para la ocurrencia de la especie en las zonas del pacifico

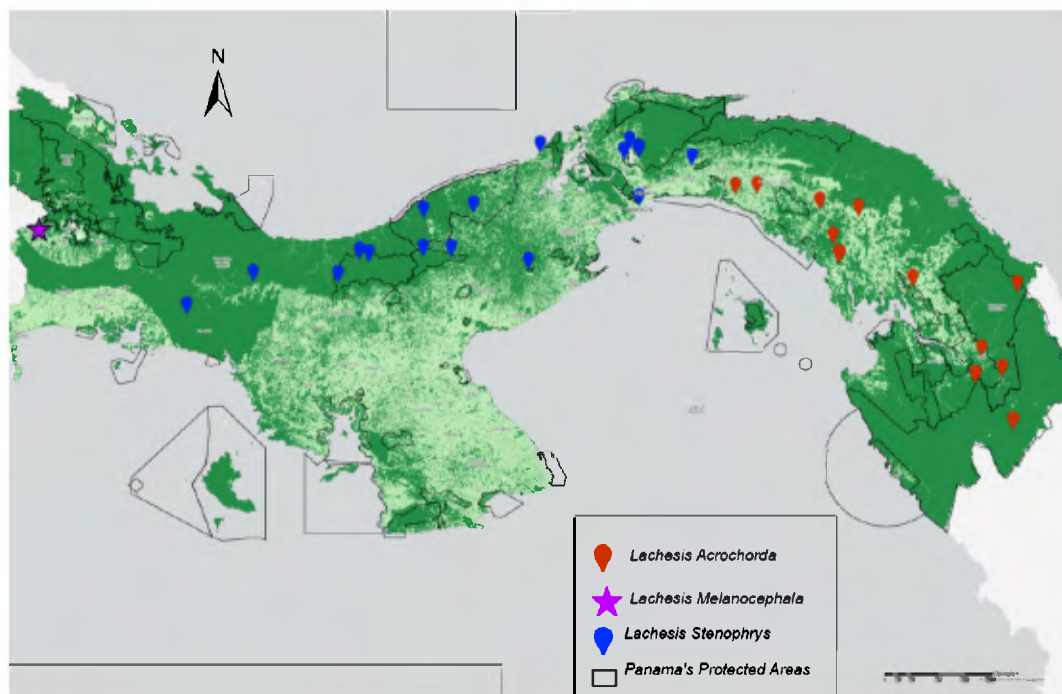


Figura 7. Modelo 1 de distribución y mejores hábitats de *Lachesis* en Panamá.

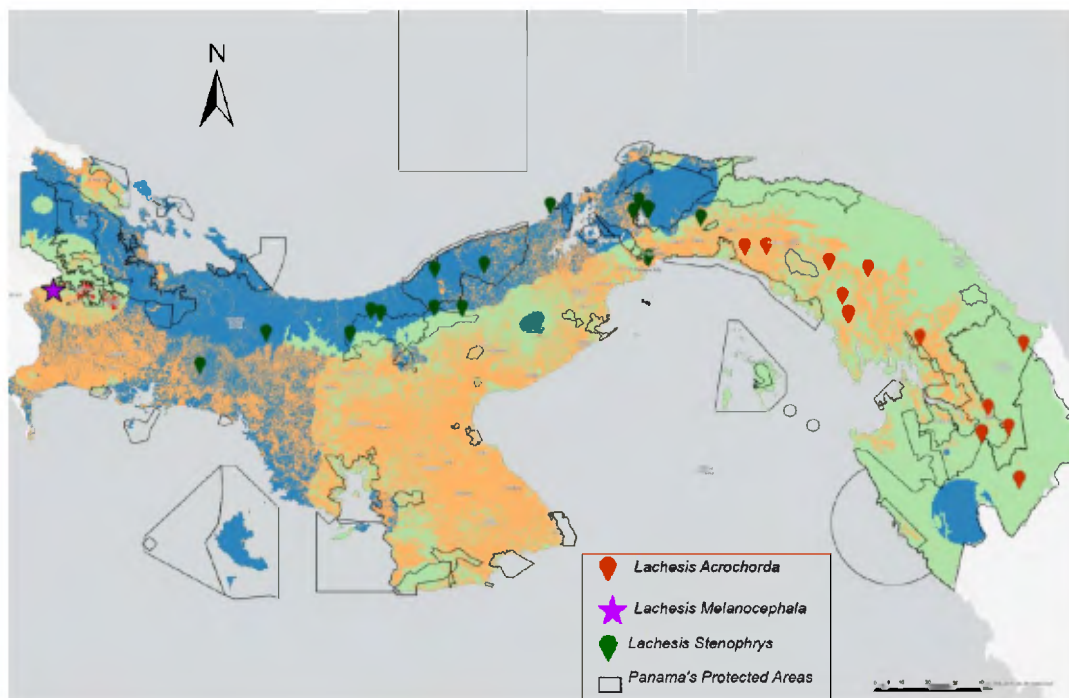


Figura 8. Modelo 2 del área de distribución y mejores hábitats de *Lachesis* en Panamá.

## **DISCUSIÓN**

En este estudio, los mejores hábitats forestales naturales para *Lachesis sp.* se encontraron en la Vertiente Caribeña de Panamá. La cobertura boscosa a lo largo de la Vertiente Caribeña es importante para la conservación de *Lachesis sp.* por su gran extensión que posee elevaciones preferibles, temperaturas aptas y precipitaciones idóneas para la sobrevivencia de estas especies. Según el modelo de Geoprocesamiento, aunque los hábitats en la vertiente Pacífica son tolerables para que estas especies puedan vivir, encontrando algunos mejores hábitats para su supervivencia. La mayoría de los bosques de tierras bajas y de altura media en la vertiente Pacífica de Panamá han sido deforestado debido a las presiones antropogénicas, y los hábitats remanentes se encuentran en áreas protegidas. Por lo cual, este modelo sirve para proporcionar las áreas mejores representativos para conservar *Lachesis sp.* en Panamá. En un estudio similar, Hidalgo-García, *et al.* (2018), modelaron la distribución geográfica de cuatro serpientes venenosas (*Bothriechis aurifer*, *Crotalus simus*, *Micrucus diastema* y *M. elegans*) en Altiplanicie de Chiapas, usando el algoritmo MaxEnt. Hidalgo-García, *et al.* (2018) incluso determinaron la representatividad de cada especie en las áreas protegidas y la relación que tienen las serpientes venenosas con las poblaciones humanas. Esto reitera que estas herramientas son útiles en la conservación y monitoreo para llevar a cabo acciones de gestión para la protección de estas especies.

Los resultados también confirmaron la presencia de las tres especies de *Lachesis* en Panamá. Las especies se encontraron en bosque primario, bosque secundario con bajos niveles de perturbación, y lugares cerca de un bosque. *L. acrochorda* y *L. stenophrys* fueron las especies con mayor número de registros por su amplia preferencia de hábitat a comparación con *L. melanocephala*. Una diferencia entre la distribución de estas dos especies es que *L. acrochorda* se puede encontrar en la vertiente Pacífica, en algunas regiones con bosque relativamente menos intervenido, mientras *L. stenophrys* se distribuye en la vertiente caribeña, donde se encuentra relativamente la mayor cantidad de bosque. *L. melanocephala* presentó el menor número de registros en comparación a las demás porque esta especie es la más restringida en términos de preferencia de hábitat (Savage, 2002; Campbell & Lamar, 2004; González-Maya, *et al.* 2014, Solórzano & Sasa, 2020). La distribución actual de *Lachesis sp.* coincide con la histórica, lo que enfatiza la importancia de proteger estas poblaciones de *Lachesis* y los sitios donde habitan.

Aunque, casi el 50% de los avistamientos de *Lachesis sp.* fueron fuera de las áreas protegidas, siempre se mantuvieron cerca de un bosque primario o secundario. Una explicación puede ser que las especies estaban buscando recursos alimenticios que no se encontraban en el lugar donde normalmente se habita. Esto muestra la importancia de reevaluar los límites de las áreas protegidas para mantener las poblaciones de *Lachesis sp.*

Como se puede ver en la distribución, *Lachesis* forman pequeñas metapoblaciones aisladas, lo que las hacen susceptibles a los efectos estocásticos de fragmentación y pérdida de hábitat. Una explicación sugerida para la cual se forman de manera aisladas es por la habilidad de desplazamiento que tienen las serpientes, ya que al no tener reducida movilidad a través de áreas urbanizadas y los bosques naturales no encuentran una manera de desplazarse fácil y mantener poblaciones pequeñas a lo largo de las vertientes caribeña y pacífica. Aparte de su habilidad de desplazamiento y las metapoblaciones pequeñas, las serpientes son susceptibles a la extinción debido a la baja tasa de crecimiento intrínseco y las especies están sujetas a intensa depredación, competencia o alteración de hábitat (Mullin & Seigel 2009). Los pocos ejemplares reflejaron la sensibilidad al proceso de extinción, agravado por los efectos estocásticos.

La descripción de los rangos de prioridad utilizada en el Primer Taller Internacional sobre la Herpetofauna de Panamá utilizó una técnica diferente a Gonzalez-Maya *et al.* 2014, Solórzano & Sasa 2020, Gonzalez-Maya *et al.* 2014, utilizaron el criterio B de la IUCN Standards and Petitions Committee (2019, Anexo I) para determinar el estado de conservación de *L. melanocephala* en Costa Rica y Panamá. Basado en que las estimaciones del grado de ocurrencia (EOO) = 1 495 km<sup>2</sup> y el modelo de distribución de especies (SDM) = 4 999 km<sup>2</sup>, *L. melanocephala* se clasificó como una especie vulnerable Gonzalez-Maya *et al.* 2014. Solórzano & Sasa 2020, utilizaron el área mínima viable (MVA) para determinar el estado de conservación de *L. melanocephala*. Se determinó que la distribución potencial de la especie se estimó en 10 139 km<sup>2</sup>, esto caerá en la categoría de especie vulnerable. En este estudio, no se pudieron hacer estos cálculos porque hubo pocos registros y la ocurrencia de ellos mismos eran muy distantes.

Aunque es un método diferente, la descripción de los rangos de prioridad utilizada en el Primer Taller Internacional sobre la Herpetofauna de Panamá se puede utilizar como una entrada

para la evaluación de la conservación de especies ajustándolo a los criterios de la IUCN Standards and Petitions Committee (2019). Según el criterio B del rango de distribución, la categoría vulnerable es aplicable a especies con un grado de ocurrencia (EOO)  $< 20\,000\text{ km}^2$  y un área de ocupación (AOO)  $< 2\,000\text{ km}^2$ ; la categoría en peligro es aplicable a especies con un grado de ocurrencia (EOO)  $< 5\,000\text{ km}^2$  y un área de ocupación (AOO)  $< 500\text{ km}^2$ ; mientras la categoría de peligro crítico es aplicable a especies con un EOO  $< 100\text{ km}^2$  y un AOO  $< 10\text{ km}^2$ . Basado en este criterio, *L. acrochorda* y *L. stenophrys* son especies vulnerables y *L. melanocephala* es una especie en peligro crítico. Sin embargo, la descripción de los rangos de prioridad utilizada en el Primer Taller Internacional sobre la Herpetofauna de Panamá se clasificó a *L. acrochorda* y *L. stenophrys* como especies en peligro y *L. melanocephala* como una especie en peligro crítico. Esto significa que hay que actualizar los criterios a nivel nacional a los de la IUCN Standards and Petitions Committee 2019 y se requiere resoluciones, decretos o leyes específicas orientadas a su conservación y protección en Panamá.

## **CONCLUSIONES**

- Se confirmó la presencia de las tres *Lachesis sp.* en Panamá: *L. acochorda*, *L. stenophrys* y *L. melanocephala*.
- *L. stenophrys* se distribuyó en el área oeste de Panamá, *L. acochorda* se distribuyó en el este de Panamá y *L. melanocephala* se ubicó en zona restringida en la Provincia de Chiriquí, cerca de la frontera entre Panamá y Costa Rica.
- *Lachesis sp.* no se encontró evaluada en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN. Con la descripción de los rangos de prioridad utilizada en el Primer Taller Internacional sobre la Herpetofauna de Panamá, ambos *L. acochorda* y *L. stenophrys* se consideraron como especies en peligro nacional y mundial por su rareza; y *L. melanocephala* se consideró como una especie en peligro crítico nacional y mundial a causa de su rareza extrema.
- Con el uso de los variables ambientales y el modelo de Geoprocesamiento, se pudo determinar con mayor precisión que la Vertiente Caribeña favorece los hábitats forestales naturales mejores representados para la sobrevivencia de las 3 especies de *Lachesis* en Panamá, implementando una técnica para promover la conservación de sus hábitats.

## **RECOMENDACIONES**

- Hacer monitoreos para mejorar la evaluación del estado actual de la conservación de *Lachesis sp.* y actualizar y mejorar los criterios a nivel nacional a los de la IUCN Standards and Petitions Committee (2019).
- Implementar el modelo de Geoprocesamiento a otras especies de serpientes con el fin de documentar y encontrar los mejores hábitats forestales naturales para la protección de las comunidades.
- Reevaluar los límites de las áreas protegidas y ampliar las áreas de protección para estas especies si es necesario para mantener las poblaciones de *Lachesis*.
- Incorporar estudios genéticos para ver el estado de las pequeñas metapoblaciones, con el fin de determinar si hay un efecto genético por el aislamiento de las poblaciones.
- Crear conciencia de la importancia de preservar y conservar las poblaciones de *Lachesis* a través de la educación ambiental e implementar resoluciones, decretos o leyes específicas orientadas a su conservación y protección en Panamá.

## **LITERATURA CITADA**

- Allen, R. & W.T. Neill. 1959. Doubtful locality records in British Honduras. *Herp.* 15:227-233.
- Alves, F.Q., A.J. Argôlo & G.C. Carvalho. 2014. Reproductive biology of the bushmaster *Lachesis muta* (Serpentes: Viperidae) in the Brazilian Atlantic Forest. *Phyllomedusa: J. Herp.* 13(2):99-109.
- Austin, M.P. 1987. Models for the analysis of species response to environmental gradients. *Vegetation.* 69:35-45.
- Austin, M.P. 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecol. Mod.* 200:1-19.
- Axelius, B. 1991. Areas of distribution and areas of endemism. *Cladistics.* 7:197-199.
- Baillie, J.E.M., H. Craig & S. N. Stuart. 2004. 2004. IUCN Red List of Threatened Species: a Global Species Assessment. 217pp.
- Baillie, J.E.M., C. Hilton-Taylor & S.N. Stuart. 2004. Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN 2004. Una evaluación global de las especies. UICN, Suiza y Cambridge, Reino Unido. 191pp.
- Bard, De Lima R.J.C., S.A. Neto, R.P. Oliveira & M.C. Dos Santos. 1994. Inefficacy of bothropic antivenin in the neutralization of the coagulation activity of *Lachesis muta muta* venom. Report of a case and experimental confirmation. *Rev. Inst. Med. Trop.* 36(1):77-81.
- Barrio-Amorós, C., G. Corrales, S. Rodríguez, J. Culebras, Q. Dwyer & D. Flores. 2020. *Lachesis: La Reina de la Selva Tropical.* 179pp.
- Beaumont, L., L. Hughes & M. Poulsen. 2005. Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecol. Mod.* 10:250-268.
- Bosque Sendra, J. 1999. Nuevas perspectivas en la enseñanza de las tecnologías de la información geográfica. *Serie geografía.* 8:25-34.

- Bridgewater, P.B. 1993. Landscape ecology, Geographic Information Systems, and nature conservation. En: Landscape ecology and GIS. Haives-Young, R., Green, D. R. & Cousins, S. H. London. Pp. 967 – 980.
- Burrough, P. 1986. Principles of Geographical Information Systems for Land Resources Assessment. Oxford, England, Oxford Univ. Press. 194pp.
- Campbell, J.A., W.W. Lamar. 2004. The venomous reptiles of the western hemisphere. Ithaca, NY: Cor. Univ. Press. Pp. 436-447.
- Castoe, T., M. Sasa & C. Parkinson. 2005. Modeling nucleotide evolution at the mesoscale: The phylogeny of the Neotropical pitviper of the *Porthidium* group (Viperidae: Crotalinae). *Mol. Phyl. Evol.* 37:881-898.
- Chippaux, J.P., V. Williams & J. White. 1998. Snake venom variability: methods of study, results, and interpretation. *Toxicon.* 29:1279–303.
- Chuvieco, E.B. & J. Sendra. 2005. ¿Son las tecnologías de la información geográfica (TIG) parte del núcleo de la geografía? *Boletín de la A.G.E.* 40:35-55.
- Cochran, D.L. 1943. Poisonous reptiles of the world. Smith. Inst. Was. D. C. 68pp.
- Corrales, G., A. Gómez & D.A. Flores. 2016. Reproduction of the South American Bushmaster, *Lachesis muta* (Serpentes: Viperidae) in captivity. *Herpet. Rev.* 47:608–611.
- Barahona de Mosca, I.M. 2003. Epidemiología del envenenamiento ofídico en Panamá (conferencia). II Simposio Nacional de Toxinología; Pp. 16-18.
- Dirzo, R. & P.H. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *A Rev. Envir. Res.* 28:137-167.
- Ditmars, R.L. 1937. Snakes of the World. Macmillan, NY. 207pp.
- Dodd Jr, C.K. 1987. Status, conservation, and management. En: Snakes: Eco. and Evol. Biol. McGraw-Hill. N.Y. Pp. 478-513.

- Dunning, J.B., B.J. Danielson, H.R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*. 65:169-175.
- Dwyer, Q. & M. Perez. 2009. *Lachesis melanocephala*. *Herp. Rev.* 40(1):114.
- Ehrlich, P.R. & A.H. Ehrlich. 1981. Extinction: The causes and consequences of the disappearance of species. Random House. N.Y. 305pp.
- Elith, J. & J. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40:677-697.
- Fan H.W. & J.L. Cardoso. 1995. Clinical toxicology of snake bites in South America. En: Handbook of Clinical Toxicology of Animal Venoms and Poisons. Eds. Meier J. & White J. CRC Press. Boca Raton. Flo. USA. Pp. 667-688.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 34:487-515.
- Feldman, C. & G. Spicer. 2006. Comparative phylogeography of woodland reptiles in California: repeated patterns of cladogenesis and population expansion. *Mol. Ecol.* 15:2201-2222.
- Fernández, D.S., F.L. Franco, & R. Fernández. 2004. Systematic revision of the genus *Lachesis* Daudin 1803 (Serpentes: Viperidae). *Herpet.* 60(2):245-260.
- Fernández, S. 2001. Revisão sistemática do gênero *Lachesis* Daudin, 1803 (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) (Máster Thesis). Universidad Federal do Rio de Janeiro, Brasil. 59pp.
- Filippi, E., L. Luiselli. 2000. Estado de la fauna de serpientes italiana y evaluación de las amenazas para la conservación, *Cons. Biol.* 93(2):219-225.
- Fouquet, A., A. Gilles, M. Vences, C. Marty, M. Blanc & N. Gemmell. 2007. Underestimation of Species Richness in Neotropical Frogs Revealed by mtDNA Analyses. *PlosOne*. 2(10):1-1.
- Frankham, R., J.D. Ballou & D.A. Briscoe. 2002. Introduction to Conservation Genetics. N.Y. Camb. Univ. 607pp.

- Gardenfors, U., J.P. Rodriguez, C. Hilton-Taylor, C. Hyslop, G.M. Mace, S. Molur & S. Poss. 1999. Draft guidelines for the application of UICN Red List Criteria At National And Regional Levels, Spec. 31-32: 58-70.
- Gardenfors, U. 2001. Classifying threatened species of national versus global levels. *Trends in Ecol. & Evol.* 16(9):511-516.
- Galindo-Leal, C. 1999. La gran región de Calakmul: Prioridades biológicas para la conservación y propuesta de modificación de la Reserva de la Biosfera. World Wildlife Fund. México D.F. 37pp.
- Gibbons, J.W., D.E. Scott, T.J. Ryan, K.A. Buhlmann, T.D. Tuberville, B.S. Metts, J.L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy & C. T. Winner, 2000. The Global Decline of Reptiles, Déja` Vu Amphibians. *BioScience.* 50,653-661.
- González-Maya, F.C., R. González, P. Jesús, & G. Ceballos. 2014. Distribution, range extension, and conservation of the endemic black-headed bushmaster (*lachesis melanocephala*) in Costa Rica and Panamá. *Herpet. Cons. Biol.* 9(2):369–377.
- Goodchild, M. & R.P. Haining. 2005. SIG y análisis espacial de datos: perspectivas convergentes. *Investigaciones Regionales.* 6:175-202.
- Guisan, A. & W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8:993-1009.
- Guisan, A. & N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Mod.* 1(135):147-186.
- Gutiérrez, J.M., B. Lomonte, G. León, A. Alape-Girón, M. Flores-Díaz, & L. Sanz. 2009. Snake venomomics and antivenomics: proteomic tools in the design and control of antivenoms for the treatment of snakebite envenoming. *J. Proteomics.* 72:165–82.
- Hedrick, P.W., & P.S. Miller. 1992. Conservation Genetics: Techniques and Fundamentals. *Ecol. Appl.* 2(1):30-46.

- Hidalgo-García, J.A., J.R. Cedeño-Vásquez, R. Luna-Reyes, & D. González-Solis. 2018. Modelaje de la distribución geográfica de cuatro especies de serpientes venenosas y su percepción social en el sureste de la altiplanicie de Chiapas, Scielo. 34:1-20.
- IUCN Standards and Petitions Committee. 2019. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. De: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>.
- Jiménez-Valverde, A., J.M. Lobo & Hortal, J. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Div. Dist.* 14:885-890.
- Johnson, K.N., F. Swanson, M. Herring, & S. Greene. 1999. Bioregional assessments: science at the crossroads of management and policy. Island Press, Wash. D.C. 398pp.
- Kattan, H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. *Ecología y conservación de bosques tropicales*. Heredia, CR. INBio. 561pp.
- Keller, L. & E. Heske. 2000. Habitat Use by Three species of Snakes at the Middle Fork Fish and Wildlife area Illinois. *J. Herp.* 34:558-564.
- Kemp, W.P, K.M. O'neill, M.M. Cigliano. & S. Torrusio. 2002. Field-scale variations in plant and grasshopper communities. *Trans. G.I.S.* 6(2):115-133.
- Lancini, A. 1986. Serpientes de Venezuela. Ernesto Annitano Editor. Caracas. 262pp.
- Lomolino, M.V., B.R. Riddle, R.J. Whittaker & J.H. Brown. 2010. *Biogeography*, Sunderland: Sinauer. *The Quarterly Rev. Biol.* 84: 357-390.
- Lain Huerta, L. 1999. Los Sistema de Información Geográfica en los riesgos naturales y en el medio ambiente. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 432-447pp.
- Liebhold, A.M., R.E. Rossi & W.P. Kemp. 1993. Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology. *Annu. Rev. Entom.* 38: 303-327.

- Morrone, J.J. 2009. Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies. Col. Univ. Press, N. Y. Syst. Biol. 59(4):486–488.
- Madrigala, M., L.S.M. Flores-Díaza, M. Sasa, V. Núñez, A. Alape-Giróna & J.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*. J. Proteomics. 7:280-297.
- Manzanilla, J. & J.E. Péfaur. 2000. Consideraciones sobre métodos y técnicas de campo para el estudio de anfibios y reptiles. *Rev. Ecol. Lat. Am.* 7:17-30.
- Martínez Cortés, V. & R. Bolaños 1983. The bushmaster, *Lachesis muta muta* (Linnaeus) (Ophidia: Viperidae) in Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 30:100-101.
- Martins, M. & Gordo, M. 1993. *Bothrops asper* (Common Lancehead): Diet. *Herpet. Rev.* 24:151-152.
- McAllister, A. 1995. Wetland Habitat Use by the Black Rat Snake, *Elape obsoleta*, in Eastern Ontario. *Can. Field-Nat.* 109:449-451.
- McGill, B. 2010. Matters of scale. *Science*, 328:575-576.
- McNeely J.A., K.R. Miller, W.V. Reid, R.A. Mittermeier & T.B. Werner. 1990. Conserving the World's Biological Diversity. IUCN & The World Bank, Wash. D.C. 193pp.
- Mullin, S. & R. Seigel. 2009. Snakes: Ecology and Conservation. Cor. Univ. Press, Comstock Pub. Ass. 67(1):1–9.
- Murphy, J.C., J.R. Downie, J.M. Smith, S.M. Livingstone, R.S. Mohammed, R.M. Lehtinen, M. Eyre, J. Dewlal, N. Noriega, G.S. Casper, T. Anton, M.G. Rutherford, A.L. Braswell, & M.J. Jowers. 2018. A Field Guide to the Amphibians & Reptiles of Trinidad & Tobago. Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club, Port of Spain, Trinidad, and Tobago. 57–58pp.
- Murphy, J.C. 1997. Amphibians and Reptiles of Trinidad and Tobago. Krieger Pub. Co. Malabar, Flo. USA. 75:247–253.

- Natera-Mumaw, M., L.F. Esqueda-González & M. Castelaín-Fernández. 2014. Atlas Serpientes de Venezuela. Dimacofi Negocios Avanzados S.A., Santiago, Chile. 433pp.
- NIX, H.A. 1986. Biogeographic analysis of Australian Elapid snakes. In: Atlas of elapid snakes of Australia. (ed.). Canberra Australian Government Pub. Serv. 15pp.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biological diversity: a hierarchical approach. *Cons. Biol.* 4: 355-364.
- Pérez-Santos, C. & A.G. Moreno. 1988. *Ofidios de Colombia*. Monographia VI. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italy. 517pp.
- Philip, G.M. & D.F. Watson. 1982. A Precise Method for Determining Contoured Surfaces. *Aus. Pet. Exp. Ass. J.* 22:205–212.
- Plummer, M. 2002. Observation of hibernacula and over wintering Ecology of Eastern Hognose Snake (*Heterodon platichinos*). *J. Herp.* 34:565-575.
- 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. *Bull. Chi. Herp. Soc.* 29:165–183.
- Rolf de By, A. 2000. Principles of Geographic Information Systems. ITC Educational Textbook Series, Enschede, The Netherlands. 230pp.
- Roze, J.A. 1966. La Taxonomía y Zoogeografía de los Ofidios de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 1:91-96
- Rueda, J.V. 1999. Anfibios y reptiles amenazados de extinción en Colombia. *Rev. Acad. Col. Cien.* 23:474-497.
- Salas, A.W. 1996. Herpetofauna peruana: Una Visión Panorámica sobre Investigación, Conservación y Manejo. *Biotempo.* 2:125- 137.

- Samudio, R. 2002. Actualización de las Listas de Especies de Flora y Fauna de Panamá. ANAM, Panamá. 153pp.
- Sánchez, C.H., O.M. Castaño & G.A. Cárdenas. 1991. Diversidad de los reptiles en Colombia. Inst. Cien. Nat. Univ. Nac. Col. Inderena, Bogotá. 277-326pp.
- Sánchez, C.H., O.M. Castaño & G.A. Cárdenas. 1995. Diversidad de los reptiles en Colombia. Inst. Cien. Nat. Univ. Nac. de Col. Inderena, Bogotá. 16(2):89-95.
- Sasa, M., D. Wasko & W.W. Lamar. 2009. Natural history of the terciopelo *Bothrops asper* in Costa Rica. *Toxicon*, 54, 904-922.
- Savage, J.M. 2002. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: a Herpetofauna Between Two Continents, Between Two Seas. Univ. Chi. Press. Chi. Ill. USA. 954pp.
- Scott, J.M., B. Csuti, R.G. Wright, P.J. Crist & M.D. Jennings. 1999. Regional approaches to managing and conserving biodiversity. En: *Practical approaches to the conservation of biological diversity*. Baydack RK, Campa H III, Haufler JB, Eds. Isl. Press, Wash, D.C. Pp. 55-70.
- Solórzano, A. 2004. Serpientes de Costa Rica: Distribución, Taxonomía e Historia Natural. Instituto Nacional de Biodiversidad. INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 791pp.
- Solórzano, A. & M. Sasa. 2020. Redescription of the snake *Lachesis melanocephala* (Squamata: Viperidae): Designation of a neotype, natural history, and conservation status. *Rev. Bio. Trop.* 68:1384–1400.
- Solórzano, A. & L. Cerdas. 1986. A new subspecies of the bushmaster, *Lachesis muta*, from southeastern Costa Rica. *J. Herpet.* 20:463–466.
- Stuart, S., J. Chanson, N. Cox, A. Young, A.S. Rodrigues, D.L. Fishman & R. Waller. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306:1783-1786.

- Squeo, F.A., G. Arancio, J. R. Gutiérrez, J. Letelier, M. Arroyo, P. León-Lobos, & L. Rentería-Arrieta. 2008. Flora y fauna amenazada de la región de Atacama y estrategias de conservación. Ed. Univ. La Serena. 372pp.
- UICN. 2004. Evaluación global de los anfibios. Disponible en: <http://www.globalamphibians.org>. Fecha de acceso: diciembre 21 de 2020.
- UICN. 2001. Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1 [en línea] UICN – Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. 34pp Disponible en: [http://www.iucnredlist.org/info/categories\\_criteria2001.html](http://www.iucnredlist.org/info/categories_criteria2001.html). Fecha de acceso: diciembre 21 de 2020.
- UICN. 2004. Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN 2004. [en línea]. UICN – Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org>. Fecha de acceso: diciembre 21 de 2020.
- UICN. 2012. Directrices para el uso de los Criterios de la Lista Roja de la UICN a nivel regional y nacional. UICN de Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- UNEP-WCMC & IUCN. 2021. Protected Planet: The World Database on Protected Areas (WDPA) and World Database on Other Effective Area-based Conservation Measures (WD-OECM) [En línea], June 2021, Cambridge, UK: UNEP-WCMC and IUCN. Disponible en: [www.protectedplanet.net](http://www.protectedplanet.net).
- Valencia, Z.A., V. Jaramillo, B. Echeverry, R. Viáfara-Vega, C. Hernández, V.E. Cardona-Botero, J. Gutiérrez-Zúñiga & F. Castro-Herrera. 2016. Conservation status of the herpetofauna, protected areas, and current problems in Valle del Cauca, Colombia. *Amph. & Rep. Cons.* 8(2):1–18.
- Valencia, J.H., K. Garzón-Tello & M.E. Barragán-Paladines. 2016. Serpientes Venenosas del Ecuador. Fundación Herpetológica Gustavo Orcés-UTA-Fondo Ambiental Nacional, Quito, Ecuador. 18pp.

- Vial, J.L. & J.M. Jimenez-Porras. 1967. The Ecogeography of the Bushmaster, *Lachesis muta*, in Central America. Amer. Mid. Nat. 78(1):182–187.
- Visinoni, A. 1995. Contribuciones para el conocimiento de la herpetofauna boliviana: *Lachesis muta muta* (Linnaeus, 1766) (Serpentes: Viperidae) en Bolivia. Ecología Bolivia. 24: 103–112.
- Wallach, V., K.L. Williams & J. Boundy. 2014. Snakes of the World: A Catalogue of Living and Extinct Species. Flo. USA: CRC Press. 1237pp.
- Watson, D.F. & G.M. Philip. 1985. A Refinement of Inverse Distance Weighted Interpolation. Herramienta de geoprociamiento. 2:315–327.
- Weber, M. 1996. Calakmul y una de sus contradicciones: conociendo la biodiversidad y desconociendo la biología de las especies. Voz Común Cam. Méx. 25(3): 129-135.
- Whitfield, S., K. Bell, T. Philippi, M. Sasa, F. Bolaños, G. Chaves & M. Donnelly. 2007. Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *PNAS*. Pp. 8352 – 8356.
- Zamudio, K.R. & H.W. Greene. 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematic and conservation. *Biol. J. Linn. Soc.* 62:421–422.

**ANEXO I.** Resumen de los cinco criterios (A-E) utilizados para evaluar si un taxón pertenece a la categoría amenazada (IUCN Standards and Petitions Committee, 2019).

<b>A. Population size reduction.</b> Population reduction (measured over the longer of 10 years or 3 generations) based on any of A1 to A4			
	Critically Endangered	Endangered	Vulnerable
A1	≥ 90%	≥ 70%	≥ 50%
A2, A3 & A4	≥ 80%	≥ 50%	≥ 30%
<p>A1 Population reduction observed, estimated, inferred, or suspected in the past where the causes of the reduction are clearly reversible AND understood AND have ceased.</p> <p>A2 Population reduction observed, estimated inferred or suspected in the past where the causes of reduction may not have ceased OR may not be understood OR may not be reversible.</p> <p>A3 Population reduction projected, inferred or suspected to be met in the future (up to a maximum of 100 years) [(a) cannot be used for A3].</p> <p>A4 An observed, estimated, inferred, projected or suspected population reduction where the time period must include both the past and the future (up to a max. of 100 years in future), and where the causes of reduction may not have ceased OR may not be understood OR may not be reversible.</p>	<p>based on any of the following:</p>		<p>(a) direct observation [except A3]</p> <p>(b) an index of abundance appropriate to the taxon</p> <p>(c) a decline in area of occupancy (AOO), extent of occurrence (EOO) and/or habitat quality</p> <p>(d) actual or potential levels of exploitation</p> <p>(e) effects of introduced taxa, hybridization, pathogens, pollutants, competitors or parasites.</p>
<b>B. Geographic range in the form of either B1 (extent of occurrence) AND/OR B2 (area of occupancy)</b>			
	Critically Endangered	Endangered	Vulnerable
B1. Extent of occurrence (EOO)	< 100 km <sup>2</sup>	< 5,000 km <sup>2</sup>	< 20,000 km <sup>2</sup>
B2. Area of occupancy (AOO)	< 10 km <sup>2</sup>	< 500 km <sup>2</sup>	< 2,000 km
<b>AND at least 2 of the following 3 conditions:</b>			
(a) Severely fragmented OR Number of locations	= 1	≤ 5	≤ 10
(b) Continuing decline observed, estimated, inferred or projected in any of: (i) extent of occurrence; (ii) area of occupancy; (iii) area, extent and/or quality of habitat; (iv) number of locations or subpopulations; (v) number of mature individuals			
(c) Extreme fluctuations in any of: (i) extent of occurrence; (ii) area of occupancy; (iii) number of locations or subpopulations; (iv) number of mature individuals			
<b>C. Small population size and decline</b>			
	Critically Endangered	Endangered	Vulnerable
Number of mature individuals	< 250	< 2,500	< 10,000
<b>AND at least one of C1 or C2</b>			
C1. An observed, estimated or projected continuing decline of at least (up to a max. of 100 years in future):	≥ 5% in 3 years or 1 generation (whichever is longer)	20% in 5 years or 2 generations (whichever is longer)	10% in 10 years or 3 generations (whichever is longer)
C2. An observed, estimated, projected or inferred continuing decline AND at least 1 of the following 3 conditions:			
(a) (i) Number of mature individuals in each subpopulation	≤ 50	Summary sheet_EN	≤ 1,000
(ii) % of mature individuals in one subpopulation =	90–100%	95–100%	100%
(b) Extreme fluctuations in the number of mature individuals			
<b>D. Very small or restricted population</b>			
	Critically Endangered	Endangered	Vulnerable
D. Number of mature individuals	< 50	< 250	D1. < 1,000
D2. Only applies to the VU category Restricted area of occupancy or number of locations with a plausible future threat that could drive the taxon to CR or EX in a very short time.	-	-	D2. typically: AOO < 20 km <sup>2</sup> or number of locations ≤ 5
<b>E. Quantitative Analysis</b>			
	Critically Endangered	Endangered	Vulnerable
Indicating the probability of extinction in the wild to be:	≥ 50% in 10 years or 3 generations, whichever is longer (100 years max.)	≥ 20% in 20 years or 5 generations, whichever is longer (100 years max.)	≥ 10% in 100 years

