



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE
VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA**

**VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE LA REGIÓN CEFÁLICA
DE ESPECIES DEL GÉNERO *CROTALUS*, UTILIZANDO
MÉTODOS DE MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO
Presentado ante la Ilustre Universidad Central
de Venezuela, por el Bachiller Diego Arellano
como requisito parcial para optar al título de
Licenciado en Biología

Tutor: Héctor López Rojas (IZET)

CARACAS, VENEZUELA
ABRIL 2010

INDICE

INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	4
OBJETIVOS	11
MATERIALES Y MÉTODOS	12
RESULTADOS	21
ANÁLISIS INTRAESPECÍFICO	22
-Serie <i>Crotalus durissus cumanensis</i>	22
-Serie <i>Crotalus durissus ruruima</i>	27
-Serie <i>Crotalus vegrandis</i>	31
ANÁLISIS INTERESPECÍFICO	36
DISCUSIÓN	40
ANÁLISIS INTRAESPECÍFICO	40
-Serie <i>Crotalus durissus cumanensis</i>	40
-Serie <i>Crotalus durissus ruruima</i>	41
-Serie <i>Crotalus vegrandis</i>	42
PATRONES ALOMÉTRICOS	43
ANÁLISIS INTERESPECÍFICO	45
CONCLUSIONES	48
BIBLIOGRAFÍA	50
ANEXOS	52

INTRODUCCIÓN

Las serpientes que poseen un apéndice córneo al final de la cola, que lleva el nombre de *crepitaculum*, el cual agitan como una advertencia en el momento de sentirse amenazadas, y que produce un sonido semejante al de unos cascabeles, son conocidas comúnmente con el nombre de serpientes de cascabel. Se reconocen a nivel mundial treinta y dos especies (ochenta y tres subespecies) de serpientes de cascabel, divididas en dos géneros, *Sistrurus* y *Crotalus*, fácilmente distinguibles por el tamaño de las escamas en la corona de la cabeza. *Crotalus* es derivado del griego, *krotalon*, que significa “pequeña campana” o “sonaja.” *Sistrurus* es derivado del latín, *sistrum*, que se transforma al griego como, *seistrom*, que significa “pequeño religioso” o “sonaja de niños”, y del griego, *oura*, que significa “cola” (Rubio, 1998).

Aquellas cascabeles que presentan a nivel de la cabeza nueve escamas grandes en disposición (2-2-3-2) contando desde el hocico hacia la nuca y de una talla considerablemente menor con respecto a las demás cascabeles, pertenecen al género *Sistrurus*, mientras que las serpientes pertenecientes al género *Crotalus* se distinguen por presentar, entre otras características, en la cabeza un gran número de pequeñas escamas aquilladas o en forma de tubérculos con solamente algunas escamas ensanchadas como las supraoculares y al menos un par de internasales y/o prefrontales. Los *Crotalus* presentan pupilas elípticas en forma vertical, lo cual se asocia a sus hábitos nocturnos; su veneno, al menos en las cascabeles presentes en Venezuela, muestra un marcado efecto neurotóxico. Algunos grupos pueden presentar fracciones hemolíticas y hemorrágicas (Yoshida y col. 2003).

El género *Crotalus* está distribuido desde Canadá hasta el norte de Argentina (Lancini, 1986) y actualmente en Venezuela se conocen cuatro especies y dos subespecies de serpientes de cascabel. (Navarrete y col. 2006)

En Venezuela se han descrito hasta los momentos solamente cuatro especies y dos subespecies pertenecientes al género *Crotalus*, y si bien algunos autores (Navarrete y col. 2006) aceptan la existencia de cuatro especies, *C. durissus* con dos subespecies *C. d. cumanensis* y *C. d. ruruima* ; *C. maricelae*, *C. pifanorum* y *C. vegrandis* otros autores aceptan como especies solamente a *C. durissus* y *C. vegrandis*, incorporando a *C. maricelae* y *C. pifanorum* como subespecies de *C. durissus*.

Algunos autores como Campbell y Lamar (2004) sostienen que en Venezuela todas las serpientes de cascabel pertenecen a la misma especie, que sería *Crotalus durissus*, incorporando al resto de las posibles especies como subespecies de *C. durissus*. Se habla entonces del complejo *Crotalus durissus* que según los autores, abarcaría la mayor parte de Suramérica específicamente desde Colombia hasta Argentina exceptuando Chile y Ecuador, incluyendo Aruba, las Islas de Los Testigos, la Isla de Margarita y Los Frailes, con un reporte dudoso proveniente de Curazao. Esta última propuesta es la más aceptada, a pesar de que se basa mayormente en patrones de coloración de los individuos.

El estudio de la taxonomía de este grupo así como en general de la mayoría de las serpientes, ha sido bastante complicado por la cantidad de variaciones que se pueden encontrar en los caracteres taxonómicos comúnmente utilizados para la descripción de especies, como lo son la lepidosis y los patrones de coloración, incluso dentro de poblaciones relativamente cercanas de una misma especie.

La necesidad de encontrar variables más sólidas que permitan validar una u otra clasificación de las cascabeles de Venezuela, así como del resto de las cascabeles, ha generado la implementación de diversos métodos comparativos inter e intraespecíficos, que permitan aclarar el estado taxonómico del género.

A nivel mundial se han utilizado métodos moleculares basados en análisis de diferentes regiones de ADN con algunos resultados favorables, y otros que no parecieran corresponder con la posible historia natural de las distintas especies, alterando notablemente la clasificación existente hasta el momento. Un ejemplo de esto lo proporciona el trabajo de Pérez y col. (1997), quienes concluyen que *C. pifanorum* es una especie distinta a *C. durissus* (Pérez y col. 1997).

Basándonos en esa necesidad de nuevas metodologías que ayuden a esclarecer el estado taxonómico de las serpientes de cascabel en el país, hemos pensado en la aplicación de métodos de morfometría geométrica aplicada a nivel cefálico, para establecer diferencias entre las distintas especies y subespecies, y de una vez evaluar dentro de cada especie las diferencias morfológicas de la cabeza a lo largo del desarrollo ontogenético de los animales.

ANTECEDENTES

Los trabajos de descripción del género *Crotalus* en Venezuela comienzan en el año de 1811, cuando el naturalista alemán Alejandro Humboldt, realiza la descripción de la cascabel de Cumaná, designándola como *Crotalus cumanensis* (Lancini, 1986).

Klauber (1941) realiza la descripción de *Crotalus vegrandis*, diferenciándola del resto de las cascabeles venezolanas por poseer una longitud menor a un metro en estado silvestre, así como por poseer una coloración que puede ir de un gris blanquecino a gris verdoso o ceniciento oscuro; presenta a lo largo del cuerpo de veintisiete a treinta y tres rombos estrechos y pocos contrastados con la coloración básica del cuerpo (citado por Lancini, 1986). En muchos ejemplares es difícil distinguir dichos rombos y sólo se aprecian una serie de manchas blanco marfil a lo largo del cuerpo. Esta especie es endémica de Uracoa, al Sur del Estado Monagas (figura 1), y de allí su nombre común, Cascabel de Uracoa.

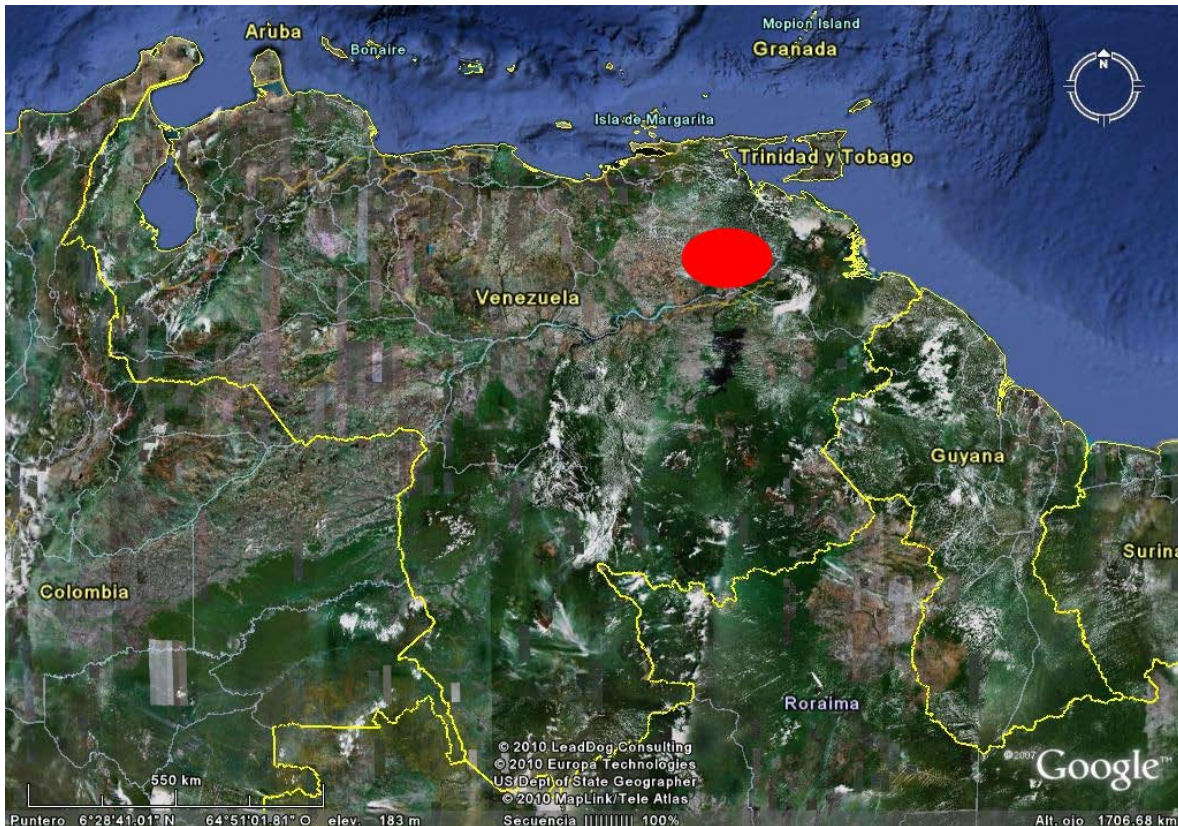


Figura 1 Distribución geográfica de *C. vegrandis*.

Posteriormente Hoge (1965) realiza una revisión de la subfamilia Crotalinae neotropicales e incorpora a *Crotalus cumanensis* como una subespecie de *C. durissus*, considerando como principales características: escama rostral apenas visible desde la parte superior de la cabeza; nasales divididas; internasales pequeñas; prefrontales anchas, seguidas por dos escamas grandes y de otro par pequeñas entre las supraoculares, así como un patrón de coloración que puede variar de pardo rojizo a pardo amarillento o gris, con un par de bandas oscuras, de tres escamas de ancho cada una que abarcan toda la región cervical. En el cuerpo hay una serie de rombos oscuros, con centros más claros y bordes exteriores de color amarillo o blanquecino, siendo estas cascabeles las de distribución más amplia en todo el país (figura 2). En este mismo trabajo se reporta la descripción de *Crotalus durissus ruruima* (Hoge 1965) haciendo diferenciaciones no tanto con *C. d.*

cumanensis sino con *C. d. terrificus*, diferenciándola de ésta por poseer un borde blanco con dos estrías paraventrales negras y una serie de veintidós a veinticinco rombos. En esta publicación Hoge relaciona a *C. d. ruruima* con *C. d. terrificus* y *C. vegrandis* más estrechamente que con cualquier otra especie de *Crotalus* (Hoge, 1965).

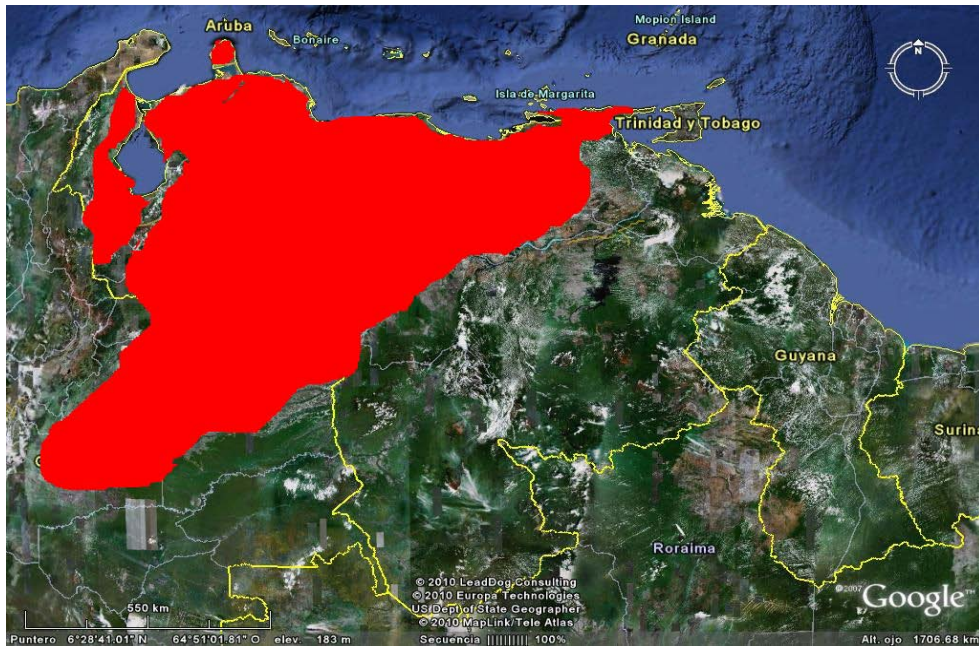


Figura 2 Distribución geográfica de *C. durissus cumanensis*.

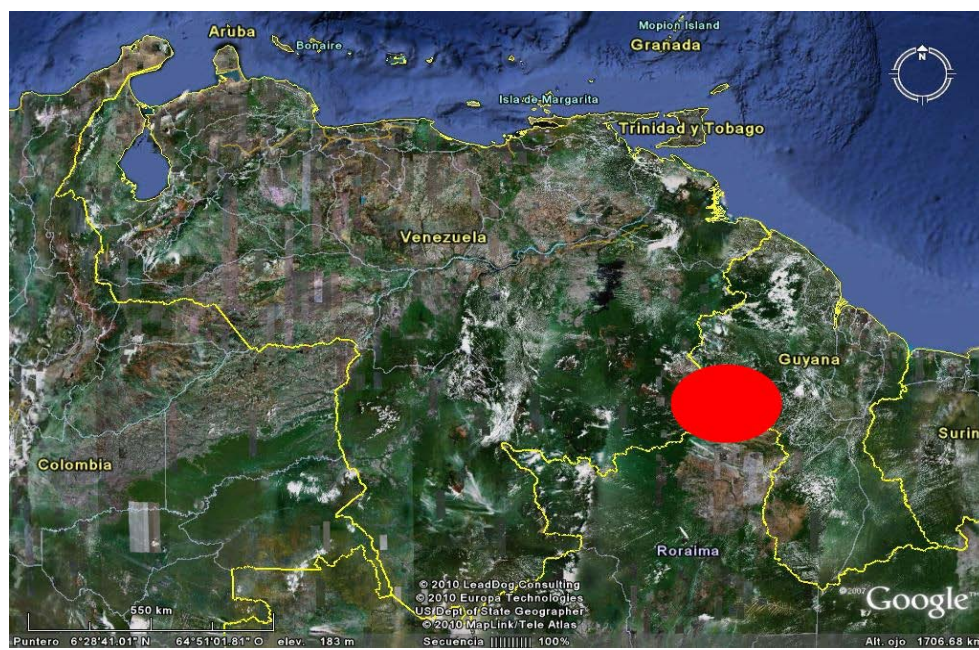


Figura 3 Distribución geográfica de *C. durissus ruruima*.

Montilla (1980) describe *Crotalus pifanorum* para la zona Sur del Estado Guárico (figura 4). Esta cascabel se distingue principalmente por poseer una talla relativamente pequeña (alrededor de los 700 mm en estado adulto), de un color de fondo más oscuro que el de *C. d. cumanensis*, el cual lo describe el autor como marrón-chocolate oscuro, pudiendo llegar a negro y sin presentar los colores beige, siena o pardo rojizo presentes en el resto de las cascabeles venezolanas. En *Crotalus pifanorum* las marcas principales no se presentan en forma de rombos como en *C. durissus*, sino en forma circular o hexagonal. El borde de estos hexágonos es de color marfil, pudiendo llegar a blanco, con el centro, de un color muy similar al color básico del animal. Dichos hexágonos se encuentran surcados por una franja clara en el centro, del mismo color que el borde que los delimita y, a diferencia de *C. durissus*, estas figuras no se unen entre sí sino que permanecen aisladas unas de otras.

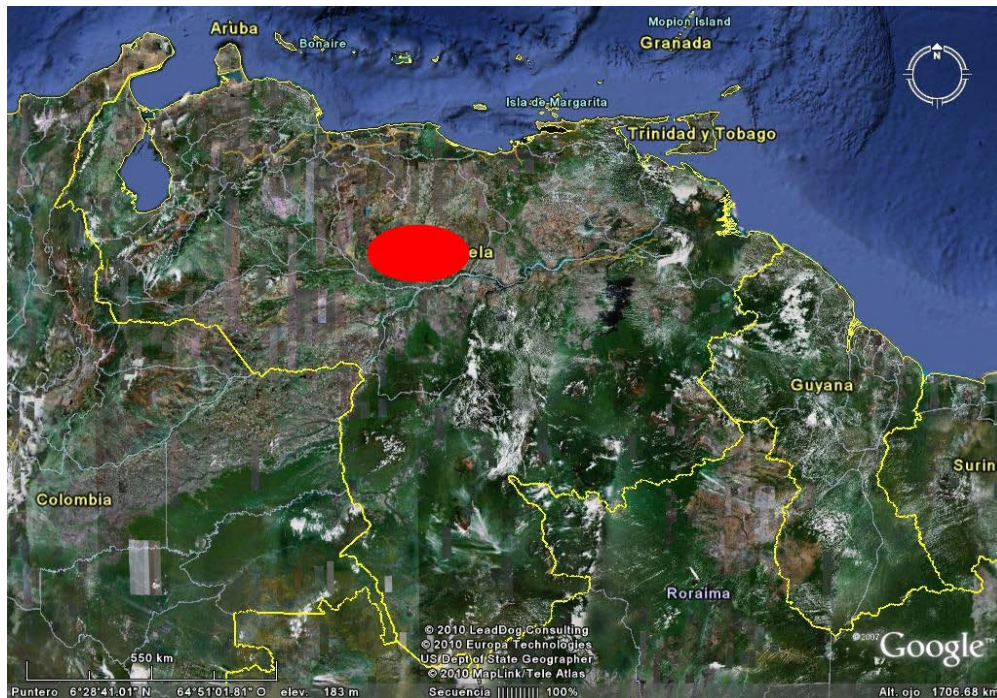


Figura 4 Distribución geográfica de *C. pifanorum*.

García-Pérez (1995), describe *Crotalus maricelae* para la región del Bolsón Árido de Lagunillas en el Estado Mérida (figura 5). Las principales características para las descripción fueron: la talla pequeña de los ejemplares, de alrededor de los 700 mm; la presencia de cinco escamas prefrontales, un diseño que consta de rombos como en *C. durissus ssp.*, pero con una coloración de fondo pardo verdoso y la coloración interna de los rombos pardo oscuro; las escamas de la región frontal son diminutas y granulares.

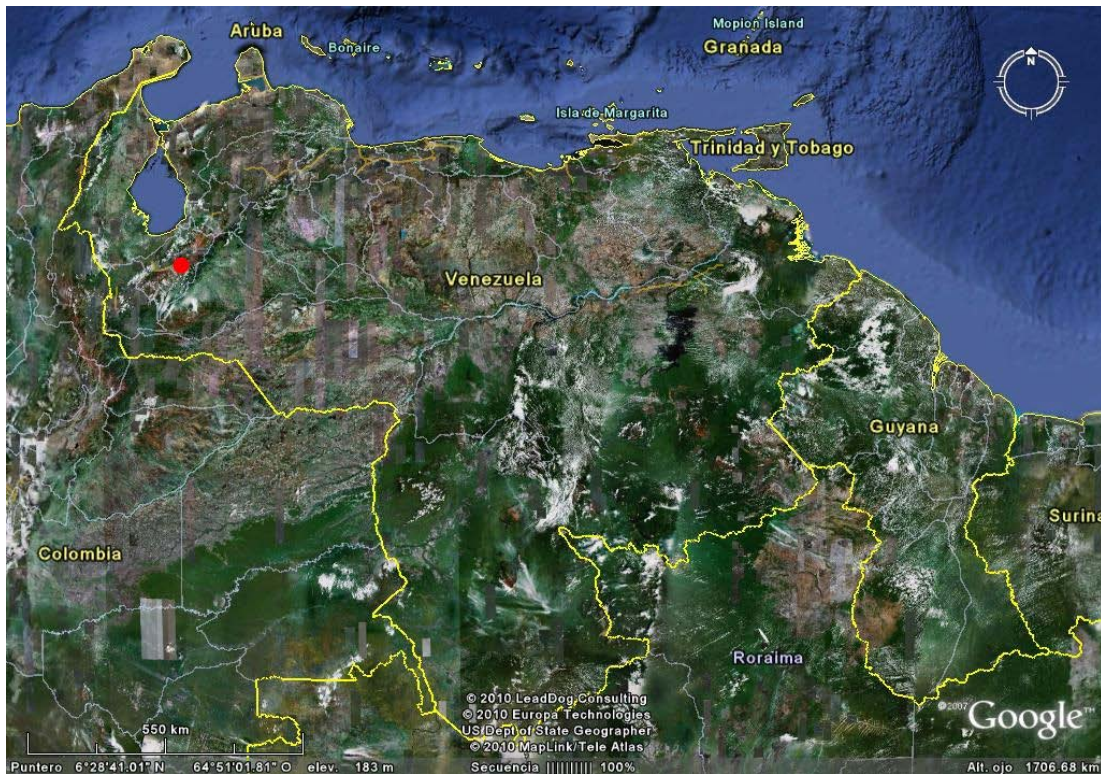


Figura 5 Distribución geográfica de *C. maricelae*.

Campbell y Lamar (2004) proponen que básicamente todas aquellas cascabeles que presenten las siguientes características se encuentran dentro de la especie *Crotalus durissus*:

- de dieciocho a treinta y tres rombos, con un borde más claro que el centro.
- una talla que comúnmente alcanza alrededor de 1000mm pero que pueda llegar incluso a 1800 mm.
- dos líneas paravertebrales oscuras que pueden ser entre una y cuatro veces el tamaño de la cabeza.
- la cola de los adultos puede ser de un gris oscuro, marrón oscuro o casi negra.
- de cuatro a seis escamas alargadas en la región internasal-prefrontal.
- de una a seis escamas loreales.

A pesar de que los autores hacen muchas excepciones tanto con *Crotalus vegrandis* como con *Crotalus unicolor*, especie endémica de la isla de Aruba, las integran dentro del complejo de subespecies de *C. durissus*, basándose principalmente en la distribución biogeográfica que dan para *C. durissus*.

En cuanto a trabajos realizados en el país utilizando el método de cerchas para análisis de morfometría geométrica, González y col. (2007) realizan un estudio de variaciones morfológicas de la región cefálica de *Ameiva ameiva* en un bosque húmedo del Parque Nacional El Ávila, encontrando que existen dos morfotipos bien definidos dentro de la población estudiada y que no solamente existe un dimorfismo sexual bien marcado como en la mayoría de los lagartos, sino que también se presentan variaciones morfométricas en la cabeza a lo largo del desarrollo de los individuos.

Por otra parte tenemos gran número de trabajos en el cuál se utilizan métodos de morfometría geométrica como una herramienta de análisis en estudios taxonómicos,

realizados específicamente con reptiles, entre los cuales destacan trabajos como el de Manier (2004), en el cual utilizan, métodos de morfometría geométrica aplicada a nivel cefálico, determinando que las tres subespecies de *Rhinocheilus lecontei*, *R. l. lecontei*, *R. l. tessellatus* y *R. l. antonii*, del continente no son lo suficientemente distintas como para justificar una clasificación mayor a subespecies y que la subespecie de la isla, *R. l. etheridgei* no muestra diferencias estadísticamente significativas, sino solamente diferencias dadas mayormente por el tamaño.

Depecker y col. (2006) determinan con de métodos de morfometría geométrica, que existen al menos cuatro patrones de formas distintos en los huesos del hombro de las tortugas, existiendo un patrón que ellos catalogan como más generalizado, en las tortugas semi-acuáticas (Bataguridae, Chelidae, Chelydridae, Emydidae, Kinosternidae, Pelomedusidae, Platysternidae y Podocnemididae) mientras que los otros tres patrones corresponden a patrones de especialización morfológica, en tortugas terrestres (Testudinidae), acuáticas de agua dulce (Trionychidae, Carettochelyidae) y tortugas marinas (Cheloniidae, Dermochelyidae).

Más recientemente, Bruner y Constantini (2007), los autores utilizan métodos de morfometría geométrica y análisis de las matrices de las distancias Euclidianas, y determinaron que la forma de la cabeza en *Pocardis muralis* y *P. sicula* está influenciada por un patrón alométrico compartido, aunque *P. sicula* presentó un rango menor de variación. Los autores asocian estas diferencias a la morfogénesis de la sutura fronto-parietal y a la musculatura parieto-occipital asociada a la dieta y a comportamientos sociales.

Bruner y Constantini (2009) comparan los patrones de variación de las escamas cefálicas en *Lacerta bilineata*, *Pocardis muralis* y *Pocardis sicula*, reportando que la

cabeza de *L. bilineata* es 64% más larga que *Pocardis*, con una reducción relativa de la escama frontal, estructuras fronto-parietales alargadas y un área occipital más estrecha. De igual forma determinaron que *L. bilineata* presentaba el menor rango de variación dentro del espacio de formas y que *P. muralis* presentaba los valores más altos en dicho espacio.

OBJETIVOS

Objetivo General:

Determinar las variaciones ontogenéticas de la morfología externa de la cabeza de los distintos representantes del género *Crotalus* en Venezuela, con el fin de determinar variaciones intra e interespecíficas que pudieran ser utilizadas en descripciones taxonómicas más robustas de las especies estudiadas.

Objetivos Específicos:

Obtener información morfométrica de la cabeza de serpientes pertenecientes al género *Crotalus* en Venezuela.

Determinar los patrones de variación morfométrica de la cabeza a lo largo del desarrollo ontogenético, de cada especie de este género presentes en Venezuela.

Comparar los patrones de variación morfométrica de la cabeza entre las distintas especies y subespecies del género *Crotalus* presentes en Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

En este trabajo se realizó una revisión del género para Venezuela, utilizando el material depositado en las principales colecciones herpetológicas del país, como son: Museo de Biología de la U.C.V (MBUCV), Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS), Museo de Ciencias Naturales de Caracas (MCNC), Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (MEBRG), Colección de Anfibios y Reptiles del Laboratorio de Biogeografía de La Universidad de Los Andes (CARLBULA) y el Museo de Biología de La Universidad del Zulia (MBLUZ). Se tomaron en cuenta solo aquellos ejemplares que se encontraban preservados en buen estado (Anexo1).

Debido a que no siempre es posible encontrar ejemplares que no posean deformaciones en la región dorsal o ventral de la cabeza y que la técnica a utilizarse permite que los análisis de las formas dorsal y ventral, se realicen por separado, no se descartaron en un principio aquellos ejemplares que poseían deformaciones en alguna de las dos regiones. Dando un total de 89 individuos.

Los ejemplares fueron catalogados dependiendo de la talla corporal, en tres estadios: neonatos, juveniles y adultos. Esta división de los estadios según la longitud corporal se debe a que a diferencia de otros grupos biológicos, en las serpientes no hay otro indicador visible externo desarrollo ontogenético de los animales. Dichas tallas variaran dependiendo de la especie, y como guía se utilizarán las medidas que se presentan en la Tabla 1.

En este estudio se utilizó la clasificación de las cascabeles venezolanas que reconoce la existencia de cuatro especies: *Crotalus durissus* con dos subespecies, *C. d. cumanensis* y *C. d. ruruima*; *Crotalus vegrandis*; *Crotalus pifanorum* y *Crotalus maricelae*.

Para su identificación se utilizaron las descripciones publicadas por Lancini (1986) para *Crotalus vegrandis* y *Crotalus durissus* con sus dos subespecies: *C. d. cumanensis* y *C. d. ruruima*; para el caso de *Crotalus maricelae* la descripción dada por García-Pérez (1995); y para *Crotalus pifanorum* Montilla (1980).

Tabla 1 Características morfológicas y métricas para cada especie y subespecie.

Especie/ Sub. Sp.	Escama rostral	Escamas supralabiales	Escamas infralabiales	Escamas dorsales	Escamas ventrales	Escamas caudales	Patrones de coloración	Longitud promedio del adulto en mm
<i>C. d. cumanensis</i>	Pequeña, apenas visible desde arriba	De 12 a 16	De 12 a 17	Fuertemente aquilladas dispuestas en 25 a 29 hileras con reducción	De 163 a 183	De 20 a 23 enteras	De pardo rojizo a pardo amarillento o grisáceo, rombos oscuros, con centros más claros y bordes exteriores de color amarillo o blanquecino.	1743
<i>C. d. ruruima</i>	Visible desde arriba	De 13 a 14	De 16 a 17	Dispuestas en 27 a 29 hileras con reducción	De 167 a 174	De 21 a 29 enteras	Pardo rojizas con dos estrías paraventrales negruzcas y una serie de 22 a 29 rombos oscuros, con bordes blancos.	1326
<i>C. maricelae</i> ¹	Pequeña, apenas visible desde arriba	14	15	Dispuestas en 28 a 20 hileras con reducción	173	22	Coloración del dorso pardo verdoso, con 24 rombos que van perdiendo nitidez al aproximarse a la cola, bordeados por una banda color blanco sucio de una y media escama de ancho	896

Tabla 1 (Cont.) Características morfológicas y métricas para cada especie y subespecie.

Especie/ Sub. Sp.	Escama rostral	Escamas supralabiales	Escamas infralabiales	Escamas dorsales	Escamas ventrales	Escamas caudales	Patrones de coloración	Longitud promedio del adulto en mm
<i>C. pifanorum</i> ²	Tan alta como ancha, triangular, la base cóncava	11	13	Dispuestas en 26 hileras con reducción	175	26	Color básico, marrón oscuro, casi negro. Las marcas se presentan como óvalos y no rombos, separados entre si y delineados por una franja color marfil	652
<i>C. vegrandis</i>	Triangular, poco visible desde arriba	De 12 a 16	De 13 a 16	Dispuestas en 25 a 29 hileras fuertemente carenadas	De 162 a 178	De 18 a 31	Coloración de fondo que varía desde un gris blanquecino a gris verdoso o ceniciento, con numerosas manchas muy pequeñas de color blanco; de 27 a 33 rombos muy poco definidos.	1115

1. las características colocadas en la tabla son las utilizadas en la descripción del holotipo, en el desarrollo de este trabajo se utilizaron los únicos dos paratipos que se encuentran depositados en los museos.

2. las características colocadas en la tabla son las utilizadas en la descripción del holotipo según el descriptor Montilla (1980).

Los análisis morfométricos se realizaron utilizando el método de la Red de Cerchas (Strauss y Bookstein, 1982). Este consiste en un protocolo de selección de caracteres con énfasis en la cobertura sistemática de la forma. Con este método se logra una reconstrucción exhaustiva de la forma a partir de las distancias entre los hitos anatómicos homólogos (landmarks) ubicados en el contorno externo de los individuos. Las distancias que conectan estos hitos homólogos forman una serie de cuadriláteros continuos con sus

respectivas diagonales internas (Fig. 6), lo cual permite detectar diferencias en la forma en las direcciones vertical, horizontal y oblicua.

La utilización de este método permite que, a través de las cargas de los componentes principales de las distancias, se puedan determinar patrones de variaciones alométricas dentro de un mismo grupo, o diferencias en las formas de grupos distintos.

Se determinaron dos cerchas, una en la cara dorsal de la cabeza y otra en la ventral, utilizando como hitos homólogos, las uniones de distintas escamas en la región cefálica y mandibular (Tablas 2 y 3), generando un total de veintiséis hitos homólogos, trece dorsales y trece ventrales.

Tabla 2 Hitos Homólogos-Vista dorsal.

Hitos	Descripción
1	Unión escama rostral - 1° par de internasales
2	Unión externa 1° internasal derecha - 2° internasal derecha
3	Unión interna del 1° par de internasales - 2° par de internasales
4	Unión externa 1° internasal izquierda - 2° internasal izquierda
5	Unión posterior del 2° par de internasales
6	Unión 2° internasal derecha - supraocular derecha
7	Unión 2° internasal izquierda - supraocular izquierda
8	Punto más distal de supraocular derecha
9	Punto más distal de supraocular izquierda
10	Vista dorsal del extremo posterior del labio derecho
11	Vista dorsal del extremo posterior del labio izquierdo
12	Punto de unión mandíbula derecha - cuello
13	Punto de unión mandíbula izquierda - cuello

Tabla 3 Hitos Homólogos-Vista ventral.

Hitos	Descripción
14	Unión escama mental - 1° infralabial derecha
15	Unión escama mental - 1° infralabial izquierda
16	Unión escama mental - 1 par geniales
17	Unión anterior 2° par de geniales
18	Unión posterior 2° par de geniales
19	Unión 3° infralabial derecha - 4° infralabial derecha
20	Unión 3° infralabial izquierda - 4° infralabial izquierda
21	Unión 7° infralabial derecha - 8° infralabial derecha
22	Unión 7° infralabial izquierda - 8° infralabial izquierda
23	Extremo posterior labio derecho
24	Extremo posterior labio izquierdo
25	Punto de unión mandíbula derecha - cuello
26	Punto de unión mandíbula izquierda - cuello

Una vez establecidos los hitos homólogos, se procedió a calcular las distancias inter-hitos de cada ejemplar. Para este trabajo en particular se calcularon 53 distancias inter-hitos, tomando en cuenta tanto la cara dorsal como la ventral. En los que se presenten deformaciones en algunas de las dos caras de la cabeza, sólo se tomarán las distancias de aquella cara que presente un buen estado de preservación. Las distancias inter-hitos se enumeraron en la Tabla 4, tanto para la cara dorsal como la ventral.

Tabla 4. Distancias inter-hitos homólogos.

<u>Vista dorsal</u>		<u>Vista ventral</u>	
	7-9, longituda supraocular izquierda		21-22. ancho a la altura 7° infralabiales
1-2, punta del hocico-internasal derecha	5-9, diagonal supraocular derecha-izquierda	14-15, ancho mental	20-22, 4° infralabial izquierda-7° infralabial izquierda
1-3, punta del hocico-unión internasal	7-8, diagonal supraocular izquierda-derecha	14-16, longitud mental	19-22, 4° infralabial derecha-7° infralabial izquierda
1-4, punta del hocico-internasal izquierda	8-10, supraocular derecha-fin labio derecho	15-16, longitud mental	20-21, 4° infralabial izquierda-7° infralabial derecha
2-3, internasal derecha-unión internasal	10-11, fin labio derecho-fin labio izquierdo	14-17, longitud 1° par geniales	21-23, 8° infralabial derecha-fin labio derecho
3-4, unión internasal-internasal izquierda	9-11, supraocular izquierda-fin labio izquierdo	15-17, longitud 1° par geniales	23-24, fin labio derecho-fin labio izquierdo
2-5, internasal derecha-supraocular derecha	8-11, supraocular derecha-fin labio izquierdo	14-18, longitud 2° par geniales	22-24, 8° infralabial izquierda-fin labio izquierdo
5-6, supraocular derecha-unión internasal	9-10, supraocular izquierda-fin labio derecho	15-18, longitud 2° par geniales	21-24, 8° infralabial derecha-fin labio izquierdo
6-7, unión internasal-supraocular izquierda	10-12, fin labio derecho-inserción mandibular derecha	14-19, longitud primeras tres infralabiales derechas	22-23, 8° infralabial izquierda-fin labio derecho
4-7, internasal izquierda-supraocular izquierda	12-13, inserción mandibular derecha-inserción mandibular izquierda	19-20, ancho a la altura de primeras tres infralabiales	23-25, fin labio derecho-inserción mandibular derecha
2-7, internasal derecha, supraocular izquierda	11-13, fin labio izquierdo-inserción mandibular izquierda	15-20, longitud primeras tres infralabiales izquierdas	25-26, inserción mandibular derecha-inserción mandibular izquierda
4-5, internasal izquierda-supraocular derecha	10-13, fin labio derecho-inserción mandibular izquierda	14-20, mental-3° infralabial izquierda	24-26, fin labio izquierdo-inserción mandibular izquierda
5-8, longitud supraocular derecha	11-12, fin labio derecho-inserción mandibular derecha	15-19, mental-3° infralabial derecha	23-26, fin labio derecho-inserción mandibular izquierda
8-9, supraocular derecha-supraocular izquierda		19-21, longitud 4° infralabial derecha-7° infralabial derecha	24-25, fin labio izquierdo-inserción mandibular derecha

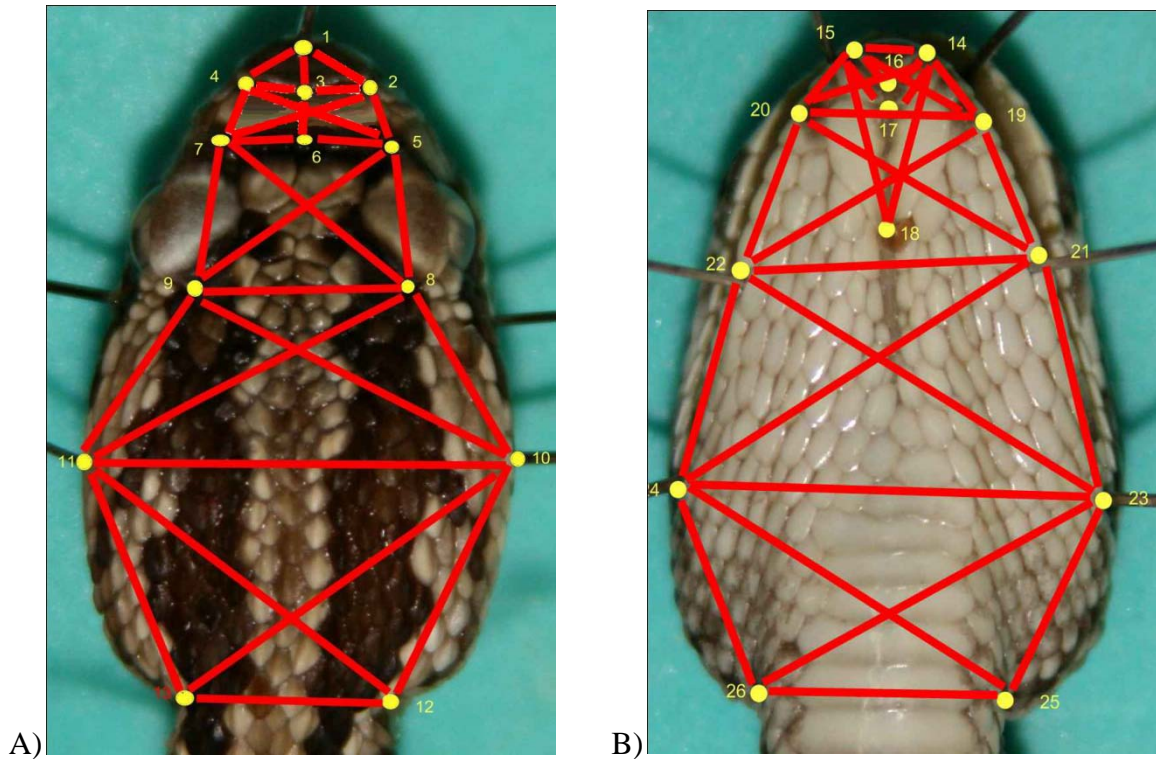


Figura 6: a) vista dorsal de la cabeza de un ejemplar de *Crotalus* sp, mostrando los puntos homólogos en amarillo y las distancias inter-hitos en rojo; b) vista ventral de un ejemplar de *Crotalus* sp, mostrando los puntos homólogos en amarillo y las distancias inter-hitos en rojo.

La disposición de los distintos hitos con sus respectivas distancias, permiten establecer en la cara dorsal de la cabeza cinco cerchas bien definidas, empezando por un triángulo en la parte más anterior, correspondiente a la zona internasal (Cercha I), la zona prefrontal (Cercha II), la zona frontal (Cercha III), la zona parietal (Cercha IV) y la zona postparietal (Cercha V) (Figura 6A). De igual manera en la cara ventral de la cabeza se pueden apreciar claramente la existencia de cuatro cerchas, empezando desde la más anterior, la zona mental (Cercha VI), la zona genial (Cercha VII), la zona gular compuesta por las Cerchas VIII y IX (Figura 6B).

Las fotos de los ejemplares se tomaron con una cámara Cannon Digital Rebel Xti, las imágenes fueron descargadas directamente en la computadora y transformadas a formato Tiff con el del programa Photoshop CS3 (Adobe, Inc.), para evitar pérdida de información cada vez que sea abierta y/o trabajada la foto. Los ejemplares fueron fotografiados en un plano perpendicular al plano de la cámara, para evitar posibles distorsiones en las imágenes producto de convertir una figura tridimensional, en una imagen con sólo dos dimensiones. En el mismo plano de la cabeza del ejemplar se colocó una regla graduada que permite realizar la calibración de la imagen, pasando las distancias en píxeles a distancias en centímetros; esta calibración de la imagen se realizó con el programa TPSDig (Rohlf, 2005) el cual permite también generar las marcas de los hitos homólogos directamente en la imagen y producir un archivo que contiene las coordenadas cartesianas de dichos hitos.

Una vez obtenidas las distancias inter-hitos descritas anteriormente, se procedió a realizar el análisis de las variaciones morfométricas entre cada especie por medio de un Análisis de Componentes Principales, a partir de una matriz de covarianza de los logaritmos de las distancias inter-hitos. Esta técnica multivariada ofrece una manera más sencilla de interpretar un conjunto grande de variables, transformando ese conjunto en uno más pequeño y manejable, el cual preserva la información original (González, L. A. y col. 2007).

Análisis de componentes principales (ACP):

Las diferencias en la forma corporal de los individuos de diferentes especies, o de poblaciones de la misma especie, pueden ser analizadas mediante la comparación

multivariada de las distancias (variables) inter-hitos homólogos en las cerchas construidas sobre el perfil de los individuos, consideradas como variables representativas de la forma corporal. El Análisis de Componentes Principales (ACP) permite simplificar la descripción en la variación entre los individuos, mediante la generación de un nuevo conjunto de variables que son una combinación lineal de las variables anteriores. Mediante gráficas de dispersión de los valores de cada individuo en los diferentes componentes, es posible visualizar la posición respecto a estas nuevas variables; adicionalmente, es posible determinar las variables que contribuyen a la mayor separación de los grupos por su forma, independientemente del tamaño (Zeldith y col., 2004). Como resultado del análisis de componentes principales de estas medidas inter-hitos, el primer componente se interpreta como un componente de tamaño, con todos los coeficientes de valores similares y de un mismo signo; los restantes componentes, con cargas de valores positivos y negativos, representan componentes de forma independiente del tamaño.

Alometría

La alometría son cambios de la dimensión relativa de las partes corporales correlacionados con los cambios en el tamaño total. El término fue acuñado por Julian Huxley y Georges Teissier en 1936 (Huxley, 1942). Para Huxley (1942) los valores de los coeficientes de la alometría pueden ser de tres formas: positiva, indicando que el crecimiento de la parte del cuerpo a estudiar es proporcionalmente mayor al crecimiento del animal, negativa que indica que el crecimiento de la parte del cuerpo en estudio es proporcionalmente menor al crecimiento del animal e isometría, cuando el crecimiento de la parte del cuerpo en estudio es proporcionalmente igual durante el crecimiento del animal.

Para los análisis de alometría que permiten estudiar las variaciones a lo largo del desarrollo ontogenético de cada especie, se realizó un estudio de alometría multivariada con el programa Past v1.95. Para eliminar el efecto que pueda producir en el estudio la diferencia de tamaño entre los distintos ejemplares, tanto para los estudios inte-respecíficos como en los intra-específicos se realizó un procedimiento de remoción de tamaño de los ejemplares mediante la utilización de coeficientes derivados de la regresión del tamaño sobre cada componente principal, este procedimiento genera componentes no relacionados con el tamaño de los ejemplares (Gamboa, J. y López-Rojas, H., 2004).

RESULTADOS

Debido a que se trabajó con ejemplares de museo y que las preservaciones no siempre son uniformes, fue sumamente difícil trabajar con ambas caras de la cabeza. Las mandíbulas de las serpientes son altamente móviles debido a la falta de unión ósea en la parte frontal de la misma, así como a la presencia de ligamentos y musculatura especializados que les permiten una apertura extrema de la cavidad bucal al momento de ingerir sus presas; igualmente la existencia del hueso cuadrado, el cual une la mandíbula con la maxila, se presenta articulado de forma tal que permite una apertura de la boca de casi 180°. Estas características en la estructura de la cabeza de las serpientes determinan que al momento de la preservación con frecuencia se produzcan deformaciones en la región ventral de la misma, las cuales introducen un alto grado de variación en el tipo de análisis que se están realizando.

Debido a lo mencionado anteriormente, la gran mayoría de los ejemplares depositados en las distintas colecciones del país presentan deformaciones en la región

ventral de la cabeza, por lo cual no contamos con una cantidad lo suficientemente grande de individuos que permitiera realizar un análisis realmente significativo de las variaciones presentes en dicha región, por lo anterior, se decidió tomar solamente la región dorsal al momento de realizar los distintos análisis.

Otro punto importante de acotar es que debido a los pocos de ejemplares de *Crotalus maricelae* y de *Crotalus pifanorum* en las distintas colecciones, estas dos especies se incluyen dentro del análisis comparativo inter-específico pero no se pudo realizar los análisis de las variaciones morfológicas a lo largo de su desarrollo ontogenético.

Análisis intraespecífico:

Serie *Crotalus durissus cumanensis*:

El análisis intra-específico se realizó tomando todos los individuos catalogados como *Crotalus durissus cumanensis* y agrupándolos en tres estadios según la talla corporal, en neonatos, juveniles y adultos, dando un total de 42 individuos: 14 neonatos, 14 juveniles y 14 adultos. Se realizó el Análisis de Componentes Principales, obteniendo que aproximadamente un 98.6% de la varianza total de los datos se encuentra acumulada entre los primeros tres componentes (Tabla 5). Como se mencionó anteriormente, el CPI corresponde a diferenciación asociada al tamaño entre los individuos, pero, por ser este un análisis comparativo entre ejemplares en un amplio intervalo de tamaño (neonatos a adultos), no va a ser tomado en consideración, ya que queremos concentrarnos en las

variaciones de las formas independientemente del tamaño. En los análisis subsiguientes, no se graficará el CP1, para cada especie

Observamos en la Figura 7 que al graficar la posición relativa de los distintos individuos en el morfoespacio definido por sus CP2 y CP3 obtenemos tres conjuntos de individuos ocupando espacios bien definidos: los adultos en rojo, los ejemplares neonatos en verde y los juveniles en amarillo. Vemos que aunque un poco dispersos, los neonatos se encuentran hacia los mayores valores del CP2 y que los adultos se encuentran más agrupados hacia los valores menores de dicho componente. Los ejemplares juveniles ocupan un rango de valores intermedio con respecto a los otros dos.

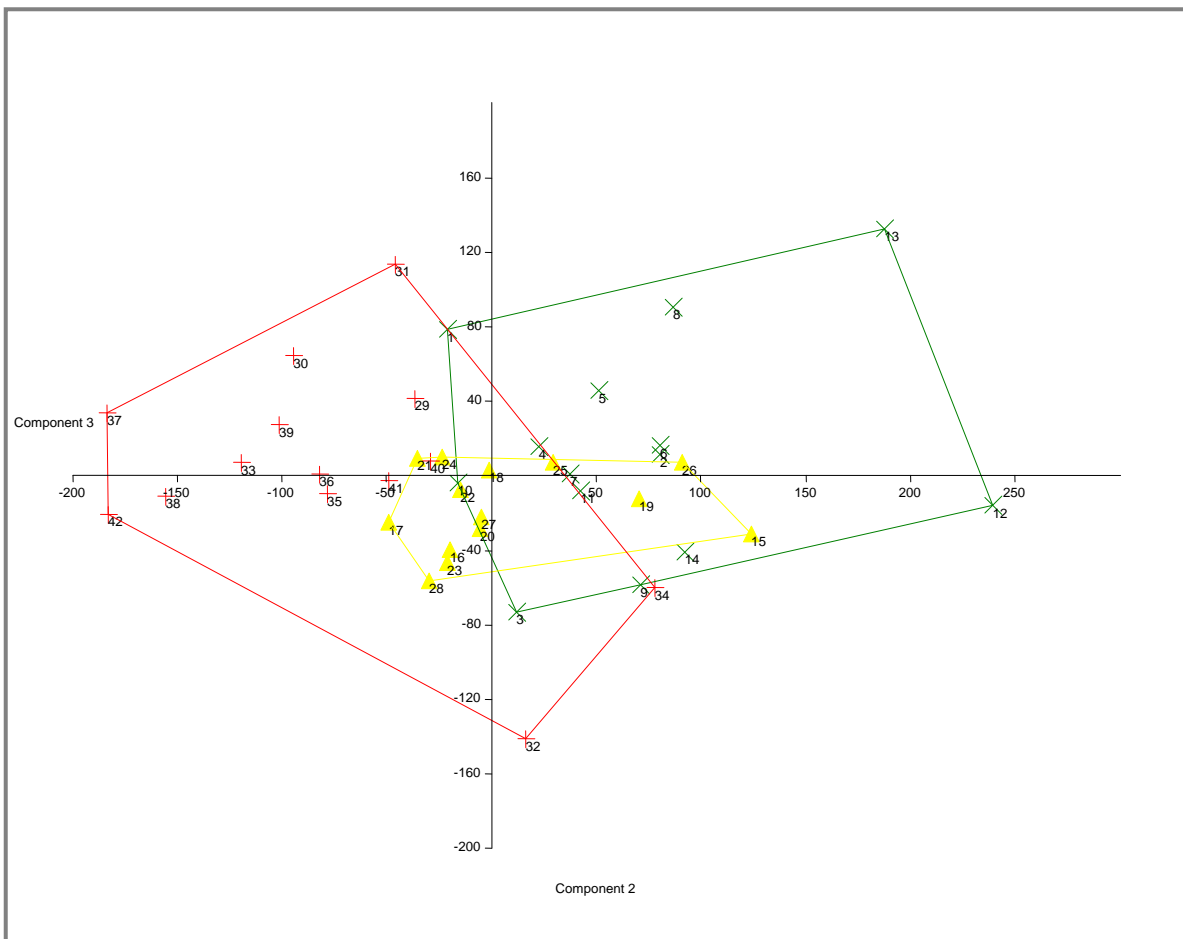


Figura 7. Morfoespacio definido por los Componentes principales 2 y 3 Serie *Crotalus durissus cumanensis* (Neonatos Verde, Juveniles amarillo y Adultos rojo).

Vemos en la Tabla 5, donde se dan los valores de las cargas de cada una de las distancias inter-hitos, que si bien el CP1 tiene un carácter unipolar, los valores de las cargas para las distintas distancias muestran gran diferencia entre sí, lo que pudiera significar que persiste todavía un efecto residual de tamaño en los componentes 2 y 3. En dicha tabla se muestran en negritas los mayores valores absolutos de las distancias inter-hitos a lo largo del CP2 (8-10 y 9-11) y, en menor medida (10-12 y 11-13), mientras que en el CP3 la distancia 12-13 casi exclusivamente tiene el mayor peso en la explicación de la varianza; con una influencia menor de las variables 9-11 y 11-13.

Tabla 5. Cargas de los Componentes Principales y alometrías para las distancias en la Serie *C. d. cumanensis*.

Distancias	CP 1	CP 2	CP 3	Coefficientes alométricos	Alometría
1-2	-0,05431	0,05601	-0,01417	0,939	Neg
1-3	-0,03397	0,02325	0,07457	0,9118	Neg
1-4	-0,05406	0,01838	0,06719	0,9136	Neg
2-3	-0,04354	0,04668	0,001491	0,941	Neg
2-5	-0,04858	0,01338	0,08364	0,9521	Neg
2-7	-0,1229	0,1017	0,0662	0,975	Neg
3-4	-0,04536	0,02006	0,03911	0,9862	Neg
3-6	-0,04529	0,06071	-0,0251	1,103	Pos
4-5	-0,121	0,08748	0,1174	0,9624	Neg
4-7	-0,05107	0,02436	0,03543	1,019	Pos
5-6	-0,06987	0,04509	0,06742	0,9564	Neg
5-8	-0,133	0,1207	0,1281	1,013	Pos
5-9	-0,2008	0,2175	0,188	0,9918	Iso
6-7	-0,07332	0,0937	0,03613	0,9827	Neg
7-8	-0,1998	0,2478	0,1208	0,9751	Neg
7-9	-0,128	0,1168	0,1967	0,992	Iso
8-9	-0,1646	0,2794	-0,002795	0,9697	Neg
8-10	-0,1889	-0,4017	-0,2047	1,025	Pos
8-11	-0,3195	-0,1195	-0,213	1,008	Iso
9-10	-0,3134	-0,147	-0,0898	0,9997	Iso
9-11	-0,189	-0,4072	-0,3772	0,9808	Neg
11-11	-0,391	-0,2158	0,07484	1,042	Pos
10-12	-0,2351	0,3385	-0,1946	1,076	Pos
10-13	-0,339	-0,01572	0,2861	1,06	Pos
11-12	-0,3442	-0,01256	-0,0005415	1,077	Pos
11-13	-0,2592	0,324	-0,3912	1,152	Pos
12-13	-0,1417	-0,34	0,5782	0,9947	Iso
Eigenval	463482	7811	2455,13		
% Var	96,44	1,6253	0,51086		
Var acumul	96,44	98,0673	98,57816		

Por otra parte observamos en la Figura 8, la cual muestra los coeficientes alométricos para cada una de las distancias tomadas, que en general se presenta una reducción relativa en la zona anterior de la cabeza, con excepción de la distancia 3-6, la cual presenta una alometría positiva con un valor promedio no tan alto pero con valores extremos mucho más separados que el resto de las distancias. Observamos también, una expansión relativa, en la zona posterior de la región dorsal de la cabeza a medida que los individuos se desarrollan.

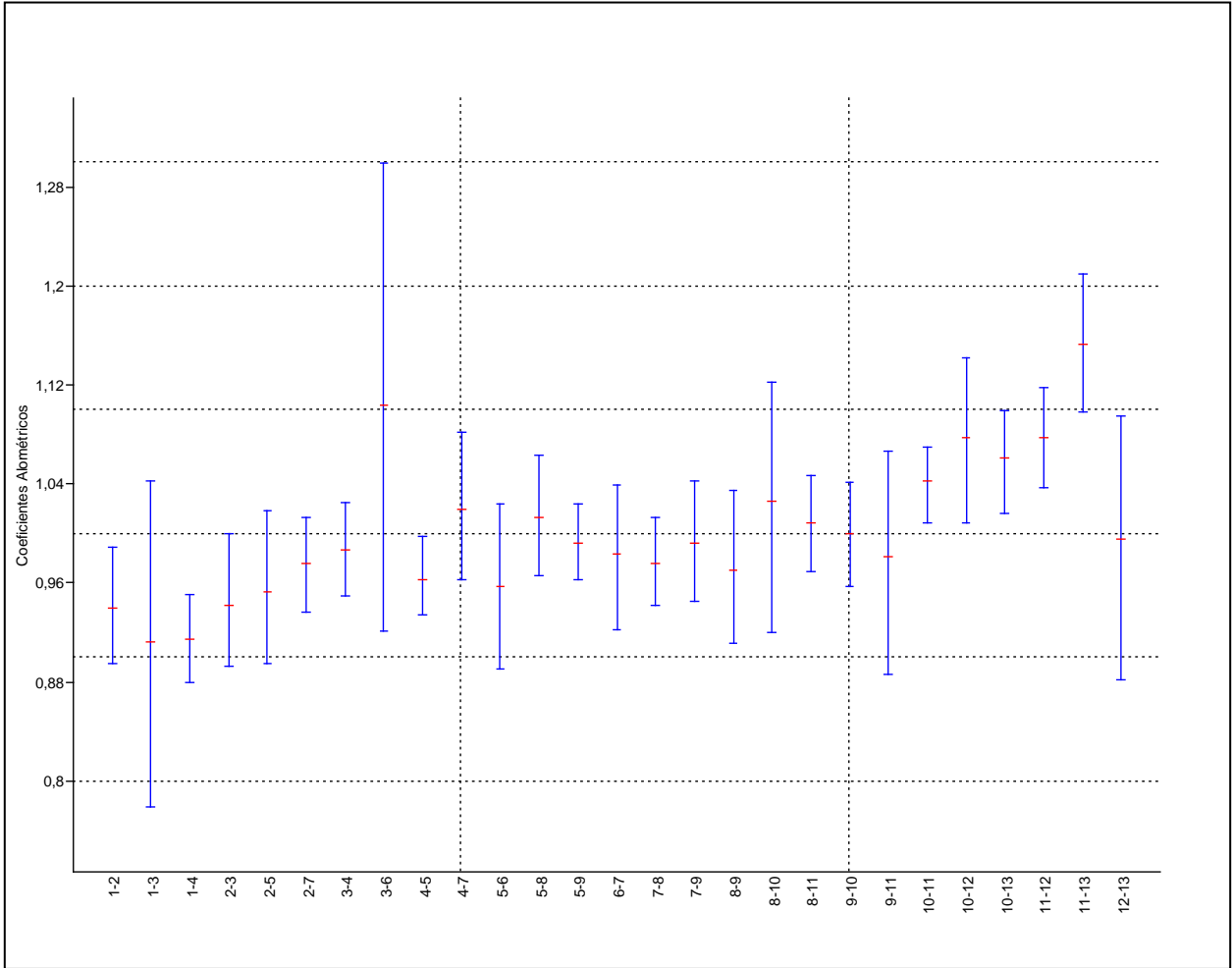


Figura 8. Coeficientes alométricos Serie *Crotalus durissus cumanensis*
Distancias inter-hitos vs coeficientes alométricos.

En la Tabla 5 las distancias o variables 8-10 y 9-11 tienen signo negativo y las distancias 10-12 y 11-13, signo positivo. Esto se interpreta como que, concomitantemente, la zona dorsal de la cabeza delimitada por la cercha IV (Figura 6A) disminuye relativamente, mientras que la zona delimitada por la cercha V aumenta relativamente. En el CP3, el valor de la carga de la distancia 12-13, casi por sí sola explica la variación en este componente (aunque la variación explicada por CP3 es muy baja). Esto significa que a lo largo del CP2 se diferencian animales con la zona de la cercha IV relativamente más

grande que la zona de la cercha V, a la derecha de la figura; con animales con la zona de la cercha IV relativamente más corta que la zona de la cercha V, a la izquierda. Los juveniles son intermedios entre éstos.

Los adultos poseen una cabeza más larga y ancha y con una forma acorazonada, en comparación con los neonatos, esto debido a que no se presenta una variación realmente significativa entre los hitos 12 y 13, pero, si existe una alometría positiva en la mayoría de las distancias de la parte posterior. De igual forma observamos que existe alometría negativa entre las distancias 2-3, 3-4, 5-6 y 6-7 las cuales nos indican que existe un aguzamiento en la región internasal-prefrontal, cercha II, lo que enfatiza esa tendencia a una forma más acorazonada de la cabeza en los ejemplares adultos que en los juveniles o neonatos. En la región frontal, cercha III, no se aprecian variaciones muy marcadas, lo que significa que esa zona se mantiene relativamente uniforme a lo largo del desarrollo.

Serie *Crotalus durissus ruruima*:

Al igual que con *C. d. cumanensis* los individuos fueron agrupados en los mismos tres estadios según la longitud corporal, contando con una muestra de 10 ejemplares divididos en 5 neonatos, 2 juveniles y 3 adultos. En este caso encontramos que aproximadamente 99.15% de la varianza total se encuentra entre los primeros tres componentes (Tabla 6), podemos observar también que si se obvia el PC1 al igual que en el análisis anterior, en este caso el porcentaje de varianza restante de los otros dos componente es mucho mayor que en el caso anterior, esto nos permite tener una mejor apreciación de la variación de formas entre los distintos individuos al graficar la posición relativa de cada uno, con respecto a los CP2 y CP3.

De igual manera podemos observar en la Figura 9 que la mayor variación se da en el CP2, y que los adultos (de color rojo) se encuentran agrupados hacia los mayores valores del CP2, mientras que los neonatos (de color verde) se agrupan hacia los menores valores de dicho componente, formando dos conjuntos de individuos muy bien definidos y separados entre sí, lo cual representa una variación de forma notablemente significativa a lo largo del desarrollo ontogenético de esta subespecie. Por otra parte vemos que los ejemplares juveniles (de color amarillo) se encuentran distribuidos entre los dos grupos antes mencionados lo, que nos indica que efectivamente existe una transición en la forma desde el nacimiento de los ejemplares de esta subespecie hasta su etapa adulta.

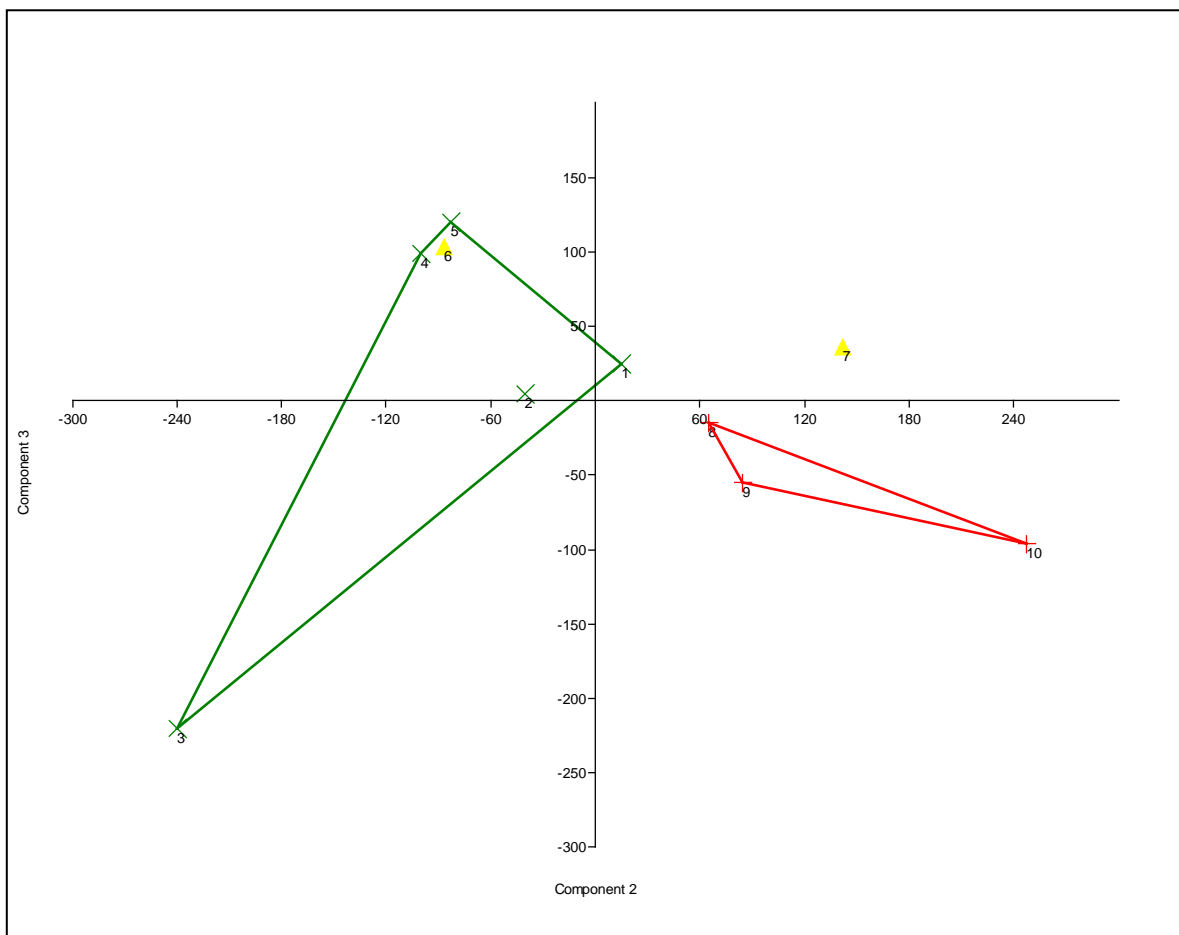


Figura 9. Morfoespacio definido por los Componentes Principales 2 y 3 Serie *Crotalus durissus ruruima* (Neonatos Verde, Juveniles amarillo y Adultos rojo).

Observamos en la Tabla 6, la cual muestra las cargas de los distintos componentes para cada una de las distancias, así como las alometrías en dichas distancias, que los mayores valores absolutos se encuentran en su mayoría en las distancias a partir del hito 8; es decir, entre las cerchas IV y V, esto significa que el mayor porcentaje de varianza está asociado a la zona posterior de la cabeza, específicamente entre las distancias 10-11 y 12-13 para los valores positivos y las distancias 10-12 y 11-13, para los valores negativos, en el CP2. En el CP3 las distancias con valores positivos 8-9 y 8-11; y 10-11 y 11-12, con valores negativos, son las que tienen mayor peso en la diferenciación de los individuos.

Tabla 6. Cargas de los Componentes Principales y alometrías para las distancias en la Serie *C. d. ruruima*.

Distancias	CP 1	CP 2	CP 3	Coefficientes alométricos	Alometrías
1-2	0,06157	-0,05328	0,07803	0,9625	Neg.
1-3	0,03783	-0,04838	0,07251	1,1	Pos.
1-4	0,0645	-0,04012	0,07015	1,015	Iso.
2-3	0,04807	-0,04311	0,02832	0,9275	Neg.
2-5	0,04819	0,003616	-0,003601	1,014	Iso.
2-7	0,1319	-0,111	0,09598	1,01	Iso.
3-4	0,05087	-0,02601	0,04034	1,011	Iso.
3-6	0,05153	0,01428	-0,1471	1,102	Pos.
4-5	0,1266	-0,0701	0,07722	0,9579	Neg.
4-7	0,04825	-0,02847	0,009642	1,081	Pos.
5-6	0,07731	-0,0315	0,03612	1,014	Iso.
5-8	0,1357	-0,07173	0,1153	1,023	Iso.
5-9	0,2102	-0,1673	0,2017	1,015	Iso.
6-7	0,07146	-0,09372	0,0673	0,9721	Iso.
7-8	0,2091	-0,1809	0,2352	0,9921	Iso.
7-9	0,1398	-0,07242	0,06308	1,058	Pos.
8-9	0,1709	-0,2303	0,3184	0,972	Neg.
8-10	0,1661	0,2661	0,08737	0,892	Neg.
8-11	0,3108	0,07651	0,3168	0,9684	Neg.
9-10	0,3021	0,151	0,2359	0,9718	Neg.
9-11	0,1689	0,3137	0,2341	0,874	Neg.
10-11	0,3896	0,329	-0,01184	1,058	Pos.
10-12	0,2706	-0,3042	-0,236	1,147	Pos.
10-13	0,3326	0,1216	-0,3341	1,004	Iso.
11-12	0,3397	-0,0151	-0,4359	1,06	Pos.
11-13	0,2732	-0,4323	-0,2985	1,189	Pos.
12-13	0,09596	0,4877	-0,2426	0,6072	Neg.
Eigenvalue	463935	19616,4	10822,2		
% Varianza	93,044	3,9341	2,1704		
Var. Acumu	93,044	96,9781	99,1485		

Observamos en la Figura 10 alometrías positivas en las distancias 1-3 y 3-6, lo que indica la existencia de un alargamiento relativo en la parte anterior de la cabeza; los valores prácticamente isométricos en las distancias 5-6 y 6-7, sugieren un crecimiento antero-posterior relativamente mayor en la zona internasal-prefrontal, en contraste con poco crecimiento a lo ancho. De igual manera observamos poca variación en la zona frontal, debido a valores muy cercanos a 1 en los coeficientes alométricos de las distancias 5-8, 5-9, 7-8, 7-9 y 8-9 (Cercha III, Fig. 6A); esto refleja que con respecto a los neonatos, los adultos presentan un alargamiento dorso-ventral más no ensanchamiento en la región anterior de la cabeza.

En cuanto a la región posterior de la cabeza, se observa en el trapecio generado por los hitos 8, 9 10 y 11 (Cercha IV, Fig. 6A), correspondientes a la región parietal, existe un ensanchamiento en la base del trapecio (alometría positiva en la distancia 10-11), pero no en la parte superior del mismo (segmento 8-9); al igual que en el caso anterior, esta cercha disminuye en proporción a la cercha V, a medida de que los individuos se desarrollan. Por otra parte se observa una expansión general en el trapecio formado por los puntos 10, 11, 12 y 13 (Cercha V), con una contracción en la distancia 12-13. De igual manera observamos a lo largo del CP2, una diferenciación de los ejemplares con la zona de la Cercha IV relativamente más grande que la Cercha V a la izquierda, y animales con la zona de la Cercha IV relativamente más pequeña que la zona de la Cercha V, a la derecha de dicho componente.

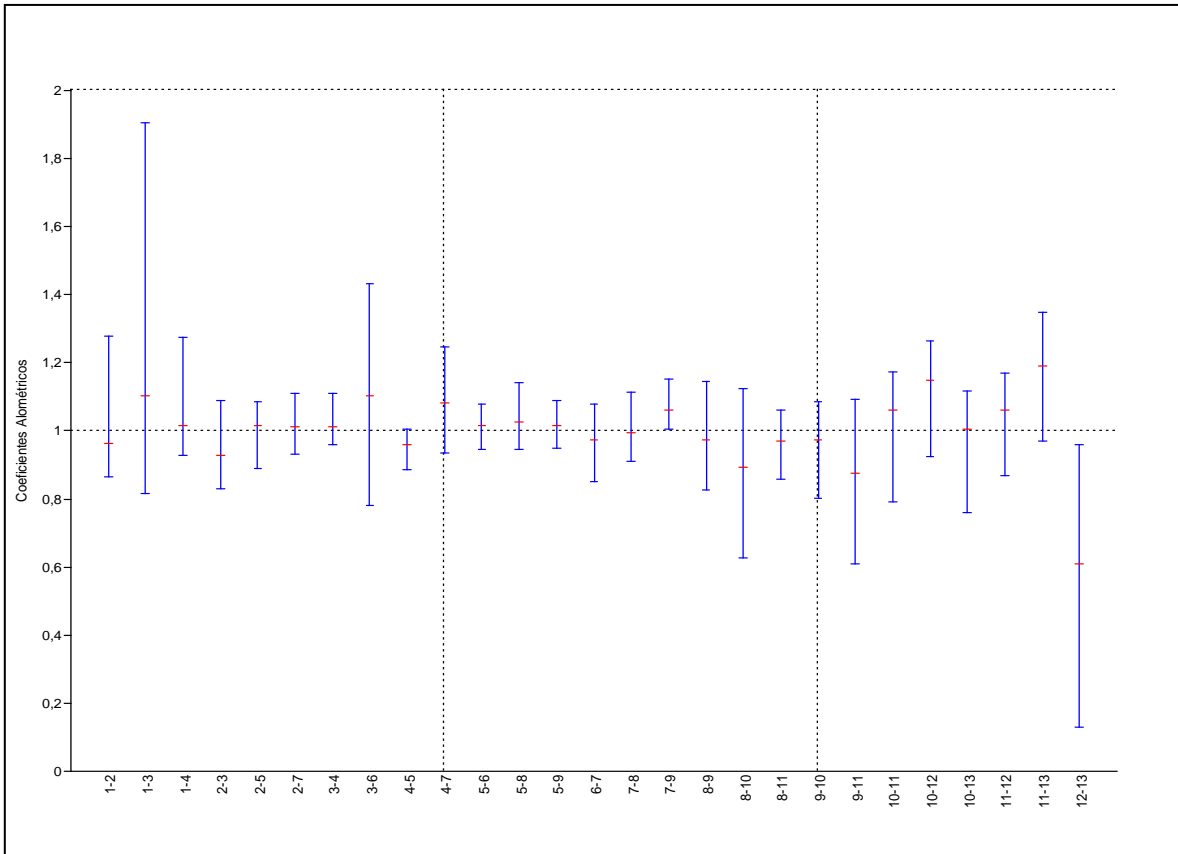


Figura 10. Coeficientes Alométricos Serie *C. d. ruruima*.

Si tomamos en cuenta las variaciones en conjunto de las regiones anterior y posterior de la cabeza, podemos decir que los neonatos presentan una forma más semejante a una pera y que mientras el individuo se va desarrollando hasta el estado adulto, la cabeza cambia a una forma más acorazonada.

Serie *Crotalus vegrandis*:

En este caso la muestra comprendía un total de 33 ejemplares, 9 neonatos, 10 juveniles y 14 adultos. Observamos que el mayor porcentaje de varianza se encuentra entre los primeros tres componentes, sumando un 98.5% de la varianza total acumulada. Siendo

de igual manera el CP1 el componente con mayor varianza y el cual presenta un mayor porcentaje de variación por el efecto residual del tamaño (Tabla 7).

En este caso en particular observamos en la Figura 11, la cual muestra la posición relativa de los distintos individuos según los CP2 y CP3, que los individuos neonatos (de color verde), se encuentran agrupados hacia la zona de valores negativos del CP2, en un espacio que se encuentra circunscrito en el espacio ocupado por los ejemplares adultos (de color rojo), los cuales presentan una mayor dispersión en el morfoespacio definido por ambos componentes. Por otra parte podemos observar que el espacio ocupado por los ejemplares juveniles (de color amarillo) se encuentra abarcando una zona también circunscrita en el espacio ocupado por los ejemplares adultos, pero claramente separa de la ocupada por los ejemplares neonatos.

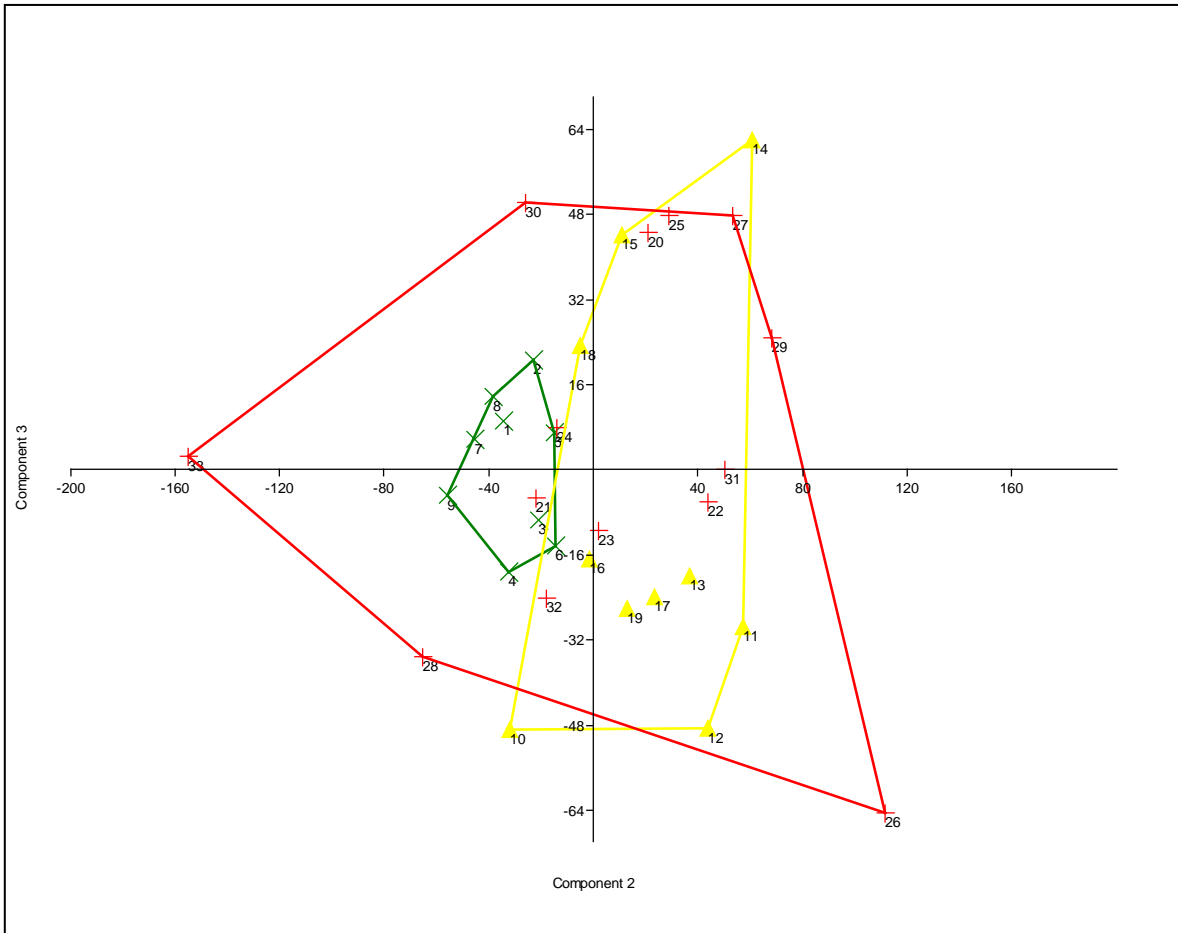


Figura 11. Morfoespacio definido por los Componentes Principales 2 y 3 Serie *Crotalus vegrandis* (Neonatos Verde, Juveniles amarillo y Adultos rojo).

Por otra parte, cuando revisamos los valores en las cargas de los distintos componentes (Tabla 7), se puede apreciar que las cargas con los valores más negativos se encuentran en las distancias 7-8 y 9-10 para el CP2 y las distancias 8-10 y 9-11 para el CP3, y las cargas con los valores más positivos en las distancias 11-12 y 11-13 para el CP2 y las distancias 7-8 y 11-13 para el CP3. Esto nos indica que para esta especie en particular son las distancias 7-8 y 11-13 las que generan el mayor grado de diferenciación entre los individuos juveniles y neonatos, correspondiendo dichas medidas a diagonales en la zona frontal y a una zona que podría ser considerada como post-parietal, respectivamente.

Tabla 7. Cargas de los Componentes Principales y alometrías para las distancias en la Serie *C. vegrandis*.

Distancias	CP 1	CP 2	CP 3	Coefficientes alométricos	Alometrías
1-2	0,05597	-0,05474	0,06837	0,9264	Neg.
1-3	0,03626	-0,02419	-0,001388	0,9702	Neg.
1-4	0,06018	-0,09323	0,03683	0,9291	Neg.
2-3	0,04372	-0,07596	0,02808	0,8391	Neg.
2-5	0,05744	-0,0246	-0,005346	1,06	Pos.
2-7	0,1301	-0,19	0,06889	0,9159	Neg.
3-4	0,04578	-0,0433	0,04158	0,9245	Neg.
3-6	0,03105	-0,02939	0,141	0,7025	Neg.
4-5	0,1323	-0,1118	0,08278	0,9553	Neg.
4-7	0,05699	-0,01535	-0,02078	1,018	Pos.
5-6	0,0759	-0,05439	0,05318	0,936	Neg.
5-8	0,1311	-0,1279	0,2477	0,9572	Neg.
5-9	0,2242	-0,2487	0,146	0,9721	Neg.
6-7	0,08144	-0,1452	0,05587	0,9605	Neg.
7-8	0,2098	-0,3107	0,3458	0,9316	Neg.
7-9	0,1373	-0,1625	0,2149	0,9701	Neg.
8-9	0,187	-0,2912	0,1331	0,9451	Neg.
8-10	0,2323	-0,03843	-0,4839	1,33	Pos.
8-11	0,3263	-0,2003	-0,09397	1,067	Pos.
9-10	0,3605	-0,1341	-0,31	1,123	Pos.
9-11	0,1983	-0,00607	-0,3624	1,219	Pos.
10-11	0,3878	0,04717	-0,1491	1,093	Pos.
10-12	0,1906	0,2807	0,2381	1	Iso.
10-13	0,3107	0,332	0,1433	1,065	Pos.
11-12	0,3086	0,4166	0,05051	1,061	Pos.
11-13	0,1906	0,3526	0,324	1,015	Iso.
12-13	0,1542	0,2666	-0,1001	1,112	Pos.
Eigenvalue	127983	2433,64	978,73		
% Varianza	95,954	1,8246	0,73379		
Var. Acumu	95,954	97,7786	98,51239		

De igual manera observamos en la Tabla 7, que los valores de los coeficientes alométricos, de las distancias que conforman la cercha III, si bien presentan alometrías negativas, los valores de dichos coeficientes son muy cercanos a 1, esto nos indica que al igual que los casos anteriores, esta cercha crece proporcionalmente igual que el resto del cuerpo.

Cuando se observa la Figura 12, la cual muestra los coeficientes alométricos para cada una de las distancias inter-hitos, observamos que existe una alometría negativa generalizada en la región anterior de la cabeza, a excepción de las distancias 2-5 y 4-7, las cuales representan la zona entre el primer par de escamas internasales y el comienzo de las supraoculares. Se observa también una alometría positiva generalizada en la región posterior de la cabeza; en esta zona casi todas las distancias presentan un valor mayor a uno en sus coeficientes alométricos a excepción de las distancias 10-12 y 11-13, las cuales presentan valores casi isométricos.

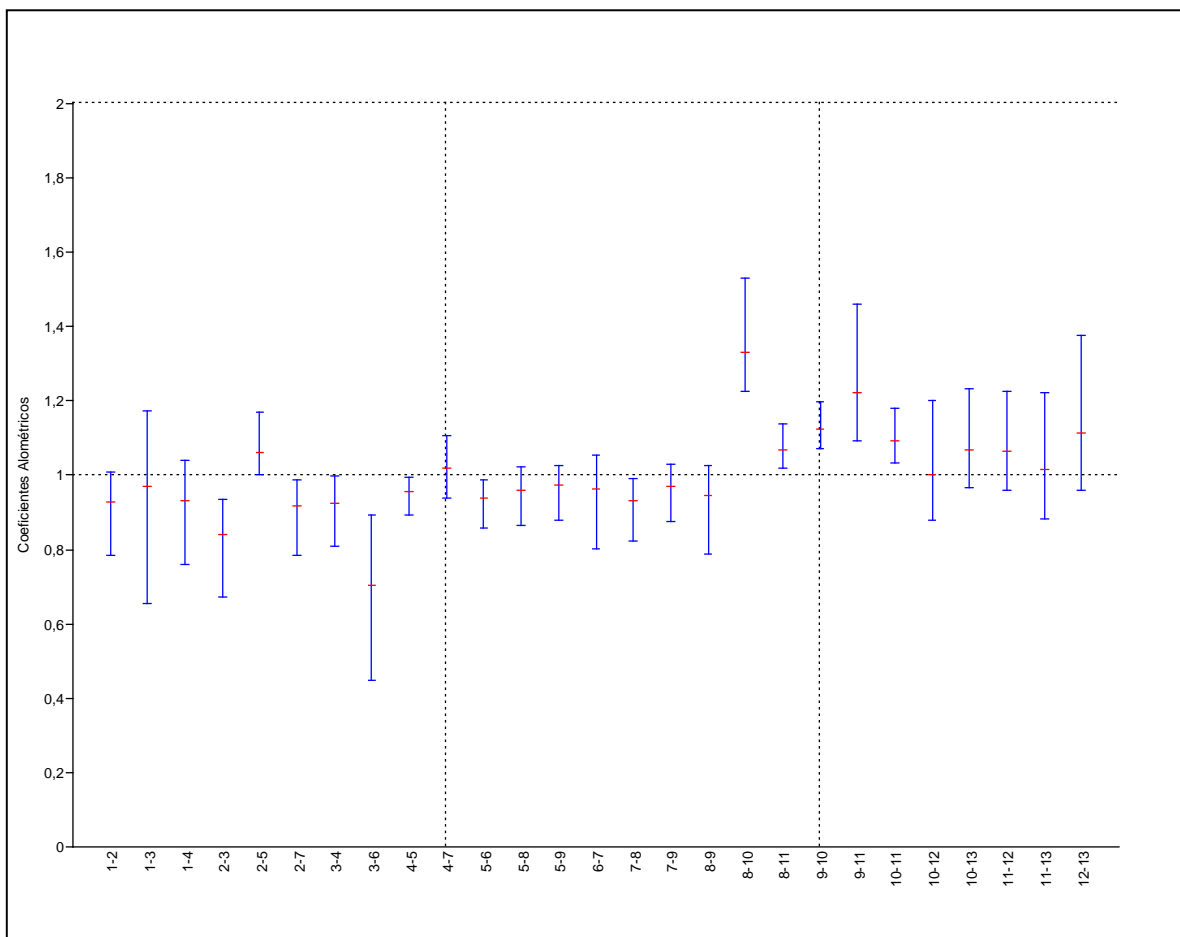


Figura 12. Coeficientes Alométricos Serie *Crotalus vegrandis*.

Un punto importante de destacar es que a pesar de que la distancia 11-13 presenta isometría, el resultado del PCA indica que ésta es una de las distancias que tiene mayor peso al momento de diferenciar los individuos.

Estas alometrías negativas en la región anterior y positivas en la región posterior de la cabeza en los ejemplares de *C. vegrandis*, nos indican que hay una variación en la forma de la cabeza a medida de que los individuos se desarrollan, y aunque el Análisis de Componentes Principales no muestra resultados que nos indiquen una separación concreta de la forma, a través de los coeficientes alométricos, podríamos decir que en efecto la cabeza de los ejemplares adultos es más robusta en la región posterior y al menos un poco más delgada y chata en la región anterior con respecto a la de los ejemplares neonatos.

Análisis interespecífico.

Para la determinación de variaciones morfométricas entre las distintas especies y subespecies se realizó un remoción del tamaño de las distancias a través del método Allometric Burnaby's el cual consiste en una transformación logarítmica previa de la data, una vez realizada dicha transformación se procedió a realizar un análisis de componentes principales entre todos los individuos adultos con los que se contaba, dando un total de 14 ejemplares de *C. d. cumanensis*, 3 de *C. d. ruruima*, 14 de *C. vegrandis*, 2 de *C. maricelae* y 1 de *C. pifanorum*. Dicho análisis arrojó como resultado que aproximadamente un 86,74% de la varianza total acumulada se distribuye entre los primeros cinco componentes como se muestra en la Tabla 8, en la cual se puede observar también que a diferencia de los casos anteriores, al ser eliminada la dependencia de los distintos componentes con respecto

al tamaño de los individuos, el CP1 explica solamente un 27% de la varianza total y gran cantidad de la varianza restante es explicada por el resto de los componentes principales.

Tabla 8. Valores ACP para la serie de los adultos.

CP	Eigenvalue	% Varianza	% Varianza acumulada
1	0,0145765	27,509	27,509
2	0,0115795	21,853	49,362
3	0,00825315	15,575	64,937
4	0,00492199	9,2887	74,2257
5	0,00379556	7,163	81,3887
6	0,00283912	5,358	86,7467

En la Tabla 9, la cual nos muestra las cargas para los distintos componentes, observamos que a diferencia de los casos anteriores, el CP1 no se presenta de forma unipolar, esto debido a que la unipolaridad existente en el CP1 de los análisis previos, está asociada a la influencia ejercida por el tamaño en las distintas configuraciones.

En este caso vemos que no existe una tendencia a presentarse los valores más elevados en las distancias correspondientes a la parte posterior de la cabeza, sino que por el contrario, observamos que las cargas con valores más significativos se distribuyen tanto en la zona anterior como en la zona posterior de la misma. Observamos que existen ciertas distancias con cargas bastante significativas como lo son la distancia 1-3 en el CP1, 3-6 y 12-13 en el CP2, nuevamente la distancia 1-3, pero esta vez en el CP3. Una distancia en particular llama bastante la atención y es la distancia 3-6, la cual presenta un valor absoluto bastante elevado en los tres primeros componentes.

Tabla 9. Cargas de los Componentes Principales distancias en la serie de los adultos.

Distancias	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6
1-2	-0,1071	0,02941	-0,1861	0,256	-0,1879	0,2489
1-3	-0,543	-0,1428	-0,649	-0,02843	-0,1353	-0,1429
1-4	-0,09698	0,006253	-0,05167	0,2911	-0,1273	0,1355
2-3	0,009221	0,09663	0,03357	0,3605	-0,1836	0,2116
2-5	-0,1881	-0,06203	0,1344	-0,07501	0,3884	0,1442
2-7	-0,08949	0,04804	0,1124	0,1294	0,03614	0,1132
3-4	0,00678	0,03466	0,1342	0,2625	-0,1963	0,1103
3-6	0,3703	0,6645	-0,419	-0,1173	0,3178	0,1722
4-5	-0,07061	0,04282	0,1556	0,1238	0,03326	0,1814
4-7	-0,2443	-0,03627	0,05222	-0,1384	0,3979	0,02031
5-6	-0,07347	0,01501	0,1909	0,03012	0,09288	0,2713
5-8	-0,09374	0,214	0,004251	-0,03642	-0,06594	-0,3422
5-9	-0,1118	0,1269	0,1639	-0,0821	-0,02782	-0,1869
6-7	-0,1707	0,08807	0,2405	-0,006038	0,1217	0,1492
7-8	-0,1271	0,1797	0,1053	-0,09594	-0,02195	-0,07789
7-9	-0,05774	0,2169	-0,0368	-0,02016	-0,05835	-0,3746
8-9	-0,1883	0,1698	0,2697	-0,2889	-0,101	-0,116
8-10	0,1909	-0,1502	0,04229	0,2991	0,08946	-0,3656
8-11	0,1586	-0,01177	0,03947	-0,009058	-0,06025	-0,1286
9-10	0,048	-0,07282	0,1205	-0,0009616	0,04513	-0,2182
9-11	0,3414	-0,06713	0,02861	0,2414	0,01684	-0,2368
10-11	0,1952	-0,1788	-0,05204	-0,05663	0,004381	-0,08315
10-12	0,1022	-0,117	0,1055	-0,4117	-0,3206	0,1069
10-13	0,1054	-0,2154	-0,01083	-0,1933	-0,009807	0,04883
11-12	0,1908	-0,1791	-0,1162	-0,1523	-0,04826	0,1141
11-13	0,1996	-0,0485	-0,08576	-0,3098	-0,3454	0,2165
12-13	0,1086	-0,4245	-0,171	-0,01683	0,4053	0,05931

En particular observamos que tanto la distancia 1-3, como 3-6, pudieran considerarse como determinantes al momento de hacer diferenciaciones entre los distintos individuos, debido a que estas dos distancias, las cuales describen la línea media de la región internasal-prefrontal, presentan cargas bastante significativas en los primeros tres componentes. De hecho la distancia 1-3 casi por si sola explica toda la varianza en el CP3 y en menor proporción en el CP1, mientras que en el CP2 casi toda la varianza es explicada por la distancia 3-6 y en menor proporción por la distancia 12-13.

Cuando se observa la posición relativa de cada individuo respecto a sus cargas en el morfoespacio generado por los CP1 y CP2 (Figura 13), vemos que tanto los ejemplares de *C. d. cumanensis*, *C. pifanorum* y *C. vegrandis* parecieran no separarse entre sí lo que podría significar una mayor similitud de forma entre la cabeza de estos individuos.

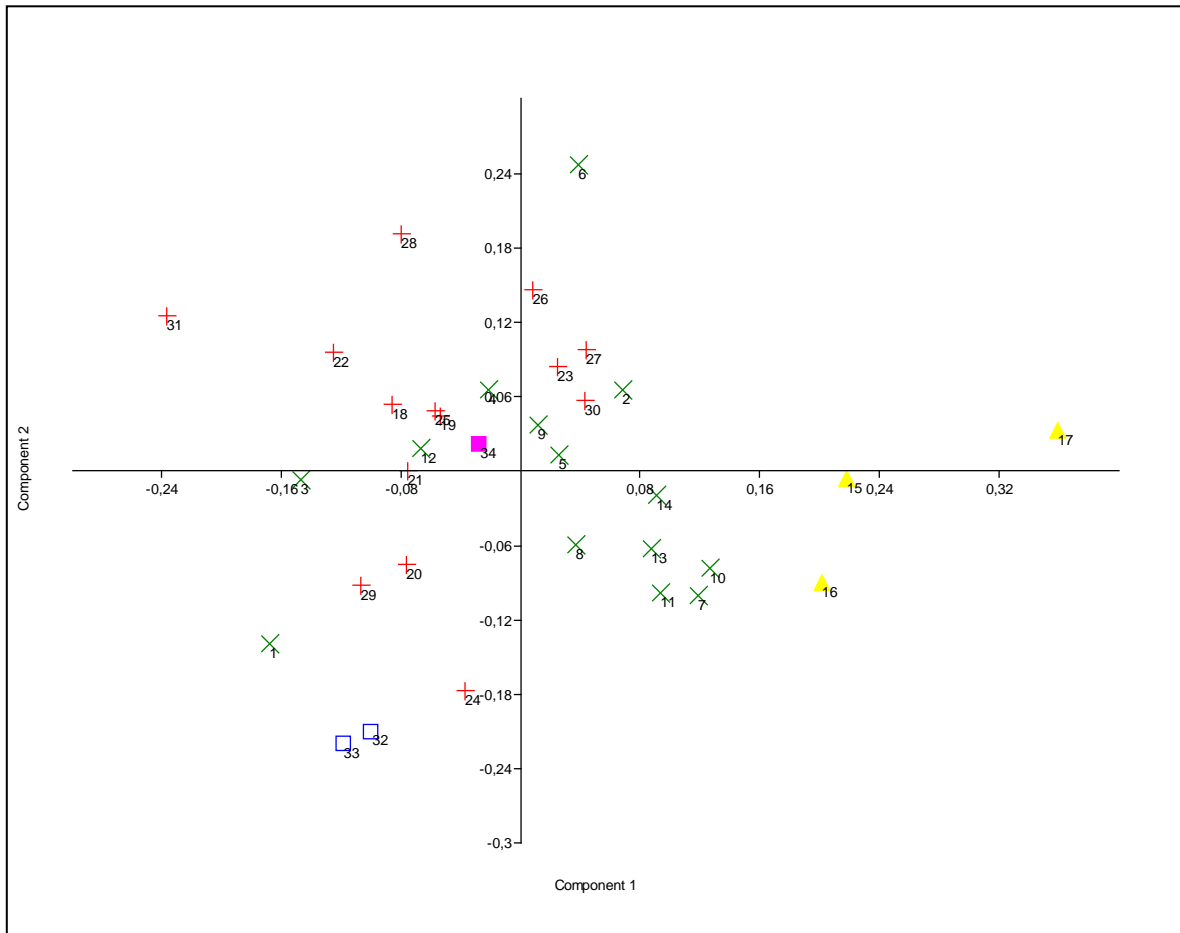


Figura 13 Morfoespacio definido por los Componentes Principales 1y2 Serie Adultos (Verde *C. d. cumanensis*, Amarillo *C. d. ruruima*, Rojo *C. vegrandis*, Azul *C. maricelae*, Rosado *C. pifanorum*)

Vemos también que existe una separación clara de *C. d. ruruima* y *C. maricelae*, y a pesar de que se trabajó con cantidades tan pequeñas de ejemplares de estos dos grupos, podemos observar que sus formas difieren notablemente con la forma del grupo compuesto por *C. d. cumanensis*, *C. pifanorum* y *C. vegrandis*.

De igual manera, se puede observar que *C. vegrandis* aunque no se encuentra totalmente separado de *C. d. cumanensis*, *C. vegrandis* se encuentra en mayor proporción abarcando los cuadrantes 1 y 2 del morfoespacio definido por los CP1 y CP2, mientras que *C. d. cumanensis* se encuentra en mayor proporción en los cuadrantes 1 y 4 de dicho morfoespacio.

DISCUSIÓN

Análisis intra-específico:

Serie *Crotalus durissus cumanensis*:

Los resultados obtenidos parecen indicar que existen diferencias ontogenéticas en la forma de la cabeza, al menos en la región dorsal, de los ejemplares de las especies y subespecies estudiadas.

Se puede apreciar que *C. d. cumanensis*, presenta en general alometrías negativas en la región anterior de la cabeza, correspondiente a la zona internasal-prefrontal, en contraste con la región posterior de la misma, la cual presenta alometrías positivas en la mayoría de las distancias. Este crecimiento diferencial de la cabeza, causa diferencias apreciables en la forma de la cabeza entre los individuos neonatos, juveniles y adultos.

Vemos que existen diferencias notables entre la forma de la cabeza de los individuos a lo largo de su desarrollo ontogenético, y que estas diferenciaciones parecen seguir un patrón a pesar de que se trabajó con individuos de ambos sexos y diferentes localidades.

Un punto importante de destacar es la evidente separación de dos individuos de las localidades de Yuma en el Estado Carabobo y Sta. María de Ipire en el Estado Guárico, del resto de los ejemplares neonatos. Esto plantea la necesidad de estudiar diferencias inter-poblacionales para determinar la existencia de posibles morfotipos.

Por otra parte no observamos que exista un agrupamiento de los individuos que permita sospechar que exista un dimorfismo sexual al menos no en la cabeza de este grupo en específico.

Serie *Crotalus durissus ruruima*:

En este caso en particular vemos que existe una tendencia a presentarse alometrías positivas e isometrías en la zona anterior de la cabeza, así como la existencia de alometrías negativas desde la distancia 8-9 a la distancia 9-11, lo cual engloba la región parietal (Cercha IV), con alometrías positivas generalizadas en la región post-parietal (Cercha V). Estos resultados indican que existe un ligero aguzamiento en la región parietal debido a una tasa de crecimiento menor de esa zona con respecto a la tasa de crecimiento del resto de la cabeza de los individuos.

Nuevamente observamos que existe un agrupamiento de los individuos según la forma de la cabeza a lo largo de su desarrollo ontogenético. Se puede notar que en este caso un individuo neonato proveniente de San Francisco de Yuruaní, permanece bastante separado del resto de los individuos neonatos, pero al igual que en el caso anterior, la data con la que se trabajó no es suficiente para plantear la existencia de diferentes morfotipos.

De igual forma los resultados de los análisis no muestran patrones de agrupación según el sexo, lo cual sugiere que no existe la presencia de dimorfismo sexual a nivel cefálico en el grupo.

Serie *Crotalus vegrandis*:

En este caso los resultados nos indican que la zona anterior de la cabeza presenta una tasa de crecimiento relativamente menor con respecto al resto de la cabeza, debido a la existencia de alometrías negativas en todas las distancias de dicha zona, con excepción de las distancias 2-5 y 4-7 (Cercha II), las cuales corresponden a las bordes externos de la región prefrontal. De igual manera podemos observar que existe una expansión generalizada en la zona posterior de la cabeza, debido a la presencia de alometrías positivas en casi todas las distancias en esta zona, con excepción de las distancias 10-12 y 11-13, las cuales son las únicas dos distancias que presentan isometrías y delimitan el borde externo de la región post-parietal (Cercha V).

Particularmente podemos observar que aunque no existe una agrupación clara de los individuos en el estado adulto, podríamos considerar que al menos los individuos neonatos permanecen separados de los individuos juveniles debido a la forma de sus cabezas.

Patrones de crecimiento alométrico:

Cuando observamos la Tabla 10, la cual muestra las alometrías por especie, notamos que en general se presenta una tendencia en los tres grupos a presentar valores muy cercanos a 1 en las cerchas I y II. Esta tendencia a valores casi isométricos en las cerchas mencionadas, indican que la zona anterior de la cabeza en los tres grupos estudiados crece proporcionalmente igual que el resto del individuo, siendo esto una característica común entre los tres grupos.

Tabla 10. Alometrías por especie.

Distancias	<i>C. d. cumanensis</i>	Alometría	<i>C. d. ruruima</i>	Alometría	<i>C. vegrandis</i>	Alometría
CERCHA I						
1-2	0,939	Neg	0,9625	Neg.	0,9264	Neg.
1-3	0,9118	Neg	1,1	Pos	0,9702	Neg.
1-4	0,9136	Neg	1,015	Iso.	0,9291	Neg.
CERCHA II						
2-3	0,941	Neg	0,9275	Neg.	0,8391	Neg.
2-5	0,9521	Neg	1,014	Iso.	1,06	Pos.
2-7	0,975	Neg	1,01	Iso.	0,9159	Neg.
3-4	0,9862	Neg	1,011	Iso.	0,9245	Neg.
3-6	1,103	Pos	1,102	Pos	0,7025	Neg.
4-5	0,9624	Neg	0,9579	Neg.	0,9553	Neg.
4-7	1,019	Pos	1,081	Pos	1,018	Pos.
CERCHA III						
5-6	0,9564	Neg	1,014	Iso.	0,936	Neg.
5-8	1,013	Pos	1,023	Iso.	0,9572	Neg.
5-9	0,9918	Iso	1,015	Iso.	0,9721	Neg.
6-7	0,9827	Neg	0,9721	Iso.	0,9605	Neg.
7-8	0,9751	Neg	0,9921	Iso.	0,9316	Neg.
7-9	0,992	Iso	1,058	Pos	0,9701	Neg.
CERCHA IV						
8-9	0,9697	Neg	0,972	Neg.	0,9451	Neg.
8-10	1,025	Pos	0,892	Neg.	1,33	Pos.
8-11	1,008	Iso	0,9684	Neg.	1,067	Pos.
9-10	0,9997	Iso	0,9718	Neg.	1,123	Pos.
9-11	0,9808	Neg	0,874	Neg.	1,219	Pos.
10-11	1,042	Pos	1,058	Pos	1,093	Pos.
CERCHA V						
10-12	1,076	Pos	1,147	Pos	1	Iso.
10-13	1,06	Pos	1,004	Iso.	1,065	Pos.
11-12	1,077	Pos	1,06	Pos	1,061	Pos.
11-13	1,152	Pos	1,189	Pos	1,015	Iso.
12-13	0,9947	Iso	0,6072	Neg.	1,112	Pos.

Por otra parte observamos en la Tabla 10 los coeficientes alométricos de las distancias correspondientes a la cercha III (distancias 5-6, 6-7, 5-8, 5-9, 7-8 y 7-9), si presentan variaciones entre las distintas especies. Por un lado vemos que *C. d. cumanensis* y *C. vegrandis*, presentan una tendencia a valores alométricos negativos lo cual indica un crecimiento proporcionalmente menor de esta región con respecto al crecimiento del resto del animal, mientras que por otra parte *C. d. ruruima* muestra una tendencia a presentar valores casi isométricos en la misma región. Esto implica que a diferencia de *C. d. cumanensis* y *C. vegrandis*, *C. ruruima* presenta un crecimiento que es proporcionalmente igual al crecimiento del resto del animal en dicha cercha.

Cuando observamos los valores de las distancias que corresponden a la cercha IV (Tabla 10) vemos que no existe una tendencia clara en el crecimiento de la misma, para *C. d. cumanensis*, mientras que si se presentan tendencias bien claras pero diferentes para *C. d. ruruima* y *C. vegrandis*.

C. d. ruruima presenta alometrías negativas en casi todas las distancias de la Cercha IV, lo cual nos indica un crecimiento proporcionalmente menor de dicha cercha con respecto al resto del animal, a excepción de la distancia 10-11, la cual presenta una alometría positiva. Por su lado *C. vegrandis*, presenta alometrías positivas en casi todas las distancias que conforman la cercha IV, indicando un crecimiento proporcionalmente mayor de esta región, respecto al crecimiento general del animal.

En cuanto a la cercha V, podemos observar en los tres grupos estudiados, que existe una tendencia a presentar alometrías positivas en casi todas las distancias que comprenden dicha región, indicando así que dicha cercha posee un crecimiento proporcionalmente mayor que el resto del cuerpo.

Análisis inter-específico:

Como resultado del Análisis de Componentes Principales realizado con todos los individuos adultos de las especies en estudio, podemos observar una clara separación en dos grupos (Fig. 14): uno conformado por los individuos de *C. vegrandis*, *C. d. cumanensis* y el único ejemplar disponible de *C. pifanorum* y otro grupo integrado por los individuos de las especies *C. durissus ruruima* y *C. maricelae*.

Los tres ejemplares de *C. d. ruruima* conforman un grupo con la región dorsal de la cabeza considerablemente distinta de que la del resto de las especies estudiadas. Trabajos anteriores (Hoge, 1965) sugieren que ésta especie está más estrechamente relacionada con *C. durissus terrificus*, la cual posee una distribución amplia al sureste de Brasil, y con *C. vegrandis* que con cualquier otra especie o subespecie de *Crotalus*, pero nuestros resultados no concuerdan con esta apreciación. Dos de los individuos de *C. d. ruruima* estudiados, que se encuentran más cercanos a *C. d. cumanensis* en el morfoespacio determinado por los componentes 1 y 2 en la Figura 13, provienen de la Represa del Guri y presentan características ambiguas que pudieran asignarlas tanto a *C. d. cumanensis* como a *C. d. ruruima*. El tercer ejemplar proviene de la base del Monte Roraima y presenta características típicas de *C. d. ruruima*. Los escasos ejemplares de *C. d. ruruima* en los museos visitados, impidió realizar un análisis que permitiera detectar posibles variaciones

morfológicas interpoblacionales, así como determinar dimorfismo sexual en la cabeza de los adultos.

Otros autores (Campbell y Lamar, 2004; Wolfgang y col. 2005) en un estudio de las relaciones filogenéticas del género han señalado que en efecto *C. d. ruruima* está más estrechamente relacionado con *C. d. terrificus* que con *C. d. cumanensis*, por lo cual no es de extrañar el hecho de que *C. d. ruruima* se presente como un grupo completamente aislado en nuestros análisis, el cuales contempla solamente ejemplares de especies y subespecies presentes en el país. Las contradicciones en la asignación de estos ejemplares a una u otra especie, con base en las características morfológicas de la región dorsal de la cabeza, podrían resolverse con un estudio que incluya un mayor número de ejemplares, de distintas zonas de la distribución de la especie.

Los dos ejemplares de *C. maricelae* forman un grupo aislado del resto. Su proximidad a *C. vegrandis* y a *C. d. cumanenses* en el morfoespacio determinado por los componentes 2 y 3 en la Figura 14, sugiere que es con esos dos grupos con los que presenta mayor similitud de forma de la cabeza.

El solapamiento de los grupos formados por los ejemplares de *C. vegrandis* y *C. d. cumanensis* en el morfoespacio generado por el análisis de componentes principales, sugiere que a pesar de que ambas especies presentan marcadas diferencias en sus patrones de coloración y lepidosis, presentan cierto nivel de similitud en la morfología de la zona dorsal de sus cabezas.

Tomando en cuenta las rutas de dispersión propuestas para el género en los trabajos de Quijada-Mascareñas y col (2007) y de Wolfgang y col (2005), observamos que a finales del Pleistoceno existió una ruta principal de migración por un corredor en la región oriental

del país, el cual pasa por la zona media del continente, esta ruta permitió el paso de las cascabeles desde el norte del continente hacia la región sur oriental de Brasil. Teniendo en cuenta este planteamiento y apoyándonos en los resultados filogenéticos presentados por Quijada-Mascareñas y col (2007), podríamos suponer que la primera población aislada geográficamente del ancestro común, la cual posteriormente evolucionó en las especies y subespecies actuales en el país, fue la que dio origen a *C. vegrandis*, lo cual explicaría la similitud en forma a nivel cefálico entre *C. vegrandis* y *C. d. cumanensis*. Lamentablemente los ejemplares disponibles no fueron suficientes para determinar la posible influencia del tipo de hábitat en las variaciones morfológicas, como se observa en otros grupos de reptiles (González, L. A. y col. 2007), lo cual podría estar influenciando en la similitud de forma observada en estas dos especies. Al analizar las localidades de procedencia de los distintos ejemplares de *C. d. cumanensis*, observamos individuos de localidades que presentan características distintas a las de la sabana donde se encuentran las poblaciones de *C. vegrandis*, lo cual sugeriría que probablemente las similitudes en la forma de las cabezas presentadas por estos dos grupos puedan deberse a otros factores diferentes a los factores ambientales.

Uno de los objetivos de este trabajo fue el de comparar los patrones de variación morfológica de la cabeza de las distintas especies y subespecies del género *Crotalus* en Venezuela, con el fin de encontrar descripciones taxonómicas más robustas para dilucidar la taxonomía de algunos grupos. En el caso de las similitudes en la forma de la cabeza de *C. vegrandis* y *C. d. cumanensis* observadas como resultado de los análisis en este trabajo, consideramos que las diferencias del patrón de coloración y las diferencias en la lepidosis en *C. vegrandis*, son suficientes como para considerarlas una especie aparte del complejo

C. durissus. Un examen más exhaustivo, con un mayor número de ejemplares nos permitiría afinar el estudio morfológico aquí presentado.

CONCLUSIONES

Luego de realizado este estudio, podemos notar que efectivamente existen diferencias morfológicas a lo largo del desarrollo ontogenético de los individuos, en las distintas especies y subespecies de serpientes de cascabel presentes en Venezuela. Estas diferencias morfológicas a nivel cefálico siguen patrones distintos que van asociados a cada grupo en particular, sin embargo, observamos que las zonas de la cabeza con mayor variación para los distintos grupos, es la región correspondiente a la zona parietal y post-parietal. Podemos observar también que existe un patrón común de crecimiento, en las regiones internasal y pre-frontal, el cual podría ser una característica del género.

Igualmente se puede observar que no parecen existir evidencias de dimorfismo sexual a nivel cefálico en ninguno de los grupos estudiados así como tampoco se evidencia ningún patrón que permita hacer diferenciaciones entre los individuos estudiados según sus localidades, sin embargo consideramos prudente la realización de estudios más específicos y detallados, así como con una mayor población muestral, para determinar o descartar diferencias morfológicas intrapoblacionales de las distintas especies y subespecies.

Los resultados obtenidos demuestran que efectivamente existen diferencias morfológicas a nivel cefálico, entre los individuos adultos de las dos subespecies de *C. durissus* que se encuentran en Venezuela y diferencias notables entre *C. d. ruruima* y el resto de las especies, al igual que diferencias morfológicas a nivel cefálico entre *C. maricelae* y el resto de las cascabeles del país. Sin embargo consideramos que dichas

diferencias no poseen un peso suficiente como para sustentar o desestimar, alguna de las clasificaciones de las serpientes de cascabel venezolanas, existentes hasta ahora.

De igual manera vemos que existen tres grupos fácilmente distinguibles según la forma de su cabeza, siendo estos grupos uno primero compuesto por los representantes de *C. vegrandis* y *C. d. cumanensis*, otro por los ejemplares de *C. d. ruruima* y un último grupo, que correspondería a *C. maricelae*, lamentablemente coño se mencionó anteriormente, no se contó con una muestra lo suficientemente grande de ejemplares como para determinar variaciones morfológicas asociadas al sexo o a diferencias interpoblacionales.

BIBLIOGRAFÍA

- Bruner, E., Constantini, D. 2007. Head morphological variation in *Podarcis muralis* and *Podarcis sicula*: a landmark-based approach. *Amphibia-Reptilia* **28**:566-573.
- Bruner, E., Constantini, D. 2009. Morfología de la Cabeza y el Grado de Variación en *Lacerta bilineata*, *Podarcis muralis* y *Podarcis sicula*. *Int. J. Morphol.* **27(3)**: 667-676.
- Campbell, J., A. y Lamar, W. 2004. The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere. Vol I y II. Primera Edición. Cornell University. Ithaca, New York. Estados Unidos.
- Depecker, M., Berge, C., Penin, X., Renous S. 2006. Geometric morphometrics of the shoulder girdle in extant turtles (Chelonii). *J. Anat.* **208**: 35-45.
- García-Pérez, J. E. 1995. Una especie de cascabel (Serpentes: Crotalidae) para El Bolsón Árido de Lagunillas, Cordillera de Mérida Venezuela. *Rev. Ecol. Lat. Am.* **3** (1-3): 07-12.
- González, L., López-Rojas, H., Bonilla-Rivero, A., Prieto, A., Velásquez, J. 2007. Variación morfológica de la región cefálica del lagarto *Ameiva ameiva* (LINNEUS, 1758) (Sauria: Teiidae) en un bosque húmedo del Parque Nacional El Ávila, Venezuela. *Saber*, Universidad de Oriente, Venezuela. **19(2)**: 130-136.
- Hoge, A., R. 1965. Preliminary account on Neotropical Crotalinae (Serpentes: Viperidae). *Mem. I. Butantan* **32**: 109-184.
- Huxley, J. S. 1942. Evolution: The modern synthesis. George Allen & Unwin, Londres.
- Lancini V A., R. 1986. Serpientes de Venezuela. Armitano Editores C.A. Segunda Edición. Venezuela.

- Manier, M. 2004. Geographic variation in the long-nosed snake, *Rhinocheilus lecontei* (Colubridae): beyond the subspecies debate. *Biol. J. Linn. Soc.* **83**:65-85.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species.
- Montilla F., S. 1980. Una nueva especie del Género *Crotalus* (Serpentes, Crotalidae, Crotalinae) del Sur del Estado Guárico, Venezuela. Memorias Cientificas de Ofidiología. #5.
- Navarrete L., López-Johnston, J., Blanco-Dávila A. 2006. Guía de las serpientes de Venezuela: Biología, venenos, conservación y checklist. Auspiciado por Zoocriadero Ecopets.
- Pérez, M., R., Rada, D., Bello, R. 1997. Contribución al conocimiento taxonómico de *Crotalus durissus cumanensis* y *Crotalus pifanorum* (Serpentes, Viperidae) .*Acta. Biol. Venez.* **17**(1): 25-35.
- Quijada-Mascareñas, A., Wolfgang, W., Ferguson, J., Pook, C., Da Graca, M., Torpe, R. 2007. Phylogeographic patterns of trans-Amazonian biogeography: The neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. *J. Biogeogr.* **34** (8): 1296-1312.
- Rohlf, J. 2005. TPSDig, Digitize landmarks and outlines, version 2.05. Department of Ecology and Evolution. Universidad Estatal de Nueva York. Estados Unidos.
- Rubio, M. 1998. Rattlesnake: portrait of a predator. Primera Edición. Smithsonian Institution Press. Estados Unidos.
- Strauss, R., E., Bookstein, F., L. 1982. The truss: Body form reconstructions in morphometrics. *Syst. Zool.* **31**: 113-135.
- Wolfgang, W., Ferguson, J., Quijada-Mascareñas, A., Pook, C., Salomao, M., Thorpe, R. 2005. Tracing and invasión: landbriges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology* **14**: 1095-1108.

Yoshida E., Rodriguez-Acosta A., Navarrete L. F. 2003. On the unusual hemorrhagic and necrotic activities caused by the rattlesnake (*Crotalus durissus cumanensis*) in a Venezuelan patient. *Rev. Cub. Med. Trop.* **55** (1): 38-40.

Zelditch, M. L., Swiderski, Donald L., Sheets D., H. Fink, W. L. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A primer. ELSEVIER Academy Press. Estados Unidos.

ANEXOS

ANEXO 1 Material estudiado

Número de catálogo	Museo	s.p.	Categoría	Sexo	Localidad	Estado
15	MBUCV	C.d.c.	N	I	Caracas	DF
24	LS	C.d.c.	N	I	Las Mercedes	MI
43	LS	C.d.c.	N	I	Las Mercedes	MI
44	LS	C.d.c.	A	H	Las Mercedes	MI
48	LUZ	C.d.c.	N	M	Sabaneta de Coro	FA
69	LS	C.d.c.	J	I	Las Mercedes	MI
70	LS	C.d.c.	N	I	Baruta	MI
142	MEBRG	C.d.c.	A	H	Represa de Guri	BO
248	MBUCV	C.d.c.	N	I	Petare	MI
383	LUZ	C.d.c.	J	M	Mesa Grande, cerca de Jajo	TR
496	LUZ	C.d.c.	J	H	Ciénaga de La Palmita, Mcpo. Miranda	ZU
572	LS	C.d.c.	A	H	Los Algodonales, Porlamar	NE
612	MEBRG	C.d.c.	N	M	Carretera a Turiamo, km 12	AR
613	MEBRG	C.d.c.	J	H	Estación de Piscicultura, El Limón, Maracay	AR
923	MBUCV	C.d.c.	J	I	Represa de Guri	BO
926	MBUCV	C.d.c.	A	I	Represa de Guri	BO
926	MCN	C.d.c.	A	M	El Sombrero	GU
929	MBUCV	C.d.c.	A	I	Represa de Guri	BO
930	MBUCV	C.d.c.	J	I	Represa de Guri	BO
949	MBUCV	C.d.c.	J	I	Represa de Guri	BO
1090	MCN	C.d.c.	J	M	Curupao	MI
1146	MBUCV	C.d.c.	J	H	Pto. Ayacucho, Atures	AM
1338	LS	C.d.c.	N	I	Río Negro, Perijá	ZU
1423	MEBRG	C.d.c.	A	M	Urb, San Jasinto, Maracay	AR
1980	MEBRG	C.d.c.	J	H	5.3km Sector El Sombrero	GU
1997	MBUCV	C.d.c.	N	I	Cumbres de Curumo	DF
2036	MCN	C.v.	J	M	La Pomarrosa, Dtto Sotillo	MO
2048	MCN	C.d.c.	A	H	Curupao	MI
2075	MCN	C.v.	A	M	Sabana de Uracoa, Dtto Sotillo	MO
2127	MCN	C.v.	A	M	El Caiman, Dtto Sotillo	MO
2148	MCN	C.v.	J	M	Las Pomarrosas	MO
2150	MCN	C.v.	J	H	Sabana de Uracoa, Dtto Sotillo	MO
2216	MCN	C.d.c.	A	H	km 84, entre El Dorado y Sta. Elena	BO
2310	MEBRG	C.d.c.	A	M	Laya Las Minas	COJ
2346	MCN	C.v.	J	H	El Caiman, Dtto Sotillo	MO
2392	MCN	C.v.	J	H	Sabana de Uracoa, Dtto Sotillo	MO
2418	LS	C.d.r	J	I	Maripe-Ciudad Bolívar, cerca Río Aro	BO
2459	MCN	C.v.	J	H	Sabana de Uracoa, Dtto Sotillo	MO

ANEXO 1 Material estudiado (Cont.)

2500	MEBRG	C.d.c.	J	H	Estación de Fauna El Limon, Maracay	AR
2856	CARBULA	C.d.c.	J	M	El Morro, cercanía de Carache	TR
3306	MEBRG	C.d.c.	A	M	Río Guasare, Estación El Carbón, Mcpo. Mara	ZU
3661	MEBRG	C.d.c.	J	M	Hato el Piñero, El Baúl	CO
3745	LS	C.d.c.	N	I	Oripoto	MI
3856	MEBRG	C.d.c.	N	H	Urb, San Jasinto, Maracay	AR
4050	MCN	C.v.	A	M	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
4052	MCN	C.v.	A	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
4303	MEBRG	C.d.c.	J	H	Tinaco -El Baúl km 102	CO
4691	CARBULA	C.m.	A	I	El Morro	TR
4877	MEBRG	C.d.r.	N	M	P.N. Canaima, entre Cauce y Kukenan	BO
5339	MCN	C.d.c.	A	M	Represa de Guri	BO
6303	MCN	C.v.	A	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6317	MCN	C.v.	N	I	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6318	MCN	C.v.	J	M	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6350	MCN	C.v.	J	M	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6354	MCN	C.v.	J	M	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6374	MCN	C.v.	A	H	Sabana de Uracoa, Dtto Sotillo	MO
6375	MCN	C.v.	N	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6400	MCN	C.v.	A	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6451	MCN	C.v.	N	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6459	MCN	C.v.	N	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6509	MCN	C.v.	N	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6510	MCN	C.v.	N	M	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6573	MCN	C.v.	N	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6593	MCN	C.v.	N	I	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6608	MCN	C.v.	A	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6612	MCN	C.v.	A	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6613	MCN	C.v.	A	M	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6814	MCN	C.v.	A	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6885	MCN	C.v.	A	M	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6898	MCN	C.v.	J	M	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6917	MCN	C.v.	N	M	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
6925	MCN	C.v.	A	H	Paso Nuevo, Dtto Sotillo	MO
7057	LS	C.d.c.	N	I	Yuma	CA
7376	CARBULA	C.m.	A	M	El Morro	TR
7556	MCN	C.p.	N	H	Oritupano	MO
7765	MCN	C.p.	A	H	Oritupano	MO
8072	MCN	C.d.r.	A	M	Sabanas del Curas, Río Yuruaní	BO
8077	MCN	C.d.r.	N	I	Sabanas del Curas, Río Yuruaní	BO
8099	MCN	C.d.r.	A	M	Sabanas del Curas, Río Yuruaní	BO
8124	MCN	C.d.c.	A	M	Carretera 10km antes de Chichiriviche, Morrocroy	FA
8203	MBUCV	C.d.c.	N	I	A 80km Sta. María de Ipire	GU

ANEXO 1 Material estudiado (Cont.)

8304	MBUCV	C.d.c.	N	I	Bello Monte, Caracas	DF
8695	LS	C.v.	A	I	Chaguaramos	MO
9449	LS	C.d.r.	N	I	San Ingnasio de Yuruaní	BO
11180	LS	C.d.r.	N	I	Vía Luepe, Kavanayen km 45	BO
11344	LS	C.d.r	J	I	Sabanas bajas del Roraima	BO
11547	LS	C.d.r	A	M	Base del Monte Roraima	BO
11942	LS	C.d.r.	N	I	San Ingnasio de Yuruaní	BO
13039	LS	C.d.c.	A	H	Barbacoas	GU