

00381  
21



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Filogenia del género *Conopsis*, Günther, 1858  
(Serpentes: Colubridae) con un análisis cladista del  
grupo de pequeñas culebras de Norteamérica

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
Doctora en Ciencias (Biología)  
P R E S E N T A

Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea

272659

México, D.F.

2000

Director de Tesis: Dr. Oscar A. Flores Villela  
Co-director de Tesis: Dr. Jack W. Sites Jr.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

# Contenido

Dedicatoria.....	v
Agradecimientos.....	vi
Resumen.....	ix
Abstract.....	x
1. Introducción general al problema.....	1
Antecedentes.....	4
Filogenias previas.....	5
Electroforesis de isozimas.....	11
Secuenciación de DNA.....	12
Codificación de caracteres polimórficos.....	15
Métodos de análisis: Máxima Parsimonia vs Máxima Verosimilitud.....	18
Análisis combinados vs Análisis separados.....	19
Objetivos.....	23
2. Método.....	24
Obtención de ejemplares.....	24
Delimitación de los taxones.....	26
Datos morfológicos.....	27
Datos de isozimas.....	28
Datos de secuenciación de DNA.....	31
Alineación de secuencias.....	32
Codificación de caracteres.....	33
Elección de grupos externos.....	34
Análisis filogenético.....	35
3. Resultados.....	37
Datos Morfológicos.....	37
Neotipo.....	40
Resultados Moleculares.....	40
Alozimas.....	40
Secuenciación de DNA.....	41
Variación de secuencias.....	41
Máxima parsimonia.....	43
ND4.....	43
16S.....	46
DNA.....	48
Morfoenzimas.....	50
Congruencia de caracteres o Evidencia Total.....	54
Filogenias Alternativas.....	59
Congruencia Taxonómica.....	60
Máxima Verosimilitud.....	64

4. Discusión.....	68
Neotipo.....	68
Comparación de Cladogramas.....	68
Filogenias Alternativas.....	71
Congruencia Taxonómica vs Congruencia de Carácter.....	72
Métodos de codificación.....	79
Máxima parsimonia vs Máxima verosimilitud.....	80
Relaciones de Colubridae.....	84
Monofilia de <i>Conopsis</i> .....	85
Taxones válidos para <i>Conopsis</i> .....	86
Monografía de <i>Conopsis</i> .....	96
Claves para identificación de <i>Conopsis</i> adultos.....	97
<i>C. acuta</i> n. comb. ....	98
<i>C. biserialis</i> .....	100
<i>C. lineata</i> .....	103
<i>C. megalodon</i> .....	106
<i>C. nasus</i> .....	108
5. Conclusiones.....	112
6. Literatura Citada.....	114
Anexos	
Anexo 1. Ejemplares revisados para el análisis morfológico.....	125
Anexo 2. Protocolos seguidos en la secuenciación del DNA.....	135
Anexo 3. Descripción de los caracteres para Sonorini y <i>Conopsis</i> .....	142
Anexo 4. Lista de caracteres morfológicos usados en la matriz de <i>Conopsis</i> ..	147
Anexo 5. Conjuntos de datos usados en el estudio.....	149
Anexo 6. Matriz de distancias Manhattan usadas en el estudio para los caracteres polimórficos.....	170

## Cuadros

Cuadro 1. Lista de ejemplares usados en el análisis de electroforesis de proteínas.....	25
Cuadro 2. Enzimas usadas y condiciones de la electroforesis usada en el estudio.....	30
Cuadro 3. Variación de caracteres y composición de las bases para los diferentes conjuntos de datos.....	42
Cuadro 4. Resumen de los resultados de la prueba pareada de Wilcoxon.....	60
Cuadro 5. Resumen de los resultados de la prueba pareada de Wilcoxon cuando se condicionó a <i>Conopsis lineata</i> monofilética.....	88
Cuadro 6. Condición alélica de las alozimas para cada taxón del género <i>Conopsis</i> .....	93
Cuadro 7. Frecuencias de bases nitrogenadas para cada taxón dentro de <i>Conopsis</i> .....	94
Cuadro 8. Diferencias entre pares de bases. Proporción transiciones / transversiones para cada par de especies comparadas y para cada taxón.....	94
Cuadro 9. Matriz de distancias "p".....	95

## Figuras

Fig. 1. Filogenias alternativas para las especies del grupo de los "Sonorini".....	9
Fig. 2. Cladograma obtenido a partir de los datos del gen ND4.....	44
Fig. 3. Consenso estricto obtenido de los datos de rRNA más los tRNA.....	47
Fig. 4. Consenso estricto obtenido de los datos de DNA.....	49
Fig. 5. Consenso estricto obtenido a partir de los datos de la morfología más las enzimas con la matriz de distancias Manhattan.....	52
Fig. 6. Consenso estricto obtenido a partir de los datos de morfología y enzimas forzando la topología de "Sonorini" monofilético.....	53
Fig. 7a. Uno de los dos árboles obtenido de los datos combinados o evidencia total.....	56
Fig. 7b. El segundo de los árboles obtenido de los datos combinados o evidencia total.....	57
Fig. 7c. Consenso estricto de los datos combinados o evidencia total.....	58
Fig. 8. Consenso estricto del análisis de congruencia taxonómica o datos separados.....	61
Fig. 9. Consenso de mayoría del análisis de congruencia taxonómica o datos separados.....	63
Fig. 10a. Filograma obtenido del análisis de máxima verosimilitud de los datos de DNA.....	65
Fig. 10b. Filograma obtenido del análisis de máxima verosimilitud de los datos de DNA forzando al género <i>Conopsis</i> como monofilético.....	67
Fig. 11. Mapa de distribución de <i>Conopsis acuta</i> .....	100
Fig. 12. Mapa de distribución de <i>Conopsis biserialis</i> .....	103
Fig. 13. Mapa de distribución de <i>Conopsis lineata</i> .....	106
Fig. 14. Mapa de distribución de <i>Conopsis megalodon</i> .....	108
Fig. 15. Mapa de distribución de <i>Conopsis nasus</i> .....	111

## Dedicatoria

A **Jesús**, por tu apoyo y amor a lo largo de tantos años.  
Espero que a pesar de todo sigamos recorriendo distancias.  
Te amo mil.

Con mucho cariño y agradecimiento a mis **papás**.

A mis **hermanas**, amigas siempre.

## Agradecimientos

Muchas personas e instituciones me apoyaron a lo largo de todo mi trabajo de doctorado, a las cuales quiero expresar mi más profundo agradecimiento, puesto que uno no está solo en esto y siempre con la ayuda de los demás uno crece como ser humano y el trabajo se enriquece.

El Dr. Oscar Flores-Villela, mi tutor, estuvo al pendiente de mi formación siempre, le agradezco que se sentara a discutir conmigo algunos tópicos, que me explicara la técnica de las "de enzima" y en general por la tutoría en todos los aspectos del trabajo.

El Dr. Jack W. Sites Jr., mi co-tutor, estuvo al pendiente del trabajo a lo largo de los años, me recibió en su laboratorio en la Universidad Brigham Young, y siempre ha estado atento de mi formación académica, desde la licenciatura, lo cual agradezco de manera especial.

Los Drs. Atilano Contreras y Adrián Nieto M. fueron parte de mi comité tutorial, los cuales aportaron invaluable sugerencias al trabajo tanto de laboratorio como a la revisión morfológica. Además aportaron mejoras sustanciales al manuscrito. Agradezco a Atilano el que haya propuesto que describiéramos el neotipo.

Los Drs. Juan B. Morales Malacara, Juan José Morrone Lupi y Gerardo Pérez Ponce de León formaron parte del comité que revisó el manuscrito y fueron designados como sinodales. Les agradezco el tiempo que designaron a la revisión de la tesis y a sus atinados comentarios, los cuales lo enriquecieron.

Recibí comentarios muy acertados acerca del manuscrito de los Drs. Hobart M. Smith y Juan José Morrone. Gracias a ambos sobre todo por los comentarios en el artículo del neotipo.

Agradezco especialmente al M. en C. Jesús M. Castillo, la cuidadosa edición del manuscrito. Gracias por la paciencia para re-editar los cuadros.

El Dr. John J. Wiens me explicó via e-mail su método de codificación de caracteres basados en frecuencias, además, no importando la distancia ni el trabajo, me proporcionó bibliografía que me era difícil de encontrar.

Humberto Wong también resultó un buen interlocutor vía e-mail y gracias a él conseguí los tejidos de *Chionactis* y *Chilomensicus* alojados en la Universidad La Sierra, en California. Quiero darle las gracias a Gabriela Parra y Oscar Flores quienes realizaron los análisis de DNA en la Universidad de California en Berkeley, sin los cuales no hubiera podido culminar este trabajo.

Agradezco a los curadores de los museos que me permitieron revisar los ejemplares alojados en sus colecciones. Especialmente al Museo de Historia

Natural (Londres) y al Dr. Colin Mc Carthy, curador del museo, quien amablemente permitió el préstamo de ejemplares.

En este mismo tenor quiero agradecer a la Dra. Lourdes Rico del Jardín Botánico Kiev y a la Dra. Ana Mendoza del Instituto de Ecología de la UNAM por servir de "correo" entre México y Londres.

Para realizar el trabajo de campo conté siempre con grandes amigos que me acompañaron en una o más ocasiones. Quiero agradecer muy especialmente a Walter Schmidt Ballardo por su compañía y destreza para encontrar *Conopsis*, buscando en cientos de rocas, gracias Walter por tu amistad. Georgina Santos y Jesús Castillo también me acompañaron en varias ocasiones, recuerdo mucho el viaje con ustedes y Walter hasta Chihuahua, gracias por hacer placenteros los momentos difíciles. Alejandro Zaldívar, Luis Canseco, Alejandro Ramos, Francisco Vargas, Oscar Flores y Jaime Keller también me acompañaron a recolectar, gracias a todos porque su esfuerzo me ayudó a culminar este trabajo. Agradezco también a Ubaldo Guzmán, Edmundo Pérez y a todos los compañeros de herpetología del Museo de Zoología, porque en cada salida de campo que tuvieron, recolectaron algún ejemplar para este trabajo. Mundo, un gracias especial por catalogar tan rápidamente los ejemplares recolectados. Agradezco también a Jesús Castro P. por la donación de tres ejemplares de *Conopsis* de Tlaxcala.

A lo largo de la realización de este trabajo tuve la oportunidad de realizar dos estancias de investigación, la primera en el Museo Americano de Historia Natural, para revisar las *Conopsis* y géneros relacionados. Agradezco al Dr. Darrel Frost y a todo el departamento de herpetología por permitirme revisar la colección, y por hacer que mi estancia ahí fuera placentera, gracias por permitirme compartir con ustedes sus horas del "coffe break" para platicar y conocerlos.

Otra estancia de investigación la realicé en la Universidad Brigham Young, en donde aprendí la técnica de electroforesis de alozimas en geles de almidón de papa. Durante esta estancia el Dr. Jack. W. Sites y el Dr. Oscar Flores fueron muy pacientes enseñándome tanto las cuestiones metodológicas como de análisis. Gracias también por su hospitalidad a Miriam Benabib y a Jaime.

Ya en México, la Dra. América Castañeda me convenció de las bondades de la electroforesis en geles de acetato de celulosa. Agradezco ampliamente sus consejos y su asesoría durante las primeras etapas del trabajo del laboratorio. Quiero agradecer también a Yuriditzi Pascacio, ya que me auxilió en el laboratorio desinteresadamente y a Hugo Armando Rivas, por su interés en aprender la técnica y ayudarme.

Me gustaría expresar mi más sincero agradecimiento al Dr. Adolfo Navarro y a su alumno Yoshinori Nakasawa, quienes me ayudaron a obtener los mapas de distribución de las especies. En especial, agradezco a Yoshi por su ayuda desinteresada y por ayudarme a usar tanto los mapas virtuales como a obtener los mapas con el Arc View.

A la familia Díaz Mayer-Goyenechea agradezco infinitamente la hospitalidad que me brindaron cuando me "instalé" en su casa para poder hacer el trabajo de laboratorio. También a mis papás, por prestarnos la casa de Avándaro para buscar bichos y por aguantarme un día a la semana durante un semestre mientras daba clases y trabajaba en la Facultad de Ciencias, gracias también pá por llevarme y traerme a C.U. Además, quiero agradecer infinitamente el apoyo que he recibido siempre de mi familia y sobre todo de mi esposo, el cual ha soportado mis viajes, mi "muy atareada" vida, mi genio, en fin... Gracias por todo.

Afortunadamente tuve apoyo financiero de varias instituciones las cuales menciono a continuación: Beca DGAPA-UNAM para realizar los estudios de doctorado. Beca PAEP UNAM 2329 para comprar reactivos del laboratorio y apoyo para la asistencia a la Reunión Nacional de la Sociedad Herpetológica Mexicana, en noviembre de 1998. El proyecto CONABIO H-127 me permitió realizar el trabajo de campo, y me apoyó parcialmente la estancia al Museo Americano. A través de la Beca Theodore Roosevelt del Museo Americano de Historia Natural realicé salidas al campo, y mediante la Beca Collections Grant del mismo museo pude realizar la estancia en el museo.

Quiero agradecer muy especialmente a mis compañeras de trabajo Bióls. Leticia Romero y Consuelo Cuevas, por hacerme muy llevadera mi primera etapa de trabajo en el Centro de Investigaciones Biológicas de la UAEH. Asimismo, quiero agradecer el apoyo recibido del Ing. Diego Córdoba, Coordinador de la Investigación y Posgrado de la UAEH y a la dirección del CIB, por las facilidades otorgadas para la culminación del trabajo de tesis.

Además quiero expresar mi agradecimiento al Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, por brindarme un lugar desde la licenciatura hasta el doctorado. Gracias a todos, porque influyeron de gran manera en mi formación académica y personal. Al M. en C. Armando Luis M. un agradecimiento muy especial por el apoyo recibido en todo momento, por la ayuda para agilizar trámites administrativos y por brindarme siempre un comentario amable.

## Resumen

Se estudió al género de culebras *Conopsis*, Günther, 1858 para conocer si éste es monofilético, las relaciones filogenéticas de las especies que lo componen, y para conocer las relaciones entre los géneros de las pequeñas culebras de Norteamérica, utilizándose caracteres de morfología, de alozimas, y de DNA mitocondrial. También, se analizaron tres problemas conceptuales comunes en análisis filogenéticos usando a *Conopsis* como modelo: codificación de caracteres polimórficos, método de análisis de los datos, así como la información generada por medio de máxima parsimonia y máxima verosimilitud. El análisis de los caracteres morfológicos permitió designar a un neotipo para la especie tipo del género *Conopsis nasus*. Se realizaron análisis de máxima parsimonia con diferentes conjuntos de datos, por separado y combinados, con diferentes formas de codificación de caracteres polimórficos y se realizó un análisis de máxima verosimilitud. La monofilia de *Conopsis* se sustenta en la mayoría de los análisis realizados y con base en los resultados obtenidos se pudo delimitar los taxones válidos para el género, los cuales concuerdan con la propuesta de un estudio previo, que incluye solamente cinco taxones: *Conopsis acuta*, *C. biserialis*, *C. lineata*, *C. megalodon* y *C. nasus*. Asimismo, se realizó un análisis preliminar de los Sonorini, en donde los resultados difieren de propuestas previas en cuanto a los géneros que deben considerarse dentro de este grupo, por lo que aunque los resultados presentados son preliminares, no se sustenta dicho grupo.

## Abstract

The phylogenetic relationships of the species in the snake genus *Conopsis*, Günther, 1858 were studied using morphological, allozymatical and mt DNA characters. The relationships among the genera of the small snakes of North America were studied as well. Three common conceptual problems in phylogenetic analyses, polymorphic character codification, methods of analysis and maximum parsimony and maximum likelihood, were also analysed using *Conopsis* as model. Morphological analysis led to design a neotype for the type species *Conopsis nasus*. Maximum parsimony analyses were performed with different data sets, in separate and combined analyses with diverse codification methods for polymorphic characters, and a maximum likelihood analysis was also performed. The monophyly of *Conopsis* is supported in almost all the analyses, and according to this, valid taxa for the genus could be delimited. These valid taxa agree with a previous study including only five species: *Conopsis acuta*, *C. boiseri*, *C. lineata*, *C. megalodon*, and *C. nasus*. Also a preliminary analysis of the Sonorini was done which differs from previous hypotheses. The results in this work do not support the existence of the Sonorini as a group.

## 1. Introducción general al problema

Las serpientes son un grupo interesante para hacer estudios sistemáticos debido a que incluyen numerosos clados que muestran adaptaciones similares, las cuales se correlacionan con sus características de historia natural (Rabb y Marx, 1973; Savitzky, 1981; 1983). Aunque las serpientes han sido relativamente bien estudiadas en su morfología, existen a la fecha muchas cuestiones que resolver, sobre todo sus relaciones filogenéticas, antes de que se pueda hacer algún tipo de inferencia sobre otros aspectos de la evolución de este taxón. Sin embargo, las relaciones entre los taxones supraespecíficos en el grupo de las serpientes avanzadas o colubroideos (Kraus y Brown, 1998), que incluye a los vipéridos, elápidos y colúbridos, ha sido uno de los problemas más difíciles en el estudio de la evolución de éste grupo. Existen muy pocas reconstrucciones cladísticas del mismo, y en la actualidad se siguen estudiando, con lo que se han reconocido grandes complejos de géneros relacionados (Underwood, 1967; Cadle, 1988; Dowling *et al*, 1994, 1996; Knight y Mindell, 1994; Kraus y Brown, 1994; 1998) y en algunos casos se están realizando estudios más específicos para algún género. Algunos ejemplos de estudios filogenéticos con serpientes son el de Crother *et al*. (1992), quienes estudiaron la morfología y alozimas del género *Botriechis* (Viperidae); el realizado por de Queiroz y Lawson (1994), quienes estudiaron el género *Thamnophis* utilizando secuencias de DNA y alozimas; el de Knight y Mindell (1994), quienes secuenciaron fragmentos de genes de RNA ribosomal para conocer las relaciones de Colubrinae, Elapidae y Viperidae; el de Dowling *et al*. (1996), quienes analizaron las relaciones filogenéticas de 215 especies de

serpientes usando datos de cuatro alozimas, usando UPGMA para analizar las similitudes genéticas; el de Kraus y Brown (1998), quienes realizaron un estudio de los colubroideos basados en datos de DNA mitocondrial; el de Parkinson (1999), quien usó datos de DNA ribosomal para encontrar las relaciones filogenéticas de 45 especies de vipéridos; y el de Buckley *et al.* (en prensa), quienes reevaluaron los resultados obtenidos en el estudio previo de Dowling *et al.* (1996).

En particular, la familia Colubridae es un taxón difícil de definir puesto que se erigió con taxones muy diferentes entre sí pero que no se podían ubicar en ninguna otra familia, y su diagnosis se basa en la carencia de caracteres. Se han definido como un clado independiente en el grupo de serpientes avanzadas por carecer de caracteres derivados (apomorfías), lo que hace difícil asumir un patrón de relaciones entre subgrupos de la familia para poder hacer análisis filogenéticos (Cadle, 1988).

Dowling (1959) incluyó en la familia Colubridae a todas las serpientes avanzadas que presentan colmillos o surcos en los dientes posteriores de la maxila, o que carecen de éstos. Otros autores (Underwood, 1967; Dowling y Duellman, 1978; McDowell, 1987) han calculado el número dentro de los colúbridos en aproximadamente 1,500 especies clasificadas en varias subfamilias y tribus. Algunas de éstas parecen ser monofiléticas con base en evidencia morfológica, pero la realidad histórica de algunas de las más grandes subfamilias propuestas es arbitraria y no existe evidencia de la monofilia de toda la familia (Kraus y Brown, 1998).

Asimismo se han realizado intentos por dividir a la familia en varias subfamilias (Underwood, 1967; Dowling, 1975; Dowling *et al.*, 1994; Heise *et al.*, 1995; Kraus y Brown, 1994) y grupos para poder estudiarlos por separado y esto ha ayudado a conocer las relaciones filogenéticas de varios géneros, por ejemplo los xenodontinos (Cadle, 1988). Sin embargo, son muy pocos los trabajos sistemáticos modernos con culebras cuya área de distribución incluya México, de entre los que destaca el trabajo del género *Masticophis* (Grismer, 1990) y *Thamnophis* (de Queiroz y Lawson, 1994); sin embargo, aún existen muchos géneros interesantes para estudiarse en el ámbito taxonómico.

A pesar de los estudios filogenéticos que se han realizado en serpientes, existen diferencias en los resultados obtenidos y esto se debe principalmente a que los investigadores han utilizado diferentes tipos de caracteres (p. ej. Cadle, 1988 utilizó datos de albúminas; Kraus y Brown, 1998 utilizaron datos de DNA mitocondrial) o a que los resultados se obtuvieron realizando análisis diferentes, los cuales asumen filosofías distintas (p.ej. técnicas fenéticas, cladismo). En la actualidad se siguen dando controversias entre investigadores que defienden diferentes tipos de datos para realizar un análisis filogenético; si estos caracteres se deben usar juntos en una matriz o realizar diferentes análisis con los distintos tipos de caracteres para luego realizar un consenso entre todos; cómo codificar caracteres polimórficos, los cuales son muy comunes cuando se analizan caracteres morfológicos y de alozimas, pero más aún, existen también diferentes opiniones al respecto del método de análisis a seguir. Existen seguidores de la máxima parsimonia, la cual involucra encontrar el árbol más corto usando solo

caracteres informativos, mientras que otros investigadores se inclinan por usar la máxima verosimilitud, método desarrollado anteriormente para análisis no filogenéticos y que hasta hace relativamente poco tiempo se empezó a usar en sistemática, el cual se usa para datos de DNA, usa todos los caracteres, pero requiere de un modelo de evolución para poder evaluar la probabilidad de que con base en el modelo propuesto se originen los datos observados. Todos los métodos para codificar caracteres polimórficos, así como los diferentes tipos de análisis tienen sus ventajas y desventajas, por lo que es necesario hacer comparaciones entre estos con los mismos conjuntos de datos para poder hacer generalizaciones de cual de todos los métodos es mejor bajo ciertas condiciones.

### Antecedentes

El género *Conopsis* (Serpentes: Colubridae) es endémico de México y se distribuye prácticamente a través de todo el territorio nacional, desde Chihuahua hasta Oaxaca. Ha llamado la atención de los investigadores desde su descripción en 1858 por Günther, debido a que su historia taxonómica y nomenclatural ha sido inestable y compleja.

Taylor y Smith (1942) trataron de resolver la situación taxonómica de *Conopsis*, realizando una revisión taxonómica de éste género y de *Toluca*, el cual parecía estar emparentado con el primero, en donde quedaron esclarecidos los caracteres que los definen. Así delimitaron a *Conopsis* como serpientes que tienen dientes maxilares planos, es decir, sin surcos o canales, mientras que los organismos pertenecientes a *Toluca* poseen dientes acanalados. Este único

carácter bastó para diferenciar a los géneros; sin embargo, esto no resolvió el problema taxonómico y se siguió cuestionando la validez de ambos géneros.

Recientemente, Goyenechea y Flores-Villela (en prensa) realizaron un estudio morfológico en donde se demostró que no hay diferencias que mantengan la validez del género *Toluca*, por lo que se incluyeron dentro de *Conopsis* las especies de éste, debido a la ausencia de caracteres que permitieran diferenciar entre *Conopsis* y *Toluca*, permaneciendo válidas todas las especies y subespecies de ambos géneros, por lo que se reconoce que *Conopsis* se conforma de cinco especies, dos de ellas con subespecies, dando un total de 10 taxones dentro del género, *Conopsis amphisticha*, *C. biserialis*, *C. conica*, *C. lineata acuta*, *C. l. lineata*, *C. l. varians*, *C. l. wetmorei*, *C. megalodon*, *C. nasus labialis* y *C. n. nasus*.

#### Filogenias previas

El género *Conopsis* se ha incluido dentro del grupo de serpientes "Sonorini" (Dowling, 1975) o de pequeñas culebras de Norteamérica, que siguiendo a Stickel (1943) contiene a *Sonora*, *Procinura*, *Chionactis*, *Chilomeniscus*, *Toluca*, *Conopsis*, *Pseudoficimia*, y posiblemente *Stenorrhina* y *Ficimia* (Fig. 1 a). Según el mismo autor forman un grupo supragenérico o tribu, debido a una serie de caracteres que involucran los huesos craneales pterigoides, palatino, transversal y maxilar, y comenta que el tipo de dentición de *Sonora*, *Chionactis*, *Toluca*, *Chilomeniscus* y *Pseudoficimia* es similar y lo nombra pleuroglifa. Asimismo, este autor sugiere que el grupo hermano de éstos podría ser *Tantilla* o *Scolecophis*. Es importante señalar

que el género *Procinura* al que hace alusión el autor, ha sido considerado sinónimo del género *Sonora* (Smith y Smith, 1976).

Bogert y Oliver (1945), por su parte, pensaban que *Conopsis* y *Toluca* eran sinónimos y que *Pseudoficimia* podría confundirse con ellos, por lo que propusieron que el género *Conopsis* debería estar conformado por tres unidades subgenéricas que incluyen a *Conopsis*, *Pseudoficimia* y *Toluca* (Fig. 1 b).

Smith y Laufe (1945), al nombrar una subespecie de *Toluca*, propusieron las relaciones filogenéticas del género, suponiendo que *Conopsis* y *Toluca* se originaron de la misma rama que *Pseudoficimia* (Fig. 1 c).

Duellman (1961), estimó que los géneros *Ficimia* y *Gyalopion* formaban un grupo, que por su parte *Conopsis* y *Toluca* formaban otro grupo y que *Pseudoficimia* se encontraba intermedio entre estos (Fig. 1 d).

Hardy (1975), consideró que *Pseudoficimia* estaba más emparentada con *Ficimia* y *Gyalopion* por poseer un peritoneo blanco al igual que éstos, mientras que estaría menos relacionado con *Conopsis* y *Toluca* (Fig. 1 e).

Dowling (1975), propuso que la subfamilia Colubrinae se puede dividir en seis tribus, una de los cuales, Sonorini, está formada por los géneros *Chilomeniscus*, *Chionactis*, *Conopsis*, *Ficimia*, *Gyalopion*, *Procinura*, *Pseudoficimia*, *Sonora*, *Stenorrhina* y *Toluca* (Fig. 1 f). Por lo que para poder comparar a las serpientes de la tribu Sonorini (Dowling, 1975) se pueden usar a los miembros de las cinco tribus restantes: Colubrini, Lampropeltini, Philothamnini, Boigini y Calamarini, las cuales incluyen géneros como *Drymobius*, *Leptophis*, *Oxybelis*, *Salvadora*, *Sympholis* y *Tantilla* entre otros.

Savitzky (1995), estudió algunos de estos géneros sobre todo en cuanto a sus hábitos alimenticios y ecología, y analizando la osteología de éstos encontró una sinapomorfía que une a 14 géneros de pequeñas culebras que se alimentan de artrópodos con base en la configuración única de los huesos septomaxilares. Esta sinapomorfía no se contradice con caracteres morfológicos y a pesar de que en el pasado se han reconocido estrechas relaciones entre la mayoría de los géneros, la morfología derivada de los septomaxilares corrobora la monofilia del grupo formado por: *Tantilla*, *Tantillita*, *Sympholis*, *Scolecophis*, *Sonora*, *Geagras*, *Stenorrhina*, *Pseudoficimia*, *Ficimia*, *Gyalopion*, *Chionactis*, *Chilomeniscus*, *Conopsis* y *Toluca* (Fig. 1 g).

Por otra parte, Frost (correspondencia personal) mencionó que el grupo formado por los géneros *Gyalopion*, *Toluca*, *Conopsis*, *Pseudoficimia*, *Ficimia* y *Stenorrhina* al parecer forma un grupo monofilético, y comentó que el grupo externo de éstos puede ser *Sonora* (Fig. 1 h).

Estos trabajos se hicieron usando caracteres morfológicos, los cuales continúan siendo muy útiles para estudios filogenéticos, pero presentan algunas desventajas como por ejemplo el tamaño del conjunto de datos, el cual siempre es limitado. Por lo anterior, en tiempos recientes se han incorporado los datos moleculares en análisis filogenéticos de serpientes, para obtener información valiosa cuando la variación morfológica es limitada y la homología de los caracteres morfológicos no está clara (Moritz y Hillis, 1996). Además, se ha probado que son especialmente valiosos en este grupo morfológicamente

conservado (p. ej. Dowling *et al.*, 1983; Cadle, 1988; de Queiroz y Lawson, 1994; Knight y Mindell, 1994; Kraus y Brown, 1998; Parkinson, 1999).

Los métodos más usados en sistemática molecular son la electroforesis de isozimas y la secuenciación del DNA (Hillis, *et al.*, 1996).

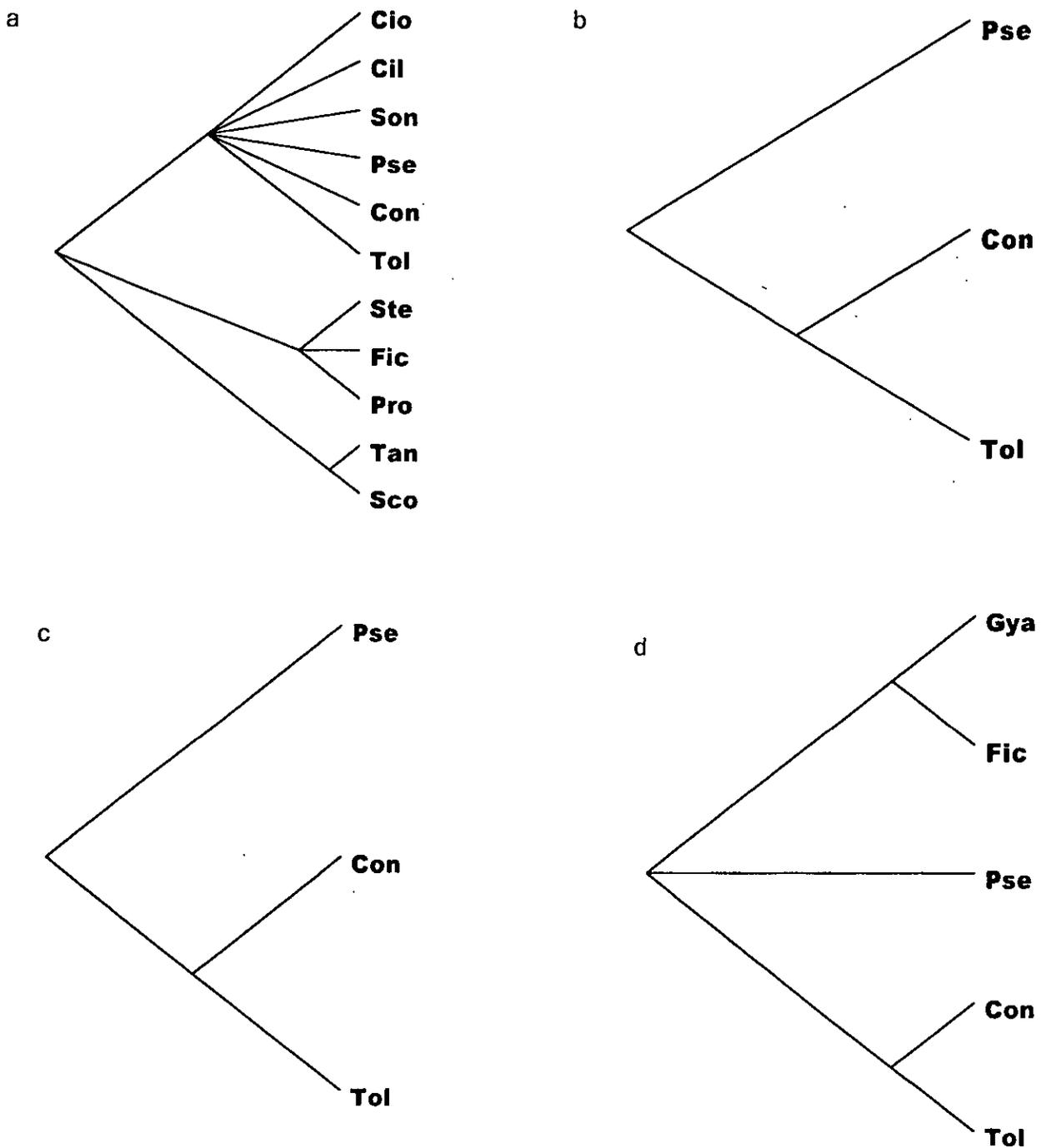


Fig. 1. Filogenias alternativas para las especies del grupo de los "Sonorini" dentro del cual se encuentra *Conopsis*. a. Filogenia propuesta por Stickel (1943) en donde los géneros más alejados de *Conopsis* son *Tantilla* y *Scolecophis*. b. Filogenia propuesta por Bogert y Oliver (1945) en donde *Pseudoficimia* es el grupo hermano de *Conopsis* + *Toluca*. c. Filogenia propuesta por Smith y Laufe (1945) similar a la anterior. d. Filogenia propuesta por Duellman (1961) en la que propone que *Ficimia* y *Gyalopion* forman un grupo, *Conopsis* y *Toluca* forman otro y *Pseudoficimia* es intermedia ambos grupos.

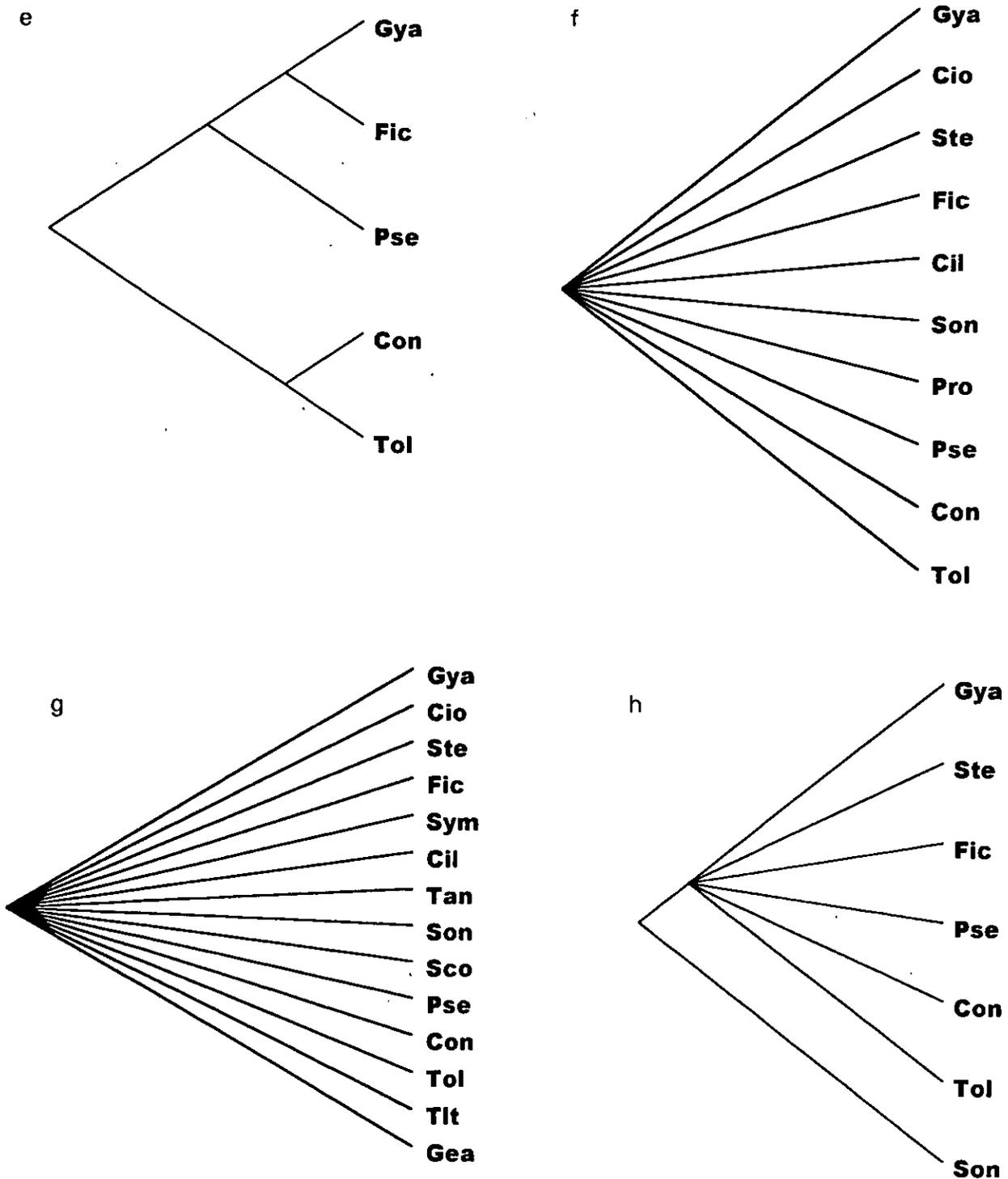


Fig. 1. Filogenias alternativas para las especies del grupo de los "Sonorini" dentro del cual se encuentra *Conopsis*. e. Filogenia propuesta por Hardy (1975) en donde coloca a *Pseudoficima* como grupo hermano de *Ficimia* y *Gyalopion*, y a *Conopsis* y *Toluca* como un grupo aparte. f. Filogenia propuesta por Dowling (1975) de lo que él llama el grupo de los "Sonorini". g. Filogenia propuesta por Savitzky (1995) en donde incluye una mayor cantidad de géneros en el grupo. h. Filogenia propuesta por Frost (com. pers.) en donde *Sonora* es el grupo hermano del grupo que incluye a *Conopsis*.

## Electroforesis de isozimas

Este método, que consiste en la migración de las proteínas bajo la influencia de un campo eléctrico, está entre los más efectivos para la investigación de problemas de límites de especies y sistemática filogenética (Murphy *et al.*, 1996).

Los datos que se pueden obtener mediante este método son de dos tipos. Uno se deriva de las isozimas, que son formas funcionales similares de enzimas, que incluyen todas las subunidades de polímeros producidas por diferentes loci de un gen o por diferentes alelos en el mismo locus (Market y Moller, 1959). El otro tipo de datos consiste en las alozimas, un subconjunto de isozimas, variantes polipeptídicas que representan alternativas alélicas diferentes del mismo locus del gen (Avisé, 1994). Ambos tipos de datos son importantes en sistemática molecular e involucran enzimas que se pueden separar con base en su carga neta y tamaño.

Todas las técnicas de electroforesis consisten básicamente en una fuente de poder, una matriz de soporte, que puede ser un gel de acetato de celulosa o de almidón de papa, y buffers iónicos. La corriente eléctrica se aplica en puntos opuestos del medio de suspensión vía los buffers iónicos. Las proteínas que tienen carga neta positiva migran hacia el cátodo mientras que las cargadas negativamente migran hacia el ánodo. Después de la electroforesis, las proteínas se pueden visualizar por diversos métodos, de los cuales el más común es la tinción histoquímica específica. Muchas de las tinciones proporcionan un sustrato específico para la enzima, permite que se catalice la reacción involucrada y después se revela una tinción que puede ser visualizada en luz blanca o fluorescente bajo rayos UV. Así, de los cientos o miles de enzimas en un extracto

crudo, se pueden identificar proteínas que utilicen el mismo sustrato (Murphy *et al.*, 1996).

Para poder hacer estudios usando electroforesis de proteínas, es necesario conocer algunas suposiciones que se deben hacer y que según Murphy *et al.* (1996) son: Cuando se observan cambios en la movilidad de las enzimas en un campo eléctrico, éstos reflejan cambios en la secuencia del DNA. Si los patrones de bandeo de dos individuos difieren, se asume que estas diferencias están basadas genéticamente y son heredables. La expresión de las enzimas es concomitante, es decir, que se expresan todos los alelos en un locus para interpretar un bandeo. Se debe tener conocimiento acerca de las subunidades de la enzima y de su compartimentalización en diferentes órganos u organelos.

Aunque este método ha probado tener muchas bondades, también tiene algunas desventajas, como el que muchas veces existen polimorfismos en una enzima dada y éstos son difícilmente codificables para análisis filogenéticos, además de que no existe a la fecha un método completamente eficiente para codificarlos, pues los que existen son computacionalmente intensos (p. ej. matriz de paso) o no adecuados (Crother, 1990; Crother *et al.*, 1992; Kornet y Turner, 1999; Mabee y Humphries, 1993; Mardulyn y Pasteels, 1994; Murphy, 1993; Murphy y Doyle, 1998; Wiens, 1995; Wiens y Servedio, 1997).

### Secuenciación de DNA

El análisis del DNA se ha convertido paulatinamente en una herramienta muy importante en estudios de ecología evolutiva, genética de poblaciones y

sistemática (p. ej. Avise, 1994) debido a que tiene varias ventajas sobre otras alternativas para hacer estudios de sistemática molecular, que son: Se trabaja con el genotipo en lugar de con el fenotipo. Se pueden seleccionar una o más secuencias para un problema en particular con base en las tasas evolutivas o el modo de herencia. Los métodos son generales para cualquier tipo de DNA. Este, puede prepararse a partir de muy pequeñas cantidades de tejido y es relativamente estable, aun cuando los tejidos no se hayan almacenado criogénicamente. Ésta última ventaja permite obtener información de alguna especie rara o en peligro de extinción sin tener que hacer un muestreo destructivo (Höss, *et al.*, 1992). Además, es posible analizar el DNA de poblaciones o taxones extintos, utilizando lo que en inglés se le llama "ancient DNA", o DNA añejo (DeSalle, 1994; Taylor *et al.*, 1994).

Existen varias formas de estudiar la variación del DNA, por ejemplo la hibridación del DNA, pero con el desarrollo de metodologías como la reacción de la polimerasa en cadena (PCR) se ha hecho posible que la secuenciación de ácidos nucleicos se haya convertido en uno de los enfoques moleculares más usados para hacer inferencias filogenéticas (Hillis *et al.*, 1996).

Se han desarrollado diferentes formas de obtener datos de secuenciación para usar en sistemática, sin embargo siguiendo a Hillis *et al.* (1996), existen cuatro pasos básicos que se deben seguir no importando el método que se emplee, y son: Se debe identificar una secuencia particular que contenga una cantidad adecuada de variación entre las especies o individuos a estudiar; se deben aislar y

purificar muchas copias de esta secuencia de cada individuo que se va a examinar; se secuencian el DNA purificado y las secuencias homólogas se deben alinear.

Los métodos varían principalmente en cómo se aísla el ácido nucleico; los métodos directos amplifican directamente el DNA o aíslan abundantes transcripciones de RNA; los métodos de clonación involucran la preparación y aislamiento de vectores virales o bacterianos que contengan copias de la secuencia de interés. Cada uno de estos métodos tiene distintas ventajas y desventajas y son apropiados bajo diferentes condiciones.

Existen diferentes métodos para secuenciar ácidos nucleicos: el conocido como Maxam-Gilbert (1977; método químico) se basa en el uso de modificación base-específica y reacciones de corte y la secuenciación de Sanger *et al.* (1977) o de interrupción controlada de replicación enzimática de DNA.

El método de Sanger *et al.* (1977) se usa en la secuenciación automática y utiliza análogos dideoxynucleótidos en extensiones de DNA para producir fragmentos discretos de DNA. El DNA de doble hilera se desnaturaliza primero para dividirse en dos hileras de DNA. Después, un segmento de corte del DNA (de 15-25 pb) que se sabe es complementario al segmento del DNA se templea a la muestra. Este segmento se conoce como "primer" u oligo. La muestra se divide en cuatro submuestras a las que se agrega un deoxynucleótido (p.ej. DATP, DCTP, DGTP, DTTP) y DNA polimerasa. Además, se agrega uno de los cuatro dideoxynucleótidos a cada uno de los tubos. El oligo tiene un grupo OH libre en el extremo 3' en la desoxirribosa, a la cual se irán pegando otros nucleótidos. La secuencia de DNA se extiende con la DNA polimerasa usando el DNA como

templado. Los fragmentos radiactivos en las cuatro submuestras se separan por electroforesis de gel de poliacrilamida desnaturalizada y se visualizan por autoradiografía.

Existen varios tipos de secuenciación automática de DNA, pero la mayoría usan la secuenciación de Sanger *et al.* (1977) con fragmentos de DNA etiquetados fluorescentemente. Estos fragmentos se detectan durante la electroforesis con un láser. El proceso es automático, en el que la persona no visualiza la radiografía ni registra los resultados a mano, sino que la secuencia se graba directamente en una computadora o en papel a manera de cromatografía, que se interpretará en una secuencia de DNA (Hillis *et al.*, 1996).

Además de los diferentes métodos para obtener caracteres moleculares, una parte muy importante de los análisis cladísticos tiene que ver con la forma de codificar los caracteres polimórficos, el método de análisis que se realizará y cómo obtener el "mayor provecho" de los datos obtenidos. Para estos tres problemas conceptuales existen diferencias y controversias, las cuales se explican a continuación.

#### Codificación de caracteres polimórficos

La forma en que se codifican los caracteres en un análisis filogenético ha sido un proceso complejo, el cual se complica cuando se obtienen caracteres polimórficos, esto es, la presencia de más de un estado de carácter dentro de un taxón terminal. En el análisis de electroforesis, el polimorfismo se

usa para referirse a un locus en el cual se observa más de un alelo (Mabee y Humphries, 1993).

Una de las razones por las que resulta problemático el uso de caracteres polimórficos en análisis filogenéticos según Mabee y Humphries (1993) reside en la falta de algoritmos computacionales que permitan incluir estados de carácter complejos.

Un polimorfismo puede pasar desapercibido debido a un muestreo pobre, sobre todo en datos de DNA, en donde la mayoría de las veces se utiliza un ejemplar por especie debido al alto costo de este tipo de métodos, aunque recientemente se han abaratado significativamente. Sin embargo, los caracteres polimórficos se presentan más frecuentemente en datos morfológicos o de enzimas, los cuales conllevan un mayor número de ejemplares muestreados.

Las formas en que puede tratarse el polimorfismo son variadas, e incluyen: dejar a los caracteres polimórficos fuera del análisis, como lo sugirieron Campbell y Frost (1993); o, como lo resume Kornet y Turner (1999): 1. Codificar cada estado de carácter como presente o ausente en una columna separada. 2. Codificar al polimorfismo como el estado de carácter apomórfico. 3. Codificar al polimorfismo como un estado de carácter separado (o varios estados, en el caso de métodos de frecuencia) en una serie de transformación multiestado. 4. Codificar al polimorfismo como el estado de carácter plesiomórfico. 5. Codificar al polimorfismo como datos faltantes o desconocidos. 6. Codificar al polimorfismo como tal, con el comando "equate" del programa PAUP (Swofford, 1999). 7. Dividir a cada taxón polimórfico en subunidades monomórficas.

Los métodos 2 y 4 se pueden aplicar solo cuando los caracteres están polarizados, por lo que Kornet y Turner (1999) sugieren que los métodos 4 y 6 se deben preferir sobre los otros. Además, critican el método usado por Wiens (1995) y Wiens y Servedio (1997), que consiste en separar en frecuencias los datos polimórficos. Sin embargo, este método se ha usado continuamente en los últimos años (por ejemplo, Carpenter *et al.*, 1993; Mabee y Humphries, 1993; Mardulin y Pasteels, 1994; McGuire, 1996; Mendoza-Quijano *et al.*, 1998; Reeder y Wiens, 1996; Wiens, 1995; Wiens y Servedio, 1997), este método se ha refinado por McGuire (1996), para utilizar datos de matrices Manhattan.

Un asunto en el que están de acuerdo tanto Wiens (1995) como Kornet y Turner (1999) es que el excluir los caracteres polimórficos del estudio trae menos beneficios que el excluir caracteres con un nivel alto de homoplasias.

Otro autor que ha criticado los métodos que usan información de frecuencias para codificar caracteres de alozimas (principalmente) es Murphy, quien ya sea solo o con otros autores ha presentado métodos alternativos, como el método basado en mutaciones, o el cuadrafénico, que incluye el modelo de mutación, en donde se equivalen las apomorfías a un evento de mutación (Murphy, 1993; Murphy y Lovejoy, 1998; Murphy y Doyle, 1998).

Muy recientemente, Wiens (en presna) comparó los diferentes métodos para codificar alozimas e incluye en su análisis los métodos cuadrafénico y el modelo de mutación, además de los descritos anteriormente, y concluye que uno de los mejores métodos para codificar alozimas cuando se realizan análisis de parsimonia, es el que involucra frecuencias. Igualmente, observó que cuando se

usan alozimas, los análisis de distancia y de máxima verosimilitud son los que producen resultados más correctos, según las simulaciones realizadas en sus trabajo.

#### Métodos de análisis: Máxima parsimonia vs Máxima verosimilitud

Los métodos de máxima parsimonia están dentro de las aproximaciones numéricas más usadas para inferir filogenias. En general, estos métodos operan seleccionando el árbol que minimice la longitud total del mismo, es decir, el número de pasos evolutivos requeridos para explicar un conjunto de datos (Swofford *et al.*, 1996). De manera sencilla, el árbol más parsimonioso es el que requiere el menor número de cambios evolutivos para explicar las diferencias observadas entre OTUs.

El otro método que se ha utilizado con mucha frecuencia en los últimos años para secuencias de DNA, es la máxima verosimilitud "maximum likelihood", que considera de manera explícita y realista las fuerzas evolutivas y las características genéticas de los caracteres (Eguiarte *et al.*, 1997), escogiendo la hipótesis que maximiza la probabilidad de observar los datos obtenidos.

Considera el ajuste entre un modelo del proceso evolutivo (las probabilidades de mutación de una base en otra, la importancia de la deriva génica, etc.) los datos (secuencias de DNA) y cada uno de los árboles filogenéticos posibles. Así, se encuentra el mejor árbol o el que proporciona el valor de verosimilitud "likelihood" más adecuado (Posada y Crandall, 1998; Swofford *et al.*, 1996).

Para calcular esta probabilidad se necesita un modelo de cambio evolutivo, el cual evalúa la probabilidad de que un modelo propuesto del proceso evolutivo y la historia hipotetizada dé origen a los datos observados (Swofford *et al.*, 1996) para lo cual se ha implementado el programa Modeltest (Posada y Crandall, 1998) que permite establecer el modelo de evolución del DNA que mejor explica los datos. Este programa aplica tasas de verosimilitud jerárquicas para estimar los cálculos de verosimilitud para modelos de sustitución anidados y no anidados para un árbol dado (Flores-Villela *et al.*, en prensa).

Sin embargo, hay que notar que el resultado obtenido no es la probabilidad de que el árbol sea correcto (Felsenstein, 1981). El resultado puede ser tan bueno como la precisión y las suposiciones incluidas en el modelo; por lo que el modelo debe describir la evolución de un estado de carácter a lo largo de todos los taxones. Además, debido a la gran cantidad de bases en la mayoría de los conjuntos de datos provenientes de ácidos nucleicos, la obtención de la probabilidad no es insignificante y es computacionalmente intenso, pues aun cuando las últimas computadoras hacen el problema mas tratable, éste sigue siendo un problema (Siebert, 1992).

#### Análisis combinados vs Análisis separados

La disponibilidad de gran variedad de fuentes de evidencia para contribuir al descubrimiento de las verdaderas relaciones filogenéticas de las especies, ha enfocado la atención en una pregunta fundamental: ¿Deben diferentes tipos de datos ser analizados por separado o en un análisis combinado simultáneamente?

Esta pregunta ha tratado de ser contestada por diversos autores y ha sido causa de un debate permanente acerca de cómo se deben tratar conjuntos de datos diferentes en análisis cladistas; particularmente los caracteres morfológicos y moleculares. Las dos alternativas que se han dado según Hillis (1987) son por un lado tratar a cada grupo de datos por separado con consensos y por el otro combinarlos en una sola matriz. Ambas clases de análisis son útiles para estimar las relaciones filogenéticas, pero las formas en que se realizan estas alternativas no dan resultados exhaustivos de las posibles soluciones al problema.

La primera alternativa, analizar los diferentes tipos de datos separadamente, se conoce como congruencia taxonómica (Shaffer *et al.*, 1991), y algunos de los investigadores que apoyan esta alternativa y que han obtenido resultados usándola son Shaffer *et al.* (1991) y de Queiroz (1993). La segunda alternativa, combinar los datos antes de hacer el análisis filogenético se conoce como evidencia total o congruencia de caracteres, y los investigadores que están a favor de esta alternativa son, entre otros, Kluge (1989), y Barret *et al.* (1991). Además de estas dos alternativas, investigadores como Bull *et al.* (1993) y de Queiroz (1993) proponen un enfoque intermedio, es decir, analizar los datos separadamente antes de combinarlos en cálculos independientes usando métodos de consenso. Sin embargo, esta alternativa no ha sido seguida.

La congruencia taxonómica o análisis separado se refiere al acuerdo o consenso entre diferentes topologías apoyadas por diferentes conjuntos de datos, en donde se utilizan árboles de consenso para resumir la información de agrupamientos comunes entre las topologías mejor sustentadas de varias matrices

de datos separadas (Miyamoto, 1985; Miyamoto y Fitch, 1995). Cuando las clasificaciones comparadas están basadas en diferentes fuentes de información, la congruencia (consenso) proporciona una medida del grado en el que dichas clasificaciones permanecen estables cuando se consideran diversas líneas de evidencia (Kluge y Wolf, 1993).

El objetivo de la congruencia taxonómica es encontrar un consenso de las hipótesis obtenidas por diferentes conjuntos de datos. Este análisis se lleva a cabo en tres pasos: 1) La evidencia se divide en diferentes tipos de datos. 2) Se obtienen hipótesis de relación para cada conjunto de datos: cladogramas fundamentales. 3) Se formula un consenso de las topologías obtenidas (Jones *et al.*, 1993).

Algunos trabajos que se han hecho utilizando congruencia taxonómica son los de: Nelson (1979); Shaffer *et al.* (1991); Lanyon (1993); Miyamoto y Fitch (1995).

Un enfoque más reciente es el de la congruencia de caracteres o evidencia total, la cual combina los conjuntos de datos individuales para maximizar la eficiencia descriptiva y el poder explicativo de la información total (Kluge, 1989; Kluge y Wolf, 1993).

Tener una eficiencia descriptiva y poder explicatorio óptimos es crítico para el análisis, puesto que solo así, los caracteres podrán ser juzgados como evidencia de relación entre especies.

La evidencia total usa congruencia de caracteres para encontrar la mejor hipótesis filogenética de un conjunto sin dividir de sinapomorfías que idealmente

son todos los datos relevantes. Se encuentran proposiciones igualmente parsimoniosas (cladogramas secundarios) y se usan consensos para resumir dichas alternativas (Kluge y Wolf, 1993).

Este enfoque busca encontrar una hipótesis única que explique de mejor forma los datos, lo que en cladismo involucra maximizar la congruencia de caracteres (Jones *et al.*, 1993). Sin embargo, existen distintas fuentes potenciales para que diferentes grupos de caracteres no sean congruentes entre sí, entre las que destaca, desajuste entre la filogenia del gen y la filogenia de la especie y la llamada "atracción de ramas largas", que es la tendencia de que los taxones con ramas largas se agrupen en una filogenia sin importar sus relaciones reales (Wiens y Hollingsworth, 2000).

Existe también un número considerable de trabajos que utilizan este enfoque, por ejemplo Miyamoto (1985); Kluge (1989); Barret *et al.* (1991); Eernisse y Kluge (1993); Kluge y Wolf (1993); Jones *et al.* (1993); Chippindale y Wiens (1994); Wiens y Reeder (1995).

Para confirmar las bondades de cada método, Sullivan (1996) realizó un estudio donde usó dos conjuntos de caracteres por separado y combinados. El análisis separado arrojó cladogramas con topología conflictiva entre sí, pero a pesar de lo anterior, observó un mejor resultado cuando combinó ambos conjuntos de datos.

Con todos estos avances conceptuales del cladismo y en las técnicas moleculares, se hace necesario continuar con el estudio del género *Conopsis* desde el punto de vista filogenético usando caracteres tanto morfológicos como

moleculares para proponer una hipótesis de las posibles relaciones genealógicas de las especies que lo componen, así como hacer un primer acercamiento de la filogenia del grupo de pequeñas culebras de Norteamérica (Sonorini) que comprende a los géneros *Conopsis*, *Ficimia*, *Pseudoficimia*, *Gyalopion*, *Sonora*, *Stenorrhina*, *Chionactis* y *Chilomeniscus* (Stickel, 1943; Dowling, 1975; Frost, Com. pers.), para probar si este grupo es monofilético.

### Objetivos

- ◆ Conocer si el género *Conopsis* es un grupo monofilético desde el punto de vista de la sistemática filogenética.
- ◆ Conocer las relaciones filogenéticas del género *Conopsis* con base en un análisis cladístico, utilizando caracteres morfológicos y moleculares.
- ◆ Hacer un análisis cladístico preliminar del grupo de pequeñas culebras de Norteamérica (Sonorini).
- ◆ Comparar tres problemas conceptuales comunes en análisis filogenéticos usando a *Conopsis* como modelo: codificación de caracteres polimórficos, método de análisis de los datos, así como la información generada por medio de máxima parsimonia y máxima verosimilitud.

## 2. Método

### Obtención de ejemplares

Se revisaron 1058 ejemplares de *Conopsis* y géneros relacionados (933 *Conopsis* y 125 *Sonorini*), resguardados en diferentes museos tanto nacionales como del extranjero para llevar al cabo los análisis morfológicos (anexo 1).

El análisis molecular se realizó con 15 taxones que incluyen a *Conopsis* y a los *Sonorini*. Adicionalmente, se incluyeron seis taxones: *Drymobius*, *Leptophis*, *Oxybelis*, *Salvadora*, *Sympholis* y *Tantilla* (una especie de cada género), pues siguiendo a Dowling (1975) estos forman parte del grupo hermano de los *Sonorini*. El trabajo de laboratorio se llevó al cabo con 48 ejemplares de *Conopsis* y *Sonorini* y seis de colúbridos cercanamente emparentados a éstos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Lista de ejemplares usados en el análisis de electroforesis de proteínas, todos los ejemplares están depositados en la colección herpetológica del MZFC con excepción de *Chilomeniscus* que se encuentra depositado en la Colección Herpetológica de La Sierra, University y *Gyalopion* que se encuentra en la Colección Herpetológica de Universidad de California, Berkeley. El asterisco \* denota ejemplares a los que se les extrajo DNA. Se utilizó una especie de cada género, pero para facilidad de lectura se incluye sólo el nombre genérico. Los nombres de los taxones de *Conopsis* corresponden a los nombres válidos hasta este estudio, por lo tanto se incluyen subespecies.

Taxón	No. Ejemplares	No. Catálogo del colector
<i>Conopsis biserialis</i>	5	AZR 002, *IGM 207, OFV 595, WSB 875, WSB 884.
<i>C. nasus labialis</i>	3	*IGM 201, IGM 205, WSB 867.
<i>C. n. nasus</i>	6	EPR 749, *IGM 194, WSB 566, WSB 843, WSB 845, WSB 854.
<i>C. conica</i>	2	OFV 605, *OFV 612.
<i>C. lineata acuta</i>	4	*ART 141, IGM 161, IGM 171, IGM 177.
<i>C. l. lineata</i>	14	IGM 159, IGM 165, IGM 175, IGM179, IGM 183, IGM 212, IGM 213, *JADE 236, MMM 1429, MMM 1589, OFV303, OFV304, RRA 010, WSB 727.
<i>C. l. varians</i>	3	FMQ 2447, *IGM 160, IGM 173.
<i>C. l. wetmorei</i>	3	MMM 1390, MMM 1405, *WSB 719.
<i>C. megalodon</i>	2	*IGM 211, WSB 974.
<i>Chionactis</i>	1	*LSUHC 3385.
<i>Chilomeniscus</i>	1	*WSB 514.
<i>Sonora</i>	2	LSUHC 3388, *OFV 663.
<i>Ficimia</i>	2	*FMQ 2926, SMML 013.

Taxón	No. Ejemplares	No. Catálogo del colector
<i>Stenorrhina</i>	1	*RM 4079.
<i>Tantilla</i>	1	*EPR 408.
<i>Oxybelis</i>	1	*JJW 458.
<i>Drymobius</i>	1	*FMQ 3234.
<i>Leptophis</i>	1	*EPR 469.
<i>Salvadora</i>	1	*WSB 491.
<i>Gyalopion</i>	1	*MVZFC 14469.
<i>Sympholis</i>	1	*S/N.

### Delimitación de los taxones

Los antecedentes conceptuales y criterios para delimitar especies han sido una fuente perenne de debate, por lo que muchos investigadores han propuesto alguna definición de especie o refinamiento de algún concepto para tratar de clarificar el problema (Cracraft, 1983, 1989; McKittrick y Zink, 1988; Frost y Hillis, 1990; Nixon y Wheeler, 1990; Frost y Kluge, 1994, entre otros). En últimos tiempos, se han contrastado las ventajas y desventajas de estos conceptos, por lo que el concepto de especie que se utilizó en este trabajo es el Concepto Filogenético *sensu* Cracraft (1983) y Nixon y Wheeler (1990) que, respectivamente, dicen que una especie es un "grupo diagnosticable de organismos individuales dentro de los cuales hay un patrón de ancestría y descendencia" y "agregación más pequeña de una población o linaje diagnosticable por una combinación única de estados de carácter compatibles entre individuos".

En este trabajo se consideró que todos los taxones diagnosticablemente distintos usando los caracteres morfológicos se tratarían como especies. Esta decisión se tomó previa al análisis filogenético, usando tanto los caracteres morfológicos como los moleculares, por lo tanto, se delimitó a la especie en concordancia con el concepto de especie "filogenético" (Livezey, 1998). Aunado a la propuesta de Davis y Nixon (1992) quienes sugieren que para cualquier conjunto de datos, dos poblaciones que no se distinguen entre sí se asignarán a la misma especie, aún si dos poblaciones son diferentes pero si estas diferencias se observan debido a polimorfismos.

#### Datos morfológicos

Se utilizaron los datos recabados por Goyenechea (1995) para obtener los caracteres morfológicos del género *Conopsis*, los cuales incluyen las escamas de la cabeza: prefrontal, internasal, loreal, preocular, postocular, frontal, rostral, nasal, infralabiales, supralabiales, geniales (presencia o ausencia de los caracteres), coloración dorsal y ventral, conteo de gastrostegas, hileras de escamas alrededor del cuerpo y medidas morfométricas. Además, se revisaron ejemplares de todos los géneros incluidos en el grupo de pequeñas culebras de Norteamérica que se encuentran en las colecciones nacionales y extranjeras, para realizar el mismo tipo de análisis morfológico.

## Datos de isozimas

Se llevaron al cabo análisis moleculares de electroforesis horizontal de proteínas, siguiendo el método de Hebert y Beaton (1989), Murphy *et al.* (1990; 1996) y Richardson *et al.* (1986), para corroborar la identidad genética de las especies de *Conopsis*. El trabajo de laboratorio se llevó al cabo con 48 ejemplares de *Conopsis* y Sonorini y seis de colúbridos cercanamente emparentados a éstos (Cuadro 1), haciendo electroforesis en geles de acetato de celulosa, los cuales se cargaban con extractos de proteínas provenientes de los tejidos (conservados en nitrógeno líquido) usando un dispensador que contenía la solución homogeneizada de cada muestra y luego se procedía a la electroforesis, depositando el gel en una caja con buffers y conectando a las fuentes de poder. Cada gel se corrió por 45 minutos a 100 volts y se tiñó específicamente para la enzima requerida, incubándose durante unos minutos, después de los cuales se podían visualizar las bandas, que se registraron en formas de papel para poder hacer comparaciones con otras tinciones.

Se eligió la electroforesis horizontal, ya que es la más usada en estudios sistemáticos y ha permitido determinar límites entre especies (revisado por Hillis y Moritz, 1990). Las enzimas que se estudiaron se obtuvieron de tejidos del estómago, hígado y músculo esquelético. En el cuadro 2 se muestra la lista de las enzimas que se utilizó. Se prefirió utilizar geles de acetato de celulosa como medio para correr la electroforesis aunque no ha sido muy usado en estudios con reptiles (Murphy *et al.*, 1990; 1996), debido a que éstos geles proporcionan un medio de soporte excelente para la electroforesis de alozimas,

y tienen ventajas sobre otros medios como los geles de almidón usados comúnmente en los laboratorios que son, según Richardson *et al.* (1986): 1. La cantidad de tinción requerida. Los geles más grandes requieren de 2 a 3 ml de tinción, lo cual consecuentemente trae un ahorro considerable de recursos. 2. La cantidad de muestra requerida. Con este medio, se requieren de 0.5 a 2 microlitros de muestra, mientras que para otros medios se requiere de 10 a 50 microlitros por muestra por enzima. 3. Tiempo de preparación. Los geles de acetato de celulosa están listos para usarse, mientras que los otros medios se tienen que preparar justo antes de ser usados. 4. El tiempo de corrida. Los geles de acetato de celulosa corren por aproximadamente 1.5 o 2 horas, mientras que los de almidón, corren por tiempos más largos, usualmente por toda una noche. 5. El tiempo de tinción. Las isozimas se tiñen más rápidamente en geles de acetato de celulosa ya que la solución rodea a las isozimas sin tener que difundirse dentro del gel. 6. Facilidad de manejo. Los geles de acetato de celulosa son extremadamente durables y flexibles, por lo que permiten un mejor manejo del gel teñido.

Cuadro 2. Enzimas usadas y condiciones de la electroforesis usada en el estudio. Los nombres de las enzimas, los acrónimos de los locus siguen las recomendaciones de la International Union of Biochemistry (1984). Los tejidos son: H= hígado, E= estómago e intestino, M= músculo esquelético. que se usaron en el análisis de electroforesis de proteínas. El buffer usado en todos los casos fue Tris-Glicina pH8.5 durante 45 minutos. Las enzimas que tienen \* no fueron usadas en el análisis.

Nombre de la enzima	Numero de la enzima	Locus	Tejido
Aspartato aminotransferasa	EC 2.6.1.1	Aat	H
* Alcohol deshidrogenasa	EC 1.1.1.1	Adh	H
Adenilato quinasa	EC 2.7.4.3	Ak	E, M
* Fumarato hidratasa	EC 4.2.1.2	Fumh	H, M
Glicerol-3-fosfato deshidrogenasa	EC 1.1.1.8	G <sub>3</sub> PDH	H, M
Glucosa-6-fosfato isomerasa	EC 5.3.1.9	Gpi	H, M
Isocitrato deshidrogenasa	EC 1.1.1.42	Idh	H, M
Lactato deshidrogenasa	EC 1.1.1.27	Ldh-A	H
* Malato deshidrogenasa	EC 1.1.1.37	S-Mdh-A	H, M
Manosa-6-fosfato isomerasa	EC 5.3.1.8	Mpi	H
* Octanol deshidrogenasa	EC 1.1.1.73	Odh	H
Dipeptidasa B	EC 3.4.13.11	Pep-B	E, M
* Fosfoglicomutasa	EC 5.4.2.2	Pgm-A	H, M
* Superóxido dismutasa	EC 1.15.1.1	Sod	H

## Datos de secuenciación de DNA

Se realizó un análisis de DNA mitocondrial usando la amplificación de un segmento de DNA por medio de PCR (reacción en cadena de la polimerasa) utilizándose DNA extraído de hígado (en el anexo 2 se detallan los protocolos seguidos).

Se secuenció el gen ND4 del DNA mitocondrial cuya secuencia del oligo de izquierda a derecha 5' a 3' es:

CCTATGACTACCAAAGCTCATGTAGAAGC y de su complemento Leucina es: CATTACTTTTACTTGGATTTGCACCA. Este gen codifica para proteína (Arévalo *et al.*, 1994)

Además se obtuvieron secuencias del gen 16S que corresponde a un fragmento del rRNA de la mitocondria, cuya secuencia del oligo 16S ar de izquierda a derecha 5' 3' es: CGCCTGTTTATCAAAAACAT y la del oligo 16S br, en el mismo orden es: CCGGTCTGAACTCAGATCACGT (Palumbi *et al.*, 1991).

Se extrajo el DNA del hígado de 21 muestras de las 48 serpientes usadas en el análisis de electroforesis (Cuadro 1) siguiendo el protocolo de Medrano *et al* (1990) diseñado para extraer DNA de cantidades pequeñas de tejido congelado; este método no utiliza fenol/cloroformo, sino que utiliza cloruro de sodio para extraer las proteínas del DNA. Se amplificaron los genes ND4 (que codifica para proteína) y 16S (ARN ribosomal) con la reacción de la polimerasa en cadena (PCR) . El ciclo de PCR que se utilizó es:

94° durante 3 minutos;  
94° durante 1 minuto (t. desnaturalización);  
35° durante 1 minuto (t. anealing);  
75° durante 1 minuto (t. extensión) x 3 ciclos;  
94° durante 1 minuto;  
50° durante 1 minuto;  
72° durante 1 minuto x 35 ciclos;  
4° hasta que se saquen las muestras.

Se hizo un gel de visualización con una muestra del resultado de los productos de PCR. La secuenciación se llevó al cabo en un secuenciador automático ABI 377.

#### Alineación de secuencias

Los análisis filogenéticos de secuencias de DNA requieren una alineación para que las posiciones de los nucleótidos homólogos dentro de genes homólogos puedan compararse (Mindell, 1991). La alineación es relativamente sencilla para genes que codifican proteínas, pero las regiones que no codifican para proteínas así como genes de rRNA y de regiones D-loop son difíciles de alinear, debido a la relativa abundancia de eventos de inserción y deleción de nucleótidos que pueden ocurrir cuando no existen fuerzas selectivas para mantener ciertas estructuras que codifican para aminoácidos específicos (Mindell, 1991). Existen diferentes formas de alinear las secuencias, pero si éstas reflejaran homología, deberían alinearse fácilmente,

sin usar algún programa computacional que asigna diferentes "costos" a las mutaciones para llegar a un alineamiento perfecto.

Por lo anterior, las secuencias se alinearon a mano. Para el gen ND4, se adicionó un taxón más: *Agkistrodon contortis* (secuencia obtenida del gene bank; Zamudio y Greene, 1997). Con respecto al fragmento de 16S, se comprobó su alineación usando a *Agkistrodon contortis* (secuencia obtenida del GeneBank; Parkinson, 1999). Cabe señalar que el fragmento 16S tiene problemas de alineación debido a su estructura secundaria, pero se alineó lo mejor posible.

#### Codificación de caracteres

Para el análisis filogenético, los distintos grupos de caracteres se analizaron por separado para hacer hipótesis de relación independientes y posteriormente se combinaron estos grupos de caracteres en una matriz para formular una hipótesis conjunta.

Los caracteres morfológicos se codificaron comparando los estados de carácter encontrados en cada uno de los taxones estudiados (anexo 3). Los caracteres polimórficos se codificaron como tal, ya que el programa PAUP posee el comando "equate", que permite formar nuevos caracteres que incluyan a los polimórficos, procedimiento recomendado por Kornet y Turner (1999).

Los datos de las alozimas se tomaron considerando al locus como carácter y a los electromorfos alternativos como estados desordenados. Para un locus dado, se infirió homología si los electromorfos retenían movibilidades idénticas.

Cuando existieron diferentes movilidades, éstas se codificaron como alelos diferentes utilizando letras diferentes para cada caso, basados en el orden de aparición, donde la "A" corresponde al primer alelo resuelto para cualquier locus, es decir, la de menor movilidad, y así sucesivamente. La codificación de estos caracteres para realizar el análisis filogenético se hizo siguiendo a Crother *et al.* (1992) y a Mink y Sites (1996).

Para codificar los loci polimórficos, éstos se designaron como caracteres, y se analizaron usando una modificación del método de codificación de Mabee y Humphries (1993), donde se usan matrices de paso, pero las frecuencias de aparición de cada electromorfo se transformaron en distancias Manhattan (Swofford y Bercholer, 1987; Wiens, 1995) entre especies (basados en las diferencias de frecuencias alélicas), las cuales se usaron como valores con peso, que se adicionaron a la matriz de paso (Mendoza-Quijano *et al.*, 1998; Wiens, 1995) y ésta a su vez se adicionó a la matriz de caracteres. Este método se eligió pues siguiendo a Wiens (en prensa), es uno de los que arroja mejores resultados cuando las alozimas se comparan en un análisis de parsimonia.

Con respecto a los datos de DNA, cada nucleótido se trató como un carácter desordenado con cuatro estados de carácter alternativos.

### Elección de Grupos externos

Una de las preguntas iniciales para buscar la filogenia del género *Conopsis* era la de conocer si éste género es monofilético para lo cual se revisaron ejemplares de todas las especies del género (5 especies, 10 taxones), usando

caracteres morfológicos y los datos de Savitzky (1995). Se eligieron a todos los géneros de Sonorini (*Chionactis*, *Chilomeniscus*, *Conopsis*, *Ficimia*, *Gyalopion*, *Pseudoficimia*, *Sonora*, *Stenorrhina*) más otros emparentados con los Sonorini (*Drymobius*, *Leptophis*, *Oxybelis*, *Salvadora*, *Sympholis*, *Tantilla*) según Dowling (1975) para comprobar inequívocamente que *Conopsis* y los Sonorini son monofiléticos.

### Análisis filogenético

Se realizaron análisis de máxima parsimonia utilizando el programa PAUP 4.02b (Swofford, 1999) incluyendo todos los caracteres informativos, incluyendo los polimórficos. Para cada conjunto de datos, se realizó un análisis heurístico con 100 réplicas usando "stepwise addition" al azar y reconexión de la bisección del árbol (TBR). Los conjuntos de datos se analizaron de forma separada y combinados de la siguiente forma: datos del gen ND4 (datos de ND4), datos del gen 16S (datos de 16S más tRNAs; los tRNAs provienen de la parte final del gen ND4 y codifican para serina, histidina y leucina), datos del gen ND4 más datos de 16S (datos de DNA), datos morfológicos más alozimas (datos de morfoenzimas), datos morfológicos más alozimas más DNA (datos de evidencia total), lo cual permitió realizar la comparación de los resultados obtenidos con cada conjunto de caracteres mediante un consenso realizado entre los árboles más parsimoniosos de cada conjunto de datos analizado (congruencia taxonómica) y combinados en un solo análisis (congruencia de caracteres ) para evaluar ambas formas de obtención de resultados.

Para los loci polimórficos morfológicos se usó el método de "equate", y para los polimórficos de alozimas se utilizó el método de la matriz de paso con peso, donde los loci no polimórficos se multiplican por 100 para hacerlos equivalentes a los caracteres pesados por las distancias Manhattan (Mabee y Humphries, 1993; Wiens, 1995). Este método permite el uso de todos los loci que muestran variación, además de que incorpora la información de frecuencias y permite el uso de caracteres multiestado (McGuire, 1996).

Se evaluó la robustez de los resultados con el índice de decaimiento "decay" de Bremer (1988) y con análisis de remuestreo "bootstrap" con 1,000seudoréplicas (Felsenstein, 1985).

Los árboles más robustos resultantes de cada conjunto de datos, con excepción de los datos de morfoenzimas, se confrontaron con las filogenias alternativas propuestas (Fig.1 a y h) por Stickel (1943) y Frost (pers. com.) a través de una prueba no paramétrica pareada de Wilcoxon, descrita por Templeton (1983) e implementada por Larson (1994) para probar las filogenias alternativas contra los resultados obtenidos, ya que esta prueba evalúa topologías filogenéticas pareadas de un conjunto de datos dado para conocer si los cambios de carácter son significativamente más parsimoniosos en una topología que en la otra (Larson, 1994). Esta prueba se implementó con la opción "Tree scores" de PAUP.

Además se realizó un análisis de máxima verosimilitud usando PAUP 4.02b (Swofford, 1999) con 10 réplicas. Debido a que en este tipo de análisis se requiere de un modelo evolutivo, se usó el programa Modeltest (Posada y

Crandall, 1998) para establecer el modelo de evolución de DNA que mejor explicaba los datos. Este programa compara diferentes modelos de sustitución del DNA en una hipótesis de trabajo jerárquico. Calcula un estadístico de la tasa de probabilidad y sus valores de "p" asociados usando una distribución de  $X^2$  con "q" grados de libertad para refutar o no las diferentes hipótesis nulas sobre el proceso de la sustitución del DNA (Posada y Crandall, 1998). Los modelos de sustitución de DNA que prueba el programa son: el JC (Jukes y Cantor, 1969), K80 (Kimura, 1980), SYM (Zharkikh, 1994), F81 (Felsenstein, 1981), HKY (Hasegawa *et al.*, 1985) y el GTR (Rodríguez *et al.*, 1990).

### 3. Resultados

#### Datos Morfológicos

Los resultados obtenidos en la revisión de ejemplares de colecciones nacionales y extranjeras permitieron establecer las sinapomorfias de *Conopsis* y los géneros relacionados (anexo 3, 4). Existen caracteres invariables en todos los géneros relacionados con *Conopsis*, Escama preocular: 1. Escama postocular: 2. Fórmula temporal: 1+2. Escamas supralabiales: 7. Escamas sublabiales: 7. Peritoneo: blanco. Es importante mencionar que no se incluyen los caracteres de coloración ni de manchas en el cuerpo, ya que estos varían de especie en especie dentro de cada género. Dentro de *Conopsis* los mismos caracteres son invariables, con excepción del número de escamas supra e infralabiales, las cuales pueden disminuir a seis o cinco y el color del peritoneo que es de color negro.

Crandall, 1998) para establecer el modelo de evolución de DNA que mejor explicaba los datos. Este programa compara diferentes modelos de sustitución del DNA en una hipótesis de trabajo jerárquico. Calcula un estadístico de la tasa de probabilidad y sus valores de "p" asociados usando una distribución de  $X^2$  con "q" grados de libertad para refutar o no las diferentes hipótesis nulas sobre el proceso de la sustitución del DNA (Posada y Crandall, 1998). Los modelos de sustitución de DNA que prueba el programa son: el JC (Jukes y Cantor, 1969), K80 (Kimura, 1980), SYM (Zharkikh, 1994), F81 (Felsenstein, 1981), HKY (Hasegawa *et al.*, 1985) y el GTR (Rodríguez *et al.*, 1990).

### 3. Resultados

#### Datos Morfológicos

Los resultados obtenidos en la revisión de ejemplares de colecciones nacionales y extranjeras permitieron establecer las sinapomorfias de *Conopsis* y los géneros relacionados (anexo 3, 4). Existen caracteres invariables en todos los géneros relacionados con *Conopsis*, Escama preocular: 1. Escama postocular: 2. Fórmula temporal: 1+2. Escamas supralabiales: 7. Escamas sublabiales: 7. Peritoneo: blanco. Es importante mencionar que no se incluyen los caracteres de coloración ni de manchas en el cuerpo, ya que estos varían de especie en especie dentro de cada género. Dentro de *Conopsis* los mismos caracteres son invariables, con excepción del número de escamas supra e infralabiales, las cuales pueden disminuir a seis o cinco y el color del peritoneo que es de color negro.

*Chionactis*: \* Escama rostral chata. \* Escama frontal casi hexagonal. \* Escama subcaudal dividida. \* Escudos geniales más separados. \* Escamas prefrontales e internasales divididas. \* Escama loreal presente. \* 15 hileras a la mitad del cuerpo.

*Chilomeniscus*: \* Escama rostral chata; hacia abajo. \* Escama rostral divide a las internasales y está en contacto con prefrontales. \* Escama nasal fusionada con la internasal. \* Escamas prefrontales e internasales divididas. \* Loreal ausente. \* 13 hileras a la mitad del cuerpo.

*Conopsis*: \* Escama frontal hexagonal. \* Escama rostral en punta o chata. \* Escama nasal entera perforada por la narina. \* Escama loreal variable (pres/aus). \* Escamas prefrontales e internasales variables (fus/div). \* Escama anal dividida. \* 17 hileras a la mitad del cuerpo.

*Ficimia*: \*Escama frontal pentagonal. \*Escama rostral con proyección hacia arriba. \*Escama rostral separa a las prefrontales, en contacto con frontal. \*Escama nasal fusionada con la 1° supralabial. \*Escamas prefrontales e internasales fusionadas. \*Escama loreal ausente. \*17 hileras a la mitad del cuerpo.

*Gyalopion*: \* Escama frontal pentagonal. \* Escama rostral con proyección hacia arriba. \* Escama rostral divide a internasales y prefrontales, en contacto con la frontal. \* Escama nasal parcialmente fusionada con la primera supralabial de un lado, completa en el otro. \* Escamas internasales pequeñas. \* Escamas prefrontales e internasales divididas. \* Escama loreal variable; en una especie ausente, en la otra especie presente. \* 17 hileras a la mitad del cuerpo.

*Pseudoficimia*: \* Escama frontal pentagonal. \*Escama rostral termina en punta o ligeramente hacia arriba. \* Escama rostral no penetra las internasales. \* Escamas

\*internasales y prefrontales divididas. \* Escama loreal variable (aus/pres). \* Escama nasal entera, perforada por la narina. \* 17 hileras a la mitad del cuerpo. \* Muy parecida a *Conopsis* salvo la escama frontal.

*Sympholis*: \* Escama frontal hexagonal. \* Escama rostral chata. \* Escamas prefrontales e internasales fusionadas. \* Escama postocular fusionada con supralabial. \* Escama loreal fusionada con escama supralabial. \* Escamas supralabiales muy grandes debido a que se fusionan con loreal y postocular. \* Escama anal entera. \* 18 hileras a la mitad del cuerpo (algunas 20).

*Sonora*: \* Escama frontal pentagonal. \* Escama rostral chata o en punta. \* Escamas prefrontales e internasales divididas. \* Escama loreal presente. 15 a 17 hileras a la mitad del cuerpo. (se observaron 16 y 14).

*Stenorhina*: \* Escama frontal hexagonal. \* Escama rostral termina en punta. \* Escama nasal fusionada con la internasal. \* Cuando la nasal no se fusiona con la internasal la narina está en la internasal. \* Escamas prefrontales e internasales divididas. \* Escama loreal variable (aus/pres). \* 16 a 17 hileras a la mitad del cuerpo.

Cabe hacer mención que al realizarse el análisis cladístico para este conjunto de datos no se obtuvo resolución debido a que la cantidad de caracteres es menor que el número de taxones. Debido a esto, se realizó un análisis conjunto de los datos morfológicos y de alozimas, las cuales también contaron con pocos caracteres.

## Neotipo

Al realizar la revisión morfológica de ejemplares de *Conopsis* se observó que el holotipo de *C. nasus*, que debía estar depositado en la colección de tipos de la sección de Herpetología del Museo de Historia Natural (Londres), no se encontraba. Se revisaron todos los ejemplares del taxón en la colección herpetológica general de dicho museo y se llegó a la conclusión que éste estaba perdido, con lo que se tuvo que definir un neotipo para este taxón, utilizando un ejemplar del mismo Museo. El resultado de esta investigación se envió a publicar a la revista COPEIA (Goyenechea y Flores-Villela, 2000), por lo que se anexa una copia del artículo.

## Resultados Moleculares

### Alozimas

Se probaron 14 enzimas en músculo esquelético, hígado y estómago, sin embargo, solo ocho fueron de utilidad para el análisis molecular (Cuadro 2), ya que dos de ellas, [Pgm (Fosfoglucomutasa) y Mdh (Malato deshidrogenasa)] fueron monomórficas tanto para *Conopsis* como para los géneros relacionados. Además, otras cuatro enzimas [Adh (Alcohol deshidrogenasa), Fumh (Fumarato hidratasa), Odh (Octanol deshidrogenasa) y Sod (Superóxido dismutasa)] que se probaron no se utilizaron en el análisis pues no se obtuvo resolución alguna. Esto pudo deberse posiblemente a que no respondieron al sistema de Buffers utilizado.

Estos caracteres de alozimas se adicionaron a la matriz de caracteres morfológicos para hacer un análisis conjunto de los datos. La matriz de datos de alozimas no se analizó por separado debido a que el número de caracteres es mucho menor al número de taxones estudiados por lo que al hacerse este análisis no se obtendría resolución.

### Secuenciación de DNA

El Anexo 5 muestra la secuencia entera de una de las hileras de DNA para los 22 taxones usados en el estudio, así como los conjuntos de datos en los que se dividió.

Se obtuvieron 693 caracteres correspondientes a las mismas bases, para el gen ND4 mientras que para el fragmento del 16S se obtuvieron 607 caracteres, además de 116 caracteres que corresponden a los RNA de transferencia: histidina, serina y leucina.

### Variación de Secuencias

El cuadro 3 resume los patrones de variación para los conjuntos de datos estudiados. La morfología y las enzimas son dos conjuntos de datos que debido a su número limitado de caracteres y por la cantidad de polimorfismos encontrados resultaron muy poco informativos con respecto a los nodos que resolvieron, aunque el porcentaje de sitios informativos fue mayor que el porcentaje promedio obtenido en el DNA (80% morfología, 87% enzimas). Los datos de los genes mitocondriales, tanto el gen ND4 como el 16S así como los

RNA de transferencia contienen una gran cantidad de sitios informativos, aunque el número total de sitios variables fluctuó entre los diferentes conjuntos de datos (68% para el ND4, 85% para los tRNA y 62% para el 16S; Cuadro 3). Con relación a la composición de nucleótidos, existió en general un déficit de guanina, mientras que la adenina fue el nucleótido más común en los genes estudiados, seguida de la citocina, con excepción del gen 16S, el cual presentó una mayor cantidad de timina que de citocina.

Cuadro 3. Variación de caracteres y composición de las bases para los diferentes conjuntos de datos (promediada de todos los taxones). CC= Conjunto de carácter. #C=Número de caracteres. SV= sitios variables. SI= sitios Informativos. Rel= relación entre sitios informativos y variables. A= porcentaje de A, C= porcentaje de C, G= porcentaje de G, T= porcentaje de T. El conjuntos de datos tRNA incluye las secuencias de histidina, serina y leucina.

CC	#C	SV	SI	Rel	A	C	G	T
Morfología	16	15	12	0.8	-	-	-	-
Enzimas	8	8	7	0.87	-	-	-	-
ND4	693	600	409	0.68	35.6	27.1	10.8	26.5
tRNA	116	107	92	0.85	29.1	30.3	17.6	23.0
16S	607	480	301	0.62	35.6	22.0	18.4	24.1

## Máxima Parsimonia

ND4

En la figura 2 se observa el árbol obtenido para este conjunto de datos después de una búsqueda heurística con 100 réplicas (no. pasos=2006, IC= 0.5279, IR= 0.1897), el cual es politómico en su base; sin embargo, resulta importante señalar que el género *Conopsis* se sustenta como monofilético, y el clado está completamente resuelto, aunque tiene poco apoyo en el valor de remuestreo (84), teniendo a (*Conopsis lineata acuta*+ *C.l. wetmorei*) como el grupo hermano de las demás especies de *Conopsis*. El clado más terminal está formado por (*C.l. varians* + *C.l. lineata*), cuyo grupo hermano es *C. conica* y el grupo hermano de éstos es *C. megalodon*, y el grupo hermano de éste clado es (*C. nasus labialis* + *C. n. nasus*) , que a su vez tiene como grupo hermano a *C. biserialis*.

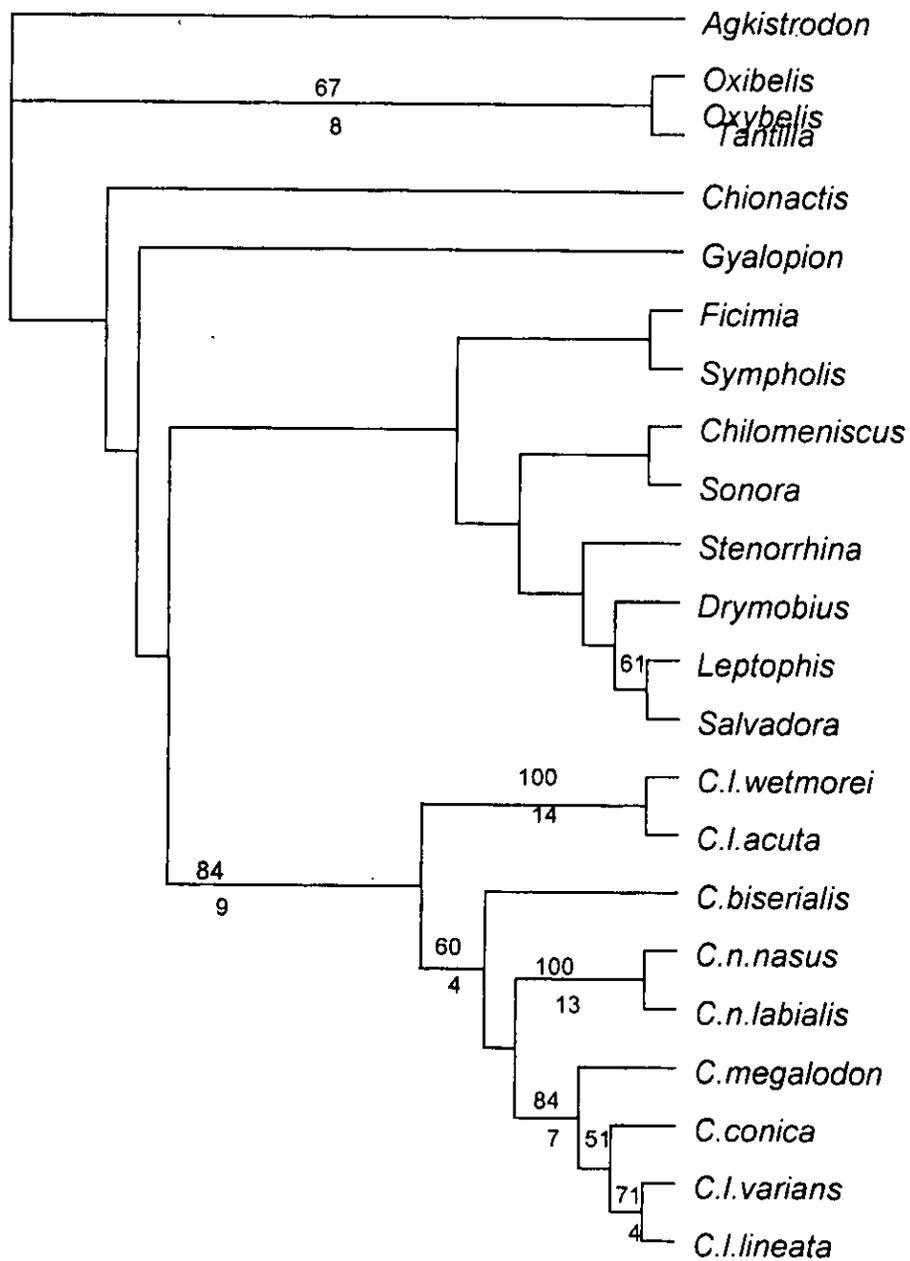


Fig. 2. Cladograma obtenido a partir de los datos del gen ND4 con número de pasos = 2006 (I.C. = 0.527, I.R. = 0.185). En la parte superior de las ramas se muestran los valores obtenidos por el "bootstrap" y en la inferior los obtenidos por el índice de decaimiento (1000 réplicas, solo cuando > 50% y > 1 respectivamente).

Con respecto a los géneros relacionados con *Conopsis*, se observa que el clado formado por *Ficimia*, *Sympholis*, *Chilomeniscus*, *Sonora*, *Stenorrhina*, *Drymobius*, *Leptophis* y *Salvadora* es el grupo hermano de *Conopsis*, aunque este grupo no se sustenta en el análisis de remuesteo ni con el índice de descomposición. Las relaciones entre ellos se encuentran completamente resueltas, siendo *Gyalopion* el grupo hermano de éstos y *Chionactis* a su vez el grupo hermano de todos estos. Los taxones más alejados filogenéticamente de *Conopsis* según este conjunto de datos resultan ser *Oxybelis* y *Tantilla*. Cabe mencionar que los Sonorini (Dowling, 1975) no se sustentan en este análisis, pues dentro del clado más inclusivo de géneros relacionados con *Conopsis*, se observa a *Salvadora*, *Leptophis* y *Drymobius*, los cuales no pertenecen a los Sonorini sino a la tribu Colubrini (Dowling, 1975).

Al realizar un análisis de bootstrap con 1000 réplicas, la monofilia de *Conopsis* se sustenta en 84%, mientras que las relaciones entre las especies del género se sustentan en más del 51% en todos los casos con excepción del clado formado por ((*C.n. nasus*+*C.n.labialis*)(*C. megalodon* (*C. conica* (*C. l. varians* + *C. l. lineata*))))), el cual no se sustenta ni en el análisis de remuestreo ni con el índice de descomposición.

Para los géneros relacionados sólo se sustentan dos clados, en 61 y 67% (*Leptophis* + *Salvadora*) y (*Oxybelis* + *Tantilla*) respectivamente.

Al realizar el análisis filogenético para el fragmento del gen 16S junto con los RNA de transferencia (tRNA), se obtuvieron 26 árboles igualmente parsimoniosos (no. pasos = 1858, IC=0.6195, IR=0.4459) en donde la monofilia de *Conopsis* se observa en cada uno de los árboles, pero las relaciones entre las especies del género no están resueltas, por lo que en la figura 3 que muestra un consenso estricto de estos 26 árboles se observa una menor resolución que en el árbol obtenido con ND4. Además, la base de dicho cladograma tampoco se encuentra resuelta. Cuando se llevó a cabo el bootstrap con 1000 réplicas se obtuvo que el género *Conopsis* es monofilético para el 99% de los casos, mientras que los géneros más alejados filogenéticamente de *Conopsis* según estos resultados, son *Tantilla* y *Sonora*, y los Sonorini no se sustentan. Asimismo, se observa que en el 92% *C. lineata wetmorei* y *C. l. acuta* son grupos hermanos, y que en el 90% lo son *C. nasus nasus* y *C. n. labialis*, lo que concuerda con lo observado en el gen ND4. El resto de las relaciones dentro de *Conopsis* no está resuelto.

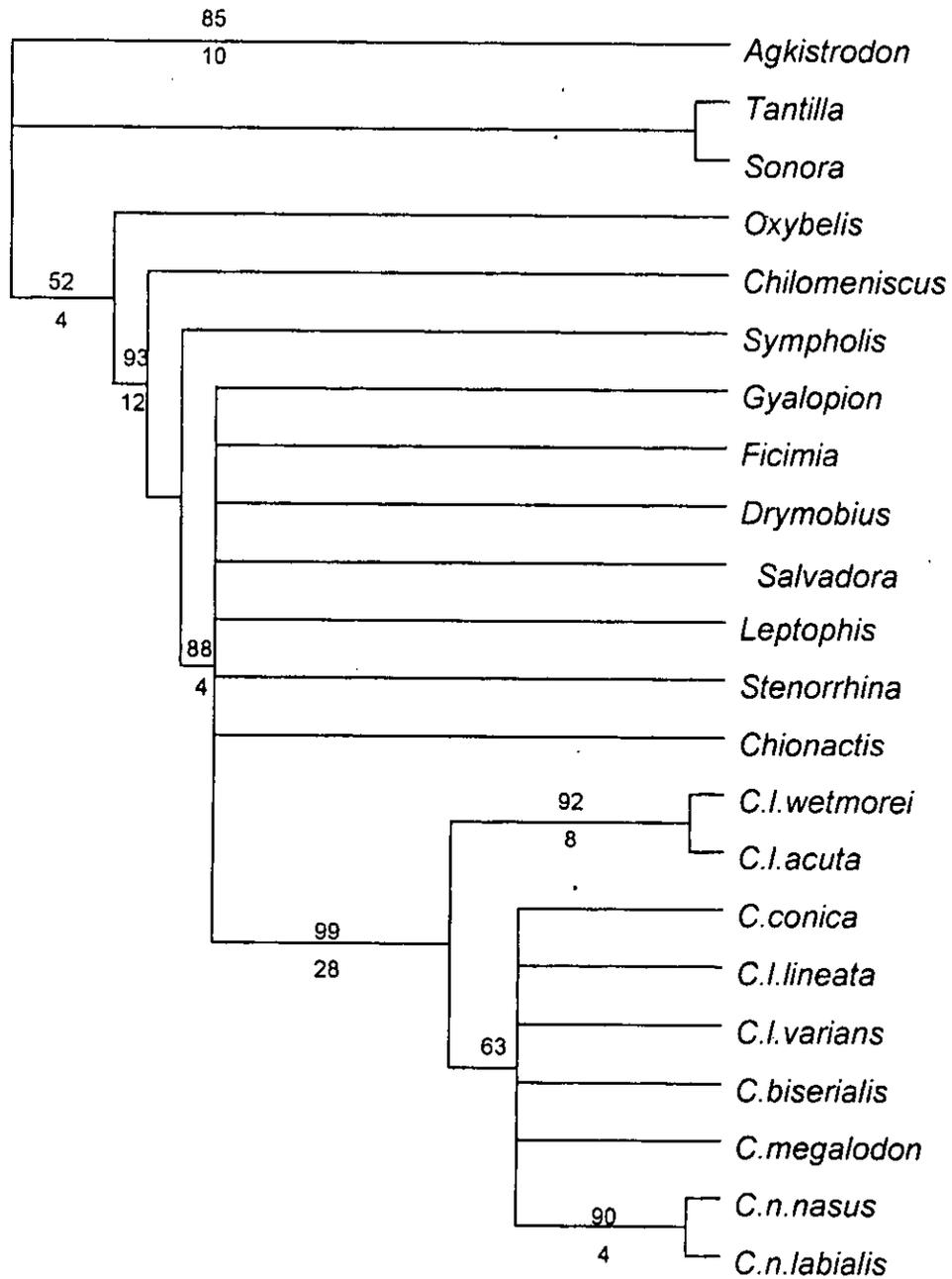


Fig. 3. Consenso estricto obtenido a partir de 26 árboles igualmente parsimoniosos de los datos del rRNA16S más los tRNA con número de pasos =1858 (I.C.= 0.6195, I.R.= 0.4459). En la parte superior de las ramas se muestran los valores obtenidos por el "bootstrap" y en la inferior los obtenidos por el índice de decaimiento (1000 réplicas, solo cuando > 50% y > 1 respectivamente).

## DNA

Cuando se unieron estos dos conjuntos de datos (ND4 y 16S) y se hizo la búsqueda heurística con 100 réplicas, se obtuvieron cuatro árboles igualmente parsimoniosos (no. pasos=3890, IC= 0.5681, IR=0.3900) en donde también se sustenta la monofilia de *Conopsis*, aunque la base de los cladogramas no está resuelta. En los cuatro árboles se observa que el grupo formado por (*Oxybelis (Tantilla+Sonora)*) es el más alejado filogenéticamente de *Conopsis*, lo cual concuerda con lo observado en el gen 16S, pero en este análisis ya se obtiene un clado monofilético entre estos géneros. Otro clado bien definido que se obtuvo fue ((*Ficimia+Sympholis*) (*Stenorhina*(*Drymobius* (*Leptophis+Salvadora*))))), sin embargo no se sustenta al realizarse el consenso estricto de los cuatro árboles (Fig. 4) aunque en general el resultado es un árbol mucho más resuelto que los anteriores, aunque tricotómico en su base, se observa que las relaciones entre las especies de *Conopsis* están casi resueltas. Se tiene de nuevo que *Conopsis nasus nasus* y *C. nasus labialis* son grupos hermanos así como lo son *Conopsis lineata acuta* y *C. l. wetmorei*. Estas dos subespecies se encuentran conformando el grupo hermano (*C. biserialis* (*C. n. nasus+C. n. labialis*)(*C. conica*, *C. megalodon* (*C. l. varians+C. l. lineata*))), donde como se puede observar, *C. l. varians* y *C. l. lineata* aparecen como grupos hermanos dentro del clado formado por estos dos taxones más *C. conica* y *C. megalodon*.

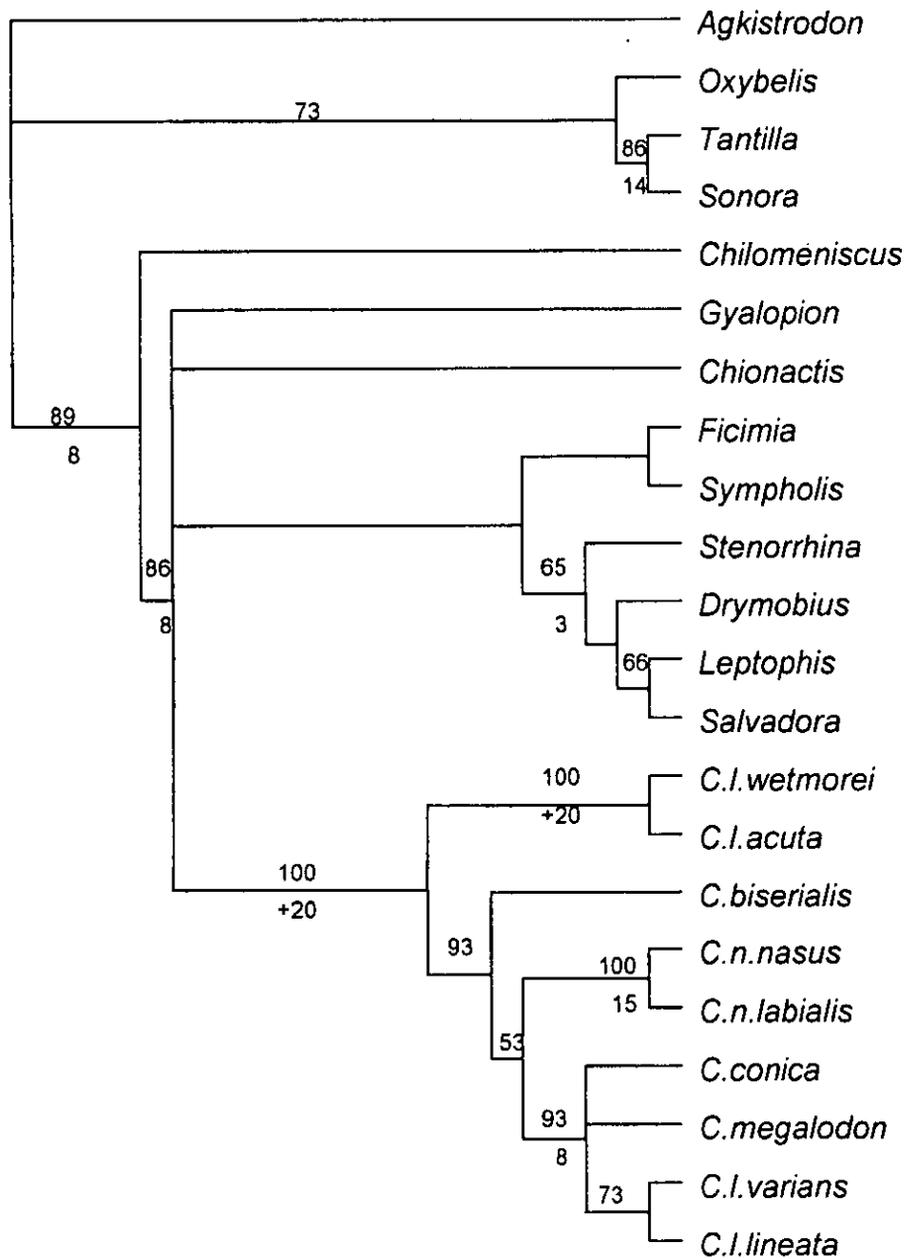


Fig. 4. Consenso estricto obtenido a partir de cuatro árboles igualmente parsimoniosos de los datos de DNA con número de pasos =3890 (I.C. =0.5681, I.R.= 0.3900). En la parte superior de las ramas se muestran los valores obtenidos por el "bootstrap" y en la inferior los obtenidos por el índice de decaimiento (1000 réplicas, solo cuando > 50% y > 1 respectivamente).

Al realizarse el bootstrap con 1000 réplicas, se obtuvieron valores de más del 90% para los principales nodos descritos anteriormente. En cuanto a los géneros relacionados con *Conopsis*, se observa también una mayor resolución, puesto que además del clado formado por *Oxybelis*, *Tantilla* y *Sonora* sustentado por el 73%, se observa un clado formado por *Stenorhina*, *Drymobius*, *Leptophis* y *Salvadora*, sustentado por el 65%, sin embargo, no se apoya el grupo de los Sonorini en este cladograma.

### Morfoenzimas

El análisis filogenético de este conjunto de datos (24 caracteres: 16 morfológicos y ocho de alozimas) usando la opción "equate" propuesta para datos polimórficos multiestado cuando los datos no pueden polarizarse (Kornett y Turner, 1999) resultó en un número muy grande de árboles politómicos 100%, después de que el programa abortó luego de 4 días de análisis, por falta de memoria. Por esta razón, se forzó el análisis con la condición de que los géneros considerados Sonorini conformaran un grupo monofilético; el resultado fue 153,000 árboles igualmente parsimoniosos, completamente politómicos.

Cuando se corrió el mismo conjunto de datos, pero tratando a los caracteres polimórficos con la matriz de paso (Mabee y Humphries, 1993) con los electromorfos transformados en distancias Manhattan (Swofford y Bercholer, 1987; Wiens, 1995; Mc Guire, 1996) y los loci no polimórficos pesados por 100 para hacerlos equivalentes a las frecuencias de los

caracteres pesados por las distancias Manhattan, se obtuvieron 6 árboles igualmente parsimoniosos de 4176 pasos, en donde no se observa mucha resolución, tanto dentro de las especies de *Conopsis* como en el grupo en general. En la figura 5, que muestra el consenso estricto, se observa que al igual que con el método de "equate" no se observa resolución, no se sustenta la monofilia de *Conopsis* y solo se resuelve un grupo *Conopsis biserialis*+*C. nasus labialis*, que no se había presentado antes. Además se observa un clado formado por ((*Oxybelis*+*Salvadora*) (*Ficimia*+*Tantilla*)) y *Stenorrhina* como grupo hermano. Debido a la poca resolución obtenida, se corrió el mismo análisis pero forzando como grupo monofilético a los Sonorini, con lo que se obtuvieron 28 árboles igualmente parsimoniosos de 4471 pasos, en donde al realizar el consenso estricto (Fig. 6) dentro del grupo de los Sonorini se forman dos clados separados, en donde no se sustenta la monofilia de *Conopsis*, uno formado exclusivamente por especies de *Conopsis* (*C. conica* (*C. lineata lineata*) (*C. nasus nasus* (*C. n. labialis* (*C. biserialis* (*C. l. acuta*)) y el otro formado por las especies restantes de *Conopsis* (*C. l. varians*, *C. l. wetmorei* *C. megalodon*) como especies basales del clado resuelto formado además por *Chionactis*, *Chilomeniscus*, *Sonora*, *Ficimia* y *Stenorrhina*).

Se realizó el análisis de bootstrap con la especificación anterior, pero el programa abortó en la réplica 58, después de 142 horas, debido a falta de memoria, y el árbol que se obtuvo resultó completamente politómico, en donde obviamente se observa al grupo de los Sonorini monofilético.

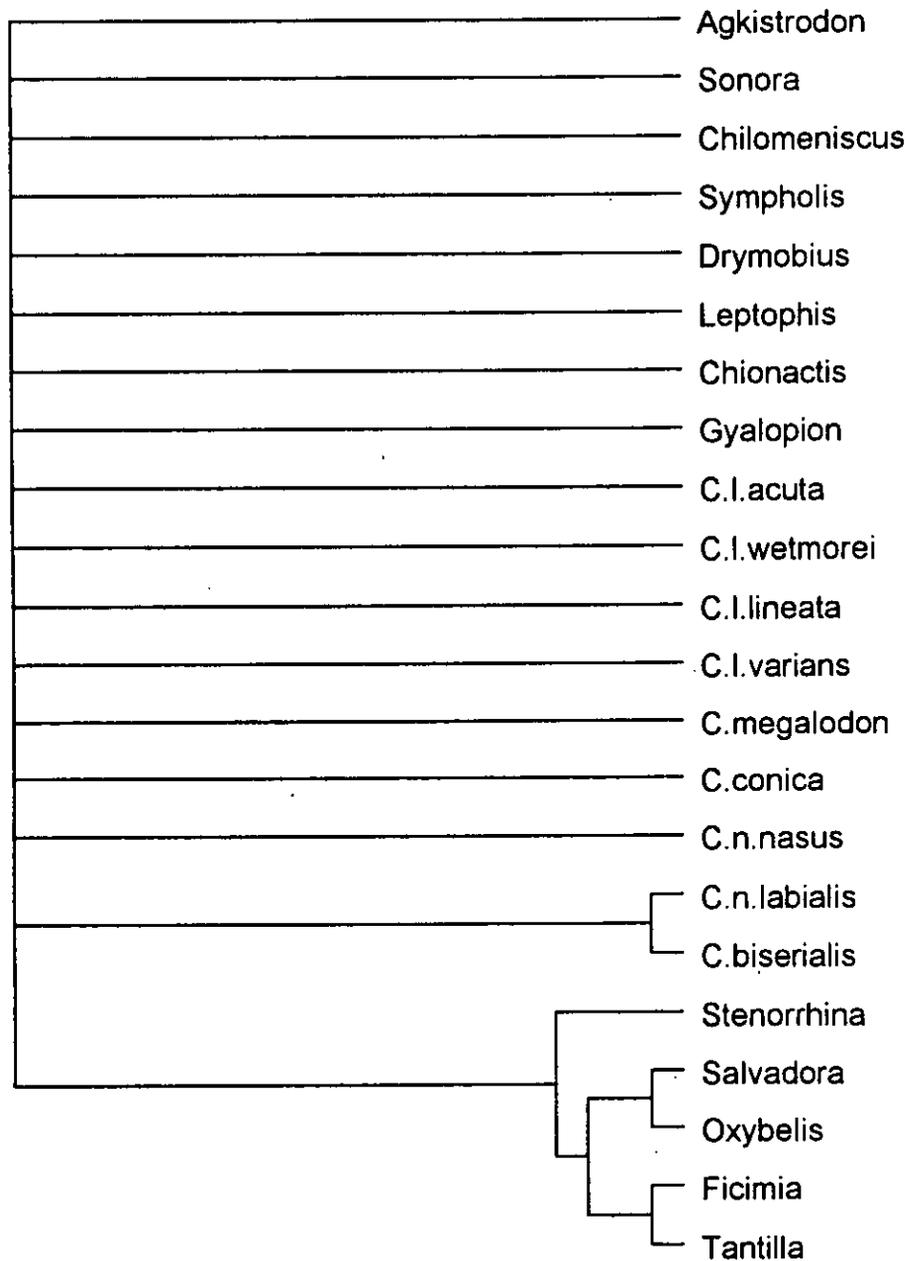


Fig. 5. Consenso estricto obtenido a partir de seis árboles igualmente parsimoniosos de 4176 pasos de los datos de la morfología más las enzimas (morfoenzimas) con la matriz de distancias Manhattan.

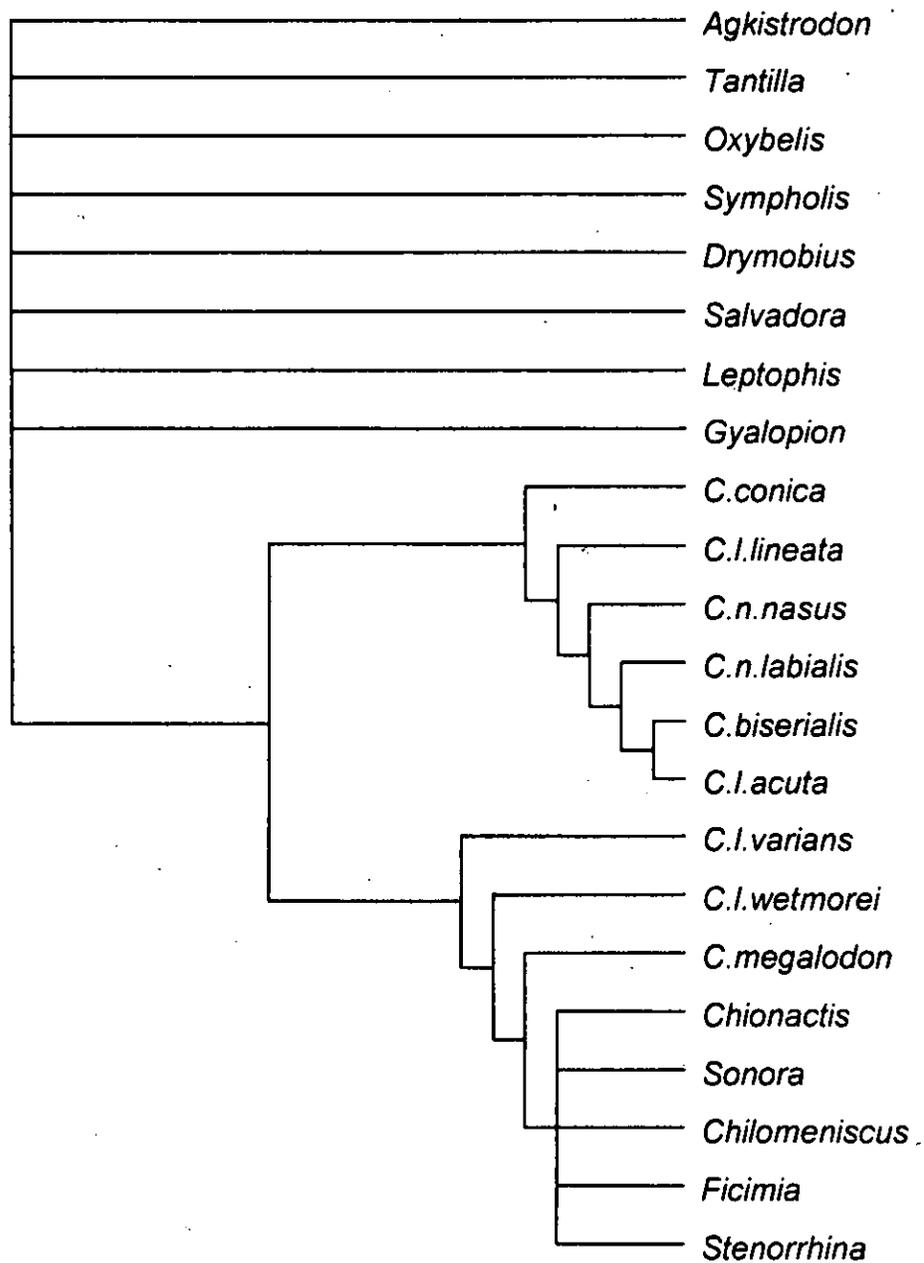


Fig. 6. Consenso estricto obtenido a partir de 28 árboles igualmente parsimoniosos de 4471 pasos de los datos de morfoenzimas cuando se forzó la topología para que los "Sonorini" fueran monofiléticos.

## Congruencia de caracteres o Evidencia Total

En las figuras 7a y 7b se presentan los dos árboles que se obtienen como resultado para este conjunto de datos (no. pasos = 3983, IC=0.5687, IR= 0.3936), lo cual permite comparar directamente entre ellos las relaciones de los géneros emparentados con *Conopsis*, pues en ambas figuras se puede observar gran resolución. Los dos cladogramas coinciden en que los Sonorini no se sustentan, pues los géneros de Colubrini se vuelven a introducir dentro del grupo. Los cambios más patentes que se observan en los dos árboles son la posición de *Ficimia*, que en la figura 7a aparece como grupo hermano de *Sympholis* y en la 7b es el grupo hermano del clado formado por (((*Salvadora*+*Leptophis*)*Stenorrhina*) *Drymobius*), también cambian las relaciones entre estos cuatro géneros. Otro cambio evidente lo constituyen *Chionactis* y *Gyalopion*, que en la figura 7b se encuentran formando el clado que es el grupo hermano de *Conopsis*, mientras que en la 7a se encuentran más alejados de éste género. La figura 7c presenta el consenso estricto de los dos árboles más parsimoniosos, en donde se observa una vez más que el árbol no está resuelto en la base, pero si se resuelven algunos nodos, por ejemplo, se vuelve a sustentar la monofilia de *Conopsis*, aunque las relaciones entre las especies del género no están completamente resueltas, pues *C. biserialis* se encuentra sin resolver. Se observa un clado formado por ((*C. lineata* lineata+*C. l. varians*) (*C. conica*+*C. megalodon*)) mientras que ((*C. nasus nasus*+*C. n. labialis*) *C. biserialis*) se observan tricotómicos en la base, y el clado formado

por (*C. l. acuta*+*C. l. wetmorei*) como grupo hermano de las otras especies de *Conopsis*.

Con relación a los géneros emparentados con *Conopsis* se observa en la base tanto a *Agkistrodon* como al clado formado por (*Oxybelis*(*Tantilla*+*Sonora*)), luego se observa a *Chilomeniscus* como grupo hermano de un clado no resuelto que tiene en la base a *Gyalopion*, *Chionactis*, *Ficimia* y *Sympholis*, y al clado formado por (*Stenorrhina*+ *Drymobius* (*Leptophis*+ *Salvadora*)).

Al realizar el análisis de bootstrap con 1000 réplicas (Fig. 7c), la monofilia de *Conopsis* se vuelve a sustentar al 100%, así como el clado formado por (*C. lineata wetmorei*+*C. l. acuta*) y el formado por (*C. nasus nasus*+ *C.n. labialis*), mientras que el clado formado por (*C. conica*, *C. megalodon*, *C. lineata varians*, *C. l. lineata*) se apoya en el 94% de las réplicas. También la monofilia de los géneros relacionados con *Conopsis* se sustenta en el 88% y se vuelve a observar el clado constituido por (*Oxybelis* (*Tantilla*+*Sonora*)) en un 72% de las réplicas, mientras que el de (*Tantilla*+*Sonora*) se observa en el 86%.

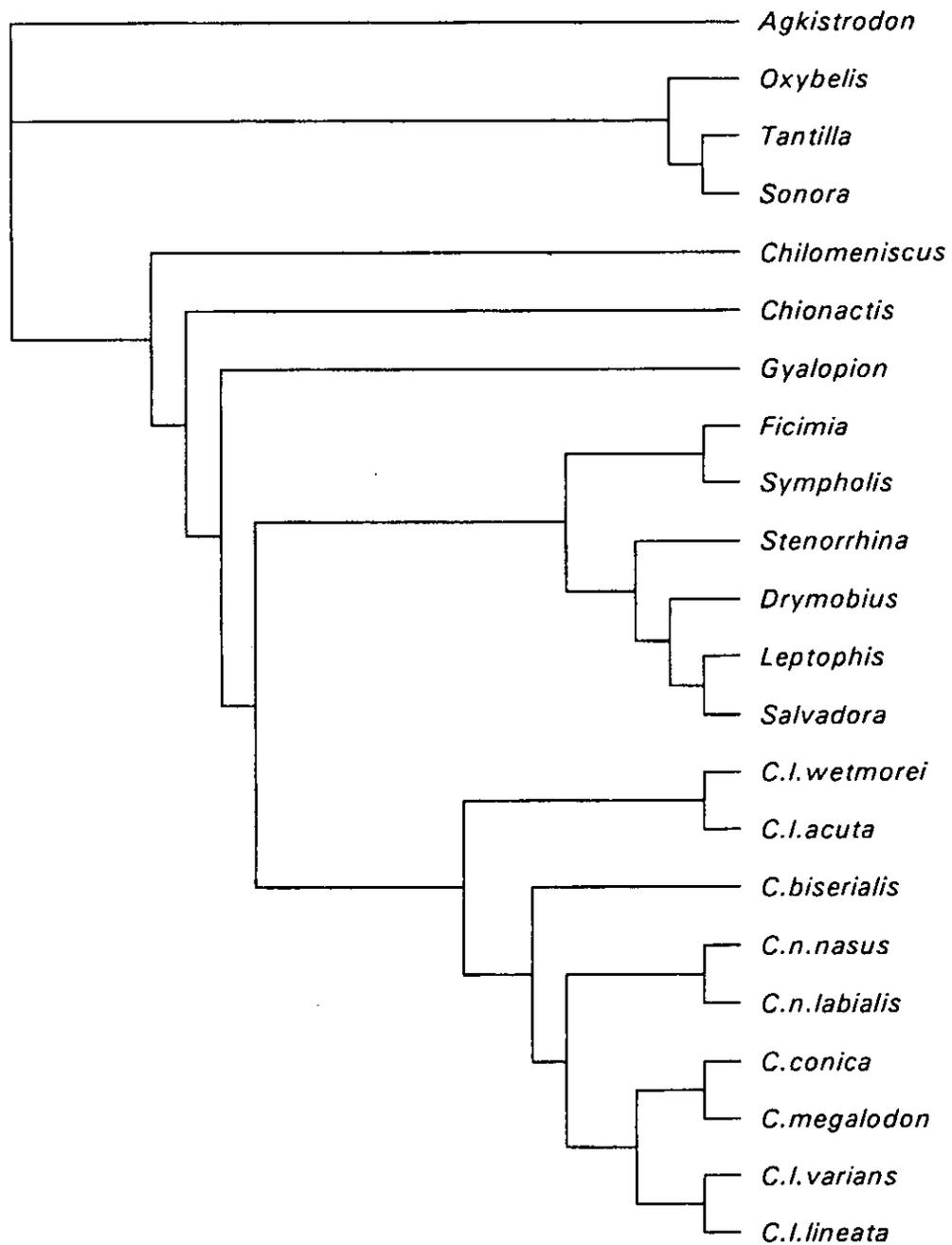


Fig. 7a. Uno de los dos árboles igualmente parsimoniosos de los datos combinados o evidencia total con número de pasos = 3983 (IC= 0.5687, I.R.=0.3936).

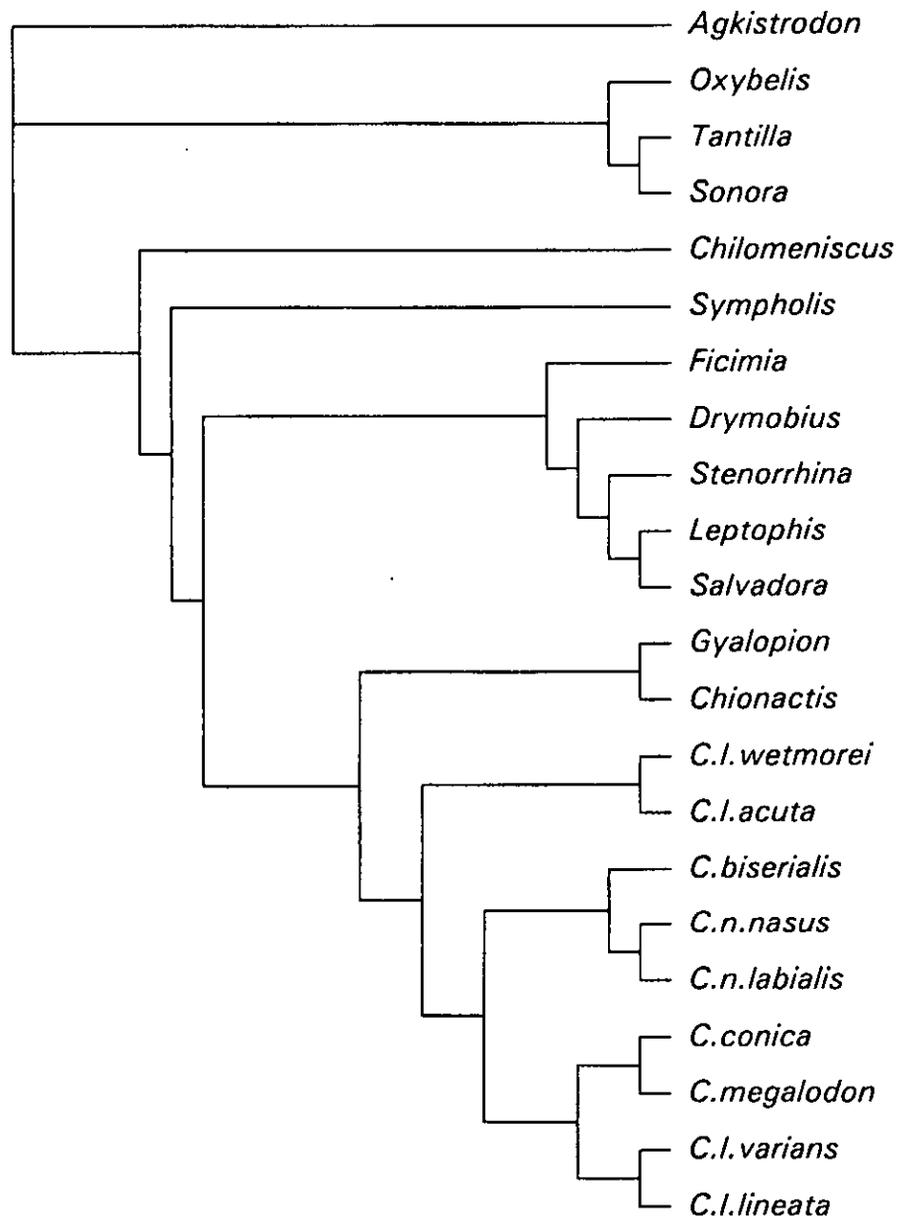


Fig. 7 b. El segundo de los dos árboles igualmente parsimoniosos de los datos combinados o evidencia total con número de pasos = 3983 (IC= 0.5687, I.R.=0.3936).

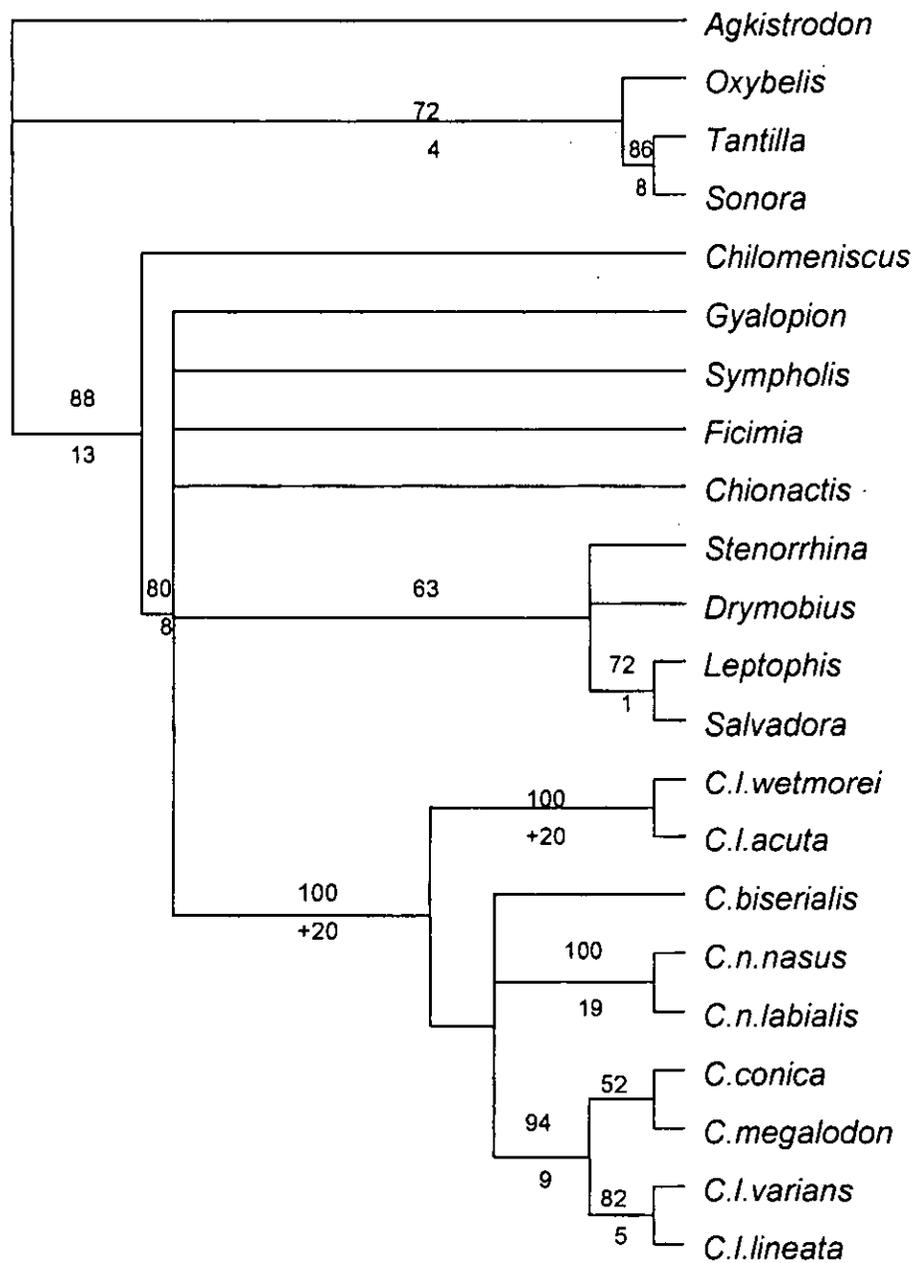


Fig. 7c. Consenso estricto obtenido a partir de 2 árboles igualmente parsimoniosos de los datos combinados o evidencia total.

## Filogenias alternativas

El cuadro 4 resume los resultados de la prueba no paramétrica de Wilcoxon, descrita por Larson (1994) para las filogenias alternativas, de Stickel y Frost (Fig. 1 a y h), comparándolas con el conjunto de datos de DNA (3890 pasos) y de evidencia total (3983 pasos). Ambas filogenias arrojaron dos árboles igualmente parsimoniosos para los datos del DNA (Stickel 3957 pasos; Frost 3924 pasos). La propuesta de Stickel arrojó un solo árbol más parsimonioso (4045 pasos) para la evidencia total mientras que la de Frost volvió a resultar en dos árboles igualmente parsimoniosos (4018 pasos) con la evidencia total. Esta prueba estadística se realizó para conocer si alguna de éstas topologías alternativas se pudieran rechazar por ser menos parsimoniosas que la hipótesis de relación obtenida. Los resultados obtenidos permiten rechazar con una  $p < 0.05$  las filogenias de Stickel y Frost en ambas comparaciones, tanto con los datos de DNA como con la evidencia total, ya que los árboles obtenidos en el análisis de los datos de este estudio son más parsimoniosos.

Cuadro 4. Resumen de los resultados de la prueba pareada de Wilcoxon (realizada según Larson, 1994). Las particiones representan las topologías derivadas de los datos de DNA (Fig. 4) y de la evidencia total (Fig. 7 a ). Estos se compararon con las filogenias alternativas de Stickel (1943) y Frost (com. pers.; Fig. 1 a y h). Los asteriscos denotan que existen diferencias significativas con una probabilidad < 0.05.

Árbol	Número de pasos	N	Z	p
<b>Datos de DNA</b>	3890 versus:			
Stickel	3957	294	-3.3897	0.0007*
Stickel	3957	297	-3.3618	0.0008*
Frost	3924	176	-2.1336	0.0329*
Frost	3924	178	-2.1290	0.0333*
<b>Evidencia Total</b>	3983 versus:			
Stickel	4045	306	-2.9046	0.0037*
Frost	4018	181	-2.2056	0.0274*
Frost	4018	182	-2.1638	0.0305*

#### Congruencia taxonómica

En la figura 8 se presenta el producto obtenido al analizar los árboles resultantes de los conjuntos de datos 16S junto con los tRNA más el ND4 en un consenso estricto. Se puede notar que estos conjuntos de datos colocan a *Conopsis* como monofilético y se distingue también a los dos grupos formados con el otro método de análisis, esto es, un clado formado por *Conopsis conica*, *C. megalodon*, *C. biserialis*, *C. lineata varians*, *C. l. lineata* (*C. nasus nasus*+*C. n. labialis*) y otro formado por *C. l. acuta*+*C. l. wetmorei*. Las relaciones de los géneros relacionados con *Conopsis* quedan sin resolver en este resultado.

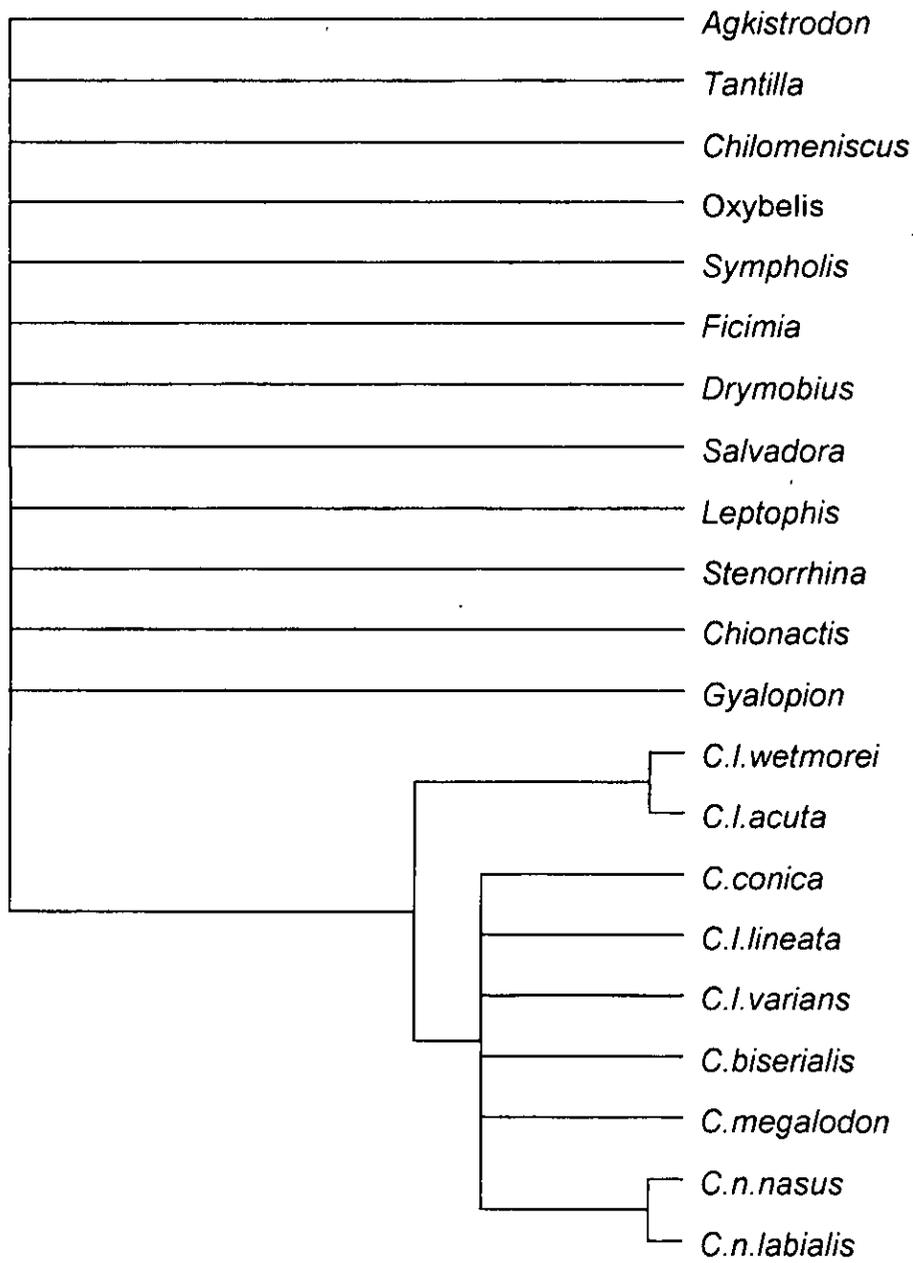


Fig. 8. Consenso estricto del análisis de congruencia taxonómica o datos separados.

Para obtener una mayor resolución se analizaron los mismos datos pero con un consenso de mayoría (Fig. 9), en el que se resuelven las relaciones de las especies de *Conopsis*. Esto es, se observa un grupo monofilético formado por ((*C. l. varians* + *C. megalodon*) *C. conica*) cuyo grupo hermano es el clado formado por ((*C. n. nasus*+*C. n. labialis*)*C. biserialis*); donde *C. l. lineata* es su grupo hermano y el clado (*C. l. acuta*+*C. l. wetmorei*) forma el grupo hermano de todas las especies del género. Es importante señalar que esta es la única ocasión en que *C. megalodon* se agrupa con *C. l. varians*. En este consenso de mayoría no se resuelve el grupo hermano de *Conopsis*, puesto que el árbol es tricotómico, tiene en su base a *Stenorrhina* y al clado formado por ((*Gyalopion*+*Chionactis*) (*Ficimia* (*Leptophis*, *Salvadora*, *Drymobius*)). Este clado se observa en el 74%; mientras que los subclados se sustentan en 67% y 63% respectivamente. Al agregarse el grupo hermano de éstos, *Stenorrhina*, este clado se soporta 96%; igualmente, al agregarse el grupo hermano *Sympholis*, el clado se sustenta 96%, el mismo porcentaje ocurre al agregarse como grupo hermano de éstos *Chilomeniscus*, e igual porcentaje se observa al agregarse *Oxybelis* como grupo hermano. Este clado resultante, es tricotómico junto con el clado formado por (*Tantilla*+*Sonora*) sustentado 96% y con *Agkistrodon contortis*, por lo que se evidencia que *Tantilla* y *Sonora* son los grupos hermanos de los géneros relacionados con *Conopsis*, mientras que la existencia de los Sonorini vuelve a quedar comprometida.

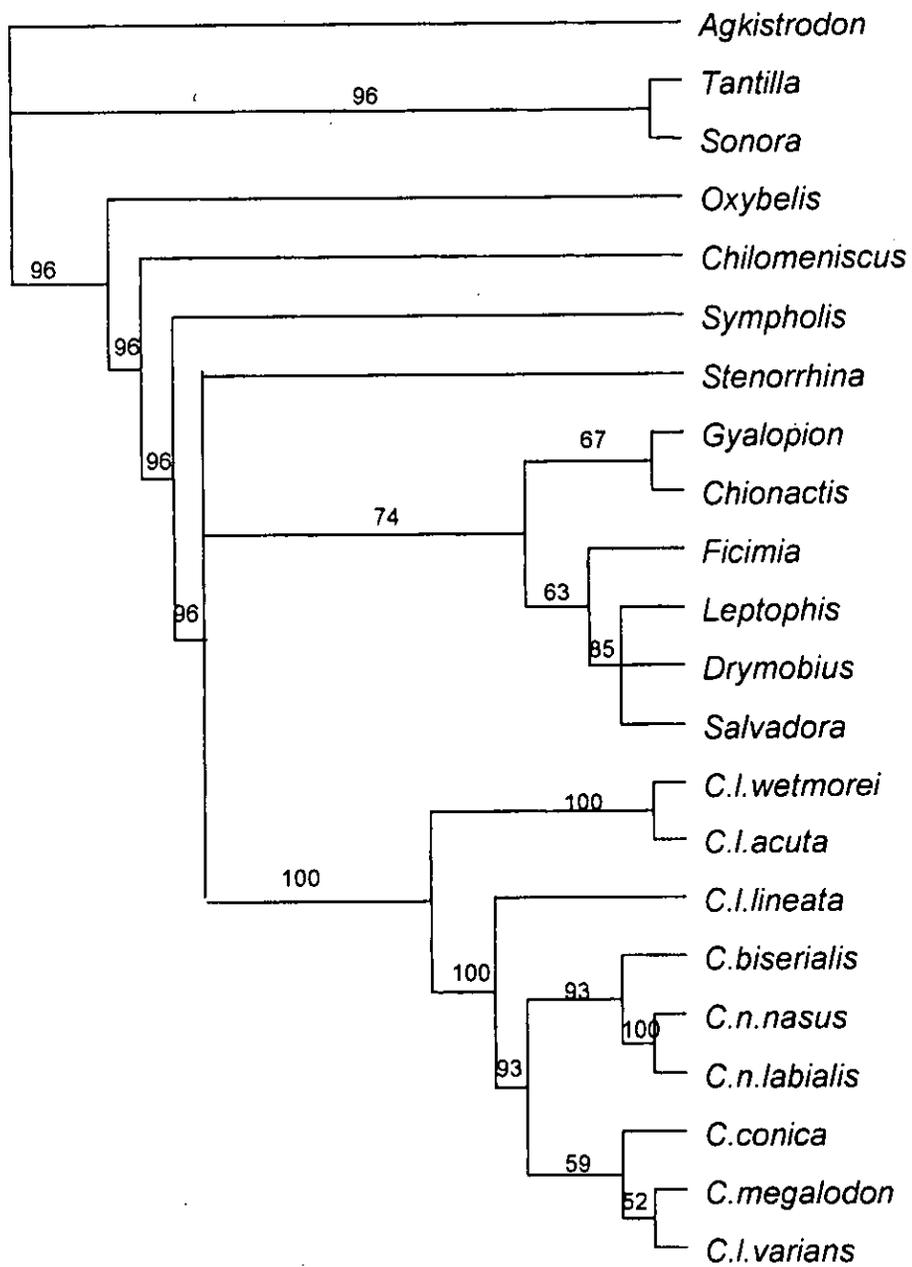


Fig. 9. Consenso de mayoría del análisis de congruencia taxonómica o datos separados.

El conjunto de datos de las morfoenzimas no se incluyó en este análisis debido a la presencia de varios caracteres polimórficos, lo cual hace el análisis computacionalmente intenso.

#### Máxima verosimilitud

En la figura 10a se observa el resultado obtenido después de una búsqueda heurística con 10 réplicas usando el modelo de evolución GTR+ G (Rodríguez, *et al.*, 1990) obtenido al correr el programa Modeltest (Posada y Crandall, 1998). Este árbol con  $-\ln L=16315.14203$ , es tricotómico en su base, pero resuelto en los taxones terminales. Sin embargo, en este análisis el género *Tantilla* se agrupa dentro del clado monofilético que conforma *Conopsis*, formando el clado terminal junto con *Conopsis lineata lineata*, cuyo grupo hermano es *C. l. varians*, que a su vez lo es de *C. conica* y a su vez lo es *C. megalodon*. Asimismo, se observa un grupo formado por (*C. nasus nasus*+ *C. n. labialis*) *C. biserialis* y como grupo hermano de éstos, el clado formado por (*C.l. acuta*+ *C.l. wetmorei*). Es importante resaltar que en todos los análisis y conjuntos de datos se observan los clados (*C.l. acuta*+*C.l. wetmorei*) y (*C.n. nasus*+ *C.n. labialis*). El grupo hermano de *Conopsis* según este análisis está formado por el clado que forma ((*Oxybelis*+ *Sympholis*) *Ficimia*), cuyo grupo hermano es *Gyalopion*. Los otros géneros relacionados con *Conopsis* están resueltos; por un lado los géneros ((*Sonora*+ *Chilomeniscus*) *Chionactis*) forman un grupo monofilético, y por otro lado se observa un grupo formado por ((*Salvadora*+ *Leptophis*)*Drymobius*)*Stenorrhina*).

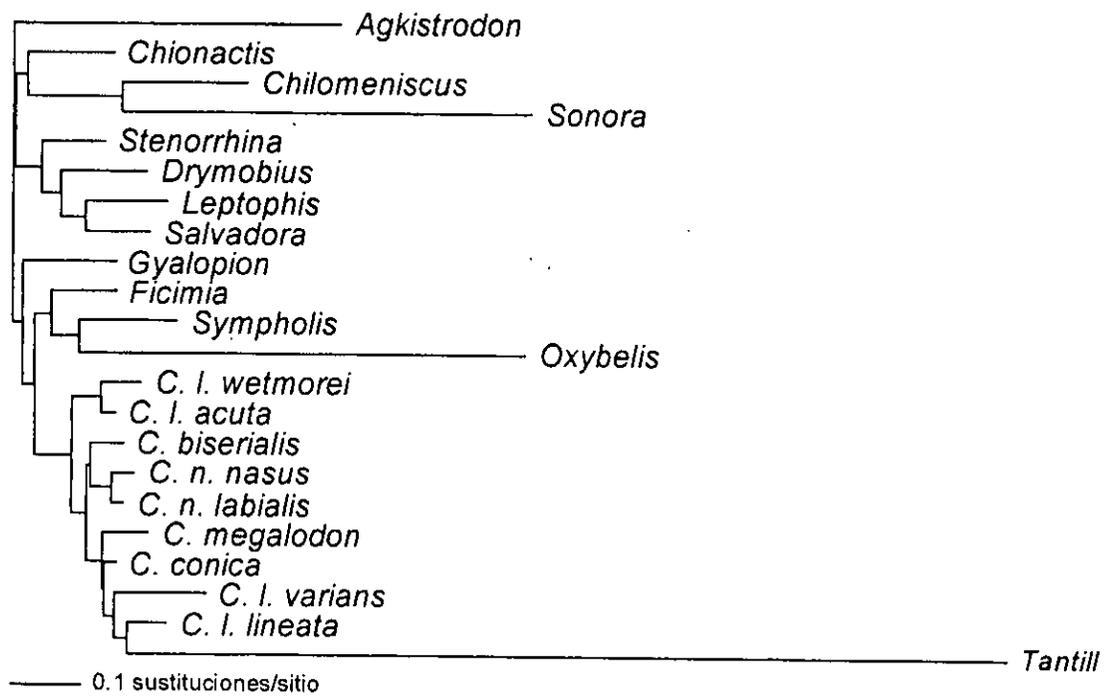


Fig. 10a. Filograma obtenido del análisis de máxima verosimilitud de los datos de DNA (log-Ln=16315.14203).

Debido a la posición de *Tantilla* dentro del árbol, se volvió a correr el análisis de máxima verosimilitud, forzando al género *Conopsis* como monofilético. Así se obtuvo un árbol de  $-\ln L = 16323.484$  (Fig. 10b) contra  $-\ln L = 16315.142$  obtenido sin forzar la topología. El árbol es tricotómico en su base; las relaciones de *Conopsis* se resuelven completamente, pero *C. conica* y *C. megalodon* no se agrupan entre sí, sino que son el primer y segundo grupo hermano respectivamente de (*C. lineata lineata* + *C. l. varians*). Se observa que *Ficimia* y *Sympholis* forman una tricotomía con *Conopsis*. *Gyalopion* es el grupo hermano de (*Sympholis* + *Ficimia* + *Conopsis*), situación un poco diferente al filograma anterior. El cambio más radical al forzar la topología es la posición de *Tantilla*, que ahora se agrupa con *Sonora*, como en la mayoría de los análisis previos, pero cambian los géneros con los que forma un grupo, ya que en los análisis anteriores se formaba el clado (*Oxybelis* (*Tantilla* + *Sonora*)) mientras que en éste se forma el grupo (((*Tantilla* + *Sonora*) *Chilomeniscus*) *Chionactis*) que es el grupo hermano del clado (((*Salvadora* + *Leptophis*) *Drymobius*) *Stenorrhina*).

Para comprobar si el árbol originado sin forzar la topología resulta significativamente mejor que el producido forzándolo a *Conopsis* monofilético, se realizó la prueba de Kishino-Hasewaga (1989), donde se obtuvo que el árbol sin forzar topología es mejor pues difiere en más de ocho pasos y que si existen diferencias significativas entre ambos con una  $p = 0.4156$ .

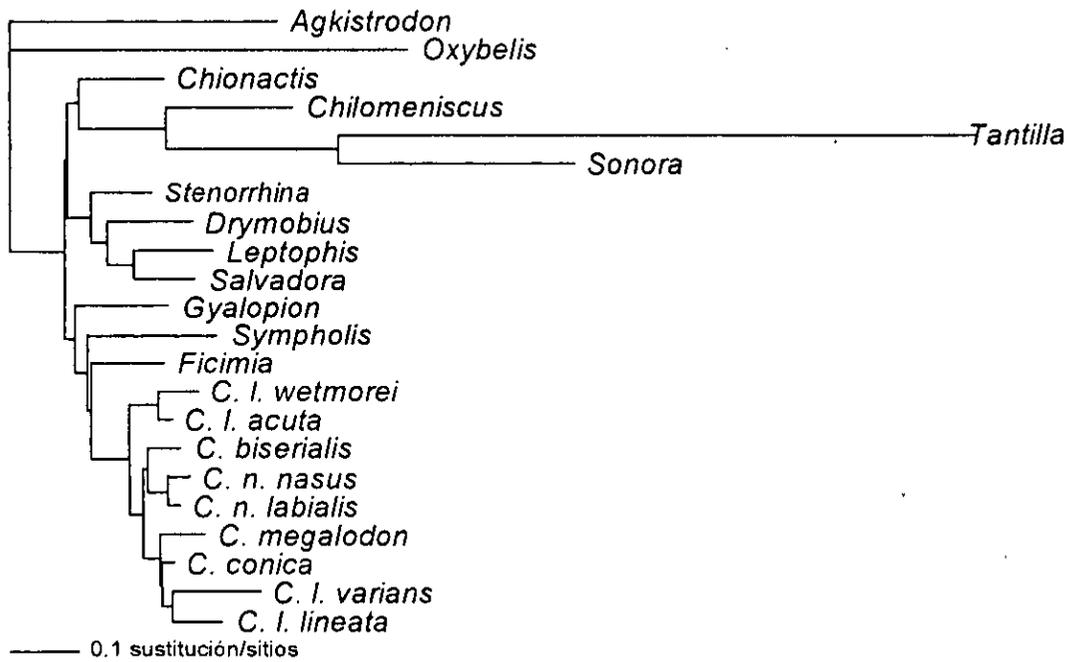


Fig. 10b. Filograma obtenido del análisis de máxima verosimilitud de los datos de DNA forzando a *Conopsis* monofilético (log-Ln=16323.484).

## 4. Discusión

### Neotipo

Uno de los aspectos más interesantes relacionados con *Conopsis* es su historia nomenclatural, la cual ha estado llena de inconsistencias, ya que desde que se describió el género y la especie tipo *C. nasus* por Günther (1858) se incurrió en errores, ya que éste autor especificó que la localidad tipo del ejemplar era California, lugar en el que no se distribuye ninguna especie del género. Posteriormente Boulenger (1894) redescibió a *C. nasus* y Taylor y Smith (1942) hicieron una revisión del género, en la cual hacen referencia al ejemplar tipo pero jamás lo revisaron, bastándoles solo la descripción y figuras de Günther (1858, 1893). Por lo tanto nadie había tenido acceso al ejemplar tipo y cuando se trató de revisar este no se encontró dicho ejemplar, lo cual derivó en la designación de un neotipo para uno de los ejemplares mejor conservados dentro de la colección Herpetológica del Museo de Historia Natural (Londres), con lo que se espera que con esta designación no se incurra en más errores de "apreciación" cuando se requiera determinar un ejemplar de *C. nasus*.

### Comparación de los cladogramas

Ninguna de las particiones de datos realizadas arrojó una hipótesis completamente resuelta, sin embargo, cuando se realizó un consenso estricto de cada conjunto de datos (con excepción de los morfológicos), se observó que algunos nodos se resolvían consistentemente.

El conjunto de datos menos informativo resultó el de los caracteres morfológicos más las alozimas, pues su número fue muy pequeño comparado con el número de taxones analizados; además la mayoría de los caracteres presentaron polimorfismos. Tanto al realizar el análisis con todos los taxones como cuando se forzó la monofilia de los Sonorini se obtuvieron cladogramas muy poco resueltos.

Al comparar los árboles de consenso estricto obtenidos independientemente para el 16S y para el ND4, se puede ver una mejor resolución en el árbol generado para el ND4, pues aunque el número de caracteres es mayor para el conjunto del 16 S (junto con los tRNA), resultan más caracteres informativos en el ND4. Se observan resueltas todas las ramas con excepción de las basales, que en ambos casos son tricotómicas. Sin embargo, en general hay concordancia entre los clados formados, con excepción del formado por (*Tantilla* + *Oxybelis*) en ND4 y (*Tantilla* + *Sonora*) en 16 S. El género *Conopsis* se separa como grupo monofilético y los taxones *Salvadora*, *Leptophis*, *Drymobius*, *Stenorhina*, *Sonora*, *Chilomeniscus*, *Ficimia* y *Sympholis* aparecen como los grupos hermanos de *Conopsis*. La aparición de todos estos géneros dentro de un grupo resulta interesante, pues no concuerda en su totalidad con los géneros propuestos dentro de los Sonorini (*sensu* Dowling, 1975), puesto que *Salvadora*, *Leptophis* y *Drymobius* forman parte de la tribu Colubrini (Dowling, 1975), mientras que la falta de inclusión de los géneros *Gyalopion* y *Chionactis* tampoco concuerda con la tribu Sonorini.

Cuando se comparan los resultados de estos dos conjuntos de datos por separado con el consenso estricto obtenido del DNA se observa un cladograma más resuelto que el del 16S, pero menos resuelto que el del ND4, salvo las ramas sin resolver se observan los mismos clados, con excepción de los géneros *Tantilla*, *Oxybelis* y *Sonora* que presentan diferencias en ambos conjuntos de datos por separado, así que en los datos de DNA esta situación se resuelve formando el grupo monofilético (*Oxybelis* (*Tantilla* +*Sonora*)). Además, no se sustentan los Sonorini, puesto que los géneros de colúbridos más alejados se incluyen dentro del clado de lo que se esperaba fueran los Sonorini, esto es, *Leptophis*, *Drymobius* y *Salvadora* se encuentran más relacionados con *Conopsis* que *Ficimia*, por ejemplo.

Al compararse los resultados anteriores con el cladograma del consenso estricto de la evidencia total, se observa concordancia total entre clados, aunque el resultado de la evidencia total está menos resuelto, por lo que se puede resaltar la monofilia de *Conopsis*, la cual se sustentó en los tres conjuntos de datos, así como las relaciones entre las especies que conforman al género. Asimismo, se observa consistentemente que el taxón conocido como *C. lineata*, incluyendo a sus subespecies, es polifilético, ya que se forman dos clados con las cuatro subespecies de ésta y ambos clados se encuentran en los extremos del clado monofilético que forma *Conopsis*. De acuerdo con los resultados obtenidos a lo largo del estudio, se prefiere entonces el cladograma obtenido por el consenso estricto de la evidencia total (Fig. 7c) ya que es el árbol que resuelve completamente las relaciones entre las especies de

*Conopsis*, además en éste se sustenta la monofilia del género en un 100% y aunque no se obtiene gran resolución en los géneros relacionados con *Conopsis*, se evidencia sin duda que el grupo de los Sonorini (Dowling, 1975) no se sustenta, puesto que géneros que debían estar menos emparentados con *Conopsis*, aparecen más cercanos a éste. Un ejemplo son los géneros *Drymobius*, *Leptophis* y *Salvadora*, por lo que aunque estos resultados no sean concluyentes, si se puede hablar de que los Sonorini como se propusieron no existen, por lo que debía asignárseles un nombre nuevo. Se observa además que los géneros menos relacionados con *Conopsis* son *Oxybélis*, *Tantilla* y *Sonora*.

#### Filogenias alternativas

Al comparar el resultado obtenido de la evidencia total con la filogenia de Frost (com.pers.), se observa muy poca concordancia con los resultados obtenidos en este estudio, ya que la filogenia propuesta por este autor no resuelve las relaciones de los géneros del grupo bajo estudio, mientras que en el resultado obtenido en este trabajo, además de que se agregan más géneros, se resuelven un poco más las relaciones entre géneros, pues hay dos clados que se resuelven hacia la punta del cladograma: *Conopsis* y sus especies y el formado por (*Stenorrhina*, *Drymobius* (*Leptophis*+*Salvadora*)).

Comparando la filogenia de Stickel (1943) con los resultados obtenidos en la evidencia total, se observa en ambas que *Tantilla* es el taxón más alejado filogenéticamente de los géneros estudiados. Sin embargo, existen conflictos

entre ambos cladogramas al observarse las relaciones de *Sonora* con *Conopsis*, ya que Stickel (1943) supone que estos dos géneros forman un grupo junto con *Chilomeniscus*, *Chionactis* y *Pseudoficimia*, lo cual no se observa en el consenso estricto de la evidencia total.

Al comparar el cladograma obtenido a partir de los datos de DNA con las filogenias alternativas, se observan las mismas tendencias que con los resultados obtenidos al compararlos con la evidencia total. Por lo anterior, y con base en los resultados de la prueba estadística, se puede decir que el cladograma obtenido en el estudio resulta más resuelto y más parsimonioso que los propuestos anteriormente por Stickel (1943) y Frost (com. pers.). Si bien existen coincidencias en la posición que guardan *Tantilla* o *Sonora* como grupos externos al clado de Sonorini, y se corrobora la monofilia de *Conopsis*, no se observa una concordancia entre los géneros propuestos por Frost (com. pers.) o Dowling (1975) como miembros de los Sonorini y los obtenidos aquí, sobre todo en lo que respecta a *Drymobius*, *Leptophis*, *Salvadora* y *Sympholis* por lo que de acuerdo a éstos resultados, el grupo de los Sonorini no existe como lo propuso Dowling (1975).

#### Congruencia taxonómica vs Congruencia de caracteres

Existen argumentos en favor y en contra de cada uno de estos enfoques. A favor de la congruencia taxonómica se dice que se puede detectar la heterogeneidad de forma rápida en áreas de acuerdo o desacuerdo, que pueden señalar conflictos causados por selección natural, diferentes tasas de evolución,

hibridación o transferencia horizontal (Shaffer *et al.*, 1991). Los resultados obtenidos con este enfoque, arrojaron un árbol muy poco resuelto, pero que no entra en conflicto fuerte con ninguno de los conjuntos de datos analizados, por lo que se puede decir siguiendo a de Queiroz *et al.* (1995) que ya que la filogenia se calcula independientemente en varios conjuntos de datos, los clados resueltos o áreas de acuerdo entre árboles bajo este análisis son portadores de la verdad y por lo tanto son mejores estimadores de la filogenia. Sin embargo, a pesar de los argumentos a favor de este enfoque, existen críticas como las de Kluge y Wolf (1993) quienes dicen que aunque el dividir la evidencia en diferentes tipos de datos es fundamental para la congruencia taxonómica, al hacer esto se presupone que las clases de caracteres existen en la naturaleza, y que un consenso de diferentes cladogramas fundamentales no puede producir soluciones parsimoniosas satisfactorias de múltiples conjuntos de caracteres porque tal resumen de información no podrá resolver conflictos ni ambigüedades de acuerdo a la evidencia. Otro punto en contra de este enfoque es que entre más difieran los cladogramas fundamentales, menos resuelto resultará el cladograma que resulte del consenso y se perderá una gran cantidad de información (Jones *et al.*, 1993).

Además se dice que en la aplicación de la congruencia taxonómica los conjuntos de datos se analizan con igual peso, por lo que los caracteres constituyentes se pesan desigualmente cuando los conjuntos de datos difieren, por lo que el árbol de consenso puede contradecir al árbol más parsimonioso obtenido por los datos unidos (de Queiroz *et al.*, 1995).

Adicionalmente existen críticas que involucran el método de consenso elegido, pues hay varios métodos y los resultados obtenidos por métodos diferentes pueden ser distintos y la elección del método usualmente es arbitraria.

El enfoque de los consensos ha sido rechazado por muchos autores, debido principalmente a que el consenso estricto produce árboles que no son los más parsimoniosos para ningún conjunto de datos; las transformaciones de caracteres no se pueden inferir directamente de esos árboles y los consensos estrictos resultan en una gran pérdida de resolución (de Queiroz *et al.*, 1995). Además de la pérdida de poder descriptivo y explicativo, se ha demostrado que la congruencia taxonómica puede proporcionar un resultado engañoso (Barret *et al.*, 1991), lo cual se pone de manifiesto en los resultados obtenidos, pues aunque no entran en conflicto con otros análisis, el cladograma obtenido contiene muy poca resolución.

Con relación a la evidencia total, o congruencia de carácter o análisis combinados, Jones *et al.* (1993) argumentan en favor de este enfoque, diciendo que la mejor estimación de la filogenia viene del análisis de parsimonia de toda la evidencia posible. De esta forma las inconsistencias en la evidencia son juzgadas solamente por congruencia de caracteres. Además, ven a la evidencia total como un método que maximiza y tiene poder explicativo más que incrementar la incertidumbre en las inferencias filogenéticas, por último mencionan que los estudios que incorporan tanto datos moleculares como morfológicos combinados proporcionan descripciones e interpretaciones mejores de la diversidad biológica que aquellas que se enfocan en uno de estos enfoques.

También existen críticas a este enfoque, por ejemplo Shaffer *et al.* (1991) argumentaron en contra de la evidencia total pues sugirieron que cierto tipo de datos pueden requerir diferentes métodos de análisis filogenéticos y que existen conflictos debido a la no independencia de los caracteres y a la homoplasia, lo cual se detecta más fácilmente si los datos se subdividen.

Bull *et al.* (1993) y de Queiroz (1993) han argumentado que el uso de caracteres combinados puede oscurecer algunos patrones congruentes de caracteres que se pueden descubrir usando análisis separados de los datos divididos. Pero Chippindale y Wiens (1994) argumentan en contra de esto pues admiten que el argumento es cierto, pero que los seguidores del análisis combinado casi siempre llevan a cabo análisis separados de subconjuntos de información además del análisis combinado, ya que los seguidores de este enfoque han dicho que el método combinado es el que mejor calcula la filogenia, pero no han dicho que nunca se tengan que hacer análisis separados. Por lo anterior, Wiens (1998 a), propone un método para evaluar si se deben combinar conjuntos de datos con diferentes historias filogenéticas, es decir, con topologías incongruentes. El método se desarrolla dividiendo los datos disponibles en diferentes conjuntos que tengan diferentes historias filogenéticas. Se realizan análisis separados de estos conjuntos de datos y se evalúa el sustento individual de cada clado. Se combinan y analizan los conjuntos de datos usados en el análisis y se usa el resultado obtenido como la mejor filogenia producida, pero se deben considerar cuestionables aquellas partes que se encuentren fuertemente en conflicto. Además comenta que dado un caso real que involucre un gran número

de taxones con un número finito de caracteres, con incongruencia en algunos de los taxones, combinar los conjuntos de datos puede ser una buena opción.

Lo anterior lo apoyan los resultados de este trabajo, ya que cuando se compararon los resultados obtenidos de las diferentes formas de análisis de datos en parsimonia, es decir, datos combinados o separados (evidencia total o congruencia taxonómica) se observa concordancia en lo general, por ejemplo, ambos conjuntos de datos presentan a *Conopsis* como monofilético y a los mismos géneros formando el grupo de las "pequeñas culebras de Norteamérica", pero la resolución al interior tanto de *Conopsis* como de las pequeñas culebras de Norteamérica cambia y encontramos algunos clados en conflicto. La evidencia total indica que *C. lineata lineata* y *C. l. varians* forman un clado, mientras que el consenso de mayoría de la congruencia taxonómica resuelve que *C. l. varians* y *C. megalodon* son grupos hermanos. Sin embargo, ambos análisis concuerdan en que *C. conica*, *C. megalodon* y *C. l. varians* forman un clado. Otra especie que cambia de posición en los dos análisis es *C. biserialis*, que en el consenso de mayoría de la congruencia taxonómica es el grupo hermano de (*C. nasus nasus* + *C. n. labialis*) y en la evidencia total no queda resuelta su posición pues es tricotómico junto con (*C. n. nasus* + *C. n. labialis*) y (*C. conica*, *C. megalodon* (*C. lineata varians* + *C. l. lineata*)). El cambio más evidente es el de *C. lineata lineata*, que en la evidencia total está formando un clado junto con *C. l. varians*, mientras que en el consenso de mayoría de la congruencia taxonómica es el grupo hermano del

clado formado por ((*C. biserialis* (*C. n. nasus* + *C. n. labialis*))(*C. conica* (*C. megalodon* + *C. l. varians*))).

Con respecto a los géneros relacionados con *Conopsis*, el consenso estricto de la evidencia total sigue dando mayor resolución que el mismo consenso de la congruencia taxonómica, aunque éste es muy limitado, por lo que se compararon los árboles de consenso de mayoría de la congruencia taxonómica y el obtenido por un bootstrap de 1000 réplicas de la evidencia total, en los que el mayor cambio se observa en *Stenorrhina* que en la evidencia total forma el clado (*Stenorrhina*, (*Drymobius* (*Leptophis* + *Salvadora*))) sustentado en 63% y en la congruencia taxonómica es el grupo hermano del clado formado por ((*Gyalopion*+*Chionactis*)(*Ficimia* (*Leptophis*,*Drymobius*,*Salvadora*))). También se resuelven más las relaciones de *Sympholis*, *Chilomeniscus*, *Oxybelis*, *Chionactis* y *Gyalopion* en el análisis de congruencia taxonómica que en la evidencia total, y ambos análisis coinciden en agrupar a (*Tantilla* + *Sonora*), aunque en la evidencia total *Oxybelis* es el género más alejado, formando el clado (*Oxybelis* (*Tantilla* +*Sonora*)).

A pesar de que ha existido gran debate acerca del uso de los conjuntos de caracteres, congruencia taxonómica o la congruencia de caracteres (p. ej. Kluge y Wolf, 1993), la opinión general en los últimos años ha sido la de usar la combinación de los datos, es decir el uso de la evidencia total, ya que ofrece una mayor oportunidad de recobrar la filogenia siempre que se asuma que los diferentes conjuntos de datos se conforman con las suposiciones de

parsimonia (Chipandale y Wiens, 1994; Cunningham, 1997 a,b; Flores-Villela *et al.*, en prensa; Wiens y Reeder, 1995). Los resultados obtenidos en este estudio se apegan a este punto de vista, pues se obtuvo un cladograma más resuelto a partir de la combinación de todos los conjuntos de datos en una sola matriz que el obtenido al usar el resultado de los diferentes conjuntos de datos para posteriormente hacer un consenso estricto. Es importante señalar que aunque con menor resolución que el consenso de mayoría, se prefirió el consenso estricto debido a que en este tipo de consensos se obtiene resolución sólo en los nodos que se encuentran en todos los cladogramas comparados, esto es, contiene solo los grupos monofiléticos comunes a todos los árboles comparados, por lo que el cladograma resultante, aunque puede perder resolución, las ramas que resuelve son totalmente claras y sin ambigüedades. Así, cuando se trata de encontrar las relaciones entre especies o entre cualquier grupo taxonómico se trata de conocer la historia filogenética del grupo, la cual es única, lo que contrasta con la historia biogeográfica del grupo, la cual puede cambiar debido a distintos factores geológicos, por ejemplo, y en donde se pueden usar cladogramas de mayoría para explicar la historia de la distribución del grupo.

Además, el enfoque de la congruencia de caracteres permite analizar matrices de datos con taxones que tengan datos faltantes (Flores-Villela *et al.*, en prensa).

## Métodos de codificación

En cuanto a los métodos de codificación de los caracteres, existen controversias en los diferentes enfoques propuestos. Kornet y Turner (1999) los resumen en su artículo, en donde al igual que Murphy y Doyle (1998) critican a los métodos que transforman los caracteres en frecuencias (Wiens, 1995; Wiens y Servedio, 1997) debido a que introducen errores y por lo tanto se deben evitar. Wiens (1995) y Wiens y Servedio (1997) compararon también los diferentes métodos para codificar caracteres y encontraron que el método de las frecuencias usando matrices de paso es el mejor, aunque Mardulin y Pasteels (1994) comentaron que una limitación del uso de las matrices de paso es el tiempo del que se requiere para que la computadora realice el análisis de parsimonia, el cual es mucho mayor que el que tardaría si el aleo se usara como el carácter. Sin embargo, encuentra más ventajas que desventajas en usar este método.

Lo que argumentan Kornet y Turner (1999) es que si se usa el método de las frecuencias en cambios muy pequeños en la frecuencia de aparición de una novedad se tendrá como informativo, y un cambio grande se pesará más fuerte que uno pequeño y debido a que el objetivo de Wiens (1995) no era confrontar la filogenia verdadera con la obtenida al usar los diferentes métodos de codificación, la conclusión de Wiens de que el método de frecuencia es mejor resulta incierto.

Murphy y Doyle (1998) comentan que los datos de frecuencias no contienen información filogenética consistente, y que algunos caracteres no

**ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

hereditarios pueden incluso correlacionarse con la filogenia, lo cual resulta un problema para este método de codificación. En este estudio se compararon los métodos de codificación del polimorfismo como tal (equate) y el de frecuencia y matriz de paso, y aunque con el primer método se obtuvo menos resolución que con el de frecuencia, es el único cladograma que no sustenta a *Conopsis* como monofilético, por lo que se puede decir que muy posiblemente el enunciado de Murphy y Doyle (1998) sea cierto, por lo menos en este estudio.

#### Máxima parsimonia vs máxima verosimilitud

Uno de los temas que más controversias ha desatado es sin lugar a dudas el concerniente a cual de los métodos de análisis es mejor de acuerdo a un conjunto de datos dado. Sin embargo, a pesar de la cantidad de literatura escrita con el fin de aclarar el tema, no existe todavía un consenso general acerca del mejor método para reconstruir la filogenia.

Se han realizado estudios y simulaciones por computadora para conocer experimentalmente cual de los dos métodos es mejor para inferir filogenias bajo diversas condiciones, como son el tamaño de las ramas, las tasas de mutación y el tamaño de los conjuntos de datos analizados (Hillis *et al.*, 1992; 1994 a; 1994 b; Huelsenbeck, 1995). Sin embargo, estos se han llevado a cabo en condiciones simplificadas si se comparan con la complejidad de los datos que se desarrollan bajo diferentes suposiciones (Flores-Villela *et al.*, en prensa).

La máxima verosimilitud se ha considerado uno de los mejores métodos para la reconstrucción de filogenias, pues es muy resistente a heterogeneidad de

tasas de sustitución y generalmente es el mejor para encontrar el árbol original (en la mayoría de los casos; Hillis *et al.*, 1994a ; 1994b). Sin embargo, según Duvall *et al.*, 1993 tiene el problema de que es muy lento, pues requiere estimar todos los árboles y los cálculos para cada árbol son laboriosos, por lo que en la práctica es muy difícil usarlo computacionalmente con más de 10 taxones (Eguiarte *et al.*, 1997), además existen dificultades metodológicas para incluir datos morfológicos en este tipo de análisis (Flores-Villela *et al.*, en prensa).

La máxima parsimonia por su parte, incluye sólo caracteres informativos y permite analizar diferentes conjuntos de datos sin usar un modelo evolutivo; es poco sensible a datos o taxones faltantes y es accesible computacionalmente aún con conjuntos de datos muy grandes (Wiens, 1998 b; Wiens y Reeder, 1997).

Mientras que la parsimonia ignora la inferencia del tamaño de las ramas cuando se evalúa un árbol, la máxima verosimilitud considera que es más probable que se den cambios en las ramas largas que en las cortas, y el cálculo del largo de éstas es un paso importante para el método. Esta diferencia explica la consistencia de la máxima verosimilitud cuando la parsimonia es inconsistente, sin embargo este argumento también resulta una crítica en contra de la máxima verosimilitud, puesto que se ha visto que éste método tiende a fallar cuando taxones cercanamente relacionados tienen ramas largas (Siddall, 1998), lo cual es consistente con los resultados obtenidos en este trabajo (Fig. 10a), donde se observa una longitud muy grande entre *Conopsis lineata lineata* y *Tantilla*, los taxones más cercanamente emparentados según este análisis. Swofford *et al.* (1996) escribieron que la máxima verosimilitud se ha usado en varias áreas de

investigación biológica para probar sus hipótesis. Sin embargo, debido a la complejidad para obtener soluciones para problemas que involucren numerosas hipótesis alternativas, su uso general en taxonomía se ha retrasado.

Swofford *et al.* (1996) encuentran una crítica a la máxima parsimonia, y es que los métodos de parsimonia tienden a buscar soluciones que minimizan la cantidad de cambio evolutivo requerido para explicar los datos, mientras que la máxima verosimilitud trata de calcular la cantidad de cambio real de acuerdo a un modelo evolutivo.

En general, para poder decidir cual de estos métodos es mejor se requiere tener en cuenta el número de caracteres y el origen de estos, pero sobre todo, se deben asumir filosofías diferentes, por lo que algunos autores como Miyamoto y Fitch (1995) sugieren tomar un criterio de optimización simple, mientras que otros como Kim (1993) o Håstad y Björklund (1998), sugieren realizar una comparación de los datos obtenidos por diferentes métodos de análisis.

A pesar de todos los argumentos en favor de la máxima verosimilitud, los resultados obtenidos en este estudio no favorecen al árbol obtenido por éste método, ya que, difieren en la posición del género *Tantilla*, que se introduce dentro del grupo formado por *Conopsis* (Fig. 10a). Esto lo hace muy diferente del resultado obtenido por máxima parsimonia, que es consistente con todos los conjuntos de datos analizados, por separado y en conjunto, lo cual aunque podría pensarse que es una falla de la parsimonia, ya que existen muchos argumentos a favor de la máxima verosimilitud, puede mas bien deberse a una debilidad del último método.

Es necesario mencionar que un resultado obtenido del análisis de la máxima verosimilitud no es la probabilidad de que el árbol sea correcto (Felsenstein, 1981), y que el resultado puede ser tan bueno como la precisión y las suposiciones incluidas en el modelo evolutivo, ya que éste debe describir la evolución de un estado de carácter a lo largo de todos los taxones (Siebert, 1992).

En los últimos años, se han publicado trabajos que lejos de defender al método de la máxima verosimilitud lo critican, sobre todo porque desacreditan a la máxima parsimonia utilizando un argumento que a la postre resulta igual de desacreditador para la máxima verosimilitud. Esto es, se dice que la parsimonia puede ser inconsistente pero no así la máxima verosimilitud, sin embargo, investigaciones estadísticas recientes realizadas con modelos matemáticos por Farris (1999), muestran que la estimación de árboles filogenéticos por máxima verosimilitud puede ser inconsistente en todas las ocasiones, con excepción de los casos más sencillos, por lo que bajo condiciones reales la consistencia de la máxima verosimilitud no puede ser asegurada (Farris, 1999). Así, en la actualidad se sabe que la máxima verosimilitud falla cuando los taxones cercanamente relacionados tienen ramas largas dentro del árbol, lo cual se ha corroborado con datos reales (Siddall, 1998; Siddall y Whiting, 1999) ya que los defensores de éste método (p. ej. Swofford *et al.*, 1996) solo habían probado sus bondades con modelos y no con datos reales, por lo que argumentaban que este método recobra la verdad del árbol modelado más rápidamente cuando los linajes que tienen ramas largas no son taxones hermanos, mientras que en estos casos la parsimonia recobraría el árbol correcto (Siddall, 1998), que es el problema que se observa en

la figura 10. Otras críticas que Siddall y Whiting (1999), le han hecho al método de la máxima verosimilitud son: Que con el número tan grande de modelos posibles ante ellos, los seguidores de éste método no pueden evitar realizar elecciones arbitrarias, tal como sucedía con los feneticistas, por lo que se reduce a cero la superioridad de cualquier modelo elegido; asimismo, hacen la observación de que una serie de taxones pueden no estar en equilibrio con respecto a su composición de bases nitrogenadas o con respecto a su proporción transiciones/transversiones, por lo que las generalizaciones entre estos taxones no proporcionarán relaciones específicas, y la última crítica tiene que ver con el uso de caracteres en este método. Es decir, que debido a que la máxima verosimilitud sólo usa caracteres moleculares (específicamente de DNA), no se puede emplear para toda la diversidad de caracteres, además de que desecha la combinación de todos los caracteres informativos. Por lo tanto estos pueden ser argumentos en favor del resultado obtenido en este trabajo, donde no se apoyan los resultados obtenidos con máxima verosimilitud si se comparan con los resultados derivados de la máxima parsimonia.

### Relaciones de Colubridae

A pesar de la diversidad ecológica y de su larga historia evolutiva, las serpientes son un grupo muy conservador morfológicamente, lo que ha hecho en parte que no se tenga muy clara la resolución de las relaciones supraespecíficas de éstos. Aunque se han realizado algunos estudios

moleculares que tratan de resolver este problema, todavía no hay consenso en cuáles son las relaciones entre las familias de las serpientes (Heise *et al.*, 1995).

Se sabe que las serpientes son monofiléticas, sin embargo, la monofilia de la familia Colubridae no se ha podido establecer del todo. Por ejemplo, el análisis de Heise *et al.* (1995) no sustenta la monofilia de la familia, pero si la de la subfamilia Colubrinae, lo que concuerda con Dowling *et al.* (1983), Cadle (1984) y Dessauer *et al.* (1987). Por lo anterior, los resultados obtenidos implican un mayor conocimiento de las relaciones entre los géneros de la tribu Sonorini (Dowling, 1975), los cuales difieren un poco en lo hipotetizado por autores diversos, sobre todo en lo que se refiere a taxones como *Drymobius*, *Leptophis*, *Salvadora* y *Sympholis*, los cuales según Dowling (1975) forman parte de la subfamilia colubrinae y serían géneros lejanamente relacionados con los Sonorini, mientras que los resultados obtenidos los incluyen dentro de los Sonorini (Dowling, 1975), por lo que no se sustenta el clado de los Sonorini y tampoco su nombre. El clado que relaciona a los géneros cercanamente emparentados con *Conopsis* está por lo tanto formado por los géneros *Chilomeniscus*, *Chionactis*, *Drymobius*, *Ficimia*, *Gyalopion*, *Leptophis*, *Pseudoficimia*, *Salvadora*, *Sonora*, *Stenorrhina* y *Sympholis*.

#### Monofilia de *Conopsis*

Con base en los caracteres morfológicos, se pudo definir que el género *Conopsis* (*sensu* Goyenechea, 1995) es monofilético. Los caracteres que permitieron definirlo son: presentan 17 hileras de escamas en el cuerpo, poseen

el peritoneo negro, exhiben la escama nasal completa, las hembras de éste género carecen de hemipenes o reminiscencias, y son vivíparas y la premaxila presenta un proceso óseo inusual.

Además de estos caracteres morfológicos, la evidencia obtenida al realizar el análisis filogenético con los caracteres moleculares, apoya en un 100% la monofilia del género, sin importar cual de las particiones de datos se utilice.

#### Taxones válidos para *Conopsis*

Tomando como base el cladograma obtenido del consenso estricto de la evidencia total (Fig. 7 c), se pueden tomar varias decisiones con respecto a los taxones que componen al género *Conopsis*. Por un lado, se puede asumir que cada taxón terminal constituye una especie diferente, con lo que el género quedaría formado por los mismos taxones reconocidos hasta ahora, y este trabajo solo habría permitido conocer las relaciones entre las especies, las cuales resultaron un poco distintas a las propuestas anteriormente por Smith y Lafe (1945) quienes proponen que *C. lineata wetmorei* y *C. l. lineata* forman un grupo, así como *C. l. acuta* y *C. amphisticha* forman otro y ambos grupos provienen de *C. l. varians*, lo cual es incongruente con los resultados obtenidos, en donde los clados que se forman son: (*C. l. lineata*+ *C.l.varians*) y (*C.l.wetomrei*+*C. l. acuta*), con lo cual se observa que *C. lineata* es polifilética en los términos en los que fue descrita junto con sus subespecies. Para corroborar si la polifilia de *Conopsis lineata* resultaba más parsimoniosa que la

monofilia de éste taxón, se corrió un análisis condicionandolo a que fuera monofilético. Este análisis resultó en cuatro árboles igualmente parsimoniosos de 4038 pasos, contra los dos árboles de 3983 pasos obtenidos en la evidencia total (Fig. 7c). Además, se realizó una prueba no paramétrica de Wilcoxon, descrita por Larson (1994) y el resultado indicó que el árbol obtenido por la evidencia total es mejor que el obtenido condicionando a *C. lineata* monofilética, por lo que existen diferencias significativas con una  $p < 0.0001$  al comparar entre ambos árboles (Cuadro 5).

Cuadro 5. Resumen de los resultados de la prueba pareada de Wilcoxon (realizada según Larson, 1994) comparando los dos árboles de la evidencia total (1 y 2) y los cuatro árboles condicionando a *Conopsis lineata* monofilética (3-6). El asterisco indica que existen diferencias significativas.

Arbol	Número de pasos	N	Z	p
1	3983 (mejor)			
2	3983	121	0.0000	1.0000
3	4038	147	-4.2090	<0.0001*
4	4038	148	-4.2321	<0.0001*
5	4038	92	-5.4721	<0.0001*
6	4038	93	-5.3667	<0.0001*

Por otro lado, se puede suponer que los taxones que forman los subclados que se observan en todos los análisis, pero sobre todo en el análisis de evidencia total (Fig. 7 c) podrían agruparse en 4 taxones debido a estos resultados y a que no se observaron diferencias ni en distancia "p", ni en frecuencias de bases nitrogenadas, ni en alozimas, aunado a la falta de caracteres morfológicos que permitan diagnosticar efectivamente a cada taxón, esto es, agrupar a las dos especies de cada clado en un taxón: (*Conopsis lineata lineata*+*C. l. varians*)= *C. lineata* . (*C. l. wetmorei*+ *C.l.acuta*)=*C. acuta*. (*C. nasus nasus*+ *C. n. labialis*)= *C. nasus*. (*C. conica*+ *C. megalodon*)= *C. megalodon*. Con este argumento se tendrían cinco taxones que conforman a *Conopsis*, lo cual es congruente con la propuesta de Goyenechea (1995), en donde se concluye que sólo cinco especies conforman al género *Conopsis*: *C. acuta*, *C. biserialis*, *C. lineata*, *C. megalodon* y *C. nasus*.

La especie propuesta como *C. lineata*, compuesta por *C. l. lineata* y *C. l. varians* se fundamenta en varios hechos: 1. Ambos taxones comparten alelos derivados (=sinapomorfías) en 8 loci de enzimas analizadas (Cuadro 6) 2. La frecuencia de bases nitrogenadas es muy similar en ambos taxones, con excepción de C y G, donde *C. l. lineata* tiene unas milésimas de menos y de más respectivamente (Cuadro 7). 3. La comparación de secuencias de ambos taxones obtiene una diferencia proporcional de 0.17, y una proporción transiciones/transversiones = 0.62, lo que significa que ambos valores son los más bajos cuando se compara *C. l. varians* con todos los demás taxones en el estudio (Cuadro 8). 4. La distancia p que se obtiene al comparar ambos taxones (0.16931) también es el valor más bajo cuando se compara *C. l. varians* con las demás especies dentro del género (Cuadro 9), lo que significa que existe muy pocos nucleótidos que cambian en ambas secuencias. 5. La morfología de los dos taxones, la cual es idéntica en presentar escamas prefrontales e internasales pareadas, siete escamas supralabiales, coloración dorsal parda en su mayoría con una línea dorsal conspicua.

La especie propuesta como *C. acuta*, que agrupa a los taxones *C. l. acuta* y *C. l. wetmorei* se sustenta en: 1. Los dos taxones comparten alelos derivados (=sinapomorfías) en 6 loci de las ocho enzimas analizadas (Cuadro 6). 2. La frecuencia de bases nitrogenadas es muy similar en ambos taxones, con excepción de T, donde *C. l. acuta* tiene unas milésimas de más con respecto a *C. l. wetmorei* (Cuadro 7). 3. La comparación de secuencias de ambos taxones obtiene una diferencia proporcional de 0.07, y una proporción

transiciones/transversiones = 0.64, lo que significa que ambos valores son los más bajos cuando se compara *C. l. wetmorei* con todos los demás taxones en el estudio, con excepción de la comparación con *Tantilla*, cuyo valor de la proporción transiciones/transversiones es menor al 0.64. (Cuadro 8). 4. La distancia p que se obtiene al comparar ambos taxones (0.07212) también es el valor más bajo cuando se compara *C. l. wetmorei* con las demás especies dentro del género (Cuadro 9), esto quiere decir que existe una proporción muy pequeña de nucleótidos en donde las dos secuencias son diferentes. 5. La morfología de los dos taxones, la cual es muy similar, ya que ambos presentan escamas prefrontales e internasales pareadas, siete escamas supralabiales, coloración dorsal parda en su mayoría con una hilera media de manchas hexagonales transversales, o alargadas.

La especie propuesta como *C. nasus*, que agrupa a los taxones *C. n. nasus* y *C. n. labialis* se apoya en: 1. Los dos taxones comparten alelos derivados (=sinapomorfías) en 7 loci de las ocho enzimas analizadas (Cuadro 6), el único locus que no comparten es el de la Peptidasa B, la cual varió mucho en todos los taxones. 2. La frecuencia de bases nitrogenadas es muy similar en ambos taxones, con excepción de G, donde *C. n. nasus* tiene unas milésimas de más con respecto a *C. n. labialis* (Cuadro 7). 3. La comparación de secuencias de ambos taxones obtiene una diferencia proporcional de 0.05, y una proporción transiciones/transversiones = 0.1.86, lo que significa que la diferencia proporcional es el valor más bajo cuando se compara *C. n. nasus* con todos los demás taxones en el estudio, pero el valor de la proporción

transición/transversión no es el menor al comparar todos los taxones (Cuadro 8). 4. La distancia  $p$  que se obtiene al comparar ambos taxones (0.04857) también es el valor más bajo cuando se compara *C.n. nasus* con las demás especies dentro del género (Cuadro 9), esto es, existe una proporción muy pequeña de nucleótidos en donde las dos secuencias son diferentes. 5. La morfología de los dos taxones, la cual es idéntica en todos los caracteres morfológicos con excepción del número de escamas supralabiales; ambos presentan escamas prefrontales e internasales fusionadas, coloración dorsal clara en su mayoría con una hilera media de manchas hexagonales. Se considera que el que *C.n. labialis* posea una reducción del número de escamas supralabiales, una autapomorfía, no es evidencia suficiente para que este taxón permanezca como subespecie válida como sugieren Lemus-Espinal *et al.* (en prensa).

La especie propuesta como *C. megalodon*, compuesta por *C. conica* y *C. megalodon* se fundamenta en varios hechos: 1. Ambos taxones comparten alelos derivados (=sinapomorfías) en 3 de los loci de las 8 enzimas analizadas (Cuadro 6) 2. La frecuencia de bases nitrogenadas es muy similar en ambos taxones, con excepción de C y T, donde *C.conica* tiene unas milésimas de más en C y unas milésimas de más en T (Cuadro 7). 3. La comparación de secuencias de ambos taxones obtiene una diferencia proporcional de 0.07, y una proporción transiciones/transversiones = 1.08, lo que significa que el valor de la diferencia proporcional es el más bajo cuando se compara *C. conica* con todos los demás taxones en el estudio, pero la proporción

transiciones/transversiones es menor cuando se compara este taxón con *C. l. varians*, *C. l. lineata* y *C. l. wetmorei* (Cuadro 8). 4. La distancia p que se obtiene al comparar ambos taxones (0.06904) es el valor más bajo cuando se compara *C. conica* con las demás especies dentro del género (Cuadro 9), lo que significa que existe muy pocos nucleótidos que cambian en ambas secuencias. 5. La morfología de los dos taxones, la cual es idéntica en presentar escamas prefrontales e internasales fusionadas, siete escamas supralabiales, coloración dorsal parda en su mayoría con una hilera media de manchas hexagonales. Este taxón es el que menos se sustenta con base en la información molecular, pues solo comparte 3 alelos de las enzimas estudiadas, la distancia p, la diferencia proporcional y la morfología son contundentes.

El taxón *C. biserialis* comparte la mayoría de los alelos de las enzimas estudiadas tanto con *C. nasus nasus* y *C. n. labialis*, lo cual implica que las relaciones entre estos taxones son muy cercanas, por lo menos a este nivel. La frecuencia de bases así como la diferencia proporcional y la proporción de transiciones/transversiones está también dentro de los estándares de los otros taxones. En cuanto a la distancia p se encuentra en los niveles medios cuando se compara este taxón con los otros estudiados, pero las diferencias morfológicas son más conspicuas, ya que presenta las escamas prefrontales e internasales pareadas, tiene siete escamas supralabiales y su coloración dorsal es pardo gris con una serie pareada de manchas dorsales o teselado. Así, esta especie se dejó como válida ya que en ninguno de los análisis se agrupó con ninguna otra, y la evidencia morfológica es única para este taxón.

Cuadro 6. Condición alélica de las alozimas para cada taxón del género *Conopsis*. Se puede observar que los pares de especies comparados comparten la mayoría de los alelos.

Taxón/enzima	Aat	Ldh	Pgi	Pep B	ldh	Mpi	G <sub>1</sub> pdh	Ak
<i>C. biserialis</i>	B	A	A	AB	AE	A	AE	AB
<i>C. nasus labialis</i>	B	AB	A	AB	A	A	BE	B
<i>C. n. nasus</i>	B	AC	A	CD	AB	AB	B	B
<i>C. conica</i>	C	B	A	D	B	AB	B	B
<i>C. megalodon</i>	C	A	A	BC	A	A	AE	B
<i>C. lineata lineata</i>	BC	AB	A	ABC	ABCD	AB	ABD	ABCD
<i>C. l. varians</i>	C	A	A	BD	AB	AB	ABC	BD
<i>C. l. acuta</i>	BCD	AB	A	D	B	A	E	ABE
<i>C. l. wetmorei</i>	C	A	A	BC	AE	A	AE	B

Cuadro 7. Frecuencias de bases nitrogenadas para cada taxón dentro de *Conopsis*.

Taxón	A	C	G	T
<i>C. n. nasus</i>	0.34731	0.24367	0.14478	0.26424
<i>C. n. labialis</i>	0.34707	0.24564	0.13788	0.26941
<i>C. conica</i>	0.35012	0.24858	0.13891	0.26239
<i>C. megalodon</i>	0.35668	0.23697	0.13029	0.27606
<i>C. biserialis</i>	0.34378	0.24980	0.14297	0.26345
<i>C. l. varians</i>	0.35978	0.24195	0.13668	0.26159
<i>C. l. lineata</i>	0.35609	0.23684	0.14309	0.26398
<i>C. l. wetmorei</i>	0.35238	0.24762	0.14286	0.25714
<i>C. l. acuta</i>	0.35108	0.24383	0.14352	0.26157

Cuadro 8. Diferencias entre pares de bases. ti = transiciones, tv = transversiones, dif prop = diferencias proporcionales, rel ti/tv = proporción transiciones / transversiones para cada par de especies comparadas. *Cnn*= *Conopsis nasus nasus*, *Cnl*=*C.n. labialis*, *Cco*= *C. conica*, *Cme*=*C. megalodon*, *Clv*=*C. lineata varians*, *Cll*=*C. l. lineata*, *Clw*= *C. l. wetmorei*, *Cla*= *C.l. acuta*.

Taxones	ti		tv				idénticas				dif	rel	total
	AG	CT	CA	AT	CG	GT	AA	CC	GG	TT	prop	ti/tv	
<i>Cnn vs Cnl</i>	15	24	4	7	5	5	418	285	161	313	0.05	1.86	1237
<i>Cco vs Cme</i>	12	30	9	12	8	10	400	264	139	294	0.07	1.08	1178
<i>Clv vs Cll</i>	34	45	48	55	14	10	367	239	140	264	0.17	0.62	1216
<i>Clw vs Cla</i>	14	21	18	17	11	9	417	284	157	303	0.07	0.64	1251

Cuadro 9. Matriz de distancias "p". Indica la proporción de sitios de nucleótidos donde las dos secuencias comparadas son diferentes. Aco= *Agkistrodon*, Cnn= *Conopsis nasus nasus*, Cnl=C.n. *labialis*, Cco= *C. conica*, Cme=C. *megalodon*, Cbj=C. *biserialis*, Clv=C. *lineata varians*, Clf=C. *l. lineata*, Clw= *C. l. wetmorei*, Cla= *C. l. acuta*. En negritas se resalta los valores de "p" para los pares de especies comparados, en donde el valor es el más pequeño entre las especies del género.

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1 Aco	-								
2 Cnn	0.34150	-							
3 Cnl	0.35729	<b>0.04857</b>							
4 Cco	0.34026	0.09152	0.07367						
5 Cme	0.32437	0.12382	0.10863	<b>0.06904</b>					
6 Cbj	0.33300	0.08882	0.08286	0.08270	0.11593				
7 Clv	0.37690	0.16525	0.16560	0.13896	0.17560	0.15444			
8 Clf	0.35793	0.12962	0.12376	0.09396	0.13480	0.12759	<b>0.16931</b>		
9 Clw	0.34934	0.15199	0.13193	0.12402	0.15088	0.13245	0.21778	0.15342	
10 Cla	0.35023	0.10643	0.10174	0.09869	0.13908	0.10442	0.19571	0.12449	<b>0.07212</b>

## Monografía de *Conopsis*

Las sinonimias así como las especies válidas, su diagnosis y su área de distribución se describen a continuación.

Género: *Conopsis* Günther, 1858.

1858 *Conopsis* Günther. Cat. Col. Snakes p 6. Especie tipo *Conopsis nasus*

1859 *Toluca* Kennicott. In Baird, U.S. and Mexican Bound Surv., II, Rept, p. 23

Especie tipo *Toluca lineata*

1862 *Oxyrhina* Jan (no Agassiz) Arch. Zool. Anat. Fis., II, Fasc. I, pp 59-60. Especie tipo *Oxyrhina varians*

1862 *Achyrrhina* Jan (subgénero) Loc. cit p. 61 Especie tipo *Achyrrhina De Filippii*=  
*Toluca lineata* Kennicott (sin descripción genérica separada).

1862 *Exorhina* Jan (subgénero) Loc cit p. 61 Especie tipo *Exorhina maculata* (sin descripción genérica separada)

1862 *Epirhina* Jan. Loc cit pp 62-63. Especie tipo *Epirhina tessellata* (sin descripción genérica separada)

1869 *Ogmios* Cope. Proc. Amer. Philos. Soc. II, p. 162 Especie tipo *Ogmios varians*  
Jan. Propuesto como sustituto de *Oxyrhina* Jan, previamente ocupado.

**Especie tipo:** *Conopsis nasus* (Günther, 1858) Holotipo BMNH perdido, localidad tipo "California".

Neotipo BMNH 83.4.16.38, Milpas Durango (Goyenechea y Flores-Villela, 2000).

**Diagnosis:** El género *Conopsis* es un género de serpientes vivíparas de la familia de los colúbridos con hábitos excavadores. Son de talla pequeña con una media que va de los 170 a los 215 mm de LHC (intervalo 100-330 mm) y de los 200 a los 250 mm de LT (intervalo 120-377), de cuerpo subcilíndrico, cabeza corta con hocico terminado en punta. Poseen 17 hileras de escamas lisas medioventrales, las escamas anal y caudales se encuentran divididas; tienen de 12 a 14 dientes maxilares cónicos que presentan un surco por lo menos en el último diente; presentan dos escamas internasales, una escama preocular, dos escamas postoculares, una escama rostral terminada en punta, una nasal perforada por la narina, una escama frontal hexagonal, fórmula temporal 1+2, de 2.5 a 3 escamas supralabiales antes del ojo, los hemipenes son de forma subcilíndrica con ornamentación reticulada y con varias espinas grandes en la base. Presentan una

gran variación en las escamas prefrontales e internasales que pueden estar fusionadas o divididas, la loreal puede o no presentarse, aunque se encuentra presente en el 80% de los organismos revisados, los escudos geniales se encuentran separados por una escama en el 90% de los organismos revisados, pero pueden encontrarse unidos o divididos por dos escamas. Las escamas supralabiales son 7 en el 90% de los casos (varían de 7 a 5); las infralabiales son 6 en el 80% de los organismos revisados (variando de 7 a 4). La coloración y manchas tanto dorsales como ventrales son muy variadas; en el dorso van desde un color pardo, pardo claro, canela a grisáceo, pasando por tonalidades verde olivo. Las manchas dorsales pueden constituir desde una serie de manchas hexagonales hasta manchas alargadas, un patrón teselado o de líneas a lo largo del cuerpo, aunque existen organismos sin ningún patrón de manchas dorsales. Ventralmente, son menos variables que dorsalmente, aunque si existe variación; generalmente el vientre es crema, aunque puede existir coloración rojiza o grisácea y sus manchas ventrales pueden ser desde una serie de puntos centrales grandes o pequeños, intercalados o pareados hasta immaculado.

**Distribución:** Es un género endémico de México, se les encuentra desde Chihuahua hasta Oaxaca, distribuyéndose principalmente en bosques de Pino y Pino-encino, aunque también se ha recolectado en bosque de oyamel, matorral xerófilo, matorral submontano y bosque caducifolio, entre los 1700 y los 3200 m.s.n.m.

**Claves para identificación de *Conopsis* adultos.**

- 1a Escamas prefrontales e internasales divididas ..... 2
- 1b Escamas prefrontales e internasales fusionadas ..... 4
  
- 2a Patrón de manchas dorsales hexagonales alargadas con los lados teselado, o dos líneas paravertebrales..... *C. acuta*
- 2b Patrón de manchas dorsales no hexagonal..... 3

- 3a Patrón de manchas dorsales teselado o en dos líneas vertebrales.... *C. biserialis*  
 3b Patrón de manchas dorsales en tres o más líneas o sin patrón..... *C. lineata*
- 4a Patrón de manchas dorsales alargadas y puede tener a los lados un patrón teselado ..... *C. megalodon*  
 4b Patrón de manchas dorsales hexagonales ..... *C. nasus*

***Conopsis acuta* n. comb.**

**Localidad tipo:** Juchitán, Oaxaca.

*Ogmios acutus* Cope 1886 in Ferrari-Perez Proc. U.S. Nat. Mus. 9. p. 189.

*Ogmios acutus* Cope 1887 Bull. U.S. Nat. Mus. 32, p. 82

*Ogmios varians* Cope (non Jan) 1869 Proc. amer. Phil. Soc. p. 162.

*Chionactis diasii acutus* Cope 1898 (1900) Rep. U.S. Nat. Mus p. 943.

*Toluca lineata acuta* (Cope) 1886 Univ. Kansas Sci. Bull. p. 346.

*Toluca lineata wetmorei* Smith 1943 Proc. U.S.N.M. 93(3169) p. 489. **nov. sin.**

**Diagnosis:** Se caracteriza por la combinación de los siguientes caracteres: escamas internasales y prefrontales divididas; coloración dorsal parda aunque pueden existir ejemplares con dorso grisáceo con una línea vertebral de manchas hexagonales alargadas con los lados teselado, o dos líneas paravertebrales oscuras. Ventralmente son de color crema o amarillo-naranja sin manchas o con una hilera de puntos pareados. Se diferencia de *C. nasus* y *C. megalodon* en que ésta presenta las escamas prefrontales e internasales divididas a diferencia de las dos últimas, que las tienen fusionadas, aunque el patrón de manchas dorsales puede ser llegar a ser similar en las tres, pero los organismos adultos de *C. acuta* son más pequeños que las otras dos especies. Se diferencia de *C. lineata* en que no posee líneas continuas a lo largo del dorso y son ligeramente más grandes que ésta especie.

**Descripción:** Esta especie se caracteriza por poseer las escamas prefrontales e internasales divididas; una escama loreal a cada lado de la cabeza, una escama rostral, una nasal perforada por la narina a cada lado de la cabeza, una escama preocular y dos posoculares en ambos lados de la cabeza, una escama frontal

hexagonal que entra en contacto con las prefrontales, fórmula temporal 1+2, 7 escamas supra e infralabiales, 2.5 escamas supralabiales antes del ojo ambos lados de la cabeza; los escudos geniales están separados por una escama. Su coloración dorsal es parda y presenta una línea vertebral de manchas hexagonales alargada con los lados teseado. Ventralmente es color crema sin manchas.

**Medidas:** Los organismos adultos de la especie *Conopsis acuta* tienen como dimensiones promedio 185.78 mm de LHC (120-225 mm), 222.76 mm de LT (153-270 mm), 121.15 ventrales (106-135) y 34.97 caudales (28-42).

**Variación:** Los organismos de éste taxón generalmente presentan una escama loreal a cada lado de la cabeza. Sin embargo, pueden carecer completamente de ella o poseer una escama loreal pequeña en ambos lados de la cabeza. Las escamas supralabiales son por lo general 7 a cada lado de la cabeza, pero existen ejemplares con 6 en ambos lados o también se han observado ejemplares que de un lado de la cabeza poseen 7 y del otro tienen 6 escamas supralabiales. El número de escamas supralabiales antes del ojo varía de 2.5 a 3 escamas de cada lado de la cabeza. Las escamas infralabiales también varían en número de 6-7, aunque se ha registrado un ejemplar que posee 5 infralabiales de un lado y 7 del otro lado de la cabeza. Los dos pares de escudos geniales pueden presentarse separados por una escama o por dos o pueden presentar los dos pares unidos. La coloración dorsal varía de parda a canela, beige o gris, con manchas dorsales que van desde la típica hilera vertebral de manchas hexagonales, la misma hilera pero además dos hileras de manchas paravertebrales, una hilera de manchas hexagonales alargada, una hilera de manchas hexagonales en el primer tercio y teselado en los siguientes tercios, y se han registrado ejemplares con tres líneas dorsales a lo largo del cuerpo pero con la vertebral más conspicua y formando pequeños hexágonos. Con respecto a la coloración ventral, por lo general son color crema o amarillo, aunque se han registrado ejemplares con el vientre crema-gris. Las manchas ventrales de éstos ejemplares varían de una hilera de puntos

grandes o pequeños pareados, puntos en el margen de las escamas ventrales, puntos intercalados en todo el vientre, o completamente immaculados.

**Distribución:** Se distribuye en el este del país, en los estados de Oaxaca, Puebla y Veracruz, en localidades que van de los 1800 a los 2660 m.s.n.m. con vegetación de matorral xerófilo, nopaleras, bosques de pino, pino-encino y oyamel. Se ha recolectado debajo de rocas u hojarasca durante la mayor parte del año, siendo más abundante en los meses de agosto, septiembre y noviembre.

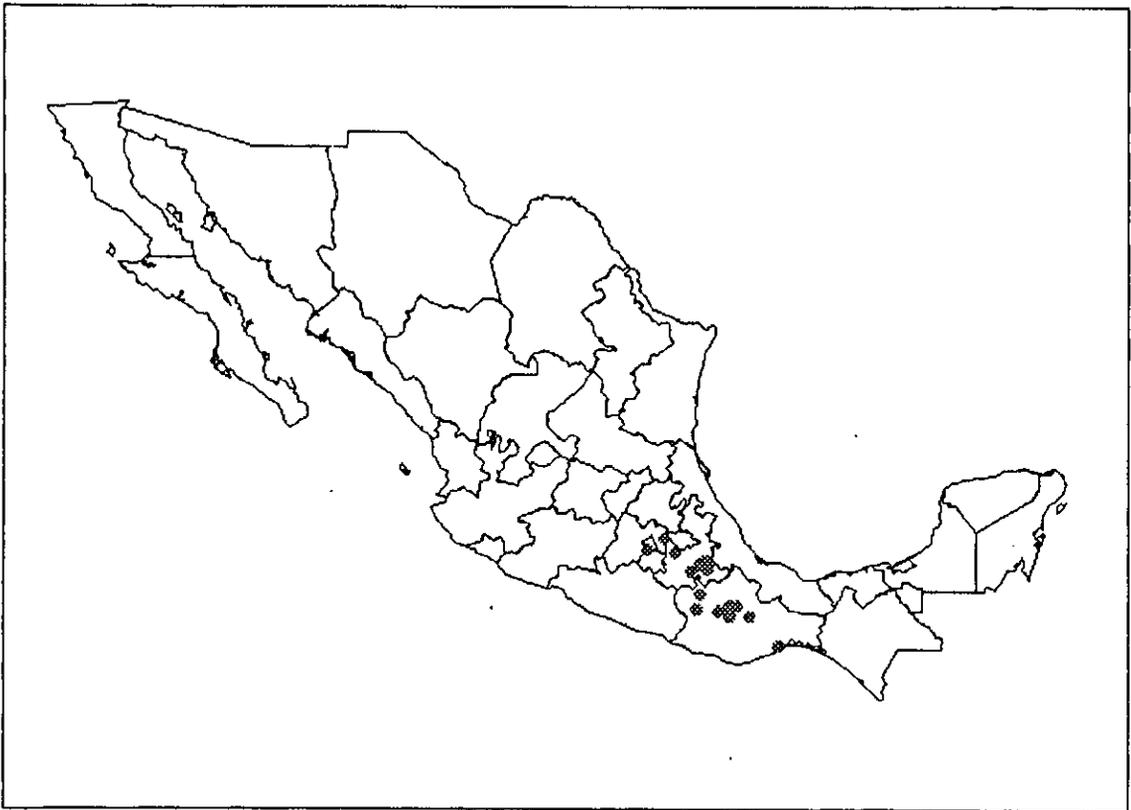


Fig. 11. Mapa de distribución de *Conopsis acuta*.

### ***Conopsis biserialis***

**Holotipo:** EHT-HMS 23648. 10 millas W Villa Victoria, Estado de México.

*Conopsis biserialis* Taylor y Smith 1942 Univ. Kansas Sci. Bull. Zool. p. 333

*Toluca amphisticha* Smith y Laufe 1945 Herpetologica. (3) p. 5. **nov. sin.**

**Diagnosis:** Esta especie se caracteriza por la combinación de los siguientes caracteres: escamas prefrontales e internasales divididas y coloración dorsal

pardo-gris con un patrón de manchas dorsales teselado, pero también se presentan con gran frecuencia dos líneas de manchas que corren a lo largo del cuerpo. Ventralmente presentan una hilera de puntos centrales y el vientre es de color crema. Se distingue de las demás especies del género por su patrón de manchas dorsales característico, que no puede confundirse con ninguna otra.

**Descripción:** Se caracteriza por poseer las escamas prefrontales e internasales divididas, es decir, pareadas; una escama loreal a cada lado de la cabeza, una escama rostral, una nasal perforada por la narina a cada lado de la cabeza, una escama preocular y dos posoculares en ambos lados de la cabeza, una escama frontal hexagonal que entra en contacto con las prefrontales, fórmula temporal 1+2, 7 escamas supralabiales y 6 infralabiales, 2.5 escamas supralabiales antes del ojo a ambos lados de la cabeza; los escudos geniales están separados entre sí por una escama. Su coloración dorsal es parda con un patrón de manchas dorsales teselado. El vientre es color crema y presentan una hilera de puntos centrales a lo largo de éste.

**Medidas:** Los organismos adultos de *Conopsis biserialis* promedian los 196.83 mm de LHC (intervalo 110-330 mm); 236.1 mm de LT (118-377 mm); el número de escamas ventrales es alrededor de 125.51 (112-146) y las escamas caudales son en promedio 33.69 (26-43).

**Variación:** Aunque es una característica distintiva de este taxón poseer las escamas prefrontales e internasales divididas, se han registrado ejemplares que de un lado de la cabeza presentan este carácter mientras que de el otro lado tienen las escamas fusionadas. La escama loreal es muy variable, pueden presentarla en ambos lados de la cabeza o carecer de ella por completo, también pueden presentarla de un lado y carecer de ella del otro lado de la cabeza, o pueden presentar una loreal pequeña de un lado de la cabeza y no presentar ninguna del otro lado. En general poseen 7 escamas supralabiales, pero pueden reducirse a 6,

o presentar 7/6 escamas a cada lado de la cabeza. En general existen 2.5 escamas supralabiales antes del ojo, pero pueden tener 3 escamas antes de éste. Las escamas infralabiales generalmente son 6, aunque pueden presentar 7, 7/6, 6/5 o 5 de cada lado de la cabeza. Los escudos geniales generalmente están divididos por una escama, pero pueden estar unidos o estar separados por dos escamas. La coloración dorsal puede variar de pardo a pardo oscuro, canela, beige, o gris, mientras que el patrón de manchas dorsales puede ser teselado, dos hileras vertebrales a lo largo del cuerpo, aunque también se han registrado ejemplares sin patrón de manchas dorsales aparente, o con dos hileras de manchas en el primer tercio del cuerpo para después convertirse en un patrón teselado. El color ventral es crema aunque también puede ser amarillo, y las manchas ventrales pueden variar desde una hilera de puntos centrales a lo largo del vientre, hilera de puntos pareados, hilera de puntos intercalados, hilera de puntos grandes formando una banda, puntos en forma de medio círculo hasta immaculado.

**Distribución:** Se distribuye en el centro y sur del país, en los estados de Distrito Federal, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla en localidades que van de los 1700 a los 3080 m.s.n.m. con vegetación de bosque de pino y bosque de encino principalmente, aunque también hay registros en bosque mesófilo de montaña. Se ha recolectado debajo de rocas y de troncos durante los meses de enero, junio a septiembre y diciembre, siendo más abundantes de junio a agosto.

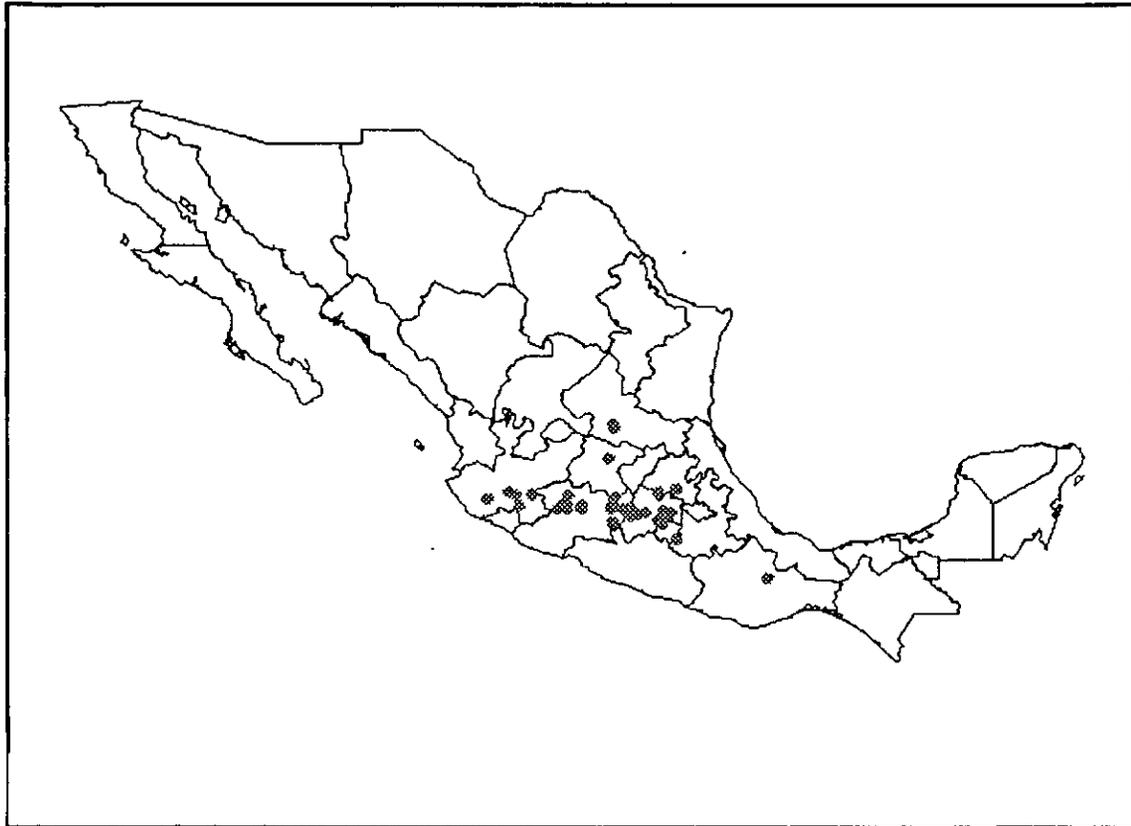


Fig. 12. Mapa de distribución de *Conopsis biserialis*.

### ***Conopsis lineata***

**Localidad tipo:** Valle de México.

*Stenorhina* de Filippii Jan 1857 In. Sist. Rett. Anf. Milano. p. 48 ("Messico"; nomen nudum)

*Toluca lineata* Kennicott 1859. In Baird, Rep. U.S. Mex. Bound. Survey pp. 23-24

*Oxyrhina* (*Achirina*) de Filippii 1862. Jan Arch. Zoöl Anat. Fis, 2, fasc 1. pp. 54,61,75.

*Oxyrhina* de Filippii Jan, 1863. Elenco Sist. Ofid. p. 41.

*Conopsis lineatus* Bocourt 1883. Misc. Sci. Mex. Amer. Cent.étude Rept. Livr. 9. pp. 565-566.

*Conopsis lineata* Dugès. 1896. Mem. soc. cient. Antonio Alzate. 9.p. 413

*Conopsis nasus* Smith 1939. Zoöl Ser. field Mus. nat. Hist. 24, 4, p. 32

*Toluca lineata varians* Jan 1862 Arch. Zoöl Anat. Fis. 2 p. 54. **nov. sin.**

*Stenorhina varians* Jan 1857 Ind. Sist. Rett. Anf. Milano (Cenni sul Museo Civico de Milano) p. 48 (nomen nudum)

*Oxyrhina varians* Jan. 1862. Arch. Zoöl. 2 fasc. 1. pp. 54,60,61,75

*Ogmius varians* Sumichrast 1873. Arch. Sci. Phys. Nat. 46 p. 249.

*Ogmius* (*Oxyrhina*) *variens* Sumichrast 1882 La Nat. 6. p. 42

*Conopsis varians* Bocourt 1883. Miss. Sci. Mex. Amér. Cent. étude Rept. livr 9. p. 566.

*Chionactis varians* Cope 1896. Amer. nat. 30. p. 1021.

*Chionactis diasii* Cope in Ferrari-Perez 1886. Proc. U.S. Nat. Mus. 9. pp. 188-189.

*Chionactis diasii diasii* Cope 1898 (1900) Rep. U.S. Nat. Mus. p. 943.

*Chionactis nasus* Ruthven 1912. Rep. Mich. Acad. Sci. 14 p. 231.

**Diagnosis:** Esta especie se distingue por presentar una combinación de caracteres que comprende a las escamas internasales y prefrontales divididas, con una coloración dorsal parda con tres a cinco líneas que corren a lo largo del cuerpo. Ventralmente son de color crema y no presentan manchas. Este taxón es más pequeño que las otras especies del género. Se diferencia de las otras especies del género por su patrón de coloración dorsal.

**Descripción:** Se caracteriza por presentar las escamas internasales y prefrontales divididas; generalmente no presentan escama loreal; poseen una escama rostral, una nasal perforada por la narina a cada lado de la cabeza, una escama preocular y dos posoculares en ambos lados de la cabeza, una escama frontal hexagonal que entra en contacto con las prefrontales, fórmula temporal 1+2, 7 escamas supralabiales y 6 infralabiales, 2.5 escamas supralabiales antes del ojo a ambos lados de la cabeza; los escudos geniales generalmente están separados entre sí por una escama. Su coloración dorsal es parda con tres a cinco líneas que corren a lo largo del cuerpo. Ventralmente son de color crema y no presentan manchas, salvo en ocasiones donde se observan hileras de pequeños puntos pareados.

**Medidas:** Los adultos de esta especie promedian 175.26 mm de LHC (intervalo 100-273 mm), 214.69 de LT (120-320 mm), las escamas ventrales son en promedio 122.10 (100-140) y las caudales 33.31 (20-49).

**Variación:** Uno de los caracteres que presenta mayor variación en esta especie es la escama loreal, que puede presentarse en ambos lados de la cabeza o pueden carecer de ella, o pueden presentarla de un lado y carecer de ella del otro lado de

la cabeza o pueden presentarla de tamaño pequeño. Las escamas posoculares pueden variar de 2 a 1 en cada lado de la cabeza o pueden poseer 2 de un lado y 1 del otro lado de la cabeza. Las escamas supralabiales pueden ser 7, 7/6, 6 o 6/5; las escamas supralabiales antes del ojo son en la mayoría de los casos 2.5 pero pueden tener 3, 2, 3.5 o variar en los dos lados de la cabeza 3/2.5. Las escamas infralabiales casi siempre son 6 aunque pueden tener 7, 5 o variar de un lado a otro de la cabeza: 7/6, 7/5, 6/5, 6/4, 5/4. Los escudos geniales en su mayoría están divididos entre sí por una escama, por dos, o pueden estar unidos. La coloración dorsal varía de parda a beige, canela, verde olivo, pardo claro, gris y se han registrado organismos amielísticos, con un patrón de manchas dorsales que generalmente consiste de 3 a 5 líneas a lo largo del dorso con la misma intensidad, el mismo patrón pero la línea central más conspicua, sólo una línea vertebral, línea vertebral y teselado. El color del vientre es crema aunque puede ser amarillo, crema-gris, y pardo, generalmente el vientre es immaculado o con un patrón de manchas ventrales consistente en una hilera de puntos pareados, puntos negros intercalados a lo largo del cuerpo, hilera de puntos centrales, puntos esparcidos a lo largo del cuerpo.

**Distribución:** Su área de distribución es al centro y sur del país, comprende los estados de Distrito Federal, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Veracruz, en localidades que van de los 1750 a los 3100 m. s. N. m. con vegetación de matorral xerófilo, nopaleras, bosque de pino, de encino, de pino-encino, de oyamel y también en bosque mesófilo de montaña. Se han recolectado debajo de rocas, troncos, hojarasca, sobre zacatal y dentro de agujeros durante todo el año, siendo más abundantes durante los meses de julio a septiembre.



Fig. 13. Mapa de distribución de *Conopsis lineata*.

***Conopsis megalodon***

**Holotipo:** EHT-HMS 23640. Cerro San Felipe, Oaxaca.

*Toluca megalodon* Taylor y Smith 1942 Univ. Kansas Bull. Sci. Zool. p. 338.

*Toluca conica* Taylor y Smith 1942 Kansas Univ. Sci. Bull. 28(15): 340-343. **nov. sin.**

**Diagnosis:** Esta especie se distingue por una combinación de caracteres que son el presentar las escamas prefrontales internasales fusionadas, generalmente 3 escamas supralabiales antes del ojo, una coloración dorsal parda o rojiza con una línea vertebral de manchas hexagonales y un patrón teselado a los lados del cuerpo y ventralmente es color crema sin manchas. Se distingue de *C. nasus*, única especie con la que se puede confundir, por ser de menor tamaño que esta y por presentar una coloración dorsal rojiza.

**Descripción:** Esta especie se caracteriza por presentar las escamas prefrontales e internasales fusionadas, puede presentar o no una escama loreal a cada lado de la cabeza, posee una escama rostral, una nasal perforada por la narina a cada lado de la cabeza, una escama preocular y dos posoculares en ambos lados de la cabeza, una escama frontal hexagonal que entra en contacto con las internasales, fórmula temporal 1+2, 7 o 6 escamas supralabiales, 6 infralabiales, 3 ó 2.5 escamas supralabiales antes del ojo ambos lados de la cabeza; los escudos geniales están separados por una escama o pueden estar unidos. Su coloración dorsal es parda, o rojiza y presenta una línea vertebral de manchas hexagonales con un patrón teselado a los lados; ventralmente es color crema e immaculado.

**Medidas:** Esta especie tiene dimensiones en los organismos adultos que promedian los 190. mm de LHC (intervalo 107-250 mm), 234.12 mm de LT (130-292 mm); 122.12 escamas ventrales (118-135) y 30.88 caudales (29-49).

**Variación:** Aunque estos organismos presentan las escamas prefrontales e internasales fusionadas, se han registrado algunos con estas escamas divididas. La mayoría carece de escama loreal, pero también se puede presentar una escama a cada lado de la cabeza, o pueden poseer una escama pequeña. Las escamas supralabiales en u mayoría son 7 de cada lado de la cabeza, pero varían en 6 y 7/6 de cada lado de la cabeza, con 2.5 o 3 escamas antes del ojo y 6 infralabiales, que varían ya sean 7, 6/5, 4. Los escudos geniales pueden estar unidos o separados por una o dos escamas. El color dorsal varía de pardo, pardo rojizo, canela, o gris en algunas ocasiones, con manchas dorsales que pueden ser una línea vertebral de manchas hexagonales, una línea vertebral de manchas hexagonales alargadas, o cualquiera de estas dos más teselado, con color ventral crema que varía a blanquecino, amarillo, amarillo-naranja o gris immaculados generalmente, pero pueden encontrarse organismos con puntos en el margen de las escamas, con una hilera de puntos pareados, puntos centrales, puntos intercalados.

**Distribución:** Se distribuye en los estados de Guerrero y Oaxaca, en localidades que van de los 1730 a los 3200 m.s.n.m. con vegetación de bosque de pino, de encino y bosque caducifolio. Se ha recolectado bajo rocas, troncos, tocones y en la carretera durante los meses de abril a diciembre, siendo más abundantes en julio y agosto.



Fig. 14. Mapa de distribución de *Conopsis megalodon*.

### ***Conopsis nasus***

**Holotipo:** perdido; neotipo BMNH 83.4.16.38. Milpas, Durango.

*Conopsis nasus* Günther 1858 Cat. Col. snakes British Mus., London, pp. 6-7.

*Oxyrhina (Exorhina) maculata* Jan 1862 Arch. Zoöl Anat. Fis. 2 p. 54.

*Oxyrhina maculata anomala* Dugès 1869 La Natureza p. 144.

*Conopsis maculatus* Cope 1884 Amer. Nat. p. 162

*Contia nasus* Boulenger 1894 Cat. Snakes British Museum 2d Ed. Vol. 2. pp. 268-269.

*Conopsis [nasus nasus]* Cuesta Terrón 1930 Anal. Inst. Biol. Mex. 1.p. 176

*Conopsis nasus heliae* Cuesta Terrón 1930 Anal. Inst. Biol. Mex. 1.pp. 175-176.

*Conopsis nasus labialis* Tanner 1961 Herpetologica 17(1) p. 15. **nov. sin.**

*Gyalopion atavus* Leviton y Banta 1961 Occ. Pap. Calif. Acad. Sci. 26 p. 2.

**Diagnos:** Se caracteriza por la combinación de los siguientes caracteres: presentar fusionadas las escamas prefrontales e internasales, tener una coloración dorsal clara color canela con manchas vertebrales hexagonales, el vientre con coloración crema y una hilera de puntos negros intercalados; presentan 7 escamas supralabiales y 6 infralabiales (aunque pueden encontrarse poblaciones con menos de estos números de escamas)

**Descripción:** Se caracteriza por presentar las escamas prefrontales e internasales fusionadas; una escama loreal a cada lado de la cabeza, una escama rostral, una nasal perforada por la narina a cada lado de la cabeza, una escama preocular y dos posoculares en ambos lados de la cabeza, una escama frontal hexagonal que entra en contacto con las internasales, fórmula temporal 1+2, 7 o 6 escamas supralabiales, 6 infralabiales, 2.5 ó 2 escamas supralabiales antes del ojo ambos lados de la cabeza; los escudos geniales están separados por una escama o por dos. Su coloración dorsal clara color canela o beige con una hilera de manchas vertebrales hexagonales, el vientre presenta coloración crema y una hilera de puntos negros intercalados.

**Medidas:** Esta especie promedia los 204.20 mm de LHC (intervalo 100-320 mm); 236.80 mm de LT (120-385); las escamas ventrales son en promedio 122.39 (116-138) y las caudales 31.12 (20-43) en individuos adultos.

**Variación:** A pesar de que esta especie se caracteriza por poseer las escamas prefrontales e internasales fusionadas, se han registrado ejemplares con estas escamas divididas. La escama loreal es muy variable, pudiendo presentarla a ambos lados de la cabeza o carecer de ella, o alguna combinación entre grande/pequeña, pequeña/ausente. Se ha registrado variación en la fórmula temporal de 1+2 a 1+2/2+2 en cada lado de la cabeza. Las escamas supralabiales son generalmente 7, aunque pueden encontrarse poblaciones con menos de este número de escamas. Existe una población en Chihuahua donde los organismos

pueden tener hasta 5 o 4 supralabiales, o 7/6, 7/5, 6/5, 5/4. Poseen 3, 2.5 y 2 escamas supralabiales antes del ojo, con 7, 6 7/5, 6/5, 5/4. Los escudos geniales pueden estar divididos por una escama, o por dos escamas, ya sean grandes o pequeñas. Su color dorsal varía de canela a beige, pardo, pardo oscuro, verde olivo con un patrón de manchas dorsales consistente en una hilera vertebral de manchas hexagonales, hilera vertebral de manchas hexagonales y dos paravertebrales, , hilera vertebral de manchas hexagonales alargada, hilera de manchas vertebrales hexagonales sobre una línea vertebral clara. Su color ventral es crema o amarillo, blanquecino o gris y sus manchas ventrales son muy variables pudiendo presentar una hilera de puntos pareados grandes o pequeños, puntos grandes formando una banda, puntos en medio círculo, puntos en el margen de la escama, puntos intercalados, hilera de puntos centrales, e immaculado.

**Distribución:** Su área de distribución comprende desde el norte del país en Chihuahua, hasta el centro, en los estados de Aguascalientes, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas, en localidades que van de los 1515 a los 2950 m.s.n.m. con vegetación de matorral xerófilo, bosque de encino, de pino y de oyamel. Se les ha recolectado bajo rocas o troncos durante todos los meses del año, siendo más abundantes de junio a septiembre.

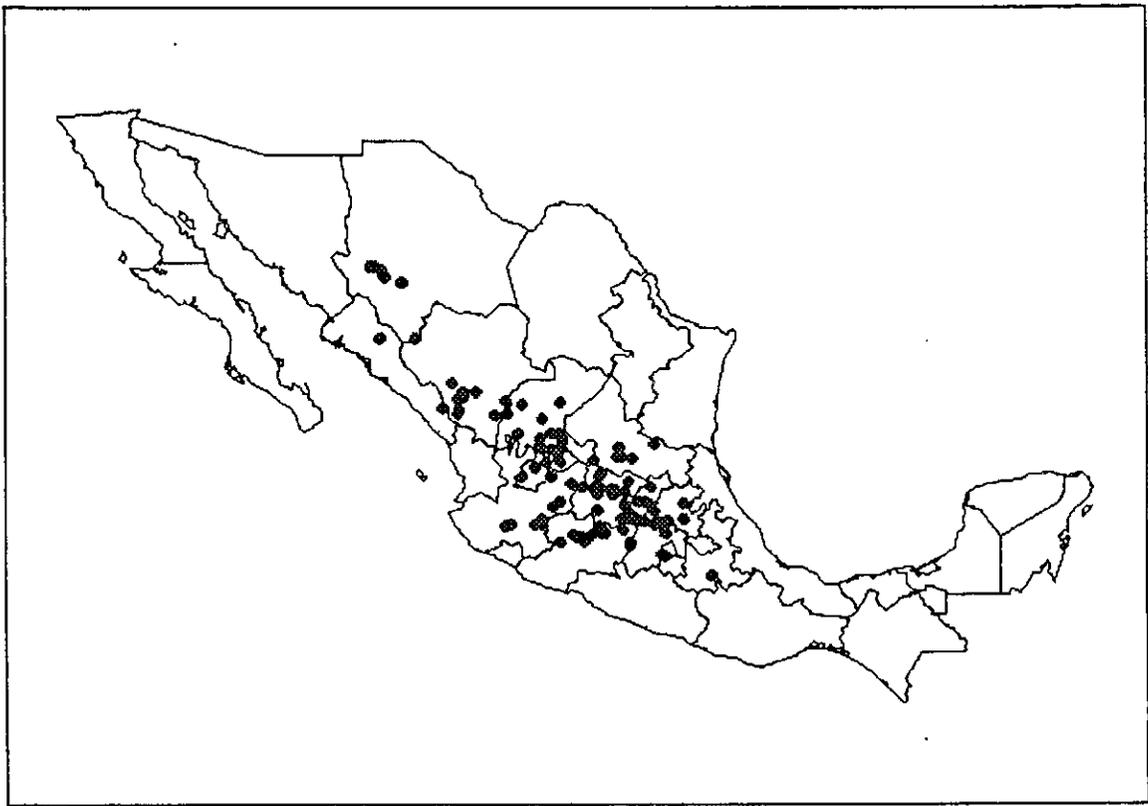


Fig. 15. Mapa de distribución de *Conopsis nasus*.

## 5. Conclusiones

1. El primer objetivo planteado se cumplió satisfactoriamente, esto es, se comprobó la monofilia de *Conopsis* con los caracteres usados tanto morfológicos como moleculares, y se corroboró que ciertos caracteres morfológicos p. ej. color del peritoneo, pueden diagnosticar la monofilia del género.

Se designó un neotipo para *Conopsis nasus* con base en la revisión realizada a los ejemplares de la colección Herpetológica del Museo de Historia Natural (Londres).

2. Se reconocieron las relaciones entre las especies de *Conopsis*, con base en un análisis cladístico usando caracteres morfológicos y moleculares. Además, con base en esto se pudieron delimitar los taxones válidos para el género, los cuales concuerdan con la propuesta de Goyenechea (1995) que incluye solamente cinco taxones: *Conopsis acuta*, *C. biserialis*, *C. lineata*, *C. megalodon* y *C. nasus*.
3. Se realizó un análisis preliminar de los Sonorini, el cual difiere de propuestas previas en cuanto a los géneros que deben considerarse dentro de este grupo, por lo que aunque los resultados presentados son preliminares, no se sustenta el grupo de los Sonorini.

4. Se compararon tres problemas conceptuales en análisis filogenéticos: Codificación de caracteres polimórficos, máxima parsimonia vs máxima verosimilitud y congruencia taxonómica vs congruencia de caracteres, y se concluye con base en los resultados obtenidos que la máxima parsimonia y la congruencia de caracteres son superiores, mientras que el método de codificación de caracteres polimórficos más adecuado resultó el de codificar a los caracteres polimórficos como tal usando el comando "equate", aunque se obtuvo muy poca resolución.

## 6. Literatura Citada

Applied Biosystems Inc. 1994. Sequence Navigator. Ver. 1.01.

Arévalo, E., S.K. Davis y J.W. Sites, Jr. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Central Mexico. *Syst. Biol.* 43: 387-418.

Avise, J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman and Hall. NY.

Barret, M., M.J. Donoghue y E. Sober. 1991. Against consensus. *Syst. Zool.* 40: 486-493.

Bogert, C. y J.A. Oliver. 1945. A preliminary analysis of the herpetofauna of Sonora. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83: 303-425.

Boulenger, G.A. 1984. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Vol. II. Trustees of the British Museum, London.

Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution.* 42: 795-803.

Buckley, L. M. Kearney y K. de Queiroz. en prensa. Slowly-evolving proteins and higher-level snake phylogeny: a reanalysis.

Bull, J.J., J.P. Huelsenbeck, C.W. Cunningham, D.L. Swofford y P.J. Waddell. 1993. Partitioning and Combining Data in Phylogenetic Analysis. *Syst. Biol.* 42: 384-397.

Cadle, J.E. 1984. Molecular systematics of neotropical xenodontine snakes. III. Overview of xenodontine phylogeny and the history of the New World snakes. *Copeia.* 1984: 641-652.

Cadle, J.E. 1988. Phylogenetic relationships among advanced snakes. A molecular perspective. *Univ. Calif. Pub.* 119:1-77.

Campbell, J.A. y D.R. Frost. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: Revisionary notes, description of four species, a phylogenetic analysis, and key. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 216: 1-121.

Carpenter, J.M., J.E. Strassman, S. Turillazzi, C.R. Hughes, C.R. Sols y R. Cervo. 1993. Phylogenetic relationships among paper wasp social parasites and their hosts (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae). *Cladistics.* 9: 129-146.

Chippindale, P.T. y J.J. Wiens. 1994. Weighting, Partitioning and Combining Caracteres in Phylogenetic Analysis. *Syst. Biol.* 43: 278-287.

Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. In: *Current Ornithology*. Johnston, R.F. (ed) New York. 1:159-187.

Cracraft, J. 1989. Cap. 2. Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species cnepts for understanding patterns and processes of differentiation. P. 25-89. In: Otte, D. y J.A. Endler (eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland. Mass.

Crother, B.I. 1990. Is "some better than none" or do allele frequencés contain phylogenetically useful information?. *Cladistics*. 6: 277-281.

Crother, B.I., J.A. Campbell y D.M.Hillis. 1992. Phylogeny and historical biogeography of the palm-pitvipers, genus *Botriechis*: biochemical and morpological evidence. In: *Biology of the pitvipers*. J.A. Campbell y E.D. Brodie Jr. (eds.). Selva, Tyler, TX.

Cunningham, C.W. 1997 a. Can tree incongruence tests predict when data should be combined?. *Mol. Biol. Evol.* 14:733-740.

Cunningham, C.W. 1997 b. Is congruence between data partitions a reliable predictor of phylogenetic accuracy?. *Syst. Biol.* 46: 464-478.

Davis, J.I. y K.C. Nixon. 1992. Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Syst. Biol.* 41: 421-435.

de Queiroz, A. 1993. For consensus (sometimes). *Syst. Biol.* 42: 368-372.

de Queiroz, A., M.J. Donoghue y J. Kim. 1995. Separate versus combined analysis of Phylogenetic evidence. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 657-681.

de Queiroz, A. y R. Lawson. 1994. Phylogenetic relationships of the garter snakes based on DNA sequence and allozyme variation. *Biol. J. Linn. Soc.* 53: 209-229.

DeSalle, R. 1994. Implications of ancient DNA for phylogenetic studies. *Experientia*. 50: 542-550.

Dessauer, H.C., J.E. Cadle y R. Lawson. 1987. Patterns of snake evolution suggested by their proteins. *Fieldana Zool. N.S.* 34: 1-34.

Dowling, H.G. 1959. Classification of the Serpentes: a critical review. *Copeia* 1959: 38-52.

Dowling, H.G. 1975. Yearbook of Herpetology 1974. HHS.

Dowling, H.G. y W.E. Duellman. 1978. Systematic herpetology: a critique. *Quart. Rev. Biol.* 72: 3-30.

Dowling, H.G., R. Highton, G.C. Maha y L.R. Maxson. 1983. Biochemical evaluation of colubrid snake phylogeny. *J. Zool. (London)*. 201: 309-329.

Dowling, H.G., C.A. Hass, S.B. Hedges y R. Highton. 1994. Snake clade revealed by slow-evolving electrophoretic loci. *Mem. 42 Annual Meeting of The Herpetologists's League and 37 Annual Meeting of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Univ of Georgia.* p.20.

Dowling, H.G., C.A. Hass, S.B. Hedges y R. Highton. 1996. Snake relationships revealed by slow-evolving proteins: a preliminary survey. *J. Zool. (London)*. 240: 1-28.

Duellman, W.E. 1961. The amphibians and reptiles of Michoacán, México. *Univ. Kansas Pub. Mus. Nat. Hist.* 15: 1-148.

Eernisse, D.J. y A.G. Kluge. 1993. Taxonomic congruence versus total evidence, an amniote phylogeny inferred from fossils, molecules and morphology. *Mol. Biol. Evol.* 10: 1170-1195.

Eguiarte, L.E., V. Souza, J. Nuñez-Farfán y B. Hernández-Baños. 1997. El análisis filogenético: métodos, problemas y perspectivas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 60: 169-181.

Farris, J.S. 1999. Likelihood and inconsistency. *Cladistics* 15: 199-204.

Felsenstein, J. 1981. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. *Biol. J. Linn. Soc.* 16: 183-196.

Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *J. Mol. Evol.* 17: 368-376.

Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.

Flores-Villela, O., K.M. Kjer, M. Benabib y J.W. Sites Jr. (en prensa). Multiple data sets, congruence, and hypothesis testing for the phylogeny of the basal groups of the lizard genus *Sceloporus* (Squamata, Phrynosomatidae). *Syst. Biol.*

Frost, D.R. y D.M. Hillis. 1990. Species in concept and practice: Herpetological applications. *Herpetologica*. 46: 87-104.

Frost, D.R. y A.G. Kluge. 1994. A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. *Cladistics*. 10: 259-294.

Grismer, L.L. 1990. Relationships, taxonomy and biogeography of the *Masticophis lateralis* complex in Baja California Mexico. *Herpetologica*. 46: 66-77.

Goyenechea, I. 1995. Revisión Taxonómica de los géneros *Conopsis* Günther y *Toluca* Kennicott (Reptilia: Colubridae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. p. 1-61 (Manuscrito inédito).

Goyenechea, I. y O. Flores-Villela. 2000. Designation of a neotype for *Conopsis nasus* (Serpentes: Colubridae). *Copeia* 2000 (1): 285-287.

Goyenechea, I. y O. Flores-Villela. (en prensa). The taxonomic status of the snake genera *Conopsis* and *Toluca* (Colubridae). *J. Herp.*

Günther, A. 1858. Catalogue of Colubrine Snakes in the Collection of the British Museum. Alden & Mowbray Ltd. Alden Press Oxford.

Günther, A. 1893. Reptilia and Batrachia. pp. 97-104. In: *Biologia Centrali-Americana: zoology*. Goodman, F.D. y O. Salvin (eds.). Dulau and Co., London.

Hardy, L. W. 1975. Comparative morphology and evolutionary relationships of the colubrid snake genera *Pseudoficimia*, *Ficimia* and *Gyalopion*. *J. Herp.* 9: 107-152.

Håstad, O. y M. Björklund. 1998. Nucleotide substitution models and estimation of phylogeny. *Mol. Biol. Evol.* 15: 1381-1389.

Hasegawa, M., H. Kishino y T. Yano. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *J. Mol. Evol.* 21: 160-174.

Hebert, P.D.N. y M.J. Beaton. 1989. Methodologies for Allozyme analysis Using Cellulose Acetate Electrophoresis. A Practical Handbook. Helena Laboratories.

Heise, P.J., L.R. Maxen, H. G. Dowling, y S.B. Hedges. 1995. Higher level snake phylogeny inferred from mitochondrial DNA sequences of 12S rRNA and 16S rRNA genes. *Mol. Biol. Evol.* 12: 259-265.

Hillis, D.M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 23-42.

Hillis, D.M., J.J. Bull, M.E. White, M.R. Badgett y J.J. Molineux. 1992. Experimental phylogenetics: generation of a known phylogeny. *Science* 255:589-592.

Hillis, D.M., J.P. Huelsenbeck y C.W. Cunningham. 1994 a. Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science*. 264: 671-677.

Hillis, D.M., J.P. Huelsenbeck y D.L. Swofford. 1994 b. Hoblobin of phylogenetics? *Nature*. 36: 363-364.

Hillis, D.M. y C. Moritz 1990. *Molecular Systematics*. Sinauer Associates Inc. Sunderland Mass. USA.

Hillis, D.M., C. Moritz y B.K.Mable.1996. *Molecular Systematics*. Sinauer Associates Inc. Sunderland Mass. USA.

Höss, M., M. Kohn, S. Pääbo, F. Knauer y W. Schröder. 1992. Excrement analysis by PCR. *Nature*.359: 199.

Huelsenbeck, J.P. 1995. Performance of phylogenetic methods in simulation. *Syst. Biol.* 44: 17-48.

International Union of Biochemistry. 1984. *Enzyme nomenclature*, 1984. Academic Press, Orlando Florida, USA.

Jones, T.R., A.G. Kluge y A.J. Wolf. 1993. When Theories and Metodologies Clash: A phylogenetic reanalysis of the North Ambystomatid Salamanders (Caudata: Ambystomatidae). *Syst. Biol.* 42: 92-102.

Jukes, T.H. y C.R. Cantor. 1969. Evolution of protein molecules. Pp. 21-132. In: *Mammalian protein metabolism*. Academic Press. New York.

Kim, J. 1993. Improving the accuracy of phylogenetic estimation by combining different methods. *Syst. Biol.* 42: 331-340.

Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* 16 : 111-120.

Kishino, H. y M. Hasegawa. 1989. Evaluation of maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in Hominoidea. *J. Mol. Evol.* 29 : 170-179.

Kluge, A.G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Syst. Zool.* 38: 7-25.

- Kluge, A.G. y A.J. Wolf. 1993. Cladistics: What's in a word? *Cladistics*. 9: 183-199.
- Knight, A. y D.P. Mindell. 1994. The phylogenetic relationships of the Colubrinae, Elapidae, and Viperidae and the evolution of the front-fanged venom systems in snakes. *Copeia* 1994: 1-9.
- Kornet, D.J. y H. Turner. 1999. Coding polymorphism for phylogeny reconstruction. *Syst. Biol.* 48: 365-379.
- Kraus, F. y W.M. Brown. 1994. Phylogenetic relationships among Colubroidea: evidence from mitochondrial DNA sequences. Mem. 42 Annual Meeting of The Herpetologists's League and 37 Annual Meeting of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Univ of Georgia. p. 43.
- Kraus, F. y W.M. Brown. 1998. Phylogenetic relationships of colubroid snakes based on mitochondrial DNA sequences. *Zool. J. Linn. Soc.* 122:455-487.
- Lanyon, S.M. 1993. Phylogenetic frameworks: towards a firmer foundation for the comparative approach. *Biol. J. Linn. Soc.* 49: 45-61.
- Larson, A. 1994. The comparison of morphological and molecular data in phylogenetic systematics. *Molecular Ecology and Evolution: approaches and Applications*. Scierwater, B., B. Streit, G.P. Wagner y R. DeSealle (eds.). Suiza.
- Lemus-Espinal, J.A., H.M. Smith y D. Chiszar (en prensa). New distributional data on some species of snakes from Chihuahua, México. *Herp. Rev.*
- Livezey, B.C. 1998. A phylogenetic analysis of geese and swans (Anseriformes: Anserinae), including selected fossil species. *Syst. Biol.* 45: 415-450.
- Mabee, P.M. y J. Humphries. 1993. Coding polymorphic data: examples from allozymes and ontogeny. *Syst. Biol.* 42: 166-181.
- Mardulyn, P. y J. M.Pateels. 1994. Coding allozyme data using step matrices: defining new original states for the ancestral taxa. *Syst. Biol.* 43: 567-572.
- Market, C.L. y F.Moller. 1959. Multiple forms of enzymes: Tissue, ontogenetic, and species-specific patterns. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 45: 753-763.
- Maxam, A.M. y W. Gilbert. 1977. a new method for sequencing DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 74: 560-564.

- McDowell, S.B. 1987. Systematics. In: Snakes: ecology and evolutionary biology. Pp. 3-50. Seigel, R.A., J.T. Collins, S.S. Novak (eds.). New-York MacMillan.
- McKittrick, M.C. y R.M. Zink. 1988. Species concepts in ornithology. *Condor*. 90: 1-14.
- McGuire, J.A. 1996. Phylogenetic systematic of crotaphytid lizards (Reptilia: Iguania: Crotaphytidae). *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 32:1-143.
- Medrano, J.F., E. Aasen y L. Sharrow. 1990. DNA extraction from nucleated red blood cells. *Biotechniques*. 8: 43.
- Mendoza-Quijano, F., O. Flores-Villela y J.W. Sites, Jr. 1998. Genetic variation, species status and phylogenetic relationships in Rose-bellied lizards (*Variabilis* Group) of the genus *Sceloporus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Copeia* 1998: 354-366.
- Mindell, D.P. 1991. Alligning DNA sequences: Homology and Phylogenetic Weighting. pp. 73-89. In: *Phylogenetic analysis of DNA sequences*. M. Miyamoto y J. Cracraft, (eds.). Oxford University Press.
- Mink, D.G. y J. W. Sites Jr. 1996. Species limits, phylogenetic relationships, and origins of viviparity in the *scalaris* complex of the lizard genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae: Sauria). *Herpetologica*. 52: 551-571.
- Miyamoto, M.M. 1985. Consensus cladograms and general classifications. *Cladistics*. 1:186-189.
- Miyamoto, M.M. y W.M. Fitch. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Syst Biol* 64-75.
- Moritz, C. y D. M. Hillis. 1996. Cap. 1. Molecular systematics: Context and controversies. pp. 1-13 In: D.M. Hillis, C. Moritz y B.K. Mable (eds.) *Molecular Systematics* 2º Edición. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts. USA.
- Murphy, R.W. 1993. The phylogenetic analysis of allozyme data: Invalidity of coding alleles by presence/absence and recommended procedures. *Biochem. Syst. And Ecol.* 21: 25-38.
- Murphy, R.W. y K.D. Doyle. 1998. Phylogenetics: frequencies and polymorphic characters in genealogical estimation. *Syst. Biol.* 47: 737-761.

Murphy, R.W. y N.R. Lovejoy. 1998. Punctuated equilibrium or gradualism in the lizard genus *Sceloporus*? Lost in plesiograms and a forest of trees. *Cladistics*. 14:95-103.

Murphy, J.W., J.W. Sites Jr., D.G. Buth y C.H. Haufler. 1990. Proteins I: Isozyme electroforesis pp. 45-126 In: *Molecular Systematics*. D.M. Hillis and C. Moritz (eds.) Sinauer Associates Inc. Sunderland Mass. USA.

Murphy, R.W., J.W. Sites Jr, D.G. Buth y C.H. Haufler. 1996. Cap. 4. Proteins: Isozyme Electrophoresis. Pp. 51-120. In: D.M. Hillis, C. Moritz y B.K. Mable (eds.) *Molecular Systematics 2º Edición*. Sinauer Associates, Sunderland Mass. USA.

Nelson, G. 1979. Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on Adanson's *Familles Des Plantes* (1763-1764). *Syst. Zool.* 28: 1-21.

Nixon, K.C. y Q.D. Wheeler. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*. 6: 211-223.

Palumbi, S., A.Martin, S. Romano, W.O. McMillan, L. Stice y G. Grabowski. 1991. The simple fool's guide to PCR, ver. 2.0. Special publication, Department of Zoology, University of Hawaii, Honolulu Hawaii, U.S.A.

Parkinson, C.L. 1999. Molecular systematics and biogeographical history of pitvipers as determined by mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Copeia* 1999: 576-586.

Posada, D. y K.A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.

Rabb, G.B. y H. Marx. 1973. Major ecological and geographical patterns in the evolution of colubrid snakes. *Evolution*. 27: 69-83.

Reeder, T.W. y J.J. Wiens. 1996. Evolution of the lizard family Phrynosomatidae as inferred from diverse types of data. *Herpetol. Monogr.* 10: 43-84.

Richardson, B.J., P.R. Baverstock y M. Adams. 1986. Allozyme electrophoresis: A handbook for animal systematics and population structure. Academic Press. Sydney Australia.

Rodríguez, F.J., J.L. Oliver, A. Marín y J.R. Medina. 1990. The general stochastic model of nucleotide substitution. *J. Theor. Biol.* 142: 485-501.

Sanger, F., S. Nicklen y A.R. Colson. 1977. DNA sequencing with chain terminating inhibitors. Proc. Natl. Acad. Sci. 74: 5463-5467.

Savitzky, A.H. 1981. Hinged teeth in snakes: an adaptation for swallowing hard-bodied prey. Science. 212: 346-349.

Savitzky, A.H. 1983. Coadapted character complexes among snakes: fossoriality, piscivory and durophagy. Amer. Zool. 23: 396-409.

Savitzky, A.H. 1995. An osteological synapomorphy uniting a lineage of North American colubrid snakes. Seventy-Fifth Annual Meeting of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists. University of Alberta, Edmonton, Canada. p. 175.

Shaffer, H.B., J.M. Clark y F. Kraus. 1991. When molecules and morphology clash: a phylogenetic analysis of North American ambystomatid salamanders (Caudata: Ambystomatidae). Syst. Zool. 40: 284-303.

Siddall, M.E. 1998. Success of parsimony in the four-taxon case: long-branch repulsion by likelihood in the Farris Zone. Cladistics. 14:209-220.

Siddall, M.E. y M.F. Whiting. 1999. Long-branch abstractions. Cladistics. 15: 9-24.

Siebert, D.J. 1992. Cap. 5. Tree statistics; trees and 'confidence'; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its solution. In: Forey, P.L., C.J. Humphries, I.L. Kitching, R.W. Scotland, D.J. Siebert y D. M. Williams. Cladistics. A practical course in systematics. The systematics association publication No.10. Oxford Science Publications.

Smith, H. M. y R.B. Smith. 1976. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. III. John Johnson. USA.

Smith, H.M. y L.E. Laufe. 1945. Notes on a herpetological collection from Oaxaca. Herpetologica. 3: 1-19.

Stickel, W.H. 1943. The mexican snakes of the genera *Sonora* and *Chionactis* with notes on the status of other colubrid genera. Proc. Biol. Soc. Wash. 56: 109-128.

Sullivan, J. 1996. Combining data with different distribution of among-site rate variation. Syst. Biol. 45: 375-380.

Swofford, D.L. 1999. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 4.02b. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois. USA.

Swofford, D.L. y S.H. Bercholer. 1987. Inferring evolutionary trees from gene frequency data under the principle of maximum parsimony. *Syst. Zool.* 36: 293-325.

Swofford, D.L., G.J. Olsen, P.J. Wadden y D.H. Hillis. 1996. Cap. 11. Phylogenetic inference. Pp. 407-514. In: D.M. Hillis, C. Moritz y B.K. Mable (eds.) *Molecular Systematics* 2º Edición. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts, USA.

Taylor, A.C., W.B. Sherwin y R.K. Wayne. 1994. Genetic variation of microsatellite loci in a bottlenecked species: The northern hairy-nosed wombat *Lasiorhinus krefftii*. *Mol. Ecol.* 3: 277-290.

Taylor, E.T. y H.M. Smith. 1942. The snake genera *Conopsis* and *Toluca*. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 28: 325-363.

Templeton, A. 1983. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the evolution of humans and the apes. *Evolution.* 37: 221-244.

Underwood, G. 1967. A contribution to the classification of snakes. London. British Museum.

Wiens, J.J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Syst. Biol.* 44 (4): 482-500.

Wiens, J.J. 1998 a. Combining data sets with different phylogenetic histories. *Syst. Biol.* 47 :568-581.

Wiens, J.J. 1998 b. Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy? *Syst. Biol.* 47:625-640.

Wiens, J.J. (en prensa). Reconstructing phylogenies from allozyme data: comparing method performance with congruence. *Biol. J. Linn. Soc.*

Wiens, J.J. y B.D. Hollingsworth. 2000. War of the iguanas: conflicting molecular and morphological phylogenies and long-branch attraction in iguanid lizards. *Syst. Biol.* 49: 143-159.

Wiens, J.J. y T.W. Reeder. 1995. Combining Data Sets with different Numbers of Taxa for Phylogenetic Analysis. *Syst. Biol.* 44: 548- 558.

Wiens, J.J. y T.W. Reeder. 1997. Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetol. Monogr.* 11:1-101.

Wiens, J.J. y M.R. Servedio. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Syst. Biol.* 46: 332-345.

Zamudio, K.R. y H.W. Greene. 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): Implications for neotropical biogeography, systematics and conservation. *Biol. J. Linn. Soc.* 6 : 421-442.

Zharkikh, A. 1994. Estimation of evolutionary distances between nucleotide sequences. *J. Mol. Vol.* 9 : 315-329.

Anexo 1. Ejemplares revisados para el análisis morfológico. Se enlistan los taxones, los estados, las localidades y los acrónimos del museo y números de catálogo.

***Conopsis acuta*** (se incluyen los ejemplares etiquetados como *Toluca lineata acuta* y *T. l. wetmorei*).

**Oaxaca.** Sin localidad: CUM 40003,41208. KM 156.5 AUTOPISTA TEHUACAN-OAXACA: MZFC 8302-06, 8308. 5.2 MILLAS NE SAN ANDRES CHICAHUAXTLA: AMNH 102923-24, 102926-32. 2 MILLAS E IXTLAN DE JUAREZ: AMNH 91054. SIERRA DE ALOAPANECA, 6.4 MILLAS NE SAN JUAN DEL ESTADO: AMNH 100868. 6 MILLAS NE SAN JUAN DEL ESTADO: AMNH 97906. CERRO DE SAN FELIPE, SAN FELIPE AGUA: AMNH 91058,1008872.5 MILLAS NE MITLA: AMNH 91059-61. 3 MILLAS NE MITLA: AMNH 97918. EL MORAL, 20 MILLAS N TELIXTLAHUACA:AMNH 94701, 94703-11. 1.5 MILLAS SE CIUDAD DE OAXACA: AMNH 97919. 0.5 MILLAS E AYUTLA: AMNH 97920. 1.7 MILLAS N EL MORAL: AMNH 97921-28. 3 MILLAS NW EL PALMAR: AMNH 100869-70. 3 MILLAS SE TLAXIACO: AMNH 102918-22. SAN ANDRES CHICAHUAXTLA: AMNH 99995-95. **Puebla.** 8 KM NE CHAPULCO.:MZFC 8307, 8309-13, 8318-21. 1 MILLA SW PUERTO DEL AIRE, 0.5 MILLAS SW DE LA LINEA ESTATAL: AMNH 97934-58. 11.9 MILLAS SE PUEBLA POR LA 150 ENTRE AZUMBILLA Y ESPERANZA: CAS 165306. 1 MILLA N CACALOAPAN: TCWC 54891-96. 4KM E CHAPULCO: MZFC 3258. **Veracruz.** 2 KM W ACULTZINGO: MZFC 8314-17, 8324-25. PUERTO DEL AIRE: MZFC 8322-23.

***Conopsis biserialis*** (se incluyen los ejemplares etiquetados como *Conopsis biserialis* y *Toluca amphisticha*).

**Distrito Federal.** LOMAS EL CRISTO: TCWC 46434. **Guanajuato.** 15 KM NE GUANAJUATO: IBUNAM 5038. **Hidalgo.** 5 KM SE PACHUCA: TCWC 64978-79. **Jalisco.** 7 MILLAS E TAPALPA, A 2 MILLAS DE ATEMAJAC: AMNH 102514-15. EL RODEO, 6.3 MILLAS NE SAN ANDRES IXTLAN: CAS 144560-61. 6 KM BRECHA NE PUERTA ZAPATERO: IBUNAM 6095. CACAHUAPAN, LAS JOYAS: MZFC 5574. 3 MILLAS WSW MAZAMITLA: KU 42325. E NEVADO DE COLIMA: UMMZ 101930. **Estado de México.** 8 MILLAS N VALLE DE BRAVO: AMNH 118518-27. 6 MILLAS N VALLE DE BRAVO: AMNH 118516-17. 10 MILLAS N, 6 MILLAS E VALLE DE BRAVO: KU 50630-32 CALIXTLAHUACA, N DE TOLUCA: AMNH 89562-65. KM 27 CARRETERA CEMPOALA STA MARTHA CHALMA: IBUNAM 3249, 3252-54. SAN JUAN XOCHICA: IBUNAM 3314. CERRO GORDO: IBUNAM 4038. 5 KM SE SANTA MARIA PIPIOLTEPEC: MZFC 81-83. TENANGO DEL VALLE, CERRO DE TEOTENANGO: MZFC 84. KM 14 CARRETERA OCUILAN-CUERNAVACA: MZFC 5804. 10 MILLAS W VILLA VICTORIA: FMNH 126831. LENGUA DE VACA, 5.5 MILLAS E PUERTO: TCWC 12595-96. 3 MILLAS S BOSENCHAVE, REFUGIO SAN CAYETANO: UMMZ 112992. **Michoacán.** Sin localidad: AMNH 110402. OPOPEO: AMNH 118528. 7.2 MILLAS S PATZCUARO: AMNH 75873-79. 11 MILLAS S PATZCUARO: AMNH 75880. 15 MILLAS S CHARAPAN: CAS 84170. 7 MILLAS N URUAPAN: UMMZ 112547-485 MILLAS S PARACHO: LACM 65254-57. COLONIA IBARRA: IBUNAM 2396. LAGO ZIHUAREN, REGION NE: IBUNAM 4527. 1 KM E NARANJOS: MZFC 817. 15 MILLAS SE ZITACUARO: FMNH 126815,20,22,24,30,42. TANCITARO: FMNH 37091-113, 40815. URUAPAN: UMMZ 121537. 4 MILLAS E PATZCUARO: FMNH 126812. 7 MILLAS NW ZITACUARO: TCWC 33595-97. 6.7 MILLAS N URUAPAN: UMMZ 121538. 12 MILLAS NWN URUAPAN: TCWC 33598. 5 MILLAS N URUAPAN: LACM 58135. 2 MILLAS S SAN MARTIN: FMNH 126839, 8.5 MILLAS N URUAPAN: UMMZ112549-50,149706; KU 69111. 3.8

MILLAS S PARACHO: UMMZ 149707-11. CERRO SAN ANDRES W, 11 MILLAS WNW CIUDAD HIDALGO: UMMZ 101929. 41.15 MILLAS WSW CIUDAD HIDALGO: KU 42326.1 MILLA W MACHO DE AGUA, 9 MILLAS E ZITACUARO: UMMZ 114542. 4.4 MILLAS S CAPACUARO: UMMZ 114543. MACHO DE AGUA: UMMZ 119458. **Morelos.** Sin localidad: CUM 9082-102. 48 KM S DE MEXICO, CAMINO A CUERNAVACA: MLBM 13185. KM 59-60 CARRETERA MEXICO CUERNAVACA: IBUNAM 530. 5 KM S TRES MARIAS: FMNH126813-14, 126821,23,28,33-35;TCWC 7356; IBUNAM 76, 79. KM 63 TRES MARIAS (TRES CUMBRES): FMNH 126838, KM 58 ENTRE TRES MARIAS Y CUERNAVACA: FMNH 126817,19,32,37. KM 61 ENTRE TRES MARIAS Y CUERNAVACA: FMNH 126808-11, 16,25-27,36. TRES CUMBRES: FMNH 75801. 6 KM N CUERNAVACA: IBUNAM 5660. SOBRE DERRAME DEL VOLCAN CHICHINAUTZIN: MZFC 85. 2.5 KM SE DE HUITZILAC (A PARTIR DE LA IGLESIA): MZFC 793. HUITZILAC: IBUNAM 3255, 3255. ALREDEDORES DE HUITZILAC: UTA 12259. 1.5 MILLAS SW HUITZILAC: KU 61251-52; TCWC 7357-76. **Oaxaca.** 0.2 MILLAS W TOTONTEPEC, SIERRA MIXE: UTA 12487-98, 9245. 0.8 KM S TOTONTEPEC, SIERRA MIXE: UTA 14168-76. **Puebla.** TEOTALCO: FMNH 98539-41, 105178. 0.5 MILLAS W PUERTO DEL AIRE: AMNH 117980-83. CACALOAPAN: FMNH 126818. Sin datos de estado. Sin localidad: FMNH 126840, 98538; KU 42327.

***Conopsis lineata*** (se incluyen los ejemplares etiquetados como *Toluca lineata lineata* y *Toluca l. varians*).

**Distrito Federal.** 1.5 MILLAS E SANTA LUCIA: AMNH 18754-55, 19722, 19751-53, 19756-57. CERCA DE CRUZ BLANCA, EN LINEA A LA VENTA: AMNH 19778. SAN JERONIMO, CALLE: AMNH 114573, 117884; IBUNAM 3299, 934. SOBRE COPILCO, ENTRE INSURGENTES Y CIUDAD UNIVERSITARIA: MZFC 503. PEDREGAL DE ROMERO DE TERREROS, AV. INSURGENTES SUR: IBUNAM 2679, 3670. CAMINO AL AJUSCO KM 4, PEDREGAL DE SAN ANGEL: IBUNAM 5492. SIERRA DEL AJUSCO, FALDA W DEL XITILE: IBUNAM 2912; MZFC 615, 75. CIUDAD DE MEXICO: MVZ 32251-52. TACUBAYA: MVZ 12039; UMMZ 99551. OLIVAR DE LOS PADRES, PARTE SW: IBUNAM 4188. SANTA CRUZ XOCHITEPEC: IBUNAM 4011. UNIDAD EL ROSARIO: IBUNAM 4941. COLONIA NOCHEBUENA: IBUNAM 5659. EJIDO SAN NICOLAS CONTRERAS: IBUNAM 1842. COLONIA MARTE (REFORMA-IZTACCIHUATL): IBUNAM 2910. BARRANCA DEL MUERTO: IBUNAM 3741. UNIDAD ARAGON: IBUNAM 3019-20. CAÑADA DE CONTRERAS: MZFC 2310, 2316, 2319; UMMZ 99794. SAN JUAN DE ARAGON: MZFC 77. UNIDAD MORELOS: MZFC 387. SAN ANDRES: USNM139382-83. SANTA ROSA: UMMZ 95178-81, 99898. 23.1 MILLAS NE CIUDAD MEXICO, 0.4 MILLAS W TEPEXPAN: UMMZ 99549. 5.8 MILLAS SW VILLA OBREGON: UMMZ 99550. TEQUIXQUIAC SE PUEBLO, A LO LARGO DEL CANAL: UMMZ 100214. **Guanajuato.** 10 MILLAS NE GUANAJUATO: TCWC 58018-22. 7 MILLAS NE GUANAJUATO: CAS 87176. GUANAJUATO: USNM 9913. 50 KM ENE SAN LUIS DE LA PAZ: IBUNAM 5024-26. 3.2 MILLAS NE SANTA ROSA: FMNH 102714; TCWC 41118-20. 20 MILLAS W XICHU: TCWC 41121-30. 2.8 MILLAS SW LAGUNA DE SERVIN: TCWC 53031-33. **Guerrero.** 2 KM ESE OMILTEME: MZFC 2899. CAMINO A LAS JOYAS, 500 M NW OMILTEME: MZFC 2900, 2902. **Hidalgo.** Sin localidad: CUM 49860,61. COLINA W VICENTE GUERRERO: MLBM 41895-98. 8 MILLAS SE PACHUCA: AMNH 88811. CERCA DE PACHUCA: LACM 103742-43, 38490-91.8 KM SE GUERRERO, POR CARRETERA 105: MVZ 114510, 137783-85, 144501-09, 144511-14. GUERRERO: UMMZ 17245-46; FMNH 99611. 0.7 MILLAS N EL CHICO, POR CARRETERA 105 : LACM 69076-78. EL CHICO: IBUNAM 1025; MVZ 109500, 128982, 164786. PUEBLO NUEVO, EL CHICO: MZFC 3329. 1 KM S SANTA MONICA EN CARRETERA 10: TCWC 54846. 1 MILLA S SANTA MONICA EN CARRETERA 10: LACM 127099-03. 1.7 MILLAS NE REAL DEL MONTE: FMNH 65348-54. SAN MIGUEL REGLA: IBUNAM 4280. PRESA OMILTEPEC, REGION SE: IBUNAM4454. LAGO TECOCOMULCO: IBUNAM 4023, 4823. CERRO CUASASENGO, E SAN LORENZO: MZFC 3340. TULANCINGO: USNM 36271. MINAS VIEJAS: FMNH 99606,

99618, 99643.18 KM SE ACTOPAN: KU 61237-38.TCWC 7340-44:10 MILLAS N AGUA BLANCA. UMMZ 106438-39. 10 MILLAS S APULCO: UMMZ 106440. 500 M NE TEJOCOTAL: MZFC 840. LAGO TEJOCOTOAL, 7 MILLAS E ACAXOCHITLAN: UMMZ118229. Jalisco. EL RODEO, 6.3 MILLAS NE SAN ANDRES IXTLAN: CAS 144574. RANCHO SAYULAPA, 16.2 MILLAS W CIUDAD GUZMAN: CAS 144566-69.10 MILLAS W TAPALPA, POR CARRETERA 33:LACM 67545. 6.5 MILLAS E TAPALPA: LACM 37354-70.11 KM S MAZAMITLA POR CARRETERA 110: MVZ 170783. 3 MILLAS WSW MAZAMITLA: KU 37603-04. 4 MILLAS W MAZAMITLA: KU 29506. Estado de México. 24 MILLAS W TOLUCA: MVZ 76360-61. 23.9 MILLAS NW TOLUCA: MVZ 71348-52.12 MILLAS SW TOLUCA; SE DEL YUCON: AMNH 91601-03. 12 MILLAS NW TOLUCA: UMMZ 105033. 20 KM NE TOLUCA: MZFC 3236. 15 KM W TOLUCA: USNM 110751-54. 9 MILLAS NW TOLUCA: FMNH 102695,99603, 99608, 99615, 99620, 99637.2.7 KM E CARRETERA TOLUCA ATLACOMULCO: IBUNAM 4021. 10 KM E EL ORO, CARRETERA ATLACOMULCO MARAVATIO: IBUNAM 4022. SAN JUAN TEOTIHUACAN, PIRAMIDES: FMNH 102716, 102735; UMMZ 128237; LACM 2546; AMNH 62261-63. SAN MARTIN DE LAS PIRAMIDES: MZFC 76. 2 MILLAS S SAN BARTOLO, CAMINO A VALLE DE BRAVO: AMNH 71383. EL TAJO DE TEQUIXQUIAC: MVZ 88873-75. 3 KM SW CAHUACAN, PUEBLO MIRANDA: IBUNAM 3822. CAHUACAN: IBUNAM 3615, 3644, 3648, 4940. PRESA LA CONCEPCION, 9 KM W CHAPA DE MOTA: IBUNAM 3823 PATHE: IBUNAM 4905. TECAMACHALCO: IBUNAM 5661.CERRO SAN LORENZO, ENTRE CHIMALHUACAN Y SAN ANDRES ATLAPU: IBUNAM 996. CHAPINGO: IBUNAM 2897. DOÑANA GUERRA: MZFC2311. AFUERA DE JOCOTITLAN: MZFC 78. IXTLAHUACA: MZFC 74.10 MILLAS W VILLA VICTORIA: USNM 110755. TIANGUISTENGO: FMNH 99638. CHALCO: FMNH 987. 3 MILLAS NE LOS REYES: KU 39978. 1.2 MILLAS NW SAN BERNABE, S IXTLAHUACA: UMMZ 100213. Michoacán. 12 MILLAS S CHARAPAN: KU216076, 62519-25. 8 MILLAS SE CHARAPAN: KU 37606. 8 MILLAS E CHARAPAN: AMNH 93321-24. 6 MILLAS S DE CHARAPAN: MLBM 30800. 6.4 MILLAS N CHERAN: UMMZ 112546. 4.5 MILLAS NW CHERAN: UMMZ 114527. CHERAN: AMNH 64718. 6.7 MILLAS SW PARACHO DE VERDUZCO POR CARRETERA 37: LACM 130662-63. 3.8 MILLAS S PARACHO: UMMZ 112522, 114525; KU 69124. 2.4 MILLAS S PARACHO: UMMZ 114523-24. 15 MILLAS SE ZITACUARO: FMNH 102702, 179191. 17 MILLAS N URUAPAN: KU 62526. KM 9 CAMINO A URUAPAN: FMNH 102690, 102725, 102728, 102738, 102744. 5 MILLAS NNW URUAPAN: KU 37605. URUAPAN: FMNH 102729. 4 MILLAS E PATZCUARO: FMNH 99617,99621, 99625, 99629, 99632, 99642. 3 MILLAS E PATZCUARO: FMNH 99614,99622-23, 99634, 99641, 99647. 4.4 MILLAS N CAPACUARO: UMMZ 114526. Morelos. 8.6 MILLAS N SAN VICENTE: UTA 4177. 6.9 KM WNW TRES CUMBRES, ZEMPOALA: MVZ144498-500. ZEMPOALA: FMNH 102748; AMNH 65713-16. KM 63 TRES MARIAS (TRES CUMBRES): FMNH 102711, 102739, 102746, 99612. 21 KM NW CUAUTLA: TCWC 7345.12 MILLAS S PUENTE DE IXTLA: FMNH 99626. Oaxaca. KM 156.5 AUTOPISTA TEHUACAN-OAXACA: MZFC 8326. CIUDAD DE OAXACA: FMNH 208161. 2 MILLAS E IXTLAN DE JUAREZ: AMNH 91055. 1.5 MILLA E IXTLAN DE JUAREZ, RANCHO VIVERO TEJA: MVZ 164295-58. CERRO SAN FELIPE: FMNH102692, 102742, 114653. EL MORAL, 20 MILLAS N TELIXTLAHUACA: FMNH 94702. 4 MILLAS SW SAN MARTIN HUAMELULPAN: AMNH 97929-30. 3 MILLAS NE SAN ANDRES CHICAHUAXTLA: AMNH 97931-33.17 MILLAS NW TAMAZULAPAN, 1.5 MILLAS N CAMPO COCONAL:LACM 130664-66. 8.3 MILLAS N GUELATAO, CARRETERA 175: MVZ 164787. 10.4 MILLAS WSW SAN VICENTE LACHIXIO: MVZ 164788. 12 KM N INTERSECCION CAMINO A TLAXIACO: KU 1400080. TLAXIACO: MVZ 197171. 10 MILLAS E TAMAZULAPAN: TCWC 11589. 3 MILLAS W YANHUITLAN:TCWC 11590-95. 0.8 KM W TOTONTEPEC: KU 2009981-83. Puebla. 1.8 MILLAS WSW PUERTO DEL AIRE: LACM 59110-18.TEOTALCO: MNH 102737, 106209, 99604-05, 99607, 99609, 99613, 99616,99624, 99627-28,99630-31, 99633, 99635-36,99639-40, 99644, 99646, 99648-50. 8 KM NE CHAPULCO: LACM 103744; MZFC8327-29, 8334-35, 9340. 2 MILLAS N ZACATEPEC: AMNH 110428. 1 MILLA S TLATLAHUQUITEPEC: AMNH 93325. 3 MILLAS SE ATEMPAN: AMNH 93326. EL SECO: UMMZ 88701. LACM 121863-69. 1 MILLA W CACALOAPAN: UTA 4224-27, 4342-45, 4371, 4587, 6353-54. 1 MILLA N CACALOAPAN. LACM 127104. CACALOAPAN: FMNH 102700, 102707, 102741, 114651-52, 114555, 114657, 114660, 39632; .MZFC 3330. 12 KM N TLAXCO, 1.5 KM N LIMITE CON TLAXCALA: MVZ 131513. 5 MILLAS

E RIO FRIO: MVZ 71353. RIO FRIO: UMMZ 89368. 5 KM SE FRANCISCO I MADERO, REGION N CITLALTEPETL: IBUNAM 4420-21. PIEDRAS ENCIMADAS: IBUNAM 4455. 0.5-1 KM W PUENTE ROJO: MZFC3217-18. AMOZOC: MZFC 3216. 21 KM S CHIGNAHUAPAN: USNM 304922. 11.5 KM S CHIGNAHUAPAN: USNM 304923-24. 10 KM S CHIGNAHUAPAN: MZFC 3532-34, 4798-4800. 8 KM E CHAPULCO: MZFC 5739. INTERSECCION CARRETERAS 140 Y 150: TCWC 54847. 1.6 KM N LIMITE PUEBLA-TLAXCALA POR CARRETERA 119: UTA 12501-31. 8 KM E AZUMBILLA: USNM 110756-59. 4 MILLAS NNE AZUMBILLA: UMMZ 114528. 4.5 KM NE AZUMBILLA POR CARRETERA 125: UTA 22850-57. ENTRE AZUMBILLA Y LAGUNA SAN BERNARDINO: FMNH 112514, 114654. PAJARO VERDE: USNM 110760. 35 KM N TEHUACAN: USNM 110761-62. 9.8 KM N TEHUACAN: KU 137674. TEHUACAN, CAMINO LA VIRGEN: UMMZ 88696-97. TEZIUTLAN: FMNH 112487, 112490-94, 112498, 112500-01, 112503, 112505, 112509-11, 112515, 112518, 112520-21. 10 MILLAS W TEOTALCO: FMNH 102688-89, 102691, 102693, 102696, 102698, 102705-06, 102710, 102712, 102715, 102723-24, 102727, 102731, 102732, 102736, 102745, 102747, 114658. 12 MILLAS N HUAUCHINANGO: KU 39644. 11 MILLAS W HUAUCHINANGO: TCWC 54852-54. 15.6 KM N HUAUCHINANGO: KU 54053. 10 MILLAS ESE HUAUCHINANGO: TCWC 22136-41. 7 KM W HUAUCHINANGO. TCWC 54848-51. COACUALPAN: UMMZ 88703. SAN DIEGO: UMMZ 88704. Querétaro. 20 KM NW SAN JOAQUIN: TCWC 52440. 10.2 MILLAS WSW SAN JOAQUIN: TCWC 41039-43, 41072-77. 12.5 MILLAS W SAN JOAQUIN: TCWC 41038, 41044-52. 2.3 MILLAS SE SAN JOAQUIN: TCWC 41078-117. 1 MILLA E SAN JOAQUIN: TCWC 41053-71. CAMPO ALEGRE, 1 KM N SAN JOAQUIN: MZFC 4285. SAN JOAQUIN: IBUNAM 3697-99. 6.1 MILLAS E PINAL DE AMOLES: TCWC 32983-85. 2.1 MILLAS W PINAL DE AMOLES: TCWC 32946-81, 37725-26, 39282. 1.3 MILLAS S PINAL DE AMOLES: LACM 127094-98. 1.1 MILLAS W PINAL DE AMOLES: TCWC 57154-55. 1 MILLA N PINAL DE AMOLES: TCWC 38382. 1.5 KM S PINAL DE AMOLES: IBUNAM 4057. 0.5 MILLAS S PINAL DE AMOLES: TCWC 45558. PINAL DE AMOLES: TCWC 45548-58. PUERTA DEL CIELO: MZFC 6139. 3.4 MILLAS W VIZARRON: TCWC 57175-80. 2 KM S VIZARRON: MZFC 822. 1.4 MILLAS W VIZARRON: TCWC 57171, 57174. 8 MILLAS E CADEREYTA: TCWC 33085. 2.1 MILLAS SE AMEALCO: TCWC 41033-37. LAZARO VEGA, 7.5 MILLAS N: TCWC 53028. 0.7 MILLAS SW LAGUNA DE SERVIN: TCWC 53029-30. 9.6 MILLAS ENTRONQUE CARRETERA 120: TCWC 57214. 3 KM W ESPERANZA. UMMZ 143732-34. San Luis Potosí. 5 KM S SAN FRANCISCO, 44 KM E SLP, ARRIBA DE ALVAREZ: MVZ 186492. VALLE DE LOS FANTASMAS: UTA 16142-44. JESUS MARIA: USNM 46427. Tlaxcala. 17 MILLAS N SANTA ANA, 13 MILLAS S HUEYOTLIPAN: LACM 67178-82. 2 KM SW TLAXCO: IBUNAM 2920. 3 KM WNW APIZACO: IBUNAM 2919. TLAXCALA: IBUNAM 2921. TECAMACHALCO, 2.5-3 KM N PUEBLA: IBUNAM 2922. ATLIHETZIN: IBUNAM 2923. 3 MILLAS SW APIZACO: UMMZ 126537. Veracruz. AJUCHITLAN: IBUNAM 140-41; USNM 110744-46. 6 MILLAS W LAS VIGAS: MVZ 171536. 4 KM E LAS VIGAS: KU 26562. 4 KM W LAS VIGAS POR CARRETERA 140, LADERA COFRE DE PEROTE: MVZ 106415-23, 106863-67, 114706-07, 137122, 166414. 3.4 MILLAS W LAS VIGAS: UMMZ 121534. 3 KM E LAS VIGAS: KU 24127-28. 3 MILLAS E LAS VIGAS: TCWC 38302; AMNH 81942-46. 2 MILLAS SE LAS VIGAS: UMMZ 112991. 2.2 MILLAS E LAS VIGAS: UMMZ 114529. 2.2 MILLAS W LAS VIGAS: UMMZ 101927-28. 2 KM E LAS VIGAS: KU 26510, 26533-36. 1 KM W LAS VIGAS: KU 26506-09. 26511-32. 0.5 MILLAS E LAS VIGAS: TCWC 54475. LAS VIGAS: FMNH 102704; MVZ 146878, 146976-77; KU 26488-505, 26537-49; USNM 266287. ENTRE LAS VIGAS Y LA JOYA. FMNH 112488, 112495, 112497, 112499, 112504, 112506-07, 112512-13, 112516-17. LA JOYA: MVZ 146974-75. 6 MILLAS SW ACULTZINGO: UMMZ 120235. 6 KM SE LAS VIGAS, EL NEGRO: IBUNAM 3844. 5 MILLAS W ACULTZINGO: USNM 110684-96. 3 KM W ACULTZINGO: KU 26559-61. 2-3 MILLAS SE ACULTZINGO: UMMZ 105032. 2 MILLAS ARRIBA DE ACULTZINGO POR CARRETERA 150: CAS 86041. 2 MILLAS S ACULTZINGO: MVZ 76362-64. 2 KM W ACULTZINGO: USNM 110708-25; MZFC 8331-33, 8336-37. 1.5 MILLAS W ACULTZINGO: FMNH 102697, 102721, 103814-15, 103818, 103828, 103833-34, 103844, 103852, 103854, 103862, 103870. 1.5 MILLAS SW ACULTZINGO: IBUNAM 139, 7; CAS 16204-05. LIMITE CON PUEBLA, W CUMBRE DE ACULTZINGO: KU 105886-87. CUMBRES DE ACULTZINGO: FMNH 99602, 99610, 99619, 99645, 102694, 103827, 103830-31, 103837, 103842, 103857-58,

103868, 1038871, 105648, UMMZ 114530-31, 149712-13; KU 58137-39, 69122. ARRIBA ACULTZINGO: USNM 110697-707. ACULTZINGO: FMNH 98544-45, 102708, 102717, 102719-20, 103816, 103819-26, 103829, 103832, 103834-35, 103838-39, 103841, 103843, 103845, 103847-51, 103855-56, 103859-61, 103864-67, 103869, 103872; USNM 110583, 110671-82; IBUNAM 528-29; UMMZ 88699-700, 88702, 89369, 89371. PUERTO DEL AIRE: MZFC 8330, 8338-39; LACM 121870-93, 67183. 4 MILLAS S ALTOTONGA: AMNH 75871-72. ALTOTONGA: UMMZ 126158. 10 MILLAS N JALAPA: FMNH 39633. JALAPA: CAS 16202-03. 11 KM NNE PEROTE EN CAMINO A TEZIUTLAN: MVZ 14515-19. COFRE DE PEROTE: CAS 135681-85. 25 MILLAS W ORIZABA POR CARRETERA 150: LACM 38492-97, 103745-46. ORIZABA: USNM 110957, 12441; FMNH 1462. SAN MARTIN DE ATLAHUILCO: LACM 121894-99. CRUZ BLANCA: FMNH 102699, 102703, 102709, 102713, 102722, 102726, 102740, 106213; USNM 110747. 1 KM DE PUENTE COLORADO: USNM 110748-50. EL LIMON: FMNH 102718, 102730, 102734, 102743, 106212, 105214-15; UMMZ 88698. CUAUTLAPAN: FMNH 103836. CAMINO ATEQUITLAN PAN DE OLLA: UMMZ 89370. Sin datos de estado. Sin localidad: FMNH 99601, 102701, 102733, 103817, 103840, 103846, 103853, 103863, 103873, 112489, 112496, 112502, 112508, 112519, 114659; UMMZ 128047-49; AMNH 19737-39, 19749, 19763-65; USNM 30551, 32379. CERCA DE MENDOZA, POR CARRETERA 150: MLBM 13183-84.

*Conopsis megalodon* (se incluyen los ejemplares etiquetados como *Toluca conica* y *Toluca megalodon*).

Guerrero. ALREDEDORES DE CHILPANCINGO: AMNH 72492-95. CERCA CHILPANCINGO: MVZ 45087. CHILPANCINGO: FMNH 38397; UMMZ 85703-10. PUERTO CHICO, CAMINO AL CERRO TOTOLTEPEC: CAS 134442-43. 7-9 MILLAS W MAZATLAN: LACM109206-208. CARRIZAL DE BRAVOS: LACM 109261; MVZ 110948. 0.6 MILLAS SW CARRIZAL DE BRAVOS: MVZ 110949. 1 KM W CARRIZAL DE BRAVOS, 5.8 KM W FILO DE CABALLO: MVZ 146979. 1 MILLA N MAZATLAN POR CARRETERA. 95, 13.9 MILLAS W POR CAMINO A ESTACION DE MICROONDAS: MVZ 112397-402, 146980, 172419-20. 38 KM NE TLACOAPA: IBUNAM 6470. SE DE TLACOAPA: IBUNAM 6471-72. 1 MILLA NW OMILTEME: USNM 148895-97. 1.3 KM E OMILTEME: MZFC 2904. OMILTEME: FMNH 100495-96; MZFC 2898, 2901, 2903; USNM 304845-47; UTA 4085-89, 4104, 4110-12, 4425-27, 4453-55, 4481-4495, 4497, 6242-44, 6344-6; KU 87745-46; TCWC 9553-69, 9571; IBUNAM 956. Oaxaca. Sin localidad: CUM 40002, 04-07, 41199, 41209-10. CIUDAD DE OAXACA: AMNH 103127. 5 MILLAS S LLANO DE LAS FLORES, SIERRA DE JUAREZ: AMNH 89568, 89570. 15.4 KM N IXTLAN DE JUAREZ: KU 187312. 2 MILLAS E IXTLAN DE JUAREZ: AMNH 89566, 91056-57, 93228. 1.7 MILLAS E DE IXTLAN DE JUAREZ RANCHO TEJA: AMNH 102946-47, 104377-80, 110621-24, 94712, 97902-04, 97917; MVZ 173542-45. 1.5 MILLA E IXTLAN DE JUAREZ, RANCHO VIVERO TEJA: AMNH 100867. 2 KM E IXTLAN DE JUAREZ: KU 179745. LA CUMBRE: MZFC 8301. CERRO SAN FELIPE, E. BAJO LA CUMBRE DEL ESTUDIANTE: AMNH 89567; MVZ 144491. CERRO SAN FELIPE: AMNH 89569; KU 102531; LACM 109565. 3.3 MILLAS S CUMBRE DEL ESTUDIANTE: AMNH 91051-53. 5.2 MILLAS NE SAN ANDRES CHICAHUAXTLA: AMNH 102925. 2.6 MILLAS W SAN VICENTE LACHIXIO: AMNH 91062-63. 3 KM SW SAN VICENTE LACHIXIO: KU 101160-61; CAS 149945-46. 1 MILLA NW SAN VICENTE LACHIXIO: AMNH 9705, 97907-11. 0.7 MILLAS W SAN VICENTE LACHIXIO: AMNH 97912-13. 1 KM W SAN VICENTE LACHIXIO: AMNH 97914. 0.3 MILLAS NW SAN VICENTE LACHIXIO: AMNH 100864-65. RANCHO BENITO JUAREZ, ARRIBA DE TEOTITLAN DEL VALLE: AMNH 97893-94. EL PUNTO, SIERRA DE ALOAPANECA: AMNH 97895-01, 102948-51; UTA 12500. 4 MILLAS N JALTIANGUIS: AMNH 102944-45. SIERRA DE CUATRO VENADOS, 2-5 MILLAS NW STA INES DEL MONTE, 14-17 MILLAS ZAACHILA: AMNH 99997-99. SIERRA ALOAPANECA, 13.1 MILLAS NE SAN JUAN DEL ESTADO: AMNH 100862-65. SIERRA DE CUATRO VENADOS, 6 MILLAS NW SANTA INES DEL MONTE: AMNH 102933-38. SIERRA DE CUATRO VENADOS, 4 MILLAS E OJO DE AGUA: AMNH

102939-42. SIERRA DE CUATRO VENADOS, 17.7 MILLAS W ZAACHILA:106566-68.25 KM W ZAACHILA: MVZ 164712. LA COFRADIA: AMNH 97915-16,100866, 102943; UMMZ 126157,126833. 1.5 MILLAS S EL PUNTO, ABAJO DE LOMA GRANDE: AMNH 102952. 6.2 MILLAS NW ASUNCION MIXTEPEC: AMNH 103128-29. KM 421, 13 MILLAS N NOCHIXTLAN: LACM 103494.15.6 KM NE SAN JUAN DEL ESTADO: MVZ 144492. 3.1 MILLAS W MACHIN EN CAMINO A COMALTEPEC: MVZ 44493-97. 5.7 KM E LA CUMBRE, CAMINO A YUVILA: IBUNAM 6735, 6737. 21.1 KM W LA CUMBRE POR TERRACERIA; HUAYAPAN: IBUNAM 6736. 36.8 KM NE AYUTLA CARRETERA 179 AYUTLA-TOTONTEPEC: IBUNAM 6734. MONTE ALBAN: UTA 3344. VISTA HERMOSA, SIERRA DE JUAREZ: UTA 12671. SAN JUAN GUIVINI: FMNH120233. 10 KM NNE IXTLAN DE JUAREZ: KU 63893. 12 KM N INTERSECCION CAMINO A TLAXIACO: KU140079.

***Conopsis nasus*** (se incluyen los ejemplares etiquetados como *Conopsis nasus labialis* y *C. n. nasus*).

**Aguascalientes.** 5 MILLAS NE AGUASCALIENTES: AMNH 117976. ENTRE VILLANUEVA Y AGUASCALIENTES: IBUAM 3312. AGUASCALIENTES: UAA 133, 180. UNIVERSIDAD AUTONOMA DE AGUASCALIENTES:UAA 25, 215. JESUS MARIA: UAA 178. LOS ALISOS: UAA 89-91. SAN JOSE GARCIA, 40 KM NW DE LA CONGOJA. UAA 131. SAN FRANCISCO DE LOS ROMO: UAA 191. EL TARAY: UAA 199. Chihuahua. 25 MILLAS S DE CREEL (CAMINO A LA BUFA): CAS 104588; MLBM 16856-62, 17143. 22.5 MILLAS S DE CREEL (CAMINO A LA BUFA): MLBM 169522 MILLAS SE CREEL (CAMINO A LA BUFA): MLBM 14295-98. KM 28 CARRETERA CREEL LA BUFA: MZFC 8564-701 MILLA W LA LAJA (6 MILLAS E MOJARAVICH): MLBM 16854-55. NOROGACHI: AMNH 73753. MOJARACHIC: FMNH 102846. Distrito Federal. ESTE DE SANTA CRUZ: AMNH 19758-62. CERRO DEL CHIQUIHUIITE: AMNH 19779; MZFC 86. CIUDAD DE MEXICO: UMMZ 466614. VILLA DE GUADALUPE, CERRO GUERRERO: IBUNAM 3313; MZFC 89-90,92. Durango. Sin localidad: CUM 49236. 65-70 KM SW CIUDAD DE DURANGO, HACIA LA FLOR: CAS 169786. 2.7 MILLAS N EL PALMITO: CAS 169792. 9.4 MILLAS E LIMITE ESTATAL DGO-SIN POR CARRETERA 40: CAS 23795KM 203 CARRETERA A DURANGO A VILLANUEVA, SINALOA POR CARRETERA 40: MLBM 37225. 8-11 MILLAS NE EL PALMITO, POR CARRETERA 40: CAS 169770.32.5 MILLAS W DURANGO: MLBM 14284-86. 5 MILLAS E DEL SALTO: MLBM 14469. 6 MILLAS NE EL SALTO: AMNH 68367-69. 10 MILLAS E EL SALTO: AMNH 68365-66. OTINAPA: AMNH 68381.1.8 MILLAS NE EL PALMITO: AMNH 106565.16 MILLAS N ESTACION COYOTES: CAS 1697752. 8.8 MILLAS W LA FRAGUITA: LACM 50835-37. 2 MILLAS N NAVAJAS, 42 MILLAS W CIUDAD DE DURANGO: LACM 121315-18. 2 MILLAS E LLANO GRANDE: LACM 125320. EL MADROÑO: LACM 136907. LA MICHILIA: IBUNAM 1827, 2807. EJIDO SAN JUAN DE NUCHIS: IBUNAM 27887. CAMINO A EL MIL DIEZ: MZFC 8560-63. LLANO GRANDE: UTA 7025-26. LAGUNA EL PROGRESO: UMMZ 113624. Guanajuato. Sin localidad: CAS 4411. SAN MIGUEL DE ALLENDE: LACM 67261. 2.3 MILLAS SW SAN MIGUEL ALLENDE: TCWC 58029. TABOADA, 6 MILLAS NW SAN MIGUEL ALLENDE: FMNH 70746.12 MILLAS N SAN MIGUEL ALLENDE: UMMZ 125642, 128143. 11 MILLAS N SAN MIGUEL DE ALLENDE: AMNH 93410-11. MONTE CUBILETE: AMNH 93412. 10 MILLAS E JERECUARO, PUEBLO DE CORONEO: CAS 169837-40. CERCA SANTA ROSA: UMMZ 63941. 4.5 KM SW SANTA ROSA POR CARRETERA 110: UTA 17136. 3.5 KM NE SANTA ROSA POR CARRETERA 110: UTA 17137, 19. 9.3 KM NE SANTA ROSA POR CARRETERA 110: UTA 17138, 40-44. 4.7 MILLAS NE SANTA ROSA: TCWC 40998. GUANAJUATO: USNM 10246, 110663-65. 2.2 MILLAS E SAN JOSE ITURBIDE: TCWC 58030. 13.3 MILLAS E SAN LUIS DE LA PAZ: UMMZ 120222. 3 KM E CORONEO: UMMZ 143722. MARFIL: UAA 192. Hidalgo. AJACUBA: MZFC 3341. RUINAS TULA: MZFC 2154; AMNH 96618. 2 MILLAS SW TLAHUELILPAN: AMNH 96619. 4 MILLAS E YURIRIA: AMNH 96620. GUERRERO: UMMZ 149714, 47800. SAN MIGUEL: UMMZ 47801. VELASCO: UMMZ 56485. XOCHITLAN DE LAS FLORES: IBUNAM 5658. 5 KM ADELANTE DE JASSO: MZFC

617. 2 MILLAS N TEPEAPULCO: UTA 4352. 1.7 MILLAS N MEZQUITITILAN: TCWC 40991-94. Jalisco. 10 MILLAS S LAGOS DE MORENO: AMNH 82022. 2.4 KM NW TAPALPA: UTA 12263-68. 1.8 MILLAS SE ENTRONQUE CARRETERAS 45 Y 80: TCWC 58024-28. ATOTONILCO EL ALTO: KU 106287. 6 MILLAS NE MAZAMITLA: KU 29498. 3.2 KM W ARANDAS: KU 102962. TEOCALTICHE: UAA 188. Estado de México. 4 MILLAS SW ACULCO: AMNH 117977. SIERRA DE GUADALUPE TLAYACAMPA: IBUNAM 3640. SAN FRANCISCO, ADELANTE DE JILOTEPEC: IBUNAM 3771. 15 KM DE TEPOZOTLAN: MZFC 87-88. 22 MILLAS N ACAMBAY: UTA7921. Michoacán. ERONGARICUARO, MARGEN ESTE DEL LAGO PAZCUARO: AMNH 70572. CERCA DE PATZCUARO: FMNH 102844,49-51. CARRETERA 15, LADO N LAGO PAZCUARO, 4 MILLAS W QUIROGA: AMNH 81963. 3 KM E PATZCUARO: UAA 101, 103. 3 MILLAS NE PATZCUARO: AMNH 99142. ORILLA LAGO PATZCUARO: MZFC 2162. PATZCUARO: UMMZ 101926, 99152; MZFC 91. 5 MILLAS E PATZCUARO: FMNH 102939-40,42,45,47,53, 179190. 20.6 KM W JIQUILPAN: UTA 12260-62. NAHUATZEN: USNM 46426. TACICUARO: FMNH 102852; USNM 110666-69. CERCA DE MORELIA: FMNH 102841. 6 MILLAS E MORELIA: TCWC 33603. 10 MILLAS E MORELIA: USNM 110670. 17 MILLAS E MORELIA: IBUNAM 4196. TANCITARO: FMNH 39042-57. 15 MILLAS SE ZITACUARO: FMNH 102848. 3 MILLAS E VISTA HERMOSA: TCWC 33599-01. 3 MILLAS NW ENTRONQUE CON LA CARRETERA ESTATAL 15 Y FEDERAL 15: TCWC 33602. CERCA COJUMATLAN: FMNH 102843. 4 MILLAS S MARAVATIO: KU 44999. 21.7 KM W JIQUILPAN: KU 182681-85. Puebla. 20 KM N TEHUACAN: UMMZ 90764. Querétaro. AJUCHITLAN: UMMZ 137561. 4.8 MILLAS S AMEALCO: LACM 109140. 12.5 MILLAS W SAN JOAQUIN: LACM 109141-42. 0.5 MILLAS E AMEALCO-MEXQUITITLAN, CAMINO A LA PIEDAD: LACM 127083. LOS ESPINOS, 5 MILLAS E CADEREYTA: TCWC 33084. KM 55 CARRETERA CADEREYTA-XILITLA: MZFC 6235. CADEREYTA: UMMZ 99795-96. 0.4 MILLAS SSE AMEALCO-MEZQUITITLAN: TCWC 53038-42. 3 MILLAS SSE AMEALCO: TCWC 38508-09,40989-90. 10.5 MILLAS NNE AMEALCO: TCWC 40995-972. 3 MILLAS SW PUERTA DE LA ALEGRIA: TCWC 53034-37. GALERAS: TCWC 53045-46. QUERETARO: UMMZ 128967, 175591. 0.5 MILLAS NE PINAL DE AMOLES : UMMZ128970. San Luis Potosí. LOS HOYOS, SIERRA DE ALVAREZ, A 30 MILLAS DE SAN LUIS POTOSI: AMNH 118529. ALVAREZ: UTA 6348-52, 7922. 20.5 MILLAS E SAN LUIS POTOSI: UMMZ 120234 91921-26. 22.3 MILLAS SW SAN LUIS POTOSI: UMMZ 99547. 2 MILLAS E PUERTO ALTAMIRA: LACM 109679-81. 3.8 MILLAS NE CIUDAD DEL MAIZ: LACM 109782. VALLE DE LOS FANTASMAS: UTA 12269-70,8307, 9246-49, 9424. SAN FRANCISCO, EN CAÑON SANTA CATARINA: USNM 224185. Sinaloa. 18 MILLAS W EL PALMITO (56 MILLAS E MAZATLAN): MLBM 39385-86. LOBERAS, POR CARRETERA 40 KM 1177, A 80 KM E VILLA UNION: AMNH 102516. 4 KM E LOBERAS, KM 1175, A 12 KM W EL PALMITO: AMNH 106564. 19.2 KM NE SANTA LUCIA. CARRETERA 40: KU 80872. Veracruz. ACULTZINGO: UMMZ 35339,85328-30,85332-36,85340-49. Zacatecas. Sin localidad: KU 85008. 12 MILLAS SE ZACATECAS: CAS 89766, 89772. 8 MILLAS S CHALCHUITES: CAS 95930-33. 35 MILLAS W DURANGO POR CARRETERA 15: CAS 110994. 15 MILLAS S VILLANUEVA: CAS 138876-138878. CERCA MALPASO, 1 MILLAS E ENTRONQUE CAMINO VILLANUEVA: UMMZ 123261. CHICOMOSTOC (QUEMADA) RUINAS CERCA DE VILLANUEVA: MLBM 41298. VILLANUEVA: MZFC8558-59. CERRO SAN MIGUEL, ARROYO COLORADO: IBUNAM 3195. COLONIA HIDALGO: IBUNAM 5129. SAN CRISTOBAL: MZFC 8555-56. 5 MILLAS E TRONCOSO: USNM 224442. TRONCOSO: MZFC 8557. PLATEADO: USNM 46418. 5.1 MILLAS S OJO CALIENTE: USNM 238333. 6 MILLAS S OJO CALIENTE: TCWC 58023. 3 MILLAS NE TEUL DE ORTEGA: UMMZ 118448. 2.3 MILLAS SW LAGUNA VALDERRAMA: UMMZ 118449. Sin datos de estado: Sin localidad: FMNH 102838; USNM 11371, 25362, 30553, 31363-65; AMNH 19540, 19769,19772, 19776.

### *Chionactis occipitalis*

California. EL MIRADOR, PALM SPRINGS: AMNH 57248. SAN DIEGO, BORREGO: AMNH 57419, 126472-73. RIVERSIDE, PALM SPRINGS: AMNH 75605, 76130, 79926. RIVERSIDE,

WHITEWATER: AMNH 60530. RIVERSIDE, INDIAN WELLS: AMNH 60546-47. RIVERSIDE: 18 MILLAS E DESIERTO: AMNH 61575. RIVERSIDE: RANCHO THUNDERBIRD, 10 MILLAS S PALM SPRINGS: AMNH 88232. SAN DIEGO: SAN FELIPE WASH: AMNH 63894-96. SAN DIEGO: BOREGO, VALLE DE SAN FELIPE: AMNH 68493, 73756. SAN DIEGO: CAÑÓN SENTENAC: AMNH 70716. KERN: 0.4 MILLAS NW INTERSECCIÓN CARRETERAS 178 Y 14: AMNH 115588. SAN BERNARDINO: 36.8 MILLAS SE INTERSECCIÓN CARRETERAS 14 Y 395: AMNH 115589. **Arizona.** YUMA: AMNH 64784. **Sonora.** ENTRE SONOYTA Y PUNTA PEÑASCO: AMNH 67268-69. **Sin Estado.** SIN LOCALIDAD: AMNH 66128-29.

### ***Chilomeniscus cinctus***

**Arizona.** TUCSON: AMNH 2550. **Baja California.** 23 MILLAS S EL MÁRMOL: AMNH 94163. SOCORRO: AMNH 64512. **Sonora.** ALAMOS, EN EL RÍO CUCHUJACHI: AMNH 102191, 20 MILLAS S GUAYMAS: AMNH 70692. GUAYMAS: AMNH 66338.

### ***Chilomensicus stramineus***

**Baja California.** EL CHORRO, CERCA DE AGUA CALIENTE: AMNH 87586.

### ***Ficimia olivacea***

**Texas.** CAMERON, 5 MILLAS N BROWNSVILLE: AMNH 99149. HARLINGEN: AMNH 79093. MCMULLEN, 14.2MILLAS W TRES RÍOS: AMNH 126722. 17.2MILLAS W TRES RÍOS: AMNH 126721. **Hidalgo.** JACALA: AMNH 99140. **Nuevo León.** 10.5-26.1 MILLAS E CADEREYTA: AMNH 107282-87. **San Luis Potosí.** 8 MILLAS S VALLES: AMNH 110406. 1 MILLA E DE EL ABRA: AMNH 93416. **Tamaulipas.** 9 MILLAS N CIUDAD VICTORIA: AMNH 110404. 5 MILLAS N CIUDAD VICTORIA: AMNH 110405. **Veracruz.** 11 MILLAS NW TUXPAN: AMNH 93417. 5 MILLAS SE POTRERO DEL LLANO: AMNH 93418. 2MILLAS S TIHUATLAN: AMNH 93419. ENTRE ZAPOTALILLO Y CASTILLO DE TEAYO: AMNH 93420. 1 MILLA S DE ZAPOTALILLO: AMNH 3421. **Sin datos de Estado.** SIN LOCALIDAD: AMNH 19774, 19787-88.

### ***Ficimia publia***

**Nuevo México:** MONTAÑAS LITTLE HATCHET: AMNH 74591. **Chiapas.** HUIXTLA: AMNH 66459. **Oaxaca.** LAGUNA COLORADA, CAMINO A SANTIAGO: AMNH 19741. **SANTA LUCÍA:** AMNH 65896. **TEHUANTEPEC:** AMNH 67961. 12 MILLAS E TEHUANTEPEC: AMNH 88832.

### ***Ficimia streckeri***

**Tamaulipas.** TAMPICO: AMNH64026.

### ***Gyalopion canum***

Arizona. SANTA CRUZ: 0.75 MILLAS NW CAMPAMENTO CALABAZAS: AMNH 107526. 1 MILLA SE PORTAL: AMNH 128237. 6 MILLAS SE PORTAL: AMNH 88243. LÍMITE ESTATAL ARIZONA - NUEVO MÉXICO: AMNH 99346. 10 MILLAS S APACHE: AMNH 102526. Nuevo México. ORILLA DEL LAGO WALTERS: AMNH 3806. 2 MILLAS S INTERSECCIÓN CARRETERAS 338 Y 80: AMNH 99345. 2.5 MILLAS N RODEO: AMNH 128238. Texas. VAL VERDE: 4 MILLAS E LANGTRY: AMNH107361. 3.5 MILLAS S MARATHON: AMNH 126723. Zacatecas. 10 MILLAS SSE RÍO GRANDE: AMNH 117986. 11 MILLAS N RÍO GRANDE: AMNH 117987.

### ***Gyalopion quadrangularis***

Sinaloa. EL DORADO: AMNH 79916. Sonora. 9 MILLAS E NAVOJOA: AMNH 106570. 18 MILLAS SE ALAMOS: AMNH 63718-19. ALAMOS: AMNH 64240.

### ***Pseudoficimia frontalis***

Colima. CERCA DE TONALÁ (JALISCO): AMNH 87609. Estado de México. IXTAPAN DE LA SAL: AMNH 71359. Michoacán. 3.2 MILLAS W INTERSECCIÓN CARRETERAS 120 Y 37: AMNH 107294. Nayarit. 15 MILLAS NE SAN BLAS: AMNH 82152. Sinaloa. 4 MILLAS S CULIACÁN: AMNH 75753.

### ***Sonora aemula***

Sonora. GUIROCOBA: AMNH 63738. ALAMOS: AMNH 102192.

### ***Sonora michoacanensis***

Distrito Federal. LOCALIDAD DUDOSA: AMNH 19714-16. Nayarit. JESÚS MARÍA: AMNH 74951.

### ***Sonora semiannulata***

Arizona. FUERTE VERDE: AMNH 3747. CONDADO GRAHAM: AMNH 111199, 126740. TEMPE: AMNH 135263. Nuevo México. VALENCIA: AMNH 68395. HIDALGO: AMNH 74573, 74727, 84964, 88428. GRANTOR: AMNH 99857. Texas. SAN ANTONIO: AMNH 139410. Chihuahua. 40 MILLAS SE MONTES BIG HATCHET: AMNH 73709. Nuevo León. CERCA DE SALINAS VICTORIA: AMNH 79902. Baja California Sur. 10 MILLAS WSW LA PAZ: AMNH 87611. 5 MILLAS N SAN IGNACIO: AMNH 94164. 22 MILLAS N SAN JOSÉ DE COMONDU: AMNH 97176.

### ***Stenorrhina degenhardtii***

Ecuador. 9 KM E PASAJE: AMNH 119838. Honduras . SAN PEDRO TULA: AMNH 46979. Venezuela. CARACAS: AMNH 59488. EL VALLE: AMNH 59422-23. Oaxaca . JUQUILA: AMNH

110637-38. ENTRE CERRO ATRAVESADO Y SIERRA MADRE, N DE NILTEPEC: AMNH 68880.

***Stenorrhina freminvillii***

Belice. AUGUSTINE: AMNH 126437, 138770. Guatemala. LA AVELLANA: AMNH 112407. SOJIO, 12 KM S DE LA LIBERTAD: AMNH 69968, 69982. Honduras. 10 MILLAS S TALANGA: AMNH 69068. EL ZAMORANO: AMNH 70182. Chiapas. EL REAL: AMNH 66968. PUEBLO NUEVO SOLISTAHUACAN: AMNH 80010-11. Yucatán. CALCEHTOK: AMNH 38827-29.

***Stenorrhina ventralis***

Costa Rica. SANTA CLARA: AMNH 17317.

***Sympholis lippiens***

Sinaloa. 5 MILLAS N CARRETERA 154 , CAMINO A COSALA: AMNH 109461. Sin datos de Estado. SIN LOCALIDAD: AMNH 19768.

## Anexo 2. Protocolos seguidos para la secuenciación del DNA.

Para llevar al cabo la secuenciación se siguen diferentes protocolos, los cuales se detallan a continuación. 1: Extracción del DNA. 2: Amplificación del gen deseado. 3: Visualización del DNA amplificado. 4: Purificación del DNA amplificado. 5: Reacciones de secuenciación. 6: Purificación de las reacciones de secuenciación. 7: Secuenciación.

1: Se extrajo el DNA del hígado de 21 muestras de las 48 serpientes usadas en el análisis de electroforesis (Cuadro 1). Siguiendo el protocolo de Medrano *et al* (1990) diseñado para extraer DNA de cantidades pequeñas de tejido congelado; este método no utiliza fenol/cloroformo, sino que utiliza cloruro de sodio para extraer las proteínas del DNA.

El procedimiento es el siguiente: se colocan aproximadamente 20 mg de tejido en un tubo Eppendorf y se lava tres veces con 1 ml de agua fría, tirando el líquido cada vez. Se agregan 550  $\mu$ l de buffer de lisis<sup>1</sup> hasta que la mezcla se ve clara, inmediatamente se agregan 11  $\mu$ l de proteinasa K<sup>2</sup>; el tejido se macera con ayuda de una punta de micropipeta. Se mezcla en el vórtex y se incuba a 55° C hasta que el tejido se desintegra.

Una hora antes de que se termine de incubar, se agrega 5.5  $\mu$ l de ARNasa A<sup>3</sup>. Si existe tejido sin digerir se puede centrifugar durante 10 minutos a máxima velocidad y el sobrenadante (aprox. 550  $\mu$ l) se transfiere a un nuevo tubo.

Si todo el tejido fue digerido, o, después de centrifugar, se agregan 350  $\mu$ l de cloruro de sodio 5 M y se centrifuga por 30 minutos. Luego se transfieren 450  $\mu$ l del sobrenadante a un nuevo tubo y se le agregan 900  $\mu$ l de etanol absoluto frío. Se invierte la muestra varias veces hasta que se observan "hilos" del DNA en la solución. Para que la precipitación sea completa, las muestras

---

<sup>1</sup> Buffer de lisis : 50 mM Tris HCl, 20 mM EDTA pH 8, 1% SDS sulfato de dodecil sodio, 200 mM NaCl, 1% b mercapto etanol

<sup>2</sup> Proteinasa K ( 10 mg/ml) in agua

<sup>3</sup> ARNasa A (10 mg/ml)

se incuban a  $-20^{\circ}\text{C}$  durante dos horas o toda la noche. Si se dejan toda la noche la temperatura adecuada es  $4^{\circ}\text{C}$ .

Se centrifugan las muestras durante 30 minutos para hacer una pastilla del DNA, por lo tanto se tira el sobrenadante lo más posible, invirtiendo los tubos o con una micropipeta.

Se lava la pastilla del DNA dos veces con 1 ml de etanol al 70% y se centrifuga a 6000 rpm durante 5 minutos. Al salir, cada una de las dos veces se tira el sobrenadante hasta "secar" la pastilla. Luego, las muestras se cubren con "kimwipes" y se incuban a  $37^{\circ}\text{C}$  por 30 minutos o hasta que se sequen.

Se agregan 100  $\mu\text{l}$  de buffer 1XTE<sup>4</sup> y se incuban en seco a  $55^{\circ}\text{C}$  o por calor durante dos horas o hasta que se suspenda la pastilla por medio del vórtex.

2: A partir del DNA que se extrajo, se amplificaron los genes ND4 (que codifica para proteína) y 16S (ARN ribosomal) con la reacción de la polimerasa en cadena (PCR) la cual trabaja desnaturalizando el DNA a altas temperaturas (temperatura de desnaturalización), luego se enfría la solución a una temperatura en que los primers puedan colisionar al azar y se acoplen a los sitios complementarios de las hileras desnaturalizadas del DNA (temperatura de acoplamiento) y luego se eleva la temperatura a la óptima (temperatura de extensión) para que la enzima polimerasa se pegue en el extremo del primer y extienda el DNA del extremo 3' hacia el final, adicionando nucleótidos complementarios al templado de la hilera simple, formando así la doble hilera.

Las reacciones son cíclicas y se repite el calentamiento y enfriamiento de la temperatura, por lo que la cantidad de DNA amplificado incrementa exponencialmente.

El ciclo de PCR que se utilizó es:

94° durante 3 minutos;

94° durante 1 minuto (t. desnaturalización);

35° durante 1 minuto (t. anealing);

---

<sup>4</sup> buffer 1X TE pH 8

75° durante 1 minuto (t. extensión) x 3 ciclos;  
94° durante 1 minuto;  
50° durante 1 minuto;  
72° durante 1 minuto x 35 ciclos;  
4° hasta que se saquen las muestras.

Para poder introducir las muestras a la máquina de PCR, éstas deben prepararse agregando una mezcla maestra para amplificación de DNA de doble cadena. Esta mezcla lleva agua, buffer 10xTAQ, 40mM mezcla de dNTP, 10 µl del Primer 1: ND4 (5'-3'), 10 µl del Primer 2: 16S (3'-5') y 5 unidades/ml Taq. (enzima *Thermophilus aquaticus* polimerasa)

Esta mezcla se pone en tubos para cada muestra y se agrega 1 µl del DNA, luego se llevan los tubos a la máquina de PCR.

3: Después del PCR se prepara un gel de visualización hecho con agarosa, usando fragmentos de DNA "ladder" de 1kb de longitud y se corre una electroforesis por 20 minutos a 100 volts, 35 miliamperes. A mayor cantidad de DNA menor movimiento. Se ponen 4 µl 6xtinta, 4ul de DNA ladder y 4 µl de muestra.

Al término de la electroforesis se coloca el gel en Bromuro de Etilo por 10 a 15 minutos, se enjuaga y se coloca en ega pack para poder visualizarlo en el transiluminador UV y se toma una fotografía.

4: Una vez que se está seguro de que se obtuvo producto de PCR éste se purifica, usando el kit de purificación QIAquick. Este kit purifica productos de PCR tanto de hilera sencilla como de hilera doble desde 100 pb hasta 10kb y solo se requiere de una microcentrífuga, la cual tendrá una velocidad de 13000 rpm.

Se agregan 5 volúmenes de buffer PB a 1 volumen del producto de PCR y se mezclan; se coloca la columna giratoria del QIA en un tubo de 2 ml. Para unir el DNA se aplica la muestra a la columna y se centrifuga de 30 a 60 segundos, se tira el sobrenadante. Se vuelve a colocar la columna en el tubo y

se lava agregando 0.75 ml de buffer PE a la columna y se vuelve a centrifugar de 30 a 60 segundos, se tira el sobrenadante. Se vuelve a colocar la columna y se centrifuga por un minuto a máxima velocidad. Se coloca la columna en un tubo de 1.5 ml. Para formar una pastilla por centrifugación del DNA se agregan 30 a 50 ul de Buffer EB(10mM Tris-HCl pH 8.5) o de agua al centro de la columna y se centrifuga un minuto. El DNA que sale de la columna se debe almacenar a -20° C.

5: El DNA purificado se lleva a la máquina de PCR para llevar a cabo las reacciones de secuenciación.

Se prepara mezcla maestra con el kit DNA.sec y se agregan 80 µl de ésta mezcla, 10 µl de los primers y 5.5 ul de muestra de DNA y se llevan a la máquina. El marcador utilizado fue USB.

6: Para remover terminators marcados que no se incorporaron de las reacciones con la AmpliTaq polimerasa, FS se usó el protocolo simplificado usando el kit "AB/Prism Dye Terminator Cycle Sequencing" con DNA polimerasa amplitaz FS, que usa menos cantidad de marcador en los terminators, por lo tanto se usa una precipitación de un paso para remover los terminators no incorporados de los productos de extensión. Esta precipitación se hace en tubos de microcentrífuga.

Después de terminadas las reacciones de secuenciación, se transfieren 20 µl de los productos de extensión a un tubo de 1.5 ml. Se agregan 2mM MgCl<sub>2</sub> y 37.5 ul de etanol 90% y se usa el vórtex para mezclarlo. Se dejan los tubos cerrados a temperatura ambiente por 10 a 15 minutos para que se precipiten los productos de extensión. Luego se centrifugan de 10 a 20 minutos a máxima velocidad, se aspira el sobrenadante y se tira, tratando de que solo quede la pastilla (sin solución). Se seca la pastilla en un secador por dos horas.

7: Cuando la pastilla está seca está lista para ser secuenciada.

La secuenciación se llevó al cabo en un secuenciador automático ABI 377. Para correr un gel en el secuenciador, se siguen los siguientes pasos:

a) Se debe preparar el gel. b) El gel se polimeriza. c) Se prepara el gel para la corrida y se cargan las muestras. Se corren las muestras durante la noche por 9 horas en total. Al siguiente día se obtiene el gel y se limpian las partes. d) Se obtienen los datos de la corrida, se revisan y se salvan en cartuchos para el Zip drive. e) Se analizan los datos, usando el programa Sequence Navigator (Applied Biosystems, 1994), que es un programa para editar las secuencias.

a) Antes de preparar el gel se deben limpiar los vidrios para el molde usando la solución Alconox y además agua doblemente destilada para enjuagar. Todo se seca perfectamente. También se limpian el peine y los espaciadores. Además se pone la paca, el recogedor de acrilamida, y se ponen los aprieta peines (sin ajustar), para que todo quede armado para vaciar el gel.

El gel se prepara con mezcla fresca de 10xTBE. Esta mezcla se conforma por 108 g de Trizma base, 55 g de ácido bórico y 8.3 g de EDTA.

Se vacía 18 g de urea disuelta en un vaso y se mezcla con 60 mg de APS (acrilamida) y 600 µl de agua, se le agrega 300 µl de APS a la urea, se le agregan 30 µl de tamed y se revuelve con una jeringa.

Se carga una jeringa de 60 ml y se vierte el gel entre los vidrios evitando que se formen burbujas hasta que salga del otro lado. Se coloca el peine, se aseguran tanto el recogedor de acrilamida como el peine.

b) El gel se deja polimerizar por dos horas aproximadamente, cuando el gel está polimerizado se prepara para correrse, se quitan los residuos de acrilamida, se coloca la palangana con buffer (1500 ml : 150XTBE y 1350 ml agua), se ajusta el peine, se monta la placa y se pone el buffer. Se lleva el gel montado con la cámara hacia la máquina y se asegura a ésta. Se cierra la puerta y se enciende el secuenciador.

Después se tiene que preparar la computadora conectada al secuenciador, esto se hace re encendiéndola para verificar que haya suficiente memoria. Se abre el programa ABI prism 377; se pide un archivo nuevo, y se pide una corrida de secuencia, luego se pide una hoja de muestras. Se crea

una hoja de muestra con los datos de la corrida, como el nombre, y duración de la secuenciación. Se salva el archivo.

c) Después de esto se conectan las cámaras de electroforesis, se agrega buffer en el fondo de la cámara, se aprieta el botón Pre-run y se pre-corre el gel por 10 a 20 minutos hasta que el gel se calienta a 45° C.

Se preparan las muestras agregando una dilución 5:1 formamida-azul y 4 µl de muestra. Se usa el vórtex para mezclar. Se centrifuga 30 segundos a máxima velocidad.

Se pone la muestra en el thermolyne a 785° C por 2 minutos y se pasa a hielo.

Mientras en la computadora hay que parar la pre-corrída, se limpian las paredes con una jeringa. Se cargan las muestras colocando dos controles de formamida-azul en las líneas 0 y 37, y corriendo por 2 minutos, se vuelve a parar la corrida y se cargan las muestras (pares o impares) colocando 1.8 µl de muestra en cada pozo. Se le da la instrucción "resume" por 5 minutos. Se para la corrida con pausa y se cargan las muestras faltantes. Se coloca la placa térmica, se para la pre-corrída, se le pide corrida y se deja que el gel corra por 9 horas.

d) Al terminar la secuenciación se apaga la máquina y se desconectan las cámaras, se remueve la placa térmica. Se saca la cámara y se lava todo con soluciónalconox.

Las secuencias se salvan en un cartucho para el "Zip-drive" y se cargan en el disco duro de la computadora en donde se van a correr los análisis con PAUP, pero previo al análisis, las secuencias obtenidas se tienen que editar con el programa Seq.Navigator 2 (Applied Biosystems, 1994).

e) Para llevar a cabo este paso, es necesario utilizar las secuencias del gen ND4 y de leucina (complementarias) para cada muestra y/o el fragmento 16S ar y br (complementarios). Se abre una nueva pantalla y se importan las dos secuencias que se quieren comparar. Se limpian de los nucleótidos no leídos al final de ambas secuencias borrándolos. Una de las secuencias se hace el

complemento inverso de la otra, utilizando el comando "Reverse Complement Sequence". A partir de estas secuencias, se crea la sombra de ambas, que es una hilera de guiones y asteriscos intermedia a las dos secuencias, y se utiliza para comparar las posiciones en que los nucleótidos de ambas secuencias coinciden y en cuales no. Los lugares en los que no hay coincidencia, se observan asteriscos, en los que coinciden se observan guiones. Se alinean las secuencias con la opción de Alineación comparativa que proporciona el programa. A partir de este momento se pueden observar los electroferogramas, y con base en estos y la sombra, se comparan las secuencias para ir editándolas.

### Anexo 3. Descripción de los Caracteres para Sonorini y *Conopsis*

**1: Rostral.** Esta escama varía en la forma en que termina, y puede ser chata, puntiaguda, con proyección hacia arriba y chata hacia abajo. *Chionactis* y *Sympholis* la tienen chata; *Conopsis* y *Stenorrhina* la tienen con terminación en punta. Es importante mencionar que algunos ejemplares de *Conopsis* pueden tener esta escama chata, pero el número fue muy pequeño por lo que se tomó como en punta, sin polimorfismos. *Ficimia* y *Gyalopion* tienen esta escama con terminación en proyección hacia arriba. *Chionactis* tiene la escama chata con una cierta proyección hacia abajo y en *Pseudoficimia* se observan dos formas, tanto en punta como con proyección hacia arriba.

**2: Frontal.** Se observaron dos formas distintas para esta escama, hexagonal y pentagonal. Los géneros con la frontal pentagonal son: *Ficimia*; *Gyalopion*, *Pseudoficimia* y *Sonora*. *Chionactis*, *Chilomeniscus*, *Conopsis* y *Stenorrhina* tienen la frontal hexagonal.

**3: Anal.** La escama anal se puede encontrar entera o dividida, además se observó polimorfismo en *Gyalopion* género con dos especies, donde una la presenta entera y la otra dividida. *Ficimia* y *Sympholis* tienen la escama anal entera y todos los otros géneros la tienen dividida.

**4: Prefrontal.** Esta escama, que se encuentra pareada, puede estar presente o ausente (fusionada con las escamas internasales). Se observa presente en la mayoría de los géneros. Sólo en *Sympholis* está ausente y en *Conopsis* muestra polimorfismo ya que algunas especies del género la presentan y otras la tienen fusionada con la internasal.

**5: Internasal.** Todos los géneros examinados presentan dos escamas internasales; sin embargo, en *Gyalopion* éstas son más pequeñas que las

prefrontales, mientras que en los otros géneros ambas escamas son de igual tamaño.

**6: Loreal.** Ésta puede estar presente o ausente, pero también se ha visto gran variación intragenérica. *Chionactis* y *Sonora* la exhiben. En *Ficimia* y *Sympholis* está ausente y en *Conopsis*, *Gyalopion*, *Pseudoficimia* y *Stenorrhina* puede o no estar presente.

**7: Hileras de escamas a la mitad del cuerpo.** Éste es un carácter variable pero constante dentro de los géneros. Existen géneros que tienen de 15 a 17 hileras, otros 13, algunos más 18 o 20 y otros 17, por lo que se tomaron 3 estados de carácter: 17 escamas, menos de 17 y más de 17. Entonces, *Conopsis*, *Ficimia*, *Gyalopion* y *Pseudoficimia* tienen 17; *Chionactis*, *Chilomeniscus*, *Sonora* y *Stenorrhina* menos de 17 y *Sympholis* más de 17.

**8: Peritoneo.** Este carácter es constante para todos los géneros examinados (claro) con excepción de *Conopsis* que lo tiene obscuro.

**9: Nasal.** La escama nasal puede presentarse entera, perforada por la narina o ausente, es decir, fusionada con la internasal o primer supralabial. La mayoría de los géneros examinados tienen la nasal entera, *Chilomeniscus*, *Ficimia* y *Stenorrhina* la tienen fusionada y en *Gyalopion* es variable.

**10: Internasal.** De acuerdo al carácter anterior, existe la posibilidad de que la internasal se fusione con la nasal o que se presente como escama independiente. Se observa presente en: *Chionactis*, *Conopsis*, *Pseudoficimia*, *Sonora* y *Sympholis* y fusionada en *Chilomeniscus*, *Ficimia*, *Gyalopion* y *Stenorrhina*.

**11: Rostral.** Esta escama puede penetrar en las escamas prefrontales y de esta forma divide a las internasales. Los géneros en donde la escama penetra son:

*Chilomeniscus*, *Ficimia* y *Gyalopion* y no penetra más allá de las prefrontales en los otros géneros.

**12: Modo de Reproducción.** *Conopsis* tiene crías vivíparas, mientras que todos los otros géneros tienen crías ovíparas.

Los caracteres de coloración y manchas son caracteres muy variables en los géneros examinados.

**13: Coloración Dorsal.** Se codificaron ocho estados de carácter que corresponden a diferentes colores dorsales: coloración parda obscuro, parda, canela, beige, verde olivo, gris, amarillo y color naranja. En la mayoría de los géneros las especies se diferencian por el color dorsal así que dentro de los géneros se observaron polimorfismos. *Chilomeniscus*, *Gyalopion*, *Sympholis* y *Sonora* son de color beige, mientras que los demás géneros son polimórficos para mas de un estado de carácter. *Chionactis* puede ser beige o amarillo; *Conopsis* puede presentar coloración parda, canela o beige; *Ficimia* y *Stenorrhina* tienen una coloración parda obscuro o verde olivo; *Pseudoficimia* puede ser pardo obscuro, beige o color naranja.

**14: Manchas Dorsales.** Para este carácter se codificaron ocho estados de carácter, que son: sin patrón de manchas, banda alrededor del cuerpo o anillo, hilera vertebral hexagonal clara, hilera vertebral hexagonal teselada, teselado, dos hileras paravertebrales y teselado, hilera vertebral hexagonal con dos paravertebrales y 3 o 5 líneas, la media muy conspicua. En este carácter también se observan polimorfismos dentro de los géneros. *Chionactis* y *Sympholis* no presentan patrón de manchas; *Pseudoficimia* presenta una hilera vertebral hexagonal clara; *Gyalopion* posee una hilera vertebral hexagonal y dos paravertebrales, mientras que los otros géneros son polimórficos: *Chilomensicus* y *Sonora* pueden no presentar manchas dorsales o presentar una hilera vertebral hexagonal y dos paravertebrales; *Conopsis* puede presentar seis de los ocho

estados de carácter con lo que es el género más variable para éste carácter. Los estados de carácter que no se observan en este género son: una banda o anillo y ausencia de patrón de manchas dorsales; *Ficimia* puede no presentar patrón de manchas dorsales o puede poseer una hilera vertebral hexagonal y teselado; *Stenorrhina* puede no presentar patrón de manchas dorsales, puede poseer una hilera vertebral hexagonal clara o puede presentar 3 a 5 líneas, la media más conspicua.

**15: Coloración Ventral.** Este es el menos variable de los caracteres de coloración pues solo se codificaron dos estados: crema o amarillo. La mayoría de los géneros tienen el vientre color crema; sólo *Pseudoficimia* y *Stenorrhina* son polimórficos, pudiendo tener el vientre color crema o blanco.

**16: Manchas Ventrales.** En este carácter se codificaron seis estados de carácter, observándose polimorfismos en varios géneros. *Chionactis*, *Ficimia*, *Gyalopion* y *Pseudoficimia* son immaculados ventralmente, mientras que *Stenorrhina* puede ser immaculada o tener puntos intercalados en todo el vientre; *Ficimia*, *Sympholis* y *Sonora* pueden presentar una banda amarilla y *Conopsis*, es el género más variable con cinco de los seis estados posibles; puede ser immaculado o presentar una hilera de puntos pareados, puntos intercalados a lo largo del vientre, puntos centrales o una hilera de puntitos pareados.

Además existen caracteres que comparten todos los géneros examinados pero que no varían: 1 escama preocular, 2 escamas postoculares y fórmula temporal 1+2.

A nivel específico se usaron prácticamente los mismos caracteres, pero se adicionaron algunos que son variables dentro de las especies de *Conopsis*.

**CC.** Esta abreviatura corresponde a contacto con, esto es, con cuales escamas está en contacto la nasal. Esto puede variar, ya sea con las prefrontales o con la

internasal. Este es un carácter importante pues con base en este se forman dos grupos dentro del género *Conopsis*.

**SL.** Significa supralabiales e indica el número de escamas supralabiales que se presentan en la especie. Este número es muy constante salvo en *Conopsis labialis* en la cual el número de escamas disminuye debido a que las escamas se fusionan con otras labiales. También en *Conopsis megalodon* se observa un estado diferente, con seis escamas.

**AJ.** Expresa antes del ojo, es decir, cuantas escamas supralabiales hay antes de la órbita ocular. Este carácter también es muy constante con 2.5 escamas antes del ojo, pero en *Conopsis labialis* este número es mayor (3) debido a la fusión de las supralabiales.

**IL.** Denota infralabiales. El número de escamas infralabiales es constante y se observa como autapomorfía para *Conopsis lineata* que presenta dos estados, 7 y 6 escamas.

Anexo 4. Lista de caracteres morfológicos usados en la matriz de *Conopsis*

**PF: Prefrontales.** (0) Presente. (1) Ausente.

**IN: Internasales.** (0) Grande. (1) Pequeña.

**LO: Loreal.** (0) Presente. (1) Ausente.

**FR: Frontal.** (0) Pentagonal. (1) Hexagonal.

**CC: Contacto con.** (0) Prefrontal. (1) Internasal.

**SL: Supralabiales.** (0) 7. (1) 6. (2) 5.

**AJ: Antes del ojo.** (0) 2.5. (1) 3.

**IL: Infralabiales.** (0) 7. (1) 6.

**RO: Rostral.** (0) Chata. (1) Punta. (2) Proyección arriba. (3) Chata abajo.

**NA: Nasal.** (0) Entera. (1) Ausente.

**CD: Color Dorsal.** (0) Pardo oscuro. (1) Pardo. (2) Canela. (3) Beige. (4) Verde olivo.

(5) Gris. (6) Amarillo. (7) Naranja.

**MD: Manchas Dorsales.** (0) Sin patrón. (1) Banda. (2) Hilera vertebral hexagonal clara. (3) Hilera vertebral hexagonal, teselado. (4) Teselado. (5) Dos hileras, teselado.

(6) Hilera vertebral hexagonal, 2 paravertebrales. (7) 3-5 líneas, la vertebral más conspicua.

**CV: Color Ventral.** (0) Crema. (1) Amarillo.

**MV: Manchas Ventrals.** (0) Inmaculado. (1) Banda. (2) Hilera de puntos pareados.

(3) Hilera de puntos intercalados. (4) Hilera de puntos centrales. (5) Hilera de puntitos pareados.

Lista de caracteres morfológicos usados en la matriz de *Sonorini*

**1: Rostral.** (0) Chata. (1) Punta. (2) Proyección arriba. (3) Chata abajo.

**2: Frontal.** (0) Pentagonal. (1) Hexagonal.

- 3: Anal.** (0) Entera. (1) Dividida.
- 4: Prefrontal.** (0) Presente. (1) Ausente.
- 5: Internasal.** (0) Grande. (1) Pequeña.
- 6: Loreal.** (0) Presente. (1) Ausente.
- 7: Hileras 1/2 cuerpo.** (0) 17. (1) menor 17. (2) mayor 17.
- 8: Peritoneo.** (0) Claro. (1) Oscuro.
- 9: Nasal.** (0) Entera. (1) Ausente.
- 10: Internasal.** (0) Presente. (1) Fusionada.
- 11: Rostral.** (0) No penetra. (1) Penetra y divide.
- 12: Tipo de reproducción.** (0) Ovíparas. (1) Vivíparas.
- 13: Color Dorsal.** Pardo oscuro. (1) Pardo. (2) Canela. (3) Beige. (4) Verde olivo. (5) Gris. (6) Amarillo. (7) Naranja.
- 14: Manchas Dorsales.** (0) Sin patrón. (1) Banda. (2) Hilera vertebral hexagonal clara. (3) Hilera vertebral hexagonal, teselado. (4) Teselado. (5) Dos hileras, teselado. (6) Hilera vertebral hexagonal, 2 paravertebrales. (7) 3-5 líneas, media conspicua.
- 15: Color Ventral.** (0) Crema. (1) Amarillo.
- 16: Manchas Ventrales.** (0) Inmaculado. (1) Banda. (2) Hilera de puntos pareados. (3) Hilera de puntos intercalados. (4) Hilera de puntos centrales. (5) Hilera de puntitos pareados.









































Oxybelis           ??????????#FC??#AC  
Chilomeniscus   00110000313E0100EAAE\*?C  
Tantilla        ??????????AF\*CCA\*  
Sonora           00000000M03E0100\*AA\*E\*?C

\*





AAAT	1	2	3	4	5	6	7	8	9	e	f	i	j	l	o	P	t	x	z	\$
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	50	100	100	100	100	100	100	100
50	50	50	75	40	40	75	75	75	75	75	100	50	50	75	100	75	100	75	100	75
65	65	65	43	40	-	43	43	43	43	43	100	65	65	100	100	100	100	100	100	92
100	100	100	100	100	100	92	-	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0
100	100	100	100	0	75	43	100	-	0	0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
100	100	100	100	0	75	43	100	0	-	0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
100	100	100	100	0	75	43	100	0	0	-	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	-	100	100	100	100	100	100	100	100	100
50	50	50	100	100	50	65	100	100	100	100	100	50	-	100	50	100	100	100	100	100
100	100	100	100	100	75	100	100	100	100	100	100	100	100	100	-	100	100	100	100	0
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	50	100	100	100	100	100	100	100
100	100	100	100	100	75	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0	100	100	100	100	0
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
100	100	100	100	100	75	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
100	100	100	100	100	100	92	0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
100	100	100	100	100	75	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0	100	0	100	0	-

LDH

1	2	3	4	5	6	7	8	9	e	f	i	j	l	o	p	t	x	z	\$
-	33	50	100	75	22	0	0	0	0	0	0	100	100	100	100	0	0	100	100 [1]
33	-	50	67	42	11	33	33	33	33	33	33	100	100	100	100	33	33	100	100 [2]
50	50	-	100	75	50	50	50	50	50	50	50	100	100	100	100	50	50	100	100 [3]
100	67	100	-	25	78	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100 [4]
75	42	75	25	-	53	75	75	75	75	75	75	100	100	100	100	75	75	100	100 [5]
22	11	50	78	53	-	22	22	22	22	22	22	100	100	100	100	22	22	100	100 [6]
0	33	50	100	75	22	-	0	0	0	0	0	100	100	100	100	0	0	100	100 [7]
0	33	50	100	75	22	0	-	0	0	0	0	100	100	100	100	0	0	100	100 [8]
0	33	50	100	75	22	0	0	-	0	0	0	100	100	100	100	0	0	100	100 [9]
0	33	50	100	75	22	0	0	0	-	0	0	100	100	100	100	0	0	100	100 [e]
0	33	50	100	75	22	0	0	0	0	-	0	100	100	100	100	0	0	100	100 [f]
0	33	50	100	75	22	0	0	0	0	0	-	100	100	100	100	0	0	100	100 [i]
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	-	100	100	100	100	100	100	100 [j]
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0	0	0	100	100	100	100 [l]
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0	-	0	100	100	100	100 [o]
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0	0	0	100	100	100	100 [p]
0	33	50	100	75	22	0	0	0	0	0	0	100	100	100	100	-	0	100	100 [t]
0	33	50	100	75	22	0	0	0	0	0	0	100	100	100	100	0	-	100	100 [x]
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0 [z]
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0	- [s]

PGI

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	e	f	i	j	l	o	p	t	x	z	§
-	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	50	0	0	100	100	0	0	100	0 [1]
0	-	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	50	0	0	100	100	0	0	100	0 [2]
0	0	-	0	0	0	0	0	0	50	0	0	50	0	0	100	100	0	0	100	0 [3]
0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	50	0	0	100	100	0	0	100	0 [4]
0	0	0	0	-	0	0	0	0	50	0	0	50	0	0	100	100	0	0	100	0 [5]
0	0	0	0	0	0	-	0	0	50	0	0	50	0	0	100	100	0	0	100	0 [6]
0	0	0	0	0	0	0	-	0	50	0	0	50	0	0	100	100	0	0	100	0 [7]
0	0	0	0	0	0	0	0	-	50	0	0	50	0	0	100	100	0	0	100	0 [8]
50	50	50	50	50	50	50	50	50	-	50	50	50	50	50	50	100	50	100	50	50 [9]
0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	-	0	50	0	0	100	100	0	0	100	0 [e]
0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	-	50	0	0	100	100	0	0	100	0 [f]
50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	-	50	50	50	100	50	100	50	50 [i]
0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	50	-	0	100	100	0	0	100	0 [j]
0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	50	0	-	100	100	0	0	100	0 [l]
100	100	100	100	100	100	100	100	100	50	100	100	50	100	100	100	-	100	100	100	100 [o]
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	-	100	100	0 100 [p]
0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	50	0	0	100	100	-	0	100	0 [t]
0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	50	0	0	100	100	0	-	100	0 [x]
100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0	100	100	100 [z]
0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	50	0	0	100	100	0	0	100	- [§]

PEP-B

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	[e]	f	i	j	l	o	[p	t]	x	z	[\$]
-	47	100	100	100	30	50	80	80	80	[?]	20	80	80	80	80	[?	?	80	80	[?]
47	-	100	100	42	67	50	50	50	50	[?]	67	33	33	33	33	[?	?	33	33	[?]
100	100	-	83	83	75	83	50	50	50	[?]	100	100	100	100	100	[?	?	100	100	[?]
100	100	83	-	75	100	50	100	100	100	[?]	100	100	100	100	100	[?	?	100	100	[?]
30	42	83	75	-	50	50	75	75	75	[?]	50	75	75	75	75	[?	?	75	75	[?]
50	67	75	100	50	-	100	75	75	75	[?]	50	100	100	100	100	[?	?	100	100	[?]
80	50	83	50	50	100	-	50	50	50	[?]	100	50	50	50	50	[?	?	50	50	[?]
80	50	50	100	75	75	50	-	0	0	[?]	100	50	50	50	50	[?	?	50	50	[?]
80	50	50	100	75	75	50	50	50	-	[?]	100	50	50	50	50	[?	?	50	50	[?]
[	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	[-]	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	[?	?	? ?	? ?	[?]
20	67	100	100	50	50	100	100	100	100	[?]	-	100	100	100	100	[?	?	100	100	[?]
80	100	100	100	75	100	50	50	50	50	[?]	100	-	0	0	0	[?	?	0	0	[?]
80	100	100	100	75	100	50	50	50	50	[?]	100	0	-	0	0	[?	?	0	0	[?]
80	100	100	100	75	100	50	50	50	50	[?]	100	0	0	0	0	[?	?	0	0	[?]
[	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	[?]	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	[-	?	? ?	? ?	[?]
[	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	[?]	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	[?	-	? ?	? ?	[?]
80	100	100	100	75	100	50	50	50	50	[?]	100	0	0	0	0	[?	?	0	0	[?]
80	100	100	100	75	100	50	50	50	50	[?]	100	0	0	0	0	[?	?	0	0	[?]
[	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	[?]	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	[?	?	? ?	? ?	[-]

IDH

1	2	3	4	5	6	7	8	9	[e]	f	i	j	l	o	[p]	t	x	[z	§]
-	20	34	100	100	92	67	47	20	[?]	80	80	80	80	80	[?]	80	80	[?	[?]
20	-	33	100	100	92	67	67	0	[?]	100	100	100	100	100	[?]	100	100	[?	[?]
34	33	-	67	67	86	68	34	33	[?]	100	100	100	100	100	[?]	100	100	[?	[?]
100	100	67	-	0	50	33	67	100	[?]	100	100	100	100	100	[?]	100	100	[?	[?]
100	100	67	0	-	50	33	67	100	[?]	100	100	100	100	100	[?]	100	100	[?	[?]
92	92	86	50	50	-	42	61	92	[?]	100	100	100	100	83	[?]	100	83	[?	[?]
67	67	68	33	33	42	-	34	67	[?]	100	100	100	100	100	[?]	100	100	[?	[?]
47	67	34	67	67	61	34	-	67	[?]	67	67	67	67	100	[?]	67	100	[?	[?]
20	0	33	100	100	92	67	67	-	[?]	100	100	100	100	100	[?]	100	100	[?	[?]
[?	?	?	?	?	?	?	?	?	[?]	?	?	?	?	?	[?]	?	?	[?	[?]
80	100	100	100	100	100	100	67	100	[?]	-	0	0	0	100	[?]	0	100	[?	[?]
80	100	100	100	100	100	100	67	100	[?]	0	-	0	0	100	[?]	0	100	[?	[?]
80	100	100	100	100	100	100	67	100	[?]	0	0	-	0	100	[?]	0	100	[?	[?]
80	100	100	100	100	100	100	67	100	[?]	0	0	0	0	100	[?]	0	100	[?	[?]
80	100	100	100	100	83	100	100	100	[?]	100	100	100	100	-	[?]	100	0	[?	[?]
[?	?	?	?	?	?	?	?	?	[?]	?	?	?	?	?	[?]	?	?	[?	[?]
80	100	100	100	100	100	100	67	100	[?]	0	0	0	0	100	[?]	-	100	[?	[?]
80	100	100	100	100	83	100	100	100	[?]	100	100	100	100	0	[?]	100	-	[?	[?]
[?	?	?	?	?	?	?	?	?	[?]	?	?	?	?	?	[?]	?	?	[?	[?]
[?	?	?	?	?	?	?	?	?	[?]	?	?	?	?	?	[?]	?	?	[?	[?]



G3PDH

1	2	3	4	5	6	7	8	9	[e	f	i]	j	l	o	p	t	x	z	\$
100	67	100	100	0	100	100	67	100	[?	?	?	100	100	100	100	100	100	100	100
67	-	33	33	67	33	100	67	100	[?	?	?	100	33	100	100	33	100	33	100
100	33	-	0	100	24	100	100	100	[?	?	?	100	0	100	100	0	100	0	100
100	33	0	-	100	24	100	100	100	[?	?	?	100	0	100	100	0	100	0	100
0	67	100	100	-	100	100	67	100	[?	?	?	100	100	100	100	100	100	100	100
100	33	24	24	100	-	80	91	100	[?	?	?	92	24	92	92	24	100	24	92
100	100	100	100	100	80	-	33	67	[?	?	?	67	100	67	67	100	67	100	67
67	67	100	100	67	91	33	-	67	[?	?	?	67	100	67	67	100	67	100	67
100	100	100	100	100	100	67	67	-	[?	?	?	100	100	100	100	100	0	100	100
[ ?	?	?	?	?	?	?	?	?	[-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[ ?	?	?	?	?	?	?	?	?	[?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[ ?	?	?	?	?	?	?	?	?	[?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?
100	100	100	100	100	92	67	67	100	[?	?	?	-	100	0	0	100	100	100	0
100	33	0	0	100	24	100	100	100	[?	?	?	100	-	100	100	0	100	0	100
100	100	100	100	100	92	67	67	100	[?	?	?	0	100	-	0	100	100	100	0
100	100	100	100	100	92	67	67	100	[?	?	?	0	100	0	-	100	100	100	0
100	33	0	0	100	24	100	100	100	[?	?	?	100	0	100	100	-	100	0	100
100	100	100	100	100	100	67	67	0	[?	?	?	100	100	100	100	100	-	100	100
100	33	0	0	100	24	100	100	100	[?	?	?	100	0	100	100	0	100	-	100
100	100	100	100	100	92	67	67	100	[?	?	?	0	100	0	0	100	100	100	-



## Designation of a Neotype for *Conopsis nasus* (Serpentes: Colubridae)

IRENE GOYENECHEA AND OSCAR FLORES-VILLELA

The designation of a neotype for *Conopsis nasus* is necessary because the type specimen is apparently lost, the original description is ambiguous and can be applied to more than one valid taxon, and there are inconsistencies with the previous designation of type locality. The neotype is chosen from the herpetological collections at the British Museum of Natural History and shows the typical characters as defined in the original description as well as the diagnostic characters for the species defined in a recent study.

REVISIONARY work on the colubrid genus *Conopsis* and the related genus *Toluca* (unpubl. data) led us to taxonomic and nomenclatural problems, because there have been inconsistencies since both were named. Günther (1858) described *Conopsis* based on the type species *C. nasus*, from the type locality "California." The species was stated to have only one pair of frontal scales, one nasal, no loreal, smooth dorsal scales in 17 rows, and divided anal and subcaudal scales. Günther also mentioned that *C. nasus* had a uniform dark olive dorsal coloration with small black spots on the anterior region and a pale belly with dark spots. The type locality was later determined to be in error (Taylor and Smith, 1942). A year after Günther's description, Kennicott (*in* Baird, 1859) described *Toluca*, based on the type species *T. lineata*. His description and that of *C. nasus* by Günther are very similar; nevertheless, Kennicott did not see Günther's work, so he was unaware of the existence of the genus *Conopsis*.

These two species and several others later described in *Conopsis* and *Toluca* have been assigned to various other genera such as *Ficimia* Gray 1849, *Contia* Girard 1853, *Chionactis* Cope 1860, *Oxyrhina* Jan 1862, *Achirrhina* Jan 1862, *Exorhina* Jan 1862, *Epirrhina* Jan 1862, *Pseudoficimia* Bocourt 1883, and *Ogmilus* Cope 1887 (Taylor and Smith, 1942).

Boulenger (1894) redescribed the species (as *C. nasus*) and considered individuals of *T. lineata* Kennicott to be aberrant specimens of *C. nasus*. Dugès (1896) stated that *Conopsis* and *Toluca* were part of the same taxonomic unit. Since their description, the validity of *Conopsis* and *Toluca* has been debated; some workers recognized only one (e.g., Dugès, 1896; Bogert and Oliver, 1945; Goyenechea, 1995), whereas other authors defended the existence of two genera (e.g., Boulenger, 1894; Duellman, 1961). Taylor and Smith (1942) reviewed these genera and concluded that they constitute different taxonomic entities. Unfortunately, these authors did

not personally examine the holotype of *C. nasus* at the British Museum of Natural History (BMNH); instead they relied on the description and figures provided by Günther (1858, 1893).

To examine the type specimen of *C. nasus*, one of us (OFV) visited the herpetological collections at the BMNH, where the holotype was housed. All *C. nasus* (*sensu* Taylor and Smith, 1942) collected by the time Günther became the herpetology curator were examined to find a specimen that matched Günther's description. None was found, although we did find a specimen labeled *C. nasus*, Bridges Coll. California, in the general collection. Our examination of this specimen (BMNH RR 1963.1003) led us to conclude that this was not the same specimen described by Günther (1858); there are four characters that do not match his description. This specimen has 126 ventral scales, whereas Günther's specimen exhibited 118; the total length is 9.3 inches (236.2 mm) and the tail length 1.14 inches (28.95 mm), whereas Günther's measurements were 10 inches (254 mm) and 2 inches (5.08 mm), respectively. The specimen has a beige dorsal ground coloration with a tessellated pattern of dark spots along the body, whereas Günther stated that the dorsal coloration was "...nearly uniform dark olive; on the anterior part of back some obsolete black spots. ..." Furthermore, Taylor and Smith (1942) noted inconsistencies in the number of ventral and caudal scales, because Boulenger (1894) checked the type and reported 131 and 35, respectively. They stated that Boulenger's counts were probably erroneous but did not base this on their own examination of the type specimen, instead relying on the figures in Günther (1893).

Because (1) the type specimen is apparently lost and the original description of this taxon applies to more than one taxon in the genus, (2) the type locality "California" is erroneous (e.g., Taylor and Smith, 1942), (3) the restriction of the type locality to Guanajuato by Smith

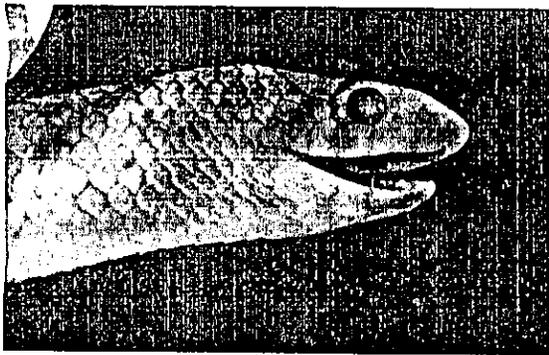
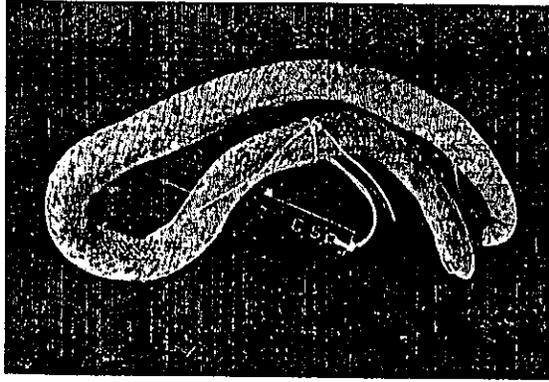


Fig. 1. Neotype of *Conopsis nasus* (BMNH 83.4.16.38). Top: dorsal view. Bottom: lateral view of the head.

and Taylor (1950) is arbitrary, and (4) as many as three taxa to which the name *C. nasus* may apply are recognized in recent years (e.g., Taylor and Smith, 1942), we consider the designation of a neotype advisable at this time, in accordance with Article 75(b)(ii) of the International Code of Zoological Nomenclature (ITZN, 1985).

*Conopsis nasus* Günther, 1858

*Neotype*.—BMNH 83.4.16.38, adult male from Milpas, Durango, Mexico, collected on 16 April 1883 by A. Forrer (Fig. 1). We chose this specimen because it has the typical characters defined by Günther (1858) and Taylor and Smith (1942), as well as the characters defined in our study of a large series of *C. nasus* (Goyenechea, 1995), and because this is one of the best preserved specimens of this taxon in the BMNH.

*Description of the neotype*.—An adult male with prefrontal and internasal scales fused; a loreal scale present on either side; rostral scale pointed; nasal scales pierced by the nostril; frontal scale nearly hexagonal in shape; one anterior

ocular and two posterior ocular scales; temporal formula 1 + 2; upper and lower labials seven on either side; two pairs of genial shields, second one separated by one scale; scales smooth, each with a single, indistinct apical pit; scales in 17-17-17 rows; ventral scales 128, subcaudal scales 37; anal divided.

*Measurements*.—SVL 245 mm; tail length 50 mm; total length 295 mm; diameter at the middle of the body 10.56 mm; head width 6.59 mm; diameter of the eye 1.87 mm.

*Color in preservative*.—Top of head with a faint brown blotch, darker than dorsal ground color, extending from rostral to parietals; tip of snout and upper and lower labials beige; dark brown spot on fourth upper labial, below eye, on either side; sutures between second and third, third and fourth, fourth and fifth, and fifth and sixth lower labials marked with dark lines. Dorsal ground color beige; with a medial row of hexagonal brown spots, and two paravertebral lines of smaller brown spots; venter cream, with alternating, quadrangular brown spots, usually as long as a ventral scale; anteriormost one fourth of venter immaculate cream; a narrow, brown medial line on subcaudals.

*Material examined*.—Twenty-five specimens of *C. nasus* housed at the British Museum of Natural History: 59.9.20.10 no locality; 64.1.15.9-10 no locality; 64.1.15.16-17 a and b no locality; 83.4.16.38 Milpas, Dgo; 90.4.24.38-39 Omiltemi, Gro.; 90.4.24.41-41 a Omiltemi, Gro.; 90.11.20.1-2 Puebla; 92.10.31.51-60 La Cumbre de los Arastrados, Jal.; RR 1963.1003 California.

ACKNOWLEDGMENTS

This report was part of a graduate thesis submitted by the senior author to Facultad de Ciencias, UNAM. We want to acknowledge C. McCarthy and L. Rico for their valuable help and facilities, and H. M. Smith, J. J. Morrone, and A. Nieto Montes de Oca for reviewing a draft copy of the manuscript and making helpful suggestions. Financial support was provided by a scholarship to IG from Dirección General de Asuntos del Personal Académico DGAPA, UNAM, and grants from PAEP UNAM (2329), the Comisión Nacional para el Estudio y Conocimiento de la Biodiversidad CONABIO (H-127), Theodore Roosevelt Memorial Fund and Collections Grants (AMNH) to IG; the Comisión Nacional para el Estudio y Conocimiento de la Biodiversidad CONABIO (A-014) to OFV; the British Council, and Dirección General de

Asuntos del Personal Académico DGAPA, UNAM DGAPA (IN 203493) to the Museo de Zoología, UNAM. We thank A. Hernández for the photographs.

## LITERATURE CITED

- BAIRD, S. F. 1859. Reptiles of the Boundary, with notes by the naturalists of the Survey, p. 1-35. *In*: Report on the United States and Mexican Boundary Survey, made under the direction of the Secretary of the Interior. William H. Emory. 34th Cong., 1st Sess., Sen. Exec. Doc. (108), Vol. II, Part II.
- BOGERT, C. M., AND J. A. OLIVER. 1945. A preliminary analysis of the herpetofauna of Sonora. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83:297-426.
- BOULENGER, G. A. 1894. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Vol. II. Trustees of the British Museum, London.
- DUELLMAN, W. E. 1961. The amphibians and reptiles of Michoacán, México. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.* 15:1-148.
- DUGÈS, A. 1896. Calamarídeos del grupo de *Conopsis* de México. *Mem. Rev. Soc. Cient. "Antonio Alzate"* 9:409-413.
- GOYENECHEA, I. 1995. Revisión taxonómica de los géneros *Conopsis* Günther y *Toluca* Kennicott (Reptilia: Colubridae). Unpubl. master's thesis. F. Ciencias. UNAM. Mexico.
- GÜNTHER, A. 1858. Catalogue of colubrine snakes in the collection of the British Museum. Trustees of the British Museum, London.
- . 1893. Reptilia and Batrachia, p. 97-104. *In*: *Biologia Centrali-Americana: zoology*. F. D. Godman and O. Salvin (eds.). Dulau and Co., London.
- INTERNATIONAL TRUST FOR ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. 1985. International Code of Zoological Nomenclature. 3d ed. International Trust for Zoological Nomenclature and British Museum of Natural History, London.
- SMITH, H. M., AND E. H. TAYLOR. 1950. Type localities of Mexican reptiles and amphibians. *Univ. Kans. Sci. Bull.* 33:313-380.
- TAYLOR, E. H., AND H. M. SMITH. 1942. The snake genera *Conopsis* and *Toluca*. *Ibid.* 28:325-363.
- MUSEO DE ZOOLOGÍA "ALFONSO L. HERRERA" FAC. CIENCIAS UNAM. A.P. 70-399 C.P. 04510 MEXICO D.F. PRESENT ADDRESS: (IG) CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO, KM 4.5 CARR. PACHUCA-TULANGINGO, PACHUCA, HIDALGO, MÉXICO C.P. 42184. E-mail: (IG) ireneg@cevide.reduaeh.mx; and (OF-V) ofv@hp.fciencias.unam.mx. Send reprint requests to (OF-V). Submitted: 14 Dec. 1998. Accepted: 9 June 1999. Section editor: A. H. Price.