



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Filogenia morfológica y molecular del grupo de  
especies *Plestiodon brevirostris* (SQUAMATA:  
SINCIDAE)**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTOR EN CIENCIAS**

**P R E S E N T A**

**MANUEL FERIA ORTIZ**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA**

**COMITÉ TUTOR: DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ  
DRA. VIRGINIA LEÓN RÈGAGNON**

**México, D. F.**

**Agosto 2011**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/418/11

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **6 de junio de 2011**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del (la) alumno (a) **FERIA ORTIZ MANUEL** con número de cuenta **74086454** con la tesis titulada: "**Filogenia morfológica y molecular del grupo de especies *Plestiodon brevisrostris* (Squamata: Scincidae)**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA**:

Presidente:	DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE
Vocal:	DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN
Secretario:	DRA. VIRGINIA LEÓN RÉGAGNON
Suplente:	DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
Suplente	DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 29 de julio de 2011.

*M. del Coro Arizmendi*  
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/lpp

## Agradecimientos

---

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM el apoyo económico y logístico otorgado durante el desarrollo del presente trabajo, sin el cual evidentemente no podría haberse desarrollado.

A CONACYT por la beca crédito (No. 53214) concedida en el inicio de mi preparación como investigador, y a DGAPA por la beca PASPA que me permitió realizar mi tesis aun siendo académico de la UNAM. El trabajo de campo y de laboratorio fue financiado a través de becas otorgadas por CONACYT (no. 47590-Q) y DGAPA, UNAM (PAPIIT no. IN210707 e IN224009) a Adrián Nieto Montes de Oca. Muchas de las muestras de tejido se obtuvieron a partir de trabajo de campo financiado a través de la beca NSF DEB-0102383 otorgada a J. A. Campbell y O. Flores Villela. Agradezco también las facilidades otorgadas por la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Agradezco a los miembros de mi Comité tutorial, el Dr. Luis Medrano González y la Dra. Virginia León Règagnon, su apoyo moral, consejos y, sobre todo, sus críticas constructivas realizadas tanto durante el estudio y com en la elaboración del presente escrito.

## Agradecimientos personales

---

La presente tesis se realizó gracias a la colaboración de varias personas e instituciones.

En primero lugar deseo manifestar mi agradecimiento al Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, mi director de tesis y amigo, por todas las facilidades otorgadas durante la realización de la tesis. Su apoyo incondicional, sus enseñanzas, observaciones y sugerencias, que siempre fueron muy acertadas, hicieron posible la realización del presente trabajo.

También deseo agradecer a la Dra. Norma Manríquez-Morán por su valioso apoyo en el trabajo de laboratorio, y por la revisión y comentarios acertados al presente manuscrito. Al Dr. Andrés García Aguayo, por su apoyo incondicional, y por sus observaciones atinadas al manuscrito de esta tesis.

Una parte crítica del proyecto la constituyó el trabajo de campo. En este aspecto agradezco en particular al biólogo Uri O. García Vázquez su apoyo en la recolecta de ejemplares. Su ayuda en campo contribuyó grandemente a la reunión de los tejidos utilizados. Asimismo, agradezco el apoyo de E. Pérez Ramos, L. Aguilar López, I. D. López Hernández y A. R. López-Hernández, y varios colegas que también me apoyaron en las salidas a campo; al Dr. Matt Brandley, del Museum of Vertebrate Zoology de la University California la donación de algunas de las secuencias utilizadas en los análisis.

Agradezco al Dr. T. W. Reeder las facilidades otorgadas en su laboratorio para el examen de varios ejemplares. Asimismo, agradezco el préstamo de ejemplares a las siguientes instituciones: Carnegie Museum of Natural History (S. Rogers), Field Museum of Natural History (A. Resetar), Los Angeles County Museum of Natural History (D. Kiziriam and B. Beaman), University of Arizona (G. Brandley), University of Texas at

Arlington (J. Campbell), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México  
(V. H. Reynoso) y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (J. C. López-Vidal).

## DEDICATORIA

A mis padres, José Fera y Margarita Ortiz, quienes con su cariño, consejos y apoyo siempre me guiaron por el buen camino de la vida.

A mi esposa Yudit cuyo amor, compañía y apoyo me han alentado a seguir adelante.

A mi hijo Iván, quién desde que llegó a este mundo ha iluminado mi existencia. Espero que el presente logro sea un estímulo para enfrentar las dificultades que cualquier carrera representa.

A mis hermanos cuyo compañerismo, cariño y buenos deseos refuerzan mi espíritu.

## CONTENIDO

<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>Historia Taxonómica del Grupo <i>Plestiodon brevirostris</i></b>	<b>1</b>
<b>Taxonomía y Distribución de las Especies del Grupo <i>brevirostris</i></b>	<b>8</b>
<b>Antecedentes</b>	<b>14</b>
<b>Objetivos</b>	<b>18</b>
<b>MÉTODO</b>	<b>19</b>
<b>Análisis filogenético</b>	
<b>Morfología</b>	
<b>Taxones Terminales</b>	<b>19</b>
<b>Ejemplares</b>	<b>22</b>
<b>Caracteres</b>	<b>24</b>
<b>Análisis Filogenético</b>	<b>26</b>
<b>Datos de Secuencias</b>	<b>27</b>
<b>Muestreo Taxonómico</b>	<b>27</b>
<b>Extracción y amplificación del DNA</b>	<b>34</b>
<b>Alineación</b>	<b>39</b>
<b>Análisis Filogenético</b>	<b>39</b>
<b>Pruebas de Hipótesis</b>	<b>41</b>
<b>Delimitación de especies</b>	<b>42</b>
<b>Evolución de caracteres</b>	<b>47</b>
<b>RESULTADOS</b>	<b>49</b>
<b>Análisis filogenético</b>	
<b>Morfología</b>	<b>49</b>
<b>Datos de Secuencias</b>	<b>51</b>
<b>Máxima parsimonia</b>	<b>51</b>
<b>Análisis bayesiano</b>	<b>56</b>
<b>Comparación de árboles, morfológico y bayesiano</b>	<b>61</b>
<b>Delimitación de especies</b>	<b>64</b>
<b>Morfología</b>	<b>65</b>
<b>Evolución de caracteres</b>	<b>74</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>77</b>
<b>Parafilia del grupo <i>Plestiodon brevirostris</i></b>	<b>78</b>
<b>Estado Taxonómico de <i>P. dugesii</i> y las Especies <i>P. sp1</i>– <i>P. sp4</i></b>	<b>81</b>
<b>Estado taxonómico de la especie politípica de amplia distribución <i>Plestiodon brevirostris</i></b>	<b>91</b>
<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>103</b>
<b>APÉNDICE 1 CARACTERES MORFOLÓGICOS</b>	<b>111</b>



<b>APÉNDICE 2</b>	<b>HISTORIA EVOLUTIVA DEL GRUPO <i>brevirostris</i></b>	<b>119</b>
<b>APÉNDICE 3</b>	<b>EJEMPLARES EXAMINADOS</b>	<b>121</b>
<b>APÉNDICE 4</b>	<b>MATRIZ DE CARACTERES MORFOLÓGICOS</b>	<b>128</b>
<b>APÉNDICE 5</b>	<b>EXTRACCIÓN DE DNA</b>	<b>129</b>
<b>APÉNDICE 6</b>	<b>MATRIZ DE SECUENCIAS DE DNA</b>	<b>131</b>
<b>APÉNDICE 7</b>	<b>IMÁGENES DE EJEMPLARES DEL GRUPO <i>brevirostris</i></b>	<b>135</b>

## Resumen

---

Desde los trabajos de Dixon y Robinson en las décadas de los 1960s y 70s, se ha aceptado que el grupo *Plestiodon brevirostris* (Scincidae) está integrado por siete especies nominales de lagartijas, seis monotípicas (*P. colimensis*, *P. copei*, *P. dugesii*, *P. ochoterena*, *P. parviauriculatus* y *P. parvulus*) y una polítípica, *P. brevirostris*, con cinco subespecies (*P. b. bilineatus*, *P. b. brevirostris*, *P. b. dicei*, *P. b. indubitus* y *P. b. pineus*). En conjunto, el grupo se distribuye a través de la mayor parte de las sierras montañosas de México, incluyendo las Sierras Madre Oriental y Occidental, el Eje Volcánico Transversal y la Sierra Madre de Sur, y una de ellas (*P. parvulus*) se distribuye principalmente en ambientes costeros. A pesar de la amplia distribución del grupo, y de la abundancia local de la mayoría de sus especies componentes, hasta la fecha no se sabe casi nada acerca su biología, y en particular hasta la fecha no se había realizado ningún análisis filogenético que evaluara su validez o composición taxonómica, o que mostrara las relaciones entre al menos algunos de sus miembros.

Se utilizaron 33 caracteres morfológicos y datos de secuencias de DNA mitocondrial (1355 pb en total) para inferir la filogenia de las especies y subespecies del grupo *brevirostris*. Los caracteres morfológicos, en su mayoría cuantitativos, se delimitaron y codificaron mediante el método de frecuencias generalizado propuesto por Smith y Gutberlet, y se sometieron a un análisis de máxima parsimonia (MP). En el caso de los datos de secuencias se realizaron análisis de MP y análisis bayesianos fraccionados. Además, se evaluó el estado taxonómico de la especie polítípica de amplio rango, *P. brevirostris*, mediante el método de delimitación de especies basado en árboles

filogenéticos moleculares propuesto por Wiens y Penkrot. También, con el fin de evaluar si las especies delimitadas mediante este método eran respaldadas por caracteres morfológicos, se analizó la distribución de veinte caracteres morfológicos entre las especies involucradas.

El árbol bayesiano resultó mejor resuelto que los árboles obtenidos mediante los análisis de MP (morfológicos y moleculares). Excepto por algunas relaciones débilmente respaldadas en alguno o algunos de los árboles MP, no hubo conflicto entre las relaciones obtenidas con este enfoque y las obtenidas mediante los análisis bayesianos fraccionados. Los resultados demostraron que el grupo *Plestiodon brevirostris* es parafilético con respecto a *P. sumichrasti* y *P. lynxe*, dos especies previamente incluidas en otros grupos de *Plestiodon* (grupos *sumichrasti* y *lynxe*, respectivamente). El método de delimitación de especies de Wiens y Penkrot demostró que *P. brevirostris* realmente representa un complejo específico formado por al menos cinco especies distintas, una representada por las subespecies *P. b. dicei* y *P. b. pineus*, otras dos correspondieron con las poblaciones oriental y occidental de la subespecie *P. b. indubitus*. Las otras dos especies correspondieron con las subespecies *P. b. bilineatus* y *P. b. brevirostris*. En general, el análisis morfológico respaldó el estado específico de estas cinco especies. Los análisis filogenéticos y morfológicos permitieron descubrir tres especies previamente no descritas, las cuales por su posición filogenética y morfología claramente pertenecen al grupo *brevirostris*.

En resumen, la diversidad taxonómica del grupo *brevirostris* ha sido severamente subestimada por la taxonomía tradicional: el reconocimiento de cinco especies genuinas escondidas en la taxonomía previa de *P. brevirostris*, así como la inclusión de *P. sumichrasti*, *P. lynxe*, y de otras tres especies (previamente no descritas) dentro del grupo,

aumentan su diversidad específica a un poco más del doble (a 16 especies). Además, como se señala en la discusión, es probable que la diversidad taxonómica del grupo sea aún mayor.

# Abstract

---

Since the work of Dixon and Robinson in the late 1960s and 70s, it is accepted that the group *Plestiodon brevirostris* (Scincidae) is composed of seven nominal species of lizards, six monotypic (*P. colimensis*, *P. copei*, *P. dugesii*, *P. ochoterenae*, *P. parvulus* and *P. parviauriculatus*) and one polytypic, *P. brevirostris*, with five subspecies (*P. b. bilineatus*, *P. b. brevirostris*, *P. b. dicei*, *P. b. indubitus* and *P. b. pineus*). Overall, the group is distributed through most of the mountain ranges of Mexico, including the Sierra Madre Oriental and Occidental, the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Sierra Madre de Sur, and one (*P. parvulus*) is distributed mainly in coastal environments. Despite the wide distribution of the group and the local abundance of most of its component species, to date no one knows almost nothing about their biology, and especially to date there had been no phylogenetic analysis to assess its validity or taxonomic composition, or to reveal the relationship between at least some of its members.

Thirty three morphological characters and mtDNA sequences data (1355 bp in total) were used to infer the phylogeny of the species and subspecies of the *brevirostris* group. Morphological characters, mostly quantitative, were defined and coded by the Generalized Frequencies Coding method of Smith and Gutberlet, and the coded matrix was subjected to a maximum parsimony analysis (MP). Maximum parsimony and partitioned Bayesian analysis were conducted using the sequence data. In addition, the traditional species-level taxonomy of the wide-ranging polytypic species, *P. brevirostris*, was assessed by the tree based method for species delimitation of Wiens and Penkrot. Also, in order to assess whether the species delimited by this method were supported by morphological characters,

I analyzed the distribution of twenty morphological characters between the delimited species.

The Bayesian tree was better resolved than the trees obtained by MP analysis (morphological and molecular). Except for some weakly supported relationships in one or more of the MP trees, there was no conflict between the relationships obtained with this approach and the obtained with the partitioned Bayesian analysis. The results showed that the *brevirostris* group is paraphyletic in relation to *P. sumichrasti* and *P. lynxe*, two species previously included in other groups of *Plestiodon* (*sumichrasti* and *lynxe* groups, respectively). The method of delimiting species of Wiens and Penkrot showed that the traditional species *P. brevis* really represents a specific complex formed by at least five different species, one represented by the subspecies *P. b. dicei* and *P. b. pineus*, two corresponded to the eastern and western populations of the subspecies *P. b. indubitus*. The other two corresponded to the subspecies *P. b. bilineatus* and *P. b. brevis*. In general, morphological analysis supported the specific status of these five species. The phylogenetic and morphological analyses have uncovered three previously undescribed species, which by its phylogenetic position and morphology clearly belong to the group *brevirostris*.

In summary, the taxonomic diversity of the *brevirostris* group has been severely underestimated by traditional taxonomy: the recognition of five genuine species hidden in the previous taxonomy of *P. brevis*, and the inclusion of *P. sumichrasti*, *P. lynxe*, and other three species (previously undescribed) within the group, increase their species diversity a little more than double (16 species). Moreover, as noted in the discussion, it is likely that the taxonomic diversity of the group is even greater.

# Introducción

---

El género *Plestiodon* se encuentra integrado por diez grupos de especies distintos ( $\approx$  41 especies en total). Uno de los grupos más diversos, y comúnmente abundante en las regiones que habita, es el grupo *brevirostris*, el foco de este estudio. Paradójicamente, también es uno de los grupos de lagartijas mexicanas menos estudiados. A continuación se detalla la historia taxonómica del grupo y se proporciona un breve panorama de su situación taxonómica actual.

## **HISTORIA TAXONÓMICA DEL GRUPO *Plestiodon brevirostris***

En su trabajo monográfico sobre el género *Eumeces* (*sensu lato*), Taylor (1935) formó al grupo *brevirostris* con base en seis especies de escincos (ahora consideradas como *Plestiodon*): *P. brevirostris*, *P. indubitus*, *P. dugesii*, *P. colimensis*, *P. dicei* y *P. ochoterenae*. Taylor (1935) distinguió al grupo por poseer los siguientes caracteres: (i) la escama que bordea a la escama posgenial es más ancha que larga, (ii) una escama posmental, (iii) escama posnasal ausente, (iv) en la mayoría de las especies la séptima supralabial se encuentra en contacto con la temporal secundaria superior, (v) un patrón de lineado de cuatro líneas y (vi) las líneas dorsolaterales están separadas por más de dos y media hileras de escamas (excepto en *P. ochoterenae*). En su monografía Taylor (1935) detalló la historia taxonómica de estas especies y proporcionó una descripción taxonómica detallada de las mismas. Asimismo, reportó la presencia de *Plestiodon brevirostris* tanto en la parte sur de la Sierra Madre Occidental (Durango y Jalisco) como en las montañas de la

parte sur de la Sierra Madre Oriental (Veracruz) y la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), y resaltó la presencia de variación geográfica marcada entre estas poblaciones. No obstante, Taylor (1935) examinó pocos ejemplares y por esta razón destacó que: “When sufficient material is at hand it is highly probable that certain of these will profitably be separated as species or subspecies”.

A finales de los 1950s Tanner (1958) describió una nueva subespecie de *P. brevirostris*, *P. b. bilineatus*, con base en una muestra de 11 ejemplares procedentes de diferentes localidades (alrededores de El Salto, Durango –la localidad tipo, Sierra de Juanacatlán, Jalisco y Mojarachic, Chihuahua). Si bien la localidad tipo de la nueva subespecie se localizó muy cerca de la localidad (Coyote, Durango) para la cual Taylor (1935) reportó la presencia de *P. brevirostris*, Tanner (1958) no hizo ningún comentario al respecto. Asimismo, si bien las localidades de procedencia de los ejemplares tipo de la nueva subespecie estuvieron separadas de las poblaciones orientales de la subespecie nominal, *P. b. brevirostris*, por una distancia de más de 600 km, Tanner (1958) no especificó en qué caracteres se distinguían las subespecies involucradas, ni reportó la existencia de algún área de intergradación potencial entre las mismas. No obstante, el estado subespecífico de *P. b. bilineatus* fue aceptado por autores subsiguientes (Legler y Webb, 1960; Dixon, 1969).

Dos años después de la descripción de *P. b. bilineatus*, Axtell (1960) describió una nueva subespecie de *P. dicei*, *P. dicei pineus*, con base en una muestra de 19 ejemplares recolectados 20.9 kilómetros al este de San Antonio de las Alazanas, Coahuila. La consideró como subespecie de *P. dicei* en virtud de que encontró varios ejemplares (24) con características intermedias entre la muestra en cuestión y una muestra de cinco ejemplares



de *P. dicei* (= *P. dicei dicei*). Los 24 ejemplares con caracteres intermedios proceden de un área localizada en el sur de Tamaulipas, en la región de Gómez Farías (Figura 1). Axtell (1960) examinó 12 caracteres morfológicos (de escamación y patrón de coloración) y comparó en un cuadro las condiciones que encontró en cada una de las tres muestras involucradas. Señaló que: “It is evident from perusal of the table that these lizards are meristically and morphologically intermediate”. No obstante, resaltó que en cuanto al patrón de coloración (dos caracteres) la muestra de la región de Gómez Farías es más parecida a *P. d. dicei* que a *P. d. pineus*.

Varios años más tarde, Dixon (1969) realizó una revisión taxonómica del grupo *brevirostris* y modificó su composición taxonómica. Incluyó dentro de este grupo a *P. copei*, una especie que Taylor (1935) había asignada al grupo *anthracinus*. Esta decisión la tomó en virtud de que notó que *P. copei* comparte algunas características con los miembros incluidos en el grupo *brevirostris*, (características que no comparte con los miembros del grupo *anthracinus*). Los caracteres que consideró fueron: (i) forma de la escama que se encuentra en posición posterior y medial a la postgenial (más ancha que larga en *P. copei* y los miembros del grupo *brevirostris* y más larga que ancha en los miembros del grupo *anthracinus*), (ii) origen de la línea clara dorsolateral (en la rostral en *P. copei* y los miembros del grupo *brevirostris* y en la última supraocular en el grupo *anthracinus*), (iii) presencia o ausencia de una línea clara dorsal (ausente en *P. copei* y los miembros del grupo *brevirostris* y presente en el grupo *anthracinus*).

Dixon (1969) también modificó la taxonomía de la especie *P. brevis*. Consideró a las dos subespecies de *P. dicei* (*P. d. dicei* y *P. d. pineus*) como subespecies de *P. brevis*. De acuerdo a este autor los caracteres que se usaron para definir a ambas

subespecies de *P. dicei* se superponen en grado considerable con los caracteres de las poblaciones de *P. brevirostris* de la Sierra Madre Occidental (*P. b. bilineatus*). Señaló que: ~~the~~ “the two subspecies of *E. dicei* are similar to *E. b. bilineatus* in most characters of squamation but differ in the absence of an enclosed interparietal and in minor features of color pattern”. Notó que en todos los ejemplares de *P. bilineatus* que examinó, la escama interparietal se encontraba rodeada por las parietales. Sin embargo, en *P. b. brevirostris*, *P. dicei dicei* y *P. d. pineus* esto ocurrió solamente en el 12, 0 y 2% de los ejemplares examinados. Por lo tanto, consideró que respecto a este carácter las subespecies de *P. dicei* estaban más relacionadas a *P. b. brevirostris* que a *P. b. bilineatus*.

Dixon (1969) consideró a *P. indubitus* como una subespecie de *P. brevirostris*. Reportó que en un área pequeña localizada entre Tepoztlan y Cuernavaca algunos individuos tenían la interparietal rodeada por las parietales y una línea clara lateral continua a nivel del cuello, o bien la interparietal no reodeada por las parietales pero sin línea clara lateral sólida sobre el cuello (la línea estaba sustituida por series de escamas con centros y extremos anteriores blancos y bordes posteriores negros sobre las hileras de escamas cinco, seis, siete, ocho y nueve, o cualquier combinación de ellos en secuencia). La interpretación de este hallazgo fue que algunos individuos tenían características de *P. b. indubitus* y *P. b. brevirostris*. La razón es que a diferencia de *P. b. indubitus*, *P. b. brevirostris* posee una línea clara lateral a nivel de cuello y la escama interparietal no se encuentra rodeada por las parietales. Asimismo, señaló que: ~~The~~ “The shifting of characters between the two populations along a narrow zone of contact belies the contention that they represent two distinct species, and I consider *E. indubitus* conespecific of *E. brevirostris*”. Dixon (1959, p. 10) reportó únicamente tres ejemplares ~~intergrados~~”, dos de los alrededores de Cuernavaca y

uno de las cercanías de Tres Marías. Por lo tanto, el área de intergradación realmente sería de Tres Marías a Cuernavaca. Sin embargo, también reportó que 10 de 41 ejemplares procedentes de Morelos y México tuvieron una indicación tenue de una línea clara lateral, representada por una serie de escamas oscuras de centro claro sobre la quinta y algunas veces sobre la sexta hilera longitudinal, y afirmó que estos ejemplares “lending further support to the conspecific status of *indubitus* and *brevirostris*.”

Dixon (1969) consideró que el grupo *brevirostris* se caracterizaba por presentar los siguientes caracteres: la escama que sigue a la postgenial más ancha que larga; una postmentonal; escama postanal ausente; séptima escama supralabial comúnmente en contacto con la temporal secundaria superior (-contacto únicamente en un lado de la cabeza o ausencia de contacto en algunos individuos de *P. brevisrostris*, *P. dugesii* y *P. colimensis*, y en la mayoría de los especímenes de *P. copei*); las tres supraoculares anteriores en contacto con la frontal a cada lado, excepto en *P. dugesii*, con dos; cuatro supraoculares a cada lado, excepto en *P. dugesii* con tres; escama interparietal rodeada por las parietales o continua con las escamas nucales; escama frontonasal en contacto con la frontal o separada de la misma por las prefrontales, o por una escama ubicada en posición intermedia; escama temporal primaria, si está presente, en contacto con la escama temporal secundaria inferior; escama temporal primaria frecuentemente fusionada a la temporal secundaria superior o ausente en algunas especies; dos escamas temporales terciarias, la inferior frecuentemente oculta por las escamas auriculares; 49 a 68 hileras transversales de escamas dorsales; 20 a 28 hileras longitudinales de escamas; 10 a 17 laminillas subdigitales en el cuarto dedo de las extremidades traseras. El patrón de coloración consiste de seis líneas longitudinales principales: línea clara dorsolateral; línea clara lateral, línea oscura lateral primaria, línea

oscura secundaria superior (no siempre presente), línea oscura secundaria inferior (no siempre presente) y línea oscura dorsal (muchas veces ausente).

A finales de la década de los 1970, Robinson (1979) agregó dos especies más al grupo *brevirostris*, *P. parvulus* y *P. parviauriculatus*. Ambas especies habían sido incluidas previamente dentro del grupo *multivirgatus* (Taylor, 1935). Robinson (1979) notó que estas dos especies son similares a las especies incluidas en el grupo *brevirostris* en que la escama que bordea y se encuentra en posición media a la posgenial es más ancha que larga, no poseen escama postanal ni línea clara dorsal y tienen solo una escama postmentonal.

Si bien ni Tanner (1978) ni Dixon (1969) documentaron la existencia de intergradación entre *P. b. brevisrostris* y *P. b. bilineatus*, Robinson (1979) examinó seis ejemplares y concluyó que estos sugerían la existencia de intergradación entre estas subespecies. Señaló que uno de los paratipos de Tanner (1958), procedente de la Sierra de Juanacatlán, Jalisco, realmente era similar a *indubitus*. De hecho, consideró a este ejemplar como *P. b. indubitus*. También reportó que otros dos ejemplares recolectados cerca de la localidad tipo de *bilineatus* eran similares a *indubitus*. Asimismo, reportó que tres ejemplares procedentes de Cueva y Pericas, Durango y de Atenquique, Jalisco, tuvieron características de ambas subespecies. De este modo, con base en el hallazgo de estos seis ejemplares, consideró la existencia de intergradación entre estas subespecies. Si bien no le fue posible demarcar el área de intergradación de las subespecies consideró que la localidad tipo de *bilineatus* se encontraba dentro de la misma.

Robinson (1979) manifestó que el único carácter que permitía unir a los escincos del grupo *brevirostris* era la escama que bordea medialmente a la posgenial: más ancha que larga en las especies del grupo *brevirostris* y más larga que ancha en los escincos de los

grupos *multivirgatus* y *brevilineatus*. Además, Robinson (1979) listó tres caracteres compartidos por los miembros del grupo *brevirostris* pero ocasionalmente presentes en especies de los grupos *multivirgatus* y *brevilineatus*: la falta de una escama postnasal y de la línea clara dorsal, y la presencia de una posmental única.

Con el trabajo de Robinson (1979) el grupo quedó constituido por siete especies, seis monotípicas (*P. colimensis*, *P. copei*, *P. dugesii*, *P. ochoterenae*, *P. parviauriculatus* y *P. parvulus*) y una polítípica (*P. brevisrostris*) con cinco subespecies (*P. b. bilineatus*, *P. b. brevisrostris*, *P. b. dicei*, *P. b. indubitus* y *P. b. pineus*). Desde entonces, ningún autor ha modificado la composición específica del grupo *brevirostris*. En el Apéndice 7 se muestran fotos de las especies y subespecies que conforman este grupo.

## TAXONOMÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DEL GRUPO *brevirostris*

La especie morfológicamente más variable y más ampliamente distribuida del grupo *brevirostris* es *Plestiodon brevirostris* (Figura 1). Se desconoce la verdadera localidad tipo de esta especie. No obstante, Taylor (1935) presumió que era la ciudad de Oaxaca. Tal como se acepta actualmente el área de distribución de esta especie politípica abarca la mayoría de las principales sierras de México (ver abajo). *Plestiodon brevirostris* se distingue de las demás especies de su grupo por poseer la siguiente combinación de caracteres: cuatro escamas supraoculares, las hileras de escamas alrededor del cuerpo varían de 22 a 24, la séptima supralabial comúnmente está en contacto con la temporal secundaria superior y posee un par de líneas claras dorsolaterales que varían en longitud (Dixon, 1969).

*Plestiodon b. bilineatus* se distribuye en la provincia de la Sierra Madre Occidental (ver Ferrusquia-Villafranca, 1993, para provincias fisiográficas), desde el suroeste de Chihuahua hasta el sur de Durango (Tanner, 1858; Dixon, 1969; Robinson, 1979; Wilson y McCranie, 1979; Alvarez y Polaco, 1983; Webb, 1984). Al igual que *P. b. dicei* y *P. b. pineus*, *P. b. bilineatus* no posee una línea clara lateral a nivel del cuello (en esta condición es diferente a *P. b. brevirostris* y *P. b. indubitus*). Sin embargo, a diferencia de las primeras subspecies *Plestiodon b. bilineatus* comúnmente posee escama temporal primaria (Dixon, 1969). *Plestiodon b. brevirostris* se distribuye tanto en la porción oriental de la provincia del Eje Volcánico Transversal (en Puebla y Tlaxcala) como en las montañas de la Sierra Madre del Sur, en Guerrero y Oaxaca (Taylor, 1935; Dixon, 1969; Sánchez, 1980; Saldaña de la Riva y Pérez-Ramos, 1987; Casas-Andreu *et al.*, 1996; Vega-López y Alvarez, 1992, Figura 1).

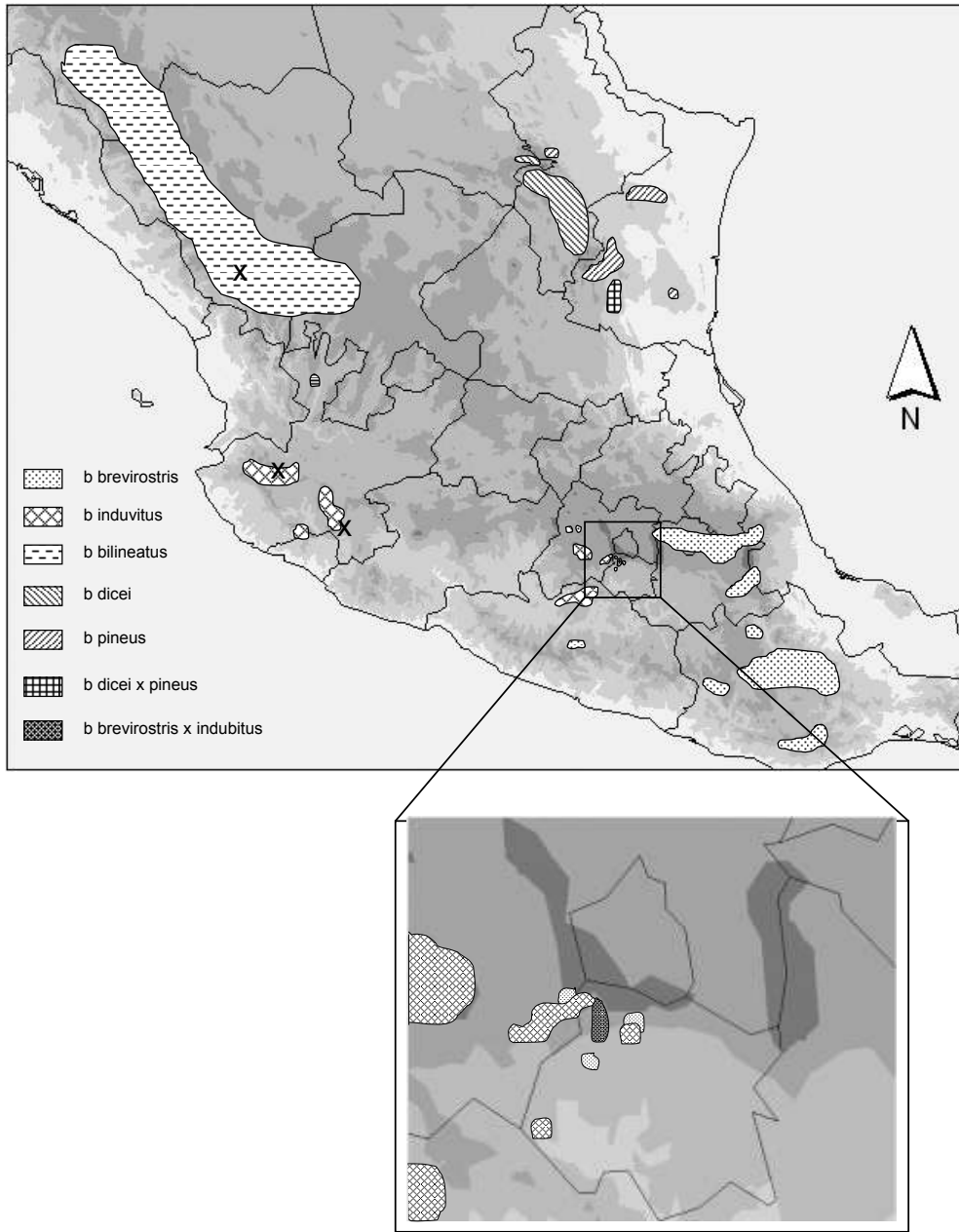


Figura 1. Distribución de las subespecies de *Plestiodon brevirostris*. Los puntos marcados con X indican los sitios en donde Robinson (1979) encontró organismos con características intermedias ente *P. b. induvitus* y *P. b. bilineatus*.

A diferencia de otras subespecies de *P. brevirostris*, *P. b. brevirostris* comúnmente posee una línea clara lateral a nivel del cuello y la interparietal comúnmente no está rodeada por las parietales.

*Plestiodon b. dicei* se distribuye principalmente en la porción norte de la Sierra Madre Oriental, en Tamaulipas. Axtell (1960) y Dixon (1969) de manera independiente reportaron un ejemplar de esta subespecie procedente del sur de Monterrey, Nuevo León. *Plestiodon b. dicei* difiere de otras subespecies de *P. brevirostris* en que la interparietal comúnmente no encierra a las interparietales, la temporal primaria usualmente está ausente y el margen superior de la banda oscura lateral termina a la altura de la cuarta hilera de escamas. *Plestiodon b. indubitus* se distribuye en las montañas del Eje Volcánico Transversal, en los estados mexicanos de Michoacán, México, Morelos, Guerrero, Jalisco y Colima (Dixon, 1969; Medica *et al.*, 1975; Robinson, 1979; Auth *et al.*, 1997). En esta subespecie la línea clara lateral a nivel del cuello se encuentra representada por una serie de escamas oscuras de centro claro sobre las hileras cinco, seis, siete, ocho y nueve, o cualquier combinación de estas en secuencia (Dixon, 1969). También, la interparietal se encuentra comúnmente encerrada por las parietales. *Plestiodon b. pineus*, al igual que *P. b. dicei*, se distribuye en las montañas de la Sierra Madre Oriental. Sin embargo, mientras que la última subespecie se encuentra principalmente en el estado de Tamaulipas, *P. b. pineus* se distribuye principalmente en el estado de Nuevo León (Figura 1). Además, mientras que *P. d. dicei* se encuentra en altitudes bajas (< 600 m) *P. b. pineus* se encuentra en altitudes más altas (> 600 m, Axtell, 1960). *Plestiodon b. pineus* es similar a *P. b. dicei* en la ausencia de temporal primaria y de línea clara a nivel del cuello. Sin embargo, difiere de *P. b. dicei* en que el margen superior de la banda oscura termina a la altura de la tercera hilera de escamas.



Existen discontinuidades sustanciales en la distribución de *P. brevirostris* (Figura 1). La distribución de *P. b. dicei* y *P. b. pineus* se encuentra aislada de la distribución de las demás subespecies de *P. brevirostris* por una distancia de alrededor de 420 km. Asimismo, existen huecos notables dentro del área de distribución de algunas de las subespecies de *P. brevirostris*. Por ejemplo, las poblaciones oaxaqueñas de *P. b. brevirostris* se encuentran separadas de las de Guerrero por una distancia considerable (alrededor de 150 km). También, las poblaciones de *P. b. indubitus* del oeste de México (principalmente Jalisco y Colima) parecen estar separadas (o al menos no se han reportado ejemplares dentro de área involucrada) de las poblaciones del centro sur por una distancia de alrededor de 330 km.

Hasta la fecha se han recolectado únicamente cuatro ejemplares de *P. colimensis*. Taylor (1935) describió a esta especie con base en un ejemplar recolectado en el estado de Colima, México. Se desconoce la localidad tipo (si bien Taylor presumió que pudo haber sido en el entonces poblado de Colima). Subsecuentemente se recolectaron otros tres ejemplares, uno en Santa Lucía, Sinaloa (Webb, 1959), otro en la vecindad de Estopilas del Salitre, Michoacán (Dixon, 1969) y otro en el noreste de Coalcomán, Michoacán (Dixon, 1969). *Plestiodon colimensis* difiere de las otras especies del grupo *brevirostris* por tener un mayor número de hileras de escamas longitudinales (26 a 28) y de laminillas subdigitales en el cuarto dedo (15 a 17), y por tener extremidades relativamente largas. Sin embargo, el patrón de escamación de la cabeza varía entre los cuatro ejemplares. El holotipo difiere de los otros ejemplares en que no posee escama temporal primaria y en que la séptima supralabial es relativamente pequeña.

*Plestiodon copei* se distribuye principalmente en las montañas de la provincia del Eje Volcánico Transversal. También se han encontrado ejemplares en la porción sur de la

provincia de la Sierra Madre Oriental, cerca de los límites con el Eje Volcánico Transversal (Taylor, 1935, 1943; Dixon, 1969; Wilson y McCranie, 1979; Ramírez-Bautista et al., 1991; Fernández et al., 2006). Taylor (1933, -citado por Taylor, 1935) nombró y describió a esta especie con base en una serie de ejemplares recolectados en el poblado de Asunción, al oeste del estado de México. Se distingue de las demás especies del grupo *brevirostris* principalmente por poseer una línea clara dorsolateral fina y nítida que se extiende desde la rostral hasta la base de la cola. A lo largo de casi toda su longitud (desde la mitad del cuello hasta la base de la cola) la línea se encuentra aproximadamente en la parte central de la tercera hilera longitudinal de escamas.

*Plestiodon dugesii* se distribuye en la porción oriental de la provincia del Eje Volcánico Transversal. Originalmente esta especie se describió con base en un ejemplar procedente de Guanajuato. Los datos asociados al ejemplar tipo únicamente dicen “Provincia de Guanajuato”. Posteriormente se recolectaron ejemplares de esta especie en Michoacán (Taylor, 1935; 1943; Duellman, 1965; Wilson y McCranie, 1979). Dixon (1969) notifica la presencia de esta especie en el estado de Jalisco, en Mazamitla y el Nevado de Colima. La característica distintiva de esta especie es la de tener tres escamas supraoculares en lugar de cuatro como las otras especies del grupo *brevirostris*. *Plestiodon ochoterenae* es la especie más pequeña del grupo *brevirostris* (longitud hocico cloaca máxima de 55 mm, Dixon, 1969). Taylor (1933 –citado por Taylor, 1935) describió a esta especie con base en una serie de ejemplares recolectados en los alrededores del poblado de Mazatlán, Guerrero. Casi todos los ejemplares adicionales de esta especie se han encontrado en un área pequeña (que incluye la localidad tipo) dentro de la Cordillera Costera del Sur, en los alrededores de Chilpancingo Guerrero, ubicada dentro de la provincia del Sierra Madre del Sur (Taylor, 1935; 1943; Dixon, 1969). Smith et al., (1997)

encontraron un ejemplar de esta subespecie en el centro-este de Oaxaca, aun dentro de la Cordillera Costera del Sur pero separado del área pequeña señalada por alrededor de 160 km. En esta especie las líneas claras dorsolaterales se encuentran separadas una de otra por dos o dos y media hileras de escamas.

*Plestiodon parviauriculatus* se distingue de las demás especies de su grupo por poseer menos hileras de escamas alrededor del cuerpo (20 *versus* 22 a 28 en las demás especies del grupo *brevirostris*). Taylor (1933) describió a esta especie con base en un ejemplar recolectado en Los Alamos, Sonora. Se distribuye en la parte norte de la provincia de la Sierra Madre Occidental, en el sur de Sonora y norte de Sinaloa (Dixon, 1969; Robinson, 1979). En *P. parvulus* la séptima supralabial no se encuentra agrandada y no contacta con la temporal secundaria superior. En este carácter es similar a *P. copei* y *P. parviauriculatus*. Sin embargo, a diferencia de *P. copei* la línea clara dorsolateral termina a la altura de los hombros, y a diferencia de *P. parviauriculatus* posee de 22 a 26 hileras de escamas longitudinales. Taylor (1935) presumió que la localidad tipo de esta especie es la ciudad de Tepic, Nayarit. Se distribuye a lo largo de la llanura Costera del Pacífico, desde el oeste de Michoacán hasta Sinaloa (Taylor, 1935; 1943; Duellman, 1958, 1965). Su distribución se extiende tierra adentro hasta aproximadamente los 500 m de altitud.

## ANTECEDENTES

Las siete especies que integran el grupo *brevirostris* son endémicas a México. También, las siete especies son de hábitos secretivos y pasan su vida ocultos entre la hierba, la hojarasca, y otros escombros que se acumulan en el suelo. Excepto una especie (*P. parvulus*), que se distribuye a lo largo de las costas del Pacífico, el grupo *brevirostris* se encuentra en las montañas de las principales sierras mexicanas (v. gr., Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur), principalmente en bosques de pino y pino encino aunque también puede encontrarse en bosque tropical caducifolio y matorral xerófito. Además de presentar una distribución amplia las especies del grupo son relativamente abundantes en las áreas en las que se encuentran.

A pesar de su abundancia y amplia distribución la biología del grupo *brevirostris*, y de los taxones que lo integran, ha sido aún muy poco estudiada. Taylor (1935) reflejó sus ideas respecto a las relaciones filogenéticas de las especies y subespecies en ese entonces incluidas en el tradicional género *Eumeces* (*sensu lato*) mediante un árbol filogenético que dibujó en una página de su obra. De acuerdo con este árbol el grupo *brevirostris* es un grupo polifilético (Figura 2). De hecho, como se señaló arriba, Taylor (1935) colocó a algunas de las especies actualmente incluidas en el grupo *brevirostris* dentro de otros grupos de especies, lo cual también evidenció su creencia en el parentesco relativamente lejano entre algunos miembros actuales de este grupo. Contrariamente, Robinson (1979) consideró al grupo *brevirostris* como monofilético y señaló que sus miembros compartían varios caracteres (de escamas y patrón de coloración), al parecer derivados (p. 10).

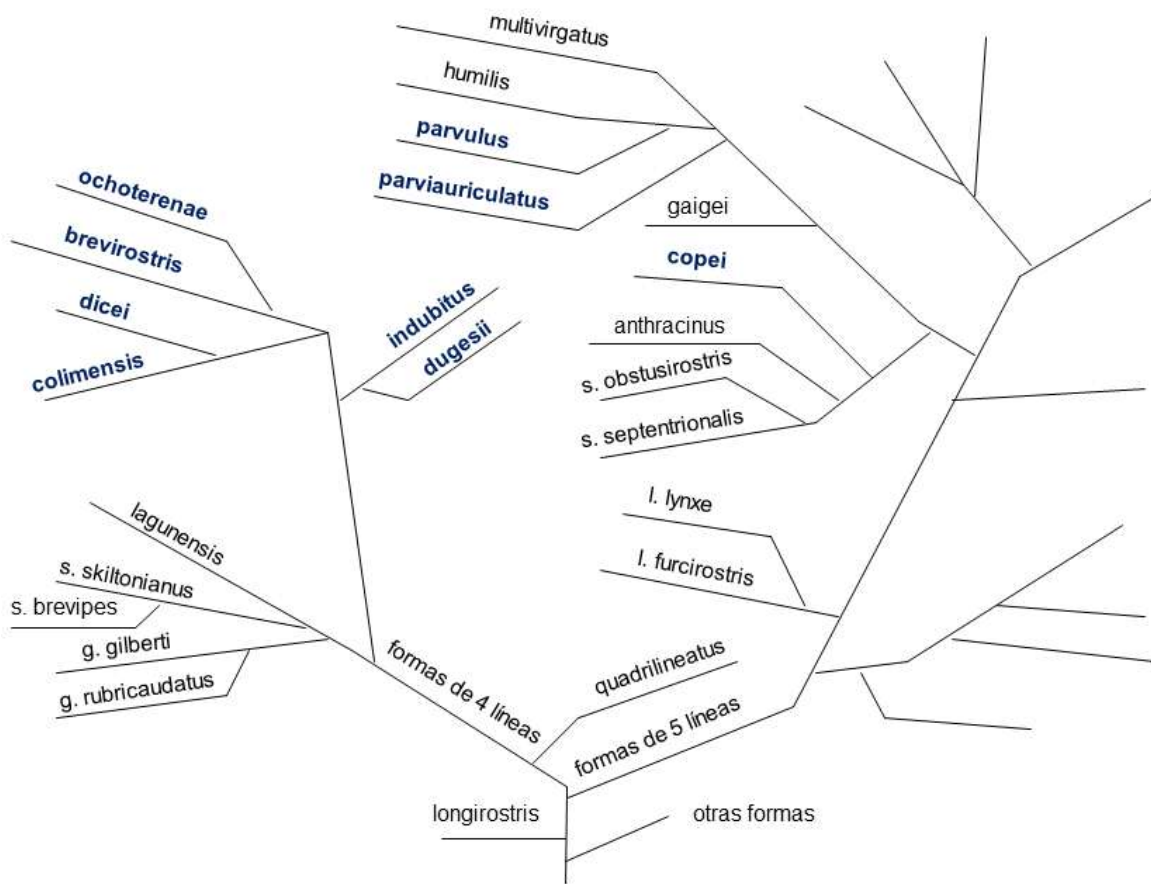


Figura 2. Parte del árbol presentado por Taylor (1935) para ilustrar las relaciones entre las especies de *Plestiodon*. Las especies pertenecientes al grupo *brevirostris* se encuentran en color azul.

Los caracteres compartidos señalados por Robinson (1979) son (condición en el grupo *brevirostris* entre paréntesis): (i) forma de la escama que se encuentra en posición media a la posgenial (más ancha que larga), (ii) número de escamas posmentonales (una), (iii) presencia o ausencia de escama posanal (ausente), (iv) presencia o ausencia de línea clara dorsolateral (ausente) y (v) hileras de escamas longitudinales (20-26).

Casi tres décadas más tarde, en un artículo en el cual estudió las causas que provocaron la evolución paralela de morfos relativamente grandes dentro de los grupos *skiltonianus* y *fasciatus*, Richmond (2006) hizo referencia al grupo *brevirostris* y señaló que: “Phylogenetic studies in progress show that the traditionally recognized species group does not form a clade, and that presumed subspecies constitute deeply divergent lineages consistent with species-level genetic differentiation (Reeder and Richmond, unpublished data). Thus, close phylogenetic relatedness may be revealed in complex life history traits rather than in morphology”. Más recientemente, con el fin de evaluar el efecto de acomodar la heterogeneidad en tasas de evolución entre particiones de datos en la estimación de fechas de divergencia, Brandley et al. (2011) construyeron una filogenia en la que incluyeron a 37 especies de *Plestiodon*. Su filogenia reflejó los dos aspectos señalados por Richmond (2006). Esto es, que el grupo *brevirostris* no es un grupo monofilético y que *P. brevis* realmente está integrado por diferentes especies (Figura 3).

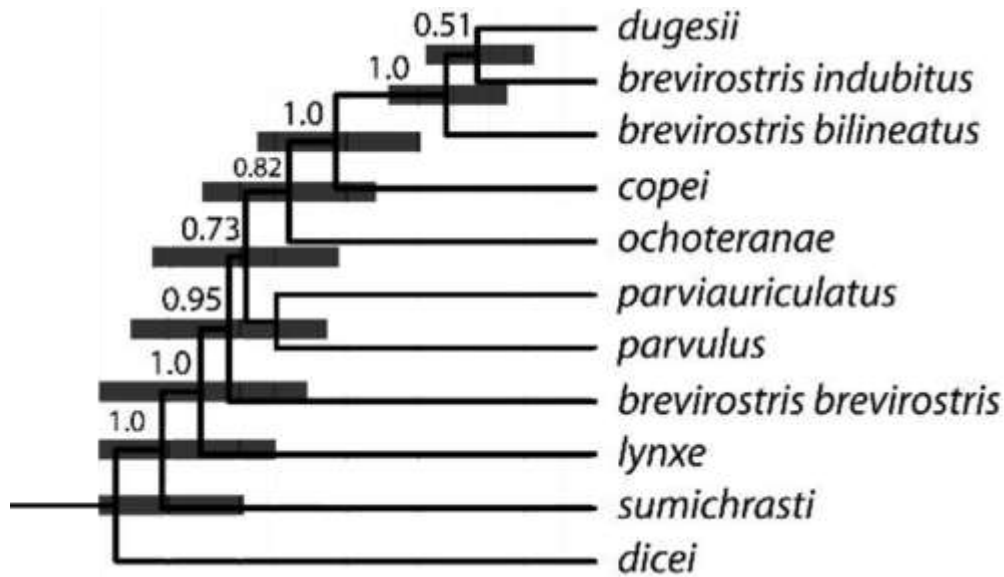


Figura 3. Parte de la filogenia obtenida por Brandley et al. (2011) a partir de análisis bayesianos fraccionados (solo se muestra la parte de la filogenia que involucra al grupo *brevirostris*).

En el árbol de Brandley et al. (2011) se observa que el miembro más primitivo del grupo *brevirostris* es *P. dicei* (realmente *P. b. dicei*) mientras que las especies de aparición más reciente son *P. dugesii* y *P. b. indubitus*. Esto contrasta con las visiones más tempranas de Taylor (1935), Dixon (1969) y Robinson (1979). De acuerdo con el árbol presentado por Taylor (1935, Figura 2), las especies *P. copei*, *P. parvulus* y *P. parviauriculatus* están más relacionadas a especies de otros grupos de *Plestiodon* que con especies del grupo *P. brevirostris*, y las relaciones postuladas entre las especies de este grupo fueron ((*P. indubitus* + *P. dugesii*) + ((*P. colimensis* + *P. dicei*) + (*P. brevirostris* + *P. ochoteranae*)). Dixon (1969) consideró a *P. dugesii* como el miembro más primitivo del grupo y a *P. copei* y *P. ochoteranae* como las especies más especializadas. Por su parte, Robinson (1979) consideró a *P. copei* como el miembro más primitivo del grupo.

## **OBJETIVOS**

Los objetivos del presente trabajo fueron:

- (i) Evaluar la validez taxonómica (monofilia) del grupo *Plestiodon brevirostris*.
- (ii) Estimar las relaciones filogenéticas entre las especies que integran al mismo.
- (iii) Evaluar el estado taxonómico de la especie politépica de amplia distribución *P. brevirostris*.



# Método

---

Se utilizaron datos de morfología externa y de secuencias de DNA mitocondrial para estimar las relaciones filogenéticas entre las especies y subespecies del grupo *brevirostris*. Los ejemplares examinados (recolectados y de museo) proceden de diferentes puntos del área de distribución de las especies que integran al grupo. Si bien el muestreo no fue totalmente extensivo se hizo un intento por abarcar el área de distribución total de cada una de las especies del grupo. En algunos casos las localidades de procedencia de los ejemplares utilizados en los análisis morfológicos no fueron las mismas que las de las muestras utilizadas en los análisis moleculares (Figuras 4 y 5, Apéndice 3). También los análisis moleculares incluyeron más taxones terminales que los morfológicos.

Se realizaron análisis filogenéticos separados para datos morfológicos y moleculares. No se realizaron análisis simultáneos (morfología + molecular) en virtud del bajo soporte que tuvieron los clados en el árbol basado en morfología (lo cual sugiere una cantidad considerable de homoplasia) y debido a que el número de caracteres y de taxones utilizados en el análisis molecular excede con mucho a los utilizados en el análisis morfológico (1355 vs 32 caracteres y 44 vs 22 taxones –incluyendo los taxones externos).

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

### Morfología

#### Taxones Terminales

Se consideraron como terminales internos a cada una de las especies y subespecies incluidas en el grupo *brevirostris*. La subespecie *P. b. brevis* estuvo representada por

tres taxones terminales. Uno lo constituyeron los ejemplares de Oaxaca, otro los ejemplares de Guerrero y el último los ejemplares procedentes de los estados de Puebla y Tlaxcala. La subespecie *P. b. indubitus* estuvo representada por dos taxones terminales, uno integrado por los ejemplares procedentes de Colima y Jalisco y otro por los ejemplares de Morelos y Guerrero. La justificación de segregar a estas dos subespecies en cinco taxones es la siguiente.

Como se señaló previamente, las poblaciones de *P. b. brevirostris* de la parte oriental de la provincia del Eje Volcánico Transversal se encuentran ampliamente separadas de las de la provincia de la Sierra Madre de Sur. A su vez, existe un hueco también extenso ( $\approx 200$  km) entre las poblaciones del este y oeste de esta última provincia (Figura 1). Por otro lado, existen algunas diferencias geográficas en el patrón de coloración de los ejemplares examinados (observación personal). En la mayoría de los ejemplares procedentes de la porción occidental de la provincia de la Sierra Madre del Sur la línea clara dorsolateral termina a la altura de los hombros o un poco más allá. Por el contrario, en la mayoría de los ejemplares de la porción oriental de esta provincia esta línea se prolonga hasta la base de la cola (Apéndice 7, Foto 2). Algo similar ocurre con los ejemplares de *P. b. brevirostris* procedentes de la provincia del Eje Volcánico Transversal: por lo común la línea se prolonga hasta la base de la cola. Por otro lado, si bien los ejemplares procedentes de la porción oriental de la provincia de la Sierra Madre del Sur son similares a los procedentes de la provincia del Eje Volcánico Transversal en cuanto a la longitud de la línea clara dorsolateral, los primeros difirieron de los últimos en la altura a la cual termina la línea clara lateral. En la mayoría de los primeros, esta línea termina cerca de la base de la cola (Apéndice 7, Foto 4), mientras que en los segundos la línea termina a la altura de los hombros.

Una situación similar ocurre con las poblaciones de *P. b. indubitus* del este y oeste de México, las cuales se encuentran ampliamente separadas entre sí. Asimismo, si bien los ejemplares de ambas regiones son muy similares una con otra, los que proceden de la parte oriental de México poseen una línea clara lateral notable a la altura de los labios, mientras que en los del oeste (Colima y Jalisco) esta línea está ausente (Dixon, 1969). Dada esta variación y la separación geográfica de las regiones involucradas se decidió tratar a las muestras procedentes de las mismas como taxones terminales distintos. Asimismo, se consideró como un taxón terminal diferente a una población procedente del municipio de Bolaños, Jalisco. Los ejemplares recolectados en esta localidad difieren de los ejemplares de otras poblaciones cercanas de *P. brevirostris* y es posible que representen un linaje distinto (por esta razón los ejemplares se asignaron como *P. sp1*).

Con el fin de evaluar la monofilia del grupo se consideraron como terminales externos a cuatro especies de *Plestiodon*, cada una de las cuales pertenece a un grupo de especies distinto. *Plestiodon skiltonianus* pertenece a un grupo (*skiltonianus*) que Taylor (1935) consideró como cercanamente relacionado al grupo *brevirostris*. *Plestiodon lynxe*, la única especie en su grupo, al igual que la mayoría de las especies del grupo *brevirostris*, es vivípara y se encuentra en ambientes de montaña, en altitudes relativamente elevadas. Además, posee un carácter que se ha considerado como exclusivo del grupo *brevirostris* (la escama que se encuentra en contacto con la escama posgenial es más ancha que larga). Se consideraron como taxones terminales distintos a las dos subespecies de *P. lynxe*, *P. l. lynxe* y *P. l. belli*. Las especies *P. tetragrammus* y *P. sumichrasti* se distribuyen en el noreste y sur de la República Mexicana, respectivamente, y se consideraron como taxones terminales en virtud de su disponibilidad en las colecciones herpetológicas consultadas y debido a que en ausencia de un estudio filogenético que muestre su parentesco con las especies del grupo

*brevirostris* existe la posibilidad de que guarden alguna relación con las mismas. No se incluyeron representantes de cinco grupos de *Plestiodon*. La razón principal fue la ausencia de ejemplares de estos grupos en las colecciones mexicanas. Además, la morfología y distribución de las especies de al menos cuatro de estos grupos (*obsoletus*, *longirostris*, *egregius* y *fasciatus*) sugiere un parentesco lejano con las especies del grupo *brevirostris*. Finalmente, para enraizar los árboles obtenidos se utilizó a la especie *Mesoscincus schwartzei*, la cual estuvo previamente incluida dentro del género *Plestiodon*.

### **Ejemplares**

Todos los ejemplares examinados fueron ejemplares de museo. Se visitaron y se examinaron ejemplares en tres colecciones mexicanas. También se solicitó el préstamo de ejemplares de *Plestiodon* a varias colecciones extranjeras (todas en los Estados Unidos – ver Apéndice 3 para museos consultados). En este caso el examen de los mismos se realizó en la Universidad de San Diego, California. En el Apéndice 3 se especifica de qué colecciones proceden los ejemplares examinados y se proporcionan los datos de campo de los mismos. En la Figura 4 se muestra las localidades de procedencia de los ejemplares examinados. Sólo se muestran las localidades de los ejemplares correspondientes a los taxones del grupo *brevirostris*.

El número de ejemplares examinados por taxón dependió de la disponibilidad de los mismos en las colecciones involucradas. Por ejemplo, en el caso de *P. colimensis* únicamente se examinaron dos de los cuatro ejemplares actualmente existentes. Estos cuatro ejemplares se encuentran alojados en colecciones extranjeras distintas y solo se pudo conseguir el préstamo en dos de ellas (ver apéndice 3). En contraste, en el caso de las especies de *P. brevisrostris* y *P. lynxe*, las cuales presentan una distribución muy amplia

dentro de la República Mexicana y son muy abundantes, tanto en las áreas que habitan como en las colecciones mexicanas visitadas, se examinaron alrededor de 70 ejemplares de cada taxón. En los demás taxones el número de ejemplares examinados varió de 10 a 42 (ver Apéndice 3. En total se examinaron 515 ejemplares.

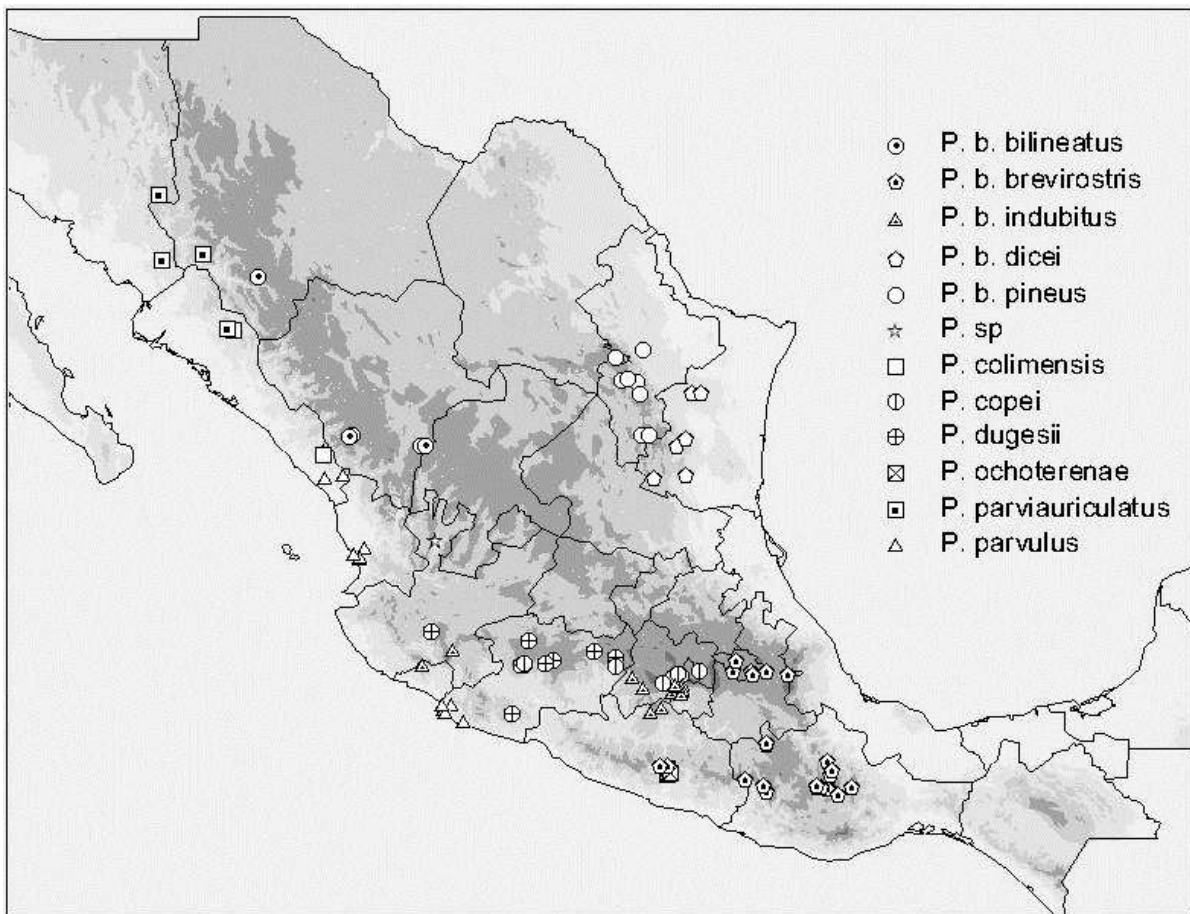


Figura 4. Localidades de procedencia de los ejemplares de museo examinados en este estudio. Los tonos de grises indican altitud: blanco = 0 a 200 m, ■ = 200 a 1000 m, ■ = 1000 a 2000 m, ■ = 2000 a 3000 m, ■ = 3000 a 5000 m.

## Caracteres

Los caracteres elegidos incluyeron caracteres utilizados por autores previos en la descripción o diagnóstico de los taxones involucrados así como otros elegidos en este estudio (mediante el examen preliminar de ejemplares de algunos taxones) (Apéndice 1). Todos los caracteres elegidos, excepto uno, mostraron variación tanto dentro como entre los taxones bajo análisis. Esto es, fueron polimórficos y sus intervalos de variación mostraron algún grado de superposición entre taxones. Sin embargo, este hecho no evitó que se eligieran estos caracteres. La mayoría de los caracteres morfológicos, en particular los de especies estrechamente emparentadas, muestran algún grado de variación intraespecífica y aun así poseen información filogenética significativa (Wiens 1995). Wiens (1998) demostró que la exclusión de caracteres polimórficos en un análisis filogenético puede disminuir su exactitud en las estimas de las relaciones de parentesco en relación a un análisis que sí incluya estos caracteres.

Se registraron 33 caracteres morfológicos: (i) ocho morfométricos, los cuales consistieron en medidas de la cabeza, de la tibia y de escamas particulares, (ii) 11 merísticos o de escutelación y (iii) 14 cualitativos de los cuales siete fueron binarios doble estado (conteos o condiciones de escamas particulares) y siete cualitativos multiestado (patrón de las líneas corporales). En el Apéndice 1 se especifican cada uno de los caracteres utilizados. La nomenclatura y las definiciones para los caracteres de escutelación se encuentran en Taylor (1935). Las definiciones de los términos utilizados para describir el patrón de coloración siguen a Dixon (1969). Excepto el octavo carácter (ver Apéndice 1) todos son polimórficos.

*Codificación de caracteres.*— Todos los caracteres se codificaron mediante el “generalized frequency coding method” (GFC) propuesto por Smith y Gutberlet (2001). Asimismo, todos los subcaracteres se consideraron como ordenados. En el caso de caracteres cualitativos doble estado, la aplicación del método GFC es similar a la utilización del método de codificación de frecuencia de Wiens (1995) y por lo tanto únicamente se obtuvo un subcarácter. Para aplicar el método GFC a caracteres cuantitativos continuos fue necesario convertirlos a cuantitativos discretos. Todos los caracteres cuantitativos continuos consistieron en cocientes (ver Apéndice 1). Para convertirlos en caracteres discretos se multiplicaron por un valor entero (5, 10, 50 o 100) y el resultado obtenido se redondeó al entero más cercano. La razón de multiplicarlos por diferentes valores fue la de disminuir el número de subcaracteres que se producirían al aplicar el método GFC. Si bien el número de subcaracteres que se formen depende del valor que se use para multiplicar los cocientes en cuestión, el número de subcaracteres filogenéticamente informativos permanece constante (al aumentar el número de subcaracteres simplemente aumenta el número de subcaracteres no informativos) y no se espera que la elección de dicho valor afecte la estructura del árbol resultante. Se eliminaron los subcaracteres no informativos. Un carácter se consideró como informativo si después de su codificación presentaba al menos dos estados y al menos uno de ellos era compartido por dos o más taxones. En el Apéndice 4 se muestra la matriz de caracteres codificados.

*Ponderación de caracteres.* Una consecuencia de aplicar el método GFC a un carácter particular es darle mayor peso al mismo con respecto a los caracteres binarios monomórficos. Esto se debe a que durante el análisis filogenético los subcaracteres obtenidos con el método realmente se consideran como caracteres y por lo tanto un solo carácter puede tener el peso correspondiente a dos o más caracteres binarios monomórficos.

Además, en los caracteres binarios monomórficos únicamente se considera un cambio de estado mientras que en los caracteres codificados a través de bins de frecuencias (Wiens, 1995) se consideran varios cambios de estados (cada bins de frecuencia se considera como un estado de carácter distinto). De este modo, con el fin de homogeneizar el peso de los sub-caracteres y caracteres a cada subcarácter se le dio el peso máximo aceptado por PAUP\* (32767). Enseguida se dividió este peso máximo por el producto de dos valores: (i) el número de subcaracteres obtenido para el carácter involucrado (aquel al que pertenece un subcarácter en cuestión) y (ii) el número de bins de frecuencia considerados en el subcarácter bajo análisis.

### **Análisis Filogenético**

Se utilizó el criterio de máxima parsimonia para inferir las relaciones filogenéticas entre los taxones bajo estudio. Los análisis se realizaron mediante el programa PAUP\* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, and another methods) 4.0b10 para Macintosh (Swofford, 2002). Se realizó una búsqueda heurística con base en 10000 réplicas. Se utilizó la opción "random stepwise addition" para adicionar los taxones y obtener los árboles iniciales, y la opción tree-bisection-reconnection (TBR) para re-arreglar los árboles iniciales. Se evaluó el apoyo de los clados resultantes mediante un bootstrapping no paramétrico (Felsenstein 1985). Los valores bootstrap se derivaron de los resultados obtenidos con 100 pseudo-réplicas. Se realizaron 1000 búsquedas heurísticas por réplica y se utilizaron las mismas opciones que en el caso de la búsqueda del árbol óptimo. Se consideraron como clados fuertemente respaldados a aquellos que tuvieron valores bootstrap de 70 o más elevados.



## Datos de Secuencias

### Muestreo Taxonómico

La mayor parte de los tejidos se obtuvo a través de viajes de recolecta a varios puntos del área de distribución de grupo *brevirostris*. En cada viaje se registró la ubicación geográfica de cada punto visitado (datos de localidad y georreferenciación). La altitud, latitud y longitud se registraron mediante un GPS WGS84. Una parte significativa de los tejidos se obtuvo a través de donaciones de ejemplares recolectados por el personal asociado al Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", de la Facultad de Ciencias UNAM. Algunas secuencias fueron donadas por el Dr. Matt Brandley de la Universidad de Berkeley, California.

Las lagartijas recolectadas se sacrificaron mediante una dosis pequeña de pentobarbital sódico. Posteriormente se les extrajo todo o parte del hígado (cuando este era muy grande). En el caso de ejemplares muy pequeños se tomó un trozo pequeño de intestino o de cola. Las muestras se colocaron inmediatamente dentro de tubos pequeños y se preservaron en alcohol absoluto. En los casos en los que no se dispuso de alcohol absoluto, las muestras se colocaron en pequeños tubos y se almacenaron inmediatamente a - 80 °C. Todos los tejidos y ejemplares se depositaron en la colección herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

En total se reunieron 118 muestras, 90 correspondieron a especies asignadas al grupo *brevirostris* (terminales internos) y 24 a especies asignadas a otros ocho grupos de especies de *Plestiodon* (terminales externos). Las cuatro especies restantes (asignadas a los géneros *Scincella* y *Sphenomorphus*) se utilizaron para enraizar los árboles obtenidos. La mayoría de las muestras (57) pertenecen a poblaciones asignadas a la especie politépica de amplia

Cuadro 1. Datos de localidad de cada una de las muestras incluidas en los análisis filogenéticos moleculares. Los números entre paréntesis indican número de muestra y corresponden con los números incluidos en el árbol bayesiano.

Localidad	Coordenadas	Voucher
<i>P. b. billineatus</i>		
Namiquipa, Chihuahua	25° 04' 10.8" N; 105° 37' 43.3" W	EMD 015 (1), EMD 016 (2)
Santiago, Durango	25° 04' 10.8" N; 105° 37' 43.3" W	EMD 020 (3)
Pueblo Nuevo, Durango	23° 42' 54.7" N; 105° 29' 12.3" W	EPR 1403 (4), EPR 1405 (5)
Pueblo Nuevo, Durango	23° 39' 07.6" N; 105° 44' 31.0" W	UOGV 1292 (6), JCBH 195 (7)
Pueblo Nuevo, Durango	23° 39' 14.8" N; 105° 46' 0.4" W	UOGV 1294 (8)
Pueblo Nuevo, Durango	23° 55' 03.3" N; 105° 0.0' 6.4" W	UOGV 1284 (9)
Pueblo Nuevo, Durango	23° 50' 02.7" N; 105° 19' 36.5" W	JCBH 193 (10)
Las Crucitas, Zacatecas	22° 56' 15.0" N; 103° 32' 16.0" W	FMQ 3879 (11), FM3 3981 (12)
<i>P. b. brevisrostris</i>		
El Seco, Puebla	19° 08' N; 97° 39' W	MFO 290 (13)
San Miguel C., Puebla	19° 15' 51.5" N; 97° 11' 53.2" W	MFO 297 (14)
Huamantla, Tlaxcala	19° 23' 28.4" N; 97° 55' 17.9" W	IDLH 016 (15), IDLH 017 (16)
Teotitlán del Valle, Oaxaca	17° 06' 12.0" N; 96° 29' 54.0" W	JAC 21499 (17)
Santa Lucia, Monteverde, Oaxaca	16° 59' 41.1" N; 97° 42' 03.9" W	ANMO 822 (18)
Macuiltianguis, Oaxaca	17° 33' N; 96° 33' W	MFO 292 (19), MFO 293 (20)
San Isidro Buenos Aires, Oaxaca	17° 56' 17.0" N; 96° 51' 55.0" W	AMH 061 (21)
Xachila, Oaxaca	16° 55' 58.0" N; 96° 51' 59.0" W	IDLH 11 (22) IDLH 112 (23)
Balzamar, Guerrero	17° 34' N; 99° 33' W	MFO 288 (24)
Sierra de Alquitrán, Guerrero	17° 30' N; 99° 28' W	MFO 291 (25)
Omitemi, Guerrero	17° 29' N; 99° 39' W	MFO 289 (26)
Ixtlán de Juárez	17° 19' 40" N; 96° 28' 31" W	FMRP 143 (27), RBW 507 (28)
S Juan Mixtepec, Oaxaca	17° 06' N; 96° 48' W	FMQ3974 (29)
<i>P. b. dicei</i>		
Marmolejo, Tamaulipas	24° 37' 19.8" N; 99° 01' 55.0" W	UPO 005 (30), JLAL 225 (31)
<i>P. b. indubitus</i>		
Tepoztlán, Morelos	18° 58' N; 99° 55' W	MFO 294 (32),
Huitzilac, Morelos	19° 01' 45" N; 99° 13' 11" W	MFO 343 (33), MFO 344 (34)

Cuadro 1. Continuación

Localidad	Coordenadas	Voucher
Huitzilac, Morelos	19° 00' 42" N; 99° 14' 07" W	MFO 351 (35), MFO 352 (36)
Cuernavaca, Morelos	18° 56' N; 99° 13" W	MFO 360 (37), MFO 361 (38)
Huitzilac, Morelos	19° 01' 25.6" N; 99° 16' 49.7" W	MFO 303 (39)
Taxco, Guerrero	18° 33' 35" N; 99° 37' 44" W	MFO 355 (40)
V de Bravo, México	19° 12' 29.88" N; 100° 09' 30.42" W	IDLH 330 (41), IDLH 331 (42)
V de Bravo, México	19° 09' 1.38" N; 100° 03' 27" W	MFO 363 (43), MFO 364 (44)
Ciudad Guzmán, Jalisco	19° 37' 0.8" N; 103° 33' 37.1" W	AMH 404 (45), IDLH 103 (46)
Tumbiscatío, Michoacán	18° 24' 56.05" N; 102° 33' 52.8" W	JAC 25384 (47)
<i>P. b. pineus</i>		
Los Lirios, Coahuila	25° 22' 32.5" N; 100° 30' 38.9" W	UOGV 542 (48)
Pablillo, Nuevo León	24° 34' 53.0" N, 99° 57' 56.2" W	MFO 320 (49)
S A Alazanas, Coahuila	25° 13' 1.2" N 100° 23' 17.9" W	JLAL 235 (50)
<i>P. b. dicei x P. b. pineus</i>		
Rancho El Cielo, Tamaulipas	23° 03' 29.3" N; 99° 11' 37.5" W	MFO 317 (51), MFO 318 (52)
Rancho El Manzano, Coahuila	25° 21' 08.4" N; 100° 11' 36.0" W	UOGV 552 (53), UOGV 555 (54), UPO 009 (55)
Parque Ecológico, Chipinqué	25° 36' 50.5" N; 100° 21' 15.0" W	MFO 332 (56), JLAL 245 (57)
<i>P. copei</i>		
San Juan Tetla, Puebla	19° 12' N; 98° 31' W	MFO 340 (58)
Desierto de los Leones, D. F.	19° 16' 02.4" N; 99° 19' 18.6" W	AMH 315 (59), AMH 324 (60)
Huixquilucan, México	19° 20' 48.8" N; 99° 23' 44.6" W	EMD 163 (61)
Río Frío, México	19° 20' N; 98° 40' W	UOGV A (62), UOGV B (63)
Pátzcuaro, Michoacán	101° 29' 5" N 19° 29' 30" W	DGM 33 (64)
<i>P. dugesii</i>		
S J Parangaricutiro, Michoacán	19° 23' 29.7" N; 102° 10' 25.3" W	MFO 281 (65), MFO 282 (66)
Atemajac de Brizuela, Jalisco	20° 07' 06.7" N; 103° 43' 36.9" W	IDLH 105 (67), IDLH 106 (68)
Pátzcuaro, Michoacán	18° 30' 0.36" N; 102° 29' 48.5" W	JAC 25362 (69)
<i>P. ochoteranae</i>		
Agua del Obispo, Guerrero	17° 19' 18.9" N; 99° 28' 12.2" W	UOGV 250 (70), MFO 287 (71)

## Cuadro 1. Continuación

Localidad	Coordenadas	Voucher
<i>P. parviauriculatus</i>		
Los Álamos, Sonora	26° 59' 36.3" N; 108° 58' 31.4" W	IDLH 084 (72), IDLH 085 (73), EPR 1393 (74)
Badiraguato, Sinaloa	25° 44' 41.9" N; 107° 33' 52.1" W	UOGV 1311 (75)
<i>P. parvulus</i>		
Aguila, Michoacán	18° 33' 40.68" N; 103° 35' 39.7" W	ANMO 1141 (76), 1142 (77)
Cerca de Manzanillo, Colima	19° 06' N; 104° 22" W	ANMO 1173 (78), ANMO 1174 (79)
San Blas, Nayarit	21° 25' 49.5" N; 105° 11' 10.8" W	ANMO 1191 (80), 1192 (81)
<i>P. sp1</i>		
Bolaños, Jalisco	21° 55' 03.8" N; 103° 52' 38.0" W	JAC 23384 (82), JAC 23426 (83)
<i>P. sp2</i>		
Pluma Hidalgo, Oaxaca	15° 54' N; 96° 25' W	ISS 50 (84), ISS 51 (85)
<i>P. sp3</i>		
Arcelia, Guerrero	18° 11' 54.6" N; 100° 07' 2.4" W	AMH 556 (86)
<i>P. sp4</i>		
Ajuchitlán del P., Guerrero	17° 34' 53" N; 100° 32' 55" W	JCBH 108 (87), JCBH 128 (88)
Ajuchitlán del P., Guerrero	17° 37' 21"N; 100° 34' 29" W	JCBH 116 (89), JCBH 123 (90)
<i>P. l. lynxe</i> (grupo <i>lynxe</i> )		
San Joaquín, Querétaro	20° 55' 59.6" N; 99° 35' 21.9" W	MZFC 17839 (91), MZFC 1780 (92)
Atotonilco, El Grande, Querétaro	20° 11' N; 98° 21' W	JJW 091 (93), JJW 092 (94)
Zacatlán, Puebla	20° 1' 19.2" N; 98° 02' 15" W	GFP 018 (95)
San Luis Potosí	Datos c M Bradley	(96)
<i>P. l. belli</i> (grupo <i>lynxe</i> )		
La Yesca, Nayarit	21° 37' 17.62" N; 104° 16' 30.9" W	JAC 23455 (97)
La Yesca, Nayarit	21° 55' 2.76" N; 103° 52' 38.4" W	JAC 23420 (98)
La Yesca, Nayarit	21° 42' 4.54" N; 104° 24' 40.6" W	JAC 23481 (99)
No datos de localidad	No datos	RH-019 (100)
<i>P. skiltonianus</i> (grupo <i>skiltonianus</i> )		
San Diego, California	39° 23' N; 123° 13' W	MVZ162314 (101)
San Diego, California	32° 43' N; 117° 7' W	MVZ162089 (102)

Cuadro 1. Continuación

Localidad	Coordenadas	Voucher
<i>P. callicephalus</i> (grupo <i>anthracinus</i> )		
Álamos, Sonora	26° 59' 36.36" N; 108° 58' 31.4" W	MFO 307 (103)
Álamos, Sonora	27° 0.0' 36.72" N; 108° 57' 3.6" W	IDLH 075 (104)
Bolaños, Jalisco	21° 52' 34.03" N; 103° 49' 8.72"	JAC 23401 (105)
<i>P. tetragrammus</i> (grupo <i>anthracinus</i> )		
Marmolejo, Tamaulipas	25° 37' 19.8" N 99° 01' 55.0" W	UOGV 525 (106)
<i>P. sumichrasti</i> (grupo <i>sumichrasti</i> )		
Ixhutián del Café, Veracruz	18° 50' 5.9" N; 98° 51' 2.4" W	JLAL 141 (107)
Donado por Matt		LCM 429 (108)
<i>P. fasciatus</i> (grupo <i>fasciatus</i> )		muestra (109)
<i>P. egregius</i> (grupo <i>egregius</i> )		muestra (110)
<i>P. elegans</i> (grupo <i>fasciatus</i> )		muestra (111)
<i>P. obsoletus</i> (grupo <i>obsoletus</i> )		muestra (112)
<i>P. longirostris</i> (grupo <i>longirostris</i> )		muestra (113)
<i>P. reynoldsi</i>		muestra (114)
<i>Scincella silvicola caudaequinae</i>		muestra (115-117)
<i>Sphenomorphus cherriae cherriae</i>		muestra (118)

distribución *Plestiodon brevirostris*. La razón es que la variación geográfica morfológica (ver arriba) de esta especie sugiere la posibilidad de que se trate de un complejo específico.

Las 90 muestras del grupo *brevirostris* proceden de 57 localidades distintas. En el Cuadro 1 se enlistan las muestras analizadas y las localidades de procedencia de las mismas. No se proporcionan los datos de campo de algunas muestras debido a que en estos casos las secuencias se obtuvieron del GeneBank. Las secuencias involucradas pertenecen a las especies *P. fasciatus*, *P. elegans*, *P. egregius*, *P. longirostris*, *P. obsoletus*, *P. lynxe* (una muestra procedente del estado de Veracruz) y *P. sumichrasti* (una muestra). Ninguna de estas especies forma parte del grupo *brevirostris*. La Figura 5 muestra los sitios de procedencia de las muestras incluidas en el análisis. Desafortunadamente no pudo incluirse en el análisis a ningún representante de la especie *P. colimensis* (no se pudieron recolectar ejemplares de esta especie).

Durante los años en que realizó este estudio se hicieron varios viajes de recolecta a distintos puntos del área de distribución del grupo. Además diversos estudiantes asociados a la colección herpetológica del museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias, UNAM recolectaron varios ejemplares de *Plestiodon*. Si bien la mayoría de los ejemplares recolectados claramente pertenecieron a alguna de las especies o subespecies reconocidas de *Plestiodon*, en algunos casos no fue posible asignarlos a alguna especie en particular. Sin embargo, su morfología sugirió que debía formar parte del grupo *brevirostris*. En este trabajo, se consideraron a estos ejemplares como de estado taxonómico incierto y preliminarmente se nombraron como *P. sp1*, *P. sp2*, *P. sp3* y *P. sp4* (en el Cuadro 1 se señala el lugar de procedencia de los ejemplares involucrados). Los análisis filogenéticos moleculares también incluyeron haplotipos de los ejemplares de estatus incierto.

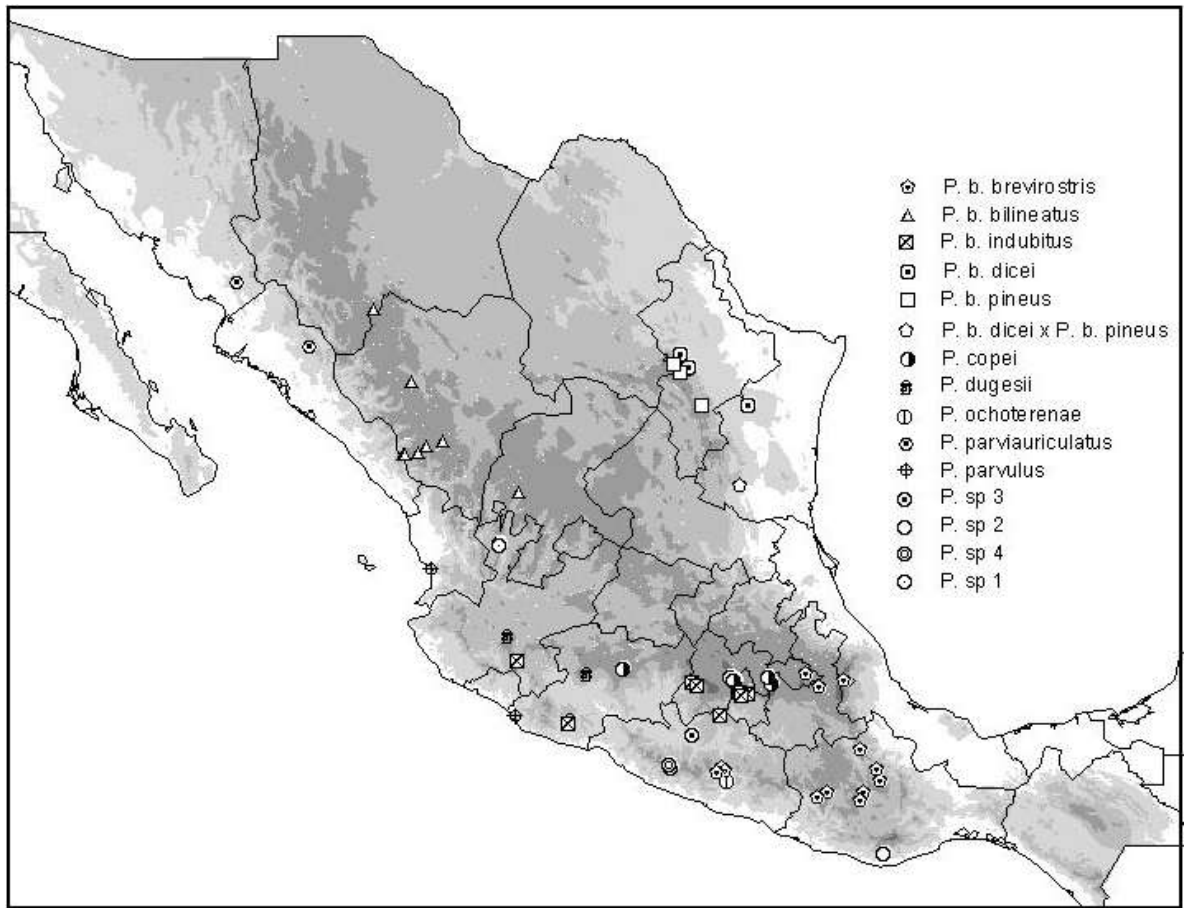


Figura 5. Localidades de procedencia de las muestras incluidas en el análisis molecular. Únicamente se muestran localidades de muestras pertenecientes a taxones del grupo *brevirostris*. Los tonos de grises indican altitud: blanco = 0 a 200 m, ■ = 200 a 1000 m, ■ = 1000 a 2000 m, ■ = 2000 a 3000 m, ■ = 3000 a 5000 m.

Con el fin de valorar la monofilia del grupo *brevirostris* se incluyeron en el análisis secuencias de ocho de los nueve grupos restantes del género *Plestiodon*. No se incluyeron secuencias del grupo *multilivirgatus* debido a que no se pudieron conseguir tejidos de ninguna de las dos especies que integran este grupo. Las secuencias incluidas corresponden a las especies *P. fasciatus* y *P. elegans*, (grupo *fasciatus*), *P. egregius* (grupo *egregius*), *P. callicephalus* y *P. tetragrammus* (grupo *anthracinus*), *P. sumichrasti* (grupo *sumichrasti*), *linxe* (grupo *lynxe*), *P. longirostris* (grupo *longirostris*), *P. obsoletus* (grupo *obsoletus*) y *P. reynoldsi* (una especie estrechamente emparentada con *egregius*: Richmond y Reeder, 2002; Schmitz et al., 2004; Brandley, 2005). Con el fin de enraizar los árboles obtenidos se utilizaron secuencias de las especies *Scincella silvicola caudraquinae* y *Sphenomorphus cherriaer cherriae*.

### **Extracción y amplificación del DNA**

El DNA genómico se extrajo de muestras pequeñas (0.5 a 1 g) de tejido de hígado, intestino o cola. Para este fin se siguió, con algunas modificaciones, el protocolo de laboratorio propuesto por Hillis *et al.*, (1996). En el Apéndice 5 se proporciona el protocolo empleado para obtener las extracciones.

Se amplificó un segmento de DNA mitocondrial compuesto por diferentes subsegmentos: (i) uno que codifica para parte de la subunidad 16S del RNA ribosomal, (ii) otro que codifica para el RNA de transferencia del aminoácido leucina, (iii) el subsegmento correspondiente al gen completo de la subunidad 1 de la enzima deshidrogenasa (ND1) y (iv) los subsegmentos que codifican para los RNA de transferencia correspondientes a los aminoácidos Isoleucina, Glicina y Metionina (en parte). La Figura 6 muestra las longitudes de cada uno de estos subsegmentos. El segmento completo ha demostrado su utilidad en



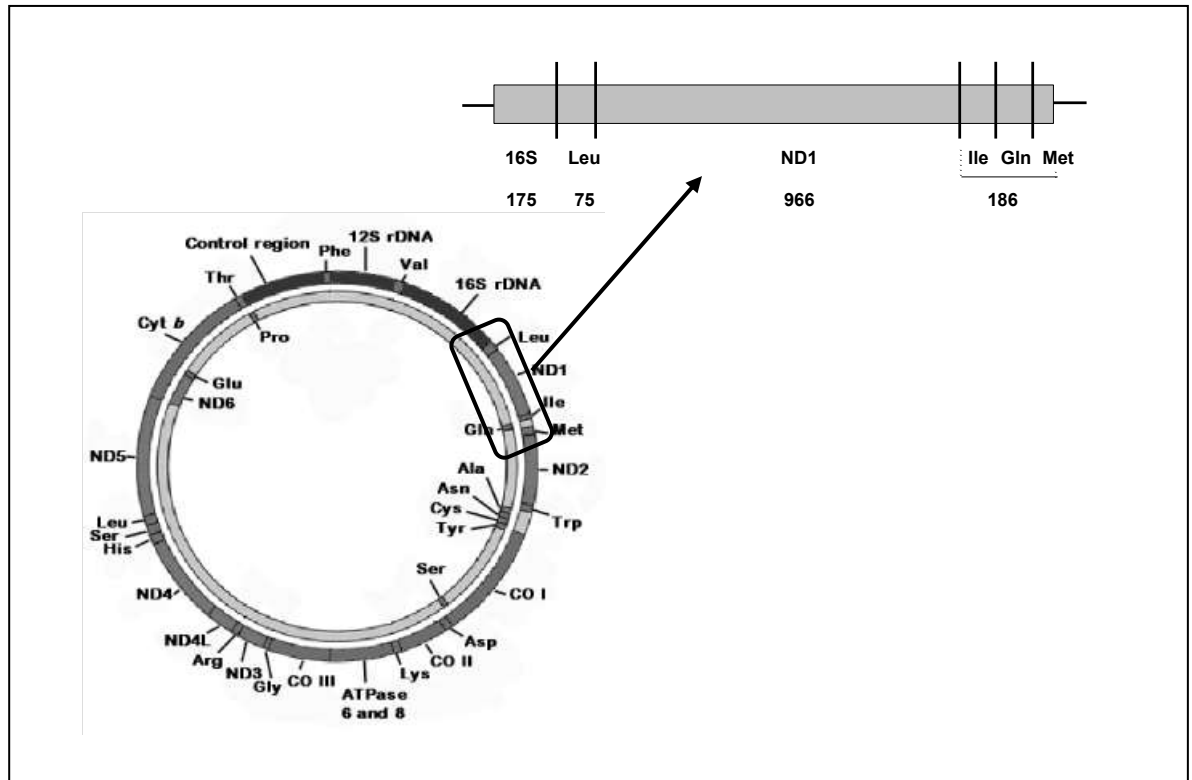


Figura 6. Segmento de DNA mitocondrial utilizado en los análisis filogenéticos. Los números debajo de cada subsegmento indican la longitud en nucleótidos del mismo.

algunos estudios filogenéticos realizados con otras especies de lagartijas (Macey et al., 1999; Leaché y Reeder, 2002; Bradley et al., 2005).

En la mayoría de las muestras la solución de amplificación consistió en una mezcla de 2.5 µl de buffer 10X, 2 µl de cada primer, 0.8 µl de MgCl<sub>2</sub>, 1.5 µl de d NTPs, 9.7 µl de H<sub>2</sub>O y 1 µl de la solución que contuvo la plantilla de DNA extraída. Sin embargo, en varios casos fue necesario alterar la cantidad de DNA y de MgCl<sub>2</sub> con el fin de lograr una amplificación exitosa. La amplificación se llevó a cabo en un termociclador Gene Amp\* PCR System 9700. Las reacciones de amplificación iniciaron con un periodo de desnaturalización de 2 minutos (a 94° C) seguido de un período de alineación de 30'' a 52°, y uno de extensión de 30'' a 72°. Posteriormente se corrieron 40 ciclos de desnaturalización-alineación-extensión con tiempos y temperaturas de 30'' a 94°, 30'' a 52° y 1' 30'' a 72°, respectivamente. Se utilizó un período de extensión final de 5 min a 72°. No obstante, en algunos casos fue necesario disminuir la temperatura de alineación. Se emplearon temperaturas de alineación de 45 a 52°. En todas las amplificaciones se utilizaron controles negativos (mezclas de amplificación sin plantillas de DNA). Para amplificar el segmento señalado se utilizaron los oligonucleótidos denominados TMET y 16DR (Cuadro 2).

Los segmentos amplificados se purificaron por precipitación en PEG-NaCl (Kusukawa et al., 1990). Se utilizó un volumen de PEG-NaCl equivalente al utilizado en las amplificaciones (25 ml o menos en los casos en los que se evaporó algo de la mezcla de amplificación). En seguida se rotularon las muestras amplificadas con BygDye (ABI) y se sometieron a reacciones de secuenciación. Para este fin se utilizó el mismo termociclador empleado en las amplificaciones. En este caso se realizaron 35 ciclos de desnaturalización-alineación-extensión con tiempos y temperaturas de 30' a 96°, 30' a 50' y 40' a 60°.

En las reacciones de secuenciación se utilizaron tres oligonucleótidos distintos, denominados INTER F4a, INTER 2R2 e INTER 2Ra. En un principio se utilizaron los oligonucleótidos INTER F2 e INTER F3 pero la longitud del tramo de solapamiento entre el segmento obtenido con cualquiera de estos oligonucleótidos y el obtenido con el oligonucleótido R2 fue muy corta y esto dificultó grandemente el empalme de los segmentos involucrados. Por esta razón, con el fin de facilitar el empalme con el segmento R2 se diseñó un nuevo primer (denominado INTER F4a). La confiabilidad de la secuencia del segmento R2 disminuía después de alrededor de 400 nucleótidos. De modo que aún se diseñó otro oligonucleótido, denominado INTER R2a, en este caso para mejorar la confiabilidad del segmento R2. El Cuadro 2 muestra las secuencias de los tres oligonucleótidos que finalmente se utilizaron en las reacciones de secuenciación.

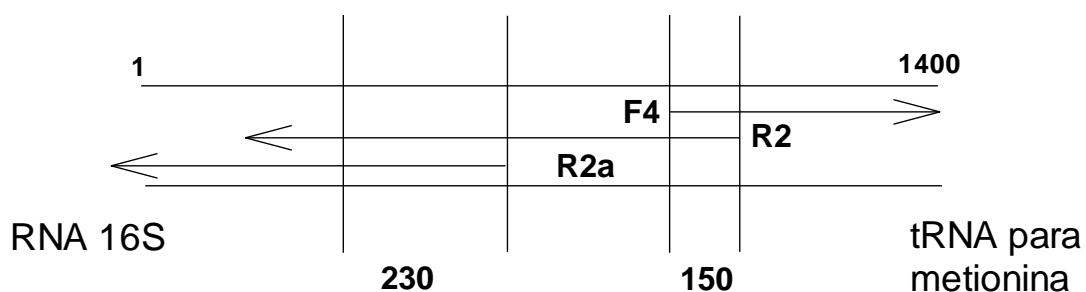


Figura 7. Dirección con la cual se realizaron las reacciones de secuenciación. Los números 1 y 1400 se refieren a las posiciones de nucleótidos en el alineamiento. Los números que se encuentran en la parte inferior indican el tamaño promedio de la región de empalme entre los segmentos involucrados.

CUADRO 2.—Oligonucleótidos empleados en las ampliaciones y reacciones de secuenciación.

Oligonucleotido	Secuencia 5'-3'	Fuente
16DR	CTA CGT GAT CTG AGT TCA GAC CGG ACC GGA G	Leaché y Reeder, 2002
tMET	TCG GGG TAT GGG CCC RAR AGC TT	Leaché y Reeder, 2002
ND1 INTER F2	AAYCGVGCVCCWTTYCACCTWACAGA	Leaché y Reeder, 2002
ND1 INTER F3	ATA ATR TGR TTY ATY TCN ACN CTA GCA GA	Brandley et al., 2005
ND1 INTER F4A	GTRGCMCAAACMHATYCMTAYGA	Este estudio
ND1 INTER R2	CRA AKG GGC CDG CTG CRT AYT CTA C	Schmitz et al., 2005
ND1 INTER R2A	GGY ICT TTR RTR ADA GTT HAC NCC	Este estudio

También muestra las secuencias de los oligonucleótidos INTER F2 e INTER F3. La Figura 7 muestra la dirección en la cual ocurrieron las reacciones de secuenciación y las zonas de solapamiento entre los segmentos obtenidos. Se eliminaron los residuos de las reacciones de secuenciación (oligonucleótidos y tintes) mediante columnas de Sephadex y siguiendo las instrucciones del protocolo de fábrica. Finalmente, se secuenciaron los segmentos obtenidos en el secuenciador automatizado ABI 3100.

### **Alineación**

Se utilizaron los programas preGap4 v1.5 y Gap4 v4.10 de Staden Package para visualizar, editar y ensamblar las secuencias obtenidas con cada uno de los tres oligonucleótidos. Las secuencias ensambladas se alinearon en Clustal X (Thompson *et al.*, 1997) utilizando los parámetros default para la apertura y extensión de huecos (10.0 y 0.2, respectivamente). Posteriormente, las secuencias alineadas se transportaron al programa McClade v. 4.08 (Maddison and Maddison, 2002) para editar manualmente la alineación. Con el fin de confirmar la veracidad de la alineación la secuencia que codifica para la enzima ND1 se tradujo a sus secuencias de aminoácidos y se comparó con la secuencia de aminoácidos reportada para la misma. Las secuencias de los RNAs de transferencia se compararon con los modelos estructurales reportados para los mismos (Kumasawa y Nishida, 1993). En el Apéndice 6 se presenta la matriz de secuencias alineadas (en formato nexus), la cual incluyó un total de 1355 pd.

### **Análisis Filogenético**

Se valoró la presencia de señal filogenética significativa en la matriz de secuencias mediante el estadístico de sesgo  $g_1$  (Hillis y Huelsenbeck, 1992). Se utilizaron dos métodos para inferir la filogenia de los haplotipos secuenciados: el criterio de parsimonia máxima (MP) y el enfoque bayesiano. Los análisis de MP se realizaron con ayuda del programa PAUP\* 4.0b10 (Swofford, 2002). Se realizaron dos series de análisis MP. En una no se ponderaron los caracteres (esto es, los caracteres tuvieron pesos equivalentes). En otra se ponderaron los caracteres con base en el índice de consistencia re-escalado. Se realizaron ponderaciones reiterativas hasta que la ponderación produjo la misma filogenia (los mismos árboles igualmente parsimoniosos). El peso de los caracteres repesados se multiplicó por

10. En ambos tipos de análisis se utilizó el algoritmo de búsqueda heurística con 5000 réplicas de adición aleatoria de secuencias y el algoritmo de intercambio de ramas tree-bisection-reconnection (TBR). También en ambos casos se realizaron bootstraps no paramétricos (Felsenstein, 1985) para valorar el apoyo heurístico de los clados obtenidos. Se usaron 50 pseudoréplicas bootstrap con 50 adiciones aleatorias de secuencias por réplica. Se consideraron como clados bien respaldados aquellos que presentaron valores bootstrap mayores que 95% (Huelsenbeck y Rannala, 2004).

El análisis bayesiano (AB) se realizó con el programa MrBayes v.3.0b4 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001; Ronquist y Huelsenbeck, 2003). El segmento secuenciado representa un segmento complejo compuesto por subsegmentos que codifican para RNA de transferencia, RNA ribosomal y la enzima ND1 (Figura 6). Es de esperarse que diferentes partes de este segmento evolucionen de manera distinta. En consecuencia la elección de un modelo único de evolución de secuencias seguramente no representaría adecuadamente la heterogeneidad de su evolución. Por esta razón, se dividió al segmento en diferentes regiones (particiones) las cuales, dadas sus diferentes propiedades biológicas, se espera que evolucionen de manera diferente. Se obtuvieron cinco particiones: (i) una para el subsegmento que codifica para parte del gen que codifica para unidad 16S del ribosoma mitocondrial, (ii) una para cada uno de los sitios correspondientes a las posiciones 1, 2 y 3 de los codones que constituyen el gen ND1 (tres particiones) y (iii) una para el segmento que reunió a los sitios correspondientes a los tRNAs. Una vez obtenidas las particiones se eligió un modelo de evolución de secuencias para cada partición utilizando el programa MrModelTest versión 2 (Nylander, 2004). La elección de los modelos se realizó mediante el criterio de información Akaike. Se utilizaron estos modelos en los análisis bayesianos. Brandley et al. (2005) demostró que el fraccionar un segmento en varios sub-segmentos

(susceptibles de evolucionar de manera diferente) y elegir un modelo diferente para cada partición (que mejor explique la evolución de la misma) mejora la reconstrucción filogenética.

El análisis bayesiano inició con árboles aleatorios y se corrió durante  $7.0 \times 10^6$  generaciones. Se muestrearon los árboles cada 1000 generaciones. Con el fin de determinar la fase estacionaria en los análisis se graficaron los valores de verosimilitud de los árboles muestreados. Se eliminaron los primeros 4000 árboles. En consecuencia, las probabilidades posteriores se obtuvieron mediante un árbol de consenso de mayoría construido con los 66000 árboles restantes. En el árbol bayesiano los clados se consideraron como bien respaldados si presentaron probabilidades posteriores mayores que 95% (Huelsenbeck and Ronquist, 2001).

En los casos en los que los árboles MP y AB apoyaron topologías diferentes, o los valores de soporte difirieron con respecto al respaldo otorgado a los clados, se prefirió el árbol AB debido a que, a diferencia del análisis MP el enfoque Bayesiano permite la inclusión de modelos explícitos de evolución de secuencias de DNA. Además, el enfoque bayesiano permite incluir modelos de evolución diferentes para diferentes particiones de una serie de datos y de este modo permite modelar de manera más realista la naturaleza heterogénea de la evolución de las secuencias de DNA (Brandley et al., 2005).

### **Pruebas de Hipótesis**

Se utilizó un enfoque bayesiano para evaluar la posibilidad de que los datos apoyaran de alguna manera relaciones filogenéticas no presentes en el árbol bayesiano. Específicamente se probó si las hipótesis de monofilia del grupo *brevirostris*, de la especie *P. brevirostris* y

de la subespecie *P. b. indubitus* (los cuales no aparecieron como monofiléticos en ninguno de los árboles obtenidos) podrían ser estadísticamente rechazados por los datos (Brandley et al., 2005; Buckley et al., 2002; Reeder, 2003). Esto se hizo de la siguiente manera: (i) se construyó en MacClade v. 4.08 (Maddison and Maddison, 2002), para cada uno de los grupos a probar, un árbol que contuviera únicamente a ese grupo como monofilético, dejando las demás relaciones sin resolver. Por ejemplo, se construyó un árbol que reflejara únicamente la monofilia del grupo *brevirostris* (sin reflejar ninguna otra relación filogenética entre taxones); (ii) se utilizó el archivo \*.trprobs para encontrar el conjunto con el 95% de los árboles de mayor verosimilitud encontrados y salvados por MrBayes; (iii) se utilizaron los árboles construidos en MacClade como árboles de restricción y se realizó un filtro en PAUP\* 4.0b10 (Swofford 2002) con el fin de determinar si en el conjunto de árboles del punto (ii) se encontraba o no un árbol que satisficiera la restricción en el árbol de MacClade (es decir, un árbol en el cual el grupo *brevirostris* fuera monofilético). Si tal grupo no estaba en el conjunto del 95% de árboles creíbles, se rechazó la hipótesis probada.

## **DELIMITACIÓN DE ESPECIES**

La delimitación clara y objetiva de una especie debe de fundamentarse en algún concepto de especie. En principio, el concepto de especie proporciona los criterios o elementos necesarios para el reconocimiento o delimitación de las especies. De acuerdo a de Queiroz (1998), los criterios de delimitación de especies representan el puente entre el concepto de especie teórico y los datos empíricos y operaciones prácticas que se necesitan para reconocer y delimitar las entidades que se conforman al concepto involucrado. De este



modo, antes de intentar delimitar especies es necesario adherirse a alguno de los conceptos de especie existentes.

Se ha propuesto una cantidad enorme de conceptos de especie y muchos de ellos resultan incompatibles entre sí. Por consiguiente, conceptos de especie diferentes pueden conducir al establecimiento de límites específicos distintos (Hey, 2001; de Queiroz, 1998). Por ejemplo, bajo el concepto de especie biológico (Mayr, 1963) el criterio de delimitación de especies es el aislamiento reproductivo mientras que bajo el concepto de especie filogenético (Nixon y Wheeler, 1990) el criterio consiste en la posesión de combinaciones únicas de estados de carácter. Evidentemente, los criterios involucrados no son necesariamente compatibles y, por lo tanto, al margen de sus debilidades, comúnmente conducen al reconocimiento de entidades específicas distintas.

Recientemente, de Queiroz (2005, 2007) resaltó que la diversidad de conceptos de especie existentes se debe a que diferentes investigadores consideran o han considerado propiedades distintas para reconocer a las especies. Asimismo, notó que todos los conceptos comparten un elemento común, el de considerar a las especies como segmentos de linajes que evolucionan de manera independiente, y propuso considerar a este elemento como la única propiedad necesaria para reconocer a las especies (concepto de especie unificado). Las diferentes propiedades aludidas por los conceptos de especie alternativos serían considerados como propiedades secundarias pero aún útiles para el reconocimiento y delimitación de la especies. De este modo, la posesión de una propiedad particular, tal como el aislamiento reproductivo o la presencia de caracteres diagnósticos, representarían un criterio suficiente pero no necesario para reconocer a una especie, y todas las propiedades serían igualmente importantes en el reconocimiento y delimitación de las especies. Esto reafirma la importancia y validez de los diferentes métodos propuestos para

delimitar a las especies (Sites y Marshall, 2003, 2004). En este trabajo aceptamos la propuesta de de Quiroz (2005, 2007)) y evaluamos los límites específico de *P. brevirostris* a la luz del concepto de especie unificado (o concepto de linaje general, GLC).

Se utilizó el método propuesto por Wiens y Penkrot (2002) para la delimitación de las especies. Este método delimita especies con base en información procedente de un árbol filogenético obtenido a partir de secuencias de mtDNA, así como en información acerca del área geográfica de donde proceden los haplotipos (o poblaciones) involucradas.

El método requiere de una filogenia de haplotipos de DNA no recombinantes (de localidad y designación taxonómicas conocidas) para una serie de poblaciones previamente asignadas a una misma especie (la especie focal de un estudio) y de una o más especies estrechamente relacionadas. Se considera que una serie de haplotipos procedentes de una localidad dada no constituyen una especie si en el árbol filogenético no constituyen un grupo exclusivo (se utiliza el término exclusivo en lugar de monofilético debido a que este último término no aplica por abajo del nivel de especie (Wiens y Penkrot, 2002). Esta situación sugiere la existencia de flujo génico con haplotipos de otras localidades. Asimismo, la falta de concordancia entre clados de haplotipos y el área geográfica de los mismos sugiere la existencia de flujo génico. Por ejemplo, se asume la existencia de flujo génico si algunos haplotipos de Australia se agrupan con haplotipos de Nueva Guinea en lugar de que los haplotipos de cada región formen grupos mutuamente exclusivos. De este modo, el método utiliza la topología del árbol para valorar si un clado está o no integrado por una determinada serie de poblaciones que excluye a poblaciones de clados distintos (criterio de exclusividad).

Aplicamos el método de Wiens y Penkrot (2002) en el caso de la especie politépica *Plestiodon brevirostris*. Con el fin de probar la exclusividad de esta especie, se

consideraron a los demás taxones incluidos en el análisis. Se ha recomendado que el método de Wiens y Penkrot (2002) se utilice en combinación con un análisis de parsimonia estadística (Templeton *et al.*, 1992) con el fin de reducir la complejidad de series de datos grandes (Sites y Marshall, 2003). Sin embargo, el análisis de parsimonia estadístico requiere que se tenga un número relativamente grande de individuos por localidad, lo cual no fue posible para este estudio. Por lo tanto, con el fin de realizar una delimitación específica más confiable, alternativamente se utilizaron datos morfológicos para evaluar si la morfología respalda o se contrapone en algún grado a la delimitación de especies realizada a través del método de Wiens y Penkrot (2002). Específicamente, se comparó la distribución de caracteres morfológicos entre los clados considerados como especies genuinas bajo el método de Wiens y Penkrot (2002). Se consideró la mayor parte de los caracteres que se han usado para distinguir a las subespecies de *P. brevirostris*, así como otros caracteres que mostraron variación geográfica significativa.

Se consideraron los siguientes caracteres: (i) presencia o ausencia de contacto entre las parietales; (ii) presencia o ausencia de escama temporal primaria; (iii) presencia o ausencia de línea clara lateral a nivel del cuello; (iv) presencia o ausencia de línea clara lateral a nivel de la sexta y séptima supralabiales (la línea se consideró como presente si se encontraba a aproximadamente la mitad de estas escamas); (v) nivel del cuerpo en el cual termina la línea clara dorsolateral. Se consideraron tres condiciones, (a) a nivel del oído, (b) a nivel de las extremidades anteriores o ligeramente posteriores a las mismas (a unas 12-23 escamas con respecto a una línea imaginaria que pasara por las extremidades anteriores) y (c) desde aproximadamente la mitad del cuerpo hasta la base de la cola.

Se evaluó la taxonomía de los ejemplares asignados a *P. dugesii* y de los que se consideraron como de estado taxonómico incierto. En estos casos, el número de haplotipos

obtenidos e incluidos en los análisis filogenéticos fue pequeño y por lo tanto no pudo aplicarse el método de Wiens y Penkrot (2002). Sin embargo, las conclusiones respecto al estado específico de los ejemplares involucrados también se basaron en los resultados filogenéticos. Esto es, para la evaluación taxonómica se comparó la morfología de los ejemplares involucrados con la de los demás linajes que finalmente surgieron dentro del grupo *brevirostris*. Si la morfología apoyó el estado específico de una muestra de ejemplares, se consideró a ésta como perteneciente a una especie si la ubicación filogenética y los datos biogeográficos apoyaban de alguna manera esta pretensión.

Se compararon 16 caracteres morfológicos en 17 taxones diferentes. Los caracteres utilizados fueron: (1) longitud hocico cloaca, medida de la punta del hocico a la cloaca, (2) presencia o ausencia de contacto ente la séptima supralabial y temporal secundaria superior, (3) número de laminillas subdigitales en el cuarto dedo de la extremidad posterior izquierda, (4) número de escamas a lo largo de la línea media dorsal, contadas desde la nuca (excluyendo las nucales) hasta una línea imaginaria a la altura de la parte posterior de las extremidades posteriores, (5) hileras de escamas alrededor de la parte media del cuerpo, (6) forma de la escama que bordea medialmente a la escama genial. Se consideraron dos condiciones: (i) más ancha que larga (ancha) y (ii) más larga que ancha (larga), (7) presencia o ausencia de una línea clara dorsal, (8) en caso de que el ejemplar presentara línea también se registró si la línea se bifurcaba o no a la altura de frontal, (9) presencia o ausencia de escama temporal primaria, (10) presencia o ausencia de una línea clara y fina que pasara a la altura de la parte media de la sexta y séptima supralabiales, (11) presencia o ausencia de línea clara a nivel del cuello, (12) nivel en el que termina la línea clara dorsolateral. Se consideraron tres condiciones, (i) extremidades anteriores, (ii) a medio cuerpo y (iii) base de la cola, (13) presencia o ausencia de contacto entre las parietales, (14)

razón longitud de la cabeza/longitud hocico cloaca, (15) razón longitud de la tibia/longitud hocico cloaca y (16) hileras de escamas longitudinales por donde pasa la línea clara dorsolatera.

Para evaluar la posibilidad de que *P. dugesii* representara una especie politépica se compararon 16 caracteres en dos muestras de esta especie, una de Atemajac de Brizuela, Jalisco y otra de Paragaricaturu, Michoacán. Doce de los 16 caracteres coincidieron con los caracteres señalados arriba. Los caracteres adicionales registrados para esta muestras fueron: (1) número de escamas supraoculares, (2) número de escamas superciliares, (3) número de escamas posoboculares y (4) presencia o ausencia de contacto entre las escamas prefrontales.

#### **EVOLUCIÓN DE CARACTERES**

Finalmente, con el fin de identificar posibles caracteres sinapomórficos para los principales clados obtenidos se ~~m~~apearon” nueve caracteres morfológicos dentro del árbol bayesiano resultante. Únicamente se mapearon caracteres que pudieran respaldar en algún grado la validez de los clados principales (V. gr., clados basales o clados que representaran especies o subespecies). Antes de mapear cada carácter, se delimitaron estados de carácter para cada uno de los rasgos involucrados. Se consideraron como estados o condiciones primitivas a aquellas que se presentaron en la mayoría de los taxones del grupo y como derivadas a las que se presentaron en relativamente pocos taxones. No se utilizó el criterio de grupo externo para polarizar caracteres debido a que se examinaron pocos taxones externos. Esto es, solo se examinó la morfología de tres especies de *Plestiodon* que no estuvieron en el grupo *brevirostris* (clado CB en el árbol bayesiano resultante), y no pudo

esclarecerse las relaciones entre las mismas. Antes de mapear los caracteres se delimitaron estados de carácter. La delimitación fue la siguiente.

(1) Longitud hocico cloaca Máxima (la longitud hocico cloaca del ejemplar más grande en una muestra particular). Se construyeron tres categorías: (i) medianas (= 1A), de 59 a 73 mm, (ii) pequeñas (= 1B), de 53 a 55 mm, (iii) grandes (= 1C), mayores de 118 mm.

(2) Contacto entre la séptima escama y la temporal secundaria superior. Se consideraron dos categorías: (i) contacto en el 95 a 100% de los ejemplares examinados (= 2A) y (ii) ausencia de contacto (ausencia en el 95% a 100% de los ejemplares examinados = 2B).

(3) Número de laminillas subdigitales. En este caso (y los demás caracteres cuantitativos) se consideró el valor promedio de la muestra en cuestión. Se delimitaron tres categorías: (i) de 11 a 14 laminillas (= 3A), (ii) de 14.1 a 15.5 (= 3B) y (iii) 17 o más (= 3C).

(4) Número de dorsales. Se consideraron tres categorías, (i) de 54 a 57 (= 4B), (ii) de 47 a 52 (= 4B) y de 58 a 60 escamas (= 4C).

(5) Hileras de escamas alrededor del cuerpo. Se delimitaron tres categorías: (i) de 22 a 25 (= 5A), (i) de 19 a 20 (= 5B) y (iii) de 27 a 28 escamas (= 5C).

(6) Forma de la escama que bordea medialmente a la genial. Dos condiciones: (i) más larga que ancha (= 6A) y (ii) más ancha que larga (= 6B).

(7) Línea clara dorsolateral: (i) ausente (=7A), (ii) presente (= 7B).

(8) Temporal primaria: (i) presente (=8A), (ii) Ausente (= 8B).

(9) Número de escamas supraoculares: (i) cuatro (= 9A) y (ii) tres (= 9B).

# Resultados

---

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

### Morfología

La aplicación del método de frecuencias generalizadas de Smith y Gutberlet (2001) a los 33 caracteres morfológicos produjo un total de 120 subcaracteres, de los cuales 119 fueron parsimonia-informativos. El análisis de máxima parsimonia (MP) originó un único árbol más corto cuya longitud fue de 3381851 (Figura 8). Los índices de consistencia y de retención para este árbol fueron de 0.407 y 0.483, respectivamente. Si bien el árbol obtenido es casi completamente dicotómico, la mayoría de los clados tuvieron valores de bootstrap menores que 50 (Figura 8). El árbol incluye un clado principal (clado CB), con un valor de bootstrap de 64, formado por las dos subespecies de *P. lynxe* más todas las especies y subespecies actualmente incluídas dentro del grupo *brevirostris*. Esto es, si se considera este clado, los resultados del análisis morfológico sugieren (si bien débilmente) que el grupo *brevirostris* es parafilético con respecto a *P. lynxe*.

Únicamente tres de los subclados incluidos dentro del clado principal se encuentran soportados por valores de bootstrap mayores que 70 (Figura 8). El subclado con el valor de bootstrap más alto (87) estuvo formado por las subespecies *P. b. dicei* y *P. b. pineus* del noreste de México. Otro de los subclados mejor apoyados reunió a las dos muestras de *P. b. indubitus*, la oriental y la occidental. El tercer subclado reunió a *P. parviauriculatus* con la subespecie *P. lynxe belli*. Ninguno de los clados restantes incluidos en la filogenia obtenida tuvo un valor de bootstrap mayores que 60.

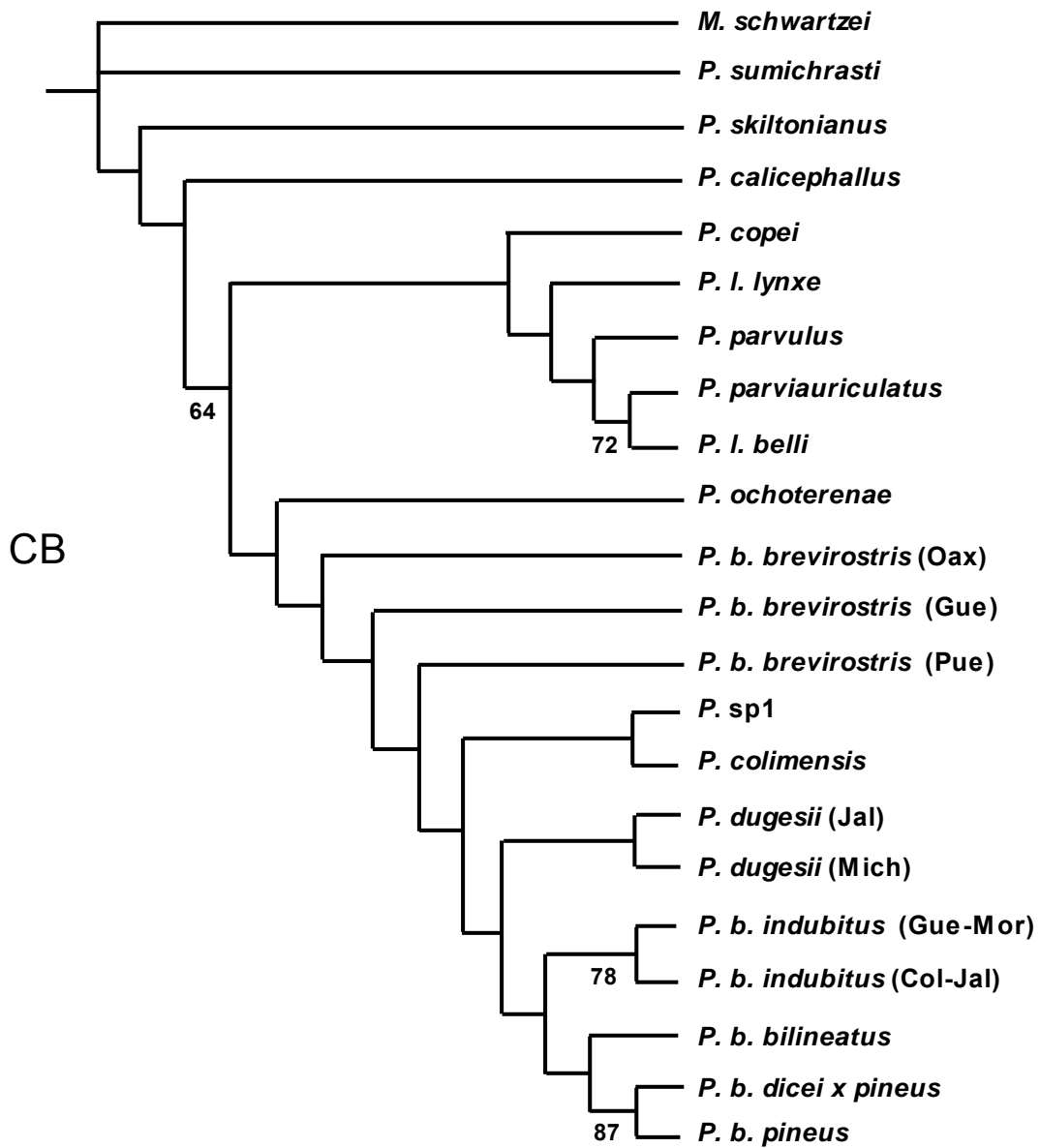


Figura 8. Árbol de máxima parsimonia obtenido mediante el análisis de 120 subcaracteres morfológicos (32 caracteres). Los números debajo de las ramas indican valores de bootstrap. No se muestran los valores de bootstrap menores que 50.



## **Datos de secuencias**

Se identificaron cinco regiones de alineamiento ambiguo: tres de dos y dos de tres sitios de longitud. Estos sitios se encontraron en regiones "loops" de los tRNA y en el extremo 5' de la región correspondiente al rRNA 16S. En la región correspondiente al gen ND1 no hubo ni regiones ambiguas ni indels (excepto por las cuatro muestras correspondientes a los grupos externos, en las cuales hubo un hueco de tres sitios consecutivos, correspondientes al codón CAA en las otras secuencias). La secuencia de aminoácidos obtenida para la enzima ND1 coincidió con la secuencia publicada para este gen. La distribución de las longitudes de los árboles fue significativamente sesgada hacia la izquierda ( $g1 = -0.50$ ,  $P \leq 0.01$ ), lo cual sugirió la presencia de señal filogenética en los datos.

Las secuencias alineadas tuvieron una longitud de 1351 sitios. De éstos, 644 fueron constantes, 68 variables pero no parsimonia-informativos y 639 fueron variables y parsimonia-informativos.

## **Máxima parsimonia**

El análisis de MP realizado con caracteres ponderados de manera equivalente produjo 48 árboles igualmente parsimoniosos de longitud igual a 4199. Los valores de índice de consistencia, índice de retención e índice de consistencia reescalado fueron 0.27, 0.77 y 0.208, respectivamente. La Figura 9 muestra el árbol de consenso estricto de los 48 árboles. El árbol muestra un clado taxonómicamente diverso (clado CB), con un soporte relativamente alto (bootstrap = 84), que incluye a todas las especies y subespecies del grupo

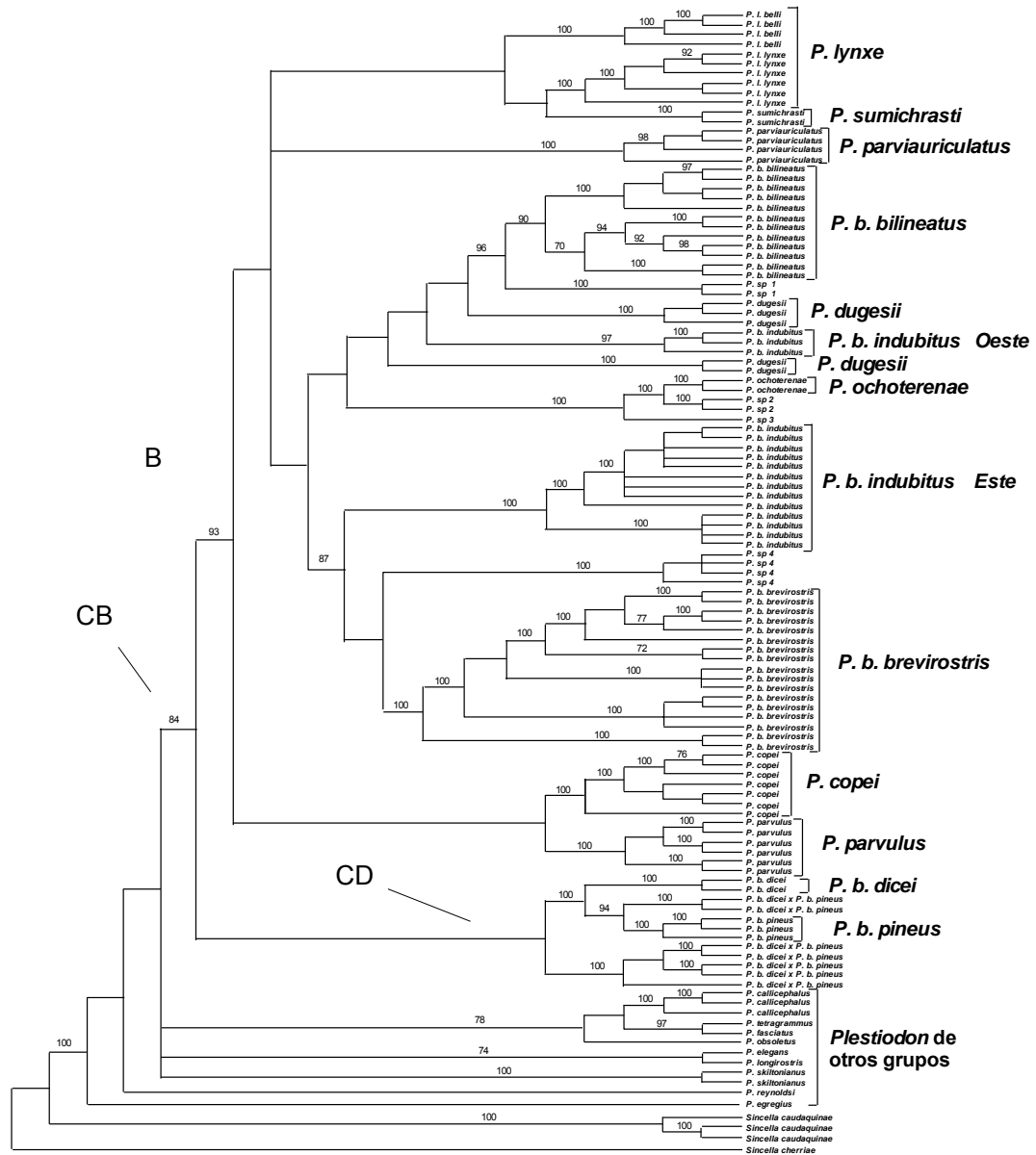


Figura 9. Árbol de consenso estricto de 48 árboles igualmente parsimoniosos obtenidos mediante el análisis de MP realizado con base en caracteres ponderados de manera equivalente. Sólo se muestran valores bootstrap iguales o mayores que 70.

*brevirostris* más los haplotipos correspondientes a *P. sumichrasti* y a ambas subespecies de *P. lynxe*.

El clado CB quedó conformado por dos subclados: (i) uno de ellos, denominado clado CD, estuvo integrado por los haplotipos correspondientes a las dos subespecies de *P. brevisrostris* del noreste de México (*b. dicei* y *b. pineus*). Este clado tuvo un soporte bajo y estuvo integrado a su vez por dos subclados fuertemente respaldados; uno, constituido por los haplotipos correspondientes a las subespecies *P. b. dicei* y *P. b. pineus*, más los haplotipos correspondientes a los ejemplares procedentes de la región de Gómez Farías, Tamaulipas (considerados como híbridos), y otro, constituido por los haplotipos correspondientes a los ejemplares recolectados en el Rancho El Manzano y el Parque Ecológico Chipinqué, Nuevo León (considerados como híbridos); (ii) el segundo subclado, denominado clado B, incluyó a los demás haplotipos del grupo *brevirostris* más los haplotipos correspondientes a *P. sumichrasti* y *P. lynxe*. Muchos de los subclados que integraron al clado B tuvieron valores de bootstrap menores a 70. Sin embargo, en la mayoría de los casos, los haplotipos formaron subclados fuertemente respaldados (con valores de bootstrap mayores que 70) que correspondieron con especies o subespecies de la taxonomía tradicional (Figura 9). Sólo hubo tres excepciones. Primero, si bien las secuencias correspondientes a *P. lynxe* formaron un clado, éste no fue respaldado por valores altos de bootstrap. Segundo, los haplotipos correspondientes a *P. dugesii* quedaron incluidas en dos subclados fuertemente respaldados que no fueron hermanos uno del otro. Por último, los haplotipos correspondientes a la subespecie *P. b. indubitus* quedaron ubicados en dos subclados fuertemente respaldados, que no fueron hermanos uno del otro. Uno reunió a los haplotipos procedentes de la parte oriental del área de distribución de esta subespecie y el otro a los haplotipos de la parte occidental. El subclado con los haplotipos

orientales estuvo más cercanamente relacionado con un clado formado por los haplotipos de la subespecie *P. b. brevirostris* y los de de cuatro ejemplares recolectados en el municipio de Ajuchitán del Progreso, Guerrero (nombradas como *P. sp4* –ver más abajo) que al subclado que reunió a los haplotipos occidentales.

En resumen, las dos subespecies de *P. brevirostris* del noreste de México resultaron los miembros más primitivos del grupo *brevirostris* y el grupo en sí resultó parafilético con respecto a *P. sumichrasti* y *P. lynxe*.

El análisis de MP realizado con ponderaciones sucesivas produjo ocho árboles igualmente parsimoniosos, de longitud = 8476. Los valores de índice de consistencia, índice de retención e índice de consistencia reescalado fueron 0.48, 0.84 y 0.40, respectivamente. La Figura 10 muestra el árbol de consenso de estos ocho árboles. Este árbol tuvo mayor resolución que el cladograma obtenido con base en caracteres de peso equivalente. Asimismo, la mayoría de los clados obtenidos tuvo valores de soporte más altos. Excepto por clados con valores de soporte bajo, no hubo conflicto entre los clados resultantes en los árboles obtenidos con caracteres de peso equivalente y con ponderaciones sucesivas.

Algo similar puede decirse cuando se compara este árbol con el árbol obtenido a través del enfoque bayesiano (ver abajo). El árbol bayesiano se encuentra mejor resuelto y algunos clados (sobre todo los más basales) se encuentran mejor respaldados en comparación con el árbol de MP basado en ponderación sucesiva. De este modo, en términos generales, los árboles de MP basados en caracteres de peso equivalente, de MP basados en ponderación sucesiva y el árbol obtenido mediante el análisis bayesiano no poseen clados en conflicto. En consecuencia, con el fin de evitar redundancias en la

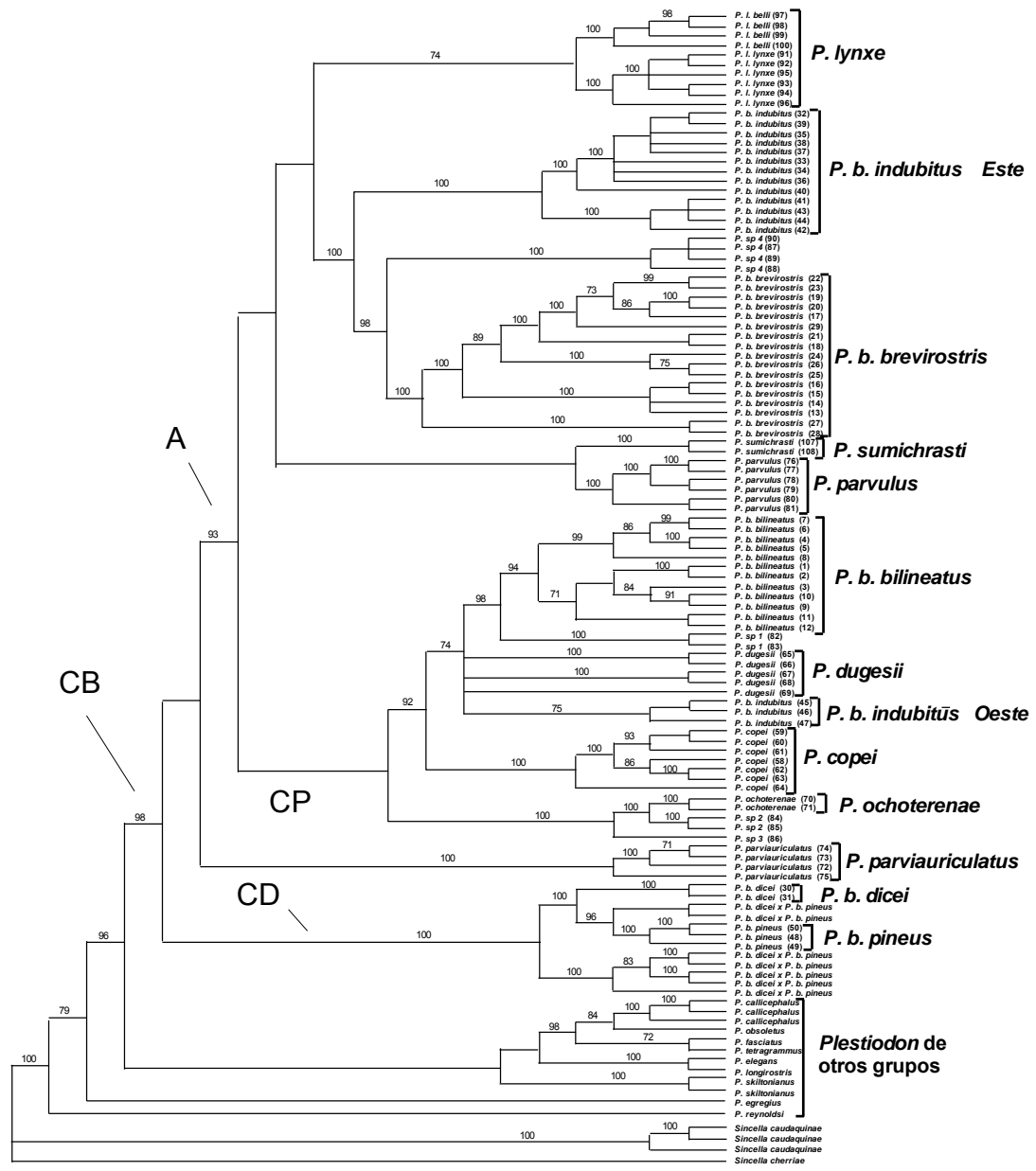


Figura 10. Árbol de consenso estricto de ocho árboles igualmente parsimoniosos obtenidos a través del análisis de MP realizado utilizando ponderación sucesiva. Los números arriba de la línea indican valores de bootstrap.

presentación de los resultados únicamente se muestra el árbol de MP obtenido con base en ponderación sucesiva y se describe con detalle el árbol bayesiano.

### **Análisis bayesiano**

El Cuadro 3 muestra los modelos de sustitución elegidos a través del criterio de información Akaike. Se eligieron tres modelos distintos: (i) el modelo propuesto por Hasegawa, Kishino y Yano (1985) con una proporción de sitios invariantes y una variación en tasas de sustitución que sigue una distribución gamma (HKY + I + G); (ii) el modelo general de tiempo reversible (Rodríguez et al., 1990), con una proporción de sitios invariantes y una variación en tasas de sustitución que sigue una distribución gamma (GTR + I + G); y (iii) el mismo modelo que en (ii) pero sin proporción de sitios invariantes (GTR + G). El Cuadro también muestra el valor AIC asociado a cada modelo.

Cuadro 3. Modelos de sustitución para cada partición del segmento utilizado en los análisis filogenéticos (ver texto para abreviaturas). También se muestra el tamaño (números de sitios nucleotídicos) de cada partición y el valor AIC correspondiente.

<b>Partición</b>	<b>No. de sitios</b>	<b>Modelo</b>	<b>valor AIC</b>
16S	147	GTR+G	1645.0999
ND1 posición 1	323	HKY+I+G	3682.6917
ND1 posición 2	323	GTR+I+G	2049.4365
ND1 posición 3	323	GTR+I+G	10528.7168
tRNA	242	HKY+I+G	2591.3047

La Figura 11 muestra el árbol bayesiano con las especies de *Plestiodon*. En la Figura 12 se presenta el mismo árbol pero de manera simplificada: los clados que representan a los taxones terminales se presentan como ramas terminales. El primer aspecto a notar dentro del árbol de *Plestiodon* es que el grupo *brevirostris* resultó parafilético: los haplotipos de las especies y subespecies del grupo *brevirostris* quedaron reunidos en un clado fuertemente respaldado (probabilidad posterior = 96) que también incluyó a los haplotipos de las especies *P. lynxe* y *P. sumichrasti* (clado CB en las Figuras 11 y 12). Los haplotipos de las restantes especies de *Plestiodon* integraron un clado pobremente respaldado (probabilidad posterior = 0.52). Dentro de este clado, los haplotipos correspondientes a especies determinadas se reunieron en clados fuertemente soportados. Sin embargo, la mayoría de los clados más inclusivos tuvieron soportes muy bajos. En consecuencia, resultó incierta la relación entre el clado CB y los restantes grupos de especies de *Plestiodon*.

El clado CB quedó integrado por tres subclados principales fuertemente soportados, denominados: (1) clado *dicei* (CD), (2) clado *parviauriculatus* (CP) y (3) clado A. El primero surgió como hermano de un clado, también fuertemente soportado, que incluyó a los clados CD y A (Figuras 11 y 12). Esto es, las subespecies de *P. brevirostris* del noreste de México (*P. b. dicei* y *P. b. pineus*) resultaron ser los miembros más divergentes del clado *brevirostris*.

Los haplotipos del clado CD se segregaron en cuatro subclados terminales (Figura 12), dos correspondieron con las subespecies del noreste de México (*P. b. dicei* y *P. b. pineus*) y dos segregaron a los haplotipos de los ejemplares considerados como híbridos, uno reunió a los del sur de Tamaulipas y el otro a los del sur de Monterrey. El subclado que

reunió a los haplotipos del sur de Monterrey fue el más primitivo dentro de estos cuatro subclados.

El clado CP, el cual surgió como hermano del clado A, resultó el siguiente grupo terminal más divergente dentro del clado *brevirostris* (Figura 12).

El clado A quedó conformado por dos subclados fuertemente respaldados y de diversidad taxonómica similar, denominados clados A1 y A2 (Figuras 11 y 12). Uno de los clados basales que integraron el clado A1 reunió a los haplotipos de las especies *P. lynxe* y *P. sumichrasti*; el otro reunió a los de *P. parvulus*, *P. b. indubitus* (parte), *P. sp4* y *P. b. brevisrostris*. En el primer clado basal, los haplotipos quedaron reunidos en clados fuertemente respaldados que correspondieron con la especie *P. sumichrasti* y con la especie y subespecies de *P. lynxe* (Figuras 11 y 12).

Dentro del segundo clado basal del clado A1, el clado *P. parvulus* resultó el más divergente. Surgió como hermano de un clado que incluyó a los restantes haplotipos de este clado (los correspondientes a *P. b. indubitus*, *P. sp4* y *P. brevisrostris*). El clado que incluyó a los haplotipos de *P. b. indubitus* del este de su área de distribución estuvo integrado por tres subclados, los cuales mostraron concordancia geográfica (subclados de Morelos, Guerrero y México, Figura 12), y resultó hermano al clado integrado por los subclados hermanos *P. sp4* y *P. b. brevisrostris*. Al igual que el clado *P. b. indubitus* Este (Figura 11), el clado que reunió a los haplotipos de *P. b. brevisrostris* estuvo integrado por subclados (en este caso cuatro) que mostraron una alta concordancia geográfica (Figuras 11 y 12). Sin embargo, el subclado más divergente resultó ser un subclado formado por dos haplotipos procedentes de Ixtlán de Juárez, Oaxaca.



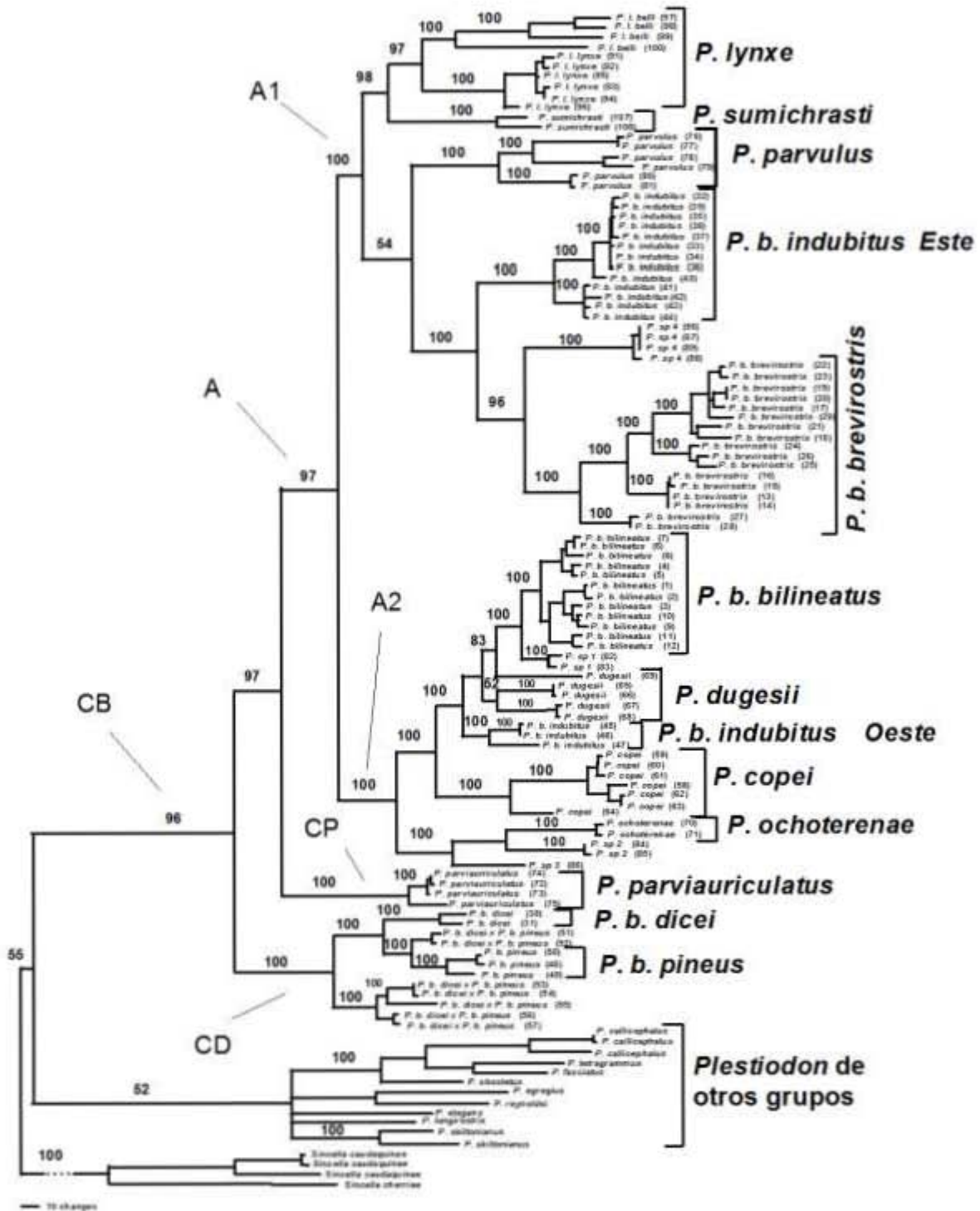


Figura 11. Árbol obtenido mediante el análisis bayesiano fraccionado. Los números arriba de las ramas indican probabilidades posteriores.

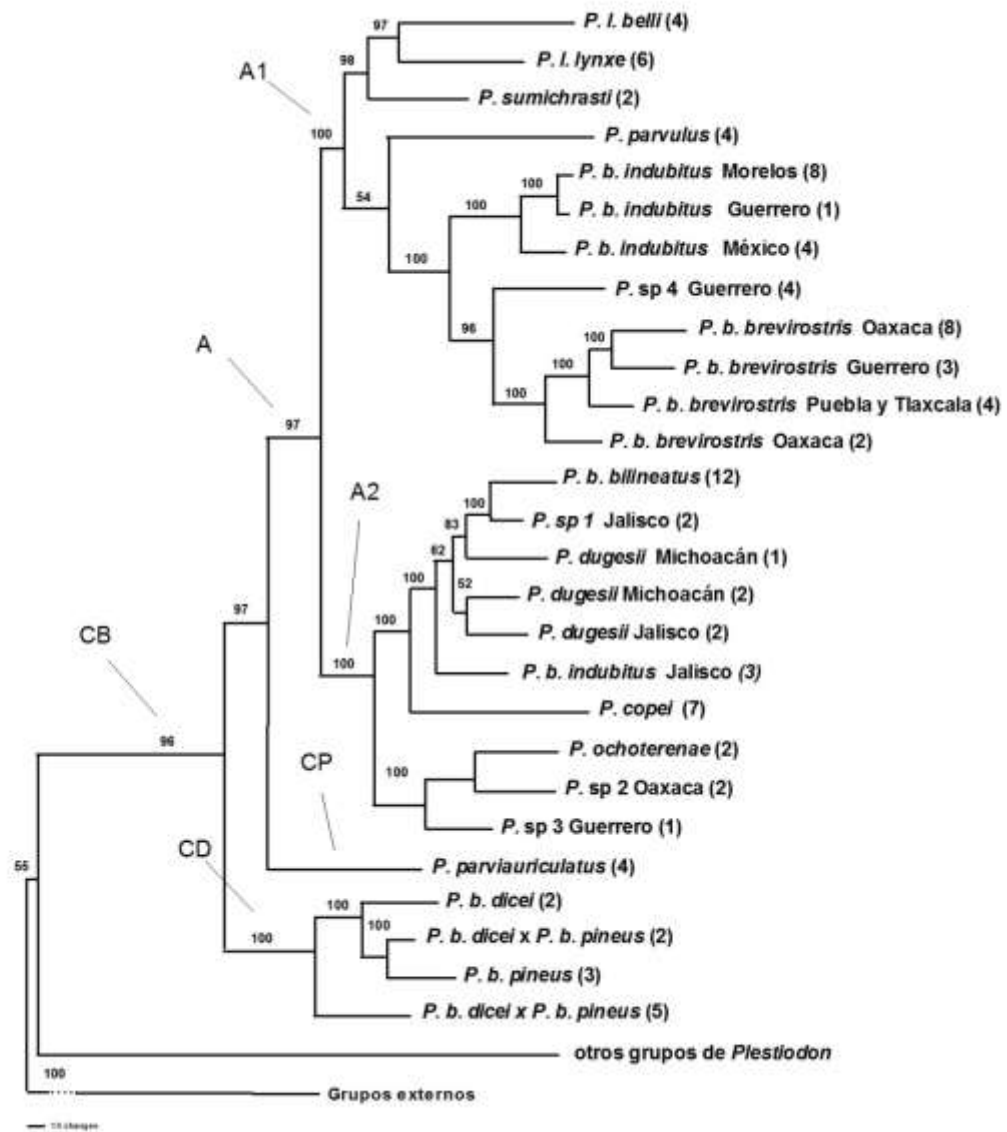


Figura 12. Arbol obtenido mediante el análisis bayesiano fraccionado. Excepto *P. b. indubitus* Guerrero y *P. sp3*, todos los taxones terminales corresponden a clados mostrados en la Figura 11. Los números entre paréntesis indican el número de haplotipos que integran el clado terminal en cuestión. Los números arriba de las ramas son probabilidades posteriores. Todos los clados terminales presentan probabilidades posteriores = 100 (ver Figura 11).

Los dos subclados basales que integraron al clado A2 estuvieron fuertemente soportados (Figuras 11 y 12). Uno de ellos estuvo integrado por clados correspondientes a *P. ochoterenae*, *P. sp2* y el haplotipo de *P. sp3*. Los haplotipos de estos tres taxones proceden de áreas geográficas ampliamente separadas entre sí (centro de Guerrero, sur de Oaxaca y noroeste de Guerrero, respectivamente). El otro clado basal dentro del clado A2 incluyó al clado *P. copei*, el cual fue el miembro más primitivo del mismo, y a clados que incluyeron a haplotipos de *P. b. indubitus* (del este de su área de distribución), *P. dugesii* y *P. bilineatus*. Si bien los haplotipos del primer y último taxón formaron clados debidamente soportados, los correspondientes a *P. dugesii* no se reunieron en un grupo exclusivo. Más bien se segregaron de la siguiente manera: el haplotipo del ejemplar recolectado en Pátzcuaro, Michoacán (haplotipo 69, Cuadro 1) fue hermano del clado integrado por los haplotipos de (*P. bilineatus* + *P. sp 1*). Sin embargo, esta relación de grupo hermano no estuvo fuertemente respaldado (bootstrap = 83). Los cuatro haplotipos restantes de *P. dugesii* formaron un clado débilmente respaldado (bootstrap = 52).

#### **COMPARACIÓN DE ÁRBOLES, MORFOLÓGICO Y BAYESIANO**

La filogenia obtenida con base en datos morfológicos fue muy diferente a la obtenida con datos moleculares (Figura 13). Sin embargo, hubo tres acuerdos entre los árboles. En ambas filogenias el grupo *brevirostris* resultó parafilético, si bien en la morfológica el soporte fue bajo y la parafilia fue únicamente con respecto a *P. lynxe* (ya que en este caso no se incluyó a *P. sumichrasti*). También, en ambos casos, las muestras del noreste de México formaron un clado fuertemente soportado. Por último, en ambas filogenias se formó un clado (débilmente soportado) con muestras de *dugesii* que provinieron de Michoacán y Jalisco

(en el árbol bayesiano el haplotipo procedente de Pátzcuaro, Michoacán no quedó incluido dentro del clado *P. dugesii*).

Si bien las diferencias entre ambas filogenias son notables, dado el bajo soporte de la mayoría de los clados, sólo dos de ellas representaron verdaderas incongruencias filogenéticas (Figura 13): (i) en el árbol morfológico las muestras de *indubitus* del este y oeste de México quedaron reunidas en un clado fuertemente soportado mientras que en el bayesiano las muestras del este y del oeste quedaron separadas en clados distantemente relacionados, y (ii) en el árbol morfológico la subespecie *P. l. belli* surgió como hermano de *P. b. bilineatus* y no como hermano de *P. l. lynxe*. Estas diferencias reflejan convergencia morfológica. Por ejemplo, el parecido morfológico entre las poblaciones del este y oeste de México provocó que se consideraran como pertenecientes a una misma subespecie. Asimismo, en general, la poca resolución del árbol morfológico principalmente se debe a una alta cantidad de homoplasia contenida en la matriz de datos correspondiente. La mayoría de los caracteres fueron polimórficos y en muchos casos hubo una amplia superposición entre taxones (Apéndice 1).

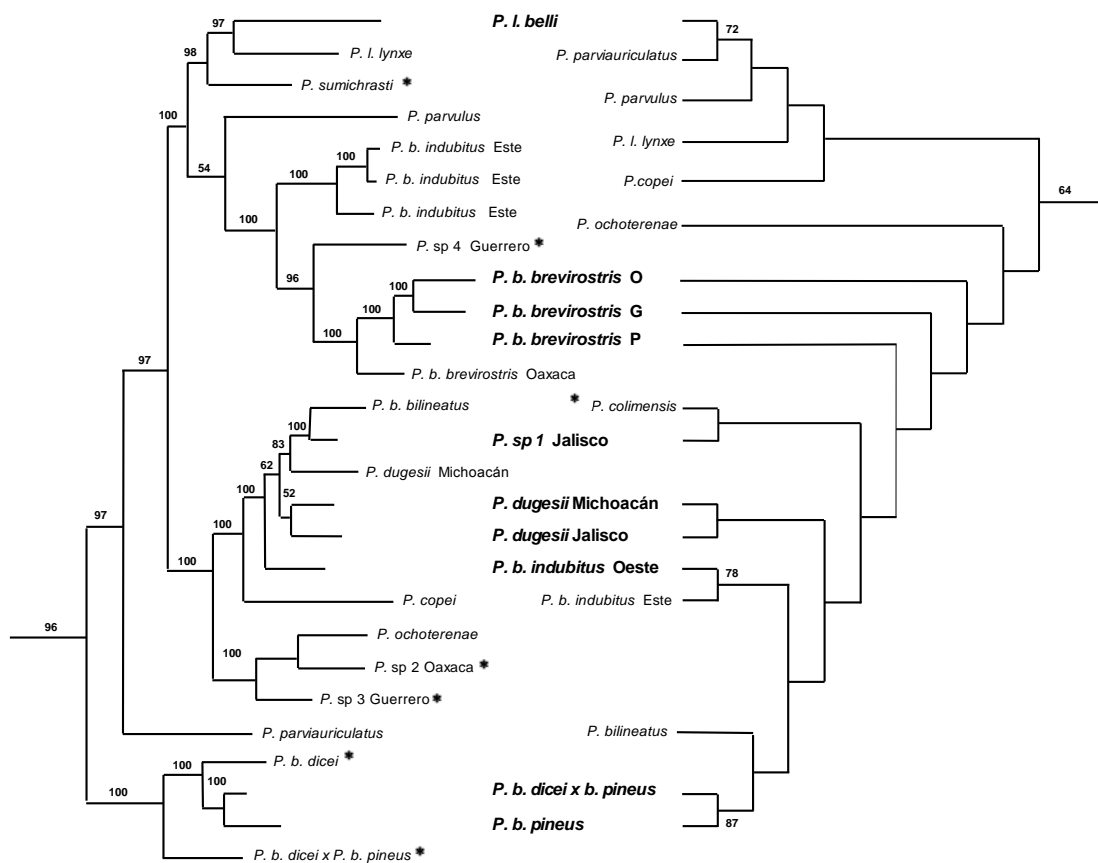


Figura 13. Árboles bayesiano (izquierda) y morfológico (derecha) para el grupo *brevisrostris*. Los asteriscos señalan taxones que solo se encuentran en la filogenia en cuestión. Los valores arriba de las ramas del árbol bayesiano son probabilidades posteriores; los que se encuentran en árbol morfológico son valores bootstrap. Los nombres en negritas aplican a taxones terminales de ambos árboles.

## DELIMITACIÓN DE ESPECIES

Excepto por las especies *P. brevirostris* y *P. dugesii* los haplotipos de cada especie incluida en el clado CB formaron clados fuertemente respaldados, tanto por probabilidades posteriores como por valores bootstrap (Figuras 10 y 11). La filogenia, por lo tanto, apoyó el estado específico de la mayoría de las especies incluidas en el clado CB. Asimismo, las muestras de haplotipos correspondientes a los ejemplares de estado taxonómico incierto formaron clados bien respaldados (con excepción de *P. sp 3* el cual estuvo representado por un solo haplotipo). La filogenia, por lo tanto, no se contrapone a la idea de que estas muestras pertenezcan a especies aún no descritas. En la discusión se aborda con más detalle la situación taxonómica de los ejemplares de estas muestras. Los haplotipos asignados a *P. brevirostris* quedaron reunidos en cinco clados fuertemente respaldados los cuales se interdigitaron entre los clados formados por los haplotipos de otras especies. Dos clados, *b. bilineatus* y *b. brevirostris*, correspondieron con subespecies de *Plestiodon brevirostris*. Un tercer clado reunió a los haplotipos de las dos subespecies del noreste de México, *P. b. dicei* y *P. b. pineus*. Finalmente, como se señaló arriba los haplotipos de la subespecie *P. b. indubitus* se segregaron en dos clados, uno oriental y otro occidental. Además, los clados exhibieron una alta congruencia geográfica. Esto es, los clados por lo general reunieron haplotipos de áreas distintas. Además, los clados con haplotipos de áreas relativamente cercanas estuvieron más cercanamente relacionados entre sí que con clados con haplotipos de áreas relativamente alejadas. De este modo, de acuerdo al método de Wiens y Penkrot (2002) la especie *P. brevirostris* realmente es un complejo específico formado por al menos cinco especies distintas. Los haplotipos de *P. dugesii* no integraron un grupo monofilético y esto pone en duda su estado específico.

## MORFOLOGÍA

El Cuadro 4 muestra la distribución de los caracteres examinados entre las especies y subespecies incluidas en el clado CB. Excepto por la especie *P. brevirostris*, la morfología apoya el estado específico de las especies incluidas en el clado CB. Por ejemplo, *Plestiodon copei* se distingue de las otras especies del clado CB por poseer una línea clara, delgada y bien marcada que corre por la parte media de la tercera hilera de escamas (ver Tabla 4, carácter 16). Si bien *P. parviauriculatus* y *P. dugesii* también poseen una línea clara que pasa por la tercera hilera de escamas, la nitidez y anchura de la misma son diferentes. Además, *P. copei* posee caracteres que no poseen las especies señaladas; a diferencia de *P. parviauriculatus*, *Plestiodon copei* posee más escamas alrededor del cuerpo y la séptima supralabial contacta a la temporal secundaria superior en menos del 3% (Tabla 4, caracteres 5 y 2). También, a diferencia de los ejemplares de *P. dugesii*, todos los ejemplares de *Plestiodon copei* poseen cuatro escamas supraoculares (no mostrado en la tabla). *Plestiodon ochoterenae*, la más pequeña del clado CB, posee un par de líneas claras, de alrededor una escama de ancho, que corren a lo largo de la segunda y tercera hilera de escama longitudinales. A diferencia de las demás especies en el clado cuatro, todos los ejemplares de *P. dugesii* tuvieron tres escamas supraoculares (carácter no mostrado en la tabla). *Plestiodon parviauriculatus* posee menos escamas alrededor del cuerpo que cualesquiera de las demás especies del clado CB (carácter 5). En *P. parvulus* la séptima supralabial no contacta a la temporal secundaria superior y las líneas claras

Cuadro 4. Comparación de 16 caracteres entre los clados (especies y subespecies) incluidas en el clado CB. Los valores son promedios más menos un error estándar. Entre paréntesis se indica el tamaño de muestra (en la primera hilera) y el intervalo de variación (en el interior de la tabla).

Carácter/	<i>lynxe</i> (64)	<i>belli</i> (12)	<i>sumichrasti</i> (27)	<i>bilineatus</i> (27)	<i>b. brevirostris</i> Gurrero (38)	<i>b. pineus</i> 39	<i>b. indubitus</i> Este (28)	<i>copei</i> (28)	<i>colimensis</i> (2)
(1) Longitud Hocico Cloaca	57.9 ± 0.77 (45-69)	55.3 ± 1.76 (46-64)	78.0 ± 5.86 (43.5-119)	52.9 ± 1.2 (40-66)	60.3 ± 1.11 (42-71)	51.9 ± 1.3 (26.0-66.0)	56.8 ± 1.86 (45-73)	58.7 ± 1.2 (45-71)	60.7 ± 2.2 (58.5-63)
(2) Contacto entre la 7 <sup>ma</sup> supralabial y la temporal secundaria superior	3.2%	0.0%	0.0%	100.0%	100.0%	100%	100.0%	2.8%	100.0%
(3) Laminillas subdigitales	12.8 ± 0.23 (11-15)	11.3 ± 0.13 (11-12)	17.7 ± 0.22 (15-20)	11.7 ± 0.1 (11-13)	11.8 ± 0.14 (11-14)	13.4 ± 0.1 (11-15)	12.3 ± 0.23 (11-15)	12.9 ± 0.2 (11-15)	15.5 ± 0.5 (15-16)
(4) No. de dorsales	56.12 ± 0.39 (51-61)	59.6 ± 0.30 (58-61)	49.4 ± 0.62 (41-52)	54.2 ± 0.3 (51-57)	55.5 ± 0.32 (49-58)	54.9 ± 0.4 (48-60)	55.9 ± 0.48 (51-60)	56.5 ± 0.3 (53-61)	51.5 ± 2.5 (49-54)
(5) Hileras de Escamas alrededor del cuerpo	23.7 ± 0.16 (22-26)	24.3 ± 0.3 (23-26)	27.9 ± 0.26 (25-32)	23.1 ± 0.1 (21-24)	23.8 ± 0.12 (22-26)	22.5 ± 0.1 (21-24)	23.9 ± 0.07 (23-25)	22.4 ± 0.16 (20-24)	27.5 ± 0.5 (27-28)
(6) Forma de la escama que bordea medialmente a la posgenial	ancha	ancha	ancha: 28.5% larga: 71.5%	ancha	ancha	ancha	ancha	ancha	ancha: 50% larga: 50%
(7) línea clara dorsal	corta	corta	Larga	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
(8) Bifurcación de la línea	parte anterior de la frontal	No bifurca	Parte posterior de la frontal	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
(9) Presencia de temporal primaria	100.0%	100.0%	100.0%	13.0%	100.0%	2.6%	96.4%	100%	50%



CUADRO 4. Continuación

Carácter/	<i>lynxe</i> (64)	<i>belli</i> (12)	<i>sumichrasti</i> (27)	<i>bilineatus</i> (27)	<i>b. brevirostris</i> Gurrero (38)	<i>b. pineus</i> (39)	<i>b. indubitus</i> Este (28)	<i>copei</i> (28)	<i>colimensis</i> (2)
(10) Línea clara lateral a nivel de la parte media de la 6ª y 7ª supralabiales (%)	0.0	0.0	0.0	0.0	12.0	0.0	100.0	0.0	0.0
(11) Presencia de línea clara lateral en el cuello (%)	67	0.0	62.9	0.0	100	0.0	96.5*	100.0	50
12) Nivel en el que termina la línea clara dorsolateral (%)									
Ext anteriores:	59.0	83.3	11.1	13.3	94.7	20.5	100.0	0.0	50.0
A medio cuerpo:	39.0	16.7	0.0	56.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Base de la cola:	2.0	0.0	29.2	30.0	5.3	79.5	0.0	100.0	50.0
Ausencia	0.0	0.0	29.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
(13) Contacto entre parietales (%)	4.6	0.0	0.0	93.0	2.6	2.6	81.9	2.8	100
(14) (LCA/LHC)X100	17.0 ± 0.2 (14.8-21.4)	15.3 ± 0.3 (13.9-16.4)	21.8 ± 0.53 (15.0-27.4)	16.3 ± 0.2 (14.4-18)	17.2 ± 0.2 (14.8-19.0)	16.4 ± 0.2 (15.2-18.3)	16.9 ± 0.3 (14.5-18.4)	17.9 ± 0.2 (15.5-20.4)	18.0 ± 1.0 (17.0-19.0)
(15) (LTIB/LHC)X100	9.8 ± 0.1 (8.3-11.9)	8.9 ± 0.2 (7.7-9.8)	14.2 ± 0.3 (10.3-18.9)	9.7 ± 0.2 (8.0-11.0)	10.7 ± 0.2 (8.4-11.9)	9.7 ± 0.2 (8.4-11.4)	10.4 ± 0.3 (8.7-11.4)	10.5 ± 0.1 (8.9-11.3)	12.7 ± 0.8 (11.9-13.5)
(16) Hileras de escamas longitudinales por las que pasa la línea clara dorsolateral (a medio cuerpo) (%)	3 y 4: 41 Ausente: 59	4: 72.7 3 y 4: 9.0 Ausente: 18.2	4: 3.7 3: 7.4 3 y 4: 48.1 Ausente: 40.7	3 y 4: 60% 2, 3 y 4: 40%	2 y 3: 42% 3 y 4: 58%	2 y 3: 100	Ausente: 100	3: 100	3 y 4: 50 Ausente: 50

CUADRO 4. Continuación

Carácter/	<i>dugesi</i> (15)	<i>ochoterenae</i> (17)	<i>parviauriculatus</i> (10)	<i>parvulus</i> (21)	<i>P. sp1</i> (10)	<i>P. sp2</i> (4)	<i>P. sp3</i> (1)	<i>P. sp4</i> (8)
(1) Longitud hocico cloaca	57.5 ± 0.9 (52-61)	37.8 ± 2.4 (29-54.5)	45.6 ± 1.2 (40-53)	50.2 ± 1.29 (42.5-59)	58.9 ± 2.3 (45-67)	59.9 ± 6.8 (47.3-70.6)	37.0	67.9 ± 2.07 (55-77)
(2) Contacto entre 7 <sup>ma</sup> supralabial y temporal secundaria superior (%)	100.0	70.5	100.0	0.0	100.0	100.0	100.0	100.0
(3) Laminillas subdigitales	11.4 ± 0.1 (11-12)	11.5 ± 0.2 (10-13)	11.1 ± 0.2 (10-13)	12.3 ± 0.25 (11-15)	11.4 ± 0.1 (11-12)	14.6 ± 0.3 (14-15)	13.0	14.1 ± 0.3 (13-15)
(4) No. de dorsales	54.2 ± 0.4 (51-58)	49.0 ± 0.5 (46-54)	58.9 ± 1.1 (47-63)	54.6 ± 0.52 (50-58)	58.2 ± 0.3 (56-60)	51.0 ± 0.5 (50-52)	47.0	49.6 ± 0.4 (47-51)
(5) Hileras de Escamas alrededor del cuerpo	23.0 ± 0.3 (22-25)	22.5 ± 0.1 (22-24)	19.8 ± 0.1 (19-20)	23.1 ± 0.24 (21-25)	23.7 ± 0.3 (22-25)	23.6 ± 0.3 (23-24)	—	22.2 ± 0.2 (21-23)
(6) Forma de la escama que bordea medialmente a la posgenial	ancha	ancha	Ancha	ancha	ancha	ancha	Ancha	ancha
(7) Línea clara dorsal	ausente	ausente	ausente	ausente	ausencia	ausencia	ausencia	ausente
(8) Bifurcación de la línea	ausencia	ausente	ausente	ausente	ausencia	ausencia	ausencia	ausente
(9) Presencia de temporal primaria (%)	93.3	82.3	100.0	95.2	0.0	100.0	100.0	100.0

CUADRO 4. Continuación

Carácter/	<i>dugesi</i> (25)	<i>ochoterenae</i> (17)	<i>parviauriculatus</i> (10)	<i>parvulus</i> (21)	<i>P. sp1</i> (10)	<i>P. sp2</i> (4)	<i>P. sp3</i> (1)	<i>P. sp4</i> (8)
(10) Línea clara lateral a nivel de la parte media de la 6ª y 7ª supralabiales (%)	68	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	87.5
(11) Presencia de línea clara lateral en el cuello (%)	92	88.2	85.7	0.0	100.0	100.0	0.0	75.0
(12) Nivel en el que termina la línea clara dorsolateral (%)								
Ext anteriores:	76.0	0.0	21.4	100.0	50.0	0.0	0.0	75.0
A medio cuerpo:	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Base de la cola:	20.0	100.0	78.6	0.0	50.0	100.0	100.0	25.0
ausencia	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
(13) Contacto entre parietales (%)	96.0	11.7	7.1	95.2	80.0	25.0	100.0	87.5
(14) (LCA/LHC)X100	15.4 ±0.27 (14.4-16.6)	17.8 ±0.3 (14.7 ±19.4)	15.3 ±0.3 (14.0-16.3)	16.5 ±0.3 (14.4-17.7)	15.0 ±0.2 (13.9-16.9)	20.6 ±0.3 (20.0-21.1)	21.6	15.0 ±0.2 (13.9-16.9)
(15) (LTIB/LHC)X100	9.3 ±0.20 (8.3-10.2)	9.8 ±0.15 (8.8-10.9)	7.5 ±0.2 (6.6-8.6)	8.8 ±0.2 (7.8-10.2)	8.8 ±0.06 (8.2-10)	11.5 ±0.04 (11.4-11.5)	11.4	8.8 ±0.06 (8.2-10)
(16) Hileras de escamas longitudinales por las que pasa la línea clara dorsolateral (a medio cuerpo) (%)	3: 20.0 Ausente: 80.0	2 y 3: 100.0	3: 100.0	Ausente: 100.0	2 y 3: 100.0	2 y 3: 100.0	3: 100.0	3 y 4: 30.0 4: 20.0 Ausente: 50.0

claras dorsolaterales terminan a la altura de los hombros (caracteres 5 y 7). La especie *P. colimensis* se distingue de las demás especies del clado CB por el mayor número de escamas alrededor del cuerpo y por poseer la mayor tasa LTB/LHC (caracteres 5 y 15).

El Cuadro 5 muestra los caracteres que se utilizaron para comparar los ejemplares de dos muestras de *P. dugesii*, una de Atemajac de Brizuela, Jalisco y otra de San Juan Parangaricuturo, Michoacán. En general, los ejemplares de ambas muestras son muy similares unas de otras y no sugieren que se trate de especies distintas (ver discusión). El Cuadro 6 muestra la distribución de los caracteres registrados en diferentes poblaciones de la especie tradicional *P. brevirostris* (*sensu lato*). En general, la distribución de los caracteres apoya la división de esta especie en al menos cinco especies distintas. En la sección de discusión se discute con detalle la situación taxonómica de la esta especie.

CUADRO 5. Comparación de dos muestras de *P. dugesii*, una procedente de Atemajac de Brizuela, Jalisco y otra de San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Los valores de los caracteres merísticos y morfométricos son promedios más menos un error estándar. Entre paréntesis se indica el tamaño de muestra (primera hilera) y el intervalo de variación (los demás valores).

Carácter	<i>Plestiodon dugesii</i> Jalisco (n = 10)	<i>Plestiodon dugesii</i> Michoacán (n = 15)
Longitud Hocico Cloaca (LHC)	63.0 ± 2.00 (48-69)	57.5 ± 0.91 (52-61)
(Longitud de la cabeza/LHC) x 100	15.4 ± 0.27 (14.4-16.6)	16.4 ± 0.26 (13.9-18.0)
(Longitud de la tibia/LHC) x 100	9.3 ± 0.20 (8.3-10.2)	9.7 ± 0.14 (8.5-10.3)
Supraoculares	3/10	3/15
Superciliares	6.1 ± 0.18 (5-7)	6.3 ± 0.13 (6-7)
Posuboculares	3.3 ± 0.15 (3-4)	3.0 ± 0.11 (2-4)
No. dorsales	56.6 ± 0.42 (54-58)	54.2 ± 0.47 (51-58)
No. hileras de escamas alrededor del cuerpo	23.1 ± 0.22 (22-24)	23.0 ± 0.30 (22-25)
Laminillas subdigitales	11.4 ± 0.16 (11-12)	12.3 ± 0.23 (11-14)
Contacto posterior entre parietales	10/10	14/15
Temporal primaria	10/10	14/15
Contacto 7ª supralabial-temporal secundaria superior	10/10	15/15
Contacto entre prefrontales	9/10	14/15
Forma de la escama que bordea medialmente a la posgenial	Ancha: 10/10	Ancha: 15/15
Nivel en el que termina la línea clara dorsolateral	Extremidad anterior: 10/10	Extremidad anterior: 15/15
Nivel en el que termina la línea clara lateral	Oído: 1/10 Extremidad anterior: 6/10 Extremidad posterior: 3/10	Oído: 2/15 Extremidad anterior: 13/15

Cuadro 6. Comparación de 6 caracteres entre poblaciones de la especie politépica *Plestiodon brevirostris*. Los valores correspondientes a la longitud hocico cloaca (LHC) son promedios más menos un error estándar. Entre paréntesis se muestra el intervalo de variación el intervalo de variación.

Taxon/Carácter	N	LHC	Contacto entre parietales	Primary temporal	Línea clara sobre las supralabiales 6 <sup>th</sup> & 7 <sup>th</sup>	Línea clara lateral sobre el cuello			Extensión posterior de la línea clara dorsolat		
						Ausente	Normal	Modificada	Extremidad anterior	Medio Cuerpo	Extremidad posterior
<i>P. b. bilineatus</i>											
Durango, Suchil	30	51.2 ± 1.7 (33.0–66.0)	93.3%	10.0%	0.0%	30	0	0	4	17	9
Durango, El Salto	12	50.9 ± 3.1 (30.0–62.0)	100.0%	20.8%*	0.0%	7	5	0	0	0	12
Jalisco, Bolaños	10	58.8 ± 2.3 (24.0–66.0)	80.0%	0.0%	0.0%	10	0	0	5	0	9
<i>P. b. indubitus</i>											
Jalisco, Ciudad Guzmán	14	52.3 ± 3.9 (28.0–67.0)	85.7%	100.0%	0.0%	0	0	14	14	0	0
Colima, Minatitlán	21	53.8 ± 2.9 (31.0–69.0)	90.5%	100.0%	0.0%	0	0	21	21	0	0
Guerrero, Ixcateopan	11	49.1 ± 5.1 (28.0–73.0)	100.0%	100.0%	100.0%	0	0	8	8	0	0
México, Chalma y Valle de Bravo	12	51.1 ± 5.0 (31.0–69.0)	100.0%	100.0%	100%	0	0	12	12	0	0
Morelos, Tepoztlán	7	60.1 ± 1.1 (56.0–65.0)	100.0%	100.0%	100%	0	0	7	7	0	0
<i>P. b. indubitus</i> x <i>P. b. brevirostris</i>											
Morelos, Huitzilac	22	61.3 ± 1.3 (54.0–68.0)	72.7%	100.0%	100%	0	2	20	22	0	0
Morelos, Cuernavaca	8	60.5 ± 3.3 (55.0–66.5)	100.0%	100.0%	100%	0	0	8	8	0	0
<i>P. b. brevirostris</i>											
Morelos, Acatlipa	1	68.0	100.0%	100.0%	0.0%	0	1	0	1	0	0

Puebla, Citlaltepec	21	50.9 ± 2.6 (24.0–66.0)	19.0%	100.0%	66.6%	0	21	0	1	4	15
Guerrero, Omiltemi	38	55.0 ± 1.8 (28.0–71.0)	2.6%	100.0%	12.0%**	0	35	3	36	0	2
Oaxaca, several localities	22	51.8 ± 2.5 (26.5–67.5)	4.5%	100.0%	57.1%	0	13	1	8	0	15
<i>P. b. dicei</i>											
Tamaulipas, Cd. Victoria	3	47.0 ± 2.6 (44.0–51.0)	0.0%	0%	0.0%	3	0	0	3	0	0
<i>P. b. pineus</i>											
Nuevo León	39	51.9 ± 1.3 (26.0–66.0)	2.6%	2.6%	0.0%	39	0	0	8	0	31
<i>P. b. dicei</i> x <i>P. b. pineus</i>											
Tamaulipas, Gómez Farías	10	52.8 ± 2.56 (41.0–62.0)	20%	0.0%	0.0%	10	0	0	8	0	2
<i>P. dugesii</i>											
Jalisco, Atemajac de Brizuela	14	56.3 ± 1.9 (39.0–69.0)	100%	100%	71.4%	0	14	0	11	0	3
Michoacán, Parangaricaturó	11	55.2 ± 2.5 (32.0–61.5)	90.9%	90.9%	63.6%	0	0	2	11	0	0

## EVOLUCIÓN DE CARACTERES

El único carácter compartido por todas las especies del clado CB es el referente a la forma de la escama que bordea medialmente a la genial (carácter 6 en la Figura 14; ver también Cuadro 4). Sin embargo, este carácter es polimórfico en la especie *Plestiodon sumichrasti*. Esto implica pérdida parcial de este carácter en esta especie (Figura 14). No se encontraron sinapomorfias para el clado A. Su clado hermano, *P. parviauriculatus*, posee un carácter que no posee ningún otro clado o especie dentro del clado CB, el poseer un número relativamente bajo de hileras de escamas alrededor del cuerpo ( $19.8 \pm 0.1$  –carácter 5 en la Figura 14). *P. parviauriculatus* también posee número relativamente alto de dorsales (carácter 4), pero este carácter también lo posee *P. sp1*. No se encontraron sinapomorfias para los clados A1 y A2 (Figura 14).

El número de escamas dorsales es relativamente bajo en el clado integrado por *P. ochoterenae*, *P. sp2* y *P. sp3*. Sin embargo este rasgo también los posee *P. sp4* y *P. sumichrasti*. Contrariamente, como se señaló arriba el número de dorsales es mayor en *P. parviauriculatus* y *P. sp1*. De este modo, el árbol sugiere que dentro del clado CB han ocurrido tanto aumentos como disminuciones en el número de dorsales. Algo similar puede decirse en el caso del número de hileras de escamas alrededor del cuerpo. Se detectaron tres cambios (Figura 14), una reducción en *P. parviauriculatus* y dos aumentos, uno en *P. sumichrasti* y otro en *P. colimensis* (no incluido en el árbol).

En la mayoría de los taxones del clado CB la séptima supralabial contacta a la temporal secundaria superior (carácter 2). Sin embargo, esto o no ocurre u ocurre parcialmente en *P. copei*, *P. parvulus*, *P. ochoterenae* y el clado (*P. sumichrasti* + (*P. l. lynxe* + *P. l. belli*)) Así, al parecer el contacto, se ha perdido al menos cuatro veces dentro del clado CB (Figura 14). La mayoría de los taxones del clado CB poseen tamaño



intermedio (carácter 1). De acuerdo al árbol de caracteres, *P. ochotere* y *P. parviauriculatus*, de manera independiente, disminuyeron en tamaño, mientras ocurrió lo contrario con *P. sumichrasti* (Figura 14).

El número de laminillas subdigitales varía de 11 a 14.1 laminillas (carácter 3). Sin embargo, en *P. sp4*, y en particular en *P. sumichrasti*, se detecta un aumento en el número de laminillas subdigitales (Figura 13). Únicamente se detecta una adquisición de línea clara dorsal (carácter 7). De este modo, este carácter podría interpretarse como una sinapomorfia para *P. lynxe* y *P. sumichrasti*. Sin embargo, realmente deberían asumirse dos adquisiciones distintas de línea en los linajes *lynxe* y *sumichrasti*, ya que las líneas claras dorsales realmente son diferentes en las dos especies.

La escama temporal (carácter 8) esta presente en la mayoría de los taxones del clado CB. Se detectan al menos tres pérdidas independientes, una en el antecesor del clado CD, otra en el antecesor del clado (*P. bilineatus* + *P. sp1*) y otro en *P. ochoterenae*. Sin embargo, la pérdida de esta escama no representa un carácter fijo no en el clado (*P. bilineatus* + *P. sp1*) ni en *P. ochoterenae*.

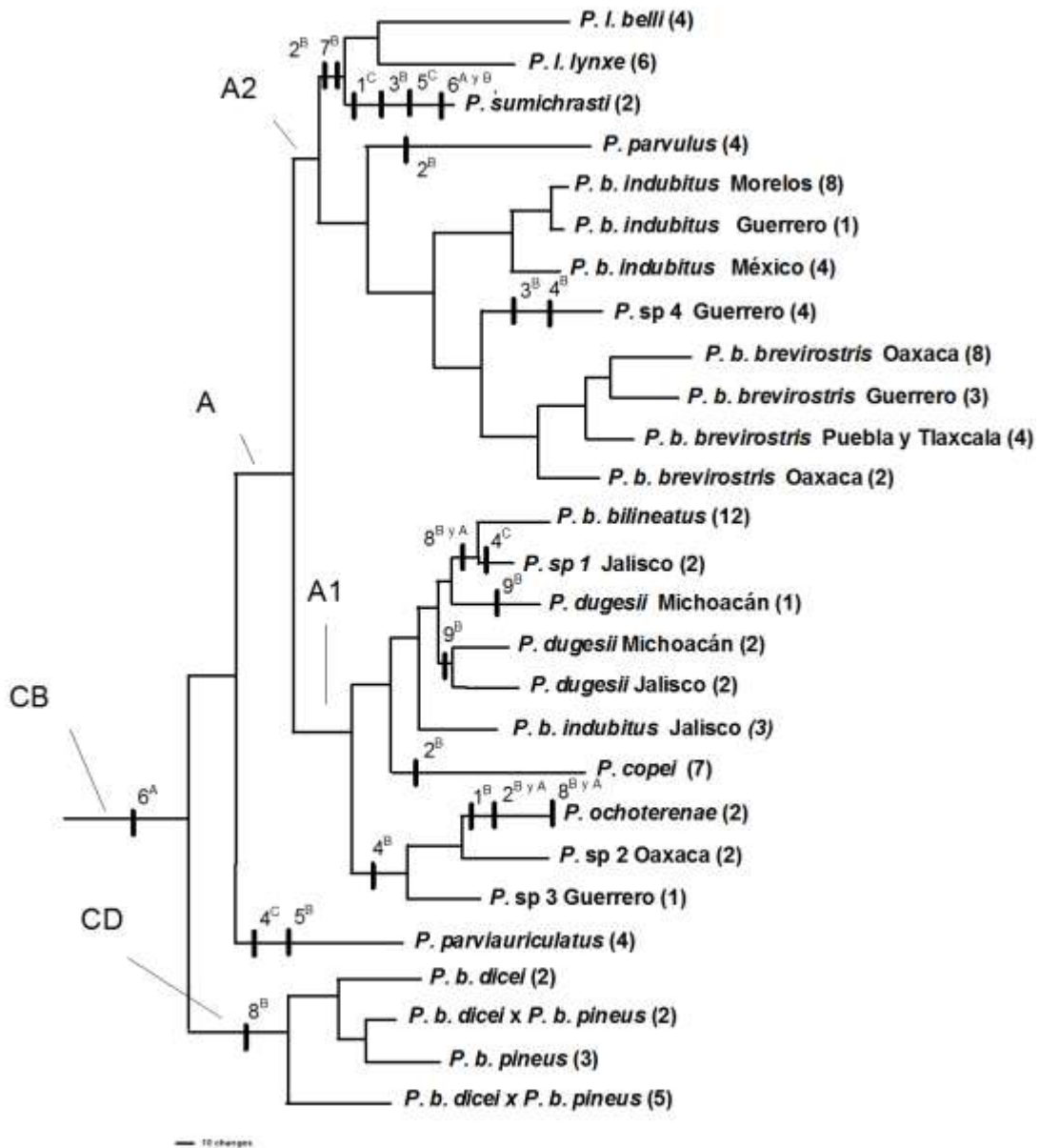


Figura 14. Evolución de caracteres morfológicos dentro del árbol del grupo *brevirostris*. Para mapear los caracteres dentro del árbol se delimitaron estados de carácter para algunos de los caracteres presentes en el Cuadro 4 (ver **Evolución de caracteres** en Método para definición de caracteres). Los números entre paréntesis indican el número de haplotipos que integran el clado terminal en cuestión.

## Discusión

---

Los análisis filogenéticos y el examen morfológico de los ejemplares de museo y recolectados en campo sugieren la necesidad de modificar tanto la composición taxonómica del grupo *brevirostris* como el estado taxonómico de la especie nominal *P. brevis*. Primero, el grupo *brevirostris* resultó parafilético con respecto a *P. lynxe* y *P. sumichrasti*. En consecuencia, con el fin de constituirlo en un grupo monofilético es necesario incluir dentro del mismo a estas dos especies. Segundo, la ubicación filogenética de algunos haplotipos y la morfología de los ejemplares correspondientes sugieren que representan especies aún no descritas del grupo *brevirostris* (nombradas aquí *P. sp1* a *P. sp4* –ver abajo para el caso de *P. sp1*). Tercero, el método de delimitación de especies basado en árboles construidos a partir de mtDNA, propuesto por Wiens y Penkrot (2002) sugirió que la especie *Plestiodon brevis* consiste de al menos cinco linajes, y preliminarmente apoya la división de este taxón en cinco especies.

En resumen, los resultados sugieren que el grupo *P. brevis* se encuentra integrado por al menos 16 especies distintas. En el apéndice 2 se presenta un árbol que muestra la historia de descendencia de estas especies. El árbol no muestra a *P. colimensis* debido a que no se incluyó en los análisis filogenéticos moleculares, y el morfológico no resolvió adecuadamente su ubicación filogenética. Sin embargo, como lo sugiere el árbol morfológico, es posible que esté más relacionada con alguna especie del oeste de México, *P. dugesii*, *P. indubitus* Oeste o *P. sp1*. A continuación se discuten estos resultados.

#### PARAFILIA DEL GRUPO *Plestiodon brevirostris*

Los análisis filogenéticos no apoyan la monofilia del grupo *brevirostris*. En cambio, revelan la existencia de un clado amplio integrado por las especies y subespecies actualmente incluidas en el grupo *brevirostris*, algunas especies aún no descritas (ver abajo), y las especies *P. lynxe* y *P. sumichrasti*. Este resultado confirma la sugerencia de Richmond (2006) de que el grupo *brevirostris* no es monofilético. Asimismo, concuerda en este y otros aspectos con la filogenia reportada por Brandley et al. (2011). En ambos casos, el grupo *brevirostris* resultó parafilético con respecto a *P. lynxe* y *P. sumichrasti*. Asimismo, en ambas filogenias el clado más basal estuvo integrado por los haplotipos de la “subespecie” o de las “subespecies” del noreste de México (*P. b. dicei* en el árbol de Brandley et al., 2011; y el clado *dicei* en este estudio) y los taxones *P. dugesii*, *P. b. indubitus* (del este), *P. b. bilineatus*, *P. copei* y *P. ochoterenae* se encuentran dentro de un mismo clado. También, las relaciones filogenéticas interespecíficas dentro de este clado fueron similares.

Las relaciones de *P. b. brevirostris*, *P. b. dicei*, *P. lynxe*, *P. parviauriculatus*, *P. parvulus* y *P. sumichrasti* mostraron diferencias notables entre la filogenia publicada por Brandley et al. (2011) y la obtenida en este estudio: mientras que en el primer caso las especies *P. parvulus* y *P. parviauriculatus* formaron un subclado y las especies *P. lynxe* y *P. sumichrasti* quedaron segregadas en clados diferentes (*P. sumichrasti* surgió como grupo hermano de un clado formado por todas las especies del grupo *brevirostris* excepto *P. b. dicei*), en la filogenia obtenida en este estudio ocurrió lo opuesto: *P. lynxe* y *P. sumichrasti* integraron un clado fuertemente respaldado y *P. parvulus* y *P. parviauriculatus* quedaron en clados separados y fuertemente respaldados. La última especie surgió como grupo hermano de un grupo formado por las restantes especies del grupo *brevirostris*, excepto el

clado *dicei*. Estas diferencias pueden explicarse a través de dos apreciaciones: (i) en la filogenia de Brandley *et al.* (2011) algunos grupos, tal como el subclado (*P. parvulus*, *P. parviauriculatus*) y el grupo más inclusivo que incluyó a este subclado no estuvieron bien respaldados, (ii) el análisis de Brandley *et al.*, (2011) se basó en nueve genes, dos mitocondriales y siete nucleares, y (iii) los análisis filogenéticos realizados en este estudio incluyeron más taxones y más haplotipos por taxón que en el análisis realizado por Brandley *et al.*, (2011).

El análisis de Brandley *et al.*, (2011) se incluyeron a más genes y esto pudo mejorar la exactitud de su filogenia con respecto a la obtenida en este estudio. Sin embargo, en el análisis de Brandley *et al.*, (2011) solo 11 de los haplotipos correspondieron con especies del clado CB de este estudio. En comparación, en este estudio se incluyeron 102 haplotipos para el clado CB (27 terminales, Fig 12). La diferencia es notable: la inclusión de más taxones en un análisis necesariamente genera más ramas en el árbol resultante y es de esperarse que se alteren las relaciones obtenidas con pocos taxones. Por otro lado, al margen de las diferencias debidas a la utilización de diferentes cantidades de genes, la inclusión de un mayor número de haplotipos y taxones, en principio, debe proporcionar un Cuadro más completo de las relaciones existentes dentro de un clado particular (Pollock *et al.*, 2006; Hillis *et al.*, 2003). Dadas las diferencias en los números de haplotipos, y la ausencia de conflictos entre los árboles obtenidos en este estudio, es factible considerar que las diferencias entre ambas filogenias se deben principalmente a las diferencias en los números de taxones y haplotipos utilizados.

La inclusión de *P. lynxe* y *P. sumichrasti* dentro del grupo *brevirostris* es un resultado notable. La visión original de Taylor (1935), la cual no había sido objetada hasta la fecha, refleja la notable divergencia morfológica de estas especies (ver abajo) con

respecto a otras especies del grupo *brevirostris*. En el árbol que presentó Taylor (1935) para reflejar las relaciones interespecíficas dentro del tradicional género *Eumeces* (*sensu lato*), los grupos *P. lynxe* y *P. sumichrasti* aparecen lejanamente emparentados con el grupo *brevirostris*. Asimismo, Taylor (1935) señaló que el grupo *sumichrasti* parece estar más o menos cercanamente emparentado con el grupo *fasciatus*, pero no sugirió ninguna hipótesis de parentesco para el caso del grupo *P. lynxe*.

*Plestiodon lynxe* difiere de los taxones tradicionalmente incluidos en el grupo *brevirostris* (y de los taxones *P. sp1* a *P. sp4*) por poseer una línea clara medio dorsal en la parte anterior del cuerpo. Esta línea se extiende posteriormente de la escama frontal hasta una línea imaginaria situada a la altura de los hombros, o un poco más allá, y en algunas poblaciones la línea se bifurca (anteriormente) en la parte media o anterior de la frontal. En las poblaciones con línea bifurcada, las líneas que resultan de la bifurcación se reúnen nuevamente a la altura de la rostral. Ninguna de las especies incluidas dentro del clado CB (excepto *P. sumichrasti* –ver más adelante) posee ésta línea y por lo tanto su presencia en *P. lynxe* sugiere una divergencia morfológica importante. Por otro lado, sin embargo, *P. lynxe* comparte con las especies del tradicional grupo *brevirostris* un carácter que Robinson (1979) consideró como el único carácter que une a las especies y subespecies del este grupo: la escama que bordea medialmente a la postgenial es más ancha que larga. Además, con excepción de la línea clara medio dorsal, *P. lynxe* es similar a *P. copei*, *P. parvulus* y *P. parviauriculatus* en varios caracteres (Cuadro 4). De este modo, excepto por la línea clara medio dorsal, *P. lynxe* no es marcadamente diferente de las otras especies del grupo *brevirostris*.

Al igual que *P. lynxe*, *P. sumichrasti* difiere de las especies del grupo *brevirostris* (*sensu* Dixon, 1969) por la presencia de una línea clara mediodorsal. Sin embargo el patrón

de la línea mediodorsal de *P. lynxe* es diferente al de la línea de *P. sumichrasti*. En *P. lynxe* la línea se limita a la parte media anterior del cuerpo y en algunas poblaciones se bifurca en la parte anterior de la frontal (en otras no se bifurca). En *P. sumichrasti* la línea se prolonga más allá de la base de la cola y su extremo anterior se bifurca en la parte posterior de la frontal. Por otro lado, la divergencia morfológica de *P. sumichrasti* con respecto a las demás especies del grupo es más notable. El mayor tamaño corporal, la presencia de la línea clara mediodorsal, el número de laminillas subdigitales y escamas alrededor del cuerpo (mucho mayor en *sumichrasti* que en las demás especies del clado CB: Cuadro 4), entre otros caracteres, hacen a *P. sumichrasti* el miembro morfológicamente más divergente del clado *brevirostris*. Esto sugiere una tasa de cambio morfológico mayor en esta especie que en cualquier otro taxón dentro del clado CB.

#### **ESTADO TAXONÓMICO DE *P. dugesii* Y LAS ESPECIES *P. sp1*– *P. sp4***

Excepto por los haplotipos de las especies *P. dugesii* y *P. brevisrostris* los haplotipos correspondientes a cada especie incluida en el clado CB (incluyendo los haplotipos correspondientes a los taxones denominados *P. sp1*, *P. sp2* y *P. sp4*) formaron grupos fuertemente soportados, tanto por valores de bootstrap como por probabilidades posteriores. La especie *P. sp3* estuvo representado por un solo haplotipo; ver abajo y Figuras 9-11. El agrupamiento de todos los haplotipos de una especie particular en un grupo fuertemente soportado apoya su estado taxonómico específico. Además, las demás especies tradicionalmente incluidas en el grupo *brevirostris*, así como las dos especies señaladas arriba, poseen características de diagnóstico que permiten inferir su estado taxonómico específico. En consecuencia, únicamente se discutirá la taxonomía de los ejemplares de estado taxonómico incierto y de *P. dugesii* y *P. brevisrostris*. La última especie resultó ser

un complejo multi-específico y su situación taxonómica será discutida en un apartado diferente.

*Plestiodon dugesii*. En el árbol bayesiano los haplotipos de *P. dugesii* no integraron un grupo monofilético. Sin embargo, cuatro de los haplotipos asignados a esta especie quedaron reunidos en dos clados fuertemente respaldados los cuales tuvieron congruencia geográfica. Un clado reunió a los haplotipos procedentes de San Juan Parangaricutiro, Michoacán y el otro quedó integrado por los haplotipos procedentes de Atemajac de Brizuela, Jalisco. Esto sugiere la posibilidad de que estos clados representen a dos linajes distintos. Sin embargo, los datos morfológicos no apoyan esta visión. Los ejemplares de ambas muestras son muy similares para la mayoría de los caracteres examinados (Cuadro 5), y únicamente difieren en el tamaño corporal y la longitud de la cabeza. Si bien los ejemplares de Jalisco tienden a ser más grandes que los de Michoacán, los intervalos de variación de las LHC de las muestras involucradas se superponen ampliamente y una prueba de t demostró que no existen diferencias significativas en este carácter ( $t = 0.079$ ;  $gl = 21$ ;  $P < 0.05$ ). Sin embargo, los ejemplares de Michoacán poseen cabezas más largas en relación a su tamaño corporal que los ejemplares de Jalisco. Un análisis de covarianza, en el cual se consideró a la LHC como covariada y a la LCA como variable de respuesta, demostró que las cabezas de los ejemplares de Michoacán son significativamente más largas que las cabezas de los ejemplares de Jalisco ( $F_{1,1} = 1.8$ ;  $p = 0.02$ ). No obstante, existe una amplia superposición en los intervalos de variación de este carácter (de hecho el intervalo de variación de los ejemplares de Michoacán incluye el intervalo de variación de los ejemplares de Jalisco; Cuadro 5). Por lo tanto, se considera que es más probable que esta diferencia represente variación geográfica intraespecífica que alguna diferencia



interespecifica. De este modo, ante la ausencia de datos morfológicos que respalden la división de *P. dugesii* en más de una especie, en este trabajo se asume que las dos poblaciones de *P. dugesii* (la de Atemajac de Brizuela, Jalisco y la de Parangaricutiro, Michoacán) pertenecen a una especie única.

*Plestiodon dugesii* se distingue de las formas incluidas en el mismo clado al cual pertenece (*P. b. indubitus*, *P. b. bilineatus* y *P. sp1*) en que posee tres escamas supraoculares. *Plestiodon b. bilineatus*, *P. b. indubitus* y *P. sp1* poseen cuatro (Dixon, 1969; este trabajo). En este estudio se registró la naturaleza de este carácter en 32 ejemplares de *P. b. bilineatus*, 38 de *P. b. indubitus* (de Jalisco y Colima), 25 de *P. dugesii* y 8 de *P. sp1*. Todos los ejemplares de *P. b. indubitus*, *P. b. bilineatus* y *P. sp1* tuvieron cuatro escamas supraoculares y todos los de *P. dugesii* tuvieron tres escamas. Esto, apoya la noción de que *P. dugesii* representa una especie distinta a la de las otras formas incluidas en el mismo clado.

*Plestiodon sp1*. Los haplotipos correspondientes a la forma denominada *P. sp1* integraron un grupo exclusivo fuertemente respaldado tanto por valores de bootstrap como de probabilidades posteriores (Figuras 9-11). Este grupo resultó hermano del grupo que reunió a los haplotipos de la subespecie *P. b. bilineatus*. Dado que únicamente se consideraron dos secuencias de *P. sp1* y en los árboles moleculares el clado *P. sp1* comparte el mismo ancestro que el clado de *P. b. bilineatus*, el método de Wiens y Penkrot (2002) no permite definir si ambos clados representan o no linajes específicos distintos (ver Wiens y Penkrot, 2002, p. 73). Además, el clado (*P. b. bilineatus*, *P. sp1*) formó parte de un clado politómico integrado por este clado, los dos subclados que incluyen a los haplotipos de *P. dugesii* y un subclado formado por los tres haplotipos de la parte occidental del área de distribución de *P. b. indubitus*. De este modo, si bien la morfología sugiere que los

ejemplares asignados a *P. sp1* pertenecen a una especie distinta de *P. dugesii* (ver arriba), aún permanece la posibilidad de que sean conespecíficos con los ejemplares que integran a los clados *P. b. bilineatus* y/o *P. b. indubitus* Oeste.

Se examinaron 10 ejemplares procedentes de una localidad ubicada en la Sierra de Bolaños, Jalisco (la misma localidad que la de los haplotipos de *P. sp1* incluidos en los análisis filogenéticos moleculares). El área en cuestión ocurre en una posición intermedia entre las áreas de distribución de los clados *P. b. indubitus* Oeste y *P. b. bilineatus*. No obstante, los ejemplares exhibieron una combinación de caracteres que difiere de los caracteres de los dos clados. Dixon (1969) afirmó que *P. b. indubitus* puede distinguirse de *P. b. bilineatus* principalmente por presentar una temporal primaria (en el 96% de los especímenes), una línea clara lateral sobre el cuello la cual consiste de una serie de escamas oscuras con centro claro sobre las hileras cinco, seis, siete ocho y nueve, o cualquier combinación de ellas en secuencia, y una línea clara lateral que se desvanece posteriormente a nivel de los hombros o un poco más allá [en *P. b. bilineatus* la temporal primaria comúnmente ausente (en el 60% de los especímenes), la línea clara lateral sobre el cuello comúnmente ausente, pero cuando está presente se encuentra sobre la sexta y séptima hileras del cuello -sobre la mitad inferior de la sexta y la mitad superior de la séptima hilera a medio cuerpo-, y la línea clara dorsolateral puede extenderse hasta la cola o más allá].

Ninguno de los 10 ejemplares de la Sierra de Bolaños posee temporal primaria y todos poseen una línea clara lateral sólida y bien definida sobre el cuello, la cual se presenta sobre la sexta y séptima hileras de escamas. En cinco especímenes, la línea clara dorsolateral se desvanece a nivel de los hombros, mientras que en los cinco restantes la línea se extiende hasta la base de la cola. En *P. b. indubitus* esta línea termina a nivel de los

hombros mientras que en *P. b. bilineatus* la línea puede terminar a esta misma altura o prolongarse hasta la base de la cola (Dixon, 1969). De este modo, la serie de Bolaños es similar tanto a *P. b. bilineatus* como a *P. b. indubitus* en la extensión posterior de la línea clara dorsolateral, y diferente de *P. b. bilineatus* y *P. b. indubitus* en la presencia y naturaleza de la línea clara lateral sobre el cuello, respectivamente (ver arriba). Debido a esta combinación particular de caracteres, no es factible considerar que estos especímenes representen a *P. b. indubitus*, o a intergrados entre esta subespecie y *P. b. bilineatus*. También parece improbable que estos especímenes representen a *P. b. bilineatus*, ya que esto requeriría que la presencia de la línea clara lateral sobre el cuello fuera geográficamente variable en este taxón, y lo que se conoce acerca de la variación en el patrón de coloración en *P. b. bilineatus* y otras especies del grupo *P. brevirostris* (Dixon, 1969; Robinson, 1979) no apoya esta noción. Por lo tanto, la morfología sugiere que la población de Bolaños puede representar una especie distinta.

*Plestiodon* sp2 y sp3. Los haplotipos asignados al taxón *P.* sp2 formaron un clado fuertemente respaldado (Figuras 9-11). Este clado resultó hermano del clado integrado con los dos haplotipos de *Plestiodon ochoterenae*. A su vez el clado {*P.* sp2, *P. ochoterenae*} resultó hermano del haplotipo correspondiente a la especie *P.* sp3. Nuevamente, las pocas secuencias obtenidas para cada taxón impiden utilizar apropiadamente el método de Wiens y Penkrot (2002) para delimitar especies. Sin embargo, los datos geográficos y morfológicos sugieren que *P.* sp2 y *P.* sp3 constituyen especies distintas entre sí y con respecto a *P. ochoterenae*.

Las muestras consideradas como *P.* sp2 y *P.* sp3 proceden de localidades muy alejadas entre sí (por alrededor de 480 Km en línea recta). Mientras que el ejemplar de *P.* sp3 procede de una localidad cercana a Campo Morado, Arcelia, al noroeste de Guerrero,

los ejemplares de *P. sp2* se recolectaron en el municipio de Pluma Hidalgo, en el centro-sur de Oaxaca (Figura 12). El área de distribución de *P. ochoterenae* es un área relativamente pequeña ubicada al sur de Chilpancingo, Guerrero. Recientemente, Smith *et al.* (1997) reportaron la presencia de un ejemplar de esta especie en la parte centro-oeste de Oaxaca, en el distrito de Putla. Si bien la distribución de *P. ochoterenae* se encuentra en una posición intermedia entre las localidades de procedencia de las muestras *P. sp2* y *P. sp3*, aún existen huecos extensos entre las áreas de distribución de estas muestras (aproximadamente 120 km entre *P. sp3* y *P. ochoterenae* y 160 Km entre esta última especie y *P. sp3*). Hasta la fecha no se conoce ningún registro adicional de estos taxones que reduzca la distancia entre la distribución de los mismos. La relación alopátrida marcada entre las poblaciones involucradas hace muy poco probable la existencia de flujo génico entre las mismas. Además, las tres formas difieren morfológicamente entre sí.

*Plestiodon ochoterenae* es una especie relativamente pequeña. Taylor (1935) y Dixon (1969) proporcionaron algunos caracteres distintivos de esta especie. La longitud hocico cloaca máxima reportada para *P. ochoterenae* es de 55 a 56 mm (Dixon, 1969 y Taylor, 1935, respectivamente); las extremidades son pequeñas (se encuentran ampliamente separadas cuando se extienden y presionan contra el cuerpo; Taylor, 1935); la temporal primaria algunas veces (45%) se encuentra en contacto con la temporal secundaria inferior (Dixon, 1969); la línea clara dorsolateral corre a lo largo de todo el cuerpo y pasa entre la segunda y tercera hileras de escamas (Dixon, 1969). En este trabajo se examinaron 17

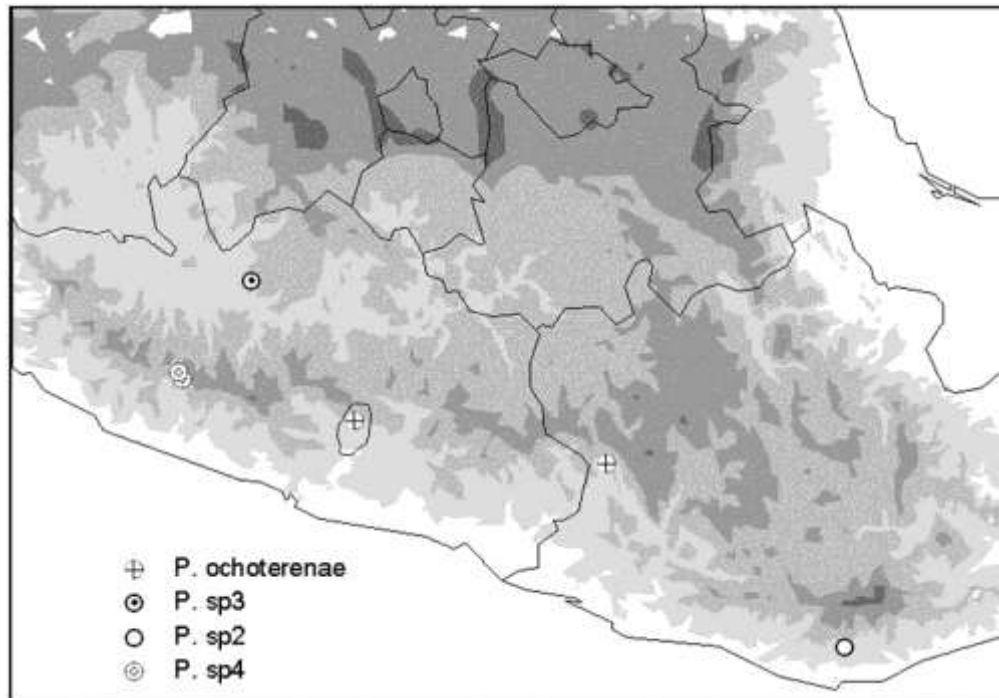


Figura 12. Distribución conocida de *P. ochoterena*, *P. sp2*, *P. sp3* y *P. sp4*.

ejemplares de *P. ochoterena*, 4 de *P. sp2* y un ejemplar de *P. sp3* (los únicos ejemplares de *P. sp2* y *P. sp3* recolectados hasta la fecha). Asimismo, con el fin de comparar los ejemplares de las formas *P. sp2* y *P. sp3* (y de este modo evaluar si son o no especies genuinas y distintas entre sí) con otros taxones del clado CB (excepto *P. lynxe* y *P. sumichrasti*) también se examinaron muestras de ejemplares de cada una de las formas incluidas en este grupo (Cuadro 4).

*Plestiodon sp2* es similar a *P. ochoterena* en el patrón de las líneas claras dorsolaterales. En ambos casos las líneas comienzan en la rostral y se prolongan posteriormente hasta un poco más allá de la base de la cola. Las líneas son conspicuas en toda su trayectoria y cada una pasa (a cada lado del cuerpo) entre la segunda y la tercera

hileras de escamas. A diferencia de las otras especies del clado CB en estas especies el ancho de la línea es de alrededor de una escama a lo largo de toda su longitud. Esto ocasiona que estas poblaciones se vean morfológicamente similares. Sin embargo, *P. sp2* difiere de *P. ochoterenae* en al menos cuatro caracteres. *Plestiodon sp2* posee un tamaño corporal mayor que *P. ochoterenae* (longitud hocico cloaca máxima 70.6 mm en *P. sp2* y 56 en *P. ochoterenae*). Asimismo, en *P. sp2* la longitud de la tibia en relación al cuerpo ((longitud de la tibia/LHC)x100)) varió de 11.4 a 11.5 (9.2 a 10.7 en *P. ochoterenae*, Cuadro 4). La longitud de la cabeza en relación al cuerpo fue mayor en *P. sp2* que en *P. ochoterenae* (ver Cuadro 4). Si bien los tamaños de muestras fueron muy pequeños como para realizar análisis estadísticos, las diferencias señaladas son marcadas y los intervalos correspondientes no se superponen (ver Cuadro 4). *Plestiodon sp2* también difiere de *P. ochoterenae* en el número de laminillas subdigitales (Cuadro 4). Las diferencias geográficas y morfológicas sugieren que *P. sp2* y *P. ochoterenae* son especies distintas. La comparación de *P. sp2* con los otros taxones del clado CB es como se indica abajo.

*Plestiodon sp2* difiere de las demás especies asignadas al grupo *brevirostris* (y de *P. sp1*) en la longitud relativa de la cabeza (más larga en *Plestiodon sp2* que en las demás especies, Cuadro 4). *Plestiodon sp2* también difiere de las demás especies del grupo por el patrón de la línea clara dorsolateral (si bien en otras especies la línea se puede prolongar a lo largo de todo el cuerpo, la línea varía en nitidez y anchura, excepto en *P. copei* pero en este caso la línea es fina y pasa en la parte central de la tercera hilera de escamas; Cuadro 4). También, excepto por *P. colimensis*, *P. sp3* y *P. sp4* posee extremidades más largas y un número mayor de laminillas subdigitales que las demás especies incluidas en el Cuadro 4. Estas diferencias, su ubicación filogenética en el árbol obtenido y la distribución geográfica señalada arriba sugieren que *P. sp2* es una especie genuina.

Si bien sólo se recolectó y examinó un ejemplar de *P. sp3*, su ubicación filogenética, su distribución y su morfología sugieren que se trata de una especie distinta. *Plestiodon sp3* difiere de las otras dos especies incluidas en su mismo clado (*P. sp2* y *P. ochoterenae*, Figuras 10 y 11) en que a diferencia de estas especies, en el ejemplar examinado la línea clara dorsolateral corre a lo largo de todo el cuerpo (desde la rostral hasta la base de la cola) sobre la tercera hilera de escamas. En este carácter es similar a *P. copei* y *P. parviauriculatus* (y diferentes de las demás especies incluidas en el Cuadro 4). No obstante la naturaleza de la línea es diferente. Como se señaló arriba, en *P. copei* la línea es delgada ( $\approx 1/3$  de escama). Además, en *P. copei* esta línea a nivel del cuello también pasa por la tercera hilera de escamas, mientras que en *P. sp3* la línea clara dorsolateral a nivel del cuello pasa entre la segunda y tercera hilera de escamas y posteriormente desciende a la tercera hilera de escamas. En *P. parviauriculatus* la línea también es fina (ancho =  $1/3$ - $2/3$  de escama a medio cuerpo). En el ejemplar de *P. sp3*, la línea abarca toda una escama (a medio cuerpo) y es muy tenue en comparación con las de *P. copei* y *P. parviauriculatus*. Además, *P. sp3* difiere de estas especies en otros caracteres (e. g., contacto entre la séptima supralabial y la temporal secundaria superior, ausente en *P. copei* y presente en la especie en cuestión; número de escamas alrededor del cuerpo -19-20 en *P. parviauriculatus* y 24 en *P. sp3*). Como en el caso de *P. sp2*, las diferencias morfológicas, su ubicación dentro del árbol filogenético y el área de procedencia aislada de las otras formas incluidas en el mismo clado (Figura 11) sugieren que el ejemplar asignado a *P. sp3* representa una especie aún no descrita.

*Plestiodon sp4*. Los cuatro haplotipos asignados al taxón *P. sp4* formaron un clado fuertemente respaldado tanto por valores de bootstrap como de probabilidad posterior (Figuras 10 y 11). Este clado surgió como hermano del clado *P. b. brevirostris*. A su vez, el

clado que incluye a estos dos clados resultó hermano del clado *P. b. indubitus* (este). De este modo, la ubicación del clado *P. sp4* dentro del clado más amplio que incluye haplotipos de dos subespecies de *P. brevirostris* sugiere que las muestras asignadas a *P. sp4* también podrían corresponder a la especie *P. brevirostris*. Sin embargo, la morfología sugiere que se trata de una especie distinta. Al igual que en otras especies del tradicional grupo *P. brevirostris* en *P. sp4* la escama que bordea medialmente a la posgenial es más ancha que larga. Además, la séptima supralabial contacta con la temporal secundaria superior. Estos caracteres indican que *P. sp4* representa una especie del grupo *brevirostris* (clado CB).

*Plestiodon sp4* se distingue de las demás especies del grupo por su tamaño corporal relativamente grande; de las demás especies del grupo con excepción de *P. colimensis* por poseer un número mayor de laminillas subdigitales; y de las demás especies de grupo con excepción de *P. ochoterenae*, por poseer un menor número de escamas dorsales (Cuadro 4). Además, *P. sp4* difiere de *P. ochoterenae*, *P. parviauriculatus*, *P. copei* y las subespecies *P. b. brevirostris*, *P. b. dicei* y *P. b. pineus* en que la interparietal comúnmente está encerrada por las parietales (87.5% en *P. sp4* y < 11.8% en las otras especies, Cuadro 4). *Plestiodon sp4* difiere de *P. parvulus* y de las subespecies *P. b. bilineatus*, *P. b. dicei*, *P. b. pineus* y *P. b. indubitus* en que posee una línea clara lateral continua a nivel del cuello (los primeros cuatro taxones no poseen esta línea y en *P. b. indubitus* la línea se encuentra sustituida por una serie de escamas oscuras con centro claro ubicadas en las hileras, 5, 6, 7 y 8 o cualesquier combinación de ellas en secuencia). *Plestiodon sp4* difiere de *P. parvulus* y *P. copei* en que la séptima supralabial se encuentra en contacto con la temporal secundaria superior (en la primera especie estas escamas no se encuentran en contacto, mientras que en la segunda están en contacto solo en el 2.8%, Cuadro 4). *Plestiodon sp4*



difiere de *P. parviauriculatus* en el número de escamas alrededor del cuerpo (mayor en *P. sp4* que en *P. parviauriculatus*). *Plestiodon sp4* difiere de las subespecies *P. b. bilineatus*, *P. b. dicei* y *P. b. pineus* en el porcentaje de presencia de la escama temporal primaria (100% en *P. sp4* y 28.5% o menos en las subespecies mencionadas). Las diferencias señaladas sugieren que *P. sp4* es una especie distinta.

#### **ESTADO TAXONÓMICO DE LA ESPECIE POLITÍPICA DE AMPLIA DISTRIBUCIÓN *Plestiodon brevirostris***

El método de Wiens y Penkrot (2002) para delimitar especies con base en secuencias de DNA sugiere que *P. brevirostris* consiste de al menos cinco linajes sin flujo génico entre ellos, y preliminarmente apoya la división de este taxón en cinco especies. Los caracteres morfológicos también apoyan esta división. En seguida se justifica esta división.

*Plestiodon brevirostris indubitus*. Las relaciones filogenéticas de los haplotipos de *P. b. indubitus* sugiere que este taxón realmente está integrado por dos especies relativamente distantes. Por un lado, los haplotipos procedentes de la parte occidental del área de distribución de esta subespecie (Jalisco y Michoacán) quedaron incluidos dentro del clado C mientras que los procedentes del área oriental (Morelos y México) quedaron incluidos en el clado B (Figura 11). Esto es, el clado que reúne a los haplotipos de *P. b. indubitus* de Morelos y México está más estrechamente emparentado con otras especies del grupo *brevirostris* que con el clado que reúne a los haplotipos occidentales de esta subespecie (y viceversa). La distribución disyunta de esta subespecie apoya su división en dos especies distintas. Las poblaciones que se encuentran en la parte oriental del Eje Volcánico Transversal se encuentran separadas de las de la parte occidental por una distancia considerable (Figura 1). Si bien Auth (1997) reportó un ejemplar procedente del noreste de

Michoacán y recientemente se recolectó un ejemplar en el suroeste de este mismo estado, el hueco entre las áreas de distribución orientales y occidentales sigue siendo amplio (Alrededor de 250 Km). El hueco parece más significativo si se considera que el hábitat de este taxón parece ser continuo a todo lo largo del eje Neovolcánico, desde el sur de Jalisco hasta el norte de Puebla (Dixon, 1969). Además, Dixon (1969, p. 11) afirmó que su muestra de Jalisco:

–was similar to the Morelos and Mexico samples, but usually lacks the lateral light line on the supralabials. The upper secondary dark line is longer, extending posteriorly to midbody in most specimens. The lateral light line is represented by light centered, dark scales on the seventh and eighth scale rows on the neck rather than the fifth, sixth, seventh, eighth, or ninth, or any combination in sequence.”

En este trabajo únicamente se examinó el primero de los tres caracteres señalados. Sin embargo, todos los especímenes de Morelos, México y Guerrero tuvieron una línea clara sobre las supraoculares (Cuadro 6), mientras que en todos los especímenes de Jalisco y Colima esta línea estuvo ausente (Cuadro 6).

Si bien la filogenia y los datos de morfología y distribución sugieren que los clados que reúnen a los haplotipos orientales y occidentales de *P. b. indubitus* representan dos linajes distintos, aún es necesario evaluar la posibilidad de que exista flujo génico entre alguna de estas dos formas (la del este y la del oeste) y la subespecie de *P. brevirostris* más emparentada incluida dentro del clado más inclusivo al cual pertenecen. Esto es, aún existe la posibilidad de que exista flujo génico entre las poblaciones occidentales de *P. indubitus* y *P. b. bilineatus* y/o entre las poblaciones orientales de esta subespecie y *P. b. brevirostris*. En seguida se discuten estas posibilidades.

*Plestiodon b. indubitus* and *P. b. bilineatus*. Dixon (1969) enfatizó que existe un hueco entre las poblaciones de *P. b. bilineatus* y *P. b. indubitus*, desde el sur de Durango hasta el noroeste de Jalisco, y sugirió que el Valle del Río Santiago es una barrera efectiva para el flujo génico entre el noroeste de Jalisco y el sur de Nayarit. En contraste, Robinson (1979) consideró que tres especímenes de *P. brevirostris*, dos de Cueva y Pericas Summit, Durango y uno de Atenquique Jalisco, tuvieron características tanto de *P. b. bilineatus* como de *P. b. indubitus* (no presentaron una línea clara lateral sobre el cuello, el color oscuro del cuello se extendió hacia el vientre y la línea clara dorsolateral se extendió más allá de los hombros). Además, reportó que uno de los paratipos que uso Tanner (1958) para describir a *P. b. bilineatus* procedente de la Sierra de Juanacatlán, Jalisco y dos ejemplares recolectados cerca de la localidad tipo de *P. b. bilineatus* tuvieron caracteres típicos de *P. b. indubitus*. En consecuencia, concluyó que la localidad tipo de *P. b. bilineatus* es un área de intergradación con *P. b. indubitus*. Además, señaló que: “The limits of this zone are unknown and must await additional material from the remote region between southern Durango and northwestern Jalisco”.

Se examinaron 42 ejemplares de *P. b. bilineatus* de Durango y 35 ejemplares de *P. b. indubitus* y ninguno de los éstos presentó características intermedias entre estas dos subespecies (Cuadro 6). Únicamente se registraron dos de los caracteres considerados por Robinson (1979) (LCLCLLO y LCDLTER en la Cuadro 6). Estos datos sugieren que es improbable la existencia de intergradación entre *P. b. bilineatus* y *P. b. indubitus*. Ninguno de los ejemplares de *P. b. bilineatus* tuvo línea clara lateral a nivel del cuello y, en cambio, todos los ejemplares de *P. b. indubitus* tuvieron una línea (modificada). Como se señaló más arriba, los ejemplares de *P. sp1* no pueden considerarse como intergradados de estas subespecies. También consideramos que dada la superposición existente entre los intervalos

de variación de los caracteres empleados para separar a las subespecies (Dixon, 1969), Robinson (1979) podría haber malinterpretado algo de la variación individual y geográfica como evidencia de intergradación entre las mismas.

Los árboles MP y bayesiano (Figuras 10 y 11) no sugieren la existencia de flujo génico entre cualesquier pareja formada con los taxones *P. b. indubitus*, *P. b. bilineatus*, *P. sp 1* y *P. dugesii*. Si bien la filogenia de estos clados no estuvo totalmente resuelta, cada uno de los mismos estuvo fuertemente respaldado por valores de bootstrap y probabilidades posteriores (Figuras 10 y 11). Sin embargo, dadas las relaciones mostradas en los árboles obtenidos, es posible que con más datos los haplotipos de *P. b. indubitus* de oeste, *P. sp1* y *P. b. bilineatus* formen un solo grupo exclusivo. Bajo este escenario, *P. sp1* estaría más relacionado a *P. b. bilineatus* que a *P. b. indubitus*. Como se argumentó arriba *P. sp1* no puede asignarse ni a *P. b. bilineatus* ni a *P. b. indubitus*. La presencia de una línea clara sólida y continua en *P. sp1* (ausente en las dos subespecies) sugiere que es una linaje independiente. Si esto fuera así, las tres formas representarían especies diferentes. La diferencia principal entre las mismas sería precisamente la naturaleza de la línea. Sin embargo, es necesario obtener muestras más grandes de los tres taxones involucrados, así como muestras de otras localidades (geográficamente intermedias) para corroborar el estado taxonómico de los mismos.

*Plestiodon b. indubitus* y *P. b. brevirostris*. Dixon (1969, p. 5) publicó que *P. b. brevirostris* y *P. b. indubitus* hibridizan en la región comprendida entre Tepoztlán (realmente Tres Marias) y Cuernavaca, Morelos. Específicamente afirmó que tres individuos de *P. brevirostris* de esta región “have enclosed interparietals and a faint lateral light line on the neck or a nonenclosed interparietal without a lateral light line on the neck.” La conclusión de que los tres individuos eran híbridos se basó en la noción de que *P. b.*

*brevirostris* puede distinguirse de *P. b. indubitus* por tener una línea clara lateral sobre el cuello y porque la escama interparietal no queda encerrada por la parietales [en *P. b. indubitus* la línea se encuentra modificada y la interparietal queda encerrada por las parietales]. Se examinaron 135 ejemplares (Cuadro 6) de *P. brevirostris* procedentes del área de distribución de *P. b. brevirostris*, *P. b. indubitus*, y del área de intergradación reconocida para estas subespecies. De 32 ejemplares procedentes del área de intergradación, dos no tuvieron una línea clara lateral sólida y continua y en seis las escamas parietales no estuvieron en contacto. Esto es, ocho ejemplares tuvieron características intermedias entre *P. b. indubitus* y *P. b. brevirostris*.

Los datos señalados arriba apoyan la idea de que el área señalada por Dixon (1969) es un área de contacto entre las subespecies. Dixon (1969) publicó la presencia de *P. b. brevirostris* en Tepoztlán (1 ejemplar), las Lagunas de Zempoala (2 ejemplares) y Huajintlan (1 ejemplar), Morelos. Por su parte, Taylor (1943) reporta la presencia de *P. b. indubitus* (como *P. indubitus*) cerca de Tepoztlán (dos ejemplares), las Lagunas de Zempoala (1) y Huajintlán (1), Morelos. Estos datos sugieren que las especies son simpátricas en los alrededores del área de intergradación señalada por Dixon (1969), lo que hace factible la posibilidad de intergradación entre estas dos “subespecies” en esta región. Desafortunadamente, en este trabajo no se pudo confirmar la simpatria de las subespecies. Se buscaron ejemplares tanto en Huajintlán como en sus alrededores y no se pudieron recolectar ni ejemplares de *P. b. brevirostris* ni de *P. b. indubitus*. Tampoco se encontró ningún ejemplar de estas subespecies en las Lagunas de Zempoala. Es posible que desde el tiempo de la publicación de Taylor (1943) y Dixon (1969) hasta la fecha haya disminuido la abundancia de estas subespecies en las áreas involucradas (o que en estas áreas habiten en sitios específicos los cuales aún no se han encontrado).

Por otro lado, la literatura disponible no apoya la sugerencia de Dixon (1969) respecto a la naturaleza híbrida de los tres ejemplares señalados. Taylor (1935) describió a *P. b. indubitus* (como *P. indubitus*) con base en 10 ejemplares recolectados entre Tres Mariás y Cuernavaca, en el Km 63 (eso es dentro del área de intergradación). Taylor (1935) no reportó variación en la naturaleza de la línea clara lateral a la altura del cuello. De hecho, uno de los caracteres de diagnóstico de la especie fue “no lateral line beyond ear” (Taylor, 1935, p. 467) y en la sección de “variation” Taylor (1935) señaló que: “The character of the light lines does not vary, and is identical in the very young (31 mm) and adults”. En esta misma sección reportó que solamente un espécimen (de 33 que examinó -10 del área de conflicto y 23 de otras áreas) tuvo las parietales separadas, y que en este caso la separación fue muy estrecha. Esto es, a diferencia de lo que se esperaría bajo la suposición de existencia de intergradación entre *P. b. indubitus* y *P. b. bilineatus*, ninguno de los ejemplares examinados por Taylor (1935) mostró caracteres intermedios entre estas formas.

Dixon (1969) notificó que el 8% y el 6% de los especímenes de *P. b. indubitus* de Morelos y Jalisco, respectivamente, no tuvieron interparietales encerradas (la condición usual en *P. b. brevisrostris*) mientras que hasta el 37% de los especímenes de *P. b. brevisrostris* de México y Morelos tuvieron parietales encerradas (la condición usual de *P. b. indubitus*). Estos datos sugieren que los caracteres de diagnóstico de las subespecies realmente muestran variación individual. Nuestros datos también sugieren variación en los caracteres utilizados para detectar la presencia de individuos intermedios.

En el caso de los ejemplares examinados aquí (Cuadro 6) solo uno de los ejemplares de *P. b. indubitus* recolectados fuera del área de intergradación no tuvo la parietal encerrada por las interparietales, pero el 14% y 4% de los especímenes de *P. b. brevisrostris* de Puebla y Tlaxcala (n = 21) y Guerrero (n = 38), respectivamente, tuvieron interparietales

encerradas (Cuadro 6). Además, siete de los especímenes de *P. b. brevirostris* (n = 73) no tuvieron línea clara lateral a nivel del cuello. De este modo, es posible que las combinaciones de caracteres consideradas como híbridas por Dixon (1969) realmente sean combinaciones azarosas producidas por la variación individual de los caracteres. Además, la identificación morfológica de los híbridos muchas veces es difícil debido a que la retención de mutaciones o polimorfismos ancestrales en genes relacionados con el patrón de coloración puede producir individuos con apariencia de híbridos (Mallet, 2005). En resumen, la evidencia de introgresión reportada por Dixon (1969) es muy débil y dada la naturaleza de la información y datos disponibles hasta el momento no podemos concluir la existencia de hibridación entre estas “subespecies”.

Los árboles bayesiano y de máxima parsimonia (ponderación sucesiva) no sugieren la existencia de flujo génico entre *P. b. brevirostris* y *P. b. indubitus*. Los 13 haplotipos de México, Guerrero y Morelos asignados a *P. b. indubitus* integraron un grupo exclusivo, el cual estuvo fuertemente respaldado (6 haplotipos de Morelos proceden del área de intergradación). Asimismo, los 17 haplotipos asignados a *P. b. brevirostris* formaron un grupo exclusivo también fuertemente respaldado. Si bien no se pudieron conseguir ejemplares de la vecindad del área de conflicto (excepto por los de Tepoztlán) el hecho de que en los árboles obtenidos el clado que representa a *P. b. brevirostris* (el cual incluyó haplotipos de Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Guerrero) estuvo más estrechamente relacionado al clado correspondiente a *P. sp4* que al clado que representa a *P. b. indubitus* sugiere fuertemente que las subespecies señaladas representan linajes (especies) distintos.

Es necesario obtener más ejemplares de la vecindad del área establecida como área de intergradación con el fin de confirmar la existencia o no de flujo génico entre las poblaciones discutidas. Sin embargo, la confirmación de la existencia de flujo génico no

invalidaría la conclusión de que las dos “subespecies” representan dos especies distintas. Esto por dos razones. El área de contacto es un área muy pequeña en comparación con el área de distribución de las subespecies. Por lo tanto, ambas especies podrían mantener su integridad genética y morfológica a pesar de la existencia de flujo génico restringido. Por otro lado, dado el parentesco del clado *P. b. brevirostris* con *P. sp4* la existencia de flujo génico representaría, en todo caso, una condición plesiomórfica para ambos linajes.

*Plestiodon b. dicei* y *P. b. pineus*. De acuerdo con el árbol bayesiano (y al árbol MP basado en ponderación sucesiva) el clado que reúne a los haplotipos de estas especies claramente representa un linaje distinto. Este hecho se ve apoyado por la morfología y distribución de estas poblaciones. En conjunto, el clado dicei (*P. b. dicei* + *P. b. pineus*) se distribuye en el norte de la Sierra Madre Oriental (en Monterrey y Nuevo León) y se encuentra aislado de las poblaciones de otras subespecies de *P. brevirostris* por una distancia considerable (alrededor de 420 Km con respecto a la distribución de *P. b. brevirostris*, su vecino “específico” más cercano). Asimismo, los ejemplares de las subespecies de *P. b. dicei* y *P. b. pineus* difieren morfológicamente de los ejemplares de otras “subespecies” de *P. brevirostris*. De 62 ejemplares examinados (de *P. b. dicei*, *P. b. pineus* y *P. b. dicei* x *P. b. pineus*) únicamente 3 tuvieron escamas parietales en contacto, mientras que en *P. b. bilineatus* y *P. b. indubitus* lo usual es que haya contacto entre estas escamas (en 40 de 42 y 81 de 92 ejemplares de *P. b. bilineatus* y *P. b. indubitus*, respectivamente). También, *P. b. dicei* y *P. b. pineus* difieren de *P. b. brevirostris* y *P. b. indubitus* en el patrón de coloración. Ninguno de los 62 ejemplares de *P. d. dicei* y *P. b. pineus* (y *P. b. dicei* x *P. b. pineus*) tuvieron línea clara lateral a nivel del cuello mientras que todos los ejemplares de *P. b. brevirostris* (73 ejemplares) y *P. b. indubitus* (92 ejemplares) examinados tuvieron una



línea clara lateral a nivel del cuello (ya sea en forma sólida y continua o representada por series de escamas oscuras de centro claro).

Dadas las particularidades morfológicas y geográficas señaladas arriba no es sorprendente que el clado *dicei* represente un linaje distinto a la de las otras especies tradicionalmente consideradas como *P. brevirostris*. Sin embargo, el clado *dicei* no solamente no está cercanamente relacionado con alguno o algunos de los clados que reúnen a haplotipos de otras subespecies de *P. brevirostris* sino que representa el linaje más primitivo del clado CB. Este sí es un resultado inesperado si se considera la similitud morfológica entre estas subespecies y las demás poblaciones previamente consideradas como *P. brevirostris*. Es factible considerar que la similitud morfológica entre las poblaciones del clado *dicei* y las demás subespecies tradicionalmente asignadas a *P. brevirostris* se debe principalmente a la similitud de los ambientes en los que habitan.

*Plestiodon b. dicei* y *P. b. pineus* hibridizan en un área grande en el suroeste y oeste-centro de Tamaulipas (Axtell, 1960; Dixon, 1969). El hecho de que los haplotipos de ambas subespecies hayan integrado un clado fuertemente respaldado apoya su conespecificidad, si bien la segregación de los haplotipos de cada especie en clados distintos también plantea la posibilidad de que sean especies distintas (ver abajo). Sin embargo, los subclados que integran el clado *dicei* presentan una alta congruencia taxonómica y geográfica y esto sugiere la posibilidad de que este clado represente a más de una especie. Hay cuatro subclados fuertemente respaldados tanto por valores bootstrap como por probabilidades posteriores (Figuras 10 y 11). Un clado quedó conformado con las dos muestras (haplotipos) procedentes de Marmolejo, Tamaulipas (cerca de la localidad tipo de *P. b. dicei*). Otro estuvo integrado por los tres haplotipos de *P. b. pineus* (dos procedentes del este-centro de Coahuila y uno procedente de Pablillo, Nuevo León). Un tercer clado

quedo integrado por los dos haplotipos procedentes de la región de Gómez Farías, dentro del área considerada como área de intergradación. Por esta razón, estos ejemplares se consideraron preliminarmente como híbridos de las dos subespecies. El cuarto clado estuvo integrado por los haplotipos procedentes del Oeste-centro de Nuevo León (al sur de Monterrey). Si bien las localidades de procedencia de estos haplotipos se encuentran muy cerca de las localidades de procedencia de dos de las muestras de *P. b. pineus* hay diferencias altitudinales importantes entre las localidades involucradas (2469 y 2819 m para las muestras de *P. b. pineus* y alrededor de 1600 m para las formas del este-centro de México. Dado que Dixon (1969) consideró como área de intergradación a un área de baja altitud localizada al sur de Monterrey también se consideraron preliminarmente a las muestras de las partes bajas del centro-este de Monterrey como híbridos de las dos subespecies.

Es de notarse que el clado de *pineus* no estuvo más cercanamente relacionado con el clado que reúne a los haplotipos procedentes del oeste-centro de Nuevo León (considerados preliminarmente como *P. b. dicei* x *P. b. pineus*). En cambio, resultó hermano al clado que reúne a las muestras procedentes de Gómez Farías, al sur de Tamaulipas. La localidad de las muestras de *P. b. pineus* se encuentran a unos 40 km de distancia con respecto a la localidad de las muestras de *P. b. pineus* x *P. b. dicei* del oeste-centro de Nuevo León mientras que la distancia entre las localidades de *P. b. pineus* y *P. b. dicei* x *P. b. pineus* del sur de Tamaulipas es de alrededor de 270 Km. Además, el clado (*pineus*, *dicei* x *pineus* del sur de Tamaulipas) resultó hermano del clado *dicei* (de Marmolejo Tamaulipas). Esto es, dentro del clado *dicei*, el clado que reúne a los cuatro haplotipos preliminarmente considerados como *P. b. dicei* x *P. b. pineus* (de oeste-centro de Nuevo León) resultó el más primitivo de los cuatro clados bajo discusión. Se examinaron 9 ejemplares del oeste-

centro de Nuevo León y en los nueve la línea clara dorsolateral es relativamente angosta (menos de una escama a medio cuerpo). En comparación, en 20 de 21 ejemplares de *P. b. pineus* el ancho de esta línea es de más de una escama. También, mientras que en los ejemplares del oeste-centro de Nuevo León el margen dorsal de la banda oscura alcanza la cuarta hilera de escamas, en 19 de los 21 ejemplares de *P. b. pineus* el margen de esta banda alcanza la tercera hilera de escamas. De este modo, tanto la filogenia como la morfología apoyan la noción de que los ejemplares del oeste-centro de México pertenecen a un linaje distinto de los ejemplares de *P. b. pineus*.

Sin embargo, los ejemplares del oeste-centro de Nuevo León son similares a los ejemplares de *P. b. dicei* procedentes de Marmolejo. Asimismo, los ejemplares de *P. b. pineus* son similares a los ejemplares de la región de Gómez Farías. Esto es, los datos morfológicos no permiten concluir si los ejemplares del oeste-centro de Nuevo León representa un linaje distinto de *P. b. dicei* de Marmolejo, o si los ejemplares de *P. b. pineus* son distintos de los ejemplares de la región de Gómez Farías, al sur de Tamaulipas. Por otro lado, únicamente se consideraron dos haplotipos de Marmolejo y dos de la región de Gómez Farías. Esto dificulta aplicar rigurosamente el método de Wiens y Penkrot (2002) para delimitar adecuadamente especies dentro del clado *dicei* (ver Wiens y Penkrot, 2002). No obstante, es posible que con más ejemplares (y con más secuencias incluidas en la filogenia) pueda demostrarse la existencia de más de una especie dentro de este clado.

El clado *P. b. brevirostris* estuvo compuesto por varios subclados fuertemente respaldados tanto por valores de bootstrap como de probabilidades posteriores. Estos subclados mostraron concordancia geográfica. Un subclado principal reúne a los haplotipos de Guerrero, otro reúne a los haplotipos de Puebla y Tlaxcala y aún otro subclado reúne a casi todos los haplotipos procedentes de Oaxaca. Dos haplotipos de Oaxaca (procedentes de

Ixtlán) formaron un grupo exclusivo fuertemente respaldado. Este grupo exclusivo fue hermano del grupo formado por los restantes haplotipos de *P. b. brevirostris*. Dado que todos estos subclados estuvieron fuertemente respaldados es posible que esta “subespecie” realmente represente a más de una especie. Como en el caso del clado *dicei* los datos en mano no nos permiten concluir si el clado *P. b. brevirostris* representa más de una especie o no.

## Literatura citada

---

- ALVAREZ, T., AND O. J. POLACO. 1983. Herpetofauna de la Michilia, Durango, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 28:73–97.
- AUTH, L. D., H. M. SMITH, AND D. CHISZAR. 1997. *Eumeces brevirostris indubitus*. *Herpetological Review* 28:157.
- AXTELL, W. R. 1960. A new subspecies of *Eumeces dicei* from the Sierra Madre of Northeastern México. *Copeia* 1960:19–26.
- BRANDLEY, M. C., A. SCHMITZ, AND T. W. REEDER. 2005. Partitioned bayesian analyses, partition choice, and the phylogenetic relationships of scincid lizards. *Systematic Biology* 54:373–390.
- BRANDLEY, M. C., Y. WANG, X. GUO, A. NIETO-MONTES DE OCA, M. FERIA-ORTIZ, T. HIKIDA, AND H. OTA. 2011. Accommodating high rates of evolution in molecular divergence dating methods: an example using inter-continental dispersal of *Plestiodon (Eumeces)* lizards. *Systematic Biology* 60:3–15.
- BUCKLEY, T. R. 2002. Model misspecification and probabilistic tests of topology: evidence from empirical data sets. *Systematic Biology* 51:509–523.
- CASAS-ANDREU, G., F. R. MÉNDEZ DE LA CRUZ, AND J. L. CAMARILLO. 1996. Anfibios y reptiles de Oaxaca. Lista, distribución y conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 69:4–9.
- DE QUEIROZ, K. 1998. The general lineage concept of species, criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. Pp. 57–75. *In* D. J. Howard and S. H. Berlocher (Eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press, Oxford, England.

- DE QUEIROZ, K. 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56:196–215.
- DE QUEIROZ, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56:879–886.
- DIXON, J. R. 1969. Taxonomic review of the Mexican skinks of the *Eumeces brevirostris* group. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 168:1–30.
- DUELLMAN, W. E. 1965. A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacán, México. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History* 15:627–709.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783–791.
- FERNÁNDEZ, A. J., O. H. SÁNCHEZ, AND O. FLORES-VILLELA. 2006. Anfibios y reptiles del estado de Tlaxcala. Pp. 224–240. *In* A. Ramírez-Bautista, L. Canseco-Márquez y F. Mendoza-Quijano (Eds), *Inventarios Herpetofaunísticos de México: Avances en el Conocimiento de la Biodiversidad*. Publicaciones de la Sociedad Herpetológica Mexicana No. 3, México.
- FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA, I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. Pp. 3–108. *In* T. P. RAMAMMOORTHY, R. BYE, R. A. LOT, AND J. FA (Eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York, New York, U.S.A.
- HASEGAWA, M., H. KISHINO Y T. A. YANO. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution* 22:160–174.

- HEY, J. 2001. The mind of the species problem. *Trends in Ecology and Evolution* 16:326–329.
- HILLIS, D. M., AND J. P. HUELSENBECK. 1992. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analysis. *Journal of Heredity* 83:189–195.
- HILLIS, D. M., B. K. MABLE, A. LARSON, S. K. DAVIS, AND E. A. ZIMMER. 1996. Nucleic acids IV: sequencing and cloning. Pp. 321–381. *In* D. M. Hillis, C. Moritz, and B. K. Mable (Eds), *Molecular Systematics*. 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- HILLIS, D. M., D. D. POLLOCK, J. A. MCGUIRE, AND D. J. ZWICKL. 2003. Is sparse taxon sampling a problem for phylogenetic inference? *Systematic Biology* 52:124–6.
- HUELSENBECK, J. P., AND F. RONQUIST. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17:754–755.
- KUMASAWA, Y., AND M. NISHIDA. 1993. Sequence evolution of mitochondrial tRNA genes and 859 deep-branch animal phylogenetics. *Journal of Molecular Evolution* 37:380–398.
- HUELSENBECK, J. P., AND B. RANNALA. 2004. Frequentist properties of Bayesian posterior probabilities of phylogenetic trees under simple and complex substitution models. *Systematic Biology* 53:904–913.
- KUSUKAWA, N., R. UEMORI, K. ASACA, AND I. KATO. 1990. Rapid and reliable protocol for direct sequencing of material amplified by the polymerase chain reaction. *BioTechniques* 9:66–72.
- LEACHÉ, A. D., AND T. W. REEDER. 2002. Molecular systematics of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparisons of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. *Systematic Biology* 51:41–68.

- LEGLER, J. M., AND R.G. WEBB. 1960. Noteworthy records of skinks (genus *Eumeces*) from northwestern México. *Southwestern Naturalist* 5:16–20.
- LEVITON, A. E., R. H. GIBBS, JR, E. HEAL, AND C. E. DAWSON. 1985. Standards in herpetology and ichthyology: part I. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology. *Copeia* 1985:802–832.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MACEY, J. R., J. A. SCHULTE II, A. LARSON, B. S. TUNIYEV, N. ORLOV, AND T. J. PAPENFUSS. 1999. Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in anguid lizards and related taxonomic families. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:250–272.
- MEDICA, P. A., R. G. ARNDT, AND J. R. DIXON.. 1975. Additional records of reptiles from Jalisco, México. *Great Basin Natural* 35:317–318.
- MADDISON, D. R., AND W. P. MADDISON. 2002. *MacClade 4. Analysis of Phylogeny and Character Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- NIXON, K. C., AND Q. D. WHEELER. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6:211–223.
- NYLANDER, J. A. A., 2004. *MrModeltest v2*. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- POLLOCK, D. D., D. J. ZWICKL, J. A. MCGUIRE, AND D. M. HILLIS. 2002. Increased taxon sampling is advantageous for phylogenetic inference. *Systematic Biology*. 51:664–671.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., E. GODÍNEZ-CANO, AND J. L. CAMARILLO. 1991. Some amphibians and reptiles from Cahuacán, Transfiruración and Villa del Carbón, state



- of México. With general comments on their ecology. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 17:171–188.
- REEDER, T. W. 2003. A phylogeny of the Australian Sphenomorphus group (Scincidae: Squamata) and the phylogenetic placement of the crocodile skinks (*Tribolonotus*): Bayesian approaches to assessing congruence and obtaining confidence in maximum likelihood inferred relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27:384–397.
- Richmond, J. Q. 2006. Evolutionary basis of parallelism in North American scincid lizards. *Evolution and development* 8:477–490.
- RICHMOND, Q. J., AND T. W. REEDER. 2002. Evidence for parallel ecological speciation in scincid lizards of the *Eumeces skiltonianus* species group (Squamata: Scincidae). *Evolution* 56:1498–1513.
- ROBINSON, D. M. 1979. Systematics of skinks of the *Eumeces brevirostris* species group in Western Mexico. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 319:1–13.
- Rodríguez, F., J. L. Oliver, A. Marin, and J. R. Medina. 1990. The general stochastic model of nucleotide substitution. *Journal of Theoretical Biology* 142:485–501.
- RONQUIST, F., AND J. P. HUELSENBECK. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572–1574.
- SALDAÑA DE LA RIVA, AND E. PÉREZ-RAMOS. 1987. Herpetofauna del estado de Guerrero, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- SÁNCHEZ, H. O. 1980. Diagnósis preliminar de la herpetofauna de Tlaxcala, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

- SITES, J. W., JR., AND J. C. MARSHALL. 2003. Delimiting species: a renaissance issue in systematic biology. *Trends in Ecology and Evolution* 18:462–470.
- SITES, J. W., JR., AND J. C. MARSHALL. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics* 35:199–227.
- SMITH, E. N., AND R. L. GUTBERLET JR. 2001. Generalized frequency coding: a method of preparing polymorphic multistate characters for phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 50:156–169.
- SMITH, H. M., D. CHISZAR, AND F. VAN-BREUKELEN. 1997. *Eumeces ochoterenae*. *Herpetological Review* 28:157.
- SCHMITZ, A., P. MAUSFELD, AND D. EMBERT. 2004. Molecular Studies on the genus *Eumeces* Wiegmann, 1834: Phylogenetic relationships and taxonomic implications. *Hamadryad* 28:73– 89.
- A. SCHMITZ, A., M.C. BRANDLEY, P. MAUSFELD, M. VENCES, F. GLAW, R.A. NUSSBAUM, AND T.W. REEDER. 2005. Opening the black box: phylogenetics and morphological evolution of the Malagasy fossorial lizards of the subfamily “Scincinae”. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:118–133
- SWOFFORD, D. L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- TANNER, W. W. 1958. Two new skinks from Durango, México. *Great Basin Naturalist* 18:57–62.
- TAYLOR, E. H. 1935. A taxonomic study of the cosmopolitan scincoid lizards of the genus *Eumeces* with an account of the distribution and relationships of its species. *University of Kansas Science Bulletin* 23:1–643.

- TAYLOR, E. H. 1943. Mexican lizards of the genus *Eumeces* with comments on the recent literature on the genus. University of Kansas Science Bulletin 29:269–300.
- TEMPLETON, A. R., K. A. CRANDALL, AND C. F. SING. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. Genetics 132:619–633.
- THOMPSON, J. D., J. T. GIBSON, F. PLEWNIAK, F. JEANMOUGIN, AND D. G. HIGGINS. 1997. The CLUSTAL\_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. Nucleic Acids Research 25:4876–4882.
- VEGA-LÓPEZ, A. A., AND T. S. ALVAREZ. 1992. La herpetofauna de los volcanes Popocatepetl e Iztaccihuatl. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 51:1–128.
- WEBB, R. G. 1959. *Eumeces colimensis* (Sauria, Scincidae), in Sinaloa, Mexico. Southwestern Naturalist 4:42.
- WEBB, R. G. 1984. Herpetogeography in the Mazatlán–Durango region of the Sierra Madre Occidental, México. Pp 217–241. In R. A. Seigel, L. E. Hunt, J. L. Knight, L. Malaret and L. Zuschlag (Eds), Vertebrate ecology and systematic –A tribute to Henry S. Fitch. University of Kansas Museum of Natural History Special Publication 10. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, Lawrence Kansas, U. S. A.
- WILSON, L. D., AND J. R. MCCRANIE. 1979. Notes on the herpetofauna of two mountain ranges in Mexico (Sierra Fría, Aguascalientes, and Sierra Morones, Zacatecas). Journal of herpetology 13:271–278.
- WIENS, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. Systematic Biology 44:482–500.

WIENS, J. J. 1998. Does Adding Characters with Missing Data Increase or Decrease Phylogenetic Accuracy? *Systematic Biology*. 47:625–640.

WIENS, J. J., AND T. A. PENKROT. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51:69–91.

# Apéndice 1

---

## CARACTERES MORFOLÓGICOS

En seguida se especifican cada uno de los caracteres elegidos. La nomenclatura de los caracteres de escamación y patrón de coloración es de acuerdo a Taylor (1935) y Dixon (1969), respectivamente.

### A. Cualitativos y binarios

La Figura 1 muestra los caracteres cualitativos binarios.

1. Presencia o ausencia de contacto entre la escama frontal y la frontonasal.
2. Presencia o ausencia de contacto entre las escamas parietales. El contacto ocurre en el extremo posterior de la escama interparietal de modo que esta escama queda “encerrada” entre las parietales.
3. Presencia o ausencia de contacto entre la escama presubocular superior y la tercera escama supralabial.
4. Presencia o ausencia de escama temporal primaria.
5. Presencia o ausencia de contacto entre la séptima escama supralabial y la escama temporal secundaria superior.
6. Presencia o ausencia de contacto entre la escama posubocular superior y la escama temporal secundaria superior.
7. Forma de la escama que contacta en su parte media a la tercera escama posgenial. Las condiciones registradas fueron: (a) más ancha que larga y (b) más larga que ancha.

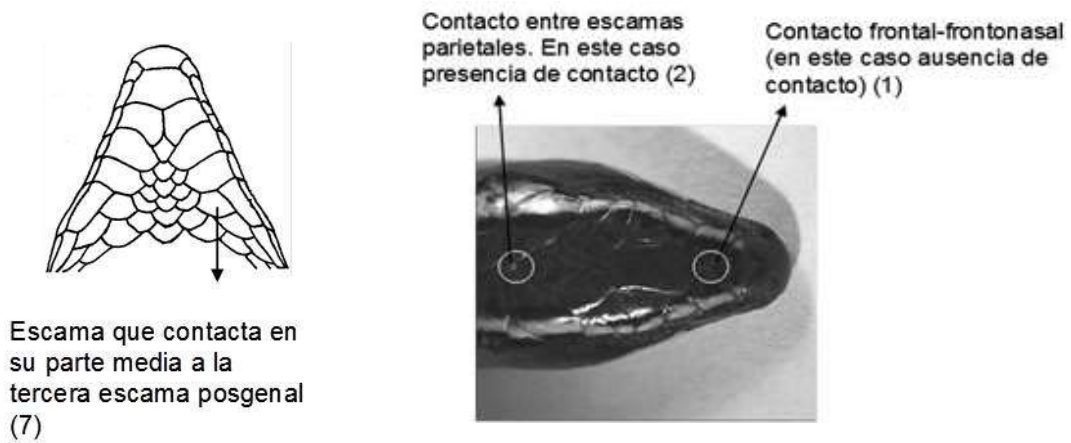
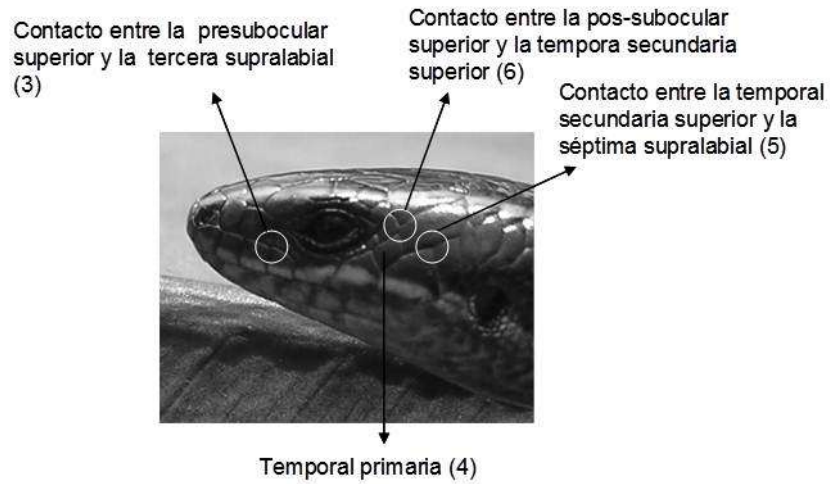


Figura 1. Caracteres cualitativos binarios. Entre paréntesis se indica el número de carácter.

## **B. Caracteres merísticos.**

La Figura 2 muestra algunos de los caracteres merísticos.

8. Número de escamas supraoculares. Con dos estados de carácter: (a) tres a cada lado de la cabeza y (b) cuatro a cada lado de la cabeza.

9. Número de escamas superciliares. Se registró el número de superciliares a cada lado de la cabeza. Para propósitos del análisis se consideraron por separados los dos registros de cada individuo. Intervalo de variación: 4 a 9.

10. Número de escamas pos-suboculares. Para propósitos del análisis se consideraron por separados los dos registros de cada individuo. Intervalo de variación: 2 a 6.

11. Número de escamas pos-suboculares que contactan a la sexta escama supralabial. Para propósitos del análisis se consideraron por separados los dos registros de cada individuo. Intervalo de variación: 1 a 4.

12. Número de escamas que contactan a la escama poslabial superior (carácter no mostrado en la Figura 2). Sólo se consideraron las escamas que fueron de igual o mayor tamaño que la escama postlabial en cuestión. Intervalo de variación: 1-4.

13. Número de escamas postlabiales. Intervalo de variación: 0 a 4.

14. Número de escamas que contactan a la escama temporal secundaria superior. El conteo fue de la escama nugal a la postorbital superior. Intervalo de variación: 3 a 5.

15. Número de escamas que contactan tanto a la escama poslabial superior como a la temporal secundaria superior o bien a la escama nugal. Intervalo de variación: 0 a 4.

16. Escamas a lo largo de la línea media del cuerpo. Se contó el número de escamas desde la nuca hasta el nivel de la cloaca (no mostrado en la Figura 2). Intervalo de variación: 41 a 65.

17. Hileras de escamas alrededor del cuerpo (no mostrado en la Figura 2). Intervalo de variación: 19 a 31.

18. Número de laminillas subdigitales (no mostrado en la Figura 2). Intervalo de variación: 10-20.

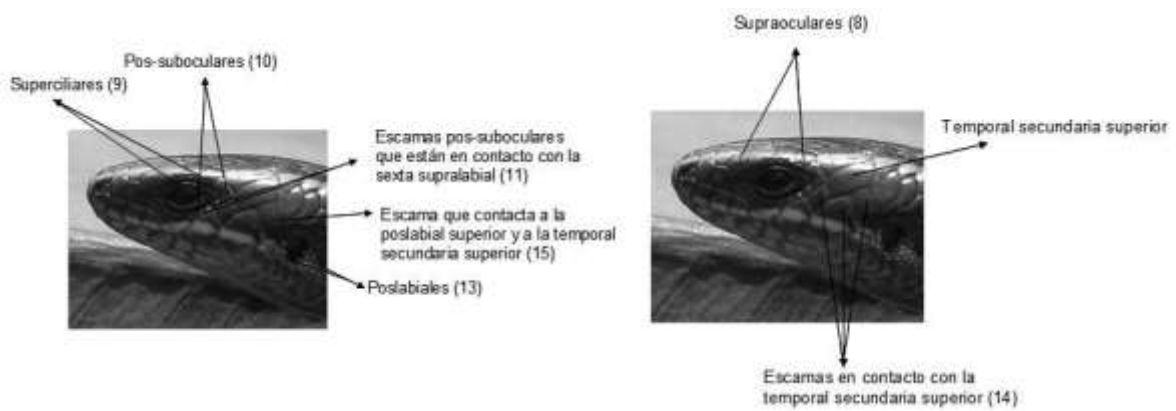


Figura 2. Caracteres merísticos. Entre paréntesis se indica el número de carácter.



### **C. Patrón de coloración.**

La Figura 3 muestra las líneas consideradas en el registro de caracteres relacionados con el patrón de coloración.

19. Forma de la línea clara dorsolateral sobre la frontal. Dos condiciones, (a) simple y (b) bifurcada.

20. Nivel posterior en el cual termina la línea clara dorsolateral. Se consideraron tres condiciones, (a) a nivel del oído, (b) a un nivel comprendido entre las extremidades anteriores y la mitad del cuerpo y (c) a nivel de las extremidades posteriores o más allá.

21. Hilera o hileras de escamas por las que pasa la línea clara dorsolateral aproximadamente a la mitad de la longitud del cuello. Se consideraron cuatro condiciones: (a) segunda hilera, (b) segunda y tercera, (c) tercera, (4), tercera y cuarta.

22. Hilera o hileras de escamas por las que pasa la línea clara dorsolateral aproximadamente a la mitad del cuerpo. Se consideraron seis condiciones: (a) ninguna, (b) segunda, (c) segunda y tercera, (d) tercera, (e) tercera y cuarta y (f) segunda, tercera y cuarta.

23. Nivel posterior en el cual termina la línea clara lateral. Se consideraron tres condiciones: (a) a nivel del oído, (b) a un nivel comprendido entre las extremidades anteriores y la mitad del cuerpo y (c) a nivel de las extremidades posteriores o más allá.

24. Hilera o hileras de escamas por las que pasa la línea clara dorsolateral a aproximadamente a la mitad de la longitud del cuello. Se consideraron ocho condiciones: (a) ninguna, (b) quinta, (c) quinta y sexta, (d) sexta, (e) sexta y séptima, (f) quinta, sexta y séptima, (g) séptima y (h) séptima y octava.

25. Hilera o hileras de escamas por las que pasa la línea clara lateral a aproximadamente a la mitad del cuerpo. Se consideraron seis condiciones: (a) ninguna, (b) quinta, (c) quinta y sexta, (d) sexta, (e) sexta y séptima y (g) séptima.

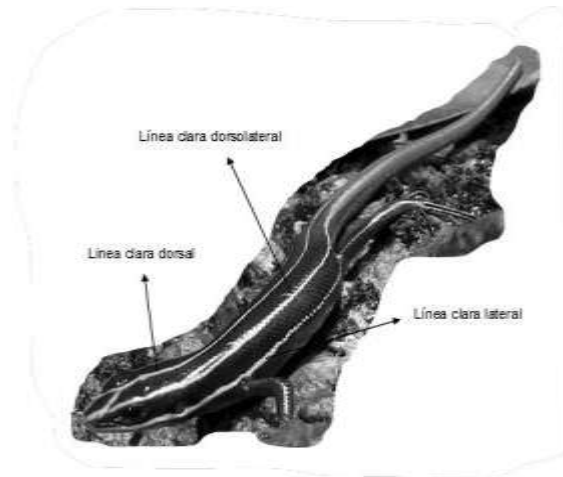


Figura 3. Líneas claras que pueden estar presentes en los ejemplares examinados.

**C. Morfométricos.** La Figura cuatro muestra algunas de las escamas que se midieron.

Las medidas correspondientes a los caracteres 28-33 se realizaron con la ayuda de una reglilla de papel hecha para tal propósito. Las unidades de esta reglilla fueron de  $\approx 0.7$  mm. Con el fin de eliminar el efecto del tamaño corporal sobre los caracteres 26, 27, 28, 29 y 31, se dividió cada registro por la longitud hocico cloaca del organismo correspondiente.

26. Longitud de la cabeza. Se midió la longitud del margen posterior del tímpano a la punta del hocico.

27. Longitud de la tibia.

28. Ancho de la escama frontonasal.

29. Tamaño de la escama interparietal. Se registró el ancho y el largo de cada escama y el producto de ambos se consideró como el tamaño de la misma.

30. Tamaño relativo de las escamas loreales. Se registró el largo de cada una de las dos escamas loreales. El valor considerado fue  $\frac{\text{largo de la loreal anterior}}{\text{largo de la loreal posterior}}$ .

31. Tamaño de la escama temporal primaria. Se registró el ancho y el largo de la escama y el producto de ambos se consideró como el tamaño de la misma.

32. Longitud relativa de la escama temporal secundaria inferior. Se registró el ancho y el largo y se consideró el cociente ancho/largo.

33. Altura relativa de la sexta y séptima escamas supralabiales. Se registraron las alturas de las estas escamas y el valor considerado fue el cociente  $\frac{\text{altura sexta supralabial}}{\text{altura séptima supralabial}}$ .

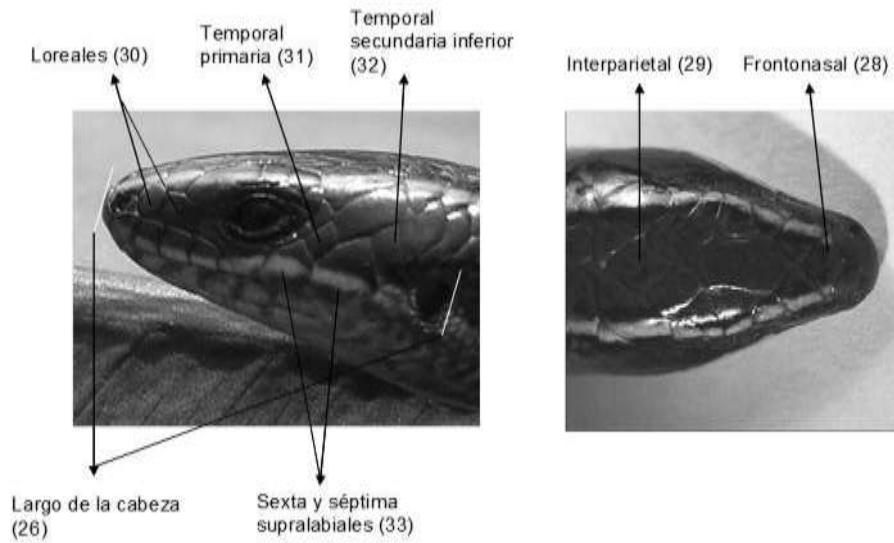


Figura 4. Caracteres morfométricos. Excepto por la longitud hocico cloaca únicamente se muestra las escamas a las cuales se les tomaron medidas (ver texto).

## Apéndice 2

---

### **HISTORIA EVOLUTIVA DEL GRUPO *brevirostris***

La Figura 14 muestra la historia evolutiva para las especies del grupo *brevirostris* (sensu este estudio). No se incluyó a la especie *P. colimensis* debido a que no se pudo esclarecer su posición dentro del árbol del grupo *brevirostris*. No pudo recolectarse ningún ejemplar de esta especie y solamente se examinó la morfología de dos de los cuatro ejemplares recolectados hasta la fecha. Esta especie se distingue de las otras especies del grupo por el mayor número laminillas subdigitales y escamas alrededor del cuerpo (ver Cuadro 4). En cambio, se muestra la ubicación de *P. sp1*. Como se explica en el texto, la morfología de 10 ejemplares de este taxón sugiere que puede tratarse de una especie distinta (si bien es necesario examinar más ejemplares para probar esta hipótesis). A la derecha de cada taxón se señala uno a lagunos de los caracteres de diagnóstico de la especie en cuestión.

Es muy probable que trabajo taxonómico futuro demuestre que la diversidad taxonómica de este grupo es mucho mayor de la que se presenta en el árbol. Por ejemplo, la especie *P. dicei* y la especie *P. brevisrostris* pueden representar a más de una especie (ver texto para discusión).

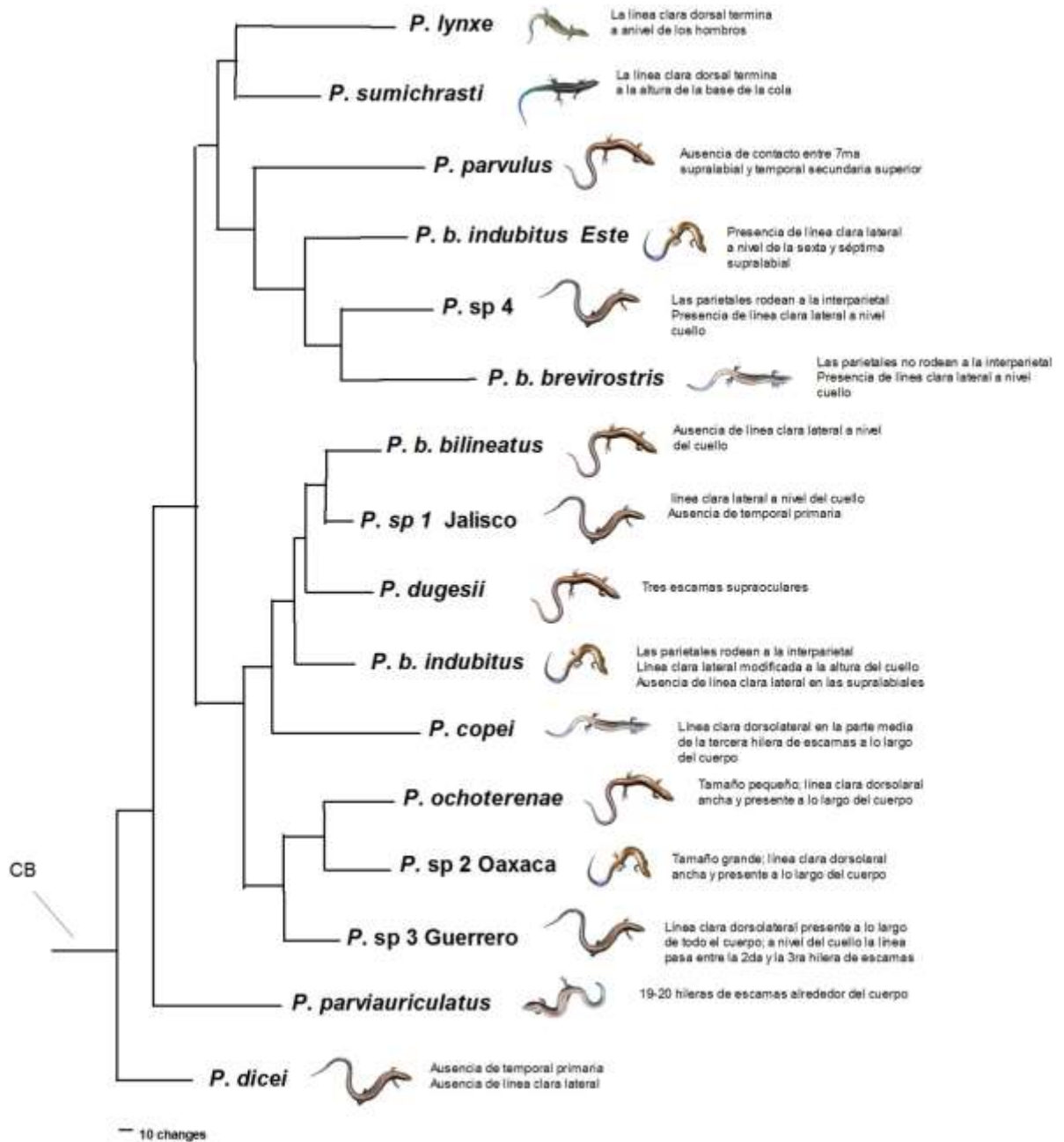


Figura 14. Historia evolutiva de las especies del grupo brevirostris. A la derecha de cada terminal se señalan características de diagnóstico de la especie en cuestión.

## Apéndice 3

---

### EJEMPLARES EXAMINADOS

Los acrónimos de las colecciones científicas se tomaron de Leviton *et al.* (1985). Los que no se encuentran en esta referencia son los siguientes: KU (University of Kansas); MZFC (Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM); CB (Colección herpetológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN); IBH (Colección herpetológica del Instituto de Biología, UNAM). Los acrónimos ANMO, JAC, UOGV, AMH, JLAL, EPR, IDLH y MFO corresponden a especímenes no catalogados que se depositaron en la colección herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias. Los especímenes con acrónimo SARCH se encuentran depositados en la colección herpetológica del Instituto de Biología.

### *Plestiodon brevirostris brevirostris*

**GUERRERO:** Omiltemi, zona Cueva del Tigre, 4 km ESE Omiltemi (MZFC 2851); El Cedral, 5 km S Omiltemi (MZFC 2852); Road to Las Trincheras, Omiltemi (MZFC 2853, 2863, 2874); 2 km SE Omiltemi (MZFC 2854); Road to Agua Fría, 1 km S Omiltemi (MZFC 2855-56); 2 km ESE Omiltemi (MZFC 2857-58, 2870); Road to La Joya, Omiltemi (MZFC 2859, 2864); 2 km E Omiltemi (MZFC 2860); Palo Hueco, Omiltemi (MZFC 2861, 2866-2867); Laguna Escondida, Omiltemi (MZFC 2862); Plan de Potrerillos, 2.4 km E Omiltemi (MZFC 2865); Road to Cedral, 1.5 km S Omiltemi (MZFC 2868); 2 km S Omiltemi (MZFC 2869); Omiltemi, 3 km E Omiltemi (MZFC 2871); Potrerillos, Omiltemi (MZFC 2872); Barranca de Potrerillos, Omiltemi (MZFC 2873); Omiltemi, 7000 ft (UTA 4083, 4100, 4107, 4079-80); Omiltemi, 2240 m (IPN 6064); Omiltemi (SARCH 955); Chilpancingo de los Bravo, 2250 m (MZFC 1082-86); Zumpango del Río (MZFC 642, 691). **OAXACA:** Sierra de Juárez, carretera San Pablo Villa de Mitla Tatonatepec-Villa de Morelos, 17° 05' N, 96° 04' W, 2420 (MZFC 5309-5310); Sierra San Felipe, Municipio de Oaxaca de Juárez, 17° 04' N, 96° 43' W, 7000 y 8500-9000 ft (2129 y 2585-2738 m), respectivamente (SARCH 606, IB14054); Ixtlán de Juárez, 8300 ft (2525 m) (IBH 14053); Chalcaltongo de Hidalgo, 17° 01' N, 97° 38' W, 2900 m (MZFC 13448-13449); Santa Maria Asunción, Tlaxiaco, 17° 16' N, 97° 41' W, (MZFC 13446); A 0.8 Mi S en carretera a Morelos - Atlatahuaca, 15.9 Mi SW de Tlaxiaco, 17° 6' 20" N, 97° 42' 22" W, 2497 m

(MZFC 7470-7473); San Andrés Cabecera Nueva, 16° 53' N, 97° 39', 1250 m (MZFC 13447); Sierra de Juárez, ca. 5 Km E of Comaltepec Santiago, 17° 34' N, 96° 31' W, 2730 m (MZFC 11102); On road from Teotitlán del Valle, just downslope from Benito Juárez (MZFC 11161-1162); Agua Tecojotes, entre Chalcatongo y San Andrés Cabecera Nueva, 16° 55' N, 97° 39', (MZFC 14052); Ixtlán de Juárez, 3.5 mi al N de la Cumbre del Estudiante (MZFC 14053); 14 mi al NE de Gustavo Díaz Ordaz, 16° 24' N, 95° 34' W, 2900 m (JAC 91135); Carretera Teotitlán del Valle-Benito Juárez, 17° 05' N, 96° 37' W, 2750 (JAC 21499); Cerro San Felipe (cerca de la ciudad de Oaxaca), 2450 m (JAC 21494); Sierra de Juárez, 9 km adelante de Ixtlán de Juárez, rumbo a Tuxtepec, 2100 m (JAC 21215); Municipio Santa Lucía Monteverde; Unión Altamira Monteverde, Distrito de Puttla, 16° 59.686' N, 97° 42.065' (ANMO 822). **PUEBLA**: Región Norte de Citlaltepec, 5 km al SE de Francisco I. Madero, aproximadamente Cañada de los Berros (IBH 4422-1 to 4422-21). **TLAXCALA**: Aproximadamente 3 km WNW of Tlaxcala, near Panotla (IBH 3008); 3 km SSW Huamantla (IBH 3009); 3 km W Carmen Tequexquitla (IBH 3010-1, 3010-2); San Lucas Tecopilco, Barranca de las Mesas (IBH 3011, 3037); 1 km S, 10 km W San Juan Ixtenco, 3350 m (IPN 13869-13870).

***Plestiodon brevirostris bilineatus***

**CHIHUAHUA**: Guachochi, km 28 highway Creel-La Bufa, 2186 m (MZFC 10147, 10149). **DURANGO**: La Michilia, Municipio SÚchil (IBH 1796, 2251-1 to 2251-4, 6868-1 to 6868-3); Hacienda los Coyotes (IBH 3837); Cerro Alto NW Coyotes (IBH 14056); La Michilia, Vicente Guerrero (IBH 1796); La Peña, 2520-2640 m (IPN 9294, 9538-9545, 9752-9757, 9993, 10171, 14108). Cerro Blanco, Vicente Guerrero, La Michilia (CB 1796); Racho Piedra Herrada, Municipio Suchil (CB 2251-1 a 2251-4); Poza Hacienda Coyotes, Km 93 Carretera Durango-Mazatlán (CB 1320 y 3837); Reserva de la Biósfera La Michilia, Suchil (CB 6868-1 a 6868-3); Ejido Chavarría Viejo, Municipio de Pueblo Nuevo, 23° 42.912' N, 105° 29.209' W, 2260 m (MFO 308 y 309, IDLH 093, EPR 1402 a 1405); El Salto (UOGV 1284); Ejido La Ciudad, Municipio de Pueblo Nuevo (UOGV 1292, JCBH 195); Municipio Pueblo Nuevo, cerca del límite con Sinaloa (UOGV 1294); Tres Km al norte de El Salto (JCB 193).

***Plestiodon brevirostris dicei x P. brevirostris pineus***

**TAMAULIPAS**: Rancho Viejo, Gómez Farías, 1300 m (IPN 8372-8374); Rancho Viejo, Gómez Farías (SARCH 825-1 to 825-3); Ejido La Gloria, Reserva de la Biósfera, Rancho El Cielo, Gómez Farías, 1860 m, (MZFC 8511); Aproximately 4 km SE of the Estación Canindo, Rancho El Cielo, Gómez Farías, 1400 m (MZFC 8512); Las Palomas, near Ejido La Gloria, Reserva de la Biósfera, Rancho El Cielo, Gómez Farías, 1930 m, (MZFC 8513); Reserva de la Biósfera Rancho el Cielo, Gómez Farías (SARCH 132); Sierra de Juárez, Rancho El Cielo, Gómez Farías (LACM 74306). El Porvenir (IBH 5529); Ejido La Cima, Reserva de la Biósfera, Rancho El Cielo, Gómez Farías, GPS: 23° 03' 29.3" N 99° 11' 37.5" N, Elevation, 904 m, (MFO 316-318). **NUEVO LEÓN**: Rancho El Manzano, Carretera a Santiago, Municipio Santiago, Nuevo León, 25° 21' 8.4" N 100° 11' 36.0" W, 1600 m, (UOGV-550-555); Parque Ecológico Pinchiqué, Municipio San Pedro Garza García, 25° 36' 50.5" N 100° 21' 15", (MFO 330-331, JLAL-245).



*Plestiodon brevirostris dicei*

**TAMAULIPAS:** Marmolejo, Sierra de San Carlos, 24° 37' 19.8" N 99° 01' 55.0" W, 598 m, (UPO 005, JLAL 225), Jaumave-Cd Victoria (MZFC 5516-1, 5516-2).

*Plestiodon brevirostris indubitus*

**GUERRERO:** Ixcateopan de Cuauhtémoc, km 26.5 highway Taxco-Ixcateopan, 2200 m (MZFC 3920); Ixcateopan de Cuauhtémoc, Barranca W, 1700 m (MZFC 3921); Ixcateopan de Cuauhtémoc (MZFC 3922); 2 km E Ixcateopan de Cuauhtémoc, 1900 m, (MZFC 3923); Ixcateopan de Cuauhtémoc, 2 km SW Las Peñas (MZFC 3928); 750 NE Ixcateopan de Cuauhtémoc (MZFC 3929); 4 km W Ixcateopan de Cuauhtémoc (IBH 6583-1, 6583-2); by highway km 8 Taxco-Ixcateopan (MZFC 3924); Taxco de Alarcón, San Miguel, 2170 m (MZFC 3925); Pedro Ascencio Alquisiras, 1780 m (MZFC 3926). **MORELOS:** Km 61 of the Carretera federal Tres Mariás-Cuernavaca, 19° 0.704' N, 99° 14.116' W, 2300 m (MFO 351, 352, 354, 431, 432); Approximately 1 Km N of Huitzilac (MFO 303, IDLH 350, 421, 422); Km 56 of the Carretera federal Tres Mariás-Cuernavaca, 19° 01.754' N, 99° 13.181' W, 2570 m (MFO 343-345, 349, 423, IDLH 411, 420); 5 km S Tres Marias, 2582-2575 m (IBH 88, 89); Approximately 1 Km al norte de Biomédicas, Universidad Autónoma de Cuernavaca, (MFO 360-362, IDLH 322-324); 1 km NW Cuernavaca (IBH 2875); 1.8 km W Huitzilac, (by road) Hwy 95, between Tres Mariás and Zempoala (MZFC 11189); Coajomulco (MZFC 3334); Huitzilac (IBH 3230, 3233, 3233-2); Tepoztlán, N de la Pirámide (IBH 4907); Tepoztlán (MFO 294, 295, 303, HKG 155-158); Near Jumiltepec, Selva del Tescal (IBH 2874); Acatlipa (IBH 1774). **MEXICO:** km 27 highway Santa Martha-Chalma (IBH 3231, 3232-1, 3232-2); Rancho "La Mecedora", Road to Peña Blanca, Avándaro, Valle de Bravo (MZFC 11798); Carretera Santa Martha-Chalma (IBH 3233-1, 3233-2); El Capulín, Xalatlaco (IBH 3269); Valle de Bravo (AZR 204, 205, IDLH 330); A un lado del hotel El Santuario, 19° 12.498' N 100° 09.507' W, 2196 m (IDLH 330); Tenantongo (cerca de Valle de Bravo), 19° 09.023' N; 100° 03.450' W, 2232 m (MFO 363, 365). **JALISCO:** Ciudad Guzmán, km 86-87, Highway Ciudad Guzmán-El Grullo, Chaparral El Floripondio (IBH 5976-1 to 5976-11, 5224, 5977); 9.2 mi WNW Ciudad Guzmán (IBH 14051). **COLIMA:** Minatitlán, El Tapeixtle, 2090-2235 m (MZFC 8249-50, 8252-53, 8255-62, 8266-8268); Minatitlán, km 9.5 road to Terrero, 1575 to 1610 m (MZFC 8251, 8263-65, 8269); Minatitlán, km 9.8 road to Terrero, 1585 m (MZFC 8254).

*Plestiodon brevirostris pineus*

**NUEVO LEON:** Ojo de Agua, Pablillo (IPN 8303-04, SARCH 1157-59, LACM 92598-92602); Cerro Potosí (SARCH 890); San Antonio Peña Nevada, 2640 m (MZFC 751); San Antonio Peña Nevada, 2221 m (MZFC 5523); Las Adjuntas, Nuevo León (SARCH 247); 8000 ft, Ojo de Agua, cerro Potosí (FMNH 30712); Near Galeana Ojo de Agua, 7250 ft (FMNH 30708); East slope Cerro Potosí, 9500 ft (CM 42883-92); 21.6 mi NW of Galeana

on Cerro Potosí (CM 65301); 18 km from Ojo Agua on road to Cerro Potosi (UAZ 38268-69, 38272); Cerro Potosi, near road to radar tower, 10500-11000 ft (UAZ 23576); Just up Cayon Tia Juana from road to Caballada, 3.8 mi (rd) E Hwy 51 (UAZ 46365); 12.2 mi NE San Antonio de Peña Nevada, 2640 m (MZFC 750); 9 mi SW La Encantada, 2700m (height 2700m); (MZFC 763) Pablillo, 24° 34' 53.0" N, 99° 57' 56.2" W, Altitud 2330 m (MZFC 18769-18774). **COAHUILA**: 10.7 km San Antonio de las Alanzas, 8700 ft (UTA 5931-32); 8 mi E San Antonio de las Alazanas (LACM 109438-39); 13 mi E de San Antonio (LACM 66392); 14 mi E San Antonio (LACM 66393); San Antonio de las Alazanas, Coahuila, 25° 13' 1.2" N 100° 23' 17.9" W, 9149 ft = 2819 m (JLAL 235); Los Lirios, Coahuila, 25° 24' 6.4" N 100° 34' 15.2" W Alt. 2464, (MFO 328, 329, 330, UOGV 537, JLAL 234); Los Lirios, Coahuila, 25° 22' 32.5" N 100° 30' 38.9" W elevation, 2429, (UOGV 539-542, 008-009, MFO 330-2, MFO 330-3);

### *Plestiodon colimensis*

**COLIMA**: Estado de Colima (FMNH 1649). **SINALOA**: 1 mi al E de Santa Lucia (KU 44733).

### *Plestiodon copei*

**MEXICO**: Xalatlaco, El capulín (MZFC 183, 571, 3269-1 a 3269-5, 3269-7, 3269-8, 3269-10, 3269-11, 3269-13, 3269-19, 3269-21, 2369-22, 3269-24 a 3269-28); Xalatlaco, Serranía del Ajusco (MZFC 852); Tenango del Valle, 3 km al SO de "Los Llorones" (MZFC 315 y 316); Parque Nacional Zoquiapan (MZFC 3208-1 y 3208-2); Villa de Allende, Criadero de Fauna Cinegética San Cayetano (MZFC 513). **DISTRITO FEDERAL**: Cerca de Xalatlaco (MZFC 179,180); Ajusco, Delegación, Tlalpan (MZFC 4694-1 y 4694-2); Magdalena Contreras (MZFC 11678). **MICHOACAN**. 3.5 Km N de Nuevo San Juan Parangaricutiro, 2400 m (CB 13853).

### *Plestiodon dugesii*

**MICHOACAN**. Tuxpan: MZFC 11797. 2 km al N de Nuevo San Juan Parangaricutiro, 2100 m (CB 13848); 1 Km NW de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CB 13849 a 13852); 3.5 Km al N de Nuevo San Juan Parangaricutiro, 2400 m (CB 138539); 1.5 km al N de Nuevo San Juan Parangaricutiro, 2250 m (CB 13855 y 13855); Nuevo San Juan Parangaricutiro (CB 15665); Rancho Los Lobos, 5 Km NE de Nuevo San Juan Parangaricutiro, 19° 23' 29" N, 102° 10' 25" W, 2090 m (MFO 281 a 283); Pátzcuaro (IBH 4515); Lago Zirahuén (región NE) (IBH 4516-1 a 4516-4); San José de la Cumbre (IBH 4492); Tumbiscatio de Ruiz, 8 Km al E de Playitas (IBH 5974); 12 mi S Carapan, 7600 ft (KU 062828, 62829, 62831, 62832). **JALISCO**: 4 Km al SE de Atemajac de Brizuela, 2380 m (CB 14833-14839); 2.5 Km al S de Atemajac de Brizuela, 2350 m (CB 14840-14842).

### *Plestiodon ochoteranae*

**GUERRERO:** 4 mi S Chilpancingo, Mazatlán (FMNH 10119); Near Agua del Obispo between Rincón & Cajones (FMNH 100702); 12 mi S Chilpancingo, 2 mi N Mazatlán (FMNH, 100704); Near Chilpancingo, Km 352 (FMNH 100708); Chiefly 3-4 mi S Chilpancingo (FMNH 114485, 114486, 114490 a 114492, 114494 a 114497); Agua del Ovispo (FMNH 114487, 114489, 114498, 114499).

*Plestiodon parviauriculatus*

**CHIHUAHUA:** 3 mi al NE Temoris: KU 51463, 51464, altitud 5600 ft. La Polvosa (UMMZ 114502); **SONORA:** Yecora (UAZ 35174, 35175); 9.3 mi (by rd to Alamos) SW Milpillas (Chihuahua) (UAZ 39502); 9.7 mi (by rd to Alamos) SW Milpillas (Chihuahua) (UAZ 39503 y 39504); 0.7 mi (rd) E Yecora-Rancho La Joya rd & 3.9 mi (rd) S Yecora in Arroyo La, 1580-1600 m (UAZ 46239); Side trib. of Arroyo Pucheros, 51.5 mi (rd) NE Mocerito and 2.9 mi N Surutato, 1550 m (UAZ 46394); **SINALOA:** Sierra Surutato, 1 mi. By rd. SE Los Hornos, 1980 m (CAS 155914 y 155915); Sierra Surutato, 4 mi. By rd. SE Los Hornos, 1890 m (CAS 155916); Sierra Surutato, 2.7 mi. By rd. SE Los Hornos, 2135 m (CAS 155917).

*Plestiodon parvulus*

**SINALOA:** El Palmito (SARCH 4084); 3 mi SE Plumosas, 4000 ft (KU 91415); 3 mi SE Plumosas (LACM 126983); Municipio Rosario, Plumosas (UTA R-6168); Compostela (FMNH 94825, 94826). **NAYARIT:** 1 Km al norte de Navarrete, 40 m (CB16919); 1.2 mi. N Santa Cruz (LACM 51566 y 51567); On Road between San Blas & Santa Cruz, about 200 yds. from ocean (CAS 104981 y CAS 104982). **COLIMA:** 15 Km N W Hac Paso del Río (UMMZ 80108). **MICHOACAN:** 1 mi al N de la Placita (UMMZ 104446); 1 mi al N de Pomazo, 700 ft (UMMZ 10447-1 y 10447-2); 1 mi al W N W de San Pedro Damian, 1000 ft (UMMZ 10448-1 y 10448-3); 2.7 mi al E de El Ticuiz, 50 ft (UMMZ 115093).

*Plestiodon skiltonianus*

**BAJA CALIFORNIA:** Los Coronados Is: South Island (LACM 15078, 15081 a 15084, 15086 a 15092, 15094, 15096, 15098, 15100, 15102, 15103, 15105, 15106); 1 mi al S, 1 mi al N Barton Flets (CB 4839).

*Plestiodon lynxe lynxe*

**VERACRUZ:** Barra de Cazones (CB 11667). **HIDALGO:** Mineral "El Chico" y La Presa (MZFC 3302); Pueblo Nuevo (El Chico) (MZFC 3313-1 a 3313-3, 3318); Parque Nacional El "Chico", Cruz de los Negros (MZFC 3317-3); Aproximadamente 0.5 Km al E del Pueblo Tejocotal (MZFC 177); La Mojonera (MZFC 5398); Región E de la Presa Omiltepec (IBH 4439-1 a 4439-4, 4440-1 a 4440-4); 1 km al S, 0.5 Km al W Omitlán, 2310 m (CB 11652); Agua Blanca (CB 6149); Zalcoatipan (CB 0002). **PUEBLA:** Chignahuapan, Los Azufres, ladera sur, 2 Km W Cruz Colorada (MZFC 11573 a 11575); Chignahuapan, Desviación a Composela (MZFC 3531); En un arroyo a 10 Km S de

Chignahuapan (MZFC 4796. 9); Km al E de Chignahuapan, sobre la carretera a Tetela (MZFC 4820-1 a 4820-3); 13.8 Km al SE de Chignahuapan, camino a Tetela (MZFC 3450 a 3452); 15 mi al S de Ahuazotepec (MZFC 5169); 10 Km al S de Huachinango (MZFC 3233). **QUERETARO**: Pinal de Amoles (MZFC 336-2 a 336-6, 9159 a 9163); Rancho Nuevo en Pinal de Amoles (MZFC 6923); Puerta del Cielo, Pinal de Amoles (MZFC 6150); Cadereita de Montes (MZFC 8404, 8405); Landa de Matamoros (MZFC 9144, 9146 a 9154, 9310); Colón (MZFC 9391, 9392, 9396 a 9399); cerca de El Doctor (MZFC 9786).

*Plestiodon lynxe belli*

**NAYARIT**: Carretera Joajimic Guadalupe Ocotlán (JAC 23480 y 23481); Carretera Puente de Camotlán-Hoajimic (JAC 23455-23461, 23481). **JALISCO**: Carretera Bolaños-Tuxpa de bolaños (JAC 23420 y 23421).

*Plestiodon tetragrammus*

**TAMAULIPAS**: San Fernando, 20 y 5 m (MZFC 13692, 136949); Matamoros (MZFC 13693); 1 mi S Altamira (KU 033983). **COAHUILA**: 33 mi N, 8 mi W San Geronimo (KU 033502); ca 5.3 mi (rd) E Piedra Blanca (UAZ 16816, 16817). **SAN LUIS POTOSI**: 6 Km al N de la Ciudad de Valles (MZFC 5515). **QUERETARO**: Km 17.5 carretera Japan-Río Verde (Puente Conca) (MZFC 9927). **TEXAS**: Brewster, 3 mi SW Alpine (KU 007768); Atascosa, ca Lytle (KU 015563, 015564); Bexar, San Antonio (KU 15565); hrockmorton, 19 NW Albamy (KU 061796, 061797); Jeff Davis, 7 mi SSE Fort Davis (KU 061798, 061799); Val Verde: 71 mi NNW Del Rio, Faucett Ranch (KU 061801); Bexar, ca Helotes, Marnock Ranch (KU 069018); Cameron, Brownsville (KU 069025); Palo Pinto, Palo Pinto (KU 85539); Frío co, 11 mi West of Dilley, near highway in Bog (CM 8380); Cameron Co, Southmost (P. O.) (CM 65355); Cameron Co, 5.3 mi West of Los Fresnos (CM 65356); Duval Co, Freer (CM 115821); Crane Co, 4.3 mi S Crane (US RT 385, CM 11826); Hays Co, 4.3 mi S Crane (CM 140168); Verde, Co, Devils River near site of old Devils River Bridge (old US 90) NW Del Rio, Val (UAZ 23958); Val Verde Co, 1 mi W Pecos River, 0.25 mi N Rail Rd track, 5 mi N Hwy 90 (UAZ 38273). **SONORA**: Rio Cuchijaqui, SE of Alamos (UAZ 42853).

*Plestiodon sumichrasti*

**CAMPECHE**:

30 Km N Xpujil (CB 8947). **VERACRUZ**: 20-30 Km SE Jesus Carranza (KU 027516 a 027518); Río Quezतालcoapan, 2 mi al E del lago Catemaco (SARCH 142). **OAXACA**: Chlchijapa, Santa María Chimalapa (LCM 301, 305, EPR 242, 245, 271); San Isidro La Gringa, Santa María Chimalapa (LCM 365, 398, 407, 411, 418, 419, EPR 160, 213); Sierra de Juárez, Metates, 17.70 Km S Valle Nacional (UTA 11986 a 11988). **CHIAPAS**: Ruinas de Yaxchilán, 100 m (CB 12151); Palenque (Sun Temple Ruins) (UTA 3098). **GUATEMALA**: El Petén, Toocog, 20 Km 20 Km NNW Chinaza, 110 m (KU 055860); Izabal, 7.2 Km WSW Puerto Santo Tomas, 335 m (KU 190827); Isabal, Los Amates, Aldea Villa Hermosa, 650 m (KU 190828, 190829).

*Plestiodon schwartzei*

**YUCATAN:** Tekom (FMNH 49315); Chichón Itza (FMNH 27827); Dzibichaltun (FMNH 154584 a 154590). **CAMPECHE:** Encarnación (FMNH 115681).

***Plestiodon sp1***

**JALISCO:** Highway Bolaños-Tuxpan de Bolaños, Municipio de Bolaños (JAC 23377-23379, 23384, 23402, 23406, 23423-23426).

***Plestiodon sp2***

**GUERRERO:**Cañada el Limón, Municipio de Arcelia, 18° 11' 39.8'' N, 100° 10' 2.3'' W, 1173 m (MZFC 19787).

***Plestiodon sp3***

**OAXACA:** Pluma Hidalgo, (ISJ 50, 51, UOGV 1757).

***Plestiodon sp4***

**GUERRERO:** El Balcón (El Filo), Ajuchitlán 17° 34' 53.5'' N, 100° 32' 55.6'' W, 2259 m (JCBH 108, 109, 127, 128); El Balcón (La Llave), Ajuchitlán 17° 37' 21.9'' N, 100° 34' 29.3'' W, 1831 m (JCBH 115, 116, 117, 123).

# Apéndice 4

## MATRIZ DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

```
#NEXUS
[Matriz de Caracteres morfológicos]
begin data;
  dimensions NTAX=21 NCHAR=111;
  format symbols = "abcdefghijklmnopqrstuvwxy";
  matrix
    [
      1          2          3          4          5          6          7          8          9          10         11
bbrevG laoyyyayax nanaymayma ycxasayyyw wvvrojcaay yxsbbaaaynf baaybyaxcv vvvaayxrlc aayxpecbyl bataayvoha ayxpdaaaxv ohbaaaayqa a
bbrevO kbxyyyayax iaqbykaxia uavasayxxv spnkkfdaay snbbaaykd daayqyaxqx xvvaayuske cayxkdbbyu dasdayynga ayvmbaaaxq hbbbaaabaa a
bbrevP resyyyayay paqayeyata yaymtayyyy yyurkgcaay ygdaaaaywn faayqyayay yyyaaywoib aaytgdbaayn davaayrhaa ayxhbaaayu ndaaaaayta a
bbilin txseyxayau badayvcyta wawatayyyy wuqmfdaay yqlaaaayqd aaayhyaaaa aaaaaxtmaa aawmhcaawr cafaayvpg becaaaaayt heaaaaay yr a
bbilsp yuvayyayay fahbyxdwaa wafawayyyy yyyyywukcy yurfaaaayka aaaymyaycy yyyaallcaa arhaaaaaym cahaayrmec aaaaaaawr kaaaaaakaa a
bbdice pcvdyayay hacaywcmma wajahaxxxx xxtqmjheby ypibaaayts jeaxeyfaab baaaayskea aayujbaaxq bawcayywmb abbaaaaxs jfccbbbywl a
bbindG suryysayay tbobyqbyma yasbtayyyy ywsrqmjdb ywbaaaayrk fbatbyaac cccaaywpfb bayukbaayq caocawoidb ayxfbaaayt qidcbaay sc a
bbindJ swqyyxayay hagaydayna waybtayyyy yyyrqjfccy yywlgaaayk fbayayyaaa aaaaaytohb aaywkfcaayq eanaayytne ayvgaaaayq hcaaaaabaa a
dugesi sypxybyyx fbgaygayfa yaxcmayyyy xtomecbaay yqmbaaayti caaydtavau uutccxwoec aayucaayyv daqaayysjd bythcaaaul idbbaaay ra a
bbpine iaydyayaw eaeaywdxja wasamayxxx wvvpkgdbay yjdaaaayxr jdaytyqaaa aaaaayvpib aayocaaayo cayfayxqfb accbaaatl cbaaaayyr a
colime yysmyayay mamaymamaa yayatayymm mmmaaaaay yyyyyymyyy yymymyamam mmmmayyymm aayyyymaay aayammmmaa ammmaaaaym mmaaaaay ya a
bcopei saqyaiayay ndnaykaypa vcgagayyyy ywurmhdcy yxieaaaayq hbayyyyayy yxwaaayupk cbyxocaxs daxfayyric ayyvplfy vujjebbyyv b
ochote fdfbrxfyay namaxljyaa yasavassnf fecaaaaay ykcaaaaalb aaaywvasav vvvbbyrraa aayrdbaayp bagaayxsnb awwfaaaayx tofaaaay sf a
parvia ybwyaayyah badayfbhaa dabasaxxxx xxxxxxvtmma aaaaaaxdb aaaytyavav vvraaukaa aadbbbaaym baiaaxqida ay yxmbaayy yvriaaayyo a
parvul yxwxaeyyax gabaxfayea xacavbyyyx vuqojhcaay xpnbaayqn cbayatayaa aaaaaxupga aaoeaaaayn bakaaywoea axxwrofbxx xoebaaay wi a
skilto honycrvaay ydvcyrayoa mawbybyyyy ywrhdbaaay yytqdcyyy yyoyyyaxay yyybbyyyu ibyywrdayl aaxnataaa aayyyvphdy uldaaaayxu a
Elynxe sbwyacyyav faeayfawba aacauayyyy yxxuplfcb yvucaaywn hdaylympap ppoaayunje aayqdaaayq baygayxofb ayyxtjfy xricaaay xo a
Ebelli yaxyaayyay qauahaawjm vavaqayyyy yyyyyyywmy yywffaaayfa aaayyyaaa aaaaaukaa aapfaaaaha ahaawrfaa ayywrfaaa aurccaayyr a
tetrag faqyayyaay xbxbydayay uayayayyx wojcbaaaay yyyxxnhyyw tleyhyemal lllaayytog aaywkcaayt fauaaumcaa ayyxpfayx umfdaaay yo a
sumich defyayyfay yscaxfaxha wakauaspln eccbbaaay yxxxwbvyyy yyyvwusar rrrnnyxxsr ojyyyxwryy r dynbuidba ayyskhedww vtmgbaayyo b
schwar wrbyawyaay yvsaycayaa wccahayyyy yywupaaaay caaaaaayy yyuyayasaa aaaaayywuh aayyypcaay wfyewkkcc cyyywphayy yumhaaay yc a
;
end;

begin assumptions;
options deftype = ord;
end;
```

# Apéndice 5

---

## EXTRACCIÓN DE DNA CON FENOL CLOROFORMO

### Digestión

1. Tomar un trozo pequeño de tejido (aproximadamente 20 mg) y cortarlo en fragmentos pequeños.
2. Colocar el tejido triturado dentro de un microtubo de 1.5 ml de capacidad.
3. Verter en el microtubo 700  $\mu$ l de buffer STE, 75  $\mu$ l de SDS al 20% y de 25 a 30  $\mu$ l de proteinasa K.
4. Incubar durante al menos dos horas a 55 °C en baño de agua maría. Agitar ocasionalmente durante la incubación para mantener suspendido el tejido.

### Extracción

1. Agregar un volumen de PCI similar al volumen de mezcla contenida en el microtubo (en este caso, agregue 700  $\mu$ l). Mezcle suavemente la mezcla y posteriormente déjela reposar durante 5 minutos.
2. Centrifugar durante 5 minutos a la velocidad más alta de la microcentrifuga disponible (la velocidad más alta puede variar de 7000 a 1000 rpm).
3. Transferir cuidadosamente la fase acuosa a un microtubo limpio. Para este fin utilice una micropipeta de capacidad adecuada (por ejemplo 1 ml) y una punta de abertura amplia. Proceda con cuidado con el fin de no perturbar los restos celulares de la interfase.
4. Re-extraer la fase acuosa con PCI (repetir los pasos 1 a 3).
5. Agregar un volumen similar de CI (700  $\mu$ l). Mezclar suavemente y e incubar a temperatura ambiente por dos minutos.

6. Centrifugar durante 2 minutos a la velocidad más alta de la microcentrifuga disponible.
7. Remover suavemente la fase acuosa (superior) y transferirla a un tubo limpio. Para este fin utilice una micropipeta de capacidad adecuada (por ejemplo 1 ml) y una punta de abertura amplia. Proceda con cuidado con el fin de no perturbar los restos celulares de la interfase.
8. Re-extraer la fase acuosa con CI (repetir los pasos 5 a 7). Este paso puede obviarse si en la primera extracción con CI se obtuvo una fase acuosa limpia de restos celulares.

### Suspensión

1. Agregar 700  $\mu$ l de NaCl 2M y un volumen de etanol al 95% equivalente a 2.5 veces el volumen de mezcla (en su defecto agregue el volumen suficiente de etanol como para llenar completamente el microtubo de 1.5 ml).
2. Precipitar el DNA a  $-20^{\circ}\text{C}$  durante al menos dos horas.
3. Centrifugar el precipitado durante 15 minutos a la velocidad más alta de la centrifuga disponible (se espera que esta velocidad sea de alrededor de 14000 rpm). Al final de este paso el DNA se ve como una pastilla blanca en el fondo del microtubo.
4. Re-suspender la pastilla en agua destilada (puede utilizarse agua inyectable). La cantidad de agua depende del tamaño de la pastilla. Puede utilizarse de 50 a 100  $\mu$ l de agua.



# Apéndice 6

## MATRIZ DE SECUENCIAS DE DNA

Unicamente se presenta parte de matriz secuencias.

```
#NEXUS
[MacClade 4.05 registered to Patrick Sweeney, U.M.S.L.]

BEGIN DATA;
  DIMENSIONS  NTAX=110  NCHAR=1355;
  FORMAT DATATYPE=DNA  MISSING=?  GAP=-  INTERLEAVE  ;
MATRIX

[          10          20          30          40          50]
[          .          .          .          .          . ]

MX1347belli      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCGGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
Mx1349belli      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCGGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
Mx1348belli      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCGGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
RH0191lynx       caatccaggtcggtttctatctatgCggccactttcttcagtaCGAAagg [ 50 ]
869Alblynxe      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCGCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
870Alblynxe      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCGCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
GPP018lynxe      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCGCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
JJW992lynxe      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCGCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
JJW1991lynxe     CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCGCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
JLAL141sumic     CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
EPR1393parvia    CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
IDLH084parvia    CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
IDLH085parvia    CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
JCBH195bili      caatccaggtcggtttctatctatgcagccaccttcttcagtaCGAAagg [ 50 ]
UOGV1292bili     caatccaggtcggtttctatctatgcagccaccttcttcagtaCGAAagg [ 50 ]
EMD015bili       CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
EMD016bili       CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
EMD020bili       CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
EPR1403bili      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
EPR1405bili      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
FMQ3879bili      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
FMQ3881bili      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
Mx1326bili       CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
Mx1354bil        caatccaggtcggtttctatctatgcagccaccttcttcagtaCGAAagg [ 50 ]
MFO282duge       CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
MFO283duge       CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
IDLH105duge      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
IDLH106duge      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
AMH404indu       CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
IDLH103indu      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
AMH315copei      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
AMH324copei      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
EMD163copei      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
MFO340copei      CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCGCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
URI2DONcopei     caatccaggtcggtttctatctatgcagccgaccttcttcagtaCGAAagg [ 50 ]
ANMO1141parvul   CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCGGCCACTCCCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
ANMO1142parvul   CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCGGCCACTCCCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
ANMO1173parvul   CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
ANMO1174parvul   CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCAGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
ANMO1191parvul   TAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCGGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
ANMO1192parvul   TAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGCGGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
JLAL225dicei     CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
UPO005dicei     CAATCCAGGTCGGTTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG [ 50 ]
```

MFO317dice	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO316dicei	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO235pineus	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
UOGV542pineus	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO320pineus	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
UOGV552dicei	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
UOGV555dicei	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO332dicei	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
JLAL245dicei	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
UPO009pineus	TAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO287ochot	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
UOGV250ochot	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
IDLH075tetra	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO307tetra	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
Mx1352tetra	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
UOGV525tetra	TAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCCACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO294indu	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCC-CCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 49 ]
MFO303indu	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCC-CCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 49 ]
MFO343indu	caatccaggtcggttctatctatgtagcc-ccttcttcagtaCGAAAGG	[ 49 ]
MFO344indu	caatccaggtcggttctatctatgtagcc-ccttcttcagtaCGAAAGG	[ 49 ]
MFO352indu	caatccaggtcggttctatctatgtagcc-ccttcttcagtaCGAAAGG	[ 49 ]
MFO351indu	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGTAGCC-CCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 49 ]
MFO355indu	caatccaggtcggttctatctatgtagcc-ccttcttcagtaCGAAAGG	[ 49 ]
MFO361indu	caatccaggtcggttctatctatgtagcc-ccttcttcagtaCGAAAGG	[ 49 ]
IDLH330indu	caatccaggtcggttctatctatgtagcc-ccttcttcagtaCGAAAGG	[ 49 ]
IDLH331indu	caatccaggtcggttctatctatgtagcc-ccttcttcagtaCGAAAGG	[ 49 ]
MFO363indu	caatccaggtcggttctatctatgtagcc-ccttcttcagtaCGAAAGG	[ 49 ]
Mx3233indu	caatccaggtcggttctatctatgcagccaccttcttcagtaCGAAAGG	[ 50 ]
JCBH123indu	caatccaggtcggttctatctatgtagccaccttcttcagtaCGAAAGG	[ 50 ]
JCBH108indu	caatccaggtcggttctatctatgtagccaccttcttcagtaCGAAAGG	[ 50 ]
Mx331indu	caatccaggtcggttctatctatgcagccaccttcttcagtaCGAAAGG	[ 50 ]
UOGV1284indu	caatccaggtcggttctatctatgtagccaccttcttcagtaCGAAAGG	[ 50 ]
UOGV1294indu	caatccaggtcggttctatctatgcagccaccttcttcagtaCGAAAGG	[ 50 ]
JCBH128indu	caatccaggtcggttctatctatgtagccaccttcttcagtaCGAAAGG	[ 50 ]
MFO360indu	caatccaggtcggttctatctatgtagcc-ccttcttcagtaCGAAAGG	[ 49 ]
IDLH111brev	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO292brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
FMQ3974brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
IDLH017brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTGCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO297brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTGCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
AMH061brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTGCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
ANMO882brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
IDLH112brev	CAATCCAGGTCGGTTCTATATATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO293brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
JAC21499brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
IDLH016brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTGCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO290brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTGCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
ISS50brev	-----gcccccccttcagtaCGAAAGG	[ 23 ]
MFO288brevi	TAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO289brevi	TAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
MFO291brevi	TAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
FMRP143brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
RBW507brevi	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGCAGCTACCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
Pegregius	taatccaggtcggttctatctatgtagccaccttcttcagtaCGAAAGG	[ 50 ]
caudaequinaeAcima	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGACGCCGCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
caudaequinaeGFarias	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGACGCCGCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
caudaequinaeTIPO	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGACGCCGCTTCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
cherriaeVER	CAATCCAGGTCGGTTCTATCTATGATGCCACCCCTTCAGTACGAAAGG	[ 50 ]
PlestiodonlynxeSLP	-----	[ 0 ]
fasciatus	-----	[ 0 ]
obsoletus	-----	[ 0 ]
elegans	-----	[ 0 ]
longirsotris	-----	[ 0 ]
reynolds1	-----	[ 0 ]
skilton1	-----	[ 0 ]
skilton2	-----	[ 0 ]
sumichrBR	-----	[ 0 ]

[

]

```

[
]
MX1347belli      ..... TTAAG [1354]
Mx1349belli     ..... TTAAG [1354]
Mx1348belli     ..... TTAAG [1353]
RH0191lynx      ..... TTAAG [1354]
869Alblynxe     ..... TTAAG [1354]
870Alblynxe     ..... TTAAG [1354]
GPP018lynxe     ..... TTAAG [1354]
JJW992lynxe     ..... TTAAG [1354]
JJW1991lynxe    ..... TTAAG [1354]
JLAL141sumic     ..... TTAAG [1354]
EPR1393parvia   ..... TTAAG [1354]
IDLH084parvia   ..... TTAAG [1354]
IDLH085parvia   ..... TTAAG [1354]
JCBH195bili     ..... ttaaG [1354]
UOGV1292bili    ..... ttaaG [1354]
EMD015bili      ..... TTAAG [1354]
EMD016bili      ..... TTAAG [1354]
EMD020bili      ..... TTAAG [1354]
EPR1403bili     ..... TTAAG [1354]
EPR1405bili     ..... TTAAG [1354]
FMQ3879bili     ..... TTAAG [1354]
FMQ3881bili     ..... TTAAG [1354]
Mx1326bili      ..... TTAAG [1353]
Mx1354bil       ..... TTAAG [1353]
MFO282duge      ..... TTAAG [1354]
MFO283duge      ..... TTAAG [1354]
IDLH105duge     ..... TTAAG [1353]
IDLH106duge     ..... TTAAG [1353]
AMH404indu      ..... TTAAG [1354]
IDLH103indu     ..... TTAAG [1354]
AMH315copei     ..... TTAAG [1353]
AMH324copei     ..... TTAAG [1353]
EMD163copei     ..... TTAAG [1353]
MFO340copei     ..... TTAAG [1353]
URI2DONcopei    ..... ttaaG [1353]
ANMO1141parvul  ..... TTAAG [1354]
ANMO1142parvul  ..... TTAAG [1354]
ANMO1173parvul  ..... TTAAG [1354]
ANMO1174parvul  ..... TTAAG [1354]
ANMO1191parvul  ..... CTAAG [1354]
ANMO1192parvul  ..... CTAAG [1354]
JLAL225dicei    ..... TTAAG [1354]
UPO005dicei     ..... TTAAG [1353]
MFO317dice      ..... TTAAG [1354]
MFO316dicei     ..... TTAAG [1354]
MFO235pineus    ..... TTAAG [1354]
UOGV542pineus   ..... TTAAG [1354]
MFO320pineus    ..... TTAAG [1354]
UOGV552dicei    ..... TTAAG [1354]
UOGV555dicei    ..... TTAAG [1354]
MFO332dicei     ..... TTAAG [1354]
JLAL245dicei    ..... TTAAG [1354]
UPO009pineus    ..... TTAAG [1354]
MFO287ochot     ..... TTAAG [1354]
UOGV250ochot    ..... TTAAG [1354]
IDLH075tetra    ..... TTAAG [1354]
MFO307tetra     ..... TTAAG [1354]
Mx1352tetra     ..... TTAAG [1354]
UOGV525tetra    ..... TTAAG [1353]
MFO294indu      ..... CTAAG [1353]
MFO303indu      ..... CTAAG [1353]
MFO343indu      ..... ctaaG [1353]
MFO344indu      ..... ctaaG [1353]
MFO352indu      ..... ctaaG [1353]
MFO351indu      ..... ctaaG [1353]
MFO355indu      ..... ctaaG [1353]
MFO361indu      ..... ctaaG [1353]
IDLH330indu     ..... ctaaG [1353]
IDLH331indu     ..... ctaaG [1353]

```

```

MFO363indu      ..... ctaaG [1353]
Mx3233indu     ..... ttaaG [1354]
JCBH123indu    ..... ttaaG [1349]
JCBH108indu    ..... ----- [1335]
Mx331indu      ..... ----- [1327]
UOGV1284indu   ..... ----- [1223]
UOGV1294indu   ..... ----- [1223]
JCBH128indu    ..... ----- [1219]
MFO360indu     ..... ctaaG [1353]
IDLH111brev    ..... TTAAG [1354]
MFO292brevi    ..... TTAAG [1354]
FMQ3974brevi   ..... TTAAG [1354]
IDLH017brevi   ..... TTAAG [1354]
MFO297brevi    ..... TTAAG [1354]
AMH061brevi    ..... TTAAG [1354]
ANMO882brevi   ..... TTAAG [1354]
IDLH112brev    ..... TTAAG [1354]
MFO293brevi    ..... TTAAG [1354]
JAC21499brevi  ..... TTAAG [1354]
IDLH016brevi   ..... TTAAG [1354]
MFO290brevi    ..... TTAAG [1354]
ISS50brev      ..... ----- [1169]
MFO288brevi    ..... TTAAG [1354]
MFO289brevi    ..... TTAAG [1354]
MFO291brevi    ..... TTAAG [1354]
FMRP143brevi   ..... TTAAG [1353]
RBW507brevi    ..... TTAAG [1354]
Pegregius      ..... TTAAG [1354]
caudaequinaeAcima ..... TCAGG [1345]
caudaequinaeGFarias ..... TCAAG [1344]
caudaequinaeTIPO ..... TTAAG [1344]
cherriaeVER     ..... TTAAG [1340]
PlestiodonlynxSLP ..... ----- [1195]
fasciatus       ..... ----- [1183]
obsoletus       ..... ----- [1195]
elegans          ..... ----- [1195]
longirsotris    ..... ----- [1185]
reynoldsi       ..... ----- [1195]
skilton1        ..... ----- [1183]
skilton2        ..... ----- [1183]
sumichrBR       ..... ----- [1183]
;
END;

```

## Apéndice 7

---

FOTOS DE EJEMPLARES DEL GRUPO *brevirostris*.



Foto 1. *Plestiodon brevirostris bilineatus* (Tanner). Cerca de El Salto, Durango.





Fotos 2 y 3. *Plestiodon brevirostris brevirostris* (Günther). Arriba, Macultianguis, Oaxaca. Abajo, Guamantla, Tlaxcala.



Foto 4. *Plestiodon brevirostris brevirostris* (Günther). Omiltemi, Guerrero.





Fotos 5 y 6. *Plestiodon brevirostris dicei* x *P. b. pineus* (Ruthben y Gaige). Arriba, El Manzano, Nuevo León. Abajo, Gómez Farías, Tamaulipas.





Fotos 7 y 8. *Plestiodon brevirostris indubitus* (Taylor). Arriba, Ciudad Guzmán, Jalisco. Abajo. Landa, Guerrero.



Foto 9. *Plestiodon brevirostris pineus* (Axtell). Cerca de San Antonio de las Alazanas, Coahuila.

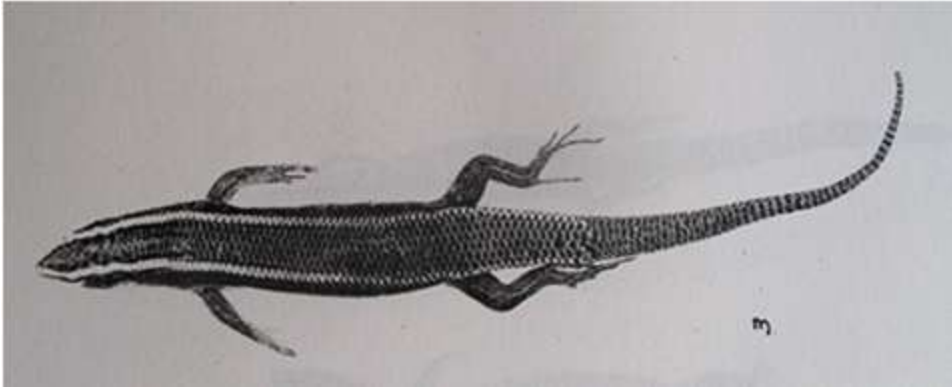


Foto 10. *Plestiodon colimensis* (Taylor). Tomado de Taylor (1935)





Foto 11. *Plestiodon copei* (Taylor). Santa Martha, México.



Foto 12. *Plestiodon dugesii* (Thominot). San Juan Parangaricuturo, Michoacám.



Foto 13. *Plestiodon ochoterenae* (Taylor). Agua del Obispo, Guerrero.





Foto 14. *Plestiodon parviauriculatus* (Taylor). Los Alamos, Sonora.



Foto 15. *Plestiodon parvulus* (Taylor). Cerca de La Placita, Michoacán.





Foto 16. Plestiodon lynce (Cope). Ixcamaxtitlán, Puebla