



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

REEVALUACIÓN DEL ESTATUS TAXONÓMICO DE  
UNA POBLACIÓN DE *GEOPHIS* (SQUAMATA:  
COLUBRIDAE) DE PUEBLA, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

CARLOS JOAQUÍN PAVÓN VÁZQUEZ



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA  
2013

1. Datos del alumno

Pavón

Vázquez

Carlos Joaquín

55445707

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

30672728-3

2. Datos del tutor

Dr

Adrián

Nieto

Montes de Oca

3. Datos del sinodal 1

Dr

Óscar Alberto

Flores

Villela

4. Datos del sinodal 2

Dr

Manuel

Feria

Ortiz

5. Datos del sinodal 3

M en C

Luis

Canseco

Márquez

6. Datos del sinodal 4

M en C

Israel

Solano

Zavaleta

7. Datos del trabajo escrito

Reevaluación del estatus taxonómico de una población de *Geophis* (Squamata: Colubridae)  
de Puebla, México

56 p.

2013

Agradezco a Adrián Nieto Montes de Oca por su apoyo académico y por la revisión de mi trabajo, así como a Luis Canseco Márquez por mencionarme la posibilidad de elaborar el proyecto y por compartir sus descubrimientos.

A mi jurado: Oscar Flores Villela, Manuel Feria Ortiz, Adrián Nieto Montes de Oca, Luis Canseco Márquez e Israel Solano Zavaleta, por la revisión de este trabajo.

Agradezco a Armando Borgonio, Adriana J. González Hernández y Víctor Hugo Reynoso Rosales por el préstamo de especímenes de la CNAR; Robert W. Bryson y Alberto Mendoza Hernández por el préstamo de tejidos; W.E. Duellman y J.E. Simmons por el préstamo del ejemplar KU 39642; Héctor R. Eliosa-León por el préstamo de ejemplares y tejidos de la EBUAP; María E. Ferreira García y Uri O. García Vázquez por la ayuda brindada en la elaboración de la figura 2; y a Edmundo Pérez Ramos por catalogar y facilitarme los ejemplares del MZFC.

Los recursos para la elaboración de este trabajo provinieron del apoyo otorgado por CONACyT a Adrián Nieto Montes de Oca (proyecto no. 154093).

Agradezco especialmente a mi director de tesis el Profe Adrián por ser un verdadero padre académico y un maravilloso biólogo y ser humano. Lo poco o mucho que he logrado se lo debo enteramente a usted.

Infinitamente a Luis Canseco por compartir generosamente sus conocimientos y descubrimientos y por brindarme su ayuda incondicional.

A todos mis profesores de la carrera por enseñarme realmente lo que es la Biología. Especialmente a Enrique, Guillermo, Norma, Brian, Deneb, Jorge, Jaime, Blanca, Leonora, Lev y Alejandra. A Graciela Gómez y Noé Pacheco por su apoyo incondicional. A Oscar Flores e Hibraim Pérez por ampliar mi visión de la Herpetología. Particularmente a Oscar por siempre tomarme en cuenta y brindarme su ayuda.

A todo el personal de la ECA, que me formó desde que era un niño y con quienes conviví por 11 años.

A mis compañeros y amigos del Museo y el Laboratorio: Rubi, María Elena, Israel, Itzue, Óscar, César, Uri, Leslie, Mundo, Manuel Feria, Chayo y Marysol, porque de todos aprendí algo. Especialmente a Uri, por permitirme vivir algunas de mis primeras experiencias laborales como biólogo y ser un buen amigo.

A mis amigos del Pato Lucas, la ECA, el Colegio México, la Facultad y que haya conocido en otros lugares (por ejemplo en una escuela de música) por darme momentos maravillosos.

Infinitamente y con mucho cariño a toda mi familia (primos, tíos, sobrinos, etc.), en especial a mis padrinos Elsa y Jerónimo. A mis papás por su infinito amor y apoyo. A mi mamá Silvia por iniciarme en la Biología y apoyar mis locuras. A mi papá Carlos por impulsarme a siempre superarme. A mi abue Yolanda por animarme a ser un hombre hecho y derecho. A mi abue Mary por ser como una segunda madre y brindarme un amor incondicional. A la Cucha por ser mi mejor amigo y recordarme que la vida es un juego. A Mariángel (Manfariel) por ser la puerta a mundos especialmente bellos.

Infinitamente a Dios por poner en mi camino a las personas que he mencionado y por permitirme estar aquí ahora.

## ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	3
La sistemática y la taxonomía	5
El género <i>Geophis</i>	8
Antecedentes	11
Distribución geográfica	13
Objetivos e hipótesis	16
Justificación	17
Material y métodos	18
Resultados	21
Morfología	21
Análisis Bayesiano	23
Distancias genéticas	24
Caracterización de la nueva especie	25
Discusión y conclusiones	36
Literatura citada	40
Anexo	55
Especímenes examinados	55
Tejidos secuenciados	56

## RESUMEN

Se reevaluó el estado taxonómico de una población de serpientes de la Sierra Norte de Puebla perteneciente al grupo *dubius* del género *Geophis* y anteriormente asignada a las especies *G. carinosus*, *G. dubius* y *G. rostralis*. Con este fin, se realizó la revisión morfológica de 11 ejemplares de la población de Puebla y su comparación con las demás especies del grupo *dubius*. Adicionalmente, se realizó un análisis filogenético Bayesiano utilizando secuencias del gen mitocondrial Citocromo-b (*cyt-b*) de las especies disponibles del mismo grupo: dos secuencias de la población de Puebla, una de *G. carinosus*, cuatro de *G. dubius* y una de *G. juarezi*. También se incluyeron secuencias de representantes de otros grupos de especies: una de *G. latifrontalis* (grupo *latifrontalis*), una de *G. occabus* (grupo *sieboldi*) y una de *Rhadinaea flavilata* para enraizar el árbol.

La población de Puebla posee la mayoría de los caracteres diagnósticos del grupo *dubius*. Difiere de todas las demás especies de *Geophis* por presentar la loreal más corta que la longitud combinada de la prenasal y postnasal, una escama postocular, una escama supraocular, la quinta supralabial y la parietal en contacto, las escamas dorsales en 17 hileras, escamas dorsales lisas a lo largo de todo el cuerpo o, de estar aquilladas, no anteriormente al cuarto posterior del cuerpo, 129–140 ventrales en hembras y 125–139 en machos, 26–31 subcaudales en hembras y 34–39 en machos, 159–170 ventrales más subcaudales en hembras y 161–174 en machos, 9 dientes maxilares, extremo anterior de la maxila sin dientes, un dorso mayormente oscuro, un vientre mayormente crema y una cola corta en los machos. Adicionalmente, en el árbol Bayesiano las cuatro secuencias de esta

población forman un grupo monofilético separado por una considerable distancia genética de las secuencias de otras especies.

Con base en los resultados obtenidos, se concluye que la población de *Geophis* del norte de Puebla representa a una especie no descrita, y que es diagnosticable morfológicamente y genéticamente de otras especies de *Geophis*. En este trabajo se hace una caracterización de la nueva especie y se describe la variación presente en la muestra. Es probable que la nueva especie se encuentre amenazada de extinción, por lo cual se hacen algunos comentarios en cuanto a la prioridad de la conservación de la especie y la región donde habita.



## INTRODUCCIÓN

México ha sido reconocido como uno de los países con mayor riqueza biológica en el planeta (Ramamoorthy *et al.*, 1993; Halffter, 1998). La importancia de México destaca más por el número total de especies y por los porcentajes de endemismo que hay en el país (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1993). Esto se debe a la accidentada topografía, enorme variedad climática y compleja historia geológica del país, que incluye entre sus fronteras la zona de contacto entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical (Craw, 1988; Flores-Villela, 1991). Particularmente, los anfibios y los reptiles son los grupos de vertebrados con patrones de endemidad más conspicuos del país (Flores-Villela, 1993). En cuanto a los reptiles, México ocupa el segundo lugar en diversidad después de Australia (CONABIO, 2012), con 804 especies reportadas hasta diciembre de 2003 (Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004) y nuevas especies siendo descritas constantemente. Con 363 especies distribuidas en 88 géneros, las serpientes son el segundo grupo de reptiles con mayor riqueza en México (Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004).

Los cinco estados de la República con mayor número de especies de anfibios y reptiles son (número de especies entre paréntesis): Oaxaca (425), Chiapas (369), Veracruz (357), Guerrero (270) y Puebla (246), en ese orden (Ochoa Ochoa y Flores Villela, 2006). En el Estado de Puebla se encuentran cuatro regiones fisiográficas del país: La Sierra Madre Oriental que penetra por el noroeste y llega hasta las inmediaciones de Teziutlán; la Llanura Costera del Golfo Norte en los extremos norte y noreste, la Faja Volcánica Transmexicana al este, centro y oeste; y la Sierra Madre del Sur en la porción sur (INEGI, 1987). La porción correspondiente a la Sierra Madre Oriental es llamada Sierra Norte de Puebla o

simplemente Sierra Norte. Se caracteriza por su escabrosidad, sus profundas depresiones y numerosos saltos y cascadas (Ruiz, 1987). Esta fisiografía da como resultado la presencia de diferentes tipos de vegetación, que van desde bosques templados como los de pino-encino y el bosque mesófilo de montaña, hasta el bosque tropical subcaducifolio (Gutiérrez-Mayén, 2000). La riqueza de ambientes presentes en la Sierra Norte propicia en la región una gran riqueza herpetofaunística, que recientemente ha empezado a ser registrada. Inicialmente la zona había sido poco estudiado, con registros puntuales en Duellman (1970) y Myers (1974) y el trabajo etnoherpetológico de Ávila (1987). Afortunadamente, la zona ha sido estudiada con mayor intensidad recientemente, lo que ha dado como resultado listados herpetofaunísticos de los municipios de la región (Gutiérrez-Mayén, 2000; Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2006; Gutiérrez-Mayén y Salazar-Arenas, 2006), nuevos registros (Camarillo, 1995; Camarillo y Aguilar, 1995; Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 1998; Canseco-Márquez *et al.*, 2000; Canseco-Márquez *et al.*, 2004) y la descripción de nuevas especies (Campbell y Camarillo, 1994; Canseco-Márquez *et al.*, 2002; Parra-Olea *et al.*, 2004). Gutiérrez-Mayén *et al.* (2011) registraron 79 especies de anfibios y reptiles para la Sierra Madre Oriental de Puebla. La región ocupa el tercer lugar en riqueza entre las cuatro provincias fisiográficas de Puebla. García-Vázquez *et al.* (2011) mencionan tres especies de la región endémicas para el estado (*Pseudoeurycea quetzalanensis*, *Celestus legnotus* y *Tantilla robusta*). Los trabajos previamente citados indican claramente que la región ostenta una gran diversidad herpetofaunística, por lo cual el estudio de la herpetofauna de la región es sin duda un campo fértil para nuevos descubrimientos.

## **La Sistemática y la Taxonomía**

La sistemática es la ciencia de la clasificación biológica. Comprende el estudio de la diversidad orgánica y provee las herramientas para estudiar los aspectos históricos de la evolución (Schuh, 2000). Las especies son unidades fundamentales de los estudios sistemáticos, ecológicos y evolutivos, por lo que la adecuada documentación y delimitación de especies se vuelve más importante a medida que la biota mundial se ve cada vez más reducida y amenazada (Wiens y Servedio, 2000). La descripción de las especies brinda información adicional que puede ser de importancia para responder algunas de las preguntas más básicas, importantes e interesantes sobre la diversidad biológica: ¿qué son las especies?, ¿existen?, ¿cuál es la historia del origen y la transformación de sus caracteres?, ¿cuáles son sus relaciones filogenéticas?, ¿cuáles son sus distribuciones?, ¿de qué manera clasificarlas? (ver Cracraft 2002 y Wheeler, 2010). Adicionalmente, al describir nuevas especies se enriquece el acervo de conocimiento de la biodiversidad, de la cual el hombre obtiene la materia prima para su bienestar. Finalmente, la descripción de nuevas especies se vuelve una labor ética, ya que somos los únicos seres en la Tierra capaces de hacerlo y quizás estas sean de las últimas generaciones que pueden hacerlo de manera relativamente completa debido a la crisis ambiental (ver Wheeler, 2010). Es así que el descubrimiento y descripción de especies se vuelve una de las principales tareas de la sistemática (Wiens y Servedio, 2000). Esta tarea queda a cargo de la disciplina de la taxonomía, que comprende a la teoría y práctica de describir, nombrar y ordenar grupos de organismos (Wiley y Lieberman, 2011).

La sistemática está dividida en varias escuelas que difieren en su forma de clasificar a los organismos. La más ampliamente utilizada actualmente es la sistemática cladística propuesta por el entomólogo alemán Willi Hennig en su obra *Phylogenetic Systematics* (Hennig, 1966). Se pueden rescatar cinco ideas principales de su obra (Wiley y Lieberman, 2011):

1. Las relaciones que proveen cohesión a los organismos vivos y extintos son genealógicas (de descendencia).
2. Esas relaciones existen para individuos dentro de las poblaciones, poblaciones dentro de las especies y entre las especies mismas.
3. Todos los otros tipos de relaciones (e.g., semejanza, ecológicas) tienen máxima relevancia cuando se entienden dentro del contexto de la descendencia genealógica.
4. La descendencia genealógica entre las especies puede ser recuperada al buscar caracteres particulares (innovaciones evolutivas, sinapomorfías) que documentan estas relaciones. Adicionalmente, no todas las semejanzas que se originan por descendencia son igualmente aplicables para descubrir relaciones en particular; algunas son aplicables en un cierto nivel de inferencia, mientras que otras son aplicables en otros niveles.
5. De las muchas formas posibles de clasificar a los organismos, el mejor sistema general de referencia es aquel que refleja exactamente las relaciones genealógicas de las especies clasificadas.

Con el fin de rescatar las relaciones genealógicas de los organismos se han propuesto varios métodos que dan como resultado final la obtención de un árbol filogenético, una

representación de las relaciones de las diferentes especies con sus ancestros (Hall, 2011). Los métodos de inferencia filogenéticamente pueden dividirse en dos: métodos de distancia y métodos basados en caracteres. Los métodos de distancia convierten las secuencias alineadas en una matriz de diferencias por pares a partir de la cual se infiere la posición y longitud de las ramas. Entre los más usados está el método de Unión de Vecinos (*Neighbor Joining*). Los métodos basados en caracteres usan el alineamiento de múltiples secuencias y comparan los caracteres (bases) presentes en cada sitio. Los más usados son la Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana (Hall, 2011). Uno de los métodos mayormente utilizados al contar con bases filosóficas confiables (Müller y Reisz, 2006) es el de la Inferencia Bayesiana, que busca los árboles que son más verosímiles dados un conjunto de datos (Hall, 2011), y calcula las probabilidades de encontrar cada clado en el árbol dados los datos (probabilidades posteriores).

Anteriormente la mayoría de los análisis filogenéticos estaban basados en la morfología. Sin embargo, con el descubrimiento por parte de Zuckerkandl y Pauling (1965) de que las moléculas pueden documentar la historia evolutiva, las secuencias de DNA y de proteínas se han usado cada vez más para investigar la filogenia y los tiempos de divergencia entre los organismos (Pagel, 1999). Una de las ventajas de los caracteres moleculares es que puedes obtener un gran número de caracteres en poco tiempo a partir de un tamaño de muestra pequeño (Hillis, 1987). La frecuencia con la cual se están descubriendo especies crípticas gracias a la secuenciación del DNA (con frecuencia posteriormente confirmadas con datos morfológicos o ecológicos) sugiere que los datos moleculares debieran ser incorporados en la investigación de los taxónomos alfa (i.e. biólogos que descubren, describen y nombran nuevas especies) como un asunto de rutina y/o que el material

genético debe ser preservado de manera que el análisis molecular subsecuente sea posible (Bickford *et al.*, 2007).

En la Biología el concepto de especie sigue siendo materia de debate y todavía no se llega a un acuerdo. Mayden (1997) listó 24 conceptos de especie diferentes. Así el uso de uno u otro concepto depende del criterio del investigador (Templeton, 1989). Queiroz (2007) propone la unificación de los diferentes conceptos rescatando la idea básica en que concuerdan cada uno de ellos: la única propiedad inherente a una especie es que es un linaje de metapoblaciones que evoluciona independientemente. En este estudio se trabajará con base en el concepto filogenético de especie como un grupo diagnosticable propuesto por Nelson y Platnick (1981): “simplemente las muestras más pequeñas detectadas de organismos que se auto-perpetúan y que tienen un conjunto único de caracteres”.

### **El género *Geophis***

El género *Geophis* es uno de los géneros de serpientes colúbridas con más especies en el hemisferio oeste, con 48 especies reconocidas (Pavón-Vázquez *et al.*, 2011; Wilson Y Townsend, 2007). El ser serpientes pequeñas y de hábitos discretos ocasiona que sean recolectadas esporádicamente y en números pequeños, por lo cual se encuentran representadas por pocos ejemplares en los museos y colecciones (Downs, 1967). Esto plantea problemas especiales a los sistematas: para muchas especies existen pocos ejemplares, hay grandes discontinuidades en la distribución de las especies y se conocen pocos ejemplares de algunas poblaciones cuya situación taxonómica es incierta. Wagler (1830) acuñó el género *Catostoma* para describir a una nueva especie de colúbrido a la que

llamó *C. chalybeum*. En el mismo trabajo, para evitar confusión con el género de peces *Catostomus*, Wagler decidió cambiar el nombre del género a *Geophis*, siendo *G. chalybeus* la especie tipo. Definir el género es complicado ya que existe gran variación intra e interespecífica, siendo común la fusión de escamas (Downs, 1967). Sin embargo, Downs (1967), reconociendo la necesidad de una definición, nos provee de la siguiente, indicando especies que presentan condiciones diferentes a la mayoría de las especies del género: serpientes colúbridas neotropicales pequeñas (longitud total máxima de alrededor de 400 mm) con longitudes de cola pequeñas o moderadas (menos de un cuarto de la longitud total); vértebras posteriores sin hipoapófisis; maxila, palatino, pterigoideo y dentario con dientes; 6–17 dientes maxilares, aproximadamente equidistantes; escamas dorsales en 15 o 17 hileras, sin reducción en el número de hileras de escamas dorsales en la parte posterior del cuerpo; escamas dorsales lisas o aquilladas, con o sin fosetas apicales pareadas; 115–185 ventrales; escama anal no dividida; 19–66 pares de subcaudales. Porción dorsal de la cabeza con una rostral, dos internasales (fusionadas con las prefrontales en *G. cancellatus* y algunas *G. dubius*), dos prefrontales entrando a la órbita, frontal, dos supraoculares (fusionadas con la frontal en *G. rhodogaster*, con las parietales en *G. godmani*) y dos parietales; nostrilo entre las dos nasales; loreal más o menos alargada, entrando a la órbita; sin preocular; una postocular (dos en *G. isthmicus*, *G. bicolor* y *G. omiltemanus*); temporal anterior presente o ausente; supralabiales 5–7, usualmente 6; una labial, usualmente la quinta, marcadamente más grande que las otras (excepto en *G. isthmicus*). Sulcus spermaticus bifurcado; hemipenes simples o bilobulados; bolsa basal desnuda; parte central del órgano espinosa; parte distal capitada o no, espinosa o papilosa, calculada al menos apicalmente.

El género se distribuye desde la Sierra Madre Occidental en el suroeste de Chihuahua y la Sierra Madre Oriental en el sur de Tamaulipas, México, hacia el sur y el este a través de las elevaciones centrales y las zonas bajas del Atlántico de Centroamérica hasta las zonas altas del norte y oeste de Colombia, en elevaciones entre 13 y 2744 metros sobre el nivel del mar (Wilson y Townsend, 2007).

Downs (1967) dividió al género en siete grupos de especies, basándose principalmente en la morfología externa (número de especies en cada grupo entre paréntesis): *chalybeus* (cinco), *championi* (cuatro), *dubius* (diez), *latifrontalis* (tres), *omiltemanus* (cuatro), *semidoliatus* (cuatro), y *sieboldi* (dieciocho). El grupo *dubius* está compuesto por 10 especies: *Geophis anocularis*, *G. carinosus*, *G. dubius*, *G. duellmani*, *G. fulvoguttatus*, *G. immaculatus*, *G. juarezi*, *G. nephodrymus*, *G. rhodogaster*, y *G. rostralis* (Downs, 1967; Campbell *et al.*, 1983; Nieto-Montes de Oca, 2003; Smith y Holland, 1969; Townsend y Wilson, 2006). El reconocimiento de *G. rostralis* como especie válida ha sido materia de controversia, con algunos autores reconociéndola como especie válida y otros sinonimizándola con *G. dubius* (Nieto-Montes de Oca, 2003).



## ANTECEDENTES

La distribución geográfica del grupo *dubius* va desde Puebla y Oaxaca, México, a través del sureste de México y Guatemala hasta El Salvador y Honduras (Downs, 1967; Townsend y Wilson, 2006). En México se distribuyen ocho especies del grupo: *Geophis anocularis*, del norte de Oaxaca; *G. carinosus*, del sureste de Veracruz y el este de Chiapas; *G. dubius*, del norte y centro de Oaxaca y tal vez del centro de Veracruz (ver abajo); *G. duellmani*, del norte de Oaxaca; *G. immaculatus*, del sur de Chiapas; *G. juarezi*, del norte de Oaxaca; *G. rhodogaster*, del sur de Chiapas; y *G. rostralis*, del sur de Oaxaca.

Downs (1967) definió al grupo *dubius* con base en los siguientes caracteres: cabeza indistinguible o apenas distinguible del cuello; hocico largo, con punta roma; rostral prominente, su longitud visible un tercio o más de su distancia a la frontal; internasales grandes, redondeadas anteriormente; prefrontal corta; borde anterior de la frontal en ángulo agudo; parietal corta; supraocular pequeña, triangular (ausente en *G. rhodogaster*); ojo pequeño; postnasal alargada; loreal corta; temporal anterior ausente; escamas dorsales lisas o aquilladas, dispuestas en 17 hileras; escamas sobre la cloaca con fosetas apicales (aparentemente ausentes en *G. rhodogaster*); 120–143 ventrales en machos y 126–147 en hembras; 34–39 subcaudales en machos y 27–43 en hembras; longitud de la cola equivalente a 16.0–23.9% de la longitud total en machos y 13.6–19.5% de la misma longitud en hembras. Maxila recta o ligeramente curva en vista lateral, más delgada anteriormente, comprimida lateralmente para formar rebordes moderados en su extremo posterior; extensión anterior de la maxila mayor a la del palatino, alcanzando la sutura entre la primera y segunda supralabiales (segunda y tercera en *G. dubius*); 9–17 dientes

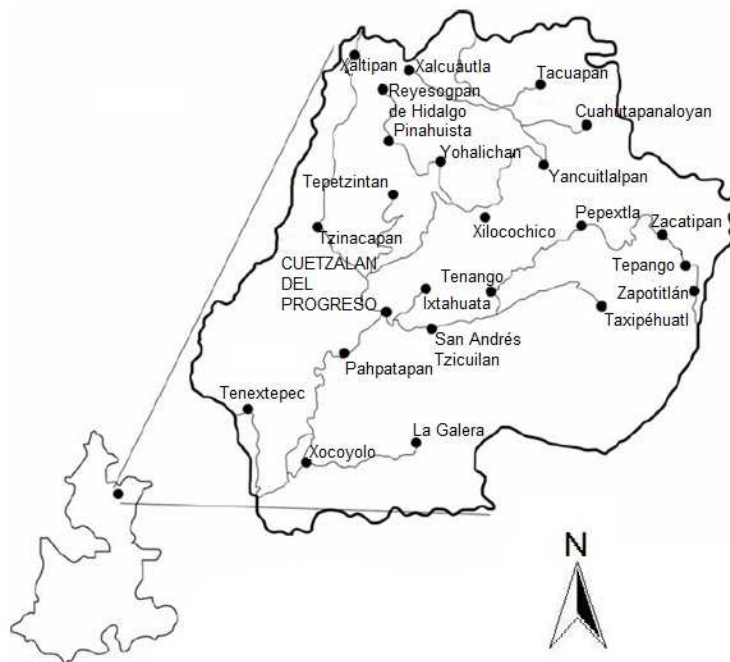
maxilares; dientes en la parte posterior de la hilera más largos; primer diente en el extremo anterior de la maxila; extremo anterior del ectopterigoideo bifurcado (una rama corta, roma; la segunda larga, comprimida, con forma de hoja de espada); sin hueso postorbital. Sin embargo con la adición de nuevas especies y con nueva variación reportada para algunas especies desde el trabajo de Downs (1967) la definición es algo obsoleta (Nieto-Montes de Oca, 2003). La monofilia del grupo no ha sido puesta a prueba.

Webb y Fugler (1957) asignaron un espécimen de *Geophis* de la Sierra Madre Oriental del norte de Puebla (KU 39642) a *G. rostralis*, un taxón de localidad tipo no registrada. Bogert y Porter (1966) reconocieron a *G. rostralis* como distinta de *G. dubius* basándose en dos especímenes de la Sierra Madre del Sur en Oaxaca. Sin embargo, no asignaron la población del norte de Puebla a *G. rostralis* sino que definieron su *status* taxonómico como “incierto hasta que haya más ejemplares disponibles de áreas entre Oaxaca y Puebla”. Downs (1967) asignó el espécimen del norte de Puebla a *G. carinosus* con base en que “el fuerte aquillamiento de las escamas dorsales, las prominentes fosetas apicales, el margen dorsal de la loreal y la escutelación general de la cabeza de KU 39642 indican una correlación conespecífica”, aunque notó que el ejemplar poseía menos ventrales y más subcaudales que todos los ejemplares conocidos de *G. carinosus*. Campbell *et al.* (1983) reconocieron a *G. rostralis* como distinta de *G. dubius*, pero no hicieron comentarios al respecto de la población del norte de Puebla. Tras examinar ejemplares adicionales de *G. carinosus* de la Sierra de los Tuxtlas, Pérez-Higareda y Smith (1988) concluyeron que *G. rostralis* era un sinónimo de *G. dubius* y que la población del norte de Puebla representaba a *G. dubius*. Nieto-Montes de Oca (2003) aceptó tentativamente esta conclusión, pero reconoció la necesidad de recolectar más especímenes del área para clarificar su *status* taxonómico.

Con base en material adicional recolectado en los últimos años, este trabajo pretende reevaluar el *status* taxonómico de la población de *Geophis* del norte de Puebla, mediante el uso de caracteres morfológicos y de DNAm.

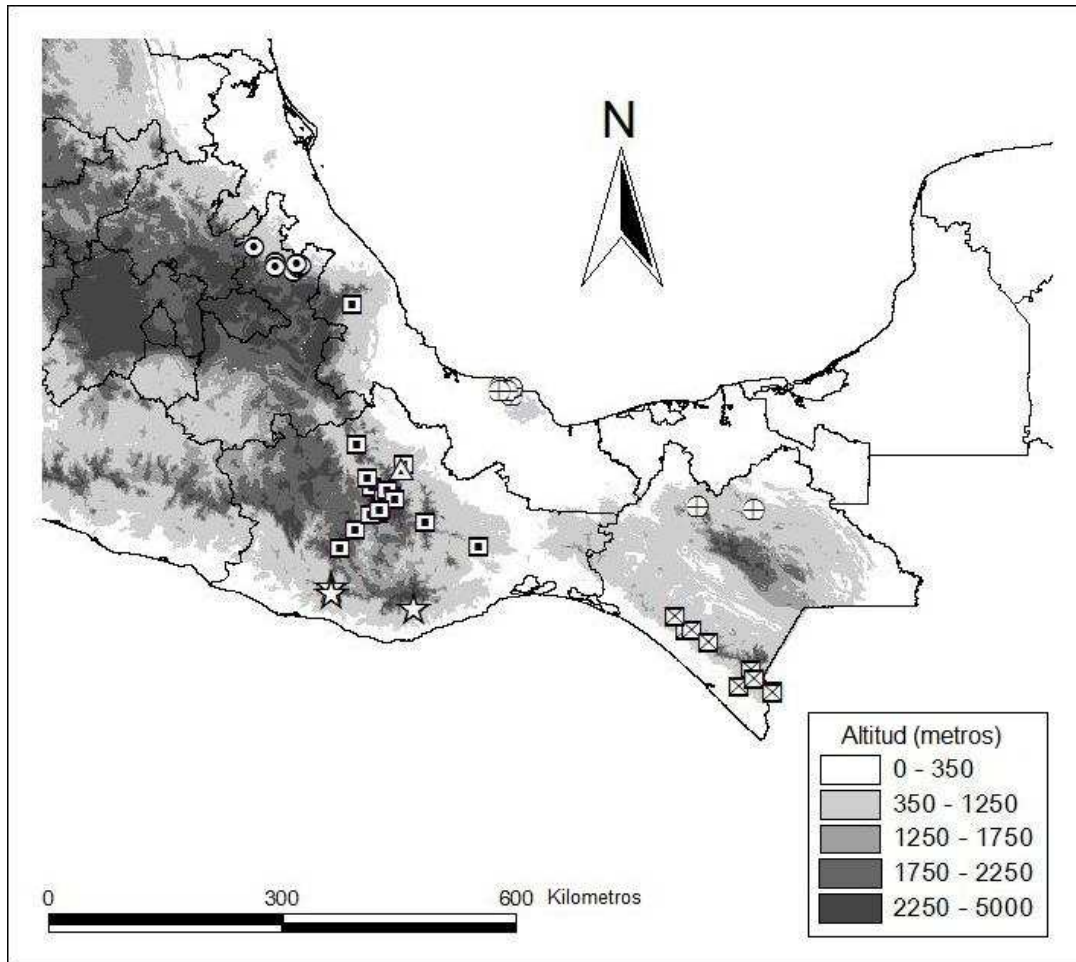
### Distribución geográfica

Todos los ejemplares examinados del grupo *dubius* de Puebla provienen de la región de la Sierra Norte (i.e., la porción de la Sierra Madre Oriental que entra a Puebla). La mayoría fueron recolectados en el municipio de Cuetzalan del Progreso (Fig. 1). El ejemplar más lejano a la cabecera municipal de Cuetzalan (KU 39642) viene de Villa Juárez (Xicotepec de Juárez), unos 60 km al noroeste en línea recta. Esta distancia equivale a aproximadamente tres cuartos de la longitud total de la Sierra Norte de Puebla.



**Figura 1.** Localización geográfica del municipio de Cuetzalan en el estado de Puebla, mostrando las principales localidades y carreteras (tomado de Canseco-Márquez y Gutiérrez Mayén, 2006).

Es probable que las *Geophis* del grupo *dubius* de Puebla sean simpátricas con *G. mutitorques*, especie para la cual hay varios registros en la Sierra Norte de Puebla (Downs, 1967), y con una especie no descrita de *Geophis* registrada para el municipio de Cuetzalan por Canseco-Márquez y Gutiérrez Mayén (2006). Los registros más cercanos del grupo *dubius* a los ejemplares examinados de *Geophis* de Puebla son los de *G. dubius* de “Jalapa, Veracruz” (Downs, 1967) y el de 4 km al SE de San Isidro Buenos Aires, Oaxaca, a unos 84 km y 239 km al SE del municipio de Cuetzalan, respectivamente. Sin embargo, Bogert y Porter (1966) consideran que el primer registro es dudoso, ya que aunque “Jalapa” es la localidad dada por Fischer (1886) como procedencia de un ejemplar que describió como *G. fuscus*, no especificó el estado, y hay al menos “una docena” de otras localidades con el mismo nombre en México, incluyendo dos en el estado de Oaxaca. Los siguientes registros más cercanos a la población de Puebla dentro del grupo *dubius* son los de *G. duellmani* y *G. juarezi*, ambos de la Sierra de Juárez en el norte de Oaxaca (Smith y Holland, 1969; Nieto-Montes de Oca, 2003), a unos 289 km al SE de Cuetzalan en línea recta. De esta manera, la población de de *Geophis* del grupo *dubius* del norte de Puebla representa el límite norteño en la distribución del grupo (Fig. 2).



**Figura 2.** Distribución geográfica en México de la población de *Geophis* del norte de Puebla (círculos con punto) y las especies morfológicamente más similares: *G. carinosus* (círculos cruzados), *G. dubius* (cuadrados con punto), *G. juarezi* (triángulo con punto), *G. immaculatus* (cuadrados cruzados) y *G. rostralis* (estrellas).

## **OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

### **Objetivo general**

El objetivo general de este trabajo es aclarar el *status* taxonómico de la población del grupo *Geophis dubius* del norte de Puebla.

### **Objetivos particulares**

Los objetivos particulares, derivados del anterior, son asignar la población a alguna especie descrita de *Geophis* o, de ser una nueva especie, describir la variación dentro del taxón y ampliar la información sobre su distribución.

### **Hipótesis**

Con base en los trabajos anteriores se hipotetiza que la población del grupo *dubius* del norte de Puebla representa una nueva especie.

## JUSTIFICACIÓN

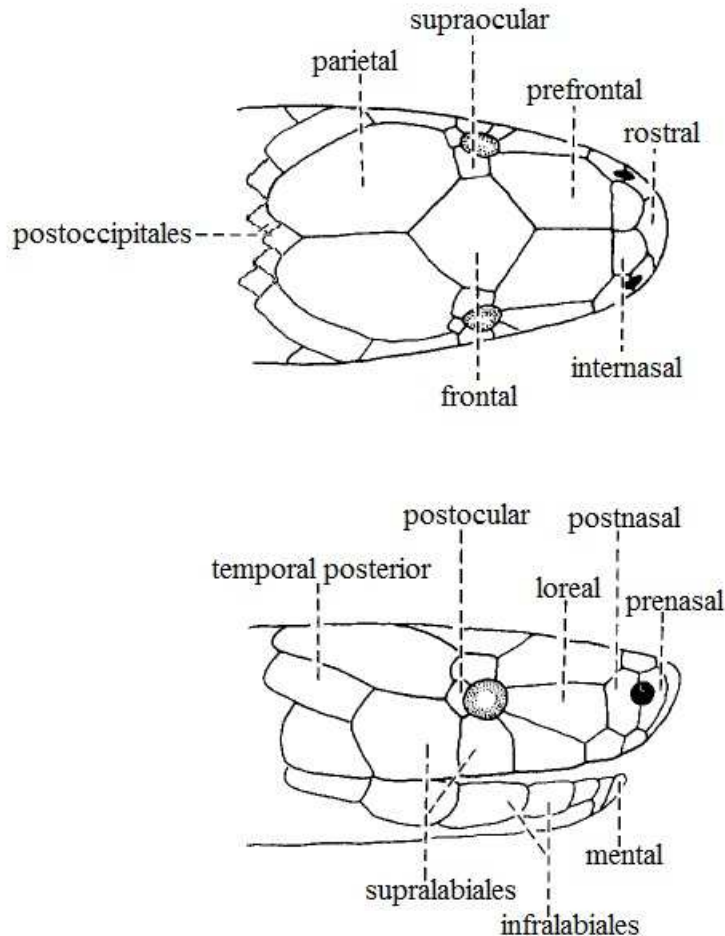
El *status* taxonómico de la población del grupo *Geophis dubius* del norte de Puebla ha sido por largo tiempo un problema taxonómico persistente. De pertenecer a una especie ya descrita se ampliaría la información sobre la distribución y variación de esa especie, mientras que si se trata de una nueva especie se estaría contribuyendo a aumentar el conocimiento de la biodiversidad mexicana. Adicionalmente, al encontrarse en solo una región, la cual se encuentra amenazada por la actividad humana, es probable que la población se encuentre en inminente peligro de extinción, por lo cual la aclaración de su situación podría contribuir a su conservación.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se revisó la morfología externa de todos los ejemplares disponibles de *Geophis* del norte de Puebla con una morfología similar a la del espécimen KU 39642, así como todos los ejemplares disponibles de *G. dubius*, la especie más similar al ejemplar de Puebla. Adicionalmente, se revisaron ejemplares de *G. carinosus*, *G. immaculatus* y *G. juarezi*. La comparación con las demás especies de *Geophis* se llevó a cabo mediante la revisión de literatura. Los acrónimos para las colecciones herpetológicas están basados en Sabaj Pérez (2010). La nomenclatura para las escamas (Fig. 3) y el conteo de escamas ventrales están basadas en Downs (1967) y Savage y Watling (2008). La revisión de la escutelación se realizó con la ayuda de un microscopio estereoscópico. Los caracteres bilaterales se registraron en ambos lados. Cuando la condición de un carácter dado no era idéntico en ambos lados, las condiciones en el lado izquierdo y derecho se muestran, en ese orden, separados por una diagonal (/). Las mediciones se realizaron con una regla y un calibre digital. La longitud de la cabeza se midió desde la punta del hocico hasta el extremo posterior de las parietales. Todas las dimensiones de las escamas fueron medidas a su máximo. Las descripciones de color y sus códigos (entre paréntesis) están basadas en Smithe (1975). Los caracteres de dentición se examinaron tras la extracción de la maxila y el ectopterigoide del cráneo y su limpieza en una solución diluida de hidróxido de sodio (NaOH). La diagnosis se basó en los ejemplares examinados y en la literatura relevante (Bogert y Porter, 1966; Downs, 1967; Campbell y Murphy, 1977; Savage, 1981; Campbell *et al.*, 1983; Restrepo y Wright, 1987; Smith y Chiszar, 1992; Smith y Flores-Villela, 1993; Lips y Savage, 1994; Wilson *et al.*, 1998; Pérez-Higareda *et al.*, 2001; Myers, 2003; Nieto-



Montes de Oca, 2003; Townsend, 2006; Townsend, 2009; Savage y Watling, 2008; Pavón-Vázquez *et al.*, 2011). La lista de los ejemplares examinados se da en el Anexo.



**Figura 3.** Nomenclatura de las escamas de la cabeza en *Geophis* utilizada en este trabajo (modificada de Downs, 1967).

La secuencia completa del gen mitocondrial Citocromo-b (*cyt-b*; 1116 pb) fue facilitada por Luis Canseco Márquez para los siguientes ejemplares: dos de la población de Puebla, uno de *G. carinosus*, cuatro de *G. dubius*, uno de *G. juarezi*, uno de *G. latifrontalis* y uno de *G. occabus*. No se examinaron cuatro ejemplares para los cuales se tiene una secuencia. Los datos de los ejemplares no examinados se dan en el Anexo. Se usó una secuencia de *Rhadinaea flavilata* de GenBank (número de acceso AF471078.1) para enraizar el árbol.

Las secuencias se alinearon usando el algoritmo ClustalW (Thompson *et al.*, 1994) incluido en el software MEGA5 (Tamura *et al.*, 2011). Usando el mismo software, se obtuvieron los modelos evolutivos que mejor se ajustaron a tres particiones del conjunto de datos, una por cada posición de codón, usando el criterio de información de Akaike (AIC). El modelo que mejor se ajustó a la primera y tercera particiones y a la segunda partición fueron el HKY+G y el TN93+G, respectivamente. Se llevó a cabo un análisis filogenético Bayesiano con el software Mr. Bayes 3.2 (Ronquist *et al.*, 2011). Se corrió el análisis por 5,000,000 de generaciones y con un muestreo de árboles cada 1000 generaciones, verificando que se alcanzara convergencia. El árbol de consenso estricto fue editado en FigTree (Rambaut, 2009). Los clados con probabilidades posteriores iguales o mayores a 0.95 se consideraron como bien soportados (Leaché y Reeder, 2002).

Finalmente, se obtuvieron las distancias genéticas no corregidas entre las secuencias individuales y entre las especies con el uso del software MEGA5 (Tamura *et al.*, 2011).

## RESULTADOS

### Morfología

La población de *Geophis* del grupo *dubius* del norte de Puebla muestra pequeñas diferencias morfológicas pero consistentes con respecto a otras especies de *Geophis*. Se diferencia de las demás especies del género por presentar el siguiente conjunto de caracteres: loreal más corta que la longitud combinada de la prenasal y postnasal; una escama postocular; una escama supraocular; quinta supralabial y parietal en contacto; escamas dorsales en 17 hileras, lisas a lo largo de todo el cuerpo o, de estar aquilladas, no anteriormente al cuarto posterior del cuerpo; 129–140 ventrales en hembras y 125–139 en machos; 26–31 subcaudales en hembras y 34–39 en machos; 159–170 ventrales más subcaudales en hembras y 161–174 en machos; 9 dientes maxilares, extremo anterior de la maxila sin dientes; dorso predominantemente oscuro; vientre predominantemente crema; cola corta en los machos. Particularmente, se diferencia de otras especies similares del grupo *dubius* de la siguiente manera: la ausencia de quillas marcadas a lo largo de una gran porción del cuerpo la diferencia de *G. carinosus* y *G. juarezi*, siendo la primera la especie a la que Downs asignó el ejemplar KU 39642; una loreal relativamente pequeña y un menor número de escamas ventrales y subcaudales la diferencia de *G. dubius*; un menor número de dientes maxilares, el tener la punta anterior de la maxila sin dientes y poseer más subcaudales en machos la diferencia de *G. immaculatus*; y una cola relativamente más corta y un menor número de subcaudales en machos la diferencia de *G. rostralis* (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Caracteres selectos en la población de *Geophis* del norte de Puebla y las especies morfológicamente más similares. El número entre paréntesis indica el tamaño de muestra. ND entre paréntesis indica que no se conoce el número de muestra a partir del cual se obtuvo el rango para el carácter. El signo + indica ejemplares con la cola incompleta.

	<i>Geophis</i> sp. Puebla <sup>a</sup>	<i>G. carinosus</i> <sup>b, c</sup>	<i>G. dubius</i> <sup>a</sup>	<i>G. immaculatus</i> <sup>a, c</sup>	<i>G. juarezi</i> <sup>b</sup>	<i>G. rostralis</i> <sup>d, e</sup>
Ventrales (♂)	125–139 (7)	116–123 (6)	137–149 (7)	129 (1)	114 (1)	126–132 (2)
Ventrales (♀)	129–140 (4)	125–136 (8)	137 (2)	130–134 (2)	118–124 (3)	–
Subcaudales (♂)	34–39 (6)	45–49 (6)	36–50 (7)	32 (1)	55 (1)	39+–43+ (3)
Subcaudales (♀)	26–31 (4)	37–43 (8)	26+–31 (2)	27–29 (2)	49 (1)	–
Ubicación de escamas aquilladas en el dorso	Ausentes o en el cuarto posterior del cuerpo	Dos tercios posteriores del cuerpo	Ausentes o sobre nivel de la cloaca	Ausentes	Mitad o dos tercios posteriores del cuerpo	Sobre nivel de la cloaca
Dientes maxilares	9 (2)	10–13 (ND)	11 (1)	12 (1)	11–13 (3)	11 (1)
Longitud de la cola / longitud total (♂)	0.15–0.18 (6)	0.23–0.24 (4)	0.17–0.21 (7)	0.17 (1)	0.24 (1)	0.20+–0.21+ (2)

<sup>a</sup> Datos obtenidos de los especímenes examinados

<sup>b</sup> Nieto-Montes de Oca (2003)

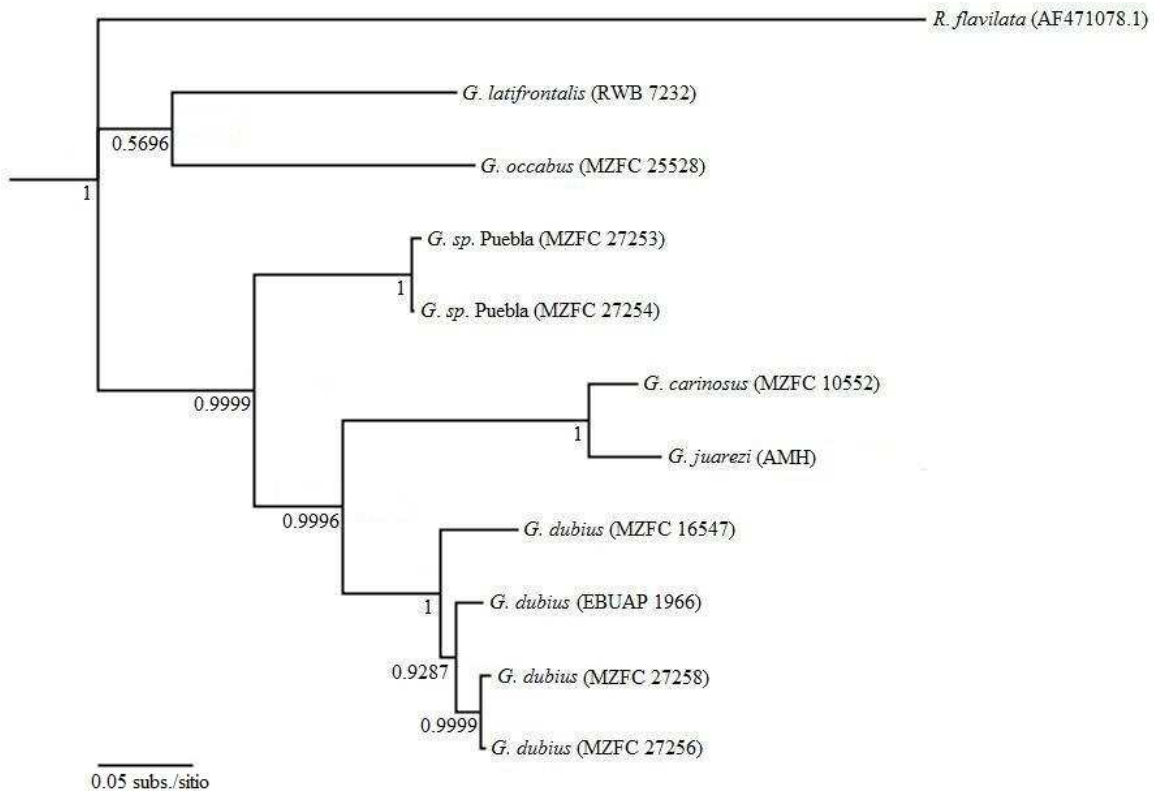
<sup>c</sup> Downs (1967)

<sup>d</sup> Campbell *et al.* (1983)

<sup>e</sup> Bogert y Porter (1966)

## Análisis Bayesiano

En el árbol bayesiano de consenso estricto (Fig. 4) se encontró que las dos secuencias de la población de *Geophis* de Puebla forman un clado con un alto valor de soporte (probabilidad posterior = 1). El grupo hermano de este clado se encuentra conformado por las otras especies del grupo *dubius* incluidas en el análisis: *G. carinosus*, *G. dubius* y *G. juarezi*. De esta manera, todas las especies del grupo *dubius* incluidas en este análisis forman un grupo monofilético con un alto valor de soporte (probabilidad posterior = 0.9999). Quedan excluidas de este clado las secuencias de las otras dos especies de *Geophis*: *G. latifrontalis*, del grupo *latifrontalis*, y *G. occabus*, del grupo *sieboldi*.



**Figura 4.** Árbol bayesiano de consenso estricto basado en las secuencias del gen mitocondrial *cyt-b*. Los números en los nodos indican las probabilidades posteriores. La longitud de las ramas es proporcional a la divergencia genética, con la barra horizontal inferior representando 0.05 sustituciones por sitio.

## Distancias genéticas

La distancia genética no corregida ( $p$ ) entre las dos secuencias de *Geophis* de Puebla es de 0.0065. Este valor es casi 19 veces menor que la distancia genética entre estas secuencias y su grupo hermano, conformado por *G. carinosus*, *G. dubius* y *G. juarezi* ( $p = 0.1222$ ). Adicionalmente, es casi 18 veces menor que la distancia genética que las separa de la morfológicamente similar *G. dubius* ( $p = 0.1144$ ; Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Distancias genéticas no corregidas entre la población de *Geophis* del norte de Puebla y otras especies del género.

	1	2	3	4	5	6
1- <i>G. carinosus</i>						
2- <i>G. juarezi</i>	0.0520					
3- <i>G. dubius</i>	0.1316	0.1289				
4- <i>G. sp. Puebla</i>	0.1374	0.1380	0.1144			
5- <i>G. latifrontalis</i>	0.1708	0.1787	0.1702	0.1579		
6- <i>G. occabus</i>	0.1782	0.1814	0.1556	0.1590	0.1578	

## CARACTERIZACIÓN DE LA NUEVA ESPECIE

Los resultados indican que la población de *Geophis* de la Sierra Norte de Puebla posee un conjunto de caracteres morfológicos y moleculares que permiten diferenciarla con respecto a cualquier otra especie del género, por lo cual de acuerdo a la definición de especie utilizada en este trabajo se le puede nombrar y describir como una nueva especie. A continuación procedo a caracterizar a la nueva especie y describir la variación presente en la muestra.

### *Geophis* sp.

(Figs. 5–6)

*Geophis rostralis* (Jan, 1865) en parte; Webb y Fugler (1957:33-36, Fig. 1)

*Geophis* cf. *rostralis* (Jan, 1865); Bogert y Porter, 1966

*Geophis carinosus* (Stuart, 1941) en parte; Downs (1967:81-83, Fig. 8)

*Geophis dubius* (Peters, 1861) en parte; Pérez-Higareda y Smith (1988:388-390)

*Geophis dubius* (Peters, 1861) en parte; ?Nieto-Montes de Oca (2003:572-585, Tablas 1, 2)

**Distribución:** Todos los ejemplares conocidos provienen de la región de la Sierra Norte de Puebla, México: cinco del municipio de Cuetzalan (uno [MZFC 27254] de 3.5 km al O de Xocoyolo [19° 59.432' N, 97° 33.325' W], 1225 msnm; uno [EBUAP 1021] de 2 km al NO de Xocoyolo, cerca de Vista Hermosa [19° 58.677' N, 97° 32.294' W], 1345 msnm; uno [EBUAP 521] de 5.5 km al SSO de Cuetzalan; uno [MZFC 27253] de ladera en Xocoyolo, rumbo al Río Apulco [19° 57' 57.6" N, 97° 32' 13.1" W]; y uno [EBUAP 1022] de La Loma del Chivo, vereda a Tacopixacta [19° 58.410' N, 97° 30.986' W], 1215 msnm); cuatro del

municipio de Tepango de Rodríguez (tres [CNAR 6886–6888] de Tepango de Rodríguez y uno [CNAR 6889] de 5 km al S de Tepango de Rodríguez); uno (KU 39642) de 16.09 km al SO de Villa Juárez (Xicoteppec de Juárez), y uno (CNAR 8233) de 3 km al N de Zacapoaxtla, rumbo a Cuetzalan.

**Caracteres diagnósticos:** *Geophis* sp. difiere de todas las especies en los grupos *championi* y *semidoliatus* y algunas especies en el grupo *chalybeus* (*G. dugesi*, *G. nigrocinctus*, y *G. tarascae*) y *sieboldi* (*G. bellus*, *G. betaniensis*, *G. brachycephalus*, *G. damiani*, *G. hoffmanni*, *G. laticollaris*, *G. nigroalbus*, *G. petersii*, *G. russatus*, *G. ruthveni*, *G. sallei*, *G. talamancae*, *G. tectus*, y *G. zeledoni*) por tener las escamas dorsales organizadas en 17 hileras (contra escamas dorsales organizadas en 15 hileras en las otras especies); de todas las especies en el grupo *latifrontalis* excepto por *G. blanchardi* y todas las especies en el grupo *omiltemanus* por tener la quinta supralabial y la parietal en contacto (contra quinta supralabial y parietal separadas por una temporal anterior en las otras especies); y de algunas especies en el grupo *dubius* (*G. carinosus* y *G. juarezi*) y las especies restantes del grupo *sieboldi* (*G. dunni*, *G. nasalis*, *G. occabus*, y *G. sieboldi*) por tener las escamas dorsales lisas a lo largo del cuerpo o, si se encuentran aquilladas, no anteriormente al cuarto posterior del cuerpo (contra al menos la mitad posterior del cuerpo aquillada en las otras especies).

*Geophis* sp. difiere de las especies restantes del grupo *chalybeus* de la siguiente manera: de *G. bicolor*, por tener una escama postocular (contra dos escamas postoculares en *G. bicolor*); y de *G. chalybeus* por tener menos ventrales en hembras (129–140,  $n = 4$ , contra 154–155,  $n = 3$ , en *G. chalybeus*) y menos subcaudales en hembras (26–31,  $n = 4$ , contra



38–41,  $n = 3$ , en *G. chalybeus*); y de la especie restante del grupo *latifrontalis*, *G. blanchardi*, por tener un vientre predominantemente crema (contra vientre a cuadros naranjas amarillentos y negros en *G. blanchardi*).

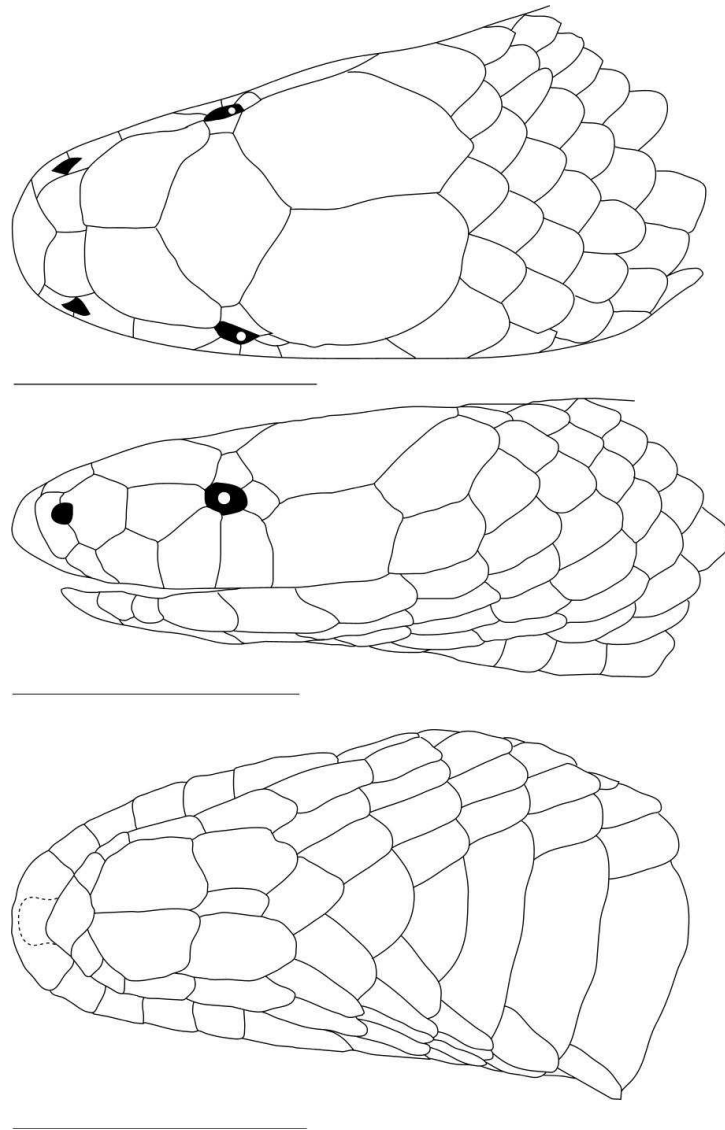
*Geophis* sp. difiere de las especies restantes del grupo *dubius* de la siguiente manera: de *G. anocularis*, *G. duellmani*, y *G. rhodogaster*, por tener una supraocular (contra supraocular ausente en las otras especies); de *G. dubius*, por tener las internasales y las prefrontales no fusionadas (internasales y prefrontales usualmente fusionadas en *G. dubius*), por tener la loreal más corta que las longitudes combinadas de la prenasal y la postnasal (contra loreal ligeramente más larga que las longitudes combinadas de la prenasal y la postnasal en *G. dubius*) y por usualmente tener menos ventrales en machos (125–139,  $n = 7$ , contra 137–149,  $n = 7$ , en *G. dubius*) y menos subcaudales en machos (34–39,  $n = 6$ , contra 36–50,  $n = 7$ , en *G. dubius*); de *G. fulvoguttatus*, por tener un dorso predominantemente oscuro (contra manchas dorsales irregulares rojas o amarillas presentes en *G. fulvoguttatus*); de *G. immaculatus*, por tener menos dientes maxilares (9,  $n = 2$ , contra 12,  $n = 2$ , en *G. immaculatus*), por tener el primer diente posterior a la punta anterior de la maxila (contra primer diente en la punta anterior de la maxila en *G. immaculatus*), más subcaudales en machos (34–39,  $n = 6$ , contra 31,  $n = 1$ , en *G. immaculatus*), y por tener las gulares medias y ventrales predominantemente cremas (contra gulares medias y ventrales predominantemente obscuras en *G. immaculatus*); de *G. nephodrymus*, por tener un mayor número total de segmentos en machos (161–174,  $n = 6$ , contra 151–160,  $n = 6$ , en *G. nephodrymus*); y de *G. rostralis*, por tener una proporción longitud de la cola / longitud total menor en machos (0.15–0.18,  $n = 6$ , contra 0.20–0.21,  $n = 2$ , ambos especímenes con la cola incompleta, en *G. rostralis*) y usualmente menos subcaudales en machos (34–39,  $n$

= 6, contra 39–43,  $n = 3$ , valores menor y mayor del intervalo correspondiendo a ejemplares con la cola incompleta, en *G. rostralis*).

**Descripción (Fig. 5):** A continuación se describe al ejemplar MZFC 27254 al considerar que posee la morfología típica de la nueva especie. Condiciones diferentes a las aquí descritas se mencionan en la sección de variación. Hembra subadulta; longitud de la cabeza = 7.56 mm, longitud hocico-cloaca (LHC) = 249 mm, longitud de la cola = 36 mm. Cabeza ligeramente distinguible del cuerpo; hocico largo, contenido 2.4/2.2 veces en la cabeza, redondeado en vista dorsal, proyectándose anteriormente mucho más allá de la mandíbula inferior; rostral tan ancha como alta, porción visible en vista dorsal 0.4 veces tan larga como su distancia a la frontal, 1.5 veces tan larga como la sutura común de las internasales, margen posterior aproximadamente al nivel del margen anterior de los nostrilos; internasales más anchas que largas (ancho / longitud = 1.2), puntas anteriores redondeadas, en contacto lateral con la prenasal y la postnasal, su longitud y sutura común aproximadamente 0.7 y 0.4 veces el largo de la sutura común de las prefrontales, respectivamente; prefrontales en contacto lateral con la postnasal y la loreal, su longitud aproximadamente 0.6/0.7 veces el largo del hocico, su sutura común aproximadamente 0.6 veces la longitud de la frontal; frontal más ancha que larga (ancho / longitud = 1.2), angulada anteriormente; supraocular grande, en contacto amplio con la prefrontal y la parietal, en contacto angosto con la postocular y la frontal, aproximadamente del mismo largo que el diámetro horizontal del ojo, 0.5/0.4 veces el largo de la loreal, conformando aproximadamente los tres cuartos posteriores del margen dorsal de la órbita, margen ventral no proyectándose más allá de los bordes anterior y posterior de la órbita; parietales 1.5/1.6 veces más largas que anchas, su longitud aproximadamente 0.5 veces el largo de la cabeza,

su sutura común 1.1 veces el largo de la frontal; una postocular, 1.3 veces más ancha que larga, ligeramente más pequeña que la supraocular; nasal dividida; postnasal 1.5/1.7 veces el largo de la prenasal; longitud combinada de la prenasal y la postnasal aproximadamente 1.1 veces la longitud de la loreal; loreal 1.3 veces más larga que alta, contenida 2.3/2.4 veces en la longitud del hocico, 2.0/2.1 veces el largo del diámetro horizontal del ojo, margen dorsal ligeramente convexo; ojo pequeño, contenido 4.9/5.4 veces en la longitud del hocico, su diámetro vertical 0.5 veces el largo que su distancia al labio; supralabiales 6/6, primera y segunda en contacto con la postnasal, segunda y tercera en contacto con la loreal, tercera y cuarta entrando a la órbita, quinta la más grande, en contacto con la parietal; margen ventral de la tercera supralabial 1.3 veces el largo de la segunda supralabial; margen ventral de la quinta supralabial 1.9 veces el largo de la cuarta supralabial, 1.1/1.2 veces el largo de la sexta supralabial; temporal anterior ausente; una temporal posterior, separando a la sexta supralabial de la parietal; temporales posteriores separadas posteriormente una de otra por cuatro postoccipitales en contacto con las parietales; temporal posterior aparentemente fusionada con una postoccipital en cada lado. Mental 1.2 veces más ancha que larga, puntiaguda anteriormente, en contacto con los escudos geniales anteriores; infralabiales 6/6, primera a tercera en contacto con los escudos geniales anteriores, tercera y cuarta en contacto con los escudos geniales posteriores; escudos geniales anteriores 2.1/2.3 veces más largos que anchos, 1.2 veces el largo de los escudos geniales posteriores; escudos geniales posteriores separados el uno del otro por una escama gular media; cuatro escamas gulares medias; tubérculos pequeños y dispersos en la mental y primer par de infralabiales, desapareciendo de manera gradual posteriormente.

Dorsales en 17-17-17 hileras, lisas a excepción de quillas débiles sobre la región de la cloaca; fasetas apicales apenas visibles en algunas escamas sobre la cloaca; 136 ventrales; escudo subcloacal único; 26 subcaudales pareadas.



**Figura 5.** Vista dorsal (arriba), lateral izquierda (en medio) y ventral (abajo) de la cabeza de *Geophis* sp. (MZFC 27254). Las barras horizontales representan 5 mm.

Coloración (en preservación): Patrón general de coloración bicolor. Superficies dorsal y lateral de la cabeza, cuerpo y cola predominantemente oscuras; superficie ventral de la

cabeza y cuerpo predominantemente clara; superficie ventral de la cola bandeada. Superficies dorsal y lateral de la cabeza Glaucous (79). Color de fondo de la mental, escudos geniales y gulares medias Pale Horn (92); mental y escudos geniales moteados con Glaucous (79). Dorsales en el quinto anterior del cuerpo Glaucous (79), cada dorsal con el borde Fuscous (21); superficie dorsal de los cuatro quintos posteriores del cuerpo Fuscous (21), cada dorsal con el borde Raw Umber (23); superficie lateral de los cuatro quintos posteriores del cuerpo Raw Umber (23); cada escama de la primera hilera de dorsales con un punto Pale Horn (92); puntos más grandes en la porción anterior del cuerpo. Color de fondo de las ventrales Pale Horn (92); margen lateral de las ventrales en el quinto anterior del cuerpo Glaucous (79); margen lateral de las ventrales en los cuatro quintos posteriores del cuerpo Raw Umber (23); margen anterior de cada ventral en los tres cuartos posteriores del cuerpo moteado con Raw Umber (23), formando bandas angostas y discontinuas. Superficie dorsal de la cola Fuscous (21); superficie lateral Raw Umber (23). Margen lateral de las subcaudales Raw Umber (23); subcaudales bandeadas; porción anterior de cada subcaudal Raw Umber (23), porción posterior Pale Horn (92).

Coloración (en vida): Se desconoce la coloración en vida del ejemplar MZFC 27254. Las superficies dorsal y lateral de la cabeza, cuerpo y cola en MZFC 27253 (Fig. 6) eran Dusky Brown (19), con un brillo iridiscente a lo largo del cuerpo. Sin embargo, el espécimen puede que haya estado cerca de la muda, período durante el cual la coloración cambia (ver abajo).



**Figura 6.** *Geophis* sp. en vida (MZFC 27253).

**Dentición:** La descripción aquí dada está basada en la dentición del lado izquierdo del espécimen EBUAP 1021. Maxila extendiéndose anteriormente al nivel de la sutura entre la segunda y tercera supralabiales; cuarto posterior de la maxila curvado ventralmente en vista lateral; punta anterior de la maxila sin dientes, puntiaguda; 9 dientes maxilares, recurvados; dientes ligeramente más largos a la mitad de la maxila; pestaña grande proyectándose medialmente a la mitad de la maxila; extremo posterior de la maxila comprimido lateralmente formando un reborde de tamaño moderado. Extremo anterior del ectopterigoideo bifurcado; una rama larga, comprimida; la otra corta, roma. La dentición en KU 39642 no muestra variación con respecto a la de EBUAP 1021.

**Variación:** En esta sección se excluyó un macho con la cola incompleta de las cuentas de subcaudales y cuentas segmentales totales y del cálculo de la proporción longitud de la cola / longitud total.

Escutelación: Postoccipitales en contacto con las parietales separando las temporales posteriores 5–7,  $X = 5.3$  (5, en ocho especímenes; 6, en uno; 7, en uno); segunda y tercera supralabiales fusionadas en el lado izquierdo en un ejemplar (KU 39642); mental separada de los escudos geniales anteriores por el primer par de infralabiales en cuatro especímenes, mental y escudos geniales anteriores en contacto en seis; escudos geniales posteriores en contacto medial el uno con el otro y separados por una escama gular media en cinco especímenes cada uno; gulares medias 1–4,  $X = 2.8$  (1, en un espécimen; 2, en uno; 3, en siete; 4, en uno); ventrales 129–140,  $X = 134.3$ ,  $n = 3$ , en hembras, 125–139,  $X = 132$ ,  $n = 7$ , en machos; subcaudales 30–31,  $X = 30.3$ ,  $n = 3$ , en hembras, 34–39,  $X = 35.8$ ,  $n = 6$ , en machos; cuentas segmentales totales 159–170,  $X = 164.7$ ,  $n = 3$ , en hembras, 161–174,  $X = 166.7$ ,  $n = 6$ , en machos. Escamas dorsales lisas en tres especímenes, ligeramente aquilladas sobre la región de la cloaca en tres especímenes, ligeramente aquilladas en el quinto posterior del cuerpo y en la cola en dos, ligeramente aquilladas en el cuarto posterior del cuerpo y en la cola en uno (KU 39642, ver abajo) y distintivamente aquilladas en el cuarto posterior del cuerpo y en la cola en uno (CNAR 8233). Fosetas apicales evidentes en un espécimen; no evidentes en nueve (incluyendo KU 39642, ver abajo).

Coloración (en preservación): Excepto por un espécimen (KU 39642), todos los ejemplares muestran un patrón de coloración muy similar al de MZFC 27254. El ejemplar mencionado es el más viejo de la muestra y quizás por esa razón muestra un color café pálido uniforme. En un espécimen (MZFC 27253), el dorso (Blackish Neutral Gray, color 82) era más opaco que en MZFC 27254. Esto puede deberse a que se encontraba cerca de la muda al momento de ser recolectado, ya que algunas regiones del dorso se encuentran descarapeladas revelando un color igual al del dorso de MZFC 27254. En seis especímenes,

no se forman bandas oscuras en las ventrales; sin embargo, el pigmento oscuro invade gradualmente una porción mayor del margen anterior de las ventrales al acercarse a la porción posterior del cuerpo. El pigmento oscuro que invade las ventrales y subcaudales de EBUAP 1022 (Grayish Horn, color 91) es más claro que el de MZFC 27254.

**Observaciones:** Como lo señala Nieto-Montes de Oca (2003), la declaración de Downs (1967) de que el espécimen KU 39642 posee dorsales fuertemente aquilladas y fosetas apicales evidentes es un error. De hecho, al examinar el espécimen, se constató que posee escamas dorsales ligeramente aquilladas en el cuarto posterior del cuerpo y que no posee fosetas apicales evidentes.

**Ecología:** La Sierra Norte de Puebla se caracteriza por su escabrosidad, profundas depresiones y numerosos saltos y cascadas (Ruiz, 1987). La vegetación dominante es bosque de pino en las elevaciones altas y bosque de encino a menor altitud. La región es muy favorecida por las lluvias que traen los llamados “nortes” y los ciclones provenientes del Golfo de México, lo cual ocasiona una alta humedad constante y por lo tanto la presencia de neblina en la zona montañosa (SEP, 1992).

*Geophis* sp. sólo se conoce de bosque mesófilo de montaña (Fig. 7), que ocupa sólo el 0.22% de la superficie del estado de Puebla. Desafortunadamente, este tipo de vegetación se ha visto reducido un 90% de su extensión original, sobre todo debido a las plantaciones de café (INEGI, 1985; Flores Villela y Gerez, 1994). El clima en el 99.6% del municipio de Cuetzalan del Progreso es semicálido con lluvia durante todo el año. La temperatura media anual es de 19°C, alcanzando su pico más alto (24°C) en mayo (SECTUR, 1993). El



municipio de Cuetzalan se localiza en la cuenca del Río Tecolutla. El Río Apulco es el principal río en las cercanías de Xocoyolo, aunque numerosos arroyos corren a lo largo del municipio (Canseco-Márquez y Gutiérrez Mayén, 2006). Acorde con los hábitos reservados de las especies del género, el ejemplar MZFC 27254 se encontró dentro del tronco caído de un helecho arborescente.



**Figura 7.** Bosque mesófilo de montaña en las cercanías de Xocoyolo (tomado de Canseco-Márquez y Gutiérrez Mayén, 2006).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Al ampliar el tamaño de muestra de la población de *Geophis* del grupo *dubius* del Norte de Puebla (por un largo tiempo representada sólo por el espécimen KU 39642), se observó que, aunque superficialmente es muy similar a otras especies del grupo *dubius*, existen elementos suficientes para considerarla como una especie distinta, ya que es diagnosticable morfológica y molecularmente.

Aunque las diferencias morfológicas entre *Geophis* sp. y algunas especies del grupo *dubius* (i.e., *G. dubius*, *G. rostralis* y *G. immaculatus*) son pequeñas, son también, sin embargo, consistentes. Adicionalmente, el distanciamiento genético entre la nueva especie y las otras especies del grupo es considerable, como sería de esperarse al estar aislada por barreras geográficas y ecológicas. Lo más probable es que estemos observando un caso de especiación alopátrica, donde la presencia de una barrera geográfica, la deriva génica y el proceso de adaptación a ambientes locales lleva eventualmente e indirectamente al aislamiento reproductivo como un producto derivado de las diferencias acumuladas por selección natural y deriva génica (Givnish y Sytsma, 1997). Sin embargo, la divergencia genética en este caso no viene acompañada de una gran diferenciación morfológica. Esto es explicable por conservadurismo de nicho, ya que especies que mantienen nichos ecológicos muy similares mantienen una morfología similar (Bond *et al.*, 2001). Este patrón ha sido observado en otro tipo de organismos, como por ejemplo peces (Santos *et al.*, 2006) y arácnidos (Bond *et al.*, 2001; Derkarabetian *et al.*, 2011). En este caso, las especies estudiadas han mantenido el hábito fosorial y la preferencia por hábitats húmedos y sombreados.

*Geophis* sp. muestra la mayoría de los caracteres propuestos por Downs (1967) en su definición del grupo *dubius* y modificada por Nieto-Montes de Oca (2003). Sólo difiere de esta definición por tener individuos con menos subcaudales y una cola relativamente más corta (longitud de la cola 15.3–17.6% y 12.6–15% de la longitud total en machos y hembras, respectivamente) que otros miembros del grupo (27–43 subcaudales en hembras y longitud de la cola 16.0–23.9% de la longitud total en machos, 13.6–19.5% de la misma longitud en hembras, en los demás miembros del grupo). Adicionalmente, *G.* sp. forma un grupo monofilético con las demás especies secuenciadas del grupo. Entonces, la inclusión de *G.* sp. en el grupo está justificada. Sin embargo, esto no implica que el grupo *dubius* sea monofilético, ya que para probar la monofilia del grupo habría que hacer un muestreo mucho más extenso de poblaciones y taxa.

El espécimen ilustrado por Jan (1865) como *Elapoides rostralis* difiere de los especímenes de *Geophis* del sur de Oaxaca actualmente asignados a *G. rostralis* en que tiene las internasales separadas por la rostral, que contacta a las prefrontales, mientras que los otros ejemplares tienen las internasales en contacto. Adicionalmente, no hay ni localidad tipo ni holotipo de *G. rostralis*. De esta manera, la asignación de estos ejemplares a *G. rostralis* es poco fiable, y pudiera ser que más bien representen una especie no descrita.

La importancia de identificar los complejos de especies crípticas para propósitos de la conservación no puede ser subestimada (Bickford *et al.*, 2007). Por ejemplo, al utilizar caracteres morfológicos, ecológicos, bioacústicos y genéticos en un grupo de ranas de Sri Lanka se descubrió que 18 especies nominales ocultaban en realidad la sorprendente

diversidad de más de 100 especies (Meegaskumbura *et al.*, 2002). Stuart *et al.* (2006) descubrieron que dos especies nominales de rana del sureste de Asia en realidad eran un complejo conformado por 14 especies. Aunque la distribución geográfica de las dos especies era amplia, la distribución de las especies biológicas es más reducida, haciéndolas más susceptibles a la extinción. Prevenir la pérdida del hábitat es quizás el mayor reto para la conservación de la biodiversidad global y la priorización de los hábitats para conservación usualmente depende de estimados de riqueza y endemismo. El descubrimiento de patrones geográficos y relacionados al hábitat en la distribución de las especies crípticas puede por lo tanto revelar áreas desconocidas de endemismo y diversidad que pueden promover la reconsideración de ciertos hábitats o sitios para la conservación (Bickford *et al.*, 2007). Las especies crípticas plantean dos problemas para la conservación: especies ya consideradas en riesgo o amenazadas puede que en verdad estén compuestas por varias especies aún más raras y especies diferentes pueden requerir de diferentes estrategias de conservación (Schönrogge *et al.*, 2002). Por ejemplo, usando DNA mitocondrial y cariotipos, se descubrió que una de las cuatro subespecies descritas del lémur *Lepilemur septentrionalis* es en realidad una especie con distribución restringida, que incluye aproximadamente 150 individuos y sin protección legal (Ravaoarimanana *et al.*, 2004).

Si nos encontramos ante un caso de conservadurismo de nicho, también tendría repercusiones adicionales en la conservación. Si las especies de *Geophis* relacionadas con la nueva especie sólo pueden distribuirse en hábitats muy restringidos y particulares (en este caso bosques de montaña húmedos y con una abundante cobertura vegetal), entonces son más vulnerables a la extinción por perturbación del hábitat. Si a esto sumamos que el

bosque mesófilo de montaña (BMM) es muy probablemente el ecosistema más amenazado de México (Challenger, 1998), entonces nos encontramos ante una especie que requiere de protección legal inmediata. Aunque se estima que menos del 1% de la superficie nacional está cubierta por BMM, el BMM es el ecosistema que alberga la mayor cantidad de especies de flora y fauna en relación a su área (Challenger, 1998). Los BMM también son reconocidos como sistemas prioritarios para la conservación y restauración debido al papel vital que desempeñan en el mantenimiento de los ciclos hidrológicos y de nutrientes (Hamilton *et al.*, 1995). Particularmente, los BMM de Cuetzalan se encuentran muy fragmentados y degradados, a la vez que se encuentran amenazados por una densidad poblacional alta con grados de marginación elevados. Esto origina que las oportunidades de conservación del área sean bajas, pudiendo jugar un papel importante el nivel de conocimiento que se adquiera de la misma, por lo cual ha sido clasificada como una subregión de alta prioridad para la conservación (CONABIO, 2010). Además, la presencia de especies endémicas en la región como por ejemplo *Pseudoeurycea quetzalanensis*, *Celestus legnotus*, *Tantilla robusta* y la nueva especie de *Geophis* hacen suponer que nos encontramos ante un área de vital importancia para la conservación.

Los resultados aquí obtenidos muestran que una alta divergencia genética puede estar relacionada con una poca divergencia morfológica en *Geophis* y que la evidencia molecular puede ser importante para revelar especies crípticas en el género. Trabajo de campo extensivo, examen morfológico meticuloso y análisis moleculares seguramente revelarán una considerable diversidad adicional dentro del género. El reconocimiento de esta diversidad puede jugar un papel vital para la sobrevivencia de las especies de *Geophis* y para la delimitación de áreas y estrategias para la conservación.

## LITERATURA CITADA

Ávila, S. A. 1987. Algunos aspectos etnoherpetológicos de un municipio totonaco de la Sierra Norte de Puebla: Tepango de Rodríguez. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala-UNAM, México. 96 p.

Bickford, D., D. J. Lohman, N. S. Sodhi, P. K. L. Ng, R. Meier, K. Winker, K. K. Ingram e I. Das. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *TRENDS in Ecology and Evolution* 22:148–155.

Bogert, C. M. y A. P. Porter. 1966. A new species of *Geophis* (Serpentes, Colubridae) from the state of Colima, Mexico. *American Museum Novitates* 2260:1–10.

Bond, J. E., M. Hedin, M. G. Ramírez y B. D. Opell. 2001. Deep molecular divergence in the basence of morphological and ecological change in the Californian coastal dune endemic trapdoor spider *Aptostichus simus*. *Molecular Ecology* 10:899–910.

Camarillo, R. J. L. 1995. Distribution records for some amphibians and reptiles from Mexico. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 31:195–197.

Camarillo, R. J. L. y R. C. Aguilar. 1995. Noteworthy distributional records for some mexican amphibians and reptiles. *Southwestern Herpetologists Society* 22:5–6.

Campbell, J. A. y J. L. Camarillo. 1994. A new lizard of the genus *Diploglossus* (Anguidae: Diploglossinae) from Mexico, with a review of the Mexican and Northern Central American species. *Herpetologica* 50:193–209.

Campbell, J. A. y J. B. Murphy. 1977. A new species of *Geophis* (Reptilia, Serpentes, Colubridae) from the Sierra de Coalcomán, Michoacán, Mexico. *Journal of Herpetology* 11:397–403.

Campbell, J. A., L. S. Ford y J. P. Karges. 1983. Resurrection of *Geophis anocularis* Dunn with comments on its relationships and natural history. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences* 86:38–47.

Canseco-Marquez, L. y G. Gutiérrez-Mayén. 1998. Geographic distribution: *Laemanctus serratus*. *Herpetological Review* 29:51.

Canseco-Márquez, L. y G. Gutiérrez Mayén. 2006. Herpetofauna del Municipio de Cuetzalan del Progreso, Puebla. En: Ramírez-Bautista A., L. Canseco-Márquez y F. Mendoza-Quijano (eds.). *Inventarios herpetofaunísticos de México: Avances en el conocimiento de su biodiversidad*. Sociedad Herpetológica Mexicana, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México. 180–196 pp.

Canseco-Márquez, L., G. Gutiérrez-Mayén y J. Salazar-Arenas. 2000. New records and range extension for amphibians and reptiles from Puebla, Mexico. *Herpetological Review* 31:259–263.

Canseco-Márquez, L., J. R. Mendelson, III., y G. Gutiérrez-Mayén. 2002. A new species of large *Tantilla* (Squamata:Colubridae) from the Sierra Madre Oriental of Puebla, Mexico. *Herpetologica* 58:492–497.

Canseco-Marquez, L., F. Mendoza-Quijano y G. Gutierrez-Mayen. 2004. Análisis de la distribución de la Herpetofauna. En: Luna, I., J.J. Morrone y D. Espinosa (eds.). *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., México. 417–437 pp.

Challenger, A. 1998. La zona ecológica templada húmeda (el bosque mesófilo de montaña). En: CONABIO. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México, Pasado, Presente y Futuro*. CONABIO, México. 443–518 pp.

CONABIO. 2012. Consultado el 8 de febrero de 2013. Biodiversidad Mexicana. [http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/gran\\_familia/animales/reptiles/reptiles.html](http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/gran_familia/animales/reptiles/reptiles.html)

CONABIO. 2010. *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. CONABIO, México, D.F., México. 197 pp.

Cracraft, J. 2002. The seven great questions of systematic biology: An essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 127–144.



Craw, R. 1988. Panbiogeography: Method and Synthesis in Biogeography. En: A.A. Myers y P.S. Giller (eds.). Analytical Biogeography: an Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido. Cap 13: 405–435.

Derkarabetian, S., D. B. Steinmann y M. Hedin. 2010. Repeated and time-correlated morphological convergence in cave-dwelling harvestmen (Opiliones, Laniatores) from montane western North America. PLoS One 5:e10388.

Downs, F. L. 1967. Intrageneric relationships among colubrid snakes of the genus *Geophis* Wagler. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan 131:1–193.

Duellman, W. E. 1970. The Hylid frogs of Middle America. Monographs of the Museum of Natural History, the University of Kansas 1:1–753 pp.

Fischer, J. G. 1886. Herpetologische notizen. Abhandlungen Des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg 9:1–19.

Flores-Villela, O. 1991. Análisis de la distribución de la Herpetofauna de México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias-UNAM, México, D.F., México. 269 p.

Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna Mexicana. Special Publications Carnegie Museum of Natural History 17:1–73.

Flores-Villela, O. y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20:115–144.

Flores Villela, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México, vegetación y uso del suelo. 2a edición. UNAM, CONABIO, México. 439 p.

García-Vázquez, U. O., L. Canseco-Márquez, G. Gutiérrez-Mayén y M. Trujano-Ortega. 2009. Actualización del conocimiento de la fauna herpetológica en el estado de Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 17:12–36.

Givnish, T. J. y K. J. Sytsma. 1997. *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 605 pp.

Gutiérrez Mayén, G. 2000. Anfibios y reptiles del municipio de Cuetzalan del Progreso, Puebla. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Escuela de Biología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L283, México, D.F., México.

Gutiérrez-Mayén, G. y J. A. Salazar. 2006. Herpetofauna de los municipios de Camocuautla, Zapotitlán de Méndez y Huitzilán de Serdán, de la Sierra Norte de Puebla. En: Ramírez-Bautista A., L. Canseco-Márquez y F. Mendoza-Quijano (eds.). *Inventarios herpetofaunísticos de México: Avances en el conocimiento de su biodiversidad*. Sociedad

Herpetológica Mexicana, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.  
197–223 pp.

Gutiérrez-Mayén, M. G., L. Canseco-Márquez., U. O. García-Vázquez y C. A. Hernández-  
Jiménez. 2011. Anfibios y Reptiles. En: Biodiversidad de Puebla. Estudio de Estado.  
CONABIO, México, D.F., México. 152-158 pp

Halfpeter, G. (comp.). 1998. La Diversidad Biológica de Iberoamérica. II. Volumen Especial  
Acta Zoológica Mexicana, nueva serie. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz,  
México. 337 p.

Hall, B. G. 2011. Phylogenetic Trees Made Easy: A how-to Manual. 4ta Edición. Sinauer  
Associates, Massachusetts, EUA. 282 p.

Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Skatena (eds.) 1995. Tropical montane cloud forests,  
ecological studies vol.110, Springer Verlag, Nueva York. 407 p.

Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, Illinois,  
EUA.

Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. Annual  
Revision of Ecology and Systematics 18:23–42.

INEGI. 1985. Cuetzalan, Estado de Puebla. Cuaderno Estadístico Municipal. INEGI, México. 113 p.

INEGI. 1987. Síntesis Geográfica, Nomenclator y Anexo Cartográfico del estado de Puebla. INEGI, México. 56 p.

Jan, G. 1865. Livraison 12. En: G. Jan, and F. Sordelli (eds). Iconographie Générale des Ophidiens. Tome Premier (Livrais 1 a 17). J. B. Bailliére et Fils, Francia.

Leaché, A. D. y T. W. Reeder. 2002. Molecular systematics of the Eastern Fence Lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood and Bayesian approaches. *Systematic Biology* 51:44–68.

Lips, K. R. y J. M. Savage. 1994. A new fossorial snake of the genus *Geophis* (Reptilia: Serpentes: Colubridae) from the Cordillera de Talamanca of Costa Rica. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 107:410–416.

Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. En: Claridge, M. F., H. A. Dawah y M. R. Wilson (eds). *Species: The units of biodiversity*. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido. 381–424 pp.

Meegaskumbura M, F. Bossuyt, R. Pethiyagoda, K. Manamendra-Arachchi, M. Bahir, M. C. Milinkovitch y C. J. Schneider. 2002. Sri Lanka: an amphibian hot spot. *Science* 298: 398.

Müller, J. y R. Reisz. 2006. The phylogeny of early Eureptiles: Comparing parsimony and bayesian approaches in the investigation of a basal fossil clade. *Systematic Biology* 55:503–511.

Myers, C. W. 1974. The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of a new world snake. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 153:1–262.

Myers, C. W. 2003. Rare snakes—Five new species from eastern Panama: Reviews of northern *Atractus* and southern *Geophis* (Colubridae: Dipsadinae). *American Museum Novitates* 3391:1–47.

Nelson , G. J. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, Nueva York, EUA.

Nieto-Montes de Oca, A. 2003. A new species of the *Geophis dubius* group (Squamata: Colubridae) from the Sierra de Juárez of Oaxaca, Mexico. *Herpetologica* 59:572–585.

Ochoa Ochoa, L. M. y O. A. Flores Villela. 2006. *Áreas de Diversidad y Endemismo de la Herpetofauna Mexicana*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., México. 26 pp.

Pagel, M. 1999. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology* 48:612–622 .

Parra-Olea, G., L. Canseco-Márquez y M. García-Paris. 2004. A morphologically distinct new species of *Pseudoeurycea* (Caudata: Plethodontidae) from the Sierra Madre Oriental of Puebla, Mexico. *Herpetologica* 60:78–84.

Pavón-Vázquez, C. J., U. O. García-Vázquez, J. C. Blancas-Hernández y A. Nieto-Montes de Oca. 2011. A New Species of the *Geophis sieboldi* Group (Squamata: Colubridae) Exhibiting Color Pattern Polymorphism from Guerrero, Mexico. *Herpetologica* 67:332–343.

Pérez-Higareda, G. y H. M. Smith. 1988. Notes on two species of *Geophis* (Serpentes) of southern Mexico. *Southwestern Naturalist* 33:388–390.

Pérez-Higareda, G., H. M. Smith y M. A. López-Luna. 2001. A new *Geophis* (Reptilia: Serpentes) from southern Veracruz, Mexico. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 37:42–48.

Peters, W. 1861. Mittheilung über neue Schlangen des königlichen zoologischen Museums. *Monatsberichte der Königlichen Preuss, Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1861:922–925.

Queiroz, K. 2007. Species Concepts and Species Delimitation *Systematic Biology* 56:879–886.

Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds). 1993. Biological diversity of Mexico: Origins and Distributions. Oxford University Press, Nueva York, EUA. 812 p.

Rambaut, A. 2009. Consultado el 3 de noviembre de 2012.

<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Reino Unido.

Ravaoarimanana, I. A., R. Tiedemann, D. Montagnon y Y. Rumpler. 2004. Molecular and cytogenetic evidence for cryptic speciation within a rare endemic Malagasy lémur, the Northern Sportive Lemur (*Lepilemur septentrionalis*). Molecular Phylogenetics and Evolution 31:440–448.

Ramírez-Pulido, J. y A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica en México. En: Diversidad Biológica en México. Gío-Argaéz R. y E. López-Ochoterena (eds.). Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 44:413-427.

Restrepo, T. J. H. y J. W. Wright. 1987. A new species of the colubrid snake genus *Geophis* from Colombia. Journal of Herpetology 21:191–196.

Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard y J. P. Huelsenbeck. 2011. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Systematic Biology 61:539–542.

Ruiz, L. A. 1987. Cafeticultura y economía campesina en una comunidad totonaca de la Sierra Norte de Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Antropología e Historia INAHSEP, México D.F., México. 215 p.

Sabaj Pérez, M. H. (Ed.). 2010. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: an Online Reference. Version 1.5 (4 Oct 2010). Consultado el 3 de noviembre de 2012. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Washington, DC, EUA.

Santos, S., T. Hrbek, I. P. Farias, H. Schneider e I. Sampaio. 2006. Population genetic structuring of the King weakfish, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), in Atlantic coastal waters of South America: deep genetic divergence without morphological change. *Molecular Ecology* 15:4361–4373.

Savage, J.M. 1981. A new species of the secretive colubrid snake genus *Geophis* from Costa Rica. *Copeia* 1981:549–553.

Savage, J. M., y J. I. Watling. 2008. Not so rare snakes: a revision of the *Geophis sieboldi* group (Colubridae: Dipsadinae) in lower Central America and Colombia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 153:561–599.

Schönrogge, K., B. Barr, J. C. Wardlaw, E. Napper, M. G. Gardner, J. Breen, G. W. Elmes y J. A. Thomas. 2002. When rare species become endangered: cryptic speciation in myrmecophilous hoverflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 75:291–300.



Schuh, R. T. 2000. Biological Systematics. Principles and Applications. Cornell University Press, Nueva York, EUA. 3 pp.

SECTUR. 1993. Apuntes de los archivos generales del turismo del Estado de Puebla.

SECTUR, Puebla, México.

SEP. 1992. Puebla. De miniatura artesanal a grandes volcanes. Monografía Estatal. S. E. P., México. 267 p.

Smith, H. M. y D. Chiszar. 1992. A second locality for *Geophis sallei* (Reptilia: Serpentes). Bulletin of the Maryland Herpetological Society 28:16–18.

Smith, H. M. y O. Flores-Villela. 1993. Variation in two species (*Geophis bicolor*, *Geophis duellmani*) of Mexican earth snakes (*Geophis*). Bulletin of the Maryland Herpetological Society 29:20–23.

Smith, H. M. y R. L. Holland. 1969. Two new snakes of the genus *Geophis* from Mexico. Transactions of the Kansas Academy of Sciences 72:47–53.

Smithe, F. B. 1975. Naturalist's Color Guide. American Museum of Natural History, USA.

Stuart, B. L., R. F. Inger y H. K. Voris. 2006. High level of cryptic species diversity revealed by sympatric lineages of Southeast Asian forest frogs. *Biology Letters* 2:470–474.

Stuart, L. C. 1941. Some new snakes from Guatemala. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 452:1–7.

Tamura K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei y S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28:2731–2739.

Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. En: Otte, D. y J.A. Endler (eds.). *Speciation and Its Consequences*. Sinauer, Massachusetts, EUA. 3–27 pp.

Thompson, J. D., D. G. Higgins y T. J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22:4673–4680.

Townsend, J. H. 2006. Inventory and conservation assessment of the herpetofauna of the Sierra de Omoa, Honduras, and a review of the *Geophis* (Squamata: Colubridae) of eastern Nuclear Central America. Tesis de Maestría. University of Florida, EUA. 138 p.

Townsend, J. H. 2009. Morphological variation in *Geophis nephodrymus* (Squamata: Colubridae), with comments on conservation of *Geophis* in eastern nuclear Central America. *Herpetologica* 65:292–302.

Townsend, J. H. y L. D. Wilson. 2006. A new species of snake of the *Geophis dubius* group (Reptilia: Squamata: Colubridae) from the Sierra de Omoa of northwestern Honduras. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 119:150–159.

Wagler, J. G. 1830. *Natürliches System der Amphibien mit vorangehender Classification der Säugthiere und Vogel*. München, Stuttgart, und Tübingen, Munich, Alemania. 354 pp.

Webb, R. G. y C. M. Fugler. 1957. Selected comments on amphibians and reptiles of the Mexican state of Puebla. *Herpetologica* 13:33–36.

Wheeler, Q. D. 2010. Do we need to describe, name, and classify all species? En: Williams, D. L. y S. Knapp (eds.). *Beyond Cladistics: The Branching of a Paradigm*. University of California Press, Los Angeles, EUA. 67–76 pp.

Wiens, J. J. y M. R. Servedio. 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267:631–636.

Wiley, E. O. y B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. 2da Edición. Wiley-Blackwell, Nueva Jersey, EUA. 406 p.

Wilson, L. D., y J. H. Townsend. 2007. A checklist and key to the snakes of the genus *Geophis* (Squamata: Colubridae: Dipsadinae), with commentary on distribution and conservation. *Zootaxa* 1395:1–31.

Wilson, L. D., J. R. McCranie y K. L. Williams. 1998. A new species of *Geophis* of the *sieboldi* group (Reptilia: Squamata: Colubridae) from northern Honduras. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 111:410–417.

Zuckermandl, E. y L. Pauling. 1965. Molecules as documents of evolutionary history. *Journal of Theoretical Biology* 8:357–36.

## ANEXO

### Especímenes examinados y tejidos secuenciados\*

*Geophis carinosus*: MÉXICO: VERACRUZ: SW ladera del Volcán San Martín, Rancho Primero de Mayo, aproximadamente 12.3 km al NE de Tapalapan, 18° 32.913' N, 95° 14.178' W (MZFC 10552)\*.

*Geophis dubius*: MÉXICO: OAXACA: 2.6–3.1 km al E de La Cumbre, carretera a Yuvila, 16° 55' 48" N, 96° 54' 36" (CNAR 6732); Xiacui, área agroforestal del pueblo (MZFC 13887); Cerro San Felipe, 17° 13' 44" N, 96° 43' 37" W (MZFC 16160, 16193); Carretera Santa María Guienagati-Lachidola, 16.76084° N, 95.46842° W (MZFC 16547)\*; 4 km al SSO de San Isidro Buenos Aires, 17° 55' 56" N, 96° 52' 6" W (MZFC 27255); 4 km al SE de San Isidro Buenos Aires, 17° 56' 4" N, 96° 51' 52" W (MZFC 27256)\*; aproximadamente a 2 km de la desviación a San Martín Buenavista, viniendo de San Pedro Yolo, 17° 36' 27.1" N, 96° 32' 28.6" W (MZFC 27257); Ixtlán de Juárez (MZFC 27258)\*.

*Geophis immaculatus*: MÉXICO: CHIAPAS: El Triunfo (MZFC 27259); Motozintla de Mendoza, 0.7 km S (por aire) de Ejido Boquerón, 15° 14' 0" N, 92° 17' 44" W (MZFC 27260).

*Geophis juarezi*: MÉXICO: OAXACA: municipio de Santiago Comaltepec, alrededores de Metates, Sierra de Juárez, 17° 39' 3" N, 96° 21' 26" W (MZFC 2236).

*Geophis* sp.: MÉXICO: PUEBLA: Municipio de Tepango de Rodríguez: Tepango de Rodríguez (CNAR 6886–6888); 5 km S Tepango de Rodríguez (CNAR 6889). 3 km al N de Zacapoaxtla, camino a Cuetzalan (CNAR 8233). Municipio de Cuetzalan: 5.5 km al SSO de Cuetzalan (EBUAP 521); 2 km al NO de Xocoyolo, cerca de Vista Hermosa, 19° 58.677' N, 97° 32.294' W (EBUAP 1021); La Loma del Chivo, vereda a Tacopixacta, 19° 58.410' N, 97° 30.986' W (EBUAP 1022); ladera en Xocoyolo, rumbo al Río Apulco, 19° 57' 57.6" N, 97° 32' 13.1" W (MZFC 27253)\*; 3.5 km al O de Xocoyolo, 19° 59.432' N, 97° 33.325' W (MZFC 27254)\*. 16.09 km al SO de Villa Juárez, también conocido como Xicotepec de Juárez (KU 39642);

### **Tejidos secuenciados para los cuales no se revisó el ejemplar**

AMH y RWB son abreviaciones para números de campo de especímenes no catalogados.

*Geophis dubius*: MÉXICO: OAXACA: Sierra Monteflor, cerca del arroyo El Chorro (EBUAP 1966).

*Geophis juarezi*: MÉXICO: OAXACA: Sierra Mixe (AMH).

*Geophis latifrontalis*: MÉXICO: QUERÉTARO: San Joaquín (RWB 7232).

*Geophis occabus*: MÉXICO: GUERRERO: municipio de Atoyac de Álvarez, El Molote, 17° 25' 14.4" N, 100° 10' 15.7" W (MZFC 25528).