



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

ANÁLISIS DE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS DEL  
GÉNERO DE SERPIENTES *FICIMIA* CON BASE A SU  
MORFOLOGÍA

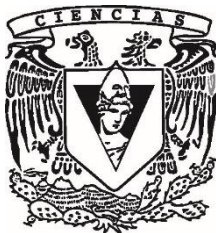
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

ANTONIO YOLOCALLI CISNEROS BERNAL



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA  
2015

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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



## **Dedicatoria:**

Con mucho cariño y agradecimiento a mi familia. Por todo el apoyo, amor y comprensión por parte de mis padres, Luis y Tere y mi hermana Atzin.

A mi mamá por siempre procurar que no me faltara nada, impulsándome a seguir adelante, aun cuando la situación no era tan favorecedora. Por su sacrificio y entrega por hacer de nosotros unas personas de bien. Siempre recibíendome con los brazos abiertos dispuesta a todo.

A mi papá por esas charlas tan profundas, que me daban un enfoque diferente de ver las cosas. Por su apoyo, entendimiento y sacrificio en todo momento por nosotros, dejando a un lado incluso tu propio bienestar.

Gracias a los dos por darme toda la formación necesaria para poder llegar a esta primera meta que no es para nadie más que para ustedes. Por su constante fortaleza ante las adversidades por sacar a adelante a eso que ustedes llaman “proyecto de vida” y que hoy se ve reflejado en la culminación de mi carrera.

También a mi hermana Atzin por soportarme aun en los momentos de mayor estrés y frustración, por ser mi colega en situaciones en las que necesitaba escuchar tan solo una opinión diferente y enriquecedora. Por todas esas risas y bromas que hacían amena toda situación por difícil que fuera.

Esto es solo un ejemplo de que juntos se puede lograr todo.

¡Muchas gracias!

Los quiero demasiado.

## **Agradecimientos:**

Primero que nada me gustaría agradecer a la UNAM, por permitirme alcanzar una formación profesional dentro de sus instituciones y por otorgarme una mentalidad orientada a la ciencia. Posteriormente a la Facultad de Ciencias por abrirme sus puertas y permitirme desarrollarme académicamente

También me gustaría mencionar de manera especial a mi tutor, Dr. Oscar Flores, por todo el apoyo que me brindo en todos los aspectos en el tiempo que desarrolle el presente trabajo. Por toda la paciencia y comprensión, gracias.

El Dr. Aurelio, Ricardo, Hibraim y la Dra. Irene por las revisiones, tan apresuradas, de mi trabajo. Gracias por sus observaciones y por hacerme ver que plasmar una idea en papel para que todos la entiendan, no es fácil.

Quiero, también, otorgar un distinguido agradecimiento a todas las colecciones biológicas y sus respectivos curadores que me permitieron hacer uso de los individuos depositados en cada una de ellas para poder llevar a cabo mi tesis. Con mención distinguida a Edmundo de la Colección del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias y Carl el curador de la Colección Herpetológica de la Universidad de Arlington, Texas., por abrir la colección temprano para poder trabajar desde las primeras horas del día. Por supuesto no puede faltar el Dr. Erick Smith y familia, por su gran hospitalidad y buen humor, haciendo de esa visita un viaje inolvidable, muchas gracias.

En ese mismo viaje a Texas quiero mencionar de manera importante a Jacobo Reyes, por la gran amabilidad al permitirme hospedarme en su casa sin ningún tipo de inconveniente y enseñarme cómo funciona todo allá en Texas.

Algunos colegas aportaron información de manera significativa a mi trabajo particularmente en el manejo de los programas filogenéticos, Elkin Noguera y Uri García, en la edición de los árboles a Israel Solano y en el trabajo estadístico un agradecimiento muy distintivo a Gustavo Jiménez gracias amigo.

Por último no puedo olvidarme del laboratorio de estudiantes de Herpetología, por todos esos momentos graciosos, vergonzosos y divertidos que pasamos les agradezco. Atziri, Campillo, Felipe (El Papi), Gonzalo, Gus, Helder, Isra, Patula y Richard. Gracias por esos martes de pizza, las coca colas gratis y el único café decente de la facultad.

## Resumen

El género *Ficimia* es un grupo de serpientes de hábitos hipogeos del cual se sabe poco de sus relaciones filogenéticas. Su distribución va desde el Norte de Centro América hasta la zona suroeste de Estados Unidos y se caracterizan por tener la escama rostral proyectada hacia arriba en forma puntiaguda y en contacto con la escama frontal. Las siete especies reconocidas del género son: *F. publia*, *F. streckeri*, *F. olivacea*, *F. hardyi*, *F. variegata*, *F. ramirezi* y *F. ruspator*. Estudios previos caracterizaron morfológicamente al género *Ficimia* pero no se registraron sus relaciones filogenéticas. En este estudio se proponen las relaciones filogenéticas por medio de tres métodos *FastMorphology*, *Mr.Bayes* y *TNT*, con base en la morfología externa de las especies que componen al género. Los resultados obtenidos indican que *Ficimia* es un grupo monofilético en ambos análisis, pero difieren en las relaciones intragénero. Se sugieren análisis moleculares para enriquecer la hipótesis propuesta en este trabajo.

Contenido	
Introducción:.....	1
Distribución .....	1
Naturaleza del género .....	2
Pregunta .....	3
Objetivo .....	3
General:.....	3
Particulares: .....	3
Material y métodos .....	3
Datos Morfológicos .....	5
Análisis Estadísticos .....	7
Análisis Filogenético .....	8
Caracteres Merísticos .....	8
<i>FastMorphology</i> para PAUP.....	8
<i>PAUP</i> .....	9
<i>TNT</i> .....	10
Mr. Bayes .....	10
Resultados.....	11
Análisis estadísticos.....	11
Análisis Filogenético .....	13
<i>PAUP</i> .....	13
<i>TNT</i> .....	16
<i>MR. BAYES</i> .....	18
Discusión .....	19
Conclusiones.....	26
Literatura citada .....	28
Apéndices .....	32

## Índice de Figuras

**Figura 1.** Mapa de distribución del género *Ficimia* con registro obtenidos por GBIF y un punto de nuevo registro que sale de la distribución.

**Figura 2.** Gráfica de Componentes principales. Muestra la separación de las especies a lo largo del CP 1 y 2. Y como los grupos hermanos se separan totalmente del complejo *Ficimia* de acuerdo al CP 1.

**Figura 3.** Cladograma obtenido por el método *Branch and Bound* donde se observa como las especies del género *Ficimia* son un grupo monofilético. Además de que el género *Conopsis* aparece como grupo hermano del grupo en cuestión

**Figura 4.** Cladograma obtenido a partir del análisis de *Bootstrap* con una búsqueda heurística de 1000 réplicas. El número de las ramas indica su valor de apoyo.

**Figura 5.** Cladograma obtenido por búsqueda tradicional en programa TNT con 1000 réplicas.

**Figura 6.** Cladograma obtenido a partir de 5000 réplicas en un análisis de *Bootstrap*.

**Figura 7.** Cladograma obtenido por análisis de probabilidades posteriores en el programa Mr. Bayes. Donde se observa que el estado monofilético del género *Ficimia* se mantiene aunque no se resuelve todo el árbol.



## Índice de Cuadros

**Cuadro 1.** Número total de individuos (disponibles) de cada especie considerados en este trabajo. Tanto las especies dentro del género *Ficimia* como de los grupos hermanos.

**Cuadro 2.** Total de caracteres considerados en análisis morfológico.

**Cuadro 3.** Carga de los dos primeros componentes, así como sus eigenvalores, el porcentaje de varianza y el porcentaje de varianza acumulada para cada una de las variables analizadas de los ejemplares de *Ficimia* y sus grupos hermanos.

**Cuadro 4.** Valor de P del estadístico de Pillai.

**Cuadro 5.** Matriz de valores de P del análisis multivariado. Sombreados valores menores a 0.05 (Valores significativos). Donde *Ficimia publia* (*Fpub*), *Ficimia streckeri* (*Fstr*), *Ficimia olivacea* (*Foli*), *Ficimia variegata* (*Fvar*) y *Ficimia hardyi* (*Fhar*). Destacándose *Fstr* y *Foli* de todas las demás especies.

## **Introducción:**

La familia Colubridae es uno de los casos de radiación adaptativa de vertebrados terrestres más interesante, por lo cual es una de las mejor estudiadas (Pyron et al., 2011); abarca al mayor número de serpientes conocidas y ha sido blanco de numerosos trabajos sobre sus relaciones filogenéticas (Cadle, 1988; Goyenechea, 2000 y Pough *et al.*, 2001). Aunque la mayoría de los géneros de este grupo se han sometido a análisis filogenéticos que precisen como se relacionan las especies, en algunos géneros no se ha obtenido un resultado satisfactorio (Pough *et al.*, 2001 y Pyron et al., 2011).

Las relaciones filogenéticas del género *Ficimia* Gray (1849) siempre han sido difíciles de estudiar debido a que las especies que componen al género y géneros hermanos son muy parecidas o tienen poca variación morfológica fácilmente distinguible (Hardy, 1975). El género *Ficimia* consta de 7 especies reconocidas todas monotípicas.

Las especies de *Ficimia* reconocidas actualmente son: *Ficimia ruspator* Smith y Taylor (1941), *F. ramirezi* Smith y Langebartel (1949), *F. publia* Cope (1866), *F. variegata* Günther (1858), *F. olivacea* Gray (1849) y *F. hardyi* (Mendoza-Quijano y Smith, 1993).

## **Distribución**

### **Género *Ficimia***

La distribución del género *Ficimia* (Figura 1) va desde el sur de Estados Unidos específicamente en el estado de Texas, por zonas del este y parte del oeste de México abarcando más de la mitad de los estados tales como: Campeche, Chiapas, Distrito Federal, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán hasta el norte de Guatemala y Belice y noroeste de Honduras. (Hardy 1990).

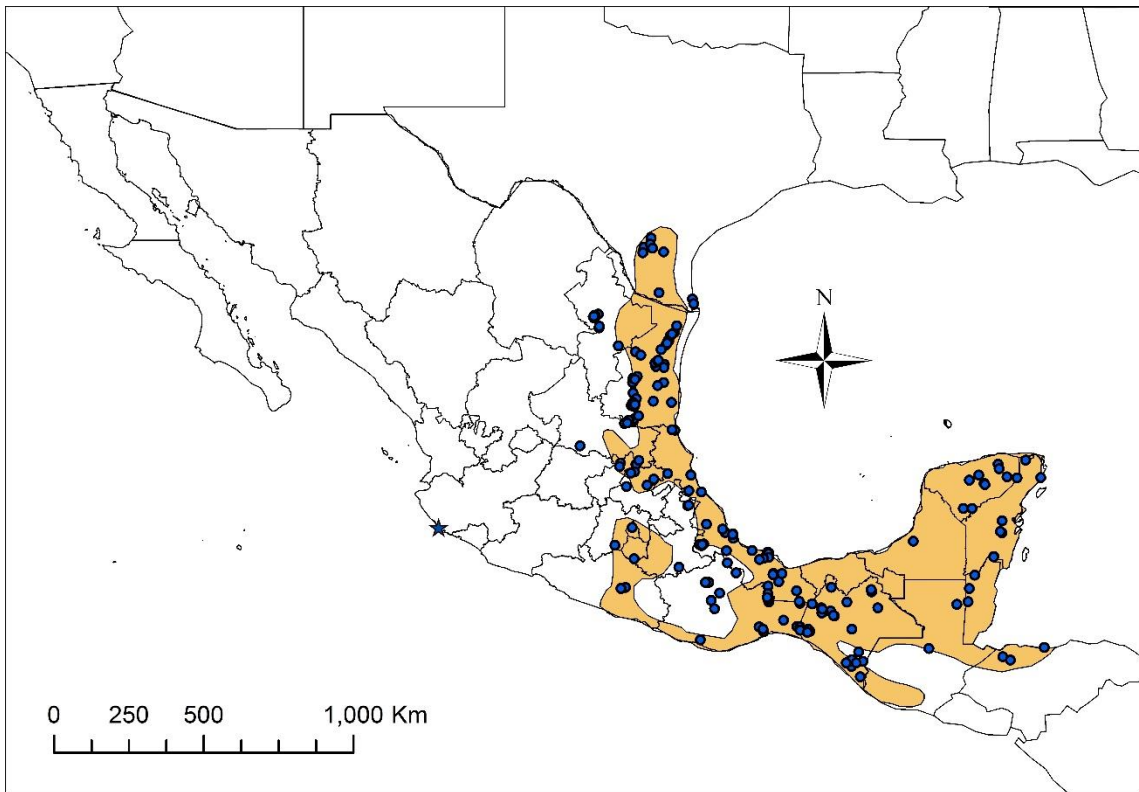


Figura 1. Mapa de distribución del género *Ficimia* tomado y modificado de Hardy (1990). Los puntos azules en el mapa son registros obtenidos y modificados de *GBIF* (Global Biodiversity Information Facility). El polígono naranja es la distribución descrita por Hardy de las especies conocidas hasta ese momento y la estrella azul es un registro que se encuentra en Jalisco registrado por García y Valtierra-Azotla (1996).

### **Naturaleza del género**

Las especies pertenecientes a este género son sigilosas y pequeñas, por lo que se consideran raras. Se caracterizan por tener la escama rostral proyectada hacia arriba en forma puntiaguda y la escama frontal y la rostral están en contacto, además de tener 17 hileras de escamas dorsales a la mitad del cuerpo (Hardy 1990). Son completamente inofensivas, de hábitos nocturnos y se alimentan principalmente de arañas (Lee, 1996) y de otros invertebrados, como miriapodos que viven bajo tierra (Tennant, 1985). Algunas de las especies del género, como *F. streckeri*, cuando perciben peligro utilizan la huida como principal defensa, enterrando la cabeza rápidamente en la arena suelta. Cuando se sienten

acorraladas toman una posición de intimidación levantando la cabeza y contrayendo la cloaca, produciendo un sonido para alejar a los posibles depredadores (Tennant, 1985).

Los trabajos que involucran a las especies del género *Ficimia* se representan en el Anexo 1 en una Cuadro de sinonimias (Wallach *et al.*, 2014).

## **Pregunta**

¿Cómo son las relaciones filogenéticas de las especies de colúbridos del género *Ficimia*?

## **Objetivo**

### **General:**

Proponer una hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies del género *Ficimia* con base en la morfología externa.

### **Particulares:**

- Comprobar si el género *Ficimia* es monofilético a través del análisis de caracteres morfológicos.
- Identificar los caracteres morfológicos de importancia taxonómica para el género.
- Proponer, de ser necesario, modificaciones a la taxonomía actual del género *Ficimia*.

## **Material y métodos**

Las mediciones que se consideran de importancia taxonómica en las serpientes inminentemente son las escamas. Este estudio se basa en los caracteres de morfología externa de mayor valor taxonómico con base en el trabajo de Hardy (1972).

Los especímenes que se utilizaron en el estudio fueron de las siguientes colecciones: Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC), la Colección de vertebrados terrestres de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (IPN), la Colección Herpetológica de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP) y la Colección Nacional de anfibios y reptiles del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (CNAR) y de Estados Unidos se obtuvieron individuos de Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley (MVZ), University of Texas at Arlington (UTA R), University of Kansas (UK), California Academy of Science (CAS), Museum of Comparative Zoology, Harvard University (MCZ), United States National Museum (USNM), Carnegie Museum of Natural History (CM), The Academy of Natural Science Philadelphia (ANSP), American Museum of Natural History (AMNH), Texas Cooperative Wildlife Collection (TCWC), University of Florida (UF) y University of Illinois Museum of Natural History (UIMNH).

Se analizaron un total de 144 especímenes del género *Ficimia* y 31 de los grupos hermanos (Cuadro 1), las 7 especies de *Ficimia* y como grupos externos se utilizaron los géneros *Conopsis*, *Pseudoficimia*, *Gyalopon*, *Sonora* y *Chilomeniscus* (Goyenechea, 2009). Se consideró como base el trabajo realizado por Hardy (1975) en el que sintetizó todo lo realizado anteriormente para el género, e investigó sobre la variación geográfica del grupo.

Cuadro 1. Número total de individuos (disponibles) de cada especie considerados en este trabajo. Tanto las especies dentro del género *Ficimia* como de los grupos hermanos.

<b>Taxón</b>	<b>No. de especímenes</b>
<i>Ficimia hardyi</i>	7
<i>Ficimia olivacea</i>	32
<i>Ficimia publia</i>	49
<i>Ficimia ramirezi</i>	1
<i>Ficimia ruspator</i>	1

<i>Ficimia streckeri</i>	50
<i>Ficimia variegata</i>	4
<i>Chilomeniscus</i>	9
<i>Conopsis</i>	5
<i>Gyalopion</i>	4
<i>Pseudoficimia</i>	5
<i>Sonora</i>	8
<b>Total</b>	175

### **Datos Morfológicos**

Dentro de los caracteres considerados se destacan cuatro categorías de los mismos. Las categorías son: categóricas: binarias y multiestado y cuantitativas: continuas y discretas.

Entre los caracteres que se analizaron en cada espécimen están la presencia o ausencia de la escama loreal e internasal en ambos lados; la condición de la escama nasal (dividida o no dividida); el número de las temporales, primarias y secundarias; la forma de la parte terminal de la escama rostral y la prenasal separada o fusionada con la primera supralabial. El número de escamas gulares se determina por el límite que ofrecen los escudos de la barbilla (anterior, posterior o ambos), infralabiales y las filas primarias de las escamas ventrales y primarias dorsales; además, las escamas ventrales del cuerpo se contaron por el método de Dowling (1957).

Las escamas subcaudales se contaron solo de un lado omitiendo la espina terminal y comenzando con el primer par que está en contacto en la parte posterior con la placa anal; además de la condición de la placa anal (completa o dividida).

En la región dorsal del cuerpo, las escamas se contaron en 5 cuentas según Hardy y Cole (1968); también se consideran las escamas labiales que se encuentran en contacto con el ojo, la preocular y los escudos de la barbilla en cada lado. También se revisó la presencia

o ausencia de fosas dorsales apicales y crestas anales; además la separación de la mental con el escudo anterior de la barbilla y de la escama nasal con la preocular.

Por último en la parte dorsal del cuerpo e midieron las manchas anteriores, medias y posteriores, específicamente el ancho de las mismas (Cuadro 2; Apéndice 4).

Cuadro 2. Total de caracteres considerados en el análisis morfológico.

<b>Abreviatura</b>	<b>Carácter</b>	<b>Tipo de variable</b>
-	Internasal	Cualitativa
-	Loreal	Cualitativa
-	Surco anal	Cualitativa
-	Surco anal	Cuantitativa discreta
<b>EDCP</b>	Escamas dorsales en contacto con parietales	Cuantitativa discreta
<b>TP</b>	Temporales primarias	Cuantitativa discreta
<b>TS</b>	Temporales secundarias	Cuantitativa discreta
<b>G</b>	Gulares	Cuantitativa discreta
<b>I</b>	Infralabiales	Cuantitativa discreta
<b>HD</b>	Hiera de escamas dorsales	Cuantitativa discreta
<b>V</b>	Ventrales	Cuantitativa discreta
<b>SC</b>	Subcaudales	Cuantitativa discreta
<b>LCO</b>	Labiales en contacto con el ojo	Cuantitativa discreta
-	Nasal	Cualitativa
-	Placa anal	Cualitativa
-	Rostral	Cualitativa
<b>PFPS</b>	Prenasal fusionada o no con la primer supralabial	Cualitativa
<b>MSEA</b>	Mental separada de escudo anterior	Cualitativa
<b>NSP</b>	Nasal separada de preocular o no	Cualitativa
-	Huecos apicales	Cualitativa
-	Mancha anterior	Cuantitativa discreta
-	Mancha media	Cuantitativa discreta
-	Mancha posterior	Cuantitativa discreta
-	Frontal	Cuantitativa continua
-	Prefrontal	Cuantitativa continua
-	Rostral	Cuantitativa continua
-	Parietal	Cuantitativa continua
-	Supraocular	Cuantitativa continua
<b>EGA</b>	Escudo genial anterior	Cuantitativa continua
<b>EGP</b>	Escudo genial posterior	Cuantitativa continua
-	Rostral	Cuantitativa continua

-	Frontal	Cuantitativa continua
-	Parietal	Cuantitativa continua
<b>RF</b>	Intervalo rostral-frontal	Cuantitativa continua
<b>DO</b>	Diámetro orbita	Cuantitativa continua
<b>DRIO</b>	Distancia entre la rostral y el inicio de la orbita	Cuantitativa continua
<b>DRIN</b>	Distancia entre la rostral y el inicio de la narina	Cuantitativa continua
<b>DLIO</b>	Distancia entre el labio y el inicio de la orbita	Cuantitativa continua

### **Análisis Estadísticos**

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) utilizando los datos continuos en el programa Paleontological Statistics ver. 3.04 “PAST” (Hammer et al. 2001), para así identificar las variables que mejor explican la variación de los datos. Adicionalmente se graficaron los primeros dos componentes para inspeccionar si se formaban grupos distinguibles.

Además se hizo una prueba de análisis de varianza multivariado (MANOVA) en PAST utilizando las variables de mayor peso de los 2 primeros componentes principales, para así reconocer diferencias significativas entre las especies.

Para poder visualizar entre que especies se presentan diferencias significativas se realizó una prueba *post-hoc* de comparación por pares de Hotelling utilizando el método de corrección de Bonferroni (Hammer et al. 2001)



## **Análisis Filogenético**

### **Caracteres Merísticos**

A los caracteres merísticos se les dio un tratamiento de estandarización para eliminar la variación ontogénica (Thiele, 1993 en García-Vázquez, 2012). Para esto se tomó como base la medida del largo de la escama frontal (cada medida se dividió entre ella). La escama frontal de cada espécimen se dividió entre el carácter largo de la escama parietal por ser, en promedio, más grande que la frontal.

Una vez obtenidos los datos estandarizados se obtuvieron los máximos y mínimos de cada carácter y se aplicó la siguiente fórmula para cada medida (Thiele, 1993; en García-Vázquez, 2012):

$$(MAX-MIN)/24$$

Donde MAX: medida máxima de un carácter dado, MIN: medida mínima de un carácter dado y el 24 es un número de convención arbitraria para asignar estados de carácter (Chang y Smith, 2001 & Wiens, 1995).

Ya obtenidos los cocientes, se dividieron en cada medida de cada individuo y se redondearon al número entero más cercano, para que así, puedan ser reconocidos por el programa de Chang y Smith (2001).

### ***FastMorphology* para PAUP**

Una vez estandarizados los datos se aplicó el tratamiento de *FastMorphology* propuesto por Smith y Gutbelert (2001) en el cual se consideran los polimorfismos y se producen subcaracteres a partir de la frecuencia de organismos que se encuentran en cada

subdivisión de cada caracter. Para después asignar pesos de acuerdo a esa frecuencia de organismos por subcaracter producido y así poder tener en una misma matriz de variables polimórficas de tipo cualitativo y cuantitativo (Smith & Gutbelert, 2001). Este método asigna diferentes pesos por la diferencia de variación de los subcaracteres, transfiriéndolos en un conjunto de datos discretos capaz de ser utilizado por PAUP (Smith & Gutbelert, 2001)

### **Máxima Parsimonia**

#### ***PAUP***

Una vez obtenidos los diferentes tipos de datos y analizados por FastMorphology se corrieron en el programa PAUP versión 4.0b10 (Swofford, 2002) para su análisis filogenético. Se realizó un búsqueda por el método *Branch and Bound* para obtener el árbol más parsimonioso. Éste análisis toma como origen un árbol que se produce a partir del método de Wagner, con una determinada longitud. Posteriormente por el método de corte y reconexión del árbol TBR (por sus siglas en inglés) se produjeron nuevos árboles por diferentes vías; la vía que excediera la longitud del árbol original (obtenido por el método de Wagner) se desecha. Para evitar, así, revisar todos los posibles arboles resultantes (Lipscomb, 1998).

Posteriormente, se realizó un análisis de *Bootstrap* con 1000 réplicas. El cual elimina algunas columnas de la matriz original de datos y duplica otras para producir un árbol, esto lo hace para evaluar el apoyo de cada rama en cada replica. Esto es, le asigna un porcentaje a las ramas que más presencia tengan en los árboles que se producen por cada matriz modificada (Solties & Solties, 2003).

## ***TNT***

Además se realizó un análisis de máxima parsimonia en el programa TNT ver. 1.1. capaz de utilizar matrices con gran número de caracteres de tipo discreto y continuo en la misma matriz procesándolas a una alta velocidad (Goloboff et al. 2008). Cabe señalar que este programa no considera polimorfismos, por lo cual para unificar las entradas en TNT se tomaron los promedios por especie de cada carácter. Se utilizó la meda aritmética para los promedios. Se realizó un análisis tradicional con 1000 réplicas recuperando 10 árboles por cada replica. Seguido de un análisis de *Bootstrap* con 5000 réplicas.

## **Mr. Bayes**

Por último se realizó un análisis bayesiano en Mr.Bayes v 3.2.3 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). Debido a la naturaleza de los caracteres (morfológicos) se utilizó el modelo MK +  $\Gamma$  (Markov; Lewis, 2001) ya que es el único disponible para este tipo de datos, éste considera las tasas de deleción y transición iguales (Zaldivar-Riverón *et al.*, 2006). El análisis se corrió por 10,000,000 de generaciones para asímuestrear árboles en intervalos de 1,000 generaciones y los árboles obtenidos en el 25% inicial de generaciones se desecharon de acuerdo a la gráfica de burn-in (Nylander *et al.*, 2004). El árbol final se obtuvo por un consenso de mayoría. Por último se estimaron las probabilidades posteriores (Larget y Simon, 1999).

## Resultados

### Análisis estadísticos

Los resultados del análisis de Componentes Principales (ACP), al tomar en cuenta solo las variables continuas, dan una varianza acumulada del 89.67%. El componente principal 1 (CP1) recupera una varianza de 76.611%, mientras que el segundo (CP2) recupera el 13.031% de la varianza como se observa en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Carga de los dos primeros componentes, así como sus eigenvalores, el porcentaje de varianza y el porcentaje de varianza acumulada para cada una de las variables analizadas de los ejemplares de *Ficimia* y sus grupos hermanos.

<b>Carácter</b>	<b>CP 1</b>	<b>CP 2</b>
<b>Frontal (l)</b>	0.015523	-0.097885
<b>Rostral (l)</b>	-0.0046196	0.042948
<b>Parietal (l)</b>	-0.029607	-0.0012079
<b>Supraocular</b>	0.11587	0.13613
<b>EGA</b>	0.070311	<b>0.17213</b>
<b>EGP</b>	<b>0.83928</b>	-0.53457
<b>Frontal (a)</b>	0.03176	0.043014
<b>Rostral (a)</b>	0.087515	<b>0.13749</b>
<b>Parietal (a)</b>	0.022313	0.018158
<b>Orbita</b>	<b>0.27711</b>	0.36371
<b>DRIO</b>	-0.02509	0.0064962
<b>DRIN</b>	0.24656	<b>0.38129</b>
<b>DLIO</b>	<b>0.35878</b>	0.59653
<b>Eigenvalores</b>	4.95323	0.842498
<b>Porcentaje de varianza</b>	76.611	13.031
<b>Porcentaje de varianza acumulada</b>	76.611	<b>89.642</b>

La distribución de las especies al graficar el componente 1 contra el 2 se muestra en la figura 2. En ésta se puede observar el acomodo de las especies de acuerdo al número de registros obtenidos y en función de las variables de mayor varianza.

Al considerar el resultado de porcentaje que ocupan los dos componentes, se realizó una MANOVA para reconocer si existen diferencias significativas entre las especies de acuerdo con las variables resaltadas en el ACP.

Del CP1 se tomaron las medidas EGP, DLIO y Orbita con 0.83928, 0.35878 y 0.27711 respectivamente. Mientras que del CP2, se tomaron las medidas con mayor valor de significancia que no se repitieran en el componente 1. Éstas fueron: DRIN, EGA y ancho de la Rostral con valores de 0.38129, 0.17213 y 0.13749 respectivamente.

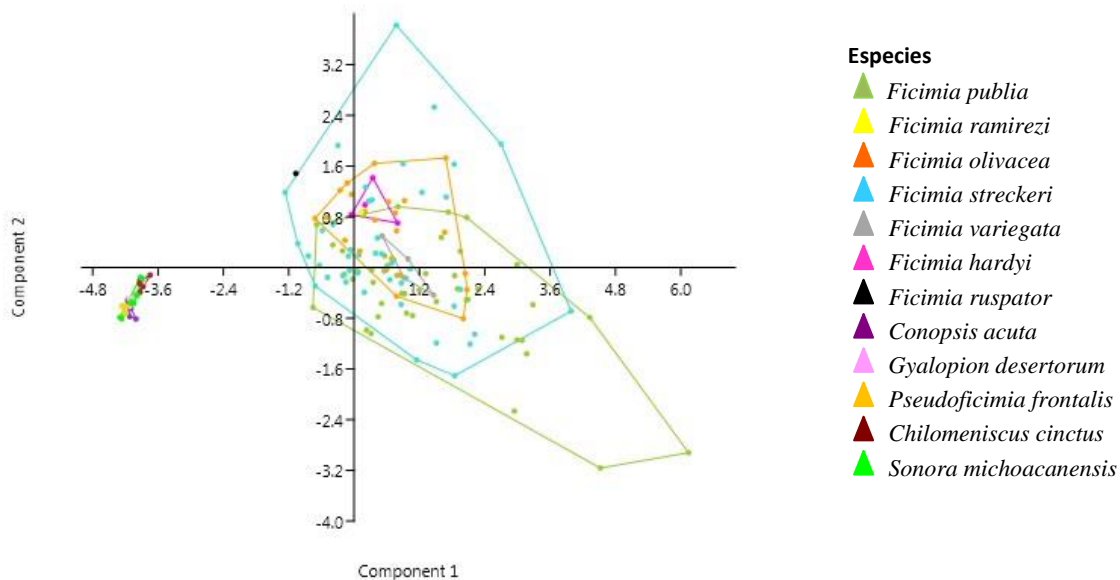


Figura 2. Gráfica de componentes principales. Muestra la separación de las especies a lo largo del CP 1 y 2. Se observa como los grupos hermanos se separan totalmente del complejo *Ficimia* de acuerdo al CP 1.

El resultado del análisis multivariado muestra que hay diferencias significativas entre las especies utilizando las variables de mayor varianza según el ACP (valor de  $F=2.518$ ,  $P=0.0001163$ ; Cuadro 3). En el Cuadro 5 se muestran las especies con diferencias significativas entre sí con valores menores a 0.05 corregido con la prueba de Bonferroni.

Cabe resaltar que en los grupos externos se midieron especies distintas del mismo género, por lo que para poder correr el análisis MANOVA fue necesario representarlos como si fueran las mismas especies.

Cuadro 4. Valor de P del estadístico de Pillai.

<b>Pillai valor</b>	<b>Grados de libertad 1</b>	<b>Grados de libertad 2</b>	<b>Valor de F</b>	<b>Valor de P</b>
<b>0.461</b>	24	464	2.518	0.0001163

Cuadro 5. Matriz de valores de P del análisis multivariado visualizados en un pairwise. Sombreados valores menores a 0.05 (Valores significativos). Donde *Ficimia publia* (Fpub), *Ficimia streckeri* (Fstr), *Ficimia olivacea* (Foli), *Ficimia variegata* (Fvar) y *Ficimia hardyi* (Fhar).

<b>Especies</b>	<b>Fpub</b>	<b>Fstr</b>	<b>Foli</b>	<b>Fvar</b>	<b>Fhar</b>
<b>Fpub</b>					
<b>Fstr</b>	<b>7.9632E-06</b>				
<b>Foli</b>	<b>0.0082013</b>	5.1153			
<b>Fvar</b>	5.1015	7.0922	8.3281		
<b>Fhar</b>	0.48912	1.6616	6.2857	9.6139	

Las especies de las que solo se tenía el holotipo (*Ficimia ramirezi* y *Ficimia ruspator*) se eliminaron del análisis multivariado porque no se pueden analizar entradas de un solo registro.

### **Análisis Filogenético**

#### ***PAUP***

La reconstrucción filogenética por el análisis de *Branch and Bound* dio como resultado un solo árbol. La longitud del árbol fue de 649,126, el Índice de Consistencia (IC) es de 0.874,9 y el índice de retención (IR) fue de 0.6436 (Figura 3). Mientras que, el análisis de remuestreo de ramas (*Bootstrap*) muestra los pesos de las ramas después de 1000 réplicas obtenidas por el método heurístico. Se observa que algunos clados importantes como el estado monofilético de *Ficimia* se mantienen en un porcentaje muy bajo de apoyo (Figura 4).

### **Clado *Ficimia* y grupos hermanos**

El árbol de la figura 4, muestra que los grupos más alejados de *Ficimia* son *Chilomeniscus*, *Sonora* y *Pseudoficimia*. Posteriormente se ve que *Gyalopion* se separa del complejo de *Conopsis-Ficimia* (recuperado el 58% de los casos), los cuales aparecen en la parte más basal del árbol y se muestran como grupos hermanos.

### **Clado *Ficimia***

Dentro del clado *Ficimia* se observa que los dos primeros taxones en agruparse fueron *F. ramirezi* y *F. ruspator* (apoyo del 96%) los cuales forman un clado que se distribuye en la zona sur de México (Hardy, 1979, 1980<sup>a</sup>). Posteriormente *F. variegata*, que también tiene una distribución en la zona sur de México (Hardy, 1980<sup>c</sup>), es el primero en separarse del segundo clado formado por las demás especies del género (apoyo del 99%). Después *F. hardyi* (apoyo del 61%) es la siguiente que se separa del complejo sólo que su distribución es en el norte, en el estado de Hidalgo (Mendoza-Quijano y Smith, 1993). *Ficimia publia*, con una distribución amplia en la zona este y sur de México, con límite al norte de Centroamérica, (Hardy, 1978) es el taxón más cercano al clado terminal (con un apoyo del 100%) compuesto por *F. streckeri* y *F. olivacea* (apoyados en el 53% de los remuestreos); los cuales comparten distribución al este de México y llegan hasta el sur de Estados Unidos (Hardy, 1976).

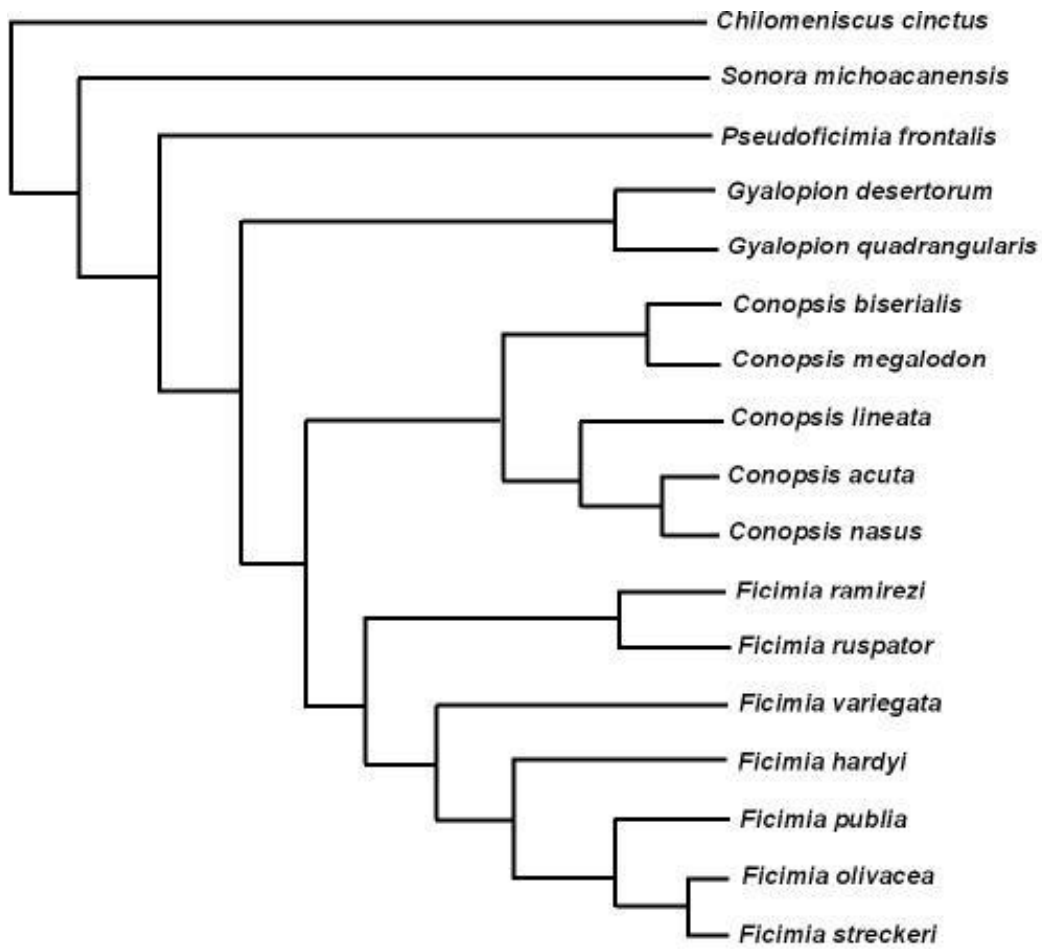


Figura 3. Árbol obtenido por el método Branch and Bound donde se observa como las especies del género *Ficimia* son un grupo monofilético. Además de que el género *Conopsis* aparece como grupo hermano del grupo en cuestión.



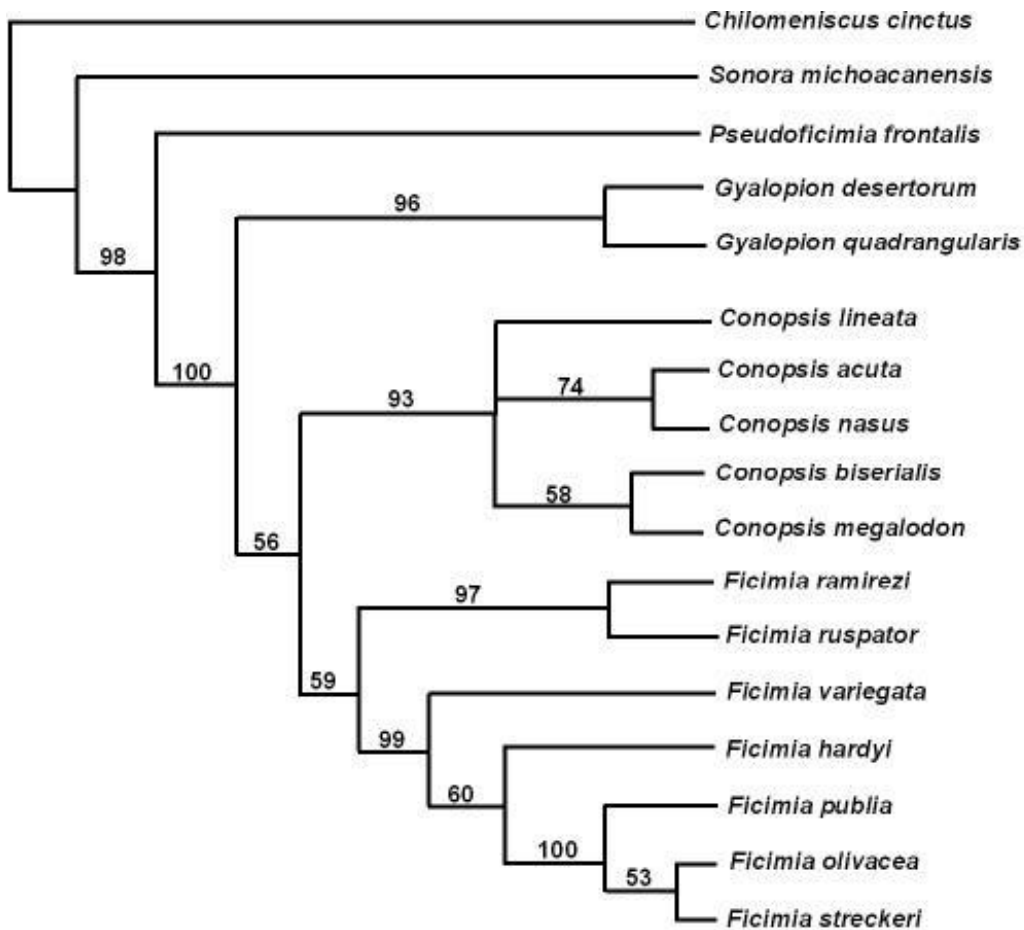


Figura 4. Cladograma obtenido a partir del análisis de *Bootstrap* con una búsqueda heurística de 1000 réplicas. El número de las ramas indica su valor de apoyo.

### **TNT**

A diferencia de PAUP, TNT da tratamiento a los valores continuos con la optimización de Farris (Goloboff et al., 2006). El árbol más parsimonioso con una longitud de 159,200 tiene una resolución completa con un IC de 0.595 y un IR de 0.636 (Figura 5). Aunque al momento de realizar el *Bootstrap*, los valores que apoyan las ramas son muy bajos, excepto el clado que separa a *Conopsis*, de todos los demás grupos en la parte basal del árbol (Figura 6). Además de que no se resuelve completamente, al presentar una politomía entre el taxón *Ficimia streckeri*, el clado (*Ficimia ramirezi* + *Ficimia olivacea*) y el clado ((*Ficimia publia* (*Ficimia hardyi* + *Ficimia variegata*)).

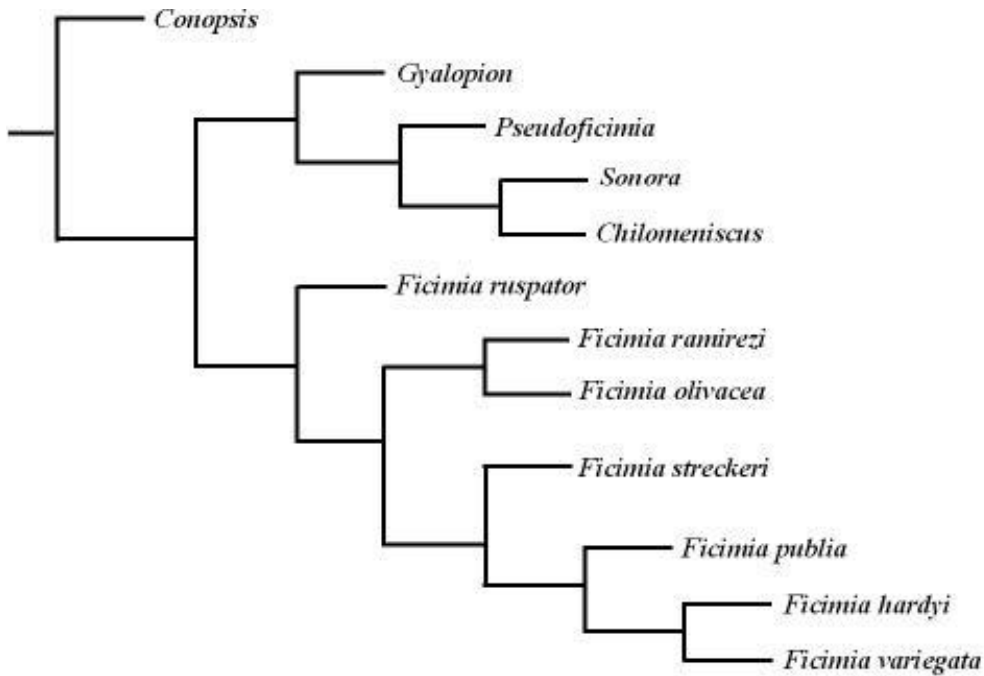


Figura 5. Cladograma obtenido por búsqueda tradicional en programa TNT con 1000 réplicas.

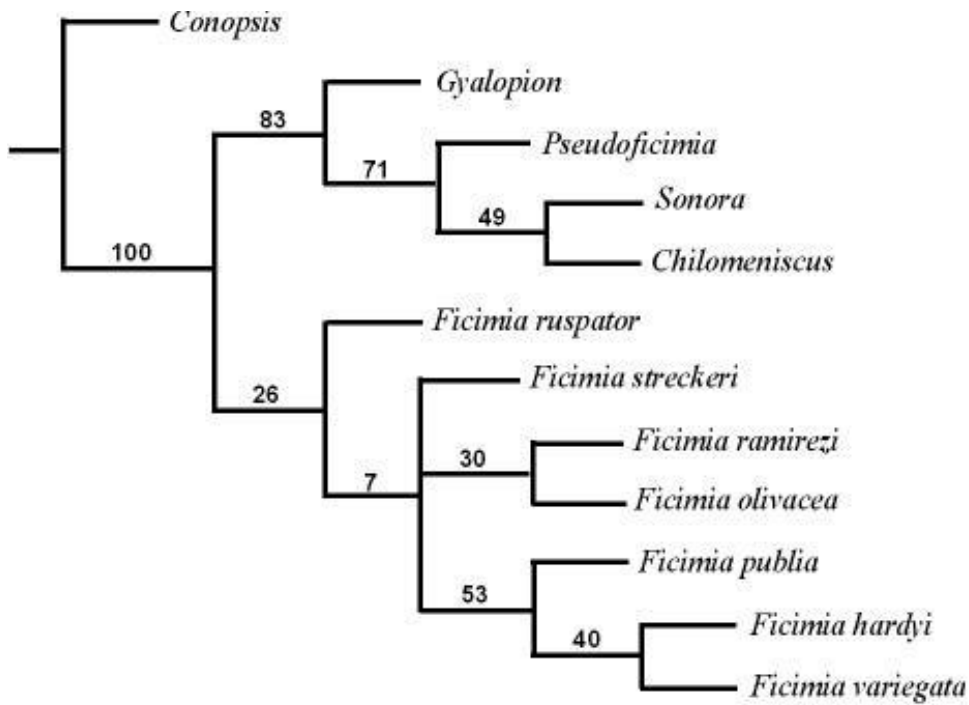


Figura 6. Cladograma obtenido a partir de 5000 réplicas en un análisis de *Bootstrap*.

### **Clado *Ficimia* y grupos hermanos**

El árbol resultante en el segundo análisis (Figura 6), muestra que el grupo más alejado de *Ficimia* es *Conopsis*. El clado (((*Chilomeiscus* + *Sonora*) + *Pseudoficimia*) + *Gyalopion*) (con un apoyo de *Bootstrap* 83%) resulta ser hermano del género *Ficimia* (que tiene un valor de *Bootstrap* de 26 %). Mientras que en la parte basal el género *Conopsis* es el primero en diferenciarse de los dos complejos.

### **Clado *Ficimia***

Dentro del grupo *Ficimia* el orden en el que se acomodan las especies difiere totalmente al resultante en PAUP. *Ficimia ruspator* es el primero en separarse en la parte basal de este clado. Seguida por *F. streckeri*. Más abajo en el árbol se forman dos pequeños caldos uno compuesto por (*F. ramirezi* + *F. olivacea*) y otro por (*F. publia* + (*F. hardyi* + *F. variegata*)) en la parte más distal del árbol.

### **MR. BAYES**

El árbol resultante del análisis bayesiano no se resuelve por completo, salvo por las relaciones de 2 clados dentro del género *Ficimia* uno entre (*F. variegata* + *F. publia*) y (*F. olivacea* + *F. streckeri*). Cabe resaltar que se enraizó el árbol con el género *Conopsis* por el resultado del análisis en TNT en el cual el valor de apoyo de la rama que separa al resto de los géneros con *Conopsis* es de 100%.

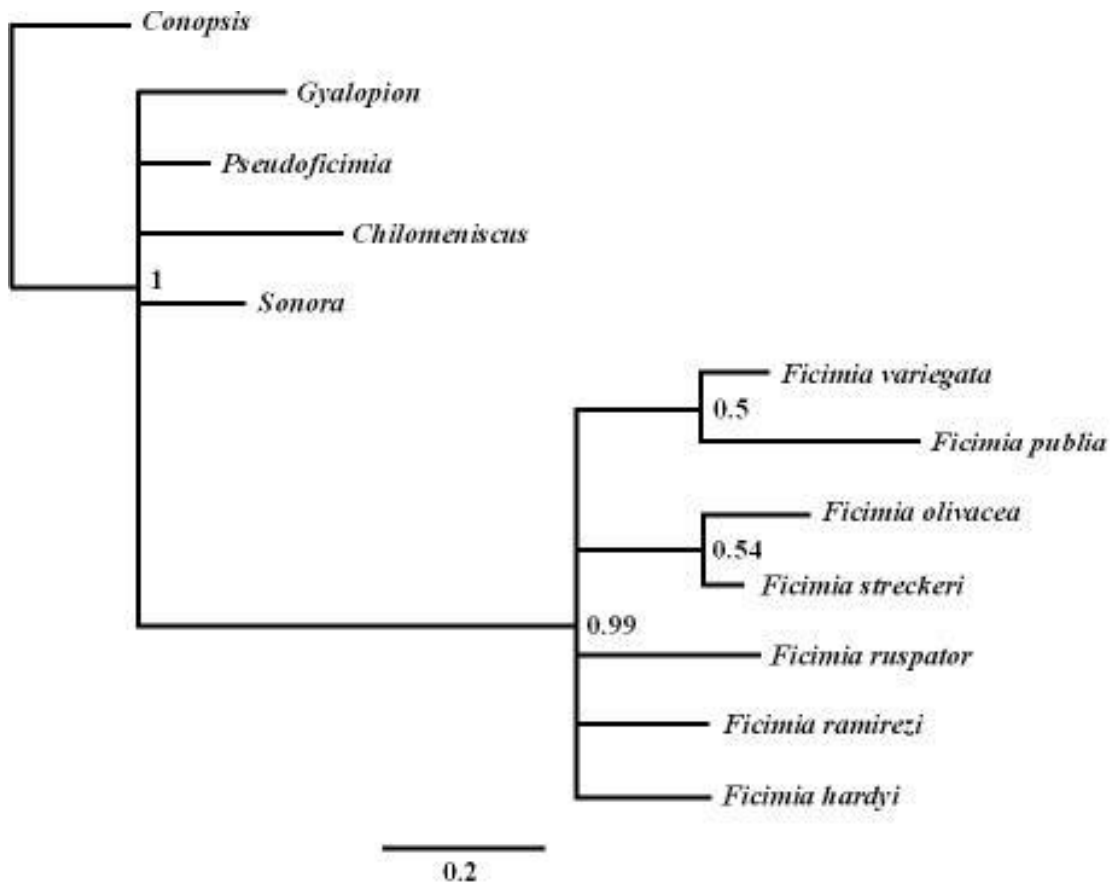


Figura 7. Cladograma obtenido del análisis Bayesiano. Los números enfrente de cada clado representan la probabilidad posterior. En él se observa que el estado monofilético de *Ficimia* se mantiene, aún sin tener una resolución completa.

## Discusión

Al observar las pruebas estadísticas, el análisis de componentes principales y el análisis multivariado, se encuentran resultados similares a los registrados por Hardy (1969). El ACP muestra cómo se separan las entidades consideradas como grupos hermanos del complejo *Ficimia*; mientras que las especies del género no se pueden distinguir estadísticamente entre ellas a través de las variables morfológicas utilizadas. Para así constatar que la mayoría de la variación en las características morfológicas es compartida por las especies del género *Ficimia* y que para su clasificación es necesaria la revisión de combinaciones de caracteres específicos para poder diferenciarlas (Hardy, 1975).

Por otro lado el análisis multivariado (MANOVA) se vio restringido por el tamaño de muestra de algunas especies como por ejemplo: *F. ramirezi* y *F. ruspator*. De éstas, solo se conocen los holotipos, por lo que, no se consideraron para este análisis.

El resultado muestra que solo *F. publia* tiene diferencias significativas con los demás grupos de acuerdo a los caracteres seleccionados. Este resultado se considera lógico, ya que *F. publia* fue la especie con la N más grande, seguida por *F. streckeri* y *F. olivacea*. Esta diferencia se observó al momento de realizar la prueba pareada (pairwise).

Lo que se observa es que *Ficimia* es un grupo morfológicamente conservado y que la poca variación en las características podría deberse a la similitud de nichos entre sus especies (hábitos fosoriales) (Tennant, 1985).

Si se tuviera mayor representatividad de cada taxón evaluado, se podría quizás lograr visualizar de manera más clara la variación geográfica dentro del género *Ficimia*, y así poder obtener una resolución en cuanto a las relaciones interespecíficas. Esto nos habla de la importancia de tener una muestra mayor de datos para este tipo de análisis, donde se utilizan solamente caracteres morfológicos (Goyenechea, 2000).

## **Análisis Filogenéticos**

### **PAUP**

La obtención de un árbol completamente resuelto de las relaciones del género *Ficimia* muestra la eficacia del programa *FastMorphology* propuesto por Smith y Gutbelert (2001), para la codificación de los caracteres morfológicos para inferir filogenias, lo cual corrobora su utilidad (Wiens, 1995, Smith y Gutbelert, 2001 y Doan y Castoe, 2003). Sobre todo, la capacidad de poder incluir dentro del análisis de parsimonia caracteres morfológicos multiestado que resultan particularmente difíciles de tratar debido al

problema de la delimitación de los estados de carácter para cada dato (Wiens 1995). Esta resolución del árbol está dada por la consideración de los polimorfismos, es decir, porque el programa transfiere la variación recogida en la captura de datos a un lenguaje capaz de ser analizada por programas de inferencia filogenética; eliminando la necesidad de hacer pruebas estadísticas, para estandarizar los datos, que podrían considerarse arbitrarias (Thiele, 1993; Smith y Gutberlet 2001 en García-Vázquez, 2012)

Al utilizar la codificación de frecuencias y producir “bins” (subcaracteres) (Wiens 1995) la atribución del apoyo de un clado a un carácter, resulta difícil de asignar. Es decir, el apoyo de los clados está dado por la combinación de varios “bins” y no por el carácter “completo”.

### **Género *Ficimia* y grupos hermanos**

Es interesante ver como el género *Ficimia* se agrupa de forma monofilética en congruencia con lo establecido por Holm (2008), aunque el valor de apoyo del *Bootstrap* es muy bajo para ese clado (58% de los casos). Holm (2008) menciona que el apoyo para la monofilia de *Ficimia* se lo dan los caracteres como la rostral extendida y en contacto con la frontal, el ancho de la frontal y la distancia interorbital, ya que son mayores para cualquier otro grupo de serpientes de nariz afilada y diferencian al género de otros parecidos (*Conopsis*, *Gyalopion* *Pseudoficimia*, *Stenorrhina* y *Sympholis*). Esto sugiere que, debido a la alta homogeneidad que hay dentro del género *Ficimia* y los géneros hermanos, se necesita de otra fuente de información para mostrar las relaciones entre estos grupos.

También se observa que *Conopsis* aparece como grupo hermano de *Ficimia* y no de *Gyalopion* ni *Pseudoficimia*, como Duellman (1961) y Hardy (1975) lo propusieron; a pesar de no compartir características, como la rostral afilada y proyectada hacia arriba, la

fusión de la narina con la primera labial y el peritoneo negro, éste último se consideró como el más importante para describir la filogenia de esos grupos en Hardy (1975). Aunque el árbol, resultante de este trabajo relaciona a *Gyalopion* y *Pseudoficimia*, se encuentran lejanos a *Ficimia*.

La relación entre el clado *Ficimia-Conopsis* y el clado *Gyalopion* tienen un valor de apoyo del 100%, mientras que la relación entre *Ficimia* y *Conopsis* tiene un valor de apoyo de 55%. Si bien los datos morfológicos separan a los géneros por sus características distintivas (como por ejemplo la ausencia de la loreal y el contacto entre la rostral y frontal en *Ficimia*) los valores de apoyo que tienen las ramas no son muy altos, por lo que, se podría pensar que los caracteres utilizados podrían no ser los mejores para obtener una representación gráfica de las relaciones intra e interespecíficas.

### **Género *Ficimia***

En la filogenia de Holm (2008, Apéndice 2) se forma un clado con *F. variegata*, *F. olivacea* y *F. streckeri* por compartir caracteres como la tendencia a perder la postocular y por la pérdida de internasales. En el árbol de la figura 3, se observa que se mantiene la relación entre *F. olivacea* y *F. streckeri* pero *F. variegata* aparece lejana a ese clado.

En el árbol obtenido por el análisis de *PAUP* (Figura 4) se observa que *F. olivacea* se encuentra como grupo hermano de *F. streckeri*, lo cual concuerda con lo que planteo en Hardy (1969); él propuso, con datos paleobiológicos, que la relación del género era la siguiente ((*F. variegata* + *F. ramirezi*) + (*F. olivacea* + (*F. streckeri* + (*F. publia* + *F. ruspator*)))) (ésta reconstrucción se hizo con base en las descripciones de su trabajo de 1969, Apéndice 3).

Si bien Hardy (1969) propuso una estrecha relación entre *F. ramirezi* y *F. variegata*; de acuerdo a un análisis de morfología externa como los de este trabajo y el de Holm en 2008, *F. ramirezi* está más relacionada con *F. ruspator* debido, quizás a la cercanía geográfica ya que se distribuyen en Guerrero y Oaxaca respectivamente (Hardy, 1975).

## **TNT**

### **Género *Ficimia* y grupos hermanos**

Con este otro análisis de datos morfológicos se observa que el clado *Ficimia* se mantiene, aunque no se resuelve por completo. Las relaciones con los grupos hermanos son distintas a las establecidas en trabajos anteriores (Hardy, 1975; Holm 2008; Goyenechea, 2000) ya que aparece el clado (((*Gyalopion* (*Pseudoficimia* (*Sonora* + *Chilomeniscus*)) y todavía más lejano a *Ficimia*, queda *Conopsis* en la parte basal. Se observa que *Gyalopion* y *Pseudoficimia* se agrupan con otros taxones dejando a *Ficimia* en un clado distinto, contrario a lo establecido por Hardy (1975). Esto está dado por la orientación del árbol, es decir, si se enraizara con *Chilomeniscus* como grupo basal, el resultado sería igual al árbol resultante en *PAUP*.

### **Género *Ficimia***

El clado *Ficimia* no se resuelve por completo debido, quizás, al tratamiento de los datos que abajo se detalla. Las relaciones tienen un valor de *Bootstrap* muy bajo, que incluso especificándole a TNT que colapse las ramas menores a 50 % este clado se queda como una politomía.

Si bien el tratamiento que da TNT a los datos continuos, es con el objetivo de alterarlos lo menos posible, parece que al asignar mayor peso a los caracteres de menor rango de variación en contraste con los caracteres de rango amplio (Goloboff et al., 2006)



es menos eficiente que la partición en subcaracteres por rango de carácter que proporciona *FastMorphology* (bins Smith y Gutberlet, 2001 y Wiens, 1995). Por lo menos para el tratamiento de la matriz de datos de este trabajo. Considerando que *FastMorphology* recupera la variación que representan los polimorfismos, cosa que no hace ni *TNT* ni *Mr.Bayes*, éste parece ser un método más eficiente de análisis para el tipo de datos usados en este trabajo.

En la figura 6 los valores de *Bootstrap* presentados en el árbol más parsimonioso de *TNT* son muy bajos. Comparando estos valores con los de la figura 4, que son más altos, da pie a considerar que el método de subdividir los caracteres continuos produce resultados más robustos; esto es uno de los criterios importantes según Wiens (1995), para decidir que método es el ideal en la reconstrucción filogenética de un grupo.

Las diferencias más evidentes en los árboles de las figuras 4 y 6, es que en *TNT* no se resuelve por completo el clado *Ficimia*, al tener una politomía de los grupos *F. ramirezi* y *F. olivacea* y en *PAUP* sí se resuelve y queda *F. ramirezi* como grupo hermano de *F. ruspator* y *F. olivacea* como grupo hermano de *F. streckeri*.

Quizás la diferencia entre los dos análisis radique en que al asignar subcaracteres dentro de un rango (y darles un peso a cada uno de acuerdo a la frecuencia de individuos en éste) como lo hace *FastMorphology*, se recoge más información dentro de cada carácter continuo a diferencia de *TNT* que asigna rangos completos. Independientemente de que el rango tenga un margen de error de  $\pm 1$  el error estándar (para reducir cualquier tipo de alteración al momento de discretizar), parece ser más explicativo un sistema de subdivisiones de caracteres y asignación de pesos que la utilización de rangos “completos”. Aunque también esto implique que algunos subcaracteres no necesariamente presenten

diferencias significativas entre ellos y aun así sean tomados como dos estados de carácter diferentes. Esto se resume al decir que al considerar los polimorfismos dentro de los caracteres se recoge una mejor señal filogenética.

Por último se puede ver el árbol de PAUP como mejor resuelto debido, quizás, al número de estados de carácter que asigna FastMorphology a cada carácter continuo subdividido (por convención en 24) lo cual parece permitir un mejor agrupamiento sin perder la variabilidad que presentan los datos. Es decir, poder agrupar pero a la vez, distinguir entre los grupos formados (variabilidad).

### **Mr. Bayes**

La topología del árbol obtenido por el análisis bayesiano, aunque no se resuelve por completo, muestra que el estado monofilético del género *Ficimia* se mantiene con un valor de probabilidad posterior de 0.99; lo cual concuerda con el análisis de PAUP, de TNT y lo propuesto en Holm (2008).

El árbol original obtenido, se enraizó con el grupo externo *Conopsis*, y se tomó como referencia el resultado obtenido en el análisis de TNT donde se observa que *Conopsis* se mantiene con un valor de *Bootstrap* de 100% en la zona más distal del árbol.

Observándose así tres clados (*Conopsis*) + (*Gyalopion* + *Pseudoficimia* + *Chilomeniscus* + *Sonora*) + (((*F. variegata* + *F. publia*) + (*F. olivacea* + *F. streckeri*) + *F. ruspator* + *F. ramirezi* + *F. hardyi*).

### **Clado *Ficimia***

Dentro del clado de *Ficimia* se observa que se mantiene la relación de *F. olivacea* y *F. streckeri* registrada por Hardy (1969) y Holm (2008) descrita anteriormente en este trabajo, aunque el valor de probabilidad posterior es de 0.54, un valor muy bajo

considerando lo propuesto en Reeder, (2003), Schmitz et al. (2004) y Schmitz et al. (2005) donde se plantea que valores menores a 95 % de probabilidades anteriores se consideran como débilmente apoyados.

Además se observa otra relación que se mantiene entre dos especies dentro del género, estas son *F. variegata* y *F. publia*. Esta relación no se observa en ningún trabajo anterior ni en resultados de análisis anteriores de este trabajo, pero en común con el clado de (*F. olivacea* + *F. streckeri*) tiene un valor de probabilidad posterior bajo (0.5).

Debido quizás al ser una sola fuente de variación (caracteres morfológicos) no se resuelven las relaciones entre estos grupos por completo. Si se incluyen caracteres de otra fuente de variación (como los datos moleculares) y se analizan juntos, se podría obtener una mejor hipótesis filogenética (Nylander *et al.*, 2004; Müller & Reisz, 2006, Zaldivar-Riveron *et al.*, 2006).

Por último cabe señalar la preferencia por el método de la codificación de frecuencias, *FastMorphology*, al arrojar la hipótesis que mejor se sostiene de los tres análisis realizados en este trabajo.

## **Conclusiones**

- Con datos morfológicos se puede definir al género de pequeñas serpientes *Ficimia* como monofilético en los tres análisis filogenéticos realizados.

- Las relaciones de las especies del género *Ficimia* se ven como un clado formado por (((*F. streckeri* + *F. olivacea*) *F. publia*) *F. hardyi*) *F. variegata*) cuyo grupo hermano es (*F. ruspator* + *F. ramirezi*) [Figura 2].

- El bajo apoyo de *Bootstrap* obtenido para ramas dentro del género (y fuera de él) supone explorar una fuente de caracteres diferente a los morfológicos. Datos moleculares serían una buena alternativa.

-Se necesitan actualizar los datos de los individuos que se encuentran dentro de las colecciones científicas y proponer salidas al campo para remuestrear puntos específicos de la distribución de *Ficimia* para enriquecer las muestras biológicas disponibles para estudios posteriores.

Se deben considerar algunos factores importantes para establecer el programa con el que se producirá la hipótesis filogenética. Entre ellos la naturaleza de los organismos involucrados, el tratamiento que se le dé a los datos obtenidos y si se considerarán los polimorfismos en los caracteres.

## Literatura citada

- Bocourt, M. F. 1883. (pp.571-572) En A. Duméril, M. F. Bocourt & F. Mocquard. 1870-1909. *Etudes sur les reptiles*. En Recherches Zoologiques, Mission Scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale. Imprimerie Impériale., Paris.
- Cadle, J. E. 1988. Phylogenetic relationships among advanced snakes. University of California Publications. *Zoology*, 119: 17.
- Campbell, J. A. 1998. *Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán and Belize*. University of Oklahoma Press, Norman. 380 pp.
- Canseco-Márquez L. & M. G. Gutiérrez-Mayén, 2006. *Guía de Campo de los anfibios y reptiles del Valle de Zapotitlán, Puebla*. Sociedad Herpetológica Mexicana, México. 78 pp.
- Canseco-Márquez L., M. G. Gutiérrez-Mayén & J. Salazar-Arenas. 2000. New records and range extensions for amphibians and reptiles from Puebla, México. *Herpetological Review*, 31: 259-263.
- Casas-Andreu G., F. R. Méndez- de la Cruz & J. L. Camarillo. 1996. Anfibios y Reptiles de Oaxaca. Lista, distribución y conservación. *Acta Zoologica Mexicana*, 69: 1-35.
- Castro-Franco R. & M. G. Bustos-Zagal. 2004. Additional records and range extensions of reptiles from Morelos, México. *Herpetological Review*, 35: 196-197.
- Chang, V. & E. N. Smith. 2001. *FastMorphologyGFC* Version 1.0. <http://www3.uta.edu/faculty/ensmith>.
- Cope, E. D. 1866. Fourth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 18: 123-132.
- Doan, T.M. & T.A. Castoe. 2003. Using morphological and molecular evidence to infer species boundaries within *Proctoporus bolivianus* Werner (Squamata: Gymnophthalmidae). *Herpetologica*, 59: 432-449.
- Dowling, H. G. 1957. A proposed standard system of counting ventrals in snakes. *British Journal of Herpetology*, 1:97-99.
- Duellman, W. E. 1961. The amphibians and reptiles of Michoacán. México. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 15: 1-148.
- García, A. & M. Valtierra-Azotla 1996. Geographic distribution: Serpentes: *Geophis dugessi*. *Herpetological Review*, 43: 621.
- García-Vázquez U. O. 2012. Revisión Taxonómica del grupo Oligosoma del género *Scincella* (Squamata Scincide). (Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gbif.org. 2015. *Free and Open Access to Biodiversity Data | GBIF.org*. Recuperado el 23de Abril 2015, de <http://www.gbif.org/>
- Goloboff, P. A., J. S. Farris & K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774-786.
- Goloboff, P. A., C. I. Mattoni & A. S. Quinteros. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*. 22: 589-591

- Goyenechea Mayer Goyenechea, Irene. 2000. Filogenia del género *Conopsis*. Günther 1858 (Serpentes: Colubridae) con un análisis cladista del grupo de pequeñas culebras de Norteamérica. (Tesis de Doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Goyenechea, I. 2009. Relaciones filogenéticas de las serpientes del género *Conopsis* con base en la morfología. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80: 721-725.
- Gray, J. E. 1849. Catalogue of the specimens of snakes in the collection of the British Museum, London: 125 pp.
- Günther, A. C. 1858. Catalogue of Colubrine snakes of the British Museum. London. Trustees. 7-8 pp.
- Hammer, Ø.; D. A. T. Harper & P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
- Hardy, L. M. 1969. Systematic revision of the genera *Pseudoficimia*, *Gyalopion* and *Ficimia* (Serpentes: Colubridae). Tesis de Doctorado, University of New Mexico.
- Hardy, L. M. 1972. A systematic revision of the genus *Pseudoficimia* (Serpentes: Colubridae). *Journal Herpetology*, 6:53-69.
- Hardy, L. M. 1975a. A systematic revision of the colubrid snake genus *Ficimia*. *Journal of Herpetology*, 9:133- 168.
- Hardy 1975b. Comparative morphology and evolutionary relationships of the colubrid snake genera *Pseudoficimia*, *Ficimia* and *Gyalopion*. *Journal of Herpetology*, 9: 323-336.
- Hardy, L. M. 1976. *Ficimia streckeri* Taylor Mexican hook-nosed snake. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 181.1-181.2.
- Hardy, L. M. 1978. *Ficimia olivacea* Gray Brown hook-nosed snake. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 219.1-219.2.
- Hardy, L. M. 1979. *Ficimia ramirezi* Smith and Langebartel Ramirez's hook-nosed snake. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 228.1.
- Hardy, L. M. 1980a. *Ficimia ruspator* Smith and Taylor Guerrero hook-nosed snake. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 243.1.
- Hardy, L. M. 1980b. *Ficimia publia* Cope Blotched hooknose snake. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 254.1- 254.2.
- Hardy, L. M. 1980c. *Ficimia variegata* (Günther) Tehuantepec hook-noised snake. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 269.1-269.2.
- Hardy, L. M. 1990. *Ficimia* Gray Southern Hook-nosed Snakes. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 471.1-471.5.
- Hardy, L. M & C. J. Cole. 1968. Morphological variation in a population of the snake, *Tantilla gracilis* Baird and Girard. University Kansas. *Publications Museum of Natural History*, 17:613-629.
- Hernández-Ibarra, X., A. Ramírez-Bautista, R. Torres-Cervantes & H. Hernández-Macías. 1999. Geographic distribution: *Ficimia hardyi*. *Herpetological Review*, 30: 235.

- Holm, P.A. 2008. Phylogenetic biology of the burrowing snake tribe Sonorini (Colubridae). (Tesis doctoral). Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson.
- Huelsenbeck, J. P. & F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17: 754-755.
- Jan, G. 1862. Ueber die Familien der Eryciden und Tortriciden. *Archiv für Naturgeschichte*, 28: 238-252.
- Larget, B & D. Simons. 1999. Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 16: 750-759.
- Lee, J. C. 1996. *The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula*. Cornell University Press. Ithaca, New York. 512 pp.
- Lewis, P. O. 2001. A Likelihood Approach to Estimating Phylogeny from Discrete Morphological Character Data. *Systematic Biology*, 50: 913-925.
- Lipscomb, D. 1998. "Basics of Cladistic Analysis". George Washington University. Washington. 75 pp.
- Marschall, A. F. 1873. *Nomenclator zoologicus continens nomina systematica generum animalium tam viventium quam fossilium*. Typus Carolini Ueberreuter (M. Salzer), Vindobonae, 482 pp.
- McCranie, J. R. 2011. *The snakes of Honduras: Systematics, distribution and conservation*. Society for the study of Amphibians and Reptiles (SSAR). Salt Lake City, USA. 724 pp.
- Mendoza-Quijano F. M. & H. M. Smith. 1993. A new Species of Hooknose Snake, *Ficimia* (Reptilia, Serpentes). *Journal of Herpetology*, 27: 406-410.
- Müller, J. & 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.
- Neill, W. T. 1965. New and noteworthy amphibians and reptiles from British Honduras. *Bulletin of the Florida State Museum*, 9: 77-130.
- Nylander, J. A. A., F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck y J. L. Nieves-Aldrey. 2004. Bayesian phylogenetics analysis of combined data. *Systematic Biology*, 43:47-67.
- Pough, F. H., Andrews R. M., Cadle J. E., Crump M. L., Savitzky A. H. & Wells K. D. 2001. *Herpetology, Second Edition*. New York: Prentice Hall, 148 pp.
- Pyron, R. A., Burbrink F. T., Colli G. R., de Oca A. N. M., Vitt L. J., Kuczynski C. A., et al. 2011. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58: 329-342.
- Ramírez-Bautista, A., X. Hernández-Ibarra, R. Torres-Cervantez & Smith, H. M. 1999. External morphological variation in Hardy's hooknose snake *Ficimia hardyi* (Squamata, Colubridae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 35: 81-84.
- Reeder, T. W. 2003. A phylogeny of the Australian *Sphenomorphus* group (Scincidae: Squamata) and the phylogenetic placement of crocodile skinks (Tribolonotus): Bayesian

- approaches to assessing congruence and obtaining confidence in maximum likelihood inferred relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27: 384-397.
- Schmitz, A., P. Mausfeld & D. Embert. 2004. Molecular studies on the genus *Eumeces* Wiegmann, 1834: Phylogenetic relationships and taxonomic implications. *Hamadryad*, 28: 73–89.
- Schmitz, A., M. C. Brandley, P. Mausfeld, M. Vences, F. Glaw, R. A. Nussbaum & T. W. Reeder. 2005. Opening the black box: phylogenetics and morphological evolution of the Malagasy fossorial lizards of subfamily “Scincidae”. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34:118-133.
- Smith, E. N. & R. L. Gutberlet, 2001. Generalized Frequency Coding: A Method of Preparing Polymorphic Multistate Characters for Phylogenetic Analysis. *Systematic Biology*, 50: 156-169.
- Smith, H. M. 1947. Notes on Mexican amphibians and reptiles. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 37: 408-412.
- Smith, H. M. & D. A. Langebartel, 1949. Notes on Collection of Reptiles and Amphibians from Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca. *Journal Washington Academy Science*, 1 (39): 409-416
- Smith, H. M. & D. A. Langebartel. 1950. Notes on a collection of reptiles and amphibians from the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 39: 409-416.
- Smith, H. M. & E. H. Taylor. 1941. A review of the snakes of the genus *Ficimia*. *Journal Washington Academy of Sciences*, 31:356-368.
- Smith, H. M. & E. H. Taylor. 1950. Type localities of Mexican reptiles and amphibians. *University of Kansas Sciences Bulletin*, 33: 313-380.
- Solties, P. S. & Solties, D. E. 2003. Applying the Bootstrap in Phylogeny Reconstruction. *Sistematical Science*, 18: 256-267.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taylor, E. H. 1931. Notes on two specimens of the rare snake *Ficimia cana* and the description of a new species of *Ficimia* from Texas. *Copeia*, 1931: 4-7.
- Thiele, K. 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, 9:275-304.
- Tennant, A. 1985. *The snakes of Texas*. Austin, Texas. *Copeia*, 1985: 524-526.
- Velasco, A. L. 1890. *Geografía y estadística del estado de Morelos*. En: Velasco, A. L. (Ed), *Geografía y estadística de la República Mexicana*. Volumen 7. Secretario Fomento, Ciudad de México, 140 pp.
- Velasco, A. L. 1896. *Geografía y estadística del estado de Colima*. En: Velasco, A. L. (Ed), *Geografía y estadística de la República Mexicana*. Volumen 13. Secretario Fomento, Ciudad de México, 196 pp.
- Wallach V.; K. L. Williams & J. Boundy. 2014. *Snakes of the World: A catalogue of Living and Extinct Species*. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida: 1256 pp.



- Werler J. E. & J. R. Dixon. 2000. *Texas snakes. Identification, distribution, and natural history*. University of Texas Press, Austin, 437 pp.
- Wiens, J. J. 1995. Polymorphic Characters in Phylogenetic Systematics. *Systematic Biology*, 44: 482-500.
- Wilson L. D. & J. R. Meyer. 1985. *Snakes of Honduras*. Milwaukee Public Museum, 150 pp.
- Zaldivar-Riverón A., M. Mori & L. J. D. Quicke. 2006. Systematic of the cyclostome subfamilies of braconid parasitic wasps (Hymenoptera: Ichneumonoidea): A simultaneous molecular and morphological Bayesian approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38:130-145.

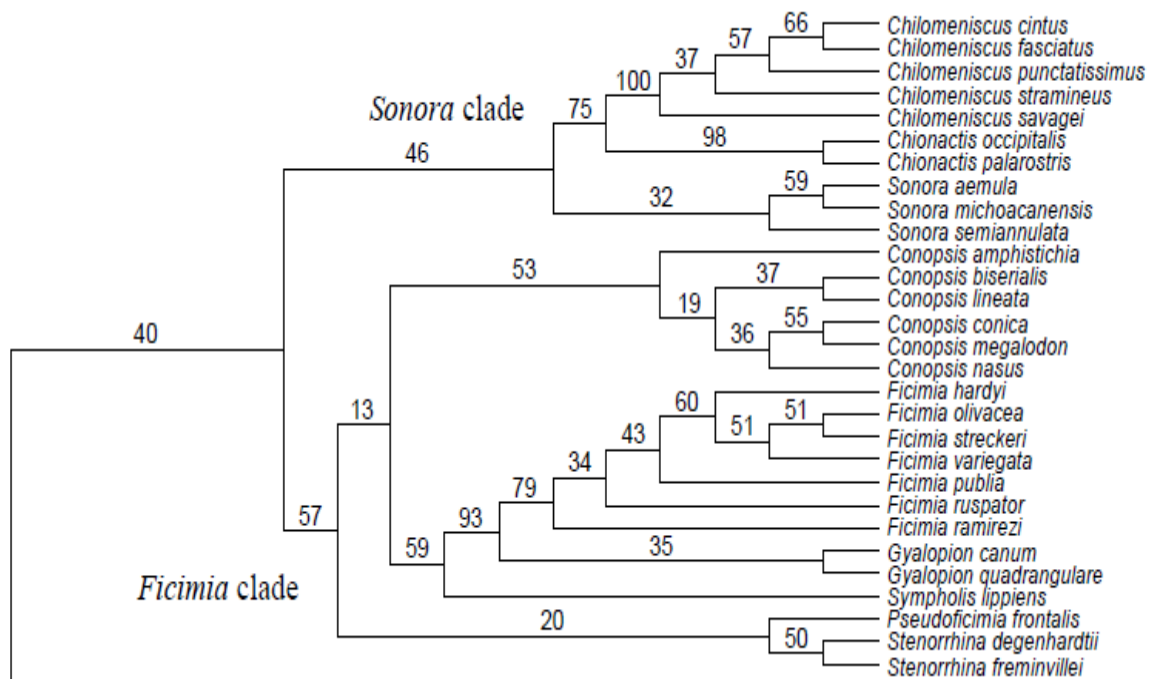
## Apéndices

Apéndice 1. Cuadro de sinonimias del género *Ficimia* con sus 7 especies.

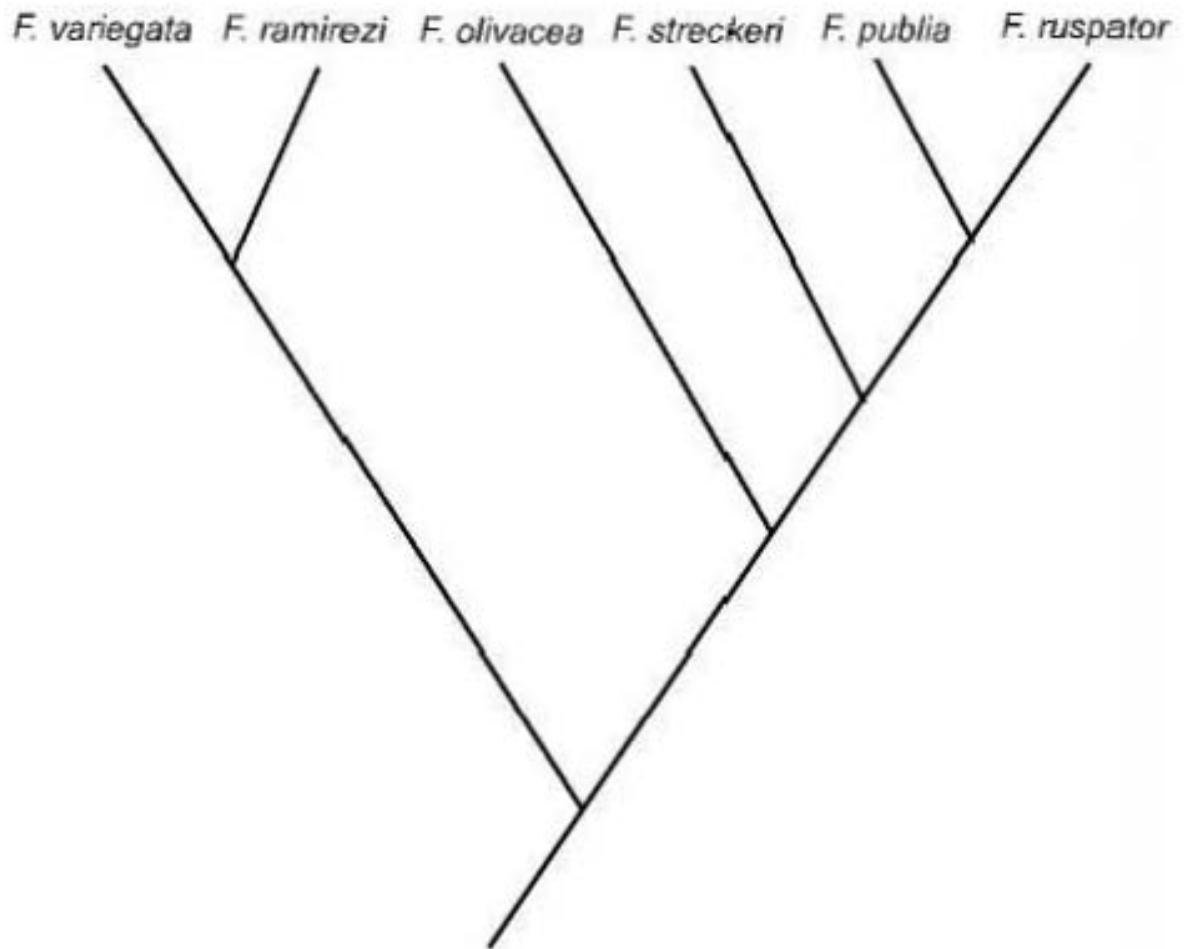
Taxón	Sinonimia	Especie Tipo	Localidad tipo	Distribución	Fuente
<i>Ficimia</i> Gray, 1849a	<i>Ficinia</i> Gray, 1849 <i>Amblymetopon</i> A.C. L. G. Günther, 1858 <i>Amblymepon</i> Marshall, 1873 <i>Ficinea</i> Velasco 1890a <i>Ficinea</i> Velasco 1896	<i>Ficimia olivacea</i> Gray, 1849a		Centro y Sur de Estados Unidos, México y Norte de Centro América	H. M. Smith & Taylor, 1941, L. M. Hardy, 1975b-c, 1990 y Mendoza-Quijano & Smith, 1993
<i>Ficimia hardyi</i> Mendoza-Quijano & Smith, 1993		Holotipo, MZFC 4877,	3.8 km NO Zoquizoquipan (10km O Zacualtipán), municipio de Metztitlán, Hidalgo, México, 1480m	Centro de México (Hidalgo y San Luis Potosí) 1200-2280m	Hernández-Ibarra et al., 1999 & Ramírez-Bautista et al., 1999
<i>Ficimia olivacea</i> Gray, 1849a	<i>Ficimia elaiacroma</i> Jan, 1862a	Sintipos (2), BMNH 1946.1.5.44-45,	"México". Restringida a Orizaba, Veracruz, México tomado de Smith & Taylor (1950a: 350)	Este-central de México (Chiapas, Distrito Federal, Hidalgo, Morelos, Oaxaca, Sur de Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sur de Tamaulipas y Veracruz) 100-2300m	L. M. Hardy, 1978, Casas-Andreu et al., 1996 y Castro-Franco & Bustos Zagal, 2004

<b><i>Ficimia publia</i></b> Cope 1866	<i>Ficimia ornata</i> Bocourt, 1883 <i>Ficimia publia taylori</i> Smith, 1947 <i>Ficimia publia wolffsohni</i> Neill, 1965	Lectotipo, USNM 16428,	"Yucatán" [= Estado de Yucatán, México]. Restringido a Chichén Itzá, Yucatán, México tomado de Smith & Taylor (1950a: 352)	Mesoamérica. Sureste de México (Campeche, Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán), Belice (Cayo, Corozal, Orange Walk), Guatemala (Escuintla, Petén) y Noroeste de Honduras (Atlántida, Cortés, Yoro) 1620m	Hardy, 1980b, Wilson & Meyer, 1985, García & Valtierra-Azotla, 1996, Lee, 1996, Campbell, 1998, Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2006 y McCranie, 2011a
<b><i>Ficimia ramirezi</i></b> <b>Smith &amp; Langebartel, 1950</b>		Holotipo, UIMNH 3767,	5 km N Santiago Niltepec, Oaxaca, Sur de México, coordenadas 16° 36' N, 94° 37' O, a 80m de elevación	Sureste de México (Oaxaca), 80m. Conocida solo en la localidad tipo	Hardy 1979
<b><i>Ficimia ruspator</i></b> Smith & Taylor, 1941		Holotipo, UIMNH 25064	3 millas al este de Tixtla ( a unas 10 millas al este de Guerrero) México	Sureste de México (centro de Guerrero). Conocida solo para la localidad tipo	Hardy 1980a
<b><i>Ficimia streckeri</i></b> <b>Taylor, 1931</b>	<i>Ficimia olivacea streckeri</i> Smith 1944	Holotipo, KU	Tres millas al este de la Ciudad de Rio Grande, Texas	Al extremo Sur de Estados Unidos (Sur de Texas) y Noreste de México (Noreste de Hidalgo, Este de Nuevo León, Puebla, Este de San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz) 1500 m	Hardy, 1976, Canseco-Márquez et al., 2000 y Werler & Dixon, 2000
<b><i>Ficimia variegata</i></b> A. C. L. G. Günther, 1858	<i>Amblymetopon variegatum</i> Günther 1858	Sintipos (2), BMNH 1946.1.5.49, y BMNH	"México". Restringido a Guichicovi, Oaxaca	Sureste de México ( Hidalgo, Noreste de	Hardy, 1975b, 1980c

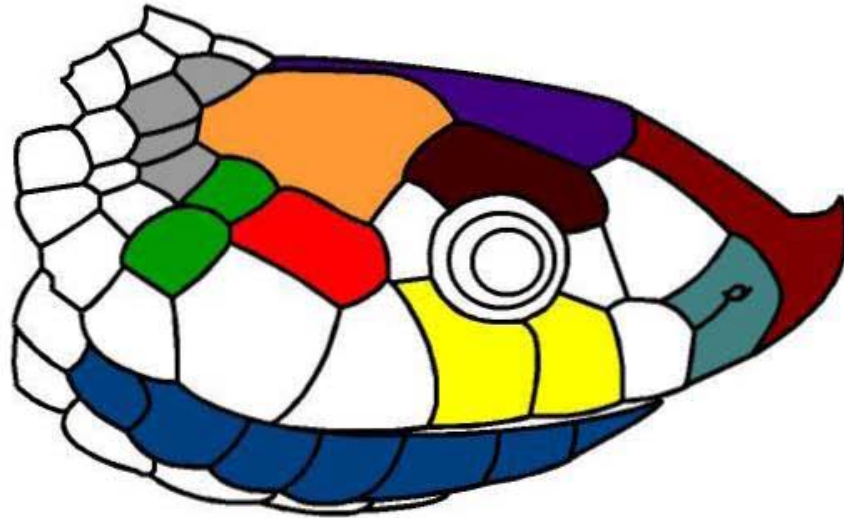
Apéndice 2. Sección de árbol tomado de Holm (2008). Este árbol fue obtenido con morfología usando máxima parsimonia con 100 réplicas de Bootstrap.



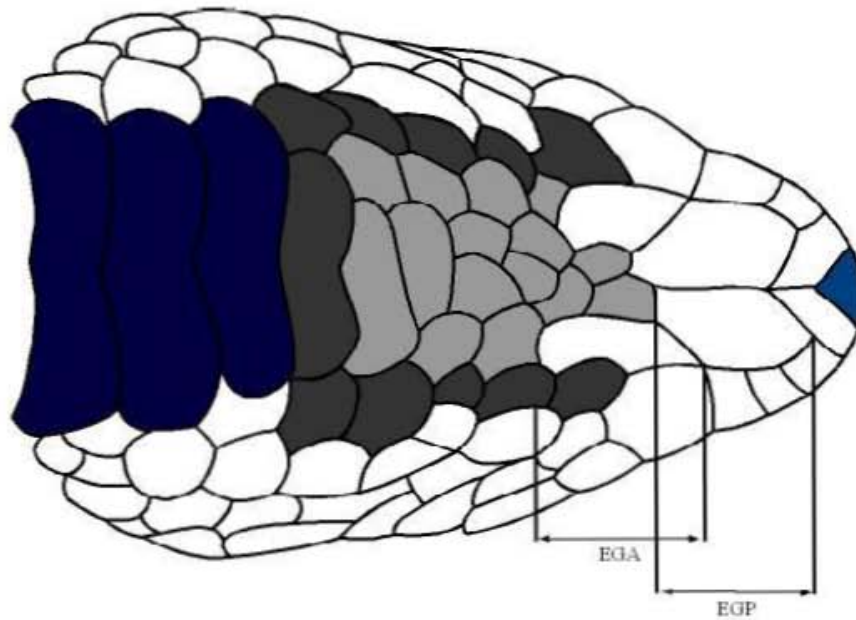
Apéndice 3. Árbol reconstruido a partir de las descripciones paleobiológicas de las relaciones del género *Ficimia* en Hardy (1969) paginas 137-138.



Apéndice 4. Foliodosis de *Ficimia publia* (MZFC 18429) donde se especifican los caracteres que fueron considerados en el presente trabajo. Debajo de cada esquema se especifican los caracteres en cada vista del ejemplar (Cuadro 2).

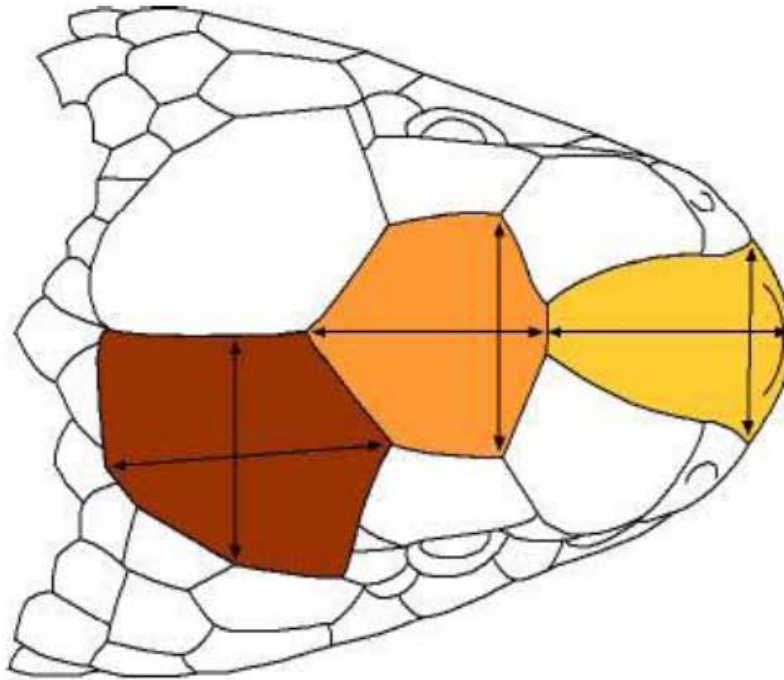


- EDCP   ● Frontal   ● Infralabiales   ● LCO   ● Nasal
- Parietal   ● Rostral   ● Supraocular   ● TP   ● TS



- G   ● Limite de escamas gulares   ● MSEA   ● V

Continuación Apéndice 4.



- Escama frontal, ancho y largo
- Escama parietal, ancho y largo
- Escama rostral, ancho y largo

