



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
SISTEMÁTICA**

**Estudio de las Relaciones Filogenéticas y Taxonomía de las Serpientes del  
Género *Salvadora***

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**Carlos Alberto Hernández Jiménez**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**Dr. Oscar Alberto Flores Villela**

Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**

**Dra. Livia León Paniagua**

Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, UNAM

**Dra. Marisol Montellano Ballesteros**

Instituto de Geología, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX.

2022.



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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
SISTEMÁTICA**

**Estudio de las Relaciones Filogenéticas y Taxonomía de las Serpientes del  
Género *Salvadora***

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**Carlos Alberto Hernández Jiménez**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**Dr. Oscar Alberto Flores Villela**

Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**

**Dra. Livia León Paniagua**

Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, UNAM

**Dra. Marisol Montellano Ballesteros**

Instituto de Geología, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX.

2022.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO  
OFICIO FCIE/DAIP/056/2022  
ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
**Directora General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **17 de enero de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **HERNÁNDEZ JIMÉNEZ CARLOS ALBERTO** con número de cuenta **506021381** con la tesis titulada: “**Estudio de las relaciones filogenéticas y taxonomía de las serpientes del género *Salvadora*.**”, realizada bajo la dirección del (la) **DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA:**

Presidente: **DR. JUAN JOSÉ MORRONE**  
Vocal: **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**  
Vocal: **DR. ALEJANDRO FRANCISCO OCEGUERA FIGUEROA**  
Vocal: **DR. OMAR HERNÁNDEZ ORDÓÑEZ**  
Secretario: **DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA**

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 03 de marzo de 2022

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **Agradecimientos Institucionales.**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, a la Facultad de Ciencias y en general a la Universidad Nacional Autónoma de México, por haberme permitido cumplir uno de mis más grandes sueños, “ser puma” y doctorarme en la mejor universidad de Latinoamérica, siempre llevare el azul y oro tatuados en mi pecho y haré todo mi esfuerzo por enaltecer el nombre de México y la Universidad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca para estudios de posgrado (175623) y la beca mixta ya que, sin ella hubiera sido imposible realizar mis estudios.

Al Dr. Darrel Frost por el apoyo para la obtención de la beca “Theodore Roosevelt memorial research grant” otorgada por el AMNH para financiar parte del trabajo de campo.

Al Dr. Oscar A. Flores Villela, por predicar con el ejemplo, por darme la oportunidad de formar parte de su equipo de trabajo. Por todo el apoyo que siempre me diste, por creer en mí, por tu paciencia, regaños y consejos, pero sobre todo por el invaluable regalo de tu amistad. Gracias Oscar.

A mi comité tutorial, Dra. Marisol Montellano y Dra. Livia León Paniagua, gracias por sus enseñanzas, consejos y por todo lo que aportaron para que lograra este objetivo.

## **Agradecimientos a título personal**

A los revisores de este trabajo Dr. Juan José Morrone, Dr. Alejandro Ocegüera, Dr. Fausto Méndez, Dra. Livia León y Dr. Omar Hernández.

A los curadores de las siguientes colecciones: Royal Ontario Museum (ROM), Mayborn Museum Baylor University (MMC), Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), Monte L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University (BYU), British Museum of Natural History (BMNH), California Academy of Sciences (CAS), Carnegie Museum (CM), University of Colorado Museum (UCM), Field Museum of Natural History (FMNH), Museum of Comparative Zoology, Harvard University (MCZ), University of Kansas, Museum of Natural History (KU), Natural History Museum of Los Angeles (LACM), The Academy of Natural Sciences (ANSP), San Diego Society of Natural History (SDSNH), Texas Cooperative Wildlife Collection (TCWC), National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), Florida Museum of Natural History (UF), University of Illinois, Museum of Natural History (UIMNH), University of Michigan, Museum of Natural History (UMMZ), University of New Mexico, Museum of Southwestern Biology (UNM), University of Texas at El Paso (UTEP), University of Texas at Arlington (UTA), American Museum of Natural History (AMNH), Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC), Escuela de Biología Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (EBUAP) y Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Universidad Nacional Autónoma de México (CNAR). En particular al Dr. Jonathan Campbell por haberme permitido trabajar en la colección de la Universidad de Texas, al Dr. Eric Smith, Carl Franklin y a los estudiantes y personal asociados a la colección de anfibios y reptiles de la Universidad de Texas en Arlington. A mis buenos amigos Jacobo y David por haberme permitido quedarme en su casa, por su buena onda y por haber hecho tan amenos y divertidos esos días lejos de casa.

Un agradecimiento especial al Dr. Charles Bogert por su legado y contribución al estudio de la herpetología mexicana, antes de morir dejó documentos de una revisión taxonómica del género *Salvadora* que el Dr. Jonathan Campbell me compartió y que fueron de gran aporte para la realización de este proyecto.

A mis compañeros y amigos del Museo de Zoología, a los viejos y a los nuevos; Israel, Beto, Estrella, Manolo, Edna, Itzel, Leticia, Uri, Yolo, Campillo, Ricardo, Gustavo, Julián, Brett, Luis Canseco, Luis y Gonzalo, por su apoyo, amistad, buenas vibras y por tantos buenos momentos.

A todas las personas que me ayudaron con el trabajo de campo o colectando muestras para el proyecto; Gustavo Campillo, Uri García, Manuel Ernesto Vargas, Oscar Olivares, Aránzazu Bremauntz, Alfredo Bravo, Irving Bautista, Raúl López, Carlos Castañeda, Raúl Hernández, Rubén Carbajal, Pedro Uriarte, Jacobo Reyes, Eric Centenero, Edgar Gómez, Salvador Ramírez, Antonio Ramírez. A todas las personas que me ayudaron de alguna manera con el trabajo de laboratorio, en especial a la Maestra María Rosete, Laura de Sampedro, Gustavo Campillo, Brett Butler, Ricardo Palacios y Carlos Montiel.

A mi familia por estar ahí en los momentos importantes, a todos y cada uno de ellos, a mi padre Alberto Hernández, por su ejemplo de lucha y superación, pero sobre todo por estos últimos años de amor y de tu presencia en mi vida que tanto me hacía falta, gracias, papá. De manera especial quiero agradecerle a mi madre la Dra. María del Rocío A. Jiménez Sánchez por darme la vida por haberme criado con tanto amor y compromiso, por su ejemplo de lucha y perseverancia, por enseñarme tantas cosas, por compartir mis alegrías y frustraciones, por siempre estar a mi lado y por su amor incondicional, hace unos días te fuiste de este mundo mamita, pero estarás en mi corazón y mis recuerdos siempre, hasta donde estés mami este logro también te pertenece. Gracias infinitas por todo. ¡Lo logramos mami ;

A Marisol Mendoza por iniciar este camino a mi lado, por tu fe y amor en esos días, gracias. A mi hija Maya Hernández, por cambiar mi vida para bien, por enseñarme tantas cosas, por tantas risas, por tantos abrazos, por aguantar mis ausencias y porque no habrá alegría más grande en mi vida que un abrazo tuyo y escucharte decirme “papá”. Este logro también es tuyo ¡Lo logramos mi amor ;

A todos mis compañeros y colegas de la facultad de Ciencias Biológicas de la BUAP, al Dr. Jorge Cebada, Dr. Salvador Galicia, maestra Concepción López, Dr. Ángel Romero, Dr. Carlos Castañeda, Dra. Angélica Trujillo, Dra. Rosa Andrés, Dra. Hortensia Carrillo, Dr. Lino Zumaquero, Dra. Dolores López, Biol. Pedro Serrano, Antrop. Erika Sánchez y Maestra



María Rosete, gracias por su amistad y por el apoyo recibido para poder cumplir con este objetivo.

A mis amigos y compañeros de trabajo de esta última etapa, Ing. Saúl Moreno, Oscar Moreno, IRNA. Edgar Gómez, Alan Palacios, Pablo Cruz, Maximiliano Luna, Laura de Sampedro, Rosalía Pérez, Alday Ortega, Génesis Ordoñez, Dr. Heliot Zarza, Oziel Cruz, Adriana Romero, Fernanda Bustamante, Alice Fernández, Alexander Enciso y Rosa Angélica Martínez por su amistad y por todos esos buenos ratos.

A Alice Fernández por tu cariño, amistad y todo tu apoyo en esta última parte de este proceso. A todos mis alumnos, que han compartido de alguna u otra manera esta etapa, por creer en mí y también por su ayuda y amistad, en especial a Aránzazu Bremauntz, Oscar Olivares, Laura de Sampedro, Carlos Montiel, Maximiliano Báez, Gabriela Hernández y Fernanda Bustamante.

A Rosalía Pérez, por tus ojos, por confiar y creer en mí, por estar aquí a mi lado, por darme tu amor y por recibir el mío.

A mis amigos de toda la vida, los biólogos y no biólogos ustedes saben quiénes son, gracias por todo y por estar a mi lado durante todo este tiempo.

Y a todos los que de alguna u otra manera fueron parte de esto y que ahora se pierden en los laberintos de mi mala memoria, Gracias.

“La comprensión de la naturaleza universal proporciona un deleite intelectual y una sensación de libertad que ningún golpe del destino ni ningún mal pueden destruir.”

Alexander Von Humboldt

A la mujer de mi vida

Maya Hernández Mendoza

Por llenar de luz y amor mi vida.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	<b>8</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>9</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	<b>10</b>
<b>OBJETIVO GENERAL</b> .....	<b>12</b>
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	<b>13</b>
Introducción .....	14
Material y métodos .....	15
Resultados .....	15
Discusión.....	22
Referencias.....	23
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	<b>27</b>
Introducción .....	28
Material y métodos .....	31
Resultados .....	32
Discusión.....	56
Referencias.....	58
<b>CAPÍTULO 3</b> .....	<b>62</b>
Introducción .....	63
Material y métodos .....	69
Resultados .....	77
Discusión.....	89
Referencias.....	96
<b>DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	<b>100</b>
<b>REFERENCIAS GENERALES</b> .....	<b>103</b>

## RESUMEN

El género *Salvadora* pertenece a la familia más diversa de serpientes en el mundo, la familia Colubridae, son serpientes diurnas que habitan desde el sur de Estados Unidos, a través de México hasta el norte de Guatemala, a lo largo de una amplia variedad de ambientes que van desde selvas a nivel del mar, pasando por matorrales y desiertos hasta bosques por encima de los 2500 m.s.n.m. Este grupo de serpientes fue descrito hace más de 150 años y a lo largo de la historia ha sufrido varios cambios, taxonómicos y nomenclaturales lo cual ha generado que su situación taxonómica sea compleja y confusa. Además, hasta antes de este trabajo la sistemática del grupo no había sido evaluada a detalle utilizando técnicas de sistemática filogenética. En este trabajo dividido en tres capítulos se analiza la taxonomía alfa del género y se presenta el primer análisis filogenético del grupo basado en dos líneas de evidencia diferentes, por un lado, la revisión detallada de caracteres morfológicos, que incluyen caracteres de escutelación, dentición, coloración y morfométricos y por otro lado datos de DNA de diferentes loci (dos fragmentos de DNA mitocondrial y uno de DNA nuclear) que fueron analizados por separado y luego en una matriz de datos concatenados. Se encontró que el género *Salvadora* es monofilético y se distinguen al interior dos grupos claramente definidos por sinapomorfias morfológicas y moleculares, se realizan varios cambios taxonómicos que incluyen la descripción de una especie nueva restringida a la sierra mixe de Oaxaca, se elevaron a nivel de especie a 5 de los taxones subespecíficos descritos, mientras que dos de las subespecies descritas previamente se convirtieron en sinónimos. Tanto la hipótesis con datos moleculares con los distintos fragmentos por separado, la matriz con datos moleculares concatenados y la de datos morfológicos, coinciden en la mayoría de los clados formados.

## ABSTRACT

The genus *Salvadora* are members of the most diverse family of snakes in the world, the family Colubridae; they are diurnal snakes that inhabit from the southern United States, through Mexico to northern Guatemala, along a wide variety of environments ranging from tropical forest at sea level, through scrubs and deserts to forests above 2500 m. This group of snakes was described more than 150 years ago and throughout history has undergone several changes, taxonomic and nomenclatural which has generated that its taxonomic situation is complex and confusing. In addition, until before this work the systematics of the group had not been evaluated in detail using phylogenetic systematics techniques. In this work, divided into three chapters; the alpha taxonomy of the genus is analyzed, and the first phylogenetic analysis of the group based on two different lines of evidence is presented, on the one hand, the detailed review of morphological characters, which include characters of scales, dentition, coloration and morphometric. On the other hand, DNA data of different loci (two fragments of mitochondrial DNA and one of nuclear DNA) that were analyzed separately and then in an array of concatenated data. It was found that the genus *Salvadora* is monophyletic, and two groups clearly defined by morphological and molecular synapomorphies are distinguished inside. Several taxonomic changes are made that include the description of a new species restricted to the Sierra Mixe of Oaxaca; five of the subspecific taxa described were raised at the species level, while two of the subspecies previously described became synonyms. Both, the hypothesis with molecular data with the different fragments separately, the matrix with concatenated molecular data and that of morphological data; converge in most of the clades formed.

## INTRODUCCIÓN GENERAL.

La sistemática es el área más fundamental de las ciencias biológicas (Morrone, 2013), en su sentido más amplio la sistemática puede ser definida como el estudio de la biodiversidad de la vida en la tierra y se encarga de explorar, descubrir, describir, e inventariar la diversidad biológica, investigar las causas y orígenes de esa biodiversidad, proponer hipótesis sobre las relaciones filogenéticas e historia evolutiva entre esas especies y finalmente reflejar esas hipótesis de procesos de ancestro-descendencia en una clasificación coherente con la historia evolutiva (Morrone, 2013; Wiens, 2007).

A pesar de que el estudio de la biodiversidad a nivel mundial ha alcanzado gran relevancia respecto al grado de conocimiento que tenemos acerca de ella, es evidente que no hemos logrado completar cosas tan básicas como los inventarios de varios grupos taxonómicos (déficit Linneano) en muchas de las regiones más diversas del planeta (déficit Wallaceano), y mucho menos se han aclarado las relaciones filogenéticas (déficit Darwiniano) o la taxonomía alfa de las especies ya descritas y en consecuencia muchas de las clasificaciones reflejan grupos no naturales (Hortal *et al.* 2015).

En este sentido México no es la excepción, aún existen grandes regiones del país, poco exploradas, municipios enteros dentro de algunos estados que no han sido inventariados biológicamente, especies sin describir, y son pocos los trabajos donde la clasificación de las especies descritas que habitan dentro del territorio nacional que se han revaluado mediante métodos filogenéticos (Flores-Villela, 1993).

En el caso particular de México, el estudio de los reptiles se encuentra incompleto, aún existen especies sin descubrir y describir y muchos grupos necesitan la revisión de su situación taxonomía y relaciones filogenéticas. (Flores-Villela y García-Vázquez, 2014). Este es el caso de las serpientes del género *Salvadora*.

Las serpientes del género *Salvadora* se encuentran ubicadas dentro del grupo más diverso de serpientes en el mundo dentro del clado llamado Caenophidia, (Zaher *et al.* 2019), en particular dentro de la subfamilia Colubrinae de la familia Colubridae (Pyron *et al.* 2010). Vale la pena aclarar que esta es la familia con el mayor número de especies dentro de los reptiles y a su vez también el grupo de serpientes con el mayor número de cambios

taxonómicos. (Uetz *et al.* 2021). En los últimos años se han realizado importantes avances en el conocimiento de la sistemática de este grupo que incluyen la descripción de nuevas especies o rearrreglos taxonómicos que han sido vitales para el entendimiento de la biodiversidad de este grupo y su clasificación (Uetz *et al.* 2021)

El género *Salvadora* fue descrito hace más de 150 años y actualmente incluye a un pequeño grupo de serpientes que se distribuyen desde el Sur de Estados Unidos, a través de México hasta la costa y depresión central del estado de Chiapas y oeste de Guatemala. (Bogert, 1939a; Hernández-Jiménez *et al.* 2021). Son serpientes de tamaño mediano, de hábitos diurnos que habitan en una gran variedad de ambientes desde el nivel del mar hasta los 2,500 m de elevación. Se diferencian de otros géneros por poseer la escama rostral agrandada que cubre el extremo anterior del hocico. El patrón de coloración varía a lo largo de su distribución geográfica entre las distintas especies y subespecies descritas, pero generalmente presentan líneas oscuras longitudinales sobre el cuerpo que varía en distintos tonos de amarillo, café, verde olivo, o gris (Bogert, 1939a; Hernández-Jiménez *et al.* 2021)

Desde su descripción el género ha sufrido varios cambios taxonómicos y los límites entre las especies que forman el grupo no son claros, a pesar de que existen algunos trabajos en el siglo pasado que trataron parcialmente la clasificación taxonómica (Günther, 1863; Cope, 1866; Stejneger, 1902; Stuart, 1932; Smith 1938; Schmidt 1940; Bogert, 1945), la monofilia del grupo no había sido evaluada y las relaciones filogenéticas al interior no habían sido estudiadas a detalle con técnicas de sistemática moderna, hasta el trabajo de Hernández-Jiménez *et al.* (2021). En consecuencia, la situación taxonomía del grupo no es clara y es relativamente compleja.

En este trabajo dividido en tres capítulos se estudian las relaciones filogenéticas del género *Salvadora*, en el marco de la sistemática integrativa, y se presenta la descripción de una especie nueva del género *Salvadora* perteneciente al estado de Oaxaca; una propuesta de las relaciones filogenéticas basada en la revisión de caracteres morfológicos, claves taxonómicas ilustradas, mapas de distribución y finalmente una hipótesis de la filogenia del grupo basada en datos moleculares, utilizando genes nucleares y mitocondriales.



## **OBJETIVO GENERAL**

Resolver la situación taxonómica y proponer una hipótesis filogenética de las especies del género *Salvadora* a través del análisis de líneas de evidencia morfológica y molecular.

## **CAPÍTULO 1**

**A new species of patch-nosed snake (Colubridae: *Salvadora* Baird and Girard, 1853) from Oaxaca, Mexico  
(ZOOTAXA, 2019)**



## A new species of patch-nosed snake (Colubridae: *Salvadora* Baird and Girard, 1853) from Oaxaca, Mexico

CARLOS ALBERTO HERNÁNDEZ-JIMÉNEZ<sup>1,2,4,5</sup>, OSCAR FLORES-VILLELA<sup>2,3</sup> & JONATHAN ATWOOD CAMPBELL<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Ave. San Claudio s/n Edif. 112 Ciudad C. P 72570 Puebla. Pue. México.

<sup>2</sup>Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70–399, México, D.F. 04510

<sup>3</sup>Department of Biology, The University of Texas at Arlington, Arlington, Texas 76019.

<sup>4</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México México, Ciudad de México, 04510

<sup>5</sup>Corresponding author. E-mail: [acaltetepon22@gmail.com](mailto:acaltetepon22@gmail.com)

### Abstract

A new species of snake of the genus *Salvadora* from Oaxaca, Mexico, is described. This taxon was confused with *S. intermedia* in previous taxonomic descriptions. It is characterized by lacking a pale vertebral stripe and by having incomplete dorsolateral stripes that do not reach the posterior part of the body, which is typical of congeners; by having both dorsolateral stripes separated each other by five to six scale rows on anterior part of body; and other scalation characters as well as the number maxillary teeth. The importance of this snake and its conservation is discussed.

**Key words:** Taxonomy, Description, Colubridae

### Introduction

Snakes of the genus *Salvadora* are members of the most diverse and phylogenetically complex snake clade in the world, the Colubridae, in which the genera *Coluber* and *Drymarchon*, *Phyllorhynchus*, *Tantilla*, *Trimorphodon* and *Masticophis* are postulated like sister taxa to be closed related (Figueroa *et al.* 2016; Pyron *et al.* 2011; 2013; Tonini *et al.* 2016; Zheng & Wiens, 2016). Species of *Salvadora* are medium-sized, diurnal snakes, inhabiting a variety of environments from sea level to over 2,500 m. They occur from the southwestern United States through Mexico to the Grijalvan Depression of Chiapas (Bogert 1939a) and extreme western Guatemala (JAC-pers. obs.). According to Bogert (1939a), the genus *Salvadora* is characterized by having an enlarged rostral scale with free edges; a color pattern consisting of lateral and dorsolateral stripes, and usually a distinct vertebral stripe; and 17 rows of dorsal scales on the anterior and middle part of the body, which are reduced to 13 posteriorly (Bogert 1939a).

Smith (1938, 1941) suggested that two groups exist within the genus *Salvadora*. These groups are differentiated by the number of caudal scales, number of maxillary teeth, and cephalic scutellation. The *mexicana* group includes the two largest species of the genus *Salvadora*: *S. lemniscata* and *S. mexicana*, while the second group, *grahamiae*, includes all other species.

The taxonomic history of the genus *Salvadora* is relatively convoluted. Since the generic description by Baird & Girard (1853), there have been a number of taxonomic and nomenclatural changes, which have created problems in recognizing the validity of certain taxa (Stejneger 1902, Blanchard 1924, Amaral 1927, Stuart 1932, Bogert 1939b, 1945, 1947, Schmidt 1940, Smith 1941, Cope 1860, Günther 1863). Currently, seven species and six subspecies are recognized (Smith & Smith 1976; Flores-Villela 1993, Wallach *et al.* 2014).

During the course of revising species in the genus *Salvadora*, we conducted extensive fieldwork in Mexico to

collect representative specimens and tissue samples. Our survey of Oaxacan material revealed an undescribed species of *Salvadora* identified as *S. intermedia* in other collections. The population of *Salvadora* **sp. nov.** from Central Oaxaca and *S. intermedia* are similar in scalation, maxillary teeth and in relative geographical proximity (although not sympatric with *S. intermedia* or any other *Salvadora* species).

## Material and methods

We examined 361 specimens representing all known species of the genus *Salvadora* (Appendix 1) and a total of six specimens from Oaxaca representing the new species, all of which are deposited in museum collections. The holotype was collected during surveys conducted during August 2014 and was photographed prior to euthanasia. Liver and heart tissues were stored in 96% ethanol, and the specimen was fixed in 10% formalin and subsequently transferred to 70% ethanol. Museum abbreviations follow Sabaj-Perez (2013). Nomenclature of scales and the format for the diagnosis follow that of previously published species of *Salvadora* (Bogert 1945). Most morphometric and meristic data were taken under a dissecting microscope, head measurements by using a digital caliper to the nearest 0.1 mm, and body measurements using a ruler to the nearest 1.0 mm. Data taken were: snout-vent length (SVL = measured from tip of snout to vent); tail length (TaL = measured from vent to tip of tail); total length TL; proportional tail length (TaL/ SVL); dorsal scale rows at neck (DSN = number of scale rows one head length behind head); scale rows at mid-body (MSR = number of scale rows at mid-body); dorsal scale rows anterior to the vent (DSV = number of dorsal scale rows head length prior to vent); dorsal scale rows (DSR = general scale formula = DSN–MSR–DSV); ventral scales (VS = number of scales from first ventral scale posterior to preventrals (sensu Dowling 1951) to vent, excluding cloacal scute); subcaudal scales (SCS = number of paired caudal scales excluding the terminal spine); maxillary teeth (MT = number of maxillary teeth); lateral stripe (LS); dorsolateral stripe (DS); vertebral stripe (VST). Color descriptions follow Smithe (1975). Recognition of this species is based on the phylogenetic species concept proposed by Frost & Hillis (1990).

Additionally we performed a molecular phylogenetic analysis to evaluate the divergence of *Salvadora* **sp. nov.** with *S. intermedia* and five of seven species described in the genus. DNA extraction was taken from fresh tissues and stored in 95% ethanol. Genomic DNA was extracted from tissues using DNAeasy Blood and Tissue Kit (Quiagen) using standard protocol. We amplified a fragment of 770bp containing part of NADH dehydrogenase subunit 4 (ND4) including complete rRNA and partial tRNA. Using the primers NDF (CAC CTA TGA CTA CCA AAA CCT CAT GT) and LeuR (CAT TAC TTT TAC TTG GAT TTG CAC CA) modified from previous studies (Arevalo *et al.* 1994; Harvey *et al.* 2000). We used polymerase chain reaction under the following conditions: initial denaturation at 94°C for 3 min, then 35 cycles of denaturation for 30 s at 94°C, annealing for 45 s at 55°C, and extension for 90 s at 72°C, followed by a final extension at 72°C for 10 min.

Products were sent to the High-Throughput Genomics Center, University of Washington, to obtain sequences, using the same set of primers as used for the PCR. Overlapping sequence (forward and reverse) were assembled using Staden Package Software (Bonfield, *et al.* 1995) and then aligned using MUSCLE (Edgar, 2004) in MEGA software (Tamura *et al.* 2011).

For the Phylogenetic analyses, sequences available in GenBank for *Masticophis flagellum* (AF138747.1), *Tantilla vermiformis* (KR814714.1), *Drymarchon corais* (DQ902314.1), and *Mastigodryas dorsalis* (KR814714.1) were included as outgroups.

Maximum likelihood phylogenetic reconstruction was implemented in MEGA (Tamura *et al.* 2011) with 100 independent searches using the GTRGAMMA (GTR+G) model that was determined by model selection using the Bayesian Information criterion in MEGA (Tamura *et al.* 2011). Nodal support for the best scoring ML tree was bootstrap proportions from 1000 pseudoreplicates

## Results

### *Salvadora gymnorhachis*, sp. nov.

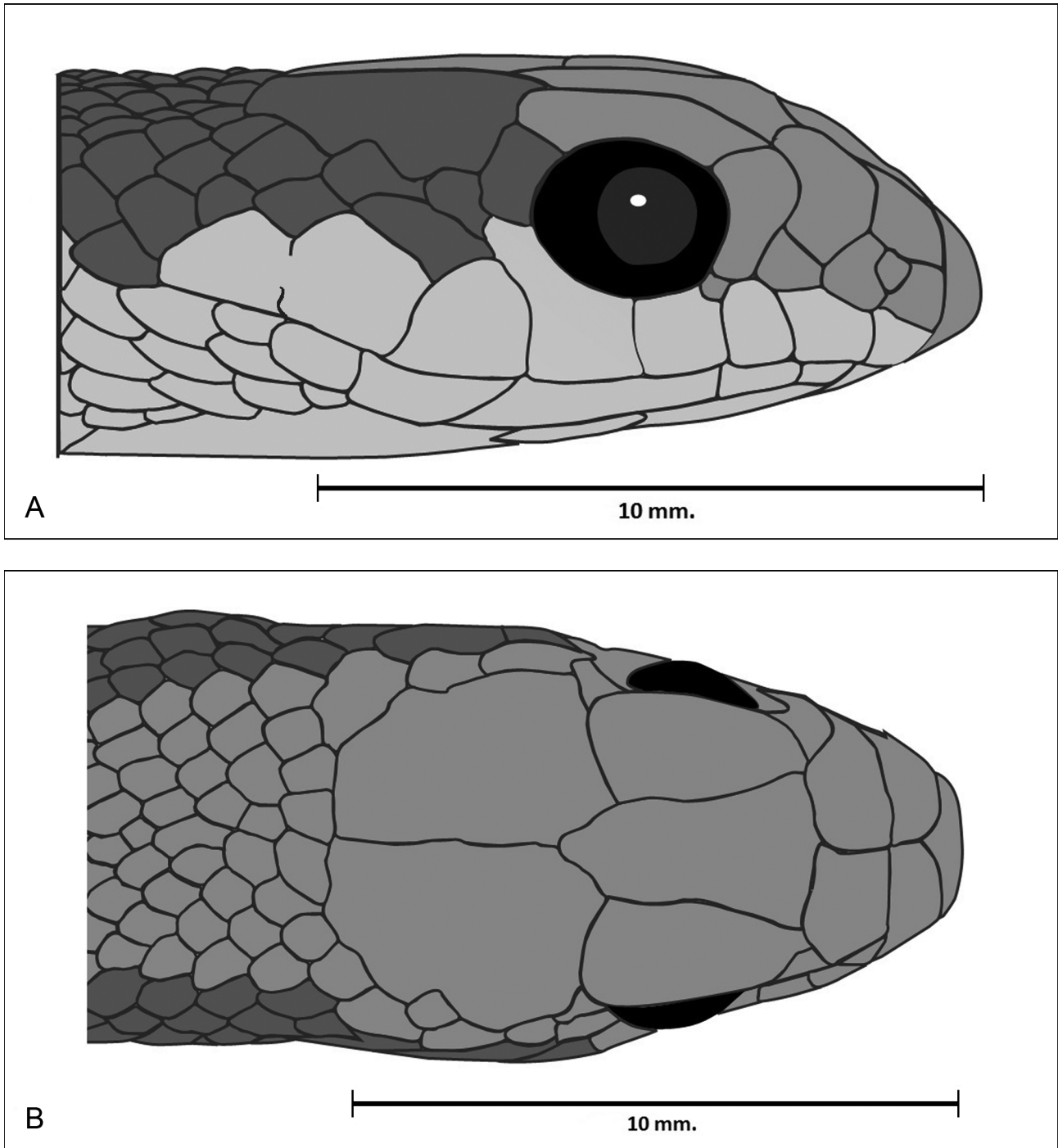
Figs. 1, 2

urn:lsid:zoobank.org:act:FA3E5069-814D-4890-BC45-489F9AF4133B

**Holotype.** An adult female (MZFC 28775) from near San Pedro y San Pablo Ayutla, Distrito Mixe, Oaxaca, Mexico (17.00159° N, -96.08443° W; datum = WGS84), 2100 m above sea level, collected in pine-oak forest on August 22, 2014 (Fig. 3).



**FIGURE 1.** Differences in the length of the dorsolateral stripes of *Salvadora*. Top, holotype of *Salvadora gymnorhachis* sp. nov. (MZFC 28775) from San Pedro y San Pablo Ayutla, Sierra Mixe. Oaxaca, Mexico. Bottom, *Salvadora intermedia* from Chilpancingo, Guerrero, Mexico. Notice the, see text for details.



**FIGURE 2.** Head of holotype of *Salvadora gymnorhachis* sp. nov. (MZFC 28775). A, lateral view. B, dorsal view. Drawing based on a photograph taken of preserved specimen.

**Paratypes.** Five, all from the state of Oaxaca, Mexico. A juvenile female (AMNH 84992) from San Pablo Mitla, 1900 m; an adult male (AMNH 91090) from 8.3 km north of Mitla, 2100 m; and an adult female (AMNH 100910) from 2 km west of San Lorenzo Albarradas, 2000 m; all three from Distrito de Tlacolula. An adult female (AMNH 100909) from 12 km (via road) southwest of San Pedro y San Pablo Ayutla, 1760 m, Distrito de Mixe; and an adult female (UIMNH 56849), near Santa Catalina Quierí, 2364 m, Distrito de Yautepec.

**Diagnosis.** *Salvadora gymnorhachis* differs from all its congeners by lacking a pale vertebral line, and dorsolateral stripes extending only to about the middle of the body (vs other species in which these stripes extend by throughout whole length of the body) (Table 1); *Salvadora gymnorhachis* also differs from *S. grahamiae*, *S. bairdi*, *S. mexicana*, and *S. lemniscata* by having 11 maxillary teeth followed by a diastema and three enlarged teeth

(9–10+3 in *S. grahamiae* and *S. bairdi*; 14–15+3 in *S. mexicana* and *S. lemniscata*); it further differs from *S. mexicana* and *S. lemniscata* by having fewer than 105 subcaudals (vs more than 124), a divided preocular (vs single in *S. mexicana* and *S. lemniscata*); from *S. deserticola* and *S. hexalepis* by having second and third supralabials in contact with loreal (vs third, fourth, and sometimes fifth contacting loreal); and from *S. intermedia* by having six and five scale rows separating dorsolateral stripes on anterior and middle part of body, respectively (vs 3 and 1-2 scale rows separating stripes on anterior and middle part of body, respectively).

**TABLE 1.** Comparisons of several characters among species of *Salvadora*. MT = Maxillary teeth, VS = ventral scales, CS = caudal scales, %TL–TaL = % of tail length in respect to total length, PS = preocular scale (Unique or Divided), TS = transversal stripes on first third of body (Absent or Present), VST = vertebral stripe along length of body, bordered by dorsolateral stripes, DS = dorsolateral stripes (Present or Absent), LS = lateral stripes (Present or Absent), PCHS = posterior pair of genials clearly separated (Present or Absent), L = loreal scale (Simple or Divided), S = supralabials, I = infralabials.

Taxon/(No.of specimens)	MT	VS	CS	%TL–TaL	PS
<i>Salvadora bairdi</i> (36)	9–10+3	172–205	82–105	≤ 28%	D
<i>Salvadora deserticola</i> (28)	11+3	180–201	66–86	≤ 28%	D
<i>Salvadora gymnorhachis</i> (6)	11+3	176–186	92–103	≤ 28%	D
<i>Salvadora grahamiae</i> (97)	10+3	177–202	81–107	≤ 28%	D
<i>Salvadora hexalepis</i> (88)	11–13+3	180–213	75–103	≤ 28%	D
<i>Salvadora intermedia</i> (37)	11+3	173–190	84–114	≤ 28%	D
<i>Salvadora lemniscata</i> (25)	14+3	194–205	128–141	≥ 29%	U
<i>Salvadora mexicana</i> (44)	15+3	182–197	124–145	≥ 29%	U

continued.

Taxon/(No.of specimens)	TS	VST	DS	LS	PCHS	L	S	I
<i>Salvadora bairdi</i> (36)	A	P	P	P	A	S	7–8	9
<i>Salvadora deserticola</i> (28)	A	P	P	P	P	S	9–10	10–12
<i>Salvadora gymnorhachis</i> (6)	A	A	A	A	P	S	8–9	8–10
<i>Salvadora grahamiae</i> (97)	A	P	P	P/A	A	S	7–9	9–12
<i>Salvadora hexalepis</i> (88)	A	P	P	P	P	D	10–12	8–11
<i>Salvadora intermedia</i> (37)	A	P	P	P	P	S	8–10	9–12
<i>Salvadora lemniscata</i> (25)	A	P	P	P	A	S	9–10	11–13
<i>Salvadora mexicana</i> (44)	P	P	P	P	A	S	9	11–12

**Description of holotype.** Rostral with free lateral edges, extending slightly between internasal suture; plates behind rostral on top of head including prefrontals, supraoculars, frontal and paired parietals; on side of head prenasal separated from second supralabial; loreal situated above second and third supralabials; two preoculars, upper larger, contacting prefrontal and supraocular; lower preocular small, situated above third and fourth supralabials; two postoculars at left side, lower contacting fifth and sixth supralabials; one postocular at right side touching the large fifth supralabial; temporals 2 + 2, lower contacting fifth, sixth, and seventh supralabials (Fig. 2A); 8/8 supralabials; fourth and fifth touching eye; 8/8 infralabials, first pair meeting at midventral line behind small mental, first four pairs reaching anterior genials; fourth infralabial enlarged more than length of anterior genials; posterior genials smaller than anterior genials, separated by single row of two median scales; dorsal scales in 19 rows immediately behind head at level of ventral 3, 17 rows at level of ventral scale 13; 16 rows at midbody at level of ventral scale 90, and 13 scale rows anterior to vent at level of ventral scale 170; 182 ventrals; cloacal scute divided, bordered laterally by small scales; tail incomplete, 80+ subcaudals; 11 maxillary teeth, increasing in size posteriorly, followed by diastema and three enlarged teeth (11+3).

**Measurements.** Total length 612 mm; SVL 471 mm; TaL 141 mm (tip missing), comprising about 23 % of total length.

**Coloration.** Pattern consisting of a pair of dark dorsolateral stripes (89 Jet black; Smithe, 1975) beginning at level

of postoculars, extending to middle of body where stripes grade into ground color; dorsolateral stripes occupying upper half of second dorsal scale row and covering four scale rows on anterior part of body, reduced to three scales wide just before becoming inconspicuous at about mid-body; field between dorsolateral stripes brown (223B Verona brown), six rows wide at anterior part of body, five at middle of body where stripes begin to fade; posterior part of body gray (45 Smoke gray); ventral surface of body whitish (92 Pale horn) except for salmon color (6 Salmon) on lateral portion of ventrals of posterior part of body and venter of tail; lateral edges of ventral scales black.

**Variation of Paratypes.** Except for minor differences in scutellation, paratypes closely resemble holotype (Table 2); ventrals in females 176–184, single male with 186 ventrals; subcaudals 92–103 in females, tail incomplete in single male; supralabials 8/8 in most specimens, except in female from near Municipality of San Lorenzo Albarradas, Oaxaca with 9 on one side; third and fourth supralabial reaching second (lower) postocular on individuals from District of Tlacolula, Oaxaca, whereas female from Municipality of Santa Catalina Quieri, Oaxaca (UIMNH 56849) and female from Municipality of San Pedro y San Pablo Ayutla, Oaxaca (AMNH R–100909) with only fifth supralabial touching postocular; anterior nasal in contact with second supralabial in all specimens, except the one from Municipality of Mitla (AMNH 91090), Oaxaca, in which anterior nasal slightly separated from second supralabials; two supralabials, reaching loreal in all specimens except for one female (AMNH 100910) with three on left side; body length 852 to 975 mm, male being largest in series and female holotype smallest (Table 2).

**TABLE 2.** Variation between holotype and paratypes of *Salvadora gymnorhachis* in selected morphological characters. MT = maxillary teeth, VS = ventral scales, CS = caudal scales, SVL = snout vent length; TaL = tail length; S = supralabials, I = infralabials; P2S = prenasal in contact with 2nd supralabial (Contact or Separated); SCL = supralabial in contact with loreal left/right; PR = preoculars; P = postoculars; S2P = supralabials in contact with 2nd postocular; PCH = posterior pair of genials clearly separated (Present or Absent); SCE = 4th and 5th supralabials in contact with eye (Present or Absent); DSD = dorsolateral stripes disappear on the middle of the body (Present or Absent); PSF = preocular separated from frontal (Present or Absent); VST = vertebral stripe along body bordered by dorsolateral stripes (Present or Absent).

	MT	VS	CS	SVL (mm)	TaL (mm)	S	I	P2S
MZFC 28775 (Holotype)	11+3	182	82+	612	141	8/8	8	S
AMNH R–84992	11+3	177	101	237	80	8/8	10	C
AMNH R–91090	11+3	186	80+	782	140	8/8	10	S
AMNH R–100910	11+3	180	103	933	218	9/8	10	C
AMNH R–100909	11+3	176	92	852	228	8/8	10	S
UIMNH –56849	11+3	184	96			8/8		C

continued.

	SCL	PR	P	S2P	PCH	SCE	DSD	PSF	VST
MZFC 28775 (Holotype)	2/2	2	2/1	2	P	P	P	P	A
AMNH R–84992	2/2	2	2/2	2	P	P	P	P	A
AMNH R–91090	2/2	2	2/2	2	P	P	P	P	A
AMNH R–100910	3/2	2	2/2	2	P	P	P	P	A
AMNH R–100909	2/2	2	2/2	1	P	P	P	P	A
UIMNH –56849	2/2	2	2/2	1	P	P	P	P	A

Male closely resembling females, including holotype, in lacking vertebral stripe; male paler, however, with little more than vestiges of dorsolateral stripes; prior to preservation lips and throat white, in contrast to yellow venter of anterior portion of trunk and two lowermost rows of scales (Bogert, unpublished notes); posteriorly yellow color of the venter grading into salmon color extending to underside of tail; basal portions of lower dorsal scales on the posterior of trunk appreciably darker than margins; individual having brownish body flanked with yellow anteriorly gradually becoming gray speckled with black posteriorly; dorsolateral stripes obsolescent in preserved specimen, more conspicuous in live snake.

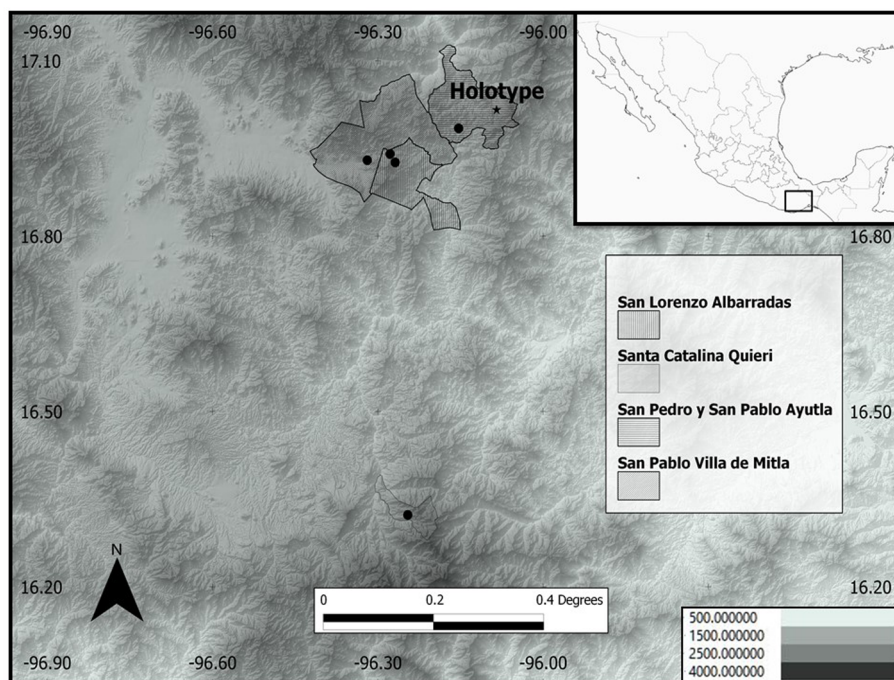




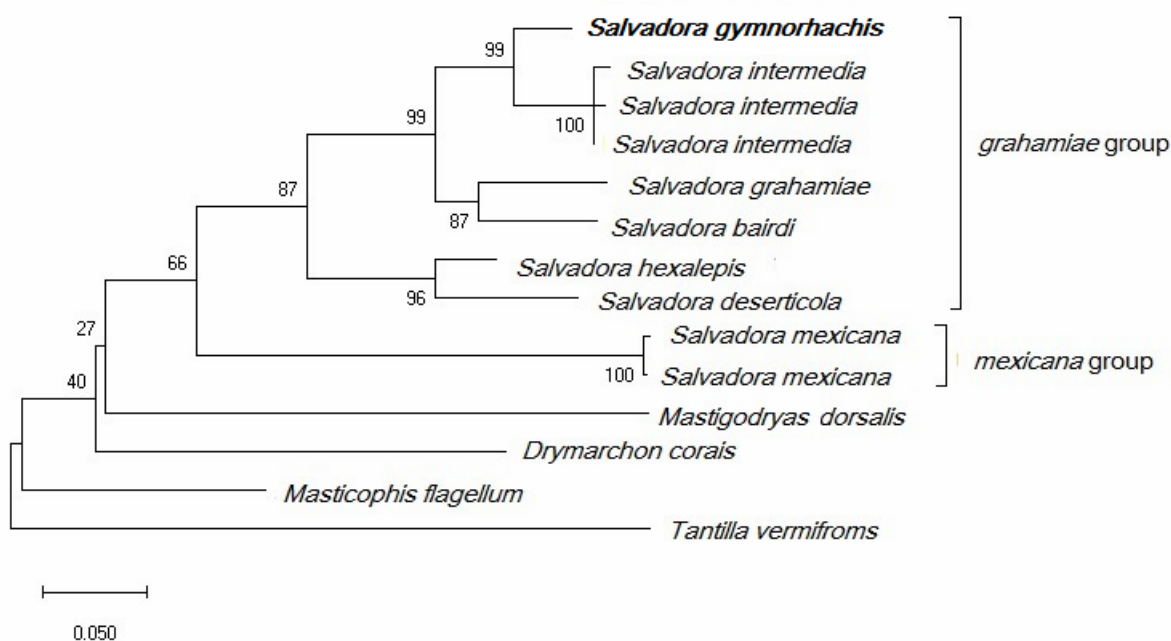
**FIGURE 3.** Habitat of *Salvadora gymnorhachis* sp. nov. A, type locality, pine-oak vegetation at 2060 m elevation. B, general view of the area at the type locality with habitat degradation (deforested areas, corn field and road), San Pedro y San Pablo Ayutla, Distrito Mixe, Oaxaca.

**Etymology.** The specific epithet comes from the Greek “*gymnós*”, meaning “naked”, and “*ráchī*” dorsum, in reference that this is the only species of *Salvadora* that does not have dorsal vertebral stripes and has incomplete dorsolateral ones.

**Habitat and Conservation.** The holotype was found beneath a rock in a transitional area between a crop field and pine-oak forest (Fig. 3A). The distribution of this species undoubtedly has been greatly modified by anthropogenic activities, which has increased the rate of deforestation at the type locality (Fig. 3B). None of the collection sites are located in protected areas. Despite intensive fieldwork in Oaxaca, only six specimens of this species have been collected, all between 1960 and 2014.



**FIGURE 4.** Geographic distribution of *Salvadora gymnorhachis* sp. nov. The star indicates the type locality, circles localities for paratypes.



**FIGURE 5.** Molecular phylogenetic relationships of the genus *Salvadora*, based on ND4 mitochondrial gene, under the criterion of Maximum Likelihood (HKY+G model). Numbers under the nodes represent Maximum likelihood bootstrap support values.

**Distribution.** Most individuals have been collected in central Oaxaca along the unnumbered State secondary road between Mitla and Ayutla in the Distritos de Tlacolula and Mixe at elevations of 1760 to 2364 m. The species is also known in the south near Santa Catalina Quierí in Distrito de Yautepec at elevations exceeding 1600 m. The entire range of this species is drained by the upper tributaries of the Río Tehuantepec (Fig. 4). Most of the river valleys of the region contain fingers of upper tropical deciduous forest extending from lower coastal regions and the higher slopes and ridges are covered with pine-oak forest.

The phylogenetic analysis performed gave one phylogenetic tree (Fig. 5) with maximum likelihood value of -2709.59. The genus *Salvadora* is retrieved as monophyletic, with sampled species forming two strongly supported clades (*mexicana* group and *grahamiae* group). *Salvadora gymnorhachis* is nested within the *grahamiae* group as the sister taxon of *Salvadora intermedia*.

## Discussion

Snakes of the genus *Salvadora* are characterized by an enlarged rostral and a dorsal color pattern of a pale vertebral stripe bordered by darker dorsolateral stripes and, in some species, a pair of usually narrower, dark lateral stripes. This color pattern is characteristic of all previously known species except *S. mexicana*, which has a mottled pattern with transverse bands on the anterior portion of the body. The species described here exhibits a somewhat different color pattern. There is only one reference to an aberrant color pattern that, according to Bogert (1945), occurs in *S. hexalepis mojavensis* from southwestern Utah and northern Arizona. This pattern consists of dark cross bars on the body reaching the lower scale rows and sometimes the ventrals that obscure the vertebral stripe. *Salvadora gymnorhachis* consistently lacks the dorsal stripe typical of all congeners. Also, *S. gymnorhachis* lacks the lateral stripes that occasionally are not present in *S. grahamiae*, a species that is not sympatric with *S. gymnorhachis*. The conspicuous characteristics of color pattern, including the lack of a vertebral stripe and the incomplete dorsolateral stripes, were overlooked on the few individuals examined by previous workers. Based on the number of preoculars, maxillary teeth, number of subcaudals and proportion of TaL/SVL, there appear to be two species groups in the genus. The *mexicana* group (*S. mexicana* + *S. lemniscata*) is defined by having a single preocular; 14-15+3 maxillary teeth; more subcaudals; and longer tail size in proportion to body size (> 29%). While the second group *S. grahamiae* (*S. grahamiae* + *S. bairdi* + *S. intermedia* + *S. deserticola* + *S. hexalepis*) is defined by having a divided preocular; < 13+3 maxillary teeth; less caudals; and shorter tail size in proportion to body size (< 29%). *Salvadora gymnorhachis* belongs to the second group. These two groups as defined by Smith (1938, 1941) were recovered in the molecular phylogeny (Fig. 5). It is clear the position of *Salvadora gymnorhachis* is with the *grahamiae* group and *Salvadora intermedia* is sister taxon, as we predicted.

This new species of *Salvadora* further augments the endemic herpetofauna of the state of Oaxaca, which is considered richest in the overall biodiversity of Mexico (Flores-Villela & Gerez 1994, García-Mendoza *et al.* 2004). There are many areas where there has been little biological exploration that will no doubt further increase the diversity known from this state. Recent reviews of specimens in collections and field expeditions to some areas of Oaxaca have revealed the presence of undescribed species of plants (López-Ferrari & Espejo-Serna 2009, 2014, López-Ferrari *et al.* 2011), invertebrates (Morón & Nogueira 2012, Woller *et al.* 2014) and herpetozoans (Canseco-Márquez *et al.* 2008, Köhler *et al.* 2014, Campbell 2015, Campbell *et al.* 2016). In this regard, Oaxaca easily outranks all other Mexican states in diversity of amphibians and reptiles (Ochoa-Ochoa & Flores-Villela 2006, Caviedes-Solis *et al.* 2015, Mata-Silva *et al.* 2015). The complex physiography and diversity of habitats created by elevational gradients and differences in vegetation, provides an intricate backdrop for evolution scarcely rivaled elsewhere in Mexico. Oaxaca not only harbors great herpetofaunal diversity, but endemism is extremely high (Flores-Villela & Gerez 1994), remarkably so for reptiles (Mata-Silva *et al.* 2015). *Salvadora gymnorhachis* is found in the areas of endemism of Tehuacán-Morelos in central Oaxaca identified by Ochoa-Ochoa & Flores-Villela (2006), distinct in its faunal composition from other endemic areas on the Gulf of Mexico Coast of this state (northern Oaxaca) and Veracruz.

This snake is restricted to the mountains of north-central Oaxaca, while other members of the genus *Salvadora* have a more extensive distribution. *Salvadora gymnorhachis* appears to be an uncommon snake and has mostly avoided the hands of collectors. We think its conservation status should be carefully considered, because the species is not present in any protected area.

## Acknowledgments

We are grateful to O. Olivares, M. Vargas and A. Aguilar for their valuable help in the field. We would like to especially thank the late C. M. Bogert for his contributions to the understanding of the genus of *Salvadora* and for his legacy to Mexican herpetology. Prior to his death, he gave JAC copious unpublished notes on the genus *Salvadora* in which he had already noticed differences in coloration of certain Oaxacan specimens. CONACYT provided a scholarship to CAHJ (Scholarship No. 175,623) as a Graduate Student of Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM; this publication is part of his doctoral dissertation. OFV thanks the support of DGAPA, UNAM during a sabbatical year at UT, Arlington. We thank the AMNH and D. Frost, for their support; to the Theodore Roosevelt Memorial Grant awarded to CHJ to help fund fieldwork in Oaxaca, and to D. Kizirian, L. Vonnahme, C. Franklin and E. Smith for their help in review of this taxon. We are grateful to the following collections and their curators for the loan of specimens ANSP, BMNH, BYU, CAS, CM, FMNH, LACM, KU, MCZ, MSB, MVZ, ROM, SDSNH, TCWC, UCM, UF, UIMNH, UMMZ, UNM, UTA, UTEP. J. A. Hernández-Gómez, O. Olivares and I. Bautista helped with the figures. To M. Rosete for the help in the lab work. Collecting permits in Mexico were issued by SEMARNAT to OFV permit FAUT-0015. We followed all proper guidelines for collecting and preserving specimens recommended by Beaupre (2004).

## References

- Amaral, A.D. (1927) Studies of neotropical ophidia VI. A new genus of snakes from Honduras. *Bulletin of the Antivenin Institute of America*, 1, 28–29.
- Arevalo, E., Davis, S.K. & Sites, J.W.J. (1994) Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. *Systematic Biology*, 43, 387–418.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/43.3.387>
- Baird, S.F. & Girard, C. (1853) *Catalogue of North American Reptiles in the Museum of the Smithsonian Institution*. Part 1 Serpents, Smithsonian Institution, 172 pp.
- Beaupre, S.J. (2004) *Guidelines for Use of Live Amphibians and Reptiles in Field and Laboratory Research*, 2nd edition. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, 43 pp.
- Blanchard, F.N. (1924) A key to the snakes of the United States, Canada and Lower California. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters*, 4, 1–115.
- Bogert, C.M. (1939a) A Study of the Genus *Salvadora*, the Patch-nosed Snakes. *Publication of the University of California at Los Angeles in Biological Sciences*, 1, 177–236.
- Bogert, C.M. (1939b) Notes on snakes of the genus *Salvadora* with a redescription of a neglected Mexican species. *Copeia*, 1939, 140–147.  
<https://doi.org/10.2307/1436808>
- Bogert, C.M. (1945) Two Additional Races of the Patch-nosed Snake, *Salvadora hexalepis*. *American Museum Novitates*, 1285, 1–14.
- Bogert, C.M. (1947) The status of the genus *Leptodrymus* Amaral, with comments on modifications of colubrid pre-maxillae. *American Museum Novitates*, 1352, 1–14.
- Bonfield, J.K., Smith, K.F. & Staden, R. (1995) A new DNA sequence assembly program. *Nucleic Acids Res*, 23, 4992–4999.  
<https://doi.org/10.1093/nar/23.24.4992>
- Campbell, J.A. (2015) A new species of *Rhadinella* (Serpentes: Colubridae) from the Pacific versant of Oaxaca, Mexico. *Zootaxa*, 3918 (3), 397–405.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3918.3.3>
- Campbell, J.A., Solano-Zavaleta, I., Flores-Villela, O., Caviades-Solis, I.W. & Frost, D.R. (2016) A New Species of *Abronia* (Squamata: Anguidae) from the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, México. *Journal of Herpetology*, 50 (1), 149–156.  
<https://doi.org/10.1670/14-162>
- Canseco-Márquez, L., Gutiérrez-Mayén, M.G. & Mendoza-Hernández, A.A. (2008) A new species of night lizard of *Lepidophyma* (Squamata: Xantusiidae) from Cuicatlán Valley, Oaxaca, México. *Zootaxa*, 1750, 59–67.
- Caviades-Solis, I.W., Vázquez-Vega, L.F., Solano-Zavaleta, I., Pérez-Ramos, E., Rovito, S.M., Devitt, T.J., Heimes, P., Flores-Villela, O.A., Campbell, J.A. & Nieto Montes de Oca, A. (2015) Everything is not lost: recent records, rediscoveries, and range extensions of Mexican frogs. *Mesoamerican Herpetology*, 2, 230–241.
- Cope, E.D. (1860), Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Part 3. *Proceedings of the Academy Natural Sciences Philadelphia*, 12, 553–566.
- Dowling, H.G. (1951) A proposed standard system of counting ventrals in snakes. *British Journal Herpetology*, 1, 97–99.
- Edgar, R.C. (2004) Muscle: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32,

1792–1797.

<https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>

- Figuroa, A., McKelvy, A.D., Grismer, L.L., Bell, C.D. & Lailvaux, S.P. (2016) A species level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PLoS ONE*, (9), 11, 1–31.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161070>
- Flores-Villela, O. (1993) Herpetofauna Mexicana. *Special Publication Carnegie Museum of Natural History*, 17, 1–73.
- Flores-Villela, O. & Gerez, P. (1994) *Conservación en México, vertebrados, vegetación y uso del suelo* 2<sup>nd</sup> ed. CONABIO-UNAM, Mexico, 439 pp.
- Frost, D.R. & Hillis, D.M. (1990) Species in concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica*, 46, 87–104.
- García-Mendoza, A.J., Ordoñez-Díaz, M.J. & Briones-Salas, M. (2004) *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza and World Wildlife Found. Mexico, 605 pp.
- Günther, A. (1863) Third account of the snakes in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, (3), 12, 348–365.  
<https://doi.org/10.1080/00222936308681536>
- Harvey, M.B., Barker, D.G., Ammerman, L.K. & Chippindale, P.T. (2000) Systematics of the pythons of the *Morelia amethistina* complex (Serpentes: Boidae) with the description of three new species. *Herpetological Monographs*, 2000, 139–185.  
<https://doi.org/10.2307/1467047>
- Köhler, G., Gómez-Trejo-Pérez, R., Petersen, C.B.P. & Méndez de la Cruz, F. (2014) A new species of pine anole from the Sierra Madre del Sur in Oaxaca, Mexico (Reptilia: Squamata: Dactyloidae: *Anolis*). *Zootaxa*, 3753, 453–468.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3753.5.4>
- López-Ferrari, A.R. & Espejo-Serna, A. (2009) Nuevas combinaciones en monocotiledóneas mexicanas IV (Bromeliaceae, Orchidaceae). *Acta Botanica Mexicana*, 89, 43–46.
- López-Ferrari, A.R. & Espejo-Serna, A. (2014) *Hechtia rubicunda* (Bromeliaceae; Hechtioideae), una nueva especie de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 107, 153–164.  
<https://doi.org/10.21829/abm107.2014.205>
- López-Ferrari, A.R., Espejo-Serna, A., Ceja-Romero J. & Mendoza-Ruiz, A. (2011) *Aechmea aenigmatica* (Bromeliaceae; Bromelioideae) una nueva especie del estado de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 95, 1–9.  
<https://doi.org/10.21829/abm95.2011.262>
- Mata-Silva, V., Johnson, J.D., Wilson, L.D. & García-Padilla, E. (2015) The herpetofauna of Oaxaca, Mexico: composition, physiographic distribution and conservation status. *Mesoamerican Herpetology*, 2, 6–62.
- Morón, M.A. & Nogueira, G. (2012) *Phyllophaga (Phyllophaga) josepalaciosi* (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae) nueva especie del sur de Oaxaca, México. *Dugesiana*, 19, 69–72.
- Ochoa-Ochoa, L. & Flores-Villela, O. (2006) *Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna Mexicana*. UNAM-CONABIO, Mexico, 211 pp.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., Colli, G.R., Nieto-Montes de Oca, A., Vitt, L.J., Kuczynski, C.A. & Wiens, J.J. (2011) The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics Evolution*, 58, 329–34.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.006>
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T. & Wiens, J.J. (2013) A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 1–93.  
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>
- Sabaj-Perez, M.H. (2013) Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: An online reference (v4.0). American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Washington, DC. Available from: <http://www.asih.org/resources>. (accessed 31 August 2015)
- Schmidt, K.P. (1940) Notes on Texan snakes of the genus *Salvadora*. Zoological Series. *Field Museum of Natural History Zoological Series*, 24, 143–150.
- Smith H.M. (1938) Notes of the snakes of the genus *Salvadora*. *The University of Kansas Science Bulletin*, 25, 229–237.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.1701>
- Smith, H.M. (1941) Further Notes on Mexican Snakes of the Genus *Salvadora*. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 99, 1–12.
- Smith, H.M. & Smith, R.B. (1976) *Synopsis of the herpetofauna of Mexico, Vol. III*. Source analysis and index for Mexican reptiles. John Johnson, 997 pp.
- Smithe, F.B. (1975) *Naturalist Color Guide*. American Museum of Natural History, New York, 229 pp.
- Stejneger, L. (1902) The reptiles of the Huachuca Mountains, Arizona. *Proceedings of the United States National Museum*, 25, 149–158.  
<https://doi.org/10.5479/si.00963801.1282.149>
- Stuart, L.C. (1932) Studies on neotropical Colubrinae. I. The taxonomic status of the genus *Drymobius* Fitzinger. *Occasional Papers Museum of Zoology University Of Michigan*, 236, 1–16.
- Tamura, K., Peterson, D., Stecher, G., Nei, M. & Kumar, S. (2011) MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using likelihood, evolutionary distance and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28, 2731–2739.

<https://doi.org/10.1093/molbev/msr121>

- Tonini, J.F.R., Beard, K.H., Ferreira, R.B., Jetz, W. & Pyron, R.A. (2016) Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation*, 204, 23-31.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.039>
- Wallach, V., Williams, K.L. & Boundy, J. (2014) Snakes of the world, a catalogue of living and extinct species. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1209 pp.  
<https://doi.org/10.1201/b16901>
- Woller, D.A., Fontana, P., Marino-Perez, R. & Song, H. (2014) Studies in Mexican Grasshoppers: *Liladownsia fraile*, a new genus and species of Dactyloptini (Acrididae: Melanoplineae) and an updated molecular phylogeny of Melanoplineae. *Zootaxa*, 3793 (4), 475–495.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3793.4.6>
- Zheng, Y. & Wiens, J.J. (2016) Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular phylogenetics and evolution*, 94, 537–547.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.009>

## APPENDIX 1. Material examined.

**Salvadora bairdi**: MEXICO: GUANAJUATO: Guanajuato City: CAS 4413; HIDALGO: Huichapan: AMNH 88826; Tulancingo: MMC R16522; JALISCO: La Mesa Maria Leon: KU 102972; Magdalena: FMNH 114529; Mazamitla: KU 29510; San Clemente: TCWC 54524; Sayula: MMC R16525; Sierra de Cuale: KU 73632; Tapala 1.5 mi NW, ca. 40.0 mi NW Ciudad Guzman: UTA 4380; Tapala, 2.4 km NW: UTA 4382; MICHOACAN : Carapan, 4 mi S: UTA 4563; Cojumatlan: FMNH 114531; Entre Zitacuaro y Rio Tuxpan: FMNH 114533; Jiquilpan 12 mi W: UTA 6046; Tacicuaro: FMNH 114535, FMNH 37051, FMNH 114538; Tuzantla, Zitacuaro 45.8 mi W on Hwy 15 Michoacan: CM 67072; Uruapan: FMNH 114527; PUEBLA: Cacaloapan: FMNH 114530; Cacaloapan 1.01 mi W: UTA R 4903; Cholula: AMNH 19629; Tlacotepec 7 mi SE: UMMZ 126543; QUERÉTARO: Amealco: TCWC 53064; SINALOA: Choix: KU 68753; Plomosas 1.0 mi E: KU 5966; Santa Lucia Via Hwy: KU 78917, KU 78918; Sierra Surutata: CAS 159227; Villa Unión: AMNH 103126; VERACRUZ: Acultzingo: UIMNH 18744, FMNH 114526, UMMZ 88707; Cumbres: MMC R 16516; ZACATECAS: NO DETERMINADO : Ummz 118446;

**Salvadora deserticola**: MEXICO: CHIHUAHUA: 14 miles N of Colonia Dublan: BYU 13978; 2 miles N of Colonia Juarez: BYU 13351; 5 mi N Cerro Campana: MVZ 71001; Ahumada: CM 60072, CM 60073; Belleza: AMNH 68954; Camargo: UTEP 1318; Chihuahua: AMNH 68436; El Sueco: CAS 169814; Gallegos 24 mi ( By road) S: UTEP 7782; Rio Santa Clara: MVZ 75877; Villa Ahumada: UTEP 7781; SINALOA: Culiacan: MVZ 70273; El Coyote: MVZ 136784; Los Mochis: MMC R 16349; Mazatlán: MVZ 059287; Rosario: KU 73626; Vaca: KU 83411; SONORA: Alamos: AMNH 64151, AMNH 64152; Guaymas: AMNH 75894, MVZ 56520, MVZ 72427; Guirocoba: AMNH 63725; Vicinity of Navojoa: BYU 41125; Nuevo Casa Grandes: UIMNH 46017; UNITED STATES: NEW MEXICO: Doña Ana: UTEP 16021; TEXAS: Chisos Mountains 5 mi E Government Spring: FMNH 26615;

**Salvadora grahamiae**: MEXICO: CHIHUAHUA: Arroyo El Mesteño: MVZ 71002, MVZ 73015; Cañón del arroyo Del Alamo: MVZ 68872; Sierra del Nido Arroyo Mesteño: UTA R17802; Santa Bárbara: AMNH 68199; COAHUILA: 8 mi S Fuentes on road 10 May 1938: FMNH 28793; General Cepeda: KU 35058; Jaral: FMNH 1539; La Gacha: KU 33585; Pico de Jimuelo: KU35059; Saltillo: MMC R 16348; DURANGO: El Salto: AMNH 68362; Llano Grande: KU 182703; Rodio: AMNH 85260; Villa de Madera: KU 37790; HIDALGO: 5 mi S Jacala: TCW 4121; E Pachuca on Hwy 105, 2.4 mi (winding Rd.) from Rd. N to El Chico Nat. Pk.: LACM 68954; San Miguel: MCZ 11433; MICHOACAN: Morelia: AMNH 62276; NUEVO LEÓN: Galeana: AMNH 85259; Real: UF 7617; QUERETARO: Pena Blanca: TCW 54836; Pinal Amoles: UTA R 16138; San Joaquín: TCW 41019, TCW 41018; SONORA: Canyon N of Cano Diablo, Sierra San Luis: UTA R 17803; TAMAULIPAS: Nuevo Laredo: AMNH 69944; Rancho Carricitos: TCW 49937; ZACATECAS: Juan Aldama: UTEP 7789; Morelos: AMNH 118018; Saltillo ( Coahuila) 51 mi S Hwy 54: CM 60076; UNITED STATES: ARIZONA: Cave Creek Canyon: AMNH 107359; Graham: AMNH 126739; Painted Canyon Chiricahua: AMNH 75120; Pinal Co: ANSP 28079; NEW MEXICO: Bernalillo: UNM 43356; Catron Co: UTEP 2535; Chaves: UNM 72019; Cibola: UNM 61195; Doña Ana: LACM 2679; Eddy: UNM 48567; Grant: UTA R54090; Grant Co: UTEP 2034; Harding: UNM 61480; Lincon: UNM 151; Otero Country: UTEP 6270, MVZ 139385; Rio Arriba: UNM 30876; San Miguel: UNM 4147; Sandoval: UNM 48784; Santa Fe: UNM 61455; Sierra: UTEP 18940; Torrance: UNM 60991; TEXAS: Aransa Rockport: KU 61119; Atascosa: SDSNH 30736; Austin: LACM 67030; Bastrop: TCW 14066; Beeville: MVZ 52384, UTA R59352; Bell: TCW 27455; Bexar: ROM 4191; Brady: AMNH 64405; Brewster: ROM 9958, UTA 10288; Burleson: TCW 52080; Caldwell: TCW 20274; Cameron: UTA 54066; Corpus: FMNH 45789; Coryell: FMNH 37211; Crockett: UTEP 15636; Culberson: UTEP 12337; Edwards: KU 83167; Frio: TCW 64017; Gillespie: KU 63887, TCW 64017; Hamilton: KU 221254; Hays: TCW 18309; Hidalgo: TCW 33951; Hood: UNM 33524; Hudspeth: UTEP 33524; Hueco Gas Road, El paso Country: UTEP 968; Jeff Davis Co Davis Mountans, Mt Locke: FMNH 29497; Kendall: TCW 42873; Kenedy: AMNH 160238; Kleberg Kingsville: FMNH 28605; Loyosa: ROM 4196; Pecos: TCW 66893; Presidio: TCW 52084; Schleicher: KU 83166; Somervell: TCW 57008; Starr: KU 145920, UTEP 13896; Tal Verde: TCW 38886; Terrell: TCW 623, UTEP 9052; Travis: UTEP 18346; Weatherford Parker: MVZ 12706.

***Salvadora hexalepis***: MEXICO: BAJA CALIFORNIA: Bahía de los Ángeles: MVZ 161558; Bahía de los Ángeles Beach Flats: MVZ 161434; Catarina: MVZ 45397; Ensenada: CM 6123; La Paz: LACM 51850; Rosario: MVZ 161435; San Luis: CAS 84140; San Matías: FMNH 1164; Sierra San Pedro: MVZ 140866; Tijuana: SDSNH 29111; BAJA CALIFORNIA NORTE: 31 mi Se Rancho Santa Ynez NR Santa María Mission: CAS 135199; 36 mi Sur Tijuana: CAS 16298; Arroyo San Telmo: CAS 182411; Bahía de los Ángeles: ROM 13548; El Rosario: ROM 13519, SDSNH 45955; Ensenada: SDSNH 18938; Mina Onix San Quintín: SDSNH 1068; Punta Cabras: SDSNH 19694; Punta de San Quitín: CAS 182410; Rancho San José Tecate: SDSNH 58575; Rosario: SDSNH 42805; San Antonio: SDSNH 8855; San Jose: SDSNH 5131; San Quitín: SDSNH 32622; Santa Catarina: SDSNH 18166; Santo Tomas: SDSNH 16713, SDSNH 42946, SDSNH 52921; Sierra San Pedro: CAS 1723; BAJA CALIFORNIA SUR: 17 M W Santa Rosalía: LACM 103090; 29 Mi SW Santiago City Hall on Mexico Hwy 1: LACM 21537; Bahía Asunción: FMNH 130668; Espíritu Santo: CAS 146563; La Paz: AMNH 87610, MCZ 37228; Loreto: SDSNH 30387; Mulege: KU 185655; Rancho El Rodeo: CAS 147705; San Antonio: KU 78919; San Ignacio: KU 185656, ROM 13663, SDSNH 3827; San Isidro: SDSNH 6232; San José del Cabo: CAS 182413; San Pedro La Presa: CAS 147726; Todos Santos: KU 185654, CAS 45957; GOLFO DE CALIFORNIA: Isla San Jose: CAS 14016; Isla Tiburón: CAS 53246; SONORA: Desemboque: AMNH 74723; Isla Tiburón: SDSNH 52913; UNITED STATES: ARIZONA: Coconino: SDSNH 34439; Coconino Country: MVZ 193329; La Paz 4 mi S Quartzite: MVZ 71995; Maricopa: SDSNH 39081, LACM 115913; Mohave: LACM 126009, MVZ 180263; No Determinado: ROM 23325, UTA R 50703, UTA R 51340, UTA R 51341, UTA R 44903; Pima: ROM 23351; Yuma: SDSNH 13734, MVZ 59288, Yuna: CAS 33810; CALIFORNIA: Bernardino Country: MVZ 64120; Dixon Johnson Inyo: MVZ 6689; Inyo: LACM 103009; Kem Country: MVZ 175842; La Arroyo Seco Canyon: MVZ 794; Riverside: LACM 21523; Riverside Pinto Basin: MVZ 43028; San Bernardino: ROM 19755; San Diego: MVZ 27018; San Diego Tecate: SDSNH 23483; NEVADA: Clark: CM 66186; Clark Country: MVZ 52444; Esmeralda Country: MVZ 182612, MVZ 228582; Lincoln Pahrnagat Valley: MVZ 111401; Lyon Country: MVZ 42088; Mineral Country, Walter Lake: MVZ 20396; Nevada: UTA R 45163, UTA R50716; Rock Valley: MVZ 97087.

***Salvadora intermedia***: MÉXICO: GUERRERO: 2.5 mi S Almolonga: TCW 11597; Chilpancingo: FMNH 103531, FMNH 38305, FMNH 3807, MCZ 3363, MCZ 33642, FMNH 109866; Chilpancingo de los Bravos: MZFC 23201, MZFC 02878, MVZ 45190, MVZ 45191; Mazatlan Cuahutemoc Chilpancingo: KU 61121; Omiltemi Chilpancingo de los Bravos: MZFC 02876; OAXACA: 3.8 mi ( By Mex HWY 190) Puebla Oaxaca Border: BYW 41315; Cerro San Felipe: UCM 44519, UIMNH 56849, UIMNH 62412; Chicahuaxtla: MZFC 04059; El Moral: AMNH 94693; El Tejocote: MZFC 07483, MZFC 21280, MZFC 08577; La Carbonera: AMNH 97843; San Juan Bautista: MZFC 08578; Santa Maria Yavesia: MZFC 23865, MZFC 23857, MZFC 23871; Santiago Comaltepec: MZFC 06523; Santiago Tamazola: MZFC 18272; El Tejocote Estación de Microondas, km 141: MZFC 06011; Tejocotes: AMNH 106969, UTA(CV) 6621, UTA R 25837; PUEBLA: NO DETERMINADO : UTA R52602; Tepanco de López: MZFC 25258, MZFC 14384; Zapotitlán: MZFC 00819.

***Salvadora lemniscata***: MÉXICO: CHIAPAS: 11.8 mi SW Las Cruces: LACM 59035; 2.5mi SE Arriaga: LACM 38202, Amiaga: TCWC 21545; Cintalapa: CAS 163495, TCWC 21544; Escuintla: FMNH 102681; N side of Tuxtla Gutierrez: UF 117789; Trinitana: TCWC 21910; Tuxtla Gutierrez: UMMZ 12153, UMMZ 121532; GUERRERO: Acapulco: AMNH 19627; OAXACA: Huatulco: AMNH 61755; NW Ciudad de Oaxaca: TCWC 56841; NW Totoloapan: UCM 49244; Tehuantepec: AMNH 65142; NW Zanatepec: UCM 41196; Pozo Rio: AMNH 66806; Puente de Vaca: KU 95783; Quiengola: AMNH 66814; Rincon Barba: UIMNH 18731; UIMNH 18732; San Jose Lachanguini Miahuatlan: UCM 41195; Tapanatepec, 20 mi W on Mex Hwy 190: LACM 103698; Tehuantepec: AMNH 64588; Ventosa: CAS 114078,

***Salvadora mexicana***: MEXICO: COLIMA: Colima: AMNH 126418; Manzanillo: CAS 132121; Paso del Rio: AMNH 12782; GUERRERO: 1 mi SW Tierra Colorada: TCWC 7491; ; 2 mi S of Mexcala 1500 ft: UMMZ 114428; Acahuizotla: TCWC 11596, TCWC 11633; Acapulco: SDSNH 36280, SDSNH 36288; Agua de Obispo: KU 87465; Chilpancingo: UMMZ 84762, AMNH 72509, FMNH 38295; Chilpancingo de los Bravos: MVZ 45034; Mexcala: TCWC 11627, TCWC 11628 Omilteme: MCZ 42664; Petacalco: TCWC 55530; Tierra Colorada: KU 67715; JALISCO: Melanque: KU 95784; Puerto Vallarta: UIMNH 41441, CAS 132119; Union de Tula 5 mi SW: KU 67716; MICHOACAN: 12 mi SW of La Placita sea level: UMMZ 101474; Apatzingan: FMNH 39021, FMNH 39023; Capirio 600 ft: UMMZ 119449; El Sabino: FMNH 102864; El Sabino Uruapan: FMNH 102858; La Puerta de la Playa: UMMZ 105157; Santa Ana 2000 ft: UMMZ 119448; Trail El Tequiz to Ojos de Agua de San Telmo 10 mi S of Coahuayana 100 ft: UMMZ 101473; MORELOS: 12 Km NW Axochiapan: TCWC 7318, TCWC 7320; 2 Km S Jonacatepec: TCWC 7319; Laguna El Rodeo: TCWC 4120; NAYARIT: San Blas: UIMNH 84203, UIMNH 84204, UIMNH 84202; PUEBLA: Acatlan: MVZ 164372; Matamoros: KU 39560, KU 050674; Tehuiztingo: AMNH 93347.

## **CAPÍTULO 2**

**Phylogenetic relationships based on morphological data and taxonomy of  
the genus *Salvadora* Baird and Girard, 1853 (Reptilia, Serpentes,  
Colubridae)  
(EUROPEAN JOURNAL OF TAONONMY, 2021)**





This work is licensed under a Creative Commons Attribution License (CC BY 4.0).

## Research article

[urn:lsid:zoobank.org:pub:B6A55DE2-4463-4711-A180-9BC6E9F7B741](https://zoobank.org/pub/B6A55DE2-4463-4711-A180-9BC6E9F7B741)

# Phylogenetic relationships based on morphological data and taxonomy of the genus *Salvadora* Baird & Girard, 1853 (Reptilia, Colubridae)

Carlos A. HERNÁNDEZ-JIMÉNEZ<sup>1,\*</sup>, Oscar FLORES-VILLELA<sup>2</sup>,  
Aranzazú AGUILAR-BREMAUNTZ<sup>3</sup> & Jonathan A. CAMPBELL<sup>4</sup>

<sup>1,3</sup>Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla,  
Ave. San Claudio s/n, Edif. 112 Puebla, Puebla, Mexico, 72570.

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México,  
Ciudad de México, Mexico, 04510.

<sup>1,2</sup>Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México,  
Ciudad de México, Mexico, 04510.

<sup>4</sup>Department of Biology, The University of Texas at Arlington, Arlington, Texas 76019, USA.

\*Corresponding author: [acaltetepon22@gmail.com](mailto:acaltetepon22@gmail.com)

<sup>2</sup>Email: [ofvq@unam.mx](mailto:ofvq@unam.mx)

<sup>3</sup>Email: [aikin.ab@gmail.com](mailto:aikin.ab@gmail.com)

<sup>4</sup>Email: [campbell@uta.edu](mailto:campbell@uta.edu)

<sup>1</sup>[urn:lsid:zoobank.org:author:E5A769D1-7339-4C63-95FD-F259FBE30BF2](https://zoobank.org/author/E5A769D1-7339-4C63-95FD-F259FBE30BF2)

<sup>2</sup>[urn:lsid:zoobank.org:author:9B2DCE3E-E832-4EBF-B04D-A18F15E58F73](https://zoobank.org/author/9B2DCE3E-E832-4EBF-B04D-A18F15E58F73)

<sup>3</sup>[urn:lsid:zoobank.org:author:949926FB-9307-48E4-843C-8B80478D944D](https://zoobank.org/author/949926FB-9307-48E4-843C-8B80478D944D)

<sup>4</sup>[urn:lsid:zoobank.org:author:443B36DB-F8A9-4C4A-85BB-7D95166FD14F](https://zoobank.org/author/443B36DB-F8A9-4C4A-85BB-7D95166FD14F)

**Abstract.** The genus *Salvadora* has not been subjected to a modern phylogenetic analysis. Described in 1853, its taxonomic history is complex and confusing. In this study, we evaluate the monophyly of the genus and present the first phylogenetic hypothesis based on an analysis of 66 qualitative and quantitative morphological characters of over 1000 specimens representing all described taxa across their entire distribution. Morphological characters were processed in Fast Morphology for subsequent phylogenetic analysis in PAUP under the maximum parsimony criterion. We obtained a single tree in which *Salvadora* appears as a monophyletic group with two clearly defined geographic species groups: a southern *mexicana* group and a northern *grahamiae* group. Based on our phylogenetic hypothesis, we evaluate the taxonomic status of all described taxa. Additionally, we include a diagnosis for all species, distribution maps, and an illustrated dichotomous taxonomic key of the genus.

**Keywords.** Morphology, phylogeny, patch-nosed snakes.

Hernández-Jiménez C.A., Flores-Villela O., Aguilar-Bremauntz A. & Campbell J.A. 2021. Phylogenetic relationships based on morphological data and taxonomy of the genus *Salvadora* Baird & Girard, 1853 (Reptilia, Colubridae). *European Journal of Taxonomy* 764: 85–118. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.764.1473>

## Introduction

The taxonomic history of the genus *Salvadora* Baird & Girard, 1853 is rather intricate and convoluted. The genus was described by Baird & Girard (1853), based on the type species *Salvadora grahamiae*.

Jan & Sordelli (1860) described *S. bairdi*, which was placed in the synonymy of *S. grahamiae* by Günther (1863) and Stejneger (1902). Smith (1938) re-evaluated the taxonomic status of *S. grahamiae* and *S. bairdi* and recognized them as two different species.

Cope (1861) proposed that the name of the genus be changed to *Phimothyra* because the name *Salvadora* had already been used by Linnaeus to describe a plant genus, but later withdrew his proposal because the emerging rules of nomenclature no longer required the use of different names for organisms belonging to different kingdoms. Under the name *Phimothyra*, Cope (1866) described *P. hexalepis* as a new species, though he himself later considered it to be a subspecies of *S. grahamiae* (Cope 1875). Stejneger (1902) noted differences between the two taxa and re-elevated *S. hexalepis* to species level. This nomenclature was used until Blanchard (1924) returned it to its previous status as a subspecies of *S. grahamiae*. Schmidt (1940) once again separated them into two separate species.

Günther (1863) recognized the affinity of a snake described as *Zamenis mexicanus* Duméril, Bibron & Duméril, 1854 with *Salvadora* and placed it in the genus *Salvadora*. Later, Stuart (1932) placed the snake *Masticophis pulcherrimus* Cope, 1874 in the genus *Salvadora*.

In a monograph on the genus, Bogert (1939b) concluded that *S. pulcherrima* was limited to Central America and that the Mexican specimens formerly referred to as *S. pulcherrima* should be recognized as *S. lemniscata* (Cope, 1895) because of differences in the scutellation pattern (three preoculars in *S. pulcherrima* vs two in *S. lemniscata*), the color pattern (two longitudinal lines in *S. pulcherrima* vs four in *S. lemniscata*; black and white body color with a green head in *S. pulcherrima*, but olive and brown in *S. lemniscata*), and the number of maxillary teeth (14–15+3 in *S. lemniscata* vs 17+3 in *S. pulcherrima*). Currently, *S. pulcherrima* is considered a synonym of *Leptodymus pulcherrimus* because Bogert (1947) argued, based on a detailed morphological revision, that there were sufficient differences at the genus level and that *S. pulcherrima* should be included in the genus *Leptodymus* proposed by Amaral (1927).

Schmidt (1940) described *Salvadora lineata* and a new subspecies of *S. hexalepis*, *S. h. deserticola*. The following year, Smith (1941) described a new species, *S. bogerti*, and two subspecies of existing taxa, *S. intermedia richardi* and *S. hexalepis celeris*.

Bogert (1945) described two new subspecies of *Salvadora hexalepis*, *S. h. klauberi* and *S. h. mojavensis*, in addition to recognizing *S. hexalepis virgultea* and synonymizing *S. h. celeris* with *S. h. deserticola*.

Finally, Hernández-Jiménez *et al.* (2019) described a new species, *Salvadora gymnorhachis*, from the highlands of Central Oaxaca Mexico.

To date, nine species and eight subspecies have been described:

*Salvadora* Baird & Girard, 1853

*S. bairdi* Jan in Jan & Sordelli, 1860

*S. bogerti* Smith, 1941

*S. deserticola* Schmidt, 1940

*S. grahamiae grahamiae* Baird & Girard, 1853

*S. g. lineata* Schmidt, 1940

*S. gymnorhachis* Hernández-Jiménez, Flores-Villela & Campbell, 2019

*S. hexalepis hexalepis* (Cope, 1866)

*S. h. mojavensis* Bogert, 1945

*S. h. klauberi* Bogert, 1945

*S. h. virgultea* Bogert, 1935

*S. intermedia intermedia* Hartweg, 1940

*S. i. richardi* Smith, 1941

*S. lemniscata* (Cope, 1895)

*S. mexicana* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)

Recently, Flores-Villella (1993) and Wallach *et al.* (2014) listed the taxa of this genus without recognizing any subspecies.

In spite of being a fairly abundant and widespread group, the phylogenetic relationships within the genus have not been well studied. Pyron *et al.* (2011, 2013), Figueroa *et al.* (2016), Tonini *et al.* (2016), Zheng & Wiens (2016) and Zaher *et al.* (2019) published molecular phylogenetic trees that include some species of *Salvadora*, but the results reported in those publications differ with regard to the monophyly of the group and the position of *Salvadora* with respect to relationships with other colubrid genera. None of those papers included all of the described taxa.

Recently, Hernández-Jiménez *et al.* (2019) published the description of a new species, *Salvadora gymnorhachis*. In that description, a phylogenetic hypothesis was proposed, based on a single molecular marker but not all described species in the genus were included (7 of 9). However, the hypothesis presented by Hernández-Jiménez *et al.* (2019) represents the most complete phylogenetic tree that has been proposed to date. In this phylogeny, *Salvadora* appears as a monophyletic group (Fig. 1).

There is no phylogenetic hypothesis for the relationships among the species of *Salvadora* based on morphological data and there is no recent analysis of the alpha taxonomy of the genus. While molecular systematics has proven to be a robust tool for the resolution of taxonomic problems, it is also evident that the use of morphological characters in phylogenetic reconstructions has been decreasing. Morphological characters have been shown to be useful in the reconstruction of phylogenetic relationships among many taxa (Jenner 2004; Wiens 2004; Smith & Turner 2005). It is important that phylogenies representing hypotheses about the relationships among terminal taxa in a monophyletic group be supported by different lines of evidence.

Here, we provide an analysis of the alpha taxonomy of the genus and a phylogenetic hypothesis including all taxa described based on an examination of external morphology and dentition, as well as distribution maps and taxonomic keys.

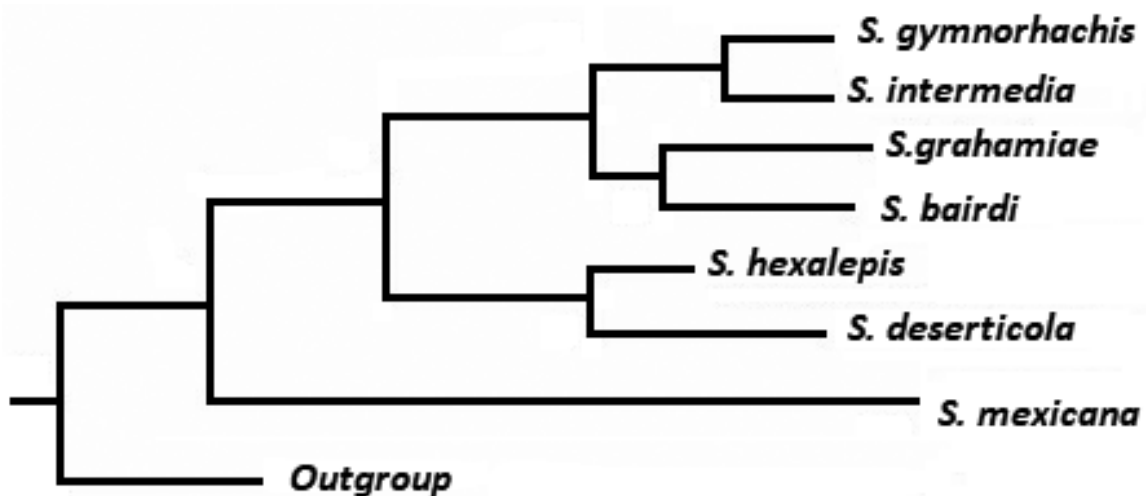


Fig. 1. Molecular phylogenetic tree modified from Hernández-Jiménez *et al.* (2019).

## Material and methods

Over 1000 specimens were examined from the following museums: Royal Ontario Museum (ROM), Mayborn Museum Baylor University (MMC), Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), Monte L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University (BYU), British Museum of Natural History (BMNH), California Academy of Sciences (CAS), Carnegie Museum (CM), University of Colorado Museum (UCM), Field Museum of Natural History (FMNH), Museum of Comparative Zoology, Harvard University (MCZ), University of Kansas, Museum of Natural History (KU), Natural History Museum of Los Angeles (LACM), The Academy of Natural Sciences (ANSP), San Diego Society of Natural History (SDSNH), Texas Cooperative Wildlife Collection (TCWC), National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), Florida Museum of Natural History (UF), University of Illinois, Museum of Natural History (UIMNH), University of Michigan, Museum of Natural History (UMMZ), University of New Mexico, Museum of Southwestern Biology (UNM), University of Texas at El Paso (UTEP), University of Texas at Arlington (UTA), American Museum of Natural History (AMNH), Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC), Escuela de Biología Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (EBUAP) and Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Universidad Nacional Autónoma de México (CNAR) (acronyms follow Sabaj-Pérez 2016); collectively representing all taxa throughout the entire distributional range of the genus. The characters we used were similar to those described in previously published studies of the genus *Salvadora* (Bogert 1947) and Hernández-Jiménez *et al.* (2019).

Distribution maps were constructed with all museum records and specimens examined as well as available records in the recent literature, using Quantum GIS ver. 1.7 (QGIS 2012). Revised diagnoses and dichotomous keys were prepared for each taxon.

Three hundred and sixty-one specimens were selected, representing all of the known populations of each taxon (including type or topotypic material for the species and subspecies), since the specimens selected represent all of the variation that we recorded. A detailed analysis of 64 qualitative scale, color pattern and meristic and morphometric characters (Supp. file 1) were used to reconstruct a phylogenetic hypothesis. *Salvadora bogerti* and *Salvadora intermedia richardi* were not included in the reconstruction of the phylogenetic hypothesis because we consider *S. bogerti* to be a synonym of *S. bairdi* and *S. i. richardi* as a junior synonym of *S. intermedia* (see comments in the Results section).

Given that some of the morphological characters analyzed varied within the terminal taxa (polymorphic characters), they were coded as follows: morphometric and meristic characters were coded using the gap-weighting method proposed by Thiele (1993), while for qualitative characters each character state was treated as an independent character and coded as a binary present-absent character (Wilkinson 1995).

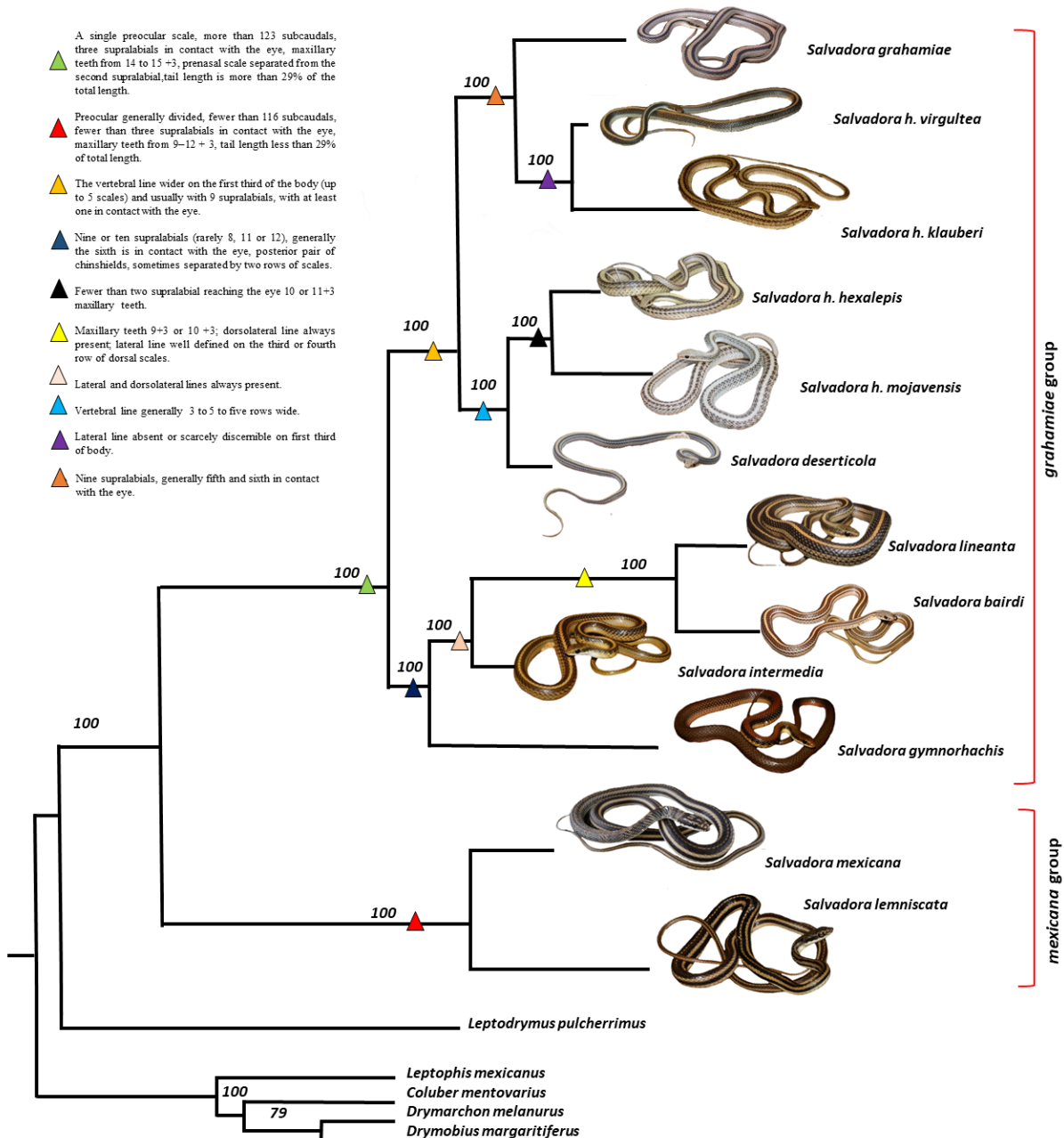
The raw data matrix was processed in Fast Morphology ver. 1.0 (Chang & Smith 2001), which transforms the character state into a code that can be used in a parsimony analysis and obtains the frequency of subcharacters using the Generalized Frequency Coding (GFC) technique proposed by Smith & Gutberlet (2001).

The phylogenetic analysis was run in PAUP, ver. 4.0a147 (Swofford 2002), under the maximum parsimony criterion using a heuristic search and the TBR branch exchange algorithm with 1000 replicates adding taxa randomly. A Bootstrap analysis with 1000 pseudoreplicates was then run. As outgroups, the following species of snakes were used: *Masticophis mentovarius* Duméril Bibron & Dumeril, 1854, *Drymarchon melanurus* Duméril Bibron & Dumeril, 1854, *Drymobius margaritiferus* Schlegel, 1837, *Leptophis mexicanus* Duméril Bibron & Dumeril, 1854 and *Leptodrymus pulcherrimus* Cope, 1874, according to previously published studies by Amaral (1927), Bogert (1947), Pyron *et al.* (2011, 2013), and Hernández-Jiménez *et al.* (2019).

## Results

### Phylogenetic relationships

A single tree with a length of 584 837 steps was obtained from the heuristic search under the parsimony criterion (Fig. 2). The group made up of all the species and subspecies of the genus appears as a monophyletic group with a Bootstrap value of 100. Within the group, there are two clearly defined clades with high Bootstrap values, one with *S. mexicana* and *S. lemniscata* with a Bootstrap value of 100 (*mexicana* group) and the other with the remaining species and subspecies, also with a Bootstrap



**Fig. 2.** Tree obtained based on a heuristic search under the parsimony criterion, with a length of 584 837 steps, a consistency index (CI) of 0.8297 and a retention index (RI) of 0.8276; numbers over the nodes represent the Bootstrap values.

value of 100 (*grahamiae* group). Within the second group there are two subgroups. The first contains *Salvadora deserticola*, the four subspecies of *Salvadora hexalepis*, and *Salvadora grahamiae* with high Bootstrap values. The second group contains *Salvadora bairdi* as a sister group to *Salvadora lineata* with a Bootstrap value of 100, also grouped with *Salvadora intermedia* with a Bootstrap value of 100 and includes the most recently described species in the genus, *Salvadora gymnorhachis*.

The monophyly of the genus is supported as all the species have an enlarged rostral scale interceding between the internasals that sometimes has free edges. The two large groups, in which the species and subspecies of *Salvadora* are found, are clearly differentiated by the number of subcaudal scales, the number of maxillary teeth, and the shape of the preocular scale. The *mexicana* group includes the two largest species of the genus *Salvadora*, *S. lemniscata* and *S. mexicana*, while the second group, *grahamiae*, includes all the other species and subspecies of the genus.

### **Taxonomy**

Class Reptilia Laurenti, 1768  
Order Squamata Opperl, 1811  
Family Colubridae Opperl, 1811

Genus *Salvadora* Baird & Girard, 1853

*Salvadora* Baird & Girard, 1853: 104–105.

*Phimothyra* Cope, 1861: 566.

### **Type species**

*Salvadora grahamiae* Baird & Girard, 1853.

### **Diagnosis**

Usually nine-plate supracephalic scaling on the head; enlarged rostral scale that intercedes between the internasals and sometimes has free edges; two nasal scales; preoculars and postoculars present; loreal scale simple or divided; smooth body scales sometimes with two apical pits; 17 rows of scales around the body on the anterior third of body and midbody; cloacal scale divided; subcaudal scales in two series; elongated head; large eyes; round pupil; long tail. Hemipenis simple with spines at the base, replaced midway by calyces that cover half the length of each organ: sulcus simple with a long basal spine. Normally from 9 to 15 maxillary teeth followed by a diastema and three enlarged teeth (9–15+3). Color pattern consisting of two longitudinal, dorsolateral and lateral lines on each side of the body and a pale vertebral line generally present.

### **Etymology**

Derived from the Latin ‘*salvator*’, which means ‘savior’, and ‘*adora*’, which means ‘honor’, an explicit homage to the collector of the type species *S. grahamiae*, Col. J.D. Graham.

### **Distribution**

Southern United States from southern California, western Nevada, Utah, to Arizona, New Mexico, to central Texas; in Mexico, the Baja California Peninsula and Sonora south to the lowlands of Chiapas and Guatemala excluding the Yucatán Peninsula.

### **Remarks**

The phylogenetic hypothesis and the character revision reveal that there are two groups within the genus, as previously suggested by Smith (1938, 1941): *mexicana* and *grahamiae*.

### The *mexicana* group

The two species in this group are defined by several synapomorphies: a single preocular scale, more than 123 subcaudal scales, three supralabials in contact with the eye, maxillary teeth from 14 to 15+3, prenasal scale separated from the second supralabial, and the tail length is more than 29% of the total length.

#### *Salvadora lemniscata* (Cope, 1895)

Fig. 3

*Drymobius lemniscatus* Cope, 1895: 203.

*Drymobius (Eudryas) pulcherrimus* Bocourt 1890: 725–726.

*Salvadora lemniscata* – Bogert 1939b: 142.

#### Diagnosis

Rostral slightly elongated and projecting toward the back; 9 supralabials, 3 supralabials in contact with the eye, the fourth, fifth and sixth; generally 12 infralabials, sometimes 11 or 13; single preocular; single loreal; prenasal separated from the second supralabial; a second pair of chinshields larger than the first one in contact with each other or separated by a row of scales; 194–206 ventrals; 128–141 subcaudals; tail is 29 to 34% of total length; 14–15+3 maxillary teeth. Color pattern consists of a pale vertebral line extending from the parietal region, and is three rows wide on the first third of the body and one row wide on the rest of the body, flanked by a pair of dark dorsolateral lines two to four scales wide, interrupted at the neck without touching the head; two dark lateral lines, sometimes slightly interrupted in the neck region or continuing toward the sides of the head, passing by the eyes to the nasal scales.

Differs from the other species in the genus by having more maxillary teeth (14–15+3); a single preocular scale; tail length 29 to 34% of total length; 4 longitudinal lines along the body, dorsolaterals interrupted on the neck region; 194 to 206 ventral scales.

#### Etymology

The species name comes from the Latin ‘*lemniscatus*’, which means ‘adorned with bands’, doubtless in reference to the stripes along its body.

#### Type material

MEXICO • “Mexique occidental” [Western Mexico], locality uncertain, probably from Tehuantepec, Oaxaca; F. Sumichrast leg.; MNHN 1891.0260.

#### Distribution and conservation

From Acapulco in the state of Guerrero southward the Pacific coast, across the Isthmus of Tehuantepec to the coast of Chiapas, the Central Depression of the Grijalva River, and Huehuetenango, Guatemala (Fig. 3).

Within its distribution it occurs in at least two protected natural areas. Mexican legislation has listed this species as subject to Special Protection and the IUCN has it listed as a species of Least Concern.

#### Remarks

Three additional specimens examined (UTA 45840 Guatemala: Huehuetenango, 2.4 km from Nenton on Road to la Trinidad; UTA 45842 Guatemala: Huehuetenango, 0.3 km S Cuatro caminos, La Democracia-Nenton Road; UTA 45843 Guatemala Nenton, Hacienda Miramar, La Fortuna near Pozo) represent the first records of *Salvadora lemniscata* for Guatemala.

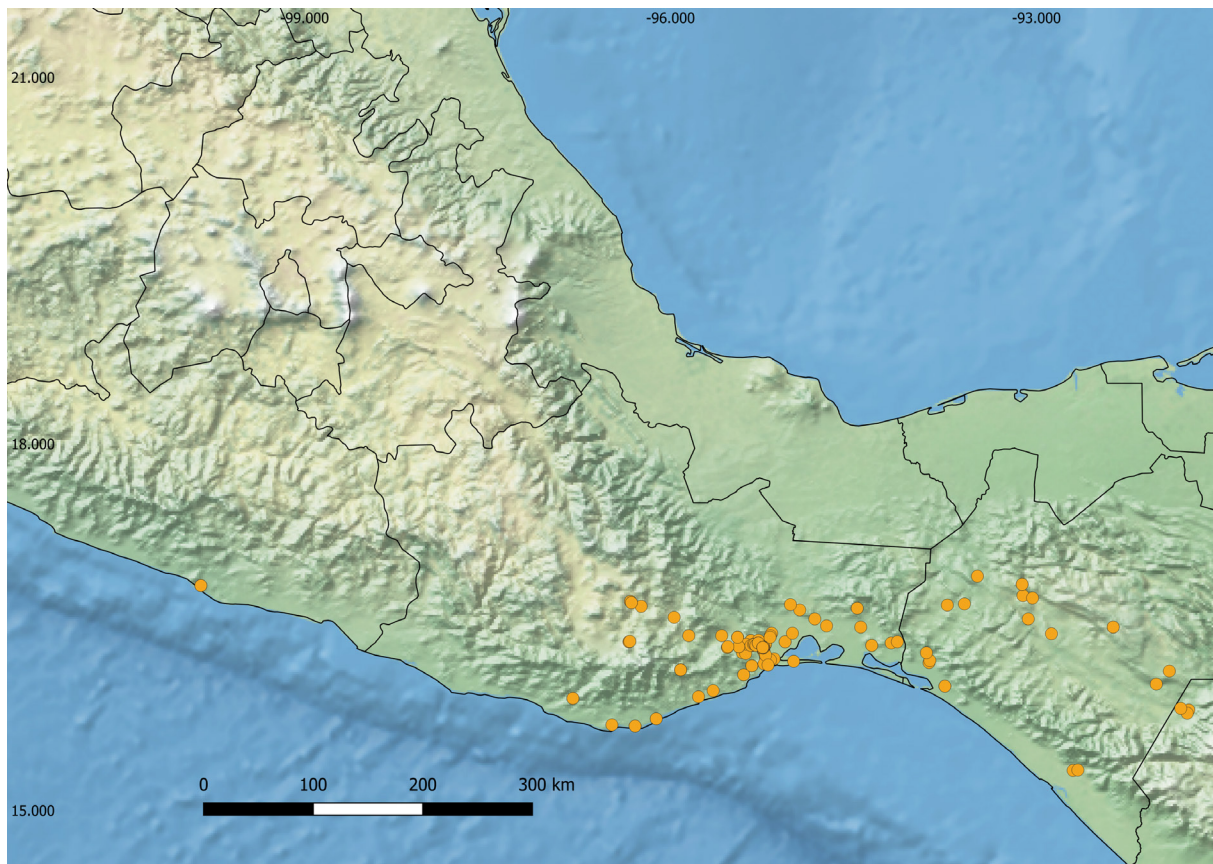


Fig. 3. Locality records of *Salvadora lemniscata* (Cope, 1895).

*Salvadora mexicana* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)

Fig. 4

*Zamenis mexicanus* Duméril, Bibron & Duméril, 1854: 695–696.

*Salvadora mexicana* – Günther 1863: 349.

**Diagnosis**

Rostral elongated; 9 supralabials, 3 supralabials in contact with the eye, the fourth, fifth and sixth; 10–11 infralabials; a single preocular; a single loreal scale; prenasal in contact with the second supralabial; a second pair of chinshields in contact with each other or separated by a row of scales; 182–197 ventrals; 125–145 subcaudals; tail length is 31 to 42% of total length; 15 + 3 maxillary teeth. Color pattern on the first third of the body consists of mottled transverse patches becoming transverse bars on the neck; the back of the head is dark with pale longitudinal patch in the center; the rest of the body has pale vertebral line flanked by two dark dorsolateral lines; and two dark lateral lines.

This species differs from its congeners by having a single preocular scale; tail length is approximately one third of the total length (31–42%); and by having four dark longitudinal lines interrupted on the first third of the body where they are replaced by transverse bands or patches.



### Etymology

Patronym referring to the country of origin.

### Type material

MEXICO • “Cap Corrientes, Mexique” [Jalisco, Cabo Corrientes]; MNHN 3585.

### Distribution and conservation

Endemic to Mexico. Occurs from Nayarit southward on the Pacific coast in the states of Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, and Oaxaca entering the Balsas River Basin, toward central Guerrero, the states of Estado de México, Morelos and southwestern Puebla (Fig. 4).

Within its distribution it is found in at least four protected natural areas. Mexican legislation has listed this species as subject to Special Protection and the IUCN has it listed as a species of Least Concern.

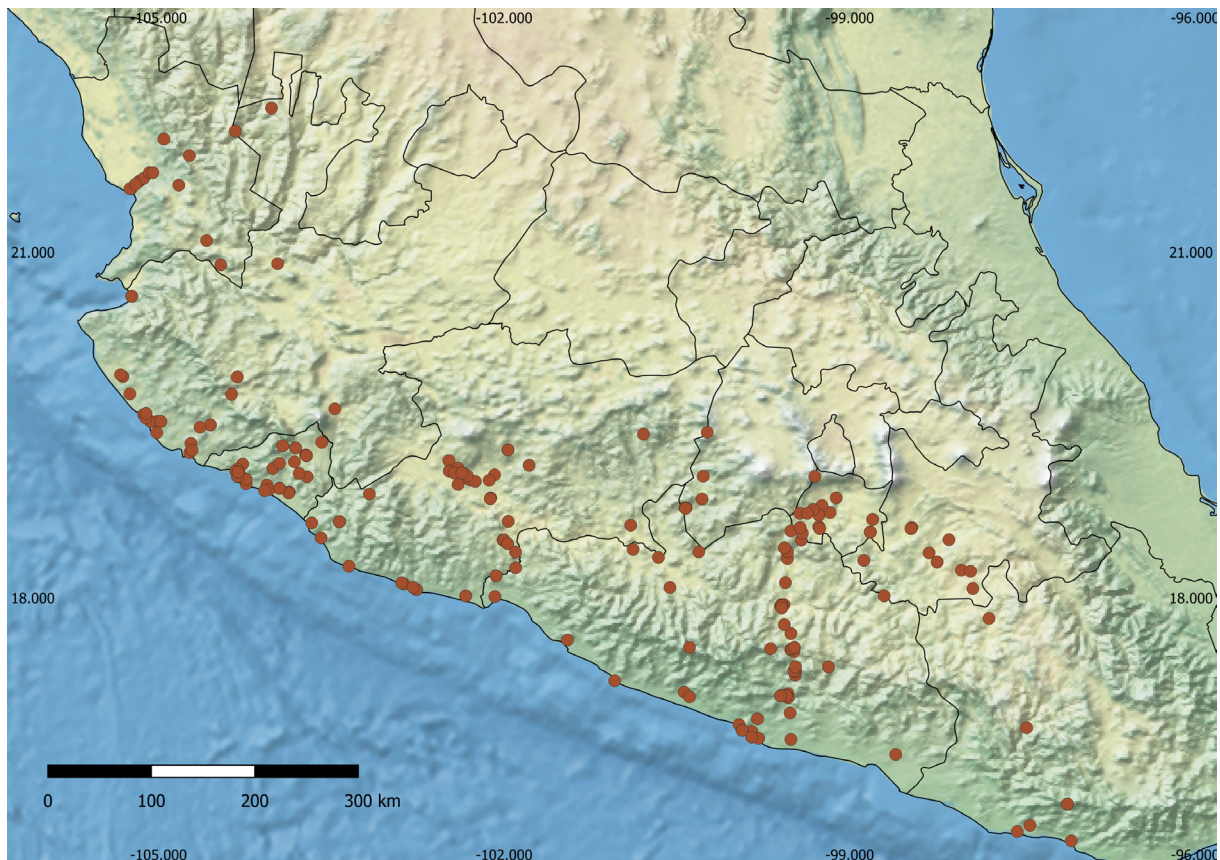


Fig. 4. Locality records of *Salvadora mexicana* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854).

### The *grahamiae* group

The taxa in this group are defined by several synapomorphies, including preocular generally divided; fewer than 116 subcaudals, normally fewer than three supralabials in contact with the eye, maxillary teeth from 9 to 12+3; tail length less than 29% of total length.

*Salvadora bairdi* Jan in Jan & Sordelli 1860

Fig. 5

*Salvadora bairdi* Jan in Jan & Sordelli, 1860: pl. 3 fig. 2.

*Salvadora bogerti* Smith, 1941: 2–6.

#### Diagnosis

Rostral without free edges, slightly elongated towards the back interceding between internasals; 8 supralabials, generally fourth and fifth touching the lower edge of the eye; 10 infralabials; preocular divided; a single loreal; prenasal may or may not be in contact with the second supralabial; a second pair of chinshields in contact with each other or sometimes separated by a row of scales; 175–209 ventrals; 82–108 subcaudals; tail length 22 to 29% of the total length; maxillary teeth normally 9+3. Color pattern consists of a pale vertebral line three scales wide that begins on the neck and tapers to one scale wide on the last third of body; two pairs of dark longitudinal lines, dorsolateral lines two to four scales wide not touching the temporal region and connecting on the anterior part, forming a patch that separates them from the parietal region; lateral lines involving the third row of dorsal scales and may or may not be interrupted by an irregular pattern of patches in the posterior region of head.

This species differs from its congeners by having a single loreal, edges of rostral scale not free, maxillary teeth 9+3, and a pale vertebral line that extends to the neck without touching the temporal region.

#### Etymology

Named in honor of Spencer Fullerton Baird.

#### Type material

MEXICO • holotype of *Salvadora bogerti*; “Tehuantepec”, locality uncertain; USNM 30296.

MEXICO • holotype of *Salvadora bairdi*; “Méxique” Guanajuato, restricted to Acámbaro, see Smith & Taylor (1950); Museo Civico di Storia Naturale di Milano, Westphal coll.; MSNM (destroyed).

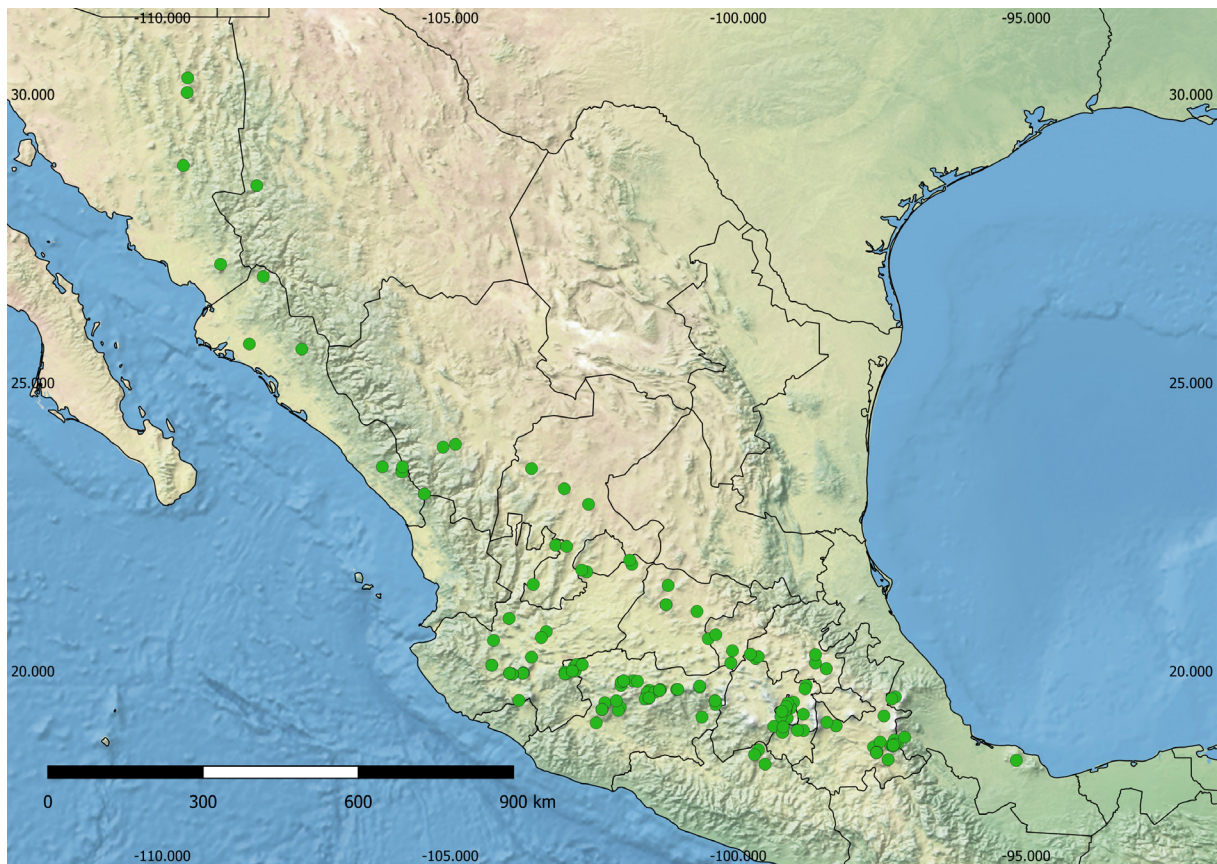
#### Distribution and conservation

Endemic to Mexico; distributed from Sonora and Chihuahua southward through the states of Sinaloa, Durango, Zacatecas, Nayarit, Jalisco; in central Mexico through the Trans-Mexican Volcanic Belt in the states of Querétaro, Guanajuato, Michoacán, Guerrero, Estado de México, Hidalgo, Morelos, Puebla, and Veracruz (Fig. 5).

Within its distribution, it is found in at least four protected natural areas. Mexican legislation has listed this species as subject to Special Protection and the IUCN has it listed as a species of Least Concern.

#### Remarks

The holotype of *S. bogerti* is a juvenile purportedly collected by F. Sumichrast in the vicinity of “Tehuantepec”; this locality does not appear to be the usual collecting site of Tehuantepec, Oaxaca, but rather a community in the municipality of San Andrés Tuxtla called Tehuantepec (from the notes of C.M.



**Fig. 5.** Locality records of *Salvadora bairdi* Jan & Sordelli, 1860.

Bogert; Pérez-Higareda & Smith 1991). Independently of this, the morphological characteristics of the holotype of *bogerti* correspond with the morphological characteristics of a population of specimens of *Salvadora bairdi* collected in the state of Veracruz, near Cordoba. It is worth mentioning that *Salvadora bairdi* is the species that varies the most in squamation and coloration patterns. After an extensive review of the literature and after many years of collecting (either personal or by other collectors) in the region of Los Tuxtlas, no more specimens have come to light, and it is apparent that the holotype of *S. bogerti* may have been a mislabeled specimen. Pérez-Higareda *et al.* (2007) do not list this species as part of the ophidiofauna of the region; therefore, we conclude that the locality of the type of *Salvadora bogerti* is not from Los Tuxtlas and more likely was collected by Sumichrast near Orizaba; a locality where he lived and made collections.

Some individuals in northern Sinaloa, southern Sonora and Chihuahua have a series of patches or transverse patches on the first third of body; however, in spite of being an isolated population, this character is not constant in the specimens we examined.

*Salvadora deserticola* Schmidt 1940

Fig. 6

*Salvadora hexalepis deserticola* Schmidt, 1940: 146, fig. 14.

*Salvadora hexalepis celeris* Smith, 1941: 9, fig. 6.

### Diagnosis

Rostral scale well developed, elongated and with free edges; 9 supralabials, two or rarely three in contact with the eye (generally the fifth and sixth in contact); 11 infralabials; preocular scale divided; a single loreal; prenasal in contact with the second supralabial; a second pair of chinshields separated by two rows of scales; 180–205 ventrals; 66–87 subcaudals; tail is 19 to 23.5% of the total length; maxillary teeth normally 11+3. Color pattern consists of a pale vertebral stripe, five scales wide on the anterior third of the body and three scales wide on the rest of the body, flanked by a pair of dark dorsolateral lines located on the sixth and seventh row and separated from the lateral lines by at least one row of scales; lateral lines begin on the fourth row or on the margins of the third and fourth rows of dorsal scales. Lateral and dorsolateral lines fused on the neck.

Differs from the other species in the genus by having a single loreal, usually not divided; tail shorter (less than 24% of the total length) and fewer subcaudal scales.

### Etymology

The species name is derived from the Latin words ‘*desertum*’, which means ‘desert’, and ‘*icola*’, which means ‘inhabitant’, in reference to the habitat at the type locality.

### Type material examined

UNITED STATES • ♂, holotype of *Salvadora hexalepis deserticola*; Texas, Brewster County, Government Spring, close to the Chisos Mountains; 6 Oct. 1935; Tom Carney leg.; FMNH 26615.

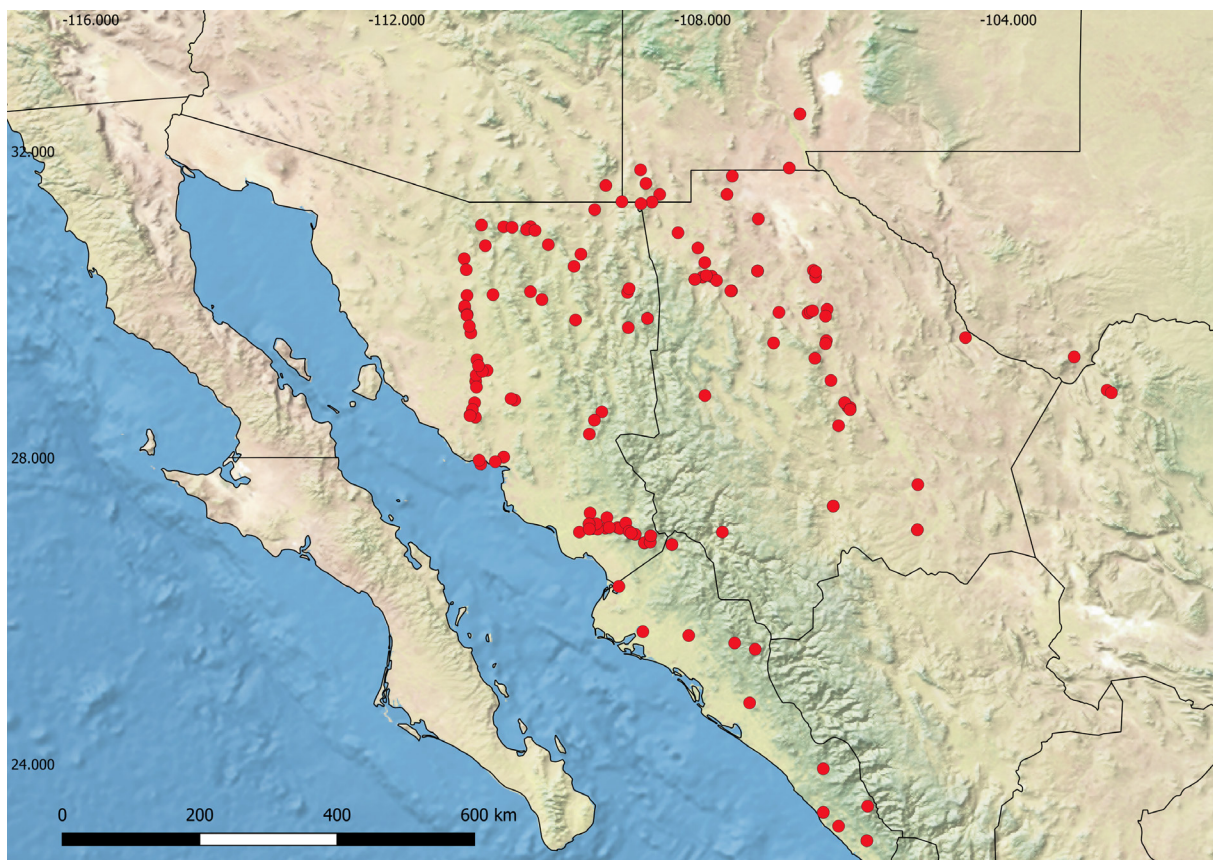


Fig. 6. Locality records of *Salvadora deserticola* Schmidt, 1940.

MEXICO • ♀, holotype of *Salvadora hexalepis celeris*; Sinaloa, San Blas; 28 Mar. 1910; J.N. Rose leg.; USNM 40043.

### **Distribution and conservation**

Southwestern Texas, southwestern New Mexico, and southeastern Arizona, southward on each flank of the Sierra Madre Occidental in Mexico in the states of Sonora, Chihuahua, Coahuila and Sinaloa (Fig. 6).

It is found in at least two protected natural areas in Sonora. Mexican legislation has not listed this species and the IUCN has it listed as a species of Least Concern.

### *Salvadora grahamiae* Baird & Girard, 1853

Fig. 7

*Salvadora grahamiae* Baird & Girard, 1853: 104–105.

*Phimothyra grahamiae* – Cope 1861: 566.

### **Diagnosis**

Well-developed rostral scale, elongated and with free edges; 8 or 9 supralabials, fourth and fifth or fifth and sixth supralabial in contact with the eye; normally 10 infralabials; a single loreal scale; preocular divided; prenasal scale in contact with the second supralabial; a second pair of chinshields separated by a row of scales; 178–200 ventral scales and 89–106 subcaudals; maxillary teeth normally 10+3. Color pattern consists of a pale vertebral line extending to the top of the head, three to five rows of scales wide on the first third of the body reduced to only three on posteriorly; head bordered by a pair of continuous dorsolateral lines from the loreal region throughout the body, with dark line on the sixth and seventh lines of dorsal scales; Sometimes with an inconspicuous lateral line at third row of dorsal scales.

*Salvadora grahamiae* differs from *S. lineata* by having inconspicuous or absent lateral lines, and differs from other congeners by having the tail approximately one quarter of the total length (22–29%); loreal scale not divided, posterior chinshields separated by a two row of scales; and the vertebral line up to five scales wide on anterior of body.

### **Etymology**

Dedicated to the collector of the taxon, J.D. Graham.

### **Type material examined**

UNITED STATES • ♂; Arizona, Cochise County, Huachuca Mountains, limited to Sonora (Bogert 1939a); J.D. Graham leg.; USNM 2081.

### **Distribution and conservation**

From western Texas, northern Coahuila, Chihuahua, and Sonora to northern Arizona and New Mexico (Fig. 7). It occurs in several protected natural areas in Mexico and the United States. Mexico and the United States have not listed this species in any protection category, and it is on the IUCN red list as a species of Least Concern.

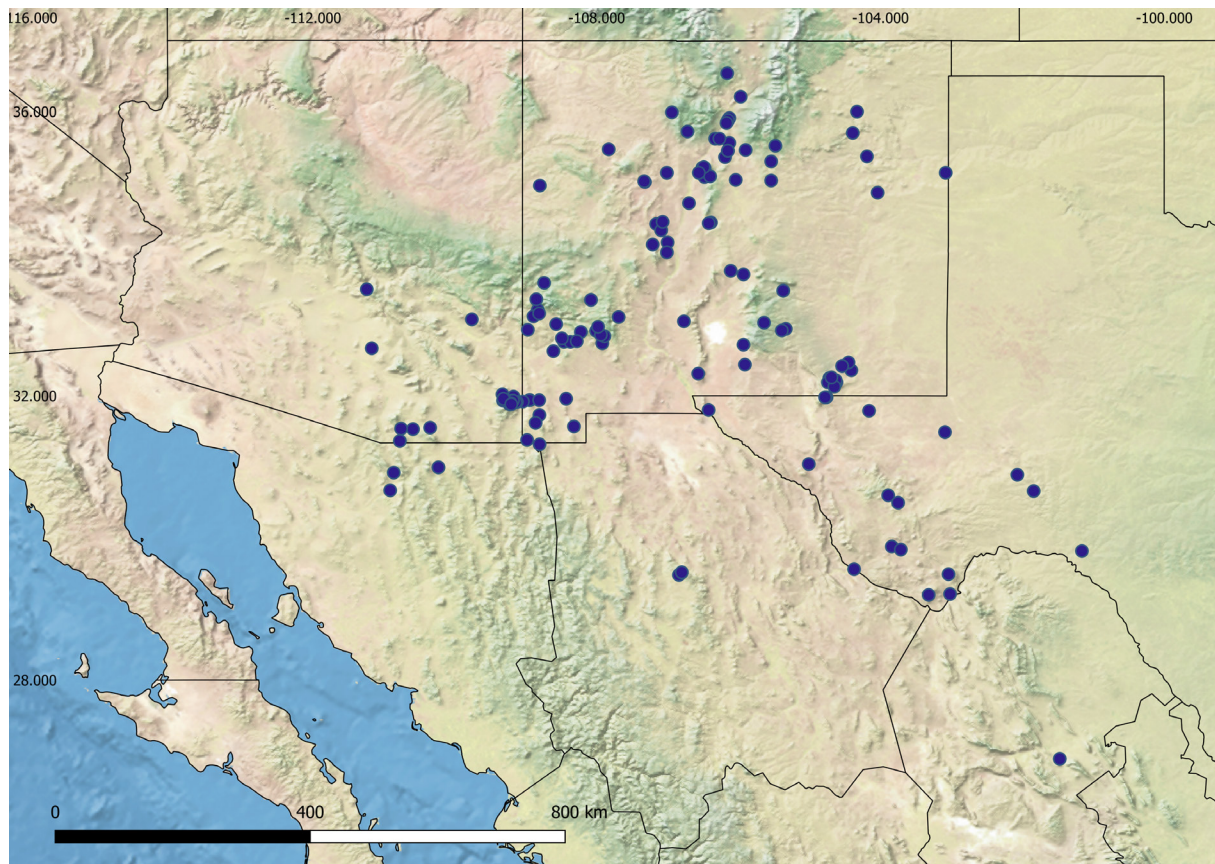


Fig. 7. Locality records of *Salvadora grahamiae* Baird & Girard, 1853.

*Salvadora lineata* Schmidt, 1940

Fig. 8

*Salvadora lineata* Schmidt, 1940: 143–150.

*Salvadora grahamiae lineata* Hartweg, 1940: 259.

**Diagnosis**

Well-developed rostral scale, elongated and with free edges; 8 or 9 supralabials, fourth and fifth in contact with the eye; 9 to 11 infralabials; preocular divided; a single loreal scale; prenasal scale in contact with or separated from the second supralabial; a second pair of chinshields in contact with each other or separated by a row of scales; 179–202 ventral scales; 81–107 subcaudal scales; maxillary teeth normally 10+3. Color pattern consists of a pale vertebral line reaching the top of the head, three to five rows of scales wide on the first third of the body and only three posteriorly; head bordered by a pair of continuous dorsolateral lines from the loreal region across the body, dark line on the sixth and seventh dorsal scales; lateral line paler than the well-developed dorsolateral line on the third row of dorsal scales.

Differs from *S. grahamiae* by having a pair of well-defined lateral lines on the third row of the dorsal scales, extending from the first third of the body and to the cloaca.

**Etymology**

Derived from the Latin ‘*linea*’, meaning ‘line’, in reference to the conspicuous lateral line.

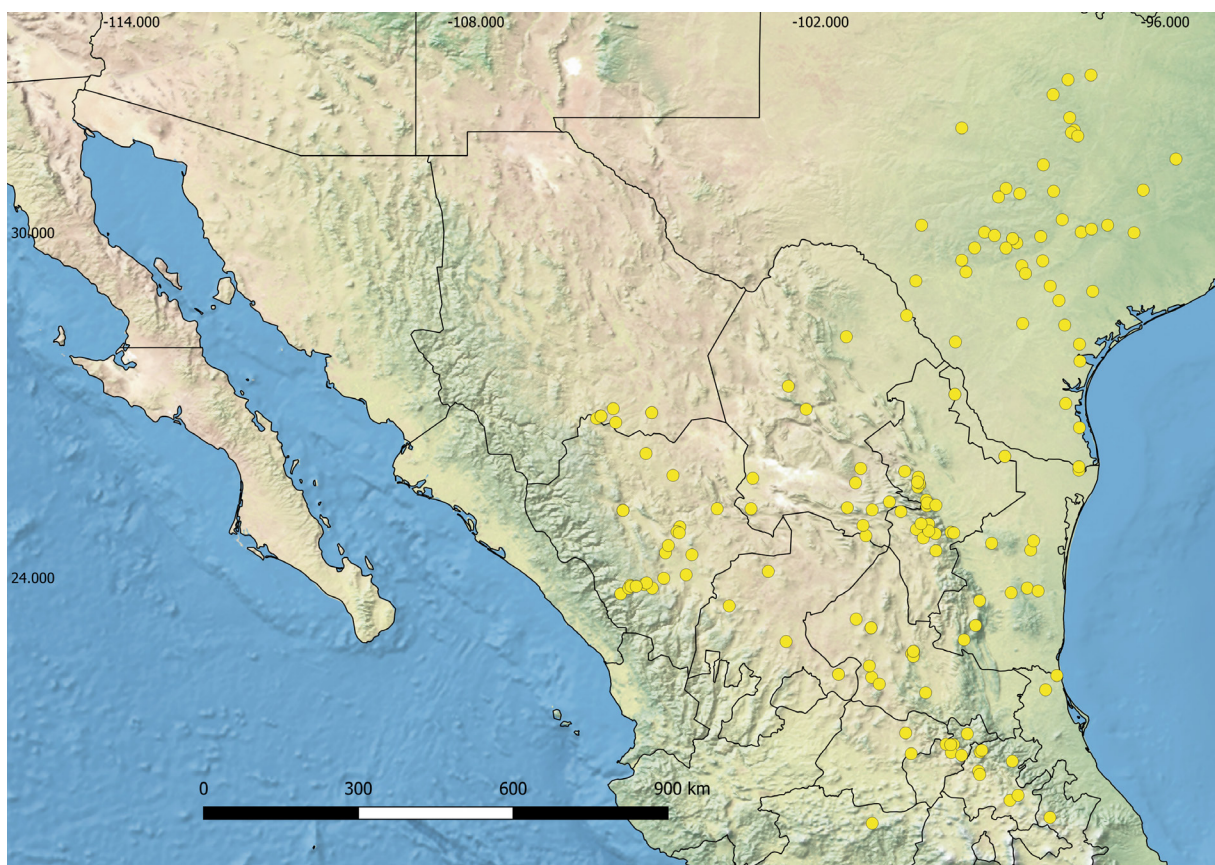
**Type material examined**

UNITED STATES • ♀; Texas, Kleberg County, Kingsville; 1938; J.C. Cross; FMNH 28605.

**Distribution and conservation**

United States from eastern Texas southward through northwestern Mexico in the states of Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Guanajuato Querétaro, Michoacán, Hidalgo, Puebla and northern Veracruz (Fig. 8).

This species occurs in several protected natural areas in Mexico and the United States. Mexico and the United States have not listed this species in any protection category, but it is on the IUCN red list as a species of Least Concern.



**Fig. 8.** Locality records of *Salvadora lineata* Schmidt, 1940.

*Salvadora hexalepis* (Cope, 1866)

Fig. 9

*Phimothyra hexalepis* Cope, 1866: 304.

**Subspecies included**

*S. hexalepis hexalepis*

*S. hexalepis virgultea*

*S. hexalepis mojavesis*  
*S. hexalepis klauberi*

### Diagnosis

Well-developed rostral scale with free lateral edges; normally 9 supralabials, or occasionally 8 or 10; supralabials in contact with the eye, usually only sixth is in contact; 10–11 infralabials; preocular divided; loreal scale normally divided; prenasal scale separated from the second supralabial; a second pair of chinshields separated by two rows of scales; ventral scales 180–213; subcaudal scales vary from 75 to 103; maxillary teeth 10–12+3. With the exception of *S. hexalepis virgultea*, the dark dorsolateral lines are normally separated from the lateral lines at the level of the third and fourth rows of dorsal scales; tail length is 20 to 26% of the total body length.

*Salvadora hexalepis* differs at the species level from the other species in the *grahamiae* group by having a divided preocular, fewer than 113 subcaudals, and a tail length less than 29% of the total length. It differs from *S. grahamiae*, *S. intermedia*, *S. gymnorhachis* and *S. bairdi* by having 9 to 10 supralabials, the sixth in contact with the eye versus 8 supralabials present in the other species in the *grahamiae* group. It differs from *S. deserticola* by having a divided loreal and 75–103 subcaudals.

### Type material examined

UNITED STATES • Arizona, Fort Whipple; USNM 7894.

### Distribution and conservation

This species occurs in the southwestern United States from Nevada, southern Utah, southward through California, Arizona, the Baja California Peninsula and Sonora including Tiburón, San José, and Espiritu Santo Islands in the Gulf of California. (Fig. 9).

Within its distribution, *S. hexalepis* has been recorded in several protected natural areas in Mexico and the United States. Mexico and the United States do not extend legal protection to this species. It is listed by the IUCN as a species of Least Concern.

### *Salvadora hexalepis hexalepis* (Cope, 1866)

Fig. 9

### Diagnosis

Nine supralabials; sixth supralabial in contact with the eye; 10 infralabials; a single subocular sometimes present; 186–213 ventrals; 75–98 subcaudals; tail 20 to 25 % of total length; 10+3 maxillary teeth; a pale vertebral line contacting the parietal region, three to five scale rows wide on the first third of the body, three rows wide posteriorly, bordered by a pair of dorsolateral lines up to four scale rows wide, extending from the temporal region to the tip of the tail, halfway along the body the dorsolateral lines are divided giving rise to another lateral line distinguishable to the tip of tail.

This taxon differs from *S. h. klauberi* by having a single supralabial in contact with the eye, whereas *S. h. klauberi* has two supralabials (the fifth and sixth) in contact; in *S. h. mojavesis* the supralabials and the lower edge of the eyes are separated by two or more suboculars; *S. h. hexalepis* is similar to *S. h. virgultea* in that many individuals have a single supralabial in contact with the eye; however, these subspecies differ in coloration pattern, with the head of *S. h. virgultea* being brown and the lateral line becoming faded and indistinguishable at about the middle of the body (in *S. h. hexalepis* the head is gray, the vertebral line is up to five rows of scales wide, and in the middle of the body the lateral line is completely separated from the dorsolateral line).



### Etymology

From the Latin ‘*hexa*’ for ‘six’ and ‘*lepis*’ for ‘scale’, which can be interpreted as six-sided scales.

### Distribution

It occurs from the southeast of California, United States, southward to northeastern Baja California, central Arizona southward through the northeast portion of the Sonoran Desert, including Tiburón Island (Fig. 9).

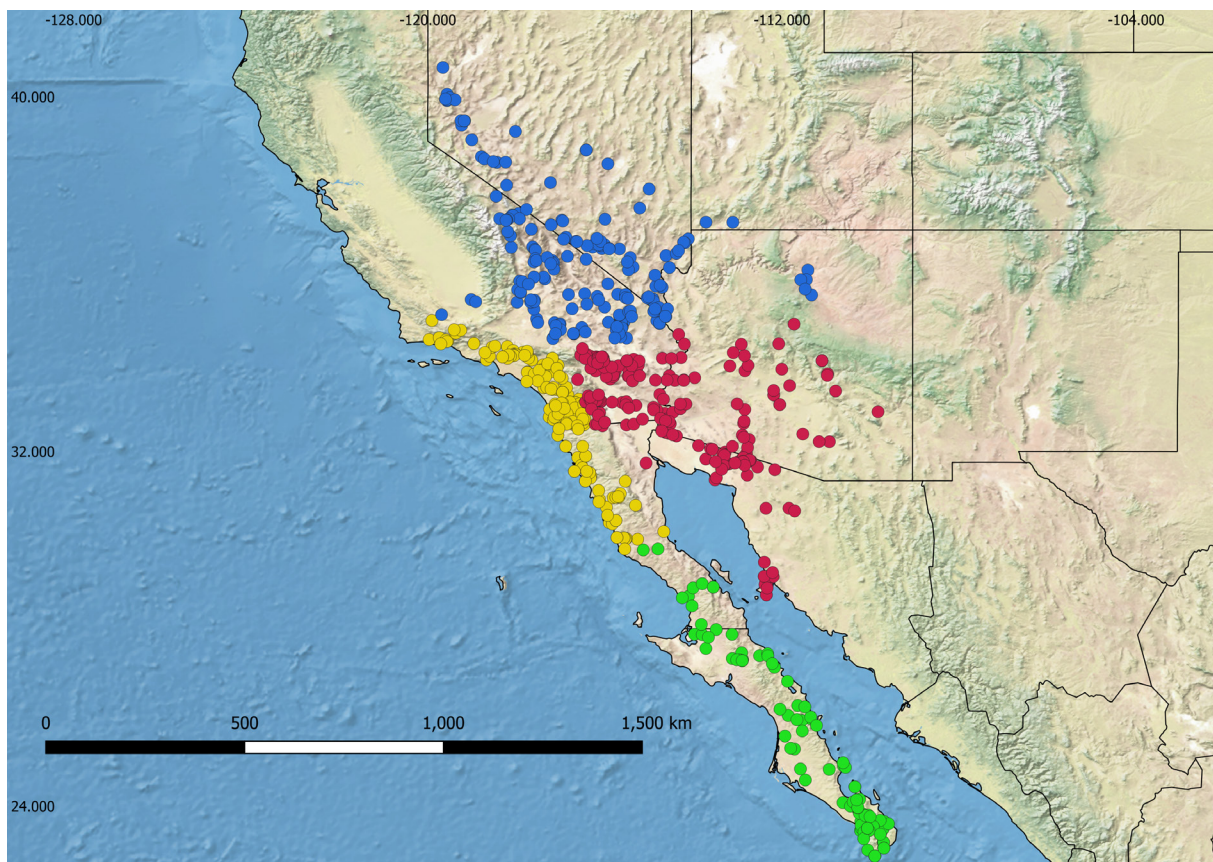
### *Salvadora hexalepis virgultea* (Bogert, 1935)

Fig. 9

*Salvadora grahamiae virgultea* Bogert, 1935: 89.

### Diagnosis

Nine supralabials, the sixth or the fifth and sixth in contact with the eye; 10–11 infralabials; suboculars absent; 188–200 ventral scales; 84–103 subcaudal scales; tail 21 to 26% of the total length; maxillary teeth 10+3. A pale vertebral line three rows of scales wide is in contact with the parietal region, bordered by a pair of dorsolateral lines brown in color, five rows of scales wide extending from the temporal region to the tip of the tail. At about midbody the lateral line gives rise to a thinner lateral line that is one row of scales wide.



**Fig. 9.** Locality records of *Salvadora hexalepis* (Cope, 1866) and its subspecies. Blue dots represent *S. h. mojavensis* Bogert, 1945; yellow dots *S. h. virgultea* Bogert, 1935; red dots *S. h. hexalepis* (Cope, 1866) and green dots *S. h. klauberi* Bogert, 1945.

*Salvadora h. klauberi* differs in having 12+3 maxillary teeth; in *S. h. mojavenensis* suboculars separate the supralabials from the lower edge of the eye; *S. h. hexalepis* sometimes also lacks suboculars and has a single supralabial in contact with the eye similar to *S. h. virgultea*, but it differs in its color pattern (in *S. h. virgultea* the vertebral line involves three scale rows; the head is brown, and a lateral line is not distinguishable). In *S. h. hexalepis* the vertebral line is up to five scale rows wide; the head is gray; and the lateral line at midbody is completely separated from the dorsolateral line.

### Etymology

From the Latin ‘*virgultus*’, meaning ‘covered with scrub’, for the habitat in which the taxon occurs.

### Type material examined

UNITED STATES • ♂; California, San Diego County; 32.67778° N, 116.72709° W; 29 Jun. 1929; Deerhorn Flat leg.; SDSNH 12025.

### Distribution

Regions adjacent to the Pacific coast and adjacent foothills in southwestern California, southward to the southern portion of Baja California, where it is parapatric with *S. h. klauberi* (Fig. 9).

### *Salvadora hexalepis mojavenensis* Bogert, 1935

Fig. 9

*Salvadora hexalepis mojavenensis* Bogert, 1945: 14.

### Diagnosis

Nine supralabials, no supralabial in contact with the eye or only sixth in contact; 10–11 infralabials; from two to three suboculars; 190–207 ventral scales; 82–96 subcaudal scales; tail 20 to 25% of total length; 11+3 maxillary teeth; a pale vertebral line that does not reach the parietal region, bordered by a pair of dorsolateral lines and a pair of somewhat inconspicuous lateral lines and irregular bars along the body that interrupt the dorsolateral and lateral lines.

Differs from all conspecific subspecies by having two or three suboculars present.

### Etymology

Toponym alluding to its distribution that is concentrated in the Mojave Desert.

### Type material examined

UNITED STATES • ♂; California, San Bernardino County, Deadman Point, 11.5 miles SE of Victorville, at the south end of the Granite Mountains; 19 Jun. 1935; C.M. Bogert leg.; AMNH 63000.

### Distribution

Endemic to the United States. Distributed south of the San Joaquín Valley and the Mojave Desert, east and north of the foothills of the San Gabriel and San Bernardino mountains, to Pyramid Lake in western Nevada, the Virgin River Basin in southern to western Utah, and portions of the Painted Desert in northern Arizona near the Grand Canyon and the canyon of the small Colorado River (Fig. 9).

### *Salvadora hexalepis klauberi* Bogert, 1945

Fig. 9

*Salvadora hexalepis klauberi* Bogert, 1945: 14.

### Diagnosis

Nine supralabials, generally fifth and sixth in contact with the eye; 10–11 infralabials; suboculars normally absent; 180–203 ventral scales; 78–99 subcaudal scales; tail 21 to 26% of total length; 12+3 maxillary teeth; a pale vertebral line three to five rows wide contacting the parietal region, bordered by a pair of dark dorsolateral lines up to four rows wide extending from the temporal region to the margins between the fifth and fourth rows of scales, lateral lines one or two scales wide fused with the dorsolateral lines on first third of the body.

Differs from *S. h. mojavensis* by lacking suboculars, differs from *S. h. hexalepis* by having fifth and sixth supralabials bordering the eye and differs from *S. h. virgultea* by having 12+3 maxillary teeth.

### Etymology

Dedicated to Laurence Monroe Klauber.

### Type material

MEXICO • ♂; Baja California Sur, Cape San Lucas; 6 Aug. 1933; Fred Lewis leg.; Collection of L.M. Klauber No. 20912.

### Distribution

Endemic to Mexico, present from northern Baja California southward through Baja California Sur, including the San José and Espiritu Santo Islands (Fig. 9).

### *Salvadora intermedia* Hartweg, 1940

Fig. 10

*Salvadora intermedia* Hartweg, 1940: 256–259.

*Salvadora intermedia richardi* Smith, 1941: 6–9.

*Salvadora intermedia intermedia* – Smith, 1941: 7.

### Diagnosis

Rostral scale elongated; generally 8 supralabials (occasionally 9), the fourth and fifth normally in contact with the eye; 10–11 infralabials; preocular scale divided; a single loreal scale; prenasal scale in contact with or separated from the second supralabial; chinshields in contact or separated by two small scales; ventral scales 172 to 190; subcaudal scales 84 to 114; tail is 23 to 30% of the total length; 11+3 maxillary teeth. Color pattern formed by a vertebral line three scales rows wide, yellowish in color and in contact with the parietal region; a pair of lateral lines is fused with the dorsolateral lines on first third of body, separated at second third of the body to tail; dorsolateral lines wide and dark, diverging at the neck, passing through the temporal region to eye.

*Salvadora intermedia* differs from its congeners by having a divided preocular scale; fewer than 116 subcaudal scales; 8 supralabials, the fourth and fifth in contact with the eye; the second pair of chinshields in contact with each other or separated by a row of scales; and two dark dorsolateral lines that diverge at the neck, passing through the temporal to eye.

### Type material examined

MEXICO • ♂, holotype of *Salvadora intermedia intermedia*; Guerrero, vicinity of Chilpancingo; W.W. Brown leg.; UMMZ 85733.

MEXICO • ♂, holotype of *Salvadora intermedia richardi*; Puebla, 1 mile N of Tehuacán; 8 Aug. 1940; R.C. Taylor leg.; Collection E.H. Taylor and H.M. Smith No. 23470; UIMNH 25071.

### Distribution and conservation

Endemic to Mexico. Distributed in central-southern Mexico from the vicinity of Chilpancingo, Guerrero, eastward through central Oaxaca and northward to southwestern Puebla (Fig. 10).

Within its distribution it is found in at least two protected natural areas. Mexican legislation has listed this species as subject to Special Protection and the IUCN has it listed as a species of Least Concern.

### Remarks

*Salvadora intermedia richardi* was described by Smith (1941), who based his description on a single specimen collected one mile from Tehuacán, Puebla (UIMNH 25071). Smith (1941) thought this specimen represented a disjunct population of the populations of *S. intermedia* at Guerrero. Smith (1941) defined *S. intermedia richardi* as having the prenasal scale separated from the second supralabial and by its number of ventral scales. However, we examined 37 individuals of *S. intermedia* along what appears to be a continuous distribution from Guerrero and through Oaxaca to southern Puebla, and found that only seven of these specimens had the condition of the prenasal scale separated from the second supralabial described by Smith (1941): three from Oaxaca (MZFC 04059, MZFC 23857, MZFC 23871), three from Guerrero (MCZ 33642, MZFC 02878, FMNH 109866), one from Puebla (MZFC 14384). Additionally, the number of ventral scales of these specimens falls within the range previously described for *S. intermedia*. Based on these findings, we conclude that these characters are part of the

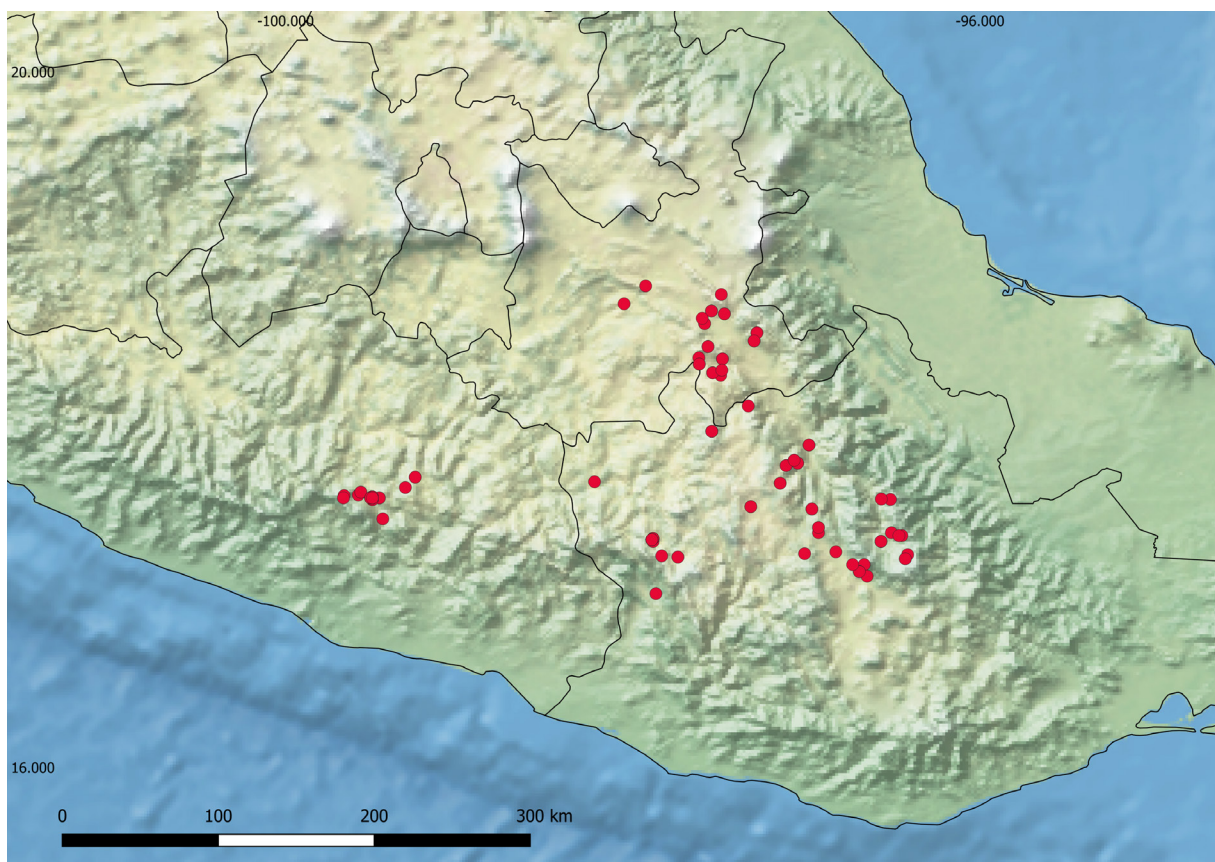


Fig. 10. Locality records of *Salvadora intermedia* Hartweg, 1940.

intrapopulational variation of *S. intermedia* and that *S. i. richardi* should be considered a junior synonym of *S. intermedia* as previously suggested by Davis & Dixon (1957).

*Salvadora gymnorhachis* Hernández, Flores & Campbell, 2019

Fig. 11

**Diagnosis**

Eight–9 supralabials, two supralabials, fourth and fifth in contact with the eye; 8–10 infralabials; preocular scale divided; a single loreal scale; prenasal in contact or separated from the second supralabial; a second pair of chinshields in contact or separated by a row of scales; 176–186 ventral scales; 92–103 subcaudal scales; tail is 18 to 21% of the total length; 11 + 3 maxillary teeth. Color pattern consists of a pair of dark dorsolateral lines that begin behind the eyes and fade before reaching the middle of the body, without a well-defined vertebral line and lacking lateral lines.

This species differs clearly from the other species by lacking dorsolateral lines on about the posterior two-thirds of the body and by lacking vertebral and lateral lines across the body.

**Etymology**

The name is derived from the Greek prefixes ‘*gymnós*’, which means ‘naked’ and ‘*ráchi*’ which means ‘back’.



**Fig. 11.** Locality records of *Salvadora gymnorhachis* Hernández-Jiménez, Flores-Villela & Campbell, 2019.

**Type material examined**

MEXICO • ♀; Oaxaca, Distrito Mixe, San Pedro and San Pedro Ayutla; 17.00159° N, 96.08443° W; 24 Aug. 2014; MZFC 28775.

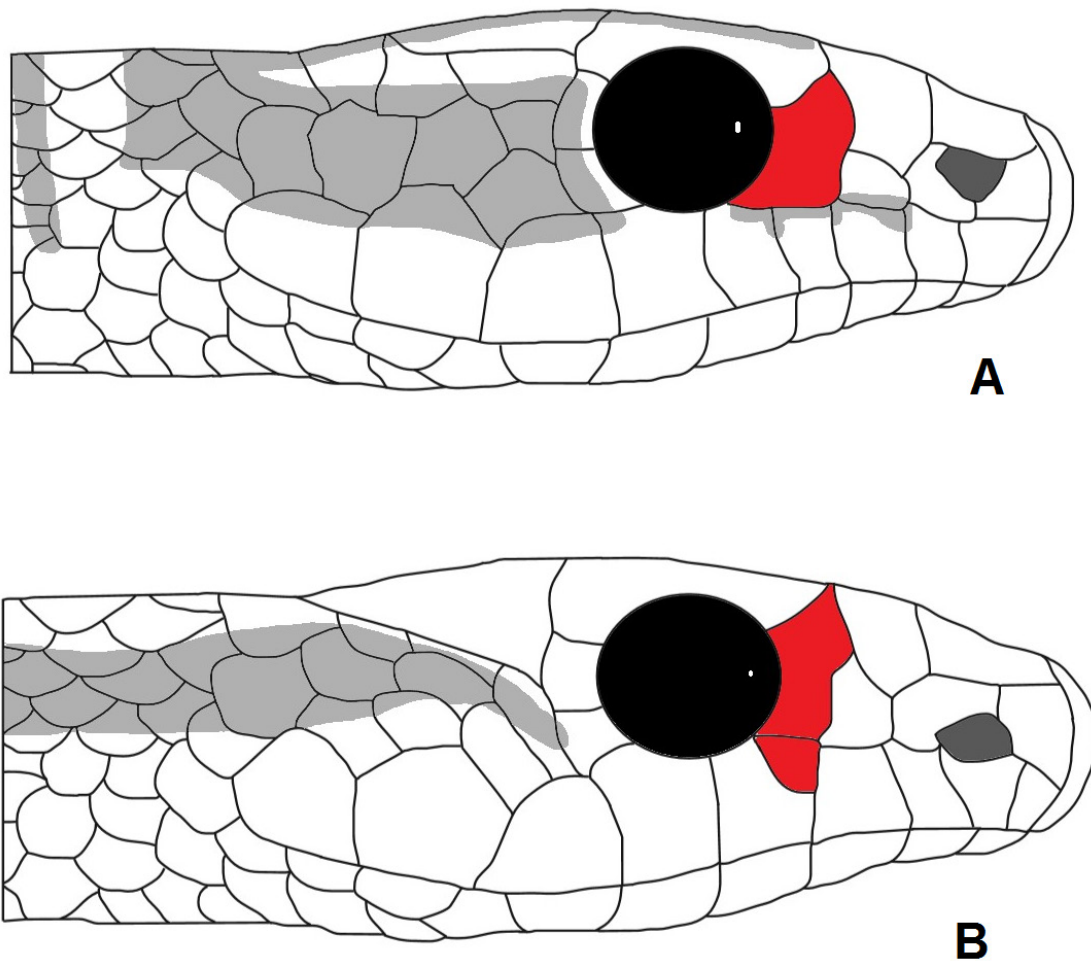
**Distribution and conservation**

Mountains of central Oaxaca, Mexico (Fig.11).

This is a recently described taxon and one of limited distribution that is not known to inhabit any protected natural areas. This species is not included in Mexican legislation and is not in the IUCN’s red list.

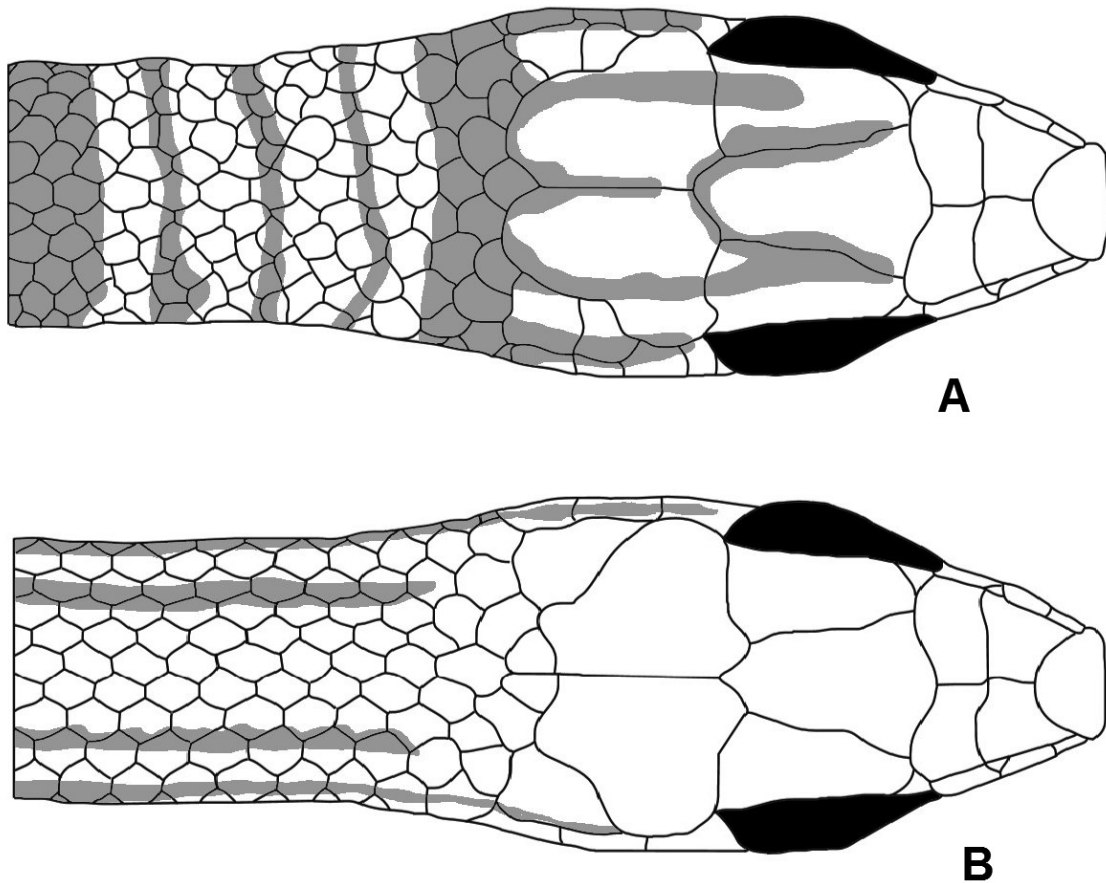
**Dichotomous key for the species and subspecies of the genus *Salvadora***

- 1. A single preocular (Fig. 12A); more than 123 subcaudals; three supralabials in contact with the eye; maxillary teeth 14+3 to 15+3; tail length more than 29% of total body length (*mexicana* group). 2
- Preocular generally divided (Fig. 12B); fewer than 116 subcaudals; normally fewer than three supralabials in contact with the eye; maxillary teeth from 9+3 to 12+3; tail length generally less than 29% of total body length (*grahamiae* group)..... 3



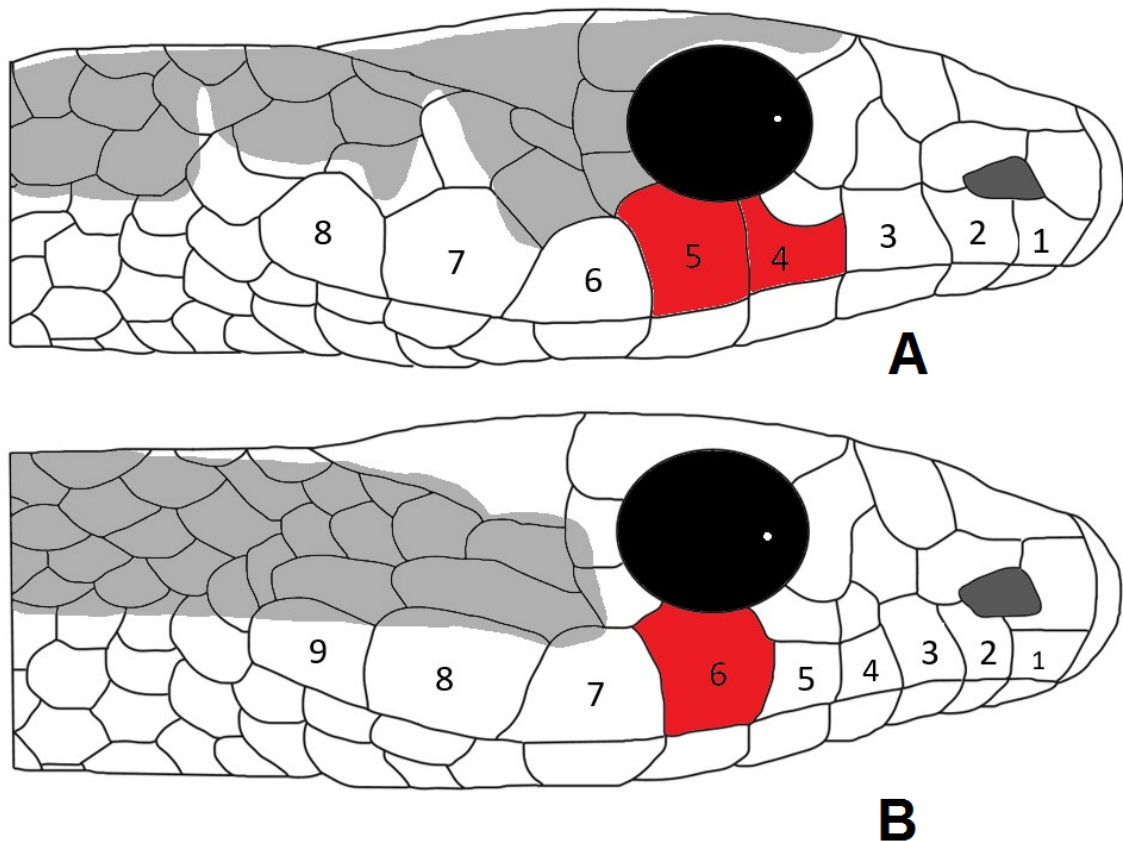
**Fig. 12.** A. Single preocular. B. Preocular generally divided.

2. Four longitudinal lines on the posterior part of the body that are interrupted in the first third of the body by transverse patches or crossbars (Fig. 13A); 182–197 ventral scales; tail length 31% to 42% of total length; maxillary teeth 15+3 .....*S. mexicana* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)
- Four well-defined longitudinal lines extending along the body without transverse patches or crossbars on the first third of body (Fig. 13B); 194 to 205 ventral scales; tail length between 29% and 33% of total length; maxillary teeth 14+3 .....*S. lemniscate* (Cope, 1895)



**Fig. 13.** **A.** Longitudinal lines interrupted in the first third of the body. **B.** Longitudinal lines extending along the body.

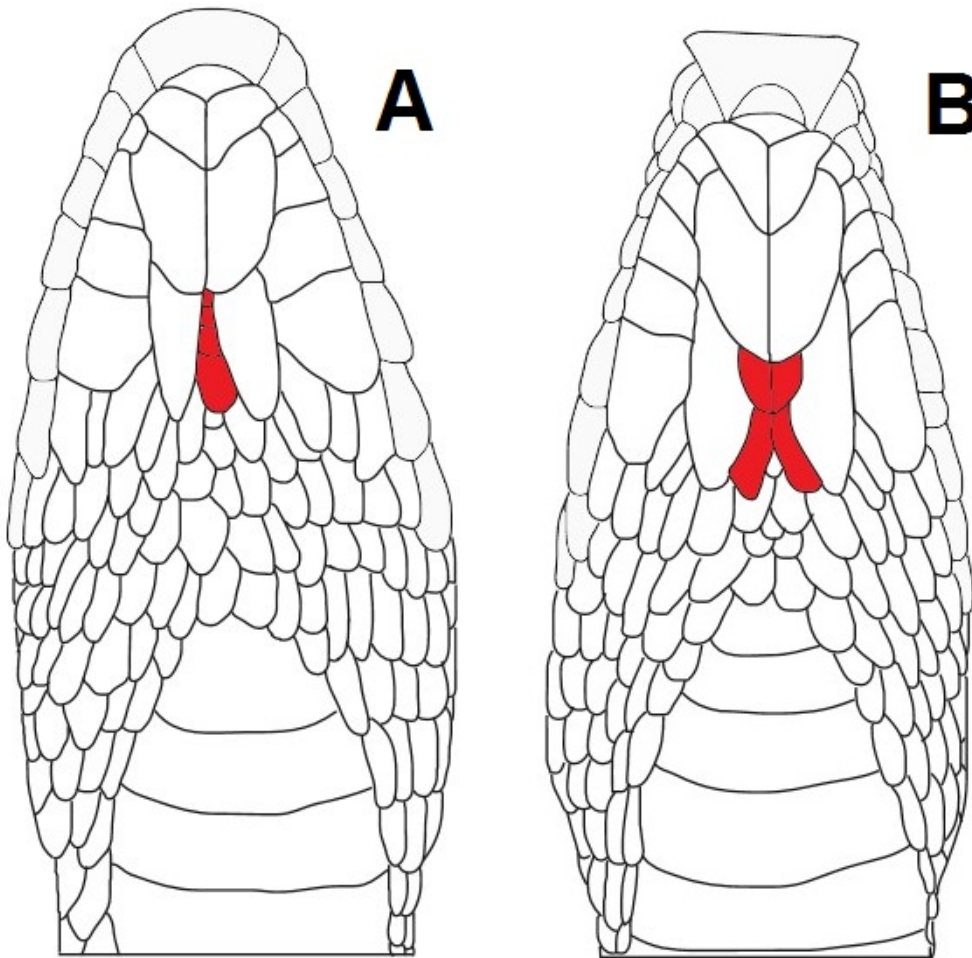
3. Supralabials normally eight (rarely 7 or 9), fourth and fifth in contact with the eye (Fig. 14A); a second pair of chinshields in contact with each other or separated by one row of scales (Fig. 15A) ..... 4
- Nine or ten supralabials (rarely 11 or 12), generally the sixth is in contact with the eye (Fig. 14B); posterior pair of chinshields sometimes separated by two rows of scales (Fig.15B) ..... 8
4. Maxillary teeth 11+3; dorsolateral lines normally present along the body or incomplete present only in the first third of body, lateral line normally present on third or fourth row of dorsal scales, or absent when the dorsolateral line is incomplete (populations from Guerrero, Oaxaca or south of Puebla) ..... 5



**Fig. 14.** A. Supralabials fourth and fifth in contact with the eye. B. Sixth supralabial in contact with the eye.

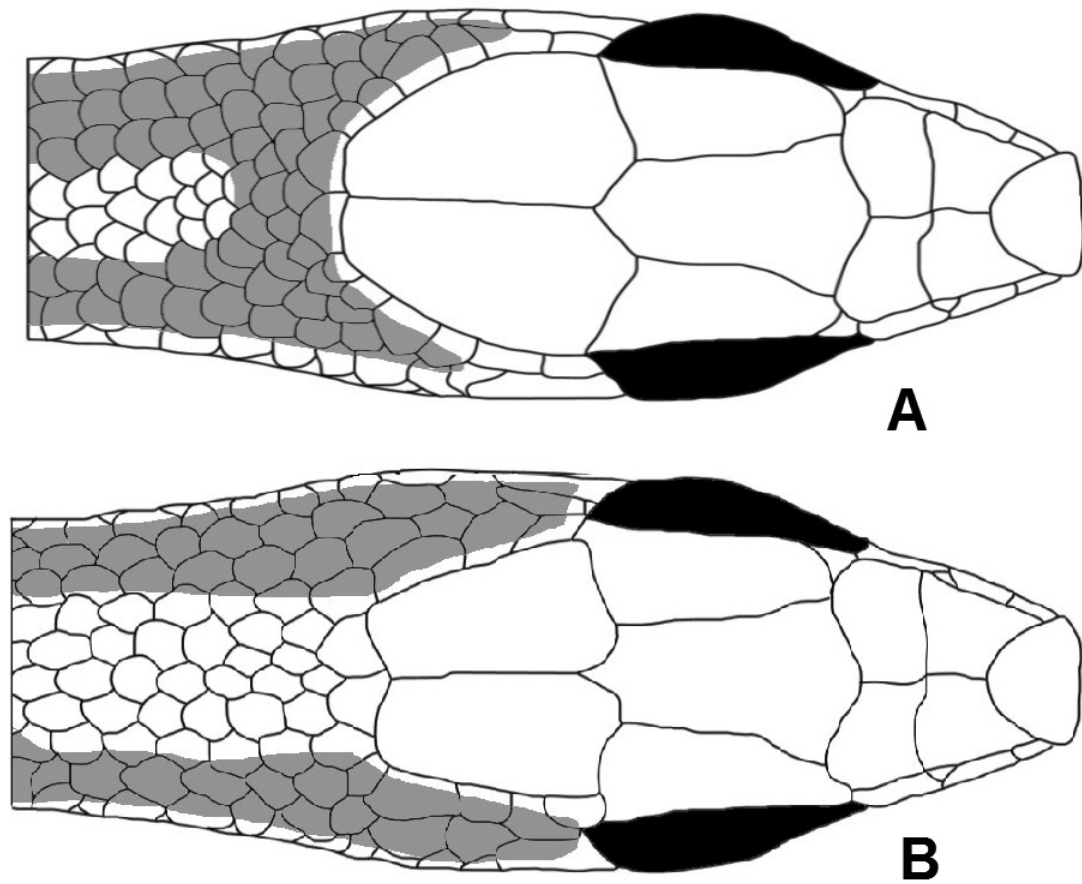
- Maxillary teeth 9+3 or 10+3; dorsolateral line always present; lateral line well defined on the third or fourth row of dorsal scales, or vestigial or absent..... 6
- 5. Dorsolateral lines present along the entire body; a light, yellowish vertebral line; lateral lines always present; tail length 23 to 30 % of total body length .....*S. intermedia* Hartweg, 1940
- Dorsolateral lines absent on the second and last third of the body; no lateral lines on body; tail length is 19 to 21 % of total length.....  
..... *S. gymnorhachis* Hernández-Jiménez, Flores-Villela & Campbell, 2019
- 6. Maxillary teeth 9+3; vertebral line normally separated from the parietal region by a patch formed by the fusion of the dorsolateral lines (Fig. 16A); dorsolateral lines do not reach the temporal region; vertebral line three scale rows wide on the first and second third of the body (sometimes interrupted by dark blotches), and one row wide on the last third; lateral line well defined and separated from the dorsolateral line the entire length of the body ..... *S. bairdi* Jan & Sordelli, 1860
- Maxillary teeth 10+3; vertebral line reaching the parietal region (Fig. 16B); dorsolateral lines pass through the temporal region to the eye; vertebral line from three to five rows wide on the first third of the body, and three rows wide on the second and last third of the body; lateral line present, vestigial or barely discernible, or may be absent in some specimens ..... 7



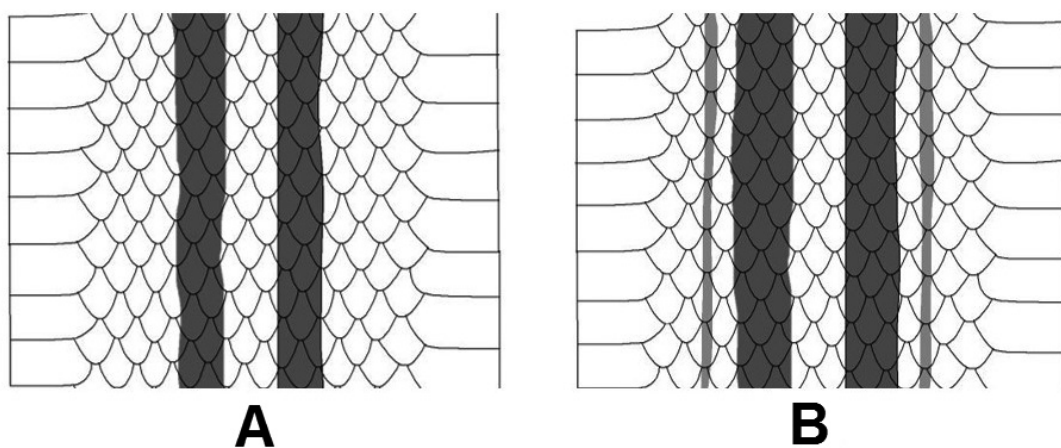


**Fig. 15.** **A.** Second pair of chinshields separated by one row of scales. **B.** Second pair of chinshields separated by two rows of scales.

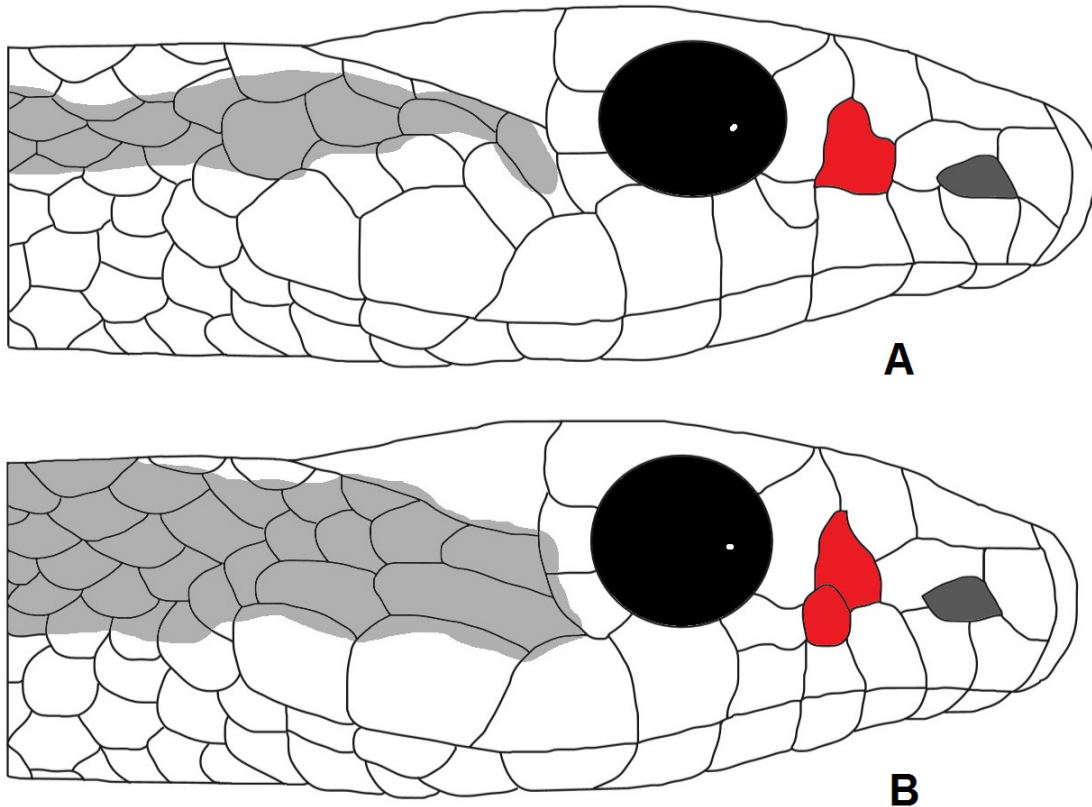
7. Lateral line absent, vestigial, or scarcely discernible (Fig. 17A) .....  
 ..... *S. grahamiae* Baird & Girard, 1853  
 – Lateral line always present and well defined (Fig. 17B) ..... *S. lineata* Schmidt, 1940
8. Loreal scale normally single (Fig. 18A); vertebral line five rows wide on the first third of body; lateral line well defined, largely restricted to adjoining margins of scales in third and fourth rows, clearly separated from the dorsolateral line on the second and last thirds of body; 68 to 86 subcaudals ..... *S. deserticola* Schmidt, 1940  
 – Loreal normally divided (Fig. 18B); vertebral line generally 3 rows wide, sometimes more; lateral line ill-defined or well-defined but fused or feebly separated from the dorsolateral lines; 75 to 103 subcaudals ..... 9
9. Vertebral line yellowish in color, no more than three scale rows in width along the entire body; dorsolateral lines brown fused with the lateral lines in the anterior part of body but feebly separated posteriorly, generally without subocular scales, overall appearance brown .....  
 ..... *S. h. virgultea* Bogert, 1935



**Fig. 16.** **A.** Vertebral line normally separated from the parietal region. **B.** Vertebral line reaching the parietal region.

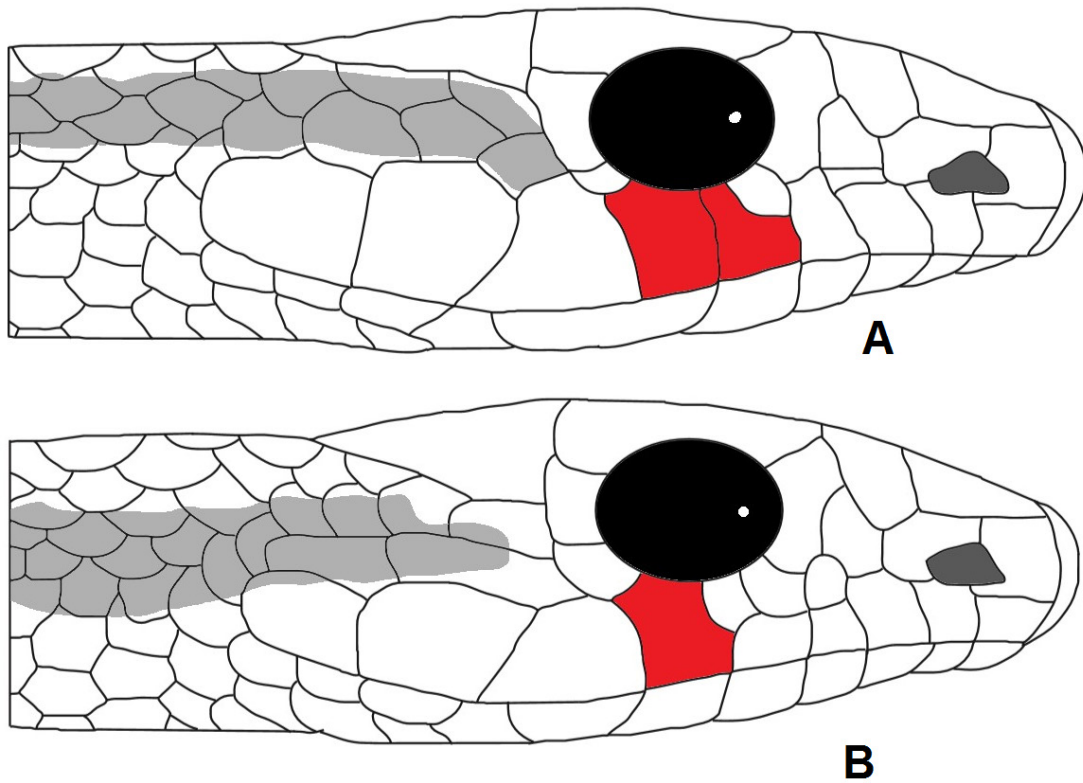


**Fig. 17.** **A.** Lateral line absent. **B.** Lateral line always present and well defined.

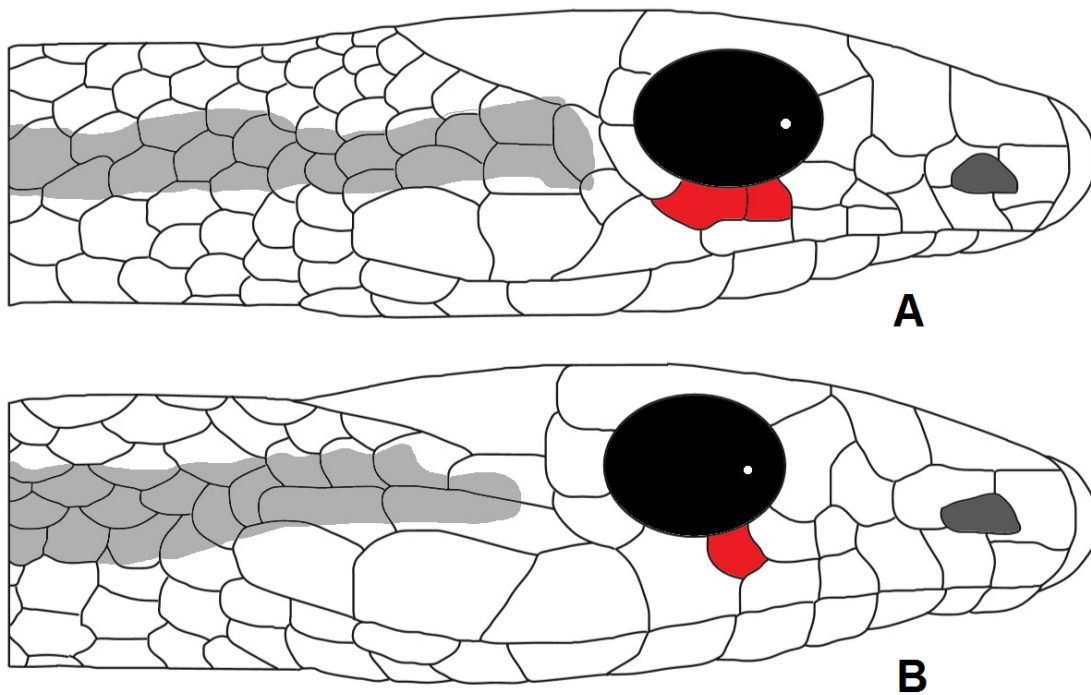


**Fig. 18.** **A.** Loreal scale single. **B.** Loreal normally divided.

- Vertebral line light grey in color, more than three rows wide (3 to 7) on the first third of the body; dorsolateral lines brown or grey in color, and four rows wide on the first third of the body, three rows wide in the second and one row wide on the last third of the body, and regularly separated or slightly separated from the lateral lines, with or without subocular scales ..... 10
- 10. Normally two supralabials reaching the eye (Fig. 19A); 12+3 maxillary teeth .....  
..... *S. h. klauberi* Bogert, 1945
- Fewer than two supralabial reaching the eye (Fig. 19B); 10 or 11+3 maxillary teeth ..... 11
- 11. Supralabials normally separated from the eye by the presence of two or more subocular scales (Fig. 20A); 10–11 infralabial scales; 11+3 maxillary teeth; sometimes with an irregular pattern of bars running the length of the body that interrupt the dorsolateral and lateral lines .....  
..... *S. h. mojavensis* Bogert, 1945
- One supralabial in contact with the eye (Fig. 20B); normally without suboculars or when present there is only one; normally 10 infralabials; 10+3 maxillary teeth; vertebral line three scales in width; dorsolateral line nearly gray, often irregularly pigmented, and obscurely separated from lateral line anteriorly, over-all appearance gray ..... *S. h. hexalepis* (Cope, 1866)



**Fig. 19.** **A.** Two supralabials reaching the eye. **B.** Fewer than two supralabials reaching the eye.



**Fig. 20.** **A.** Two or more subocular scales. **B.** One supralabial in contact with the eye.

## Discussion

The genus *Salvadora* is a monophyletic group supported by several morphological synapomorphies, including enlarged rostral (usually with free edges), partially intervening between internasals; dorsal scales 17-17-13; and dorsolateral lines on at least one-third of body. Lannutti (2000) in an unpublished thesis reported a monophyletic *Salvadora*, including the genus *Leptodrymus*. Lannutti (2000) used a different set of morphological characters and in his analyses used gap weighing as proposed by Thiele (1993). We also use the method of Thiele, but polymorphic characters were subjected to splitting into bins, as suggested by Wiens (1995). We used Fast Morphology (Smith & Gutberlet 2001), which incorporates as much variation as possible in polymorphic characters and analyzed them in a way to allow a parsimony algorithm to improve the results giving a workable hypothesis of relationships. Our results agree with those of the molecular hypothesis proposed by Hernández-Jiménez *et al.* (2019), which recovered *Salvadora* as monophyletic. However, in the molecular based phylogenies of Figueroa *et al.* (2016) and Tonini *et al.* (2016), *Salvadora* does not appear as a monophyletic group, though their phylogenies did not include all the species of the group.

The phylogeny presented here found *Leptodrymus* to be a sister taxon to *Salvadora*, placed at the base of the monophyletic *Salvadora*. Our preliminary molecular data show *Leptodrymus* in a separate clade from that of *Salvadora* in agreement with the phylogenetic hypothesis of Tonini *et al.* (2016). Bogert (1947) proposed *Salvadora* and *Leptodrymus* as separate genera in his investigation of the relationships of *Leptodrymus* with other colubrid genera. Based on our analysis, we maintain *L. pulcherrimus* separate from *Salvadora*. Some of the characters that place *Leptodrymus* close to *Salvadora* may be convergent, such as the enlarged rostral and the pattern of longitudinal lines on the dorsum. Even with these characters, *Leptodrymus* does not fall in the ingroup with *Salvadora*, as occurred in the analysis of Lannutti (2000).

Our morphological cladogram supports the two groups that Smith (1938, 1941) suggested exist within the genus. These were also corroborated in the molecular phylogeny by Hernández-Jiménez *et al.* (2019) placed *S. mexicana* at the base of the phylogeny, being the sister taxon of *grahamiae* group taxa. The *S. mexicana* group is defined by a single preocular; three supralabials contacting eye (4<sup>th</sup>, 5<sup>th</sup> and 6<sup>th</sup>); maxillary teeth 14 to 15+3; between 120 and 150 subcaudals; tail size in proportion to body size (>29%); vertebral line at midbody one scale wide; and dorsolateral lines wider in the second third of body (3 scales wide). Our hypothesis of relationships among taxa within the *mexicana* and *grahamiae* groups differs from that proposed by Smith (1938, 1941).

Species in the *S. grahamiae* group share the following characters: divided preocular; supralabials, when contacting the eye, no more than two, or separate from the eye by suboculars (*S. hexalepis* subsp.); maxillary teeth < 13+3; less than 120 subcaudals; tail size in proportion to body size (<29%); vertebral line at midbody three scale wide, very rarely narrow in some specimens of *S. intermedia*; and dorsolateral lines narrow along body (2 or less scales wide).

The polytypic taxon *Salvadora hexalepis*, with four subspecies, was not recovered as a monophyletic clade. In our phylogeny, *S. h. klauberi* and *S. h. virgultea* are sister taxa, and *S. grahamiae* is sister to these two subspecies. Both subspecies of *S. hexalepis* are distributed in the westernmost part of the distributional range of the genus. *Salvadora h. mojaviensis* is a sister taxon of *S. h. hexalepis* and both are sister taxa with *S. deserticola*, all of which are distributed in southeastern California, southern Nevada and southwestern Arizona. Both clades mentioned above are parapatric, one in the extreme west, and the other more inland to the east. The previous molecular phylogeny by Hernández-Jiménez *et al.* (2019) did not include all the subspecies of *S. hexalepis*, therefore it is not possible to compare our results at this level. Nevertheless, the *S. hexalepis* group is the sister group of *S. deserticola* under both hypotheses.

Hartweg (1940) was curious about the relationship between *S. intermedia* and *S. bairdi*, as well as the relationship of these two species with *S. lineata*. In our phylogeny, these three taxa form a monophyletic sister group to *S. gymnorrhachis*, though in the previous molecular phylogeny (Hernández-Jiménez *et al.* 2019), *S. gymnorrhachis* is the sister taxon of *S. intermedia*, and *S. bairdi* appears as a sister taxon of *S. grahamiae*.

Smith (1938) suggested that *S. bairdi* and *S. grahamiae* are closely related, if considering several characters of cephalic squamation. Our results show these two taxa in different clades of the *S. grahamiae* group. Nevertheless, *S. bairdi* is more closely related to *S. lineata* as suggested by Schmidt (1940).

The clade formed by *S. grahamiae* and the subspecies of *S. hexalepis* and *S. deserticola* is characterized by taxa that have the vertebral line wider on the first third of the body (up to 5 scales) and usually with 9 supralabials, with at least one in contact with the eye. Schmidt (1940) proposed that the population of *S. grahamiae* from western Texas was most closely related to *S. h. hexalepis* from Arizona and may represent an undescribed taxon. We examined specimens from both regions and found no significant differences between them.

We conclude that the genus *Salvadora* is composed of 9 species, one of them polytypic (*S. hexalepis* with four subspecies). We support the suggestion of Davis & Dixon (1957) that *S. i. richardi* is not a valid taxon and, therefore, no subspecies are recognized for this taxon.

Owing to the lack of diagnostic characters, and the confusion regarding the type locality, we conclude that *S. bogerti* (Smith 1941) is a junior synonym of *S. bairdi*. Due to morphological differences (see above under *S. grahamiae*) and the phylogenetic position of the two subspecies of *S. grahamiae* (see Fig. 2), we elevate these subspecies to the status of species, a conclusion that is supported by our preliminary molecular data and an unpublished thesis by Lannutti (2000).

Regarding *Salvadora hexalepis* and its subspecies, our morphological data indicate this taxon is non-monophyletic; however, our preliminary molecular data and the placement of these taxa in Fig. 1 do not agree. We will refrain from suggesting any taxonomic change until more evidence has been published.

This is the first phylogenetic study of the snake genus *Salvadora* that includes all described taxa. We confirm the existence of two subclades corresponding with the two groups within the genus, a southern *mexicana* group and a northern *grahamiae* group. The monophyly of *Salvadora* is supported by several morphological synapomorphies. This genus is part of the Old Northern biogeographic element of Savage (1982), having its southern distribution limit in western Guatemala, but its greatest diversification is associated with the North American deserts. The majority of the taxa are part of the *S. grahamiae* group or the northern clade of *Salvadora*. Clarification of the relationship of *Salvadora* with the genus *Leptodymus* will require additional molecular information.

Prior to our study, there were other incomplete molecular phylogenies that did not include all the taxa described, at the level of species and subspecies or employ the widespread geographic sampling of each taxon. The phylogeny and revision of the alpha taxonomy of the group, that we present here, represents the first hypothesis that includes all the taxa described in the group and a detailed revision of its alpha taxonomy throughout its entire distributional range, and provides an extra line of evidence for understanding the taxonomic situation of the genus *Salvadora*. The evidence from morphological phylogeny analyses corroborates most of the clades in our hypothesis based on previously published molecular data. We think that it is necessary to complement this information at the molecular level with a more extensive sampling that includes several populations and all the taxa described in the group.

## Acknowledgments

We would like to thank the late C.M. Bogert in particular for his contributions to the understanding of the genus *Salvadora* and for his legacy to Mexican herpetology. Prior to his death, he gave JAC copious unpublished notes on the genus *Salvadora*. This paper constitutes partial fulfillment of the requirements of Carlos A. Hernández-Jiménez as a doctoral student in the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México and this publication is part of his doctoral dissertation. We thank Marisol Montellano, Livia León, and Jesus Sigala for their comments on a previous version of the manuscript. We thank Chris Grünwald, Rubén Carbajal, Adam Clause, Jorge Valdez and the ‘colección herpetológica’ of the Universidad Autónoma de Baja California for the specimen photographs as well as Carlos Montiel and Maritza Chavez for the help with the edition of the illustrations. We are especially grateful to the AMNH and D. Frost, for their support through the Theodore Roosevelt Memorial Grant awarded to CHJ. We are grateful to C. Franklin and E. Smith for their help in the revision process. We thank Bianca Delfosse and Fernanda Maldonado for their help with the final version the manuscript. OFV thanks the authorities of the UNAM and UTA for their support. We are grateful to the following collections and their curators for the loan of specimens AMNH, ANSP, BYU, CAS, CM, FMNH, LACM, KU, MCZ, MSB, MVZ, ROM, SDSNH, TCWC, UCM, UF, UIMNH, UMMZ, UNM, UTA, UTEP. Collecting permits were issue by SEMANAT to OFV (permit FAUT-0015).

## Disclosure statement

The authors declare that they have no potential conflicts of interest.

## Funding

This work was supported by CONACYT under a grant (CONACYT No. 175,623) awarded to CHJ; by the UNAM under a grant (DGAPA) awarded to OFV; and by the AMNH (Theodore Roosevelt Memorial Grant) awarded to CHJ to help fund part of the field work.

## References

- Amaral A.D. 1927. Studies of Neotropical ophidian. VI. A new genus of snakes from Honduras. *Bulletin of the Antivenin Institute of America* 1: 28–29. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.117755>
- Baird S.F. & Girard C. 1853. *Catalogue of North American Reptiles in the Museum of the Smithsonian Institution. Part I Serpents*. Smithsonian Institution, Washington D.C. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.5513>
- Blanchard F.N. 1924. A key to the snakes of the United States, Canada and Lower California. *Papers from the Michigan Academy of Science Arts and Letters* 4: 1–115.
- Bocourt M.F. 1890. *Mission scientifique au Mexique dans l’Amérique centrale. Reptiles*. 12: 697–732.
- Bogert C.M. 1935. *Salvadora grahamiae virgultea*, a new subspecies of the patch-nosed snake. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 34: 88–94.
- Bogert C.M. 1939a. A study of the genus *Salvadora*. The patch-nosed snakes. *Publications of the University of California at Los Angeles, Biological Sciences* 1: 177–236.
- Bogert C.M. 1939b. Notes on snakes of the genus *Salvadora* with a redescription of a neglected Mexican species. *Copeia* 1939 (3): 140–147. <https://doi.org/10.2307/1436808>
- Bogert C.M. 1945. Two additional races of the patch-nosed snake *Salvadora hexalepis*. *American Museum Novitates* 1285: 1–14.

Bogert C.M. 1947. The status of the genus *Leptodrymus* Amaral, with comments on modifications of colubrid premaxillae. *American Museum Novitates* 1352: 1–14.

Chang V. & Smith E.N. 2001. Fast Morphology GFC Version 1.0.

Cope E.D. 1861. Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Part 3. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 12: 553–566.

Cope E.D. 1866. On the Reptilia and Batrachia of the Sonoran Province of the Nearctic region. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 18: 300–314.

Cope E.D. 1875. *Check-list of North American Batrachia and Reptilia: With a Systematic List of the Higher Groups, and an Essay on Geographical Distribution; Based on the Specimens Contained in the US National Museum (Vol. 1)*. US Government Printing Office, Washington.

<https://doi.org/10.5962/bhl.title.11851>

Cope E.D. 1895. The classification of the Ophidia. *Transactions of the American Philosophical Society* 18: 186–219. <https://doi.org/10.2307/1005387>

Davis W.B. & Dixon J.R. 1957. Notes on Mexican snakes (Ophidia). *The Southwestern Naturalist* 2: 19–27. <https://doi.org/10.2307/3669560>

Duméril A.M., Bibron C.G. & Duméril A. 1854. *Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles. Vol. 7 (partie 1)*. Librairie encyclopédique de Roret. Paris.

<https://doi.org/10.5962/bhl.title.118790>

Figueroa A., McKelvy A.D., Grismer L.L., Bell C.D. & Lailvaux S.P. 2016. A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PloS ONE* (9) 11: 1–31.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161070>

Flores-Villela O. 1993. Herpetofauna Mexicana: lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies. *Carnegie Museum of Natural History Special Publications* 17: 1–75. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.123676>

Günther A. 1863. Third account of new species of snakes in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History* 12: 348–365. <https://doi.org/10.1080/00222936308681536>

Hartweg N. 1940. Description of *Salvadora intermedia*, new species, with remarks on the *grahamiae* group. *Copeia* 1940 (4): 256–259. <https://doi.org/10.2307/1438583>

Hernández-Jiménez C.A., Flores-Villela O. & Campbell J.A. 2019. A new species of patch-nosed snake (Colubridae: *Salvadora* Baird and Girard, 1853) from Oaxaca, Mexico. *Zootaxa* 4564 (2): 588–600.

<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4564.2.14>

Jan G. & Sordelli F. 1860. *Iconographie générale des Ophidiens. I. Livraison*. J.B. Bailière et Fils, Paris. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.45246>

Jenner R.A. 2004. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Systematic Biology* 53: 333–342. <https://doi.org/10.1080/10635150490423962>

Lannutti D.I. 2000. *Morphological variation in *Salvadora grahamiae* and related taxa*. MSc Thesis, University of Texas, El Paso, Texas, USA.

Pérez-Higareda G. & Smith H.M. 1991. *Ofiodiofauna de Veracruz: análisis taxonómico y zoogeográfico*. Publicaciones Especiales, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.



- Pérez-Higareda G., López-Luna M.A. & Smith H.M. 2007. *Serpientes de la Región de los Tuxtlas, Veracruz, México: Guía de Identificación ilustrada*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Pyron R.A., Burbrink F.T., Colli G.R., Nieto-Montes de Oca A., Vitt L.J., Kuczynski C.A. & Wiens J.J. 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: 329–334. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.006>
- Pyron R.A., Burbrink F.T. & Wiens J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13 (1): 93. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>
- QGIS Development Team. 2012. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Accessible from <http://qgis.osgeo.org/es/site/> [accessed Oct. 2015].
- Sabaj-Pérez M.H. (ed.) 2016. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: An online reference. Ver. 4.0 (28 June 2013). Available from <http://www.asih.org> [accessed Jan. 2017].
- Savage J.M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 464–547. <https://doi.org/10.2307/2399082>
- Schmidt K.P. 1940. Notes on Texan snakes of the genus *Salvadora*. *Field Museum of Natural History Zoological Series* 24: 143–150. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3249>
- Smith E.N. & Gutberlet R.L. 2001. Generalized frequency coding: a method of preparing polymorphic multistate characters for phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 50: 156–169. <https://doi.org/10.1080/10635150151125815>
- Smith H.M. 1938. Notes of the snakes of the genus *Salvadora*. *The University of Kansas Science Bulletin* 25: 229–237. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.1701>
- Smith H.M. 1941. Further notes on Mexican snakes of the genus *Salvadora*. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 99: 1–12. Available from <https://repository.si.edu/handle/10088/23709> [accessed 23 Jul. 2021].
- Smith H.M. & Taylor E.H. 1950. Type localities of Mexican reptiles and amphibians. *The University of Kansas Science Bulletin* 33: 313–380.
- Smith N.D. & Turner A.H. 2005. Morphology's role in phylogeny reconstruction: perspectives from paleontology. *Systematic Biology* 54 (1): 166–173. <https://doi.org/10.1080/10635150590906000>
- Stejneger L. 1902. The reptiles of the Huachuca Mountains, Arizona. *Proceedings of the United States National Museum* 25: 149–158. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.1282.149>
- Stuart L.C. 1932. Studies on Neotropical Colubrinae, I: The taxonomic status of the genus *Drymobius* Fitzinger. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 236: 1–16.
- Swofford D.L. 2002. PAUP\* *Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods)*, ver. 4.0a147. Sinauer Associates, Sunderland.
- Thiele K. 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* 9: 275–304. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00226.x>
- Tonini J.F.R., Beard K.H., Ferreira R.B., Jetz W. & Pyron R.A. 2016. Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation* 204: 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.039>

Wallach V., Williams K.L. & Boundy J. 2014. *Snakes of the World: a Catalogue of Living and Extinct Species*. CRC Press, Boca Raton, Florida. <https://doi.org/10.1201/b16901>

Wiens J.J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 44: 482–500. <https://doi.org/10.1093/sysbio/44.4.482>

Wiens J.J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 53 (4): 653–661. <https://doi.org/10.1080/10635150490472959>

Wilkinson M. 1995. A comparison of two methods of character construction. *Cladistics* 11: 297–308. [https://doi.org/10.1016/0748-3007\(95\)90017-9](https://doi.org/10.1016/0748-3007(95)90017-9)

Zaher H., Murphy R.W., Arredondo J.C., Graboski R., Machado-Filho P.R., Mahlow K. & Grazziotin F.G. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PloS ONE* 14 (5): e0217959. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216148>

Zheng Y. & Wiens J.J. 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94: 537–547. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.009>

*Manuscript received: 18 November 2020*

*Manuscript accepted: 21 June 2021*

*Published on: 25 August 2021*

*Topic editor: Rudy C.A.M. Jocqué*

*Desk editor: Kristiaan Hoedemakers*

Printed versions of all papers are also deposited in the libraries of the institutes that are members of the *EJT* consortium: Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France; Meise Botanic Garden, Belgium; Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgium; Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels, Belgium; Natural History Museum of Denmark, Copenhagen, Denmark; Naturalis Biodiversity Center, Leiden, the Netherlands; Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, Madrid, Spain; Real Jardín Botánico de Madrid CSIC, Spain; Zoological Research Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany; National Museum, Prague, Czech Republic.

**Supp. file 1.** Specimens and character matrix used for phylogenetic reconstruction.

<https://doi.org/10.5852/ejt.2021.764.1473.4895>

## **CAPÍTULO 3**

### **Filogenia Molecular de las serpientes del género *Salvadora*.**

## Introducción

El género *Salvadora* fue descrito hace más de 150 años (Baird y Girard 1863) y actualmente incluye un pequeño grupo de serpientes con 12 taxones que se distribuyen desde el Sur de Estados Unidos, a través de México hasta la costa y depresión central del estado de Chiapas y oeste de Guatemala. (Bogert, 1939a; Hernández-Jiménez *et al.* 2021). Figura 1.

*Salvadora* Baird & Girard, 1853

*S. bairdi* Jan, in Jan & Sordelli, 1860

*S. deserticola* Schmidt, 1940

*S. grahamiae* Baird & Girard, 1853

*S. lineata* Schmidt, 1940

*S. gymnorhachis* Hernández-Jiménez, Flores-Villela & Campbell, 2019

*S. hexalepis hexalepis* (Cope, 1866)

*S. h. mojavensis* Bogert, 1945

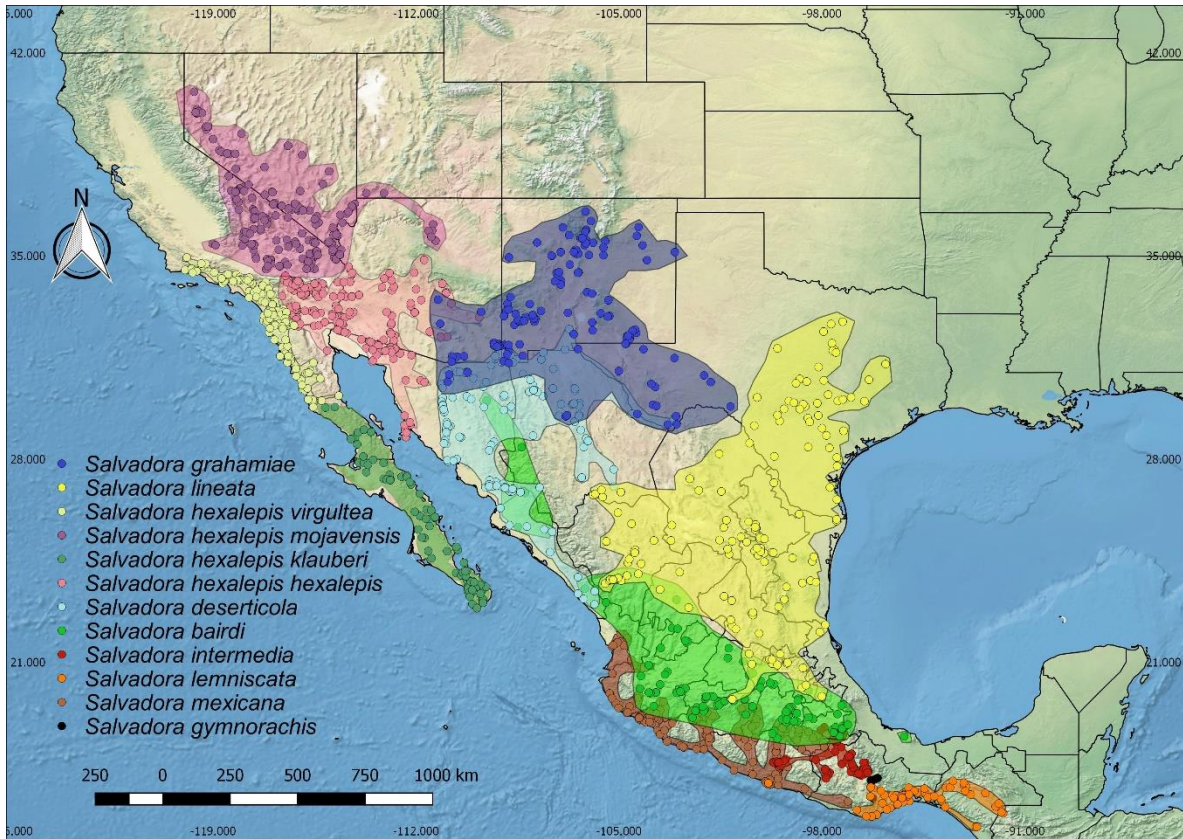
*S. h. klauberi* Bogert, 1945

*S. h. virgultea* Bogert, 1935

*S. intermedia* Hartweg, 1940

*S. lemniscata* (Cope, 1895)

*S. mexicana* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)



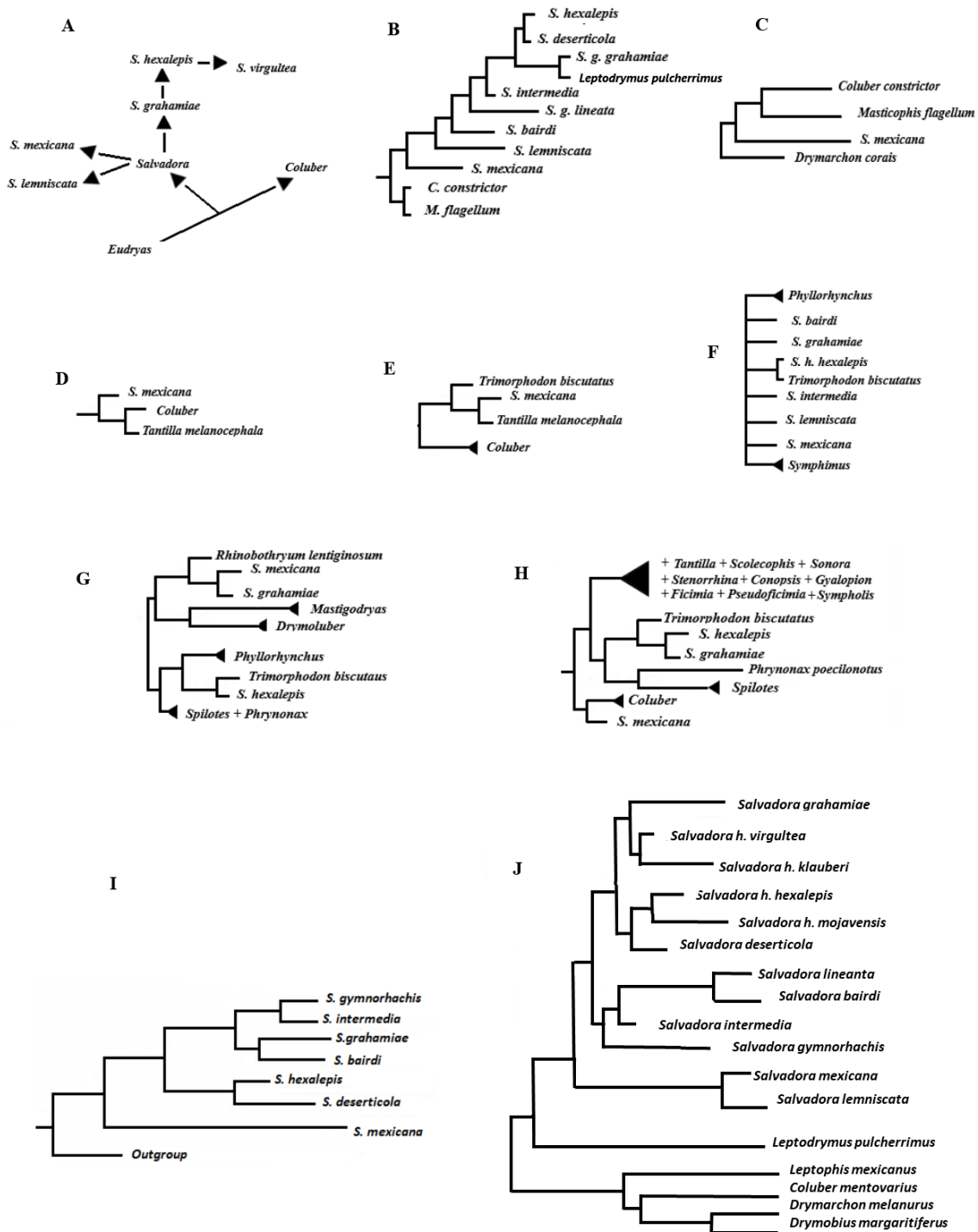
**Figura 1.** Distribución de los taxones descritos del género *Salvadora* de acuerdo con (Hernández-Jiménez *et al.* 2021)

Este grupo de serpientes ha sufrido varios cambios importantes a lo largo de su historia taxonómica (Günther, 1863; Cope, 1866; Stejneger, 1902; Stuart, 1932; Smith 1938; Schmidt 1940; Bogert, 1945). Existen trabajos que analizan la taxonomía del grupo como el de Bogert (1939a) en el cual propone la primera hipótesis de las relaciones filogenéticas del género donde plantea que el género *Salvadora* y el género *Coluber* derivan del género *Eudryas* mientras que al interior de *Salvadora* se forman dos grupos uno compuesto por *S. mexicana* y *S. lemniscata* y el otro por *S. grahamiae*, *S. hexalepis* y *S. virgulata* donde *S. grahamiae* es la especie ancestral de la cual deriva *S. hexalepis* y que a la vez, esta le da origen a *S. virgulata*. (Figura 2 A). Sin embargo, el interés por evaluar la situación del grupo desde una perspectiva filogenética es muy reciente.

Lannutti (2000), presenta una hipótesis filogenética basada en datos morfométricos, reconstruida mediante el criterio de máxima parsimonia donde *Salvadora* aparece como un grupo parafilético ya que al interior de este aparece *Leptodrymus pulcherrimus* como grupo hermano de *Salvadora grahamiae* (Figura 2 B). Con respecto a hipótesis filogenéticas basadas en datos moleculares, Pyron *et al.* (2011) propone que *S. mexicana* es el grupo hermano de un clado formado por *Coluber constrictor* y *Masticophis flagellum* y en conjunto forman el grupo hermano de *Drymarchon corais* (Figura 2 C). Posteriormente Pyron *et al.* (2013) propone que *S. mexicana* es el grupo hermano de un clado formado por el género *Coluber* y *Tantilla melanocephala* (Figura 2 D).

Más adelante Zheng y Wiens (2016) proponen que *S. mexicana* es el grupo hermano de *Tantilla melanocephala* y que a su vez son el grupo hermano de *Trimorphodon biscutatus* (Figura 2 E), en estos tres últimos trabajos no es posible evaluar la monofilia del grupo debido a que solo es utilizado un solo taxon (*S. mexicana*). Por su parte Tonini *et al.* (2016), analizaron los patrones filogenéticos de acuerdo con el estatus de protección en el grupo de los squamata, e incluyen a seis de los taxones descritos de *Salvadora*. (Figura 2 F). Por un lado *S. bairdi* y *S. grahamiae* aparecen en la base de un clado politómico junto con *S. lemniscata*, *S. intermedia* y *S. mexicana* junto con un clado formado por las especies del género *Synphimus*, otro clado formado por las especies de *Phyllorhincus* y finalmente uno formado por las especies de *Trimorphodon* que incluye a su vez a *S. hexalepis*. En el mismo año con el fin de evaluar la filogenia de las serpientes a nivel especie, Figueroa *et al.* (2016) presenta una filogenia donde incluyen a tres de los taxones descritos de *Salvadora*, en la cual no aparece como un grupo monofilético ya que *S. grahamiae* se presenta como grupo hermano de *S. mexicana* que a su vez forman un grupo monofilético junto con el género *Rhynobotrium*, mientras que *S. hexalepis* aparece en otro clado como grupo hermano de *Trimorphodon biscutatus* (Figura 2 G). Más adelante Zaher (2019) publica una filogenia molecular respaldada por datos morfológicos y paleontológicos en donde incluye a tres de los taxones de *Salvadora*, por un lado, a *S. mexicana* que se encuentra como grupo hermano del género *Coluber*, mientras que las especies *S. hexalepis* y *S. grahamiae* se encuentran como grupos hermanos en otro clado que incluye también a *Trimorphodon*, *Spilotes* y *Prhynonax* (Figura 2 H).

Finalmente, las hipótesis filogenéticas más recientes, son por un lado la de Hernández-Jiménez *et al.* (2019), donde se describe a una especie nueva y se confirma la monofilia y la existencia de dos grupos al interior del género (el grupo *grahamiae* y el grupo *mexicana*) (Figura 2 I) y la de Hernández-Jiménez *et al.* (2021) que representa el trabajo más reciente y a su vez el que incluye al mayor número de taxones del género donde presentan una filogenia basada en datos morfométricos, morfológicos de escamación, patrones de coloración y dentición, concluyendo que el género es monofilético y que al interior existen dos grandes clados, el grupo *grahamiae* y el grupo *mexicana*. (Figura 2 J).



**Figura 2.** Hipótesis publicadas sobre las relaciones filogenéticas del género *Salvadora* modificadas de: A) Bogert (1939a); B) Lannutti (2000); C) Pyron *et al.* (2011); D) Pyron *et al.* (2011); E) Pyron *et al.* (2011); F) Pyron *et al.* (2011); G) Pyron *et al.* (2011); H) Pyron *et al.* (2011); I) Pyron *et al.* (2011); J) Pyron *et al.* (2011).



*al.* (2013); E) Zheng y Wiens (2016); F) Tonini *et al.* (2016); G) Figueroa *et al.* (2016); H) Zaher *et al.* (2019); I) Hernández-Jiménez *et al.* (2019); J) Hernández-Jiménez *et al.* (2021).

A excepción del trabajo de (Hernández-Jiménez *et al.* 2021) el resto de los trabajos antes mencionado presenta una propuesta filogenética basada en secuencias de DNA de diferentes regiones, sin embargo, no incluyen a todos los taxones y mucho menos a muestras de diferentes poblaciones, lo cual representa un sesgo importante para tener una imagen clara de la situación filogenética del grupo.

Por otra parte, a pesar de que existe evidencia de que un solo segmento de DNA puede contener información suficiente para delimitar especies, y resolver la filogenia de un grupo (con al menos 15 individuos muestreados, cuando son especies de reciente divergencia, mientras que, si la especie tiene una divergencia menos reciente, es suficiente con 5 individuos), esto es difícil de lograr en la práctica con especies raras o protegidas con las cuales es necesario utilizar múltiples loci (Zhang *et al.* 2011).

Además existe la postura de tomar en cuenta la diferencia entre árboles de genes (árboles que muestran la relación entre alelos de un gen) y árboles de especies (árbol filogenético basado en la combinación de varios genes que muestra las relaciones entre linajes “especies” a diferencia de las relaciones entre alelos “árbol de genes”) que toma en cuenta el fenómeno de “incomplete linaje sorting” que ocurre cuando el tiempo de divergencia entre linajes es reciente y en consecuencia la filogenia basada en un solo marcador pudiera no reflejar la historia filogenética del grupo que solo será evidente incluyendo varios marcadores (Wiens, 2008).

En este sentido existen dos posturas claras (Edwards, 2009), por un lado, la postura de analizar los diferentes sets de datos en una matriz concatenada de manera tradicional, o la otra que implica el uso de estimadores basados en modelos de coalescencia. A pesar de que los métodos basados en modelos de coalescencia han sido utilizados con mayor frecuencia en la última década, también se ha demostrado que en ausencia de discordancia entre los árboles de genes y el árbol con los genes concatenados, los resultados son los mismos al aplicar un análisis tradicional de genes concatenados que al usar los modelos de coalescencia. (Lambert *et al.* 2015)

Bajo esta perspectiva en este capítulo desarrollamos una propuesta de la historia filogenética del grupo basada en datos de dos marcadores mitocondriales y uno nuclear a través de un muestreo completo a lo largo de la distribución del género, incluyendo el mayor número de poblaciones de todos los taxones descritos hasta el momento, incluyendo también secuencias de taxones que históricamente se han postulado como cercanamente emparentados al género *Salvadora* o al interior del mismo para probar la monofilia del grupo. Los datos de cada uno de los fragmentos fueron utilizados como una línea de evidencia independiente (árboles de genes) que posteriormente fueron combinados en una sola matriz de datos concatenados para ser analizada, con el objetivo de evaluar la monofilia del género y confirmar el estatus de los grupos reconocidos en la propuesta previa, basada en datos morfológicos.

## **Material y Métodos**

### **Muestreo Taxonómico**

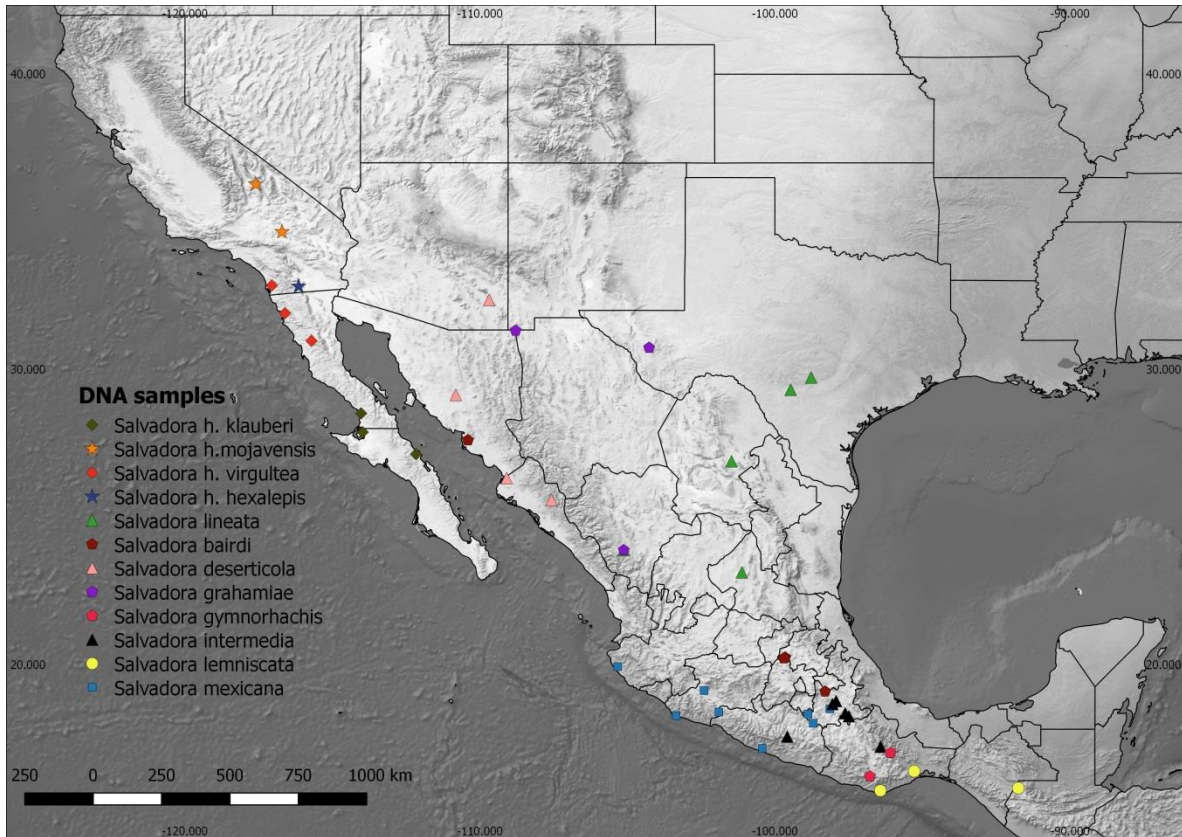
A partir del trabajo de campo, préstamos de colecciones biológicas y donaciones personales se obtuvieron un total, de 46 tejidos de ejemplares de diversas localidades que representan todos los taxones descritos del género (Tabla 1 y Figura 2). De cada ejemplar se obtuvo una muestra de hígado o de musculo, sangre o muda de piel que se preservó en alcohol y posteriormente se depositó en un ultracongelador ( $-80^{\circ}\text{C}$ ) hasta su procesamiento en laboratorio.

**Tabla 1.** Lista de ejemplares utilizados en la reconstrucción filogenética con datos moleculares

ID	TAXÓN	ACRONIMO	PAÍS	ESTADO	CMOS	CYTB	ND4
t33	<i>Salvadora lemniscata</i>	JAC 19464	Guatemala	Huehuetenango	x		
CHJ1188	<i>Salvadora lemniscata</i>	CHJ1188	México	Oaxaca	X	X	x
22	<i>Salvadora lemniscata</i>	21887	México	Oaxaca	x	X	
23	<i>Salvadora mexicana</i>	JAC 22195	México	Guerrero	x	X	x
5	<i>Salvadora mexicana</i>	JAC 24128	México	Michoacán	x		
3	<i>Salvadora mexicana</i>	JAC 24100	México	Michoacán	x	X	x
12	<i>Salvadora mexicana</i>	ENS 11644	México	Jalisco	x	X	x
9	<i>Salvadora mexicana</i>	JAC 25512	México	Michoacán	x	X	X
39	<i>Salvadora mexicana</i>	UOGV 1474	México	Puebla	x	X	x
54	<i>Salvadora mexicana</i>	OOL 13	México	Puebla	x	X	x
61	<i>Salvadora mexicana</i>	CHJ 797	México	Puebla	x	X	x
19	<i>Salvadora intermedia</i>	JAC '22355	México	Puebla		X	x
56	<i>Salvadora intermedia</i>	CHJ723	México	Puebla	x	X	x
62	<i>Salvadora intermedia</i>	CHJ 795	México	Puebla	x	X	x
18	<i>Salvadora intermedia</i>	LCM 942	México	Puebla	x	X	x
44	<i>Salvadora intermedia</i>	RVT 60	México	Oaxaca	x	X	x
T27	<i>Salvadora intermedia</i>	CHJ 982	México	Guerrero	x	X	x
T23	<i>Salvadora gymnorhachis</i>	CHJ1041	México	Oaxaca	x	X	x
	<i>Salvadora gymnorhachis</i>		México	Oaxaca	x		x
1327	<i>Salvadora bairdi</i>	chj1327	México	Puebla	x	X	x

<b>t18</b>	<i>Salvaodora lineata</i>	Rub	Estados Unidos	Texas	x	X	x
<b>t20</b>	<i>Salvaodora grahamiae</i>	UOGV 2375	México	Coahuila		X	x
<b>t36</b>	<i>Salvaodora lineata</i>	ANMO 3742	México	Durango	x	X	x
<b>t37</b>	<i>Salvaodora grahamiae</i>	ANMO 3743	México	Durango	x	X	x
<b>t10</b>	<i>Salvador lineata</i>	JWS 254	Estados Unidos	Texas	x	X	x
<b>t11</b>	<i>Salvadora grahamiae</i>	JWS 402	Estados Unidos	Texas	x	X	x
<b>34</b>	<i>Salvadora grahamiae</i>	KWS S3-003	México	Sonora		X	x
<b>t26</b>	<i>Salvadora lineata</i>	Charcas	México	San Luis Potosí		X	
<b>41</b>	<i>Salvadorabairdi</i>	AJRM 95	México	Hidalgo	x	X	x
<b>42</b>	<i>Salvadora bairdi</i>	AJRM 107	México	Hidalgo	x	X	x
<b>8</b>	<i>Salvadora bairdi</i>	JCBH 226	México	Sonora	x	X	x
<b>47</b>	<i>Salvadora bairdi</i>	RVG 96	México	Hidalgo	x	X	x
<b>t12</b>	<i>S.hexalepis virgultea</i>	T-UABC 033	Estados Unidos	Baja california	x	X	x
<b>t15</b>	<i>S.hexalepis virgultea</i>	T-UABC 142	Estados Unidos	Baja california	x	X	x
<b>t2</b>	<i>Salvadora deserticola</i>	MVZ 206229	Estados Unidos	Arizona	x	X	x
<b>t38</b>	<i>Salvadora deserticola</i>	ANMO 3760	México	Sinaloa	x	X	x
<b>36</b>	<i>Salvadora deserticola</i>	UOGV 1307	México	Sinaloa	x		x

<b>t25</b>	<i>Salvadora deserticola</i>	Yaqui	México	Sonora	x		
<b>t1</b>	<i>S.hexalepis klauberi</i>	MVZ 161437	México	Baja California Sur	x	X	x
<b>t3</b>	<i>S. hexalepis klauberi</i>	MVZ 161435	México	Baja California Sur	x	X	x
<b>t4</b>	<i>S.hexalepis mojavenis</i>	MVZ 249157	México	California	x	X	x
<b>t5</b>	<i>S. hexalepis klauberi</i>	MVZ 161436	México	Baja California Sur	x	X	x
<b>t6</b>	<i>S. hexalepis mojavenis</i>	MVZ233708	Estados Unidos	California	x		x
<b>SDF2721</b>	<i>S. hexalepis hexalepis</i>	Sdfield 2721	Usa	California	x		x
<b>2555</b>	<i>S. hexalepis virgultea</i>	SdField 2555	Usa	California	x	X	x



**Figura 2** Mapa donde se muestran las localidades de los ejemplares utilizados para el análisis.

### **Extracción DNA genómico.**

A partir de los tejidos se aisló el DNA genómico mediante el Kit Dneasy de Quiagen (Quiagen, Valencia, CA), siguiendo el protocolo sugerido por el fabricante. Una vez realizada la extracción, se midió la absorbancia del DNA genómico obtenido de las extracciones, para conocer el grado de pureza y la concentración de las extracciones de DNA. (Hillis *et al.* 1996).

### **Amplificación.**

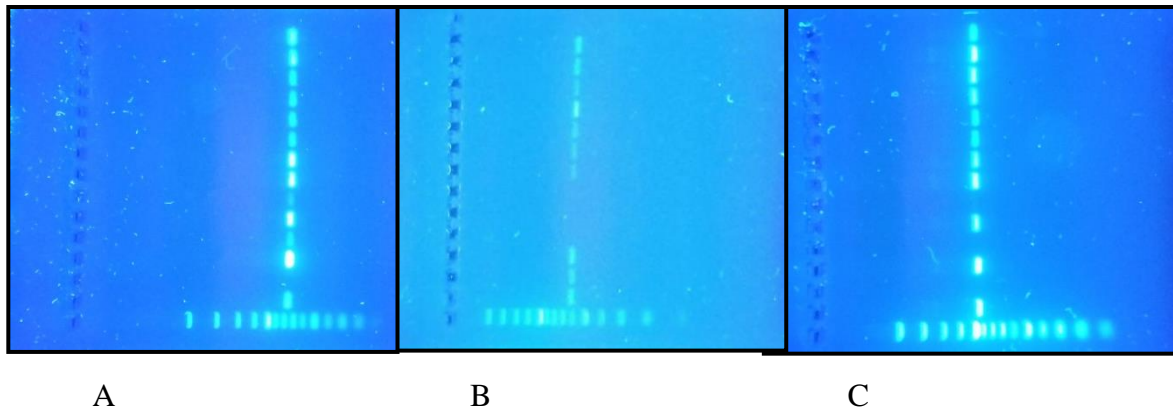
A partir de las extracciones se amplificaron dos fragmentos que comprenden parte de los genes mitocondriales codificantes de proteínas, el primero de aproximadamente 840 pb corresponde a parte del gen “NADH deshidrogenasa subunidad 4” (ND4) incluyendo

(tRNAHis) y parte de tRNASer. El segundo fragmento corresponde a una secuencia parcial del gen “Cytocromo b” (cyt-b) de aproximadamente 720 pb. También se amplificó un fragmento de aproximadamente 586 pb del gen “Oocyte maturation factor mos” (c-mos) usando los primers modificados en estudios previos (Arévalo *et al.* 1994; Harvey *et al.* 2000). (Tabla 2).

**Tabla 2.** Primers utilizados para la amplificación de los fragmentos de DNA

<b>Fragmento</b>	<b>Secuencia (5'-3')</b>	<b>Nombre del Primer</b>
<b>cyt-b</b>	TGA GAA GTT TTC YGG GTC RTT	ATRCB3
	TGA CTT GAA RAA CCA YCG TTG	GLUDG
<b>ND4</b>	CAC CTA TGA CTA CCA AAA CCT CAT GT	ND4F
	CAT TAC TTT TAC TTG GAT TTG CAC CA	Leu R
<b>c-mos</b>	CAT GGA CTG GGA TCA GTT ATG	S77cmos
	CCT TGG GTG TGA TTT TCT CAC CT	S78cmos

Cada reacción de PCR se realizó en un volumen de 25 µl, utilizando el kit PCR Master Mix (2X) Fermentas (Thermo Scientific), utilizando una concentración de DNA genómico de 10 a 30 µM. (dependiendo la pureza y concentración de cada una de las muestras). Las condiciones de las reacciones de PCR para los fragmentos CYT-b y ND4 fueron: 94° por 3 minutos para la desnaturalización inicial, seguida de 35 ciclos con una temperatura de desnaturalización de 94° por 30 segundos, una temperatura de alineamiento de 55° por 45 segundos y una temperatura de extensión de 72° por 90 segundos, seguidos de una extensión final de 72° por 10 minutos. Las condiciones para la amplificación del fragmento C-mos fueron las mismas excepto por la temperatura de alineamiento que fue de 58°. La calidad de los productos amplificados fue verificada mediante electroforesis en gel de agarosa al 1%. (Figura 3).



**Figura 3.** Gel de agarosa 1% donde se observan algunos de los fragmentos amplificados por medio de PCR. A) productos de PCR del gen ND4 B) productos de PCR del gen c-mos C) productos de PCR del gen cytb.

Todos los productos amplificados fueron purificados y secuenciados mediante la técnica de secuenciación SANGER en el High Throughput Genomics Center en Seattle WA y en Macrogen, Corea.

### **Análisis filogenético**

Una vez obtenidas, las secuencias fueron editadas con ayuda del programa Staden Package v. 1.5.3 (Staden *et al.* 1996) y posteriormente alineadas mediante el algoritmo de CLUSTAL X v. 1.81 (Larkin *et al.* 2007), con ayuda del programa MEGA X (Kumar *et al.* 2018).

Como grupo externo se utilizaron secuencias de gen bank de las especies *Drymobius margaritiferus* (kr814683.1), *Drymarchon corais* (AF471064.1), *Mastigodryas dorsalis* (KR814691.1), *Leptophis depresssirostris* (KR814686.1), *Tantilla vermiformis* (KR814665.1), *Masticophis mentovarius* (MF402280.1); para probar la monofilia del grupo ya que en algún momento se han propuesto como taxones cercanamente emparentados o inclusive al interior del grupo por varios autores (Figuerola *et al.* 2016; Pyron *et al.* 2013, Tonini *et al.* 2016; Zaher *et al.* 2019; Zheng y Wiens, 2016). Con cada uno de los alineamientos de los tres diferentes fragmentos se construyó una matriz de datos que fueron analizadas para obtener una hipótesis filogenética de manera independiente (árboles de genes) y posteriormente también se implementó un análisis con una matriz de datos formada



por los datos concatenados de los tres fragmentos. Tanto las matrices de datos independientes como la matriz con los datos concatenados fueron analizadas mediante el criterio de Máxima Parsimonia, inferencia Bayesiana y Máxima verosimilitud.

El análisis bajo el criterio de máxima parsimonia se realizó con ayuda del programa PAUP 4.0a166 (Swofford, 2002), mediante una búsqueda heurística, utilizando el algoritmo de intercambio de ramas de TBR (tree bisection and reconnection) con 1000 réplicas de secuencia de adición de taxones al azar. Los “Gaps” se trataron como datos faltantes. Para evaluar el apoyo de los clados se aplicó un análisis de Bootstrap con 1000 pseudoréplicas; cada pseudoréplica consistió en una búsqueda heurística con 100 réplicas de adición de secuencias al azar y TBR.

Para el caso de los análisis probabilísticos, la elección del modelo de evolución fue determinado usando el criterio de información Bayesiana en el programa MEGA X X (Kumar *et al.* 2018). Los modelos seleccionados fueron (K2+G) para el fragmento del gen ND4, (KY+I+G) para el gen CytB y (T92) para el caso del fragmento del gen Cmos.

Para el análisis de máxima verosimilitud se realizaron 1,000 búsquedas independientes y se evaluó el soporte de las ramas mediante la prueba de bootstrap con 1,000 pseudoreplicas con ayuda del programa IQ-tree (Nguyen *et al.* 2015). El análisis bayesiano se realizó con ayuda del programa Mr. Bayes 3.2.7 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001) y consistió en realizar dos análisis simultáneos con 1,000 0000 de generaciones empleando cuatro cadenas de Markov con una temperatura de la cadena calentada de 0.2. En cada análisis se muestrearon los árboles cada 1,000 generaciones. Un árbol de consenso de mayoría (50%) fue obtenido a partir de los árboles muestreados, excluyendo los árboles eliminados como burn-in. Estos árboles se obtuvieron al graficar el número de generaciones vs  $-\ln L$ , después de obtener la gráfica se eliminan los árboles anteriores a la estabilidad de la curva. La robustez de los clados se evaluó mediante las probabilidades posteriores para cada nodo.

Para el análisis con los datos combinados, las secuencias fueron concatenadas con ayuda del programa Mesquite version 3.7 (Maddison y Maddison, 2021), la matriz de datos de los tres

fragmentos concatenados fue analizada para buscar el modelo que más se ajustaba a los datos mediante el programa Model Finder (Kalyaanamoorthy *et al.* 2017), utilizando el criterio de información bayesiana. El modelo seleccionado fue el TVM + F+ I + G4 que fue utilizado para la reconstrucción filogenética por los métodos paramétricos (Máxima verosimilitud y Análisis Bayesianos), siguiendo la misma estrategia de búsqueda que en los árboles de genes, con ayuda del programa Mr. Bayes 3.1 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001) y IQ-tree (Nguyen *et al.* 2015), mientras que para el análisis de máxima parsimonia se realizó con el programa PAUP 4.0a166 (Swofford, 2002), siguiendo la misma estrategia que en la búsqueda de los árboles de genes.

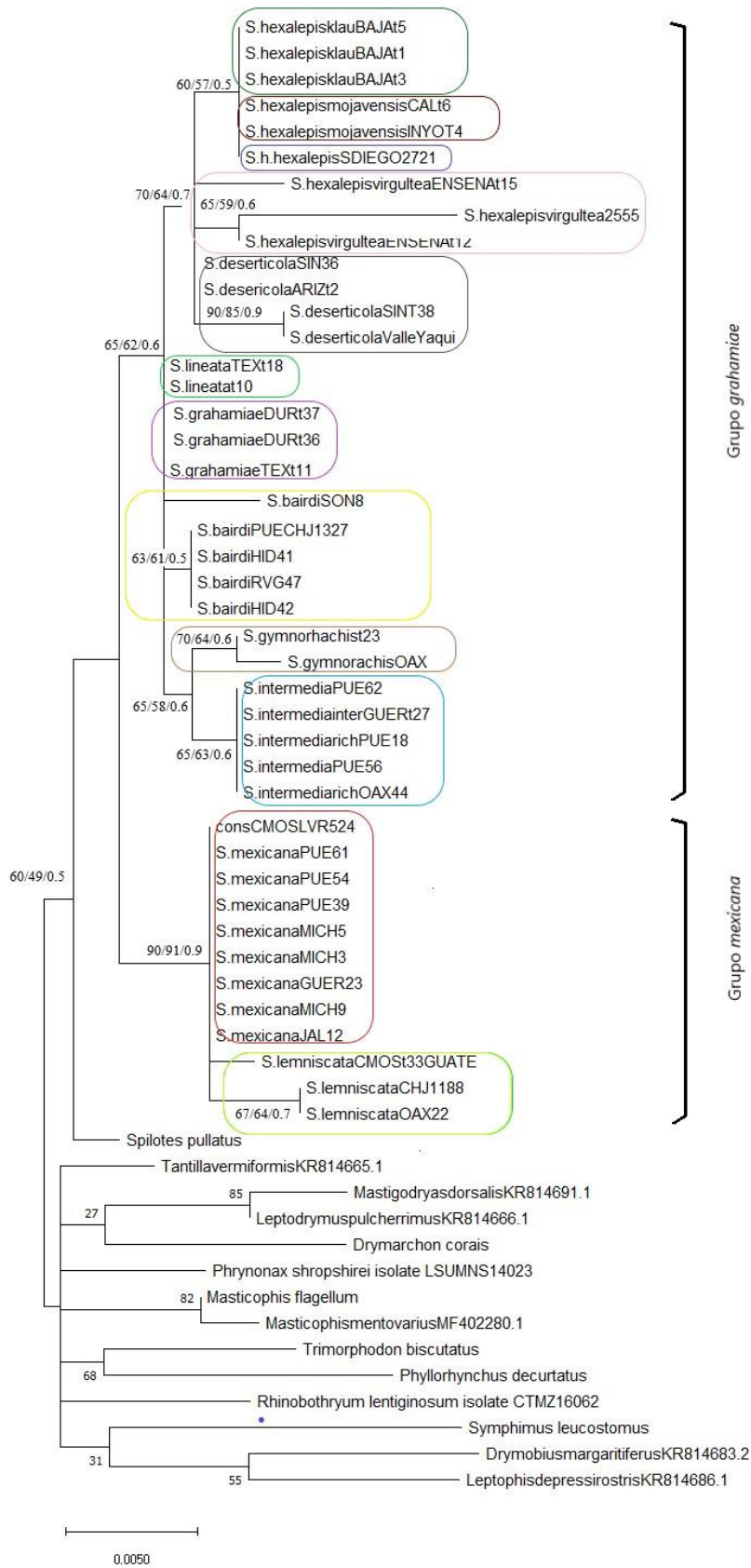
## **Resultados**

Se realizaron tres hipótesis filogenéticas distintas basadas en cada una de las distintas regiones secuenciadas (árboles de genes) y finalmente un árbol con los datos concatenados (árbol de especies) de las tres regiones. Para cada uno de los casos y debido a que en todos los casos las diferencias obtenidas en los árboles encontrados mediante los tres criterios analizados (máxima parsimonia, análisis bayesianos y análisis de máxima verosimilitud) fueron mínimas, se presentan en un solo árbol, representando los clados que fueron comunes en los tres análisis y presentando los valores de soporte de ramas de bootstrap no paramétrico, para el caso de máxima parsimonia, bootstrap paramétrico para el caso de máxima verosimilitud y probabilidad posterior para el análisis Bayesiano.

### **Hipótesis individuales.**

La hipótesis obtenida a partir del fragmento del gen nuclear Cmos (figura 4) nos muestra a todos los taxones del género como grupo hermano de *Spilotes pullatus*, formando un grupo monofilético, con valores bajos de apoyo de ramas 60 para el botstrap no paramétrico del árbol de máxima parsimonia, de 49 para el valor del bootstrap paramétrico del árbol de máxima verosimilitud y un valor de 0.5 de probabilidad posterior para el árbol obtenido por análisis bayesiano. El clado que incluye a todas las especies de *Salvadora* es monofilético pero los valores de apoyo de ramas son menores a 50 para el botstrap o a 0.5 para la probabilidad posterior, al interior de este clado se forman dos clados, el primero (grupo

*mexicana*) tiene valores altos de apoyo de ramas, 90 para el Bootstrap de Máxima Parsimonia, 91 para el bootstrap paramétrico del árbol de máxima verosimilitud y 0.9 de probabilidad posterior y está formado por una politomía donde se encuentran todos los individuos de *S. mexicana*, el ejemplar de *S. lemniscata* de Guatemala y un clado formado por *S. lemniscata* de Chiapas y *S. lemniscata* de Oaxaca. El segundo clado (grupo *grahamiae*), tiene valores de 65 para el bootstrap no paramétrico, 62 para el bootstrap paramétrico y 0.6 de probabilidad posterior y presenta una politomía en la base formada por los individuos de *S. grahamiae*, *S. lineata* y un individuo de *S. bairdi* de Sonora, un clado no resuelto que incluye a todos los individuos de *S. bairdi* con valores bajos de apoyo de ramas. En este mismo grupo (grupo *grahamiae*) se encuentra un segundo clado que incluye por un lado a los individuos de *S. intermedia* formando un clado no resuelto con valores bajos de apoyo de ramas y que aparece como el grupo hermano del clado donde se encuentran los ejemplares de *S. gymnorhachis*. Finalmente al interior del grupo *grahamiae* aparece un tercer clado con valores de apoyo de 70, 64 y 0.7; donde aparece una politomía basal formada por dos de los individuos de *S. deserticola* de Sinaloa y Arizona y uno de los individuos de *S. hexalepis virgultea* de Baja California, además de tres clados definidos; el primero de ellos un grupo no resuelto formado por todos los individuos de *S. h. klauberi* y por los dos únicos individuos de *S. h. mojavensis* y el único de *S. h. hexalepis*, este grupo tiene valores de soporte de ramas de 60, 57 y 0.5. Los otros dos clados son; el formado por un lado por los individuos de *S. deserticola* de Sinaloa y el Valle del Yaqui, Sonora con valores de 90,85,0.9 y el último formado por los individuos de *S. h. virgultea* con valores de soporte de 65, 59 0.6.



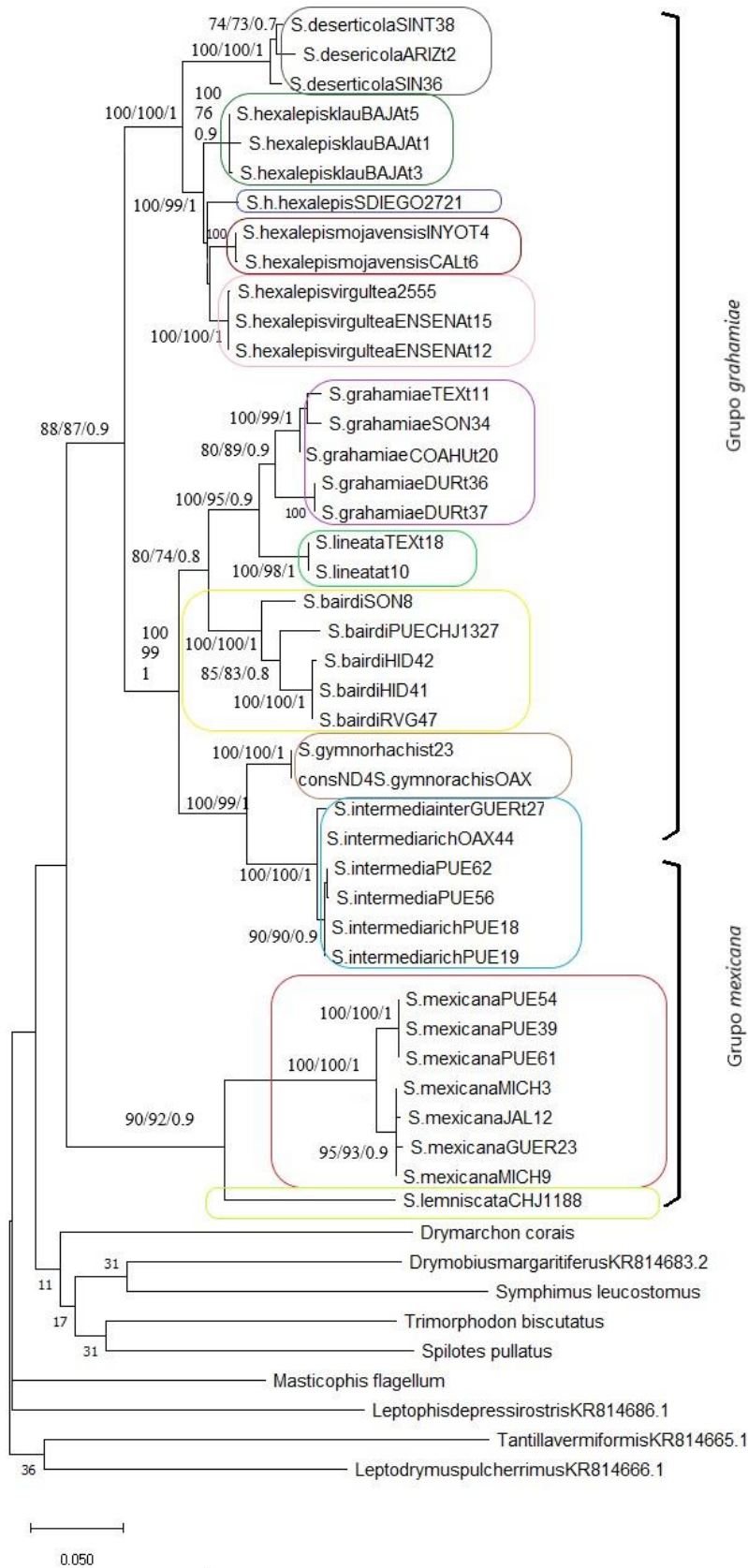
**Figura 4.** Hipótesis filogenética obtenida a partir del fragmento del gen nuclear cMOS, los valores numéricos en cada nodo son los valores de soporte de ramas del lado izquierdo de la diagonal se muestran los valores de Botstrap no paramétrico (Máxima parsimonia), seguido por los valores de Bootstrap paramétrico (Máxima verosimilitud) y finalmente del lado derecho de la diagonal los valores de probabilidad posterior (análisis bayesiano).

Con respecto al árbol obtenido a partir del fragmento del gen nuclear ND4 (figura 5) se puede observar un clado que agrupa a todas las especies del género *Salvadora* y apoya la monofilia del género reflejada en los árboles obtenidos por medio de los diferentes criterios, sin embargo, los valores de soporte de ramas son muy bajos (50 o 0.5 según sea el caso). Al interior se pueden observar dos clados bien definidos, el grupo *mexicana* con valores de 90 para el bootstrap no paramétrico, 92 para el bootstrap paramétrico y 0.9 de probabilidad posterior, este clado incluye a todos los individuos de *Salvadora mexicana* formando un grupo monofilético con valores altos de apoyo de ramas que parecen como el grupo hermano del único individuo de *S. lemniscata*. El segundo clado que se forma al interior del género es donde se encuentran el resto de las especies de *Salvadora* (grupo *grahamiae*), este clado está apoyado con valores de 88, 87, y 0.9. e incluye al interior dos grupos bien definidos, el primero de ellos está formado por todos los individuos de *S. hexalepis* y *S. deserticola*, al interior de ese grupo los individuos de *S. deserticola* se encuentra formando un grupo exclusivo con valores de 100, 100 y 1.0 de soporte de ramas, lo mismo ocurre con los individuos de las subespecies (*S. h. mojavenensis*, *S. h. virgualtea* y *S. h. mojavenensis*) que aparecen como grupos monofiléticos con con valores altos de apoyo de ramas donde *S. h. mojavenensis* resulta el grupo hermano de *S. h. virgultea* y a su vez ambos son el grupo hermano del único individuo de *S. h. hexalepis* y que en conjunto forman el grupo hermano de *S. h. klauberi*.

El segundo de los clados formados al interior del grupo *grahamiae* incluye los individuos de *S. bairdi*, *S. grahamiae*, *S. gymnorrhachis* y *S. intermedia* con valores de soporte de 100, 99 y 1 agrupados en dos grandes clados uno de ellos está formado por las especies de *S. intermedia* y *S. gymnorrhachis*, donde todos los individuos de *S. intermedia* son un grupo exclusivo soportado por valores altos, que se presentan como el grupo hermano del clado que incluye

a los dos individuos de *S. gymnorachis* que tiene valores de 100, 100, 1.0 en el apoyo de ramas.

El grupo hermano de (*S. intermedia* + *S. gymnorhachis*) lo forman un grupo dividido en dos donde el primero de ellos está formado por los individuos de *S. bairdi* que se presentan como un grupo exclusivo, con valores altos en el apoyo de ramas y que forma el grupo hermano del clado integrado por los individuos de *S. grahamiae* y *S. lineata* con valores altos en el apoyo de ramas, y en donde al interior se definen claramente dos grupos monofiléticos uno formado por *S. lineata* y el otro por *S. grahamiae*.

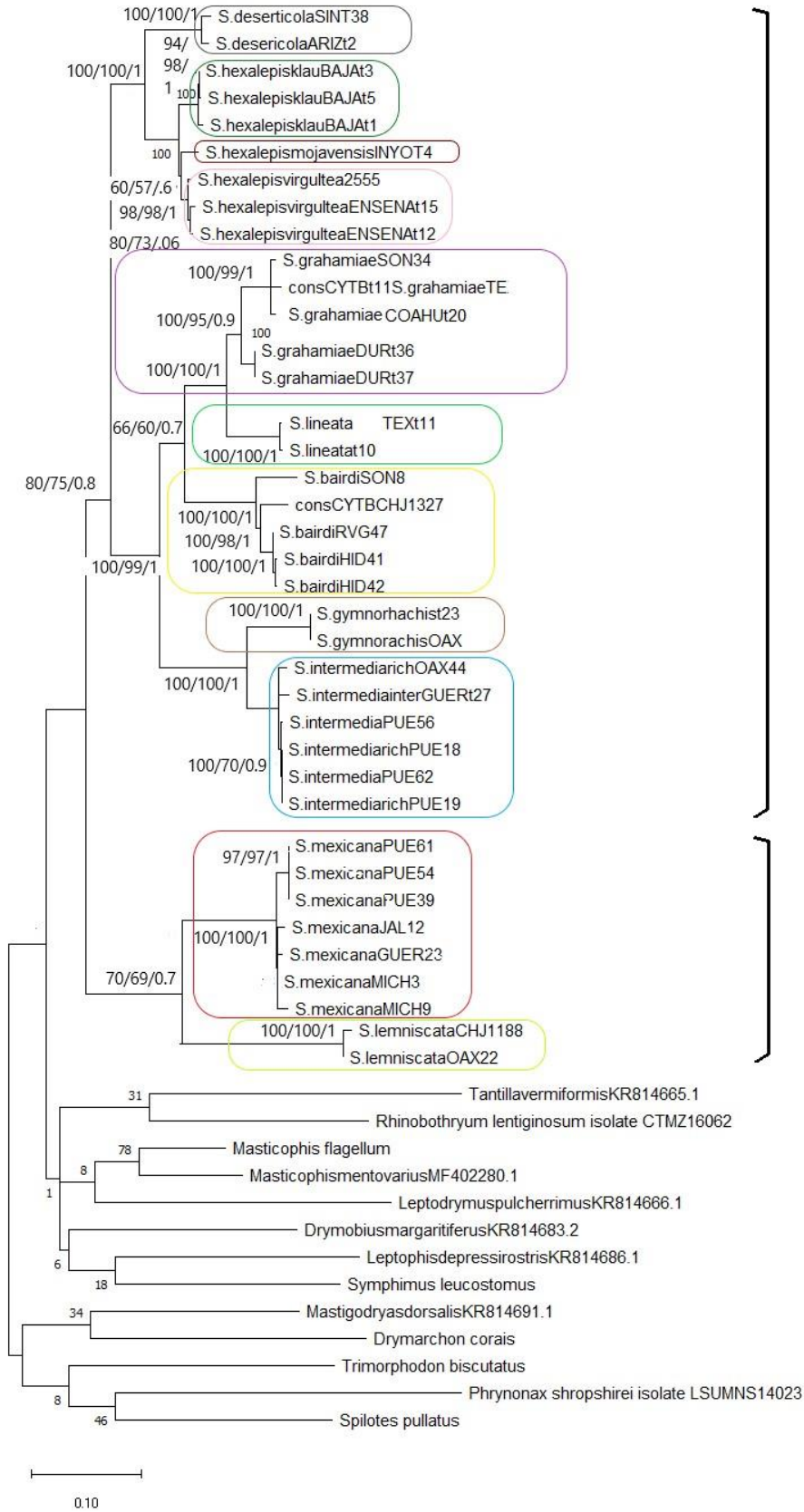


**Figura 5**, hipótesis filogenética obtenida a partir del fragmento del gen mitocondrial ND4, los valores numéricos en cada nodo son los valores de soporte de ramas mayores al 50 % del lado izquierdo de la diagonal se muestran los valores de Bootstrap no paramétrico (Máxima parsimonia), seguido por los valores de Bootstrap paramétrico (Máxima verosimilitud) y finalmente del lado derecho de la diagonal los valores de probabilidad posterior (análisis bayesiano).

La hipótesis filogenética generada a partir del análisis del fragmento del gen CYT b (Figura 6) muestra al género *Salvadora* como un grupo monofilético con valores de soporte de ramas menores a 50, al interior de ese clado se encuentran dos grupos bien definidos, por un lado el clado formado por el grupo mexicana (*S.mexicana* + *S. lemniscata*) con valores de soporte de 70, 69 y 0.7, al interior los individuos de *S.mexicana* se presentan de manera exclusiva en un clado con valores de soporte de 100, 100, y 1 donde al interior los individuos de la región sur de Puebla se agrupan en un clado con valores de soporte de ramas de 97, 97 y 1. El grupo hermano de *S. mexicana* es el clado formado por los dos individuos de *S. lemniscata* que se presentan como un grupo exclusivo soportado por valores altos de soporte de ramas 100, 100 y 0.1. El otro gran clado dentro de *Salvadora* es el que incluye al grupo *grahamiae* que presenta valores de 80, 75 y 0.8 en el apoyo de ramas, al interior del grupo *grahamiae* se aprecian dos clados, el primero de ellos formado por los individuos de *S. grahamiae*, *S. lineata*, *S. intermedia* y *S. gymnorhachis*, este grupo tiene valores de soporte de ramas de 100, 99 y 1 al interior de ese clado se forman dos grupos, el primero formado por los individuos de *S. intermedia* y *S. gymnorhachis* con valores de soporte de 100, 100, 1.0 al interior se forman dos clados, uno formado por *S. gymnorhachis* con valores altos de soporte de ramas, y el otro formado por todos los individuos de *S. intermedia* también con valores altos de soporte de ramas. El grupo hermano de este clado es el formado por los individuos de *S. grahamiae*, *S. lineata* y *S. bairdi*, este grupo tiene valores bajos en el soporte de ramas, al interior de ese grupo se forman dos clados el primero de ellos que incluye todos los individuos de *S. bairdi* con valores de 100, 100 y 1, en la base de ese grupo se encuentra la población de *S. bairdi* de Sonora, como grupo hermano del resto de las poblaciones de *S. bairdi* de Hidalgo y Puebla. el grupo hermano de este clado está formado por todos los



individuos de *S. grahamiae* y *S. lineata* con valores de 100, 100 y 1.0 y al interior *S. grahamiae* y *S. lineata* se presentan como grupos exclusivos con valores altos en el apoyo de ramas. El segundo clado dentro del grupo *grahamiae* incluye a las subespecies de *S. hexalepis* y a *S. deserticola*, formando un grupo exclusivo con valores de 100, 100 y 1.0 al interior de este grupo se encuentra el clado formado por las poblaciones de *S. deserticola* con valores de soporte altos de 100, 100, 1.0, mientras que en el otro clado se encuentran los taxones de *S. hexalepis*, con valores altos de 100, 100, 1.0 al interior se encuentran las poblaciones de *S. h. klauberi* formando un grupo exclusivo con valores altos de soporte de ramas que forman el grupo hermano de un clado con valores altos formado por una parte por la única población de *S. h. mojavenensis* y un clado donde se encuentran las poblaciones de *S. h. virgultea*.



**Figura 6.** Hipótesis filogenética obtenida a partir del fragmento del gen mitocondrial CYTb, los valores numéricos en cada nodo son los valores de soporte de ramas mayores al 50 %, del lado izquierdo de la diagonal se muestran los valores de Bootstrap no paramétrico (Máxima parsimonia), seguido por los valores de Bootstrap paramétrico (Máxima verosimilitud) y finalmente del lado derecho de la diagonal los valores de probabilidad posterior (análisis bayesiano).

### **Hipótesis con los datos concatenados.**

Finalmente se presenta una hipótesis filogenética obtenida a partir de los tres fragmentos de DNA concatenados, en esta hipótesis se puede observar a todos los taxones del género salvadora formando un grupo monofiléticos, con valores de soporte de ramas de 64, 88 y 0.9, al interior del grupo se observa la formación de dos clados, por un lado, el grupo *mexicana* con valores de soporte de ramas de 76, 100 y 0.1 y el grupo *grahamiae* con valores de soporte de ramas de 79, 94 y 0.9.

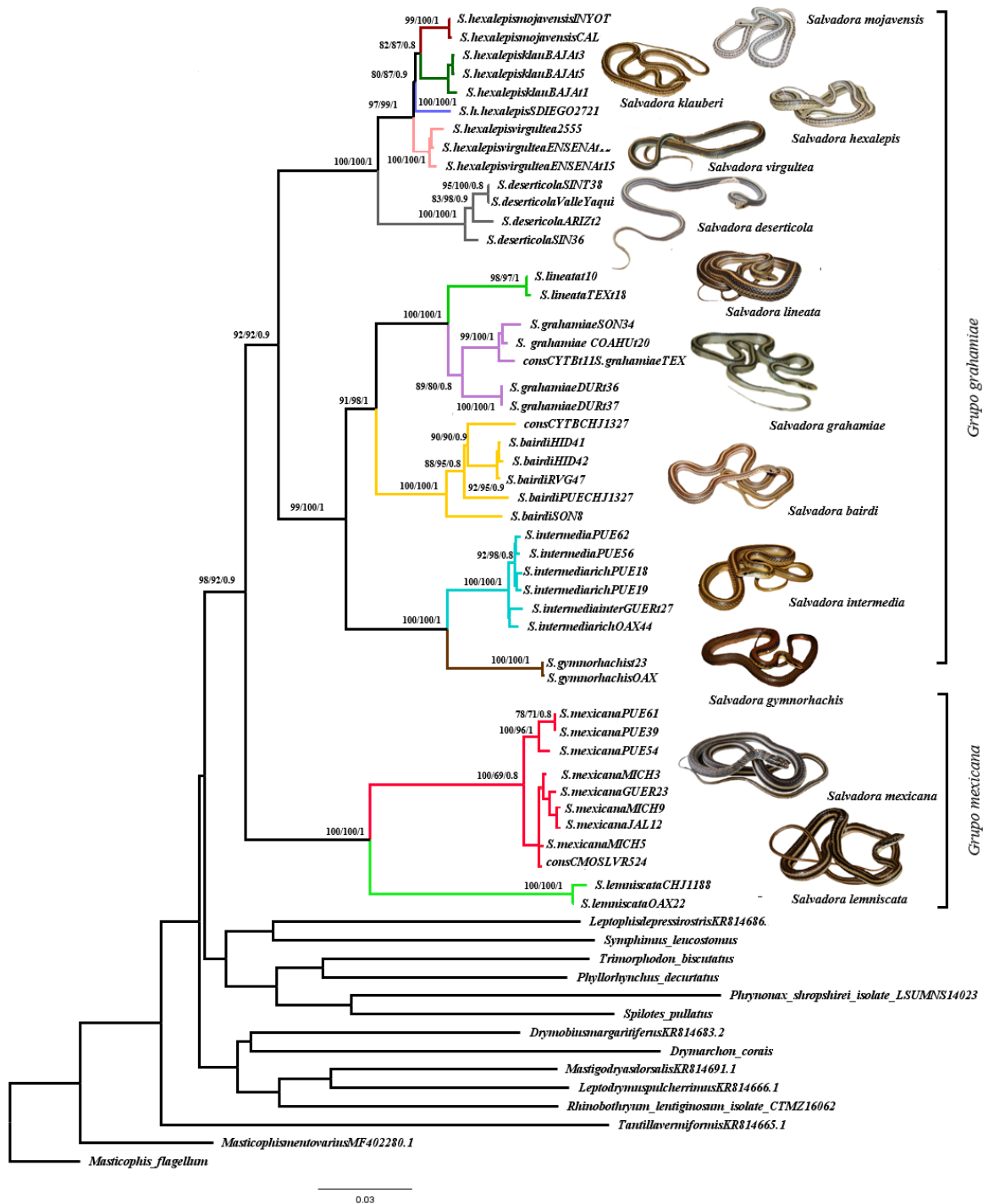
Dentro del grupo mexicana se observan dos clados claramente definidos, uno de ellos que incluye a las poblaciones de *S. lemniscata* con valores de soporte de ramas de 96, 100 y 0.95, que forman el grupo hermano del clado que incluye a todas las poblaciones de *S. mexicana* que presenta valores de 77, 100, y 0.98. Al interior de ese grupo se encuentran dos clados, por un lado, las poblaciones del Balsas (Puebla y Michoacán) con valores de 77,100 y 0.98 y las poblaciones de la costa del pacifico con valores de 79, 74 y 0.7.

En el clado que incluye a los taxones del grupo *grahamiae* se presentan dos grandes grupos, por un lado, el grupo que incluye a los taxones del noreste y centro sur del país (*S. grahamiae*, *S. lineata*, *S. bairdi*, *S. intermedia* y *S. gymnorhachis*) y el segundo que incluye a los taxones del noroeste del País (*S. deserticola* y *S. hexalepis* con sus subespecies).

En el primero de los clados del grupo *grahamiae* que tiene valores de soporte de 76, 100, 1.0 se encuentran dos grandes grupos, por un lado, el clado formado por las poblaciones de Puebla, Guerrero y Oaxaca de *S. intermedia* con valores de 99, 100 y 0.1 y el clado donde se encuentran las dos poblaciones de *S. gymnorachis* que presenta valores altos en el soporte de ramas. El otro grupo de este clado que tiene valores de 65, 97 y 0.9, lo forman por un lado el grupo de las poblaciones de *S. bairdi* de Puebla, Hidalgo y Sonora con valores de 97, 100 y

1.0 que se presentan como un grupo exclusivo, hermano del clado formado por las por las poblaciones de *S. lineata* de Texas con valores de 97, 100 y 1.0 que son el grupo hermano de las poblaciones de *S. grahamiae* de Durango, Coahuila, Sonora y Texas que se presentan como un grupo exclusivo con valores 96, 100, 1.0 de soporte de ramas.

El segundo de los clados del grupo *grahamiae* con un soporte de ramas de 79, 100 y 1.0 incluye a dos grupos, por un lado el clado exclusivo formado por las poblaciones de *S. deserticola* con valores de 52, 100 y 0.1 y por otro lado el formado por las subespecies de *S. hexalepis*, con valores de 81, 97 y 1.0 en este grupo se encuentran por un lado las poblaciones de *S. h. virgultea* con un soporte de ramas de 95, 100 y 1.0, que se presentan como el grupo hermano del clado formado en la base por la única población de *S. h. hexalepis* que forma el grupo hermano del clado formado por un lado por las dos poblaciones de *S. h. mojavenensis* con valores de 96, 100 y 1.0, y en el otro grupo las poblaciones de *S. h. klauberi* con valores de 98, 100 y 1.0.



**Figura 7.** Árbol de especies obtenido a través del análisis combinado de los tres fragmentos de los genes mitocondriales ND4, CYTb y el fragmento del gen nuclear Cmos, mediante los criterios de máxima parsimonia, máxima verosimilitud y análisis bayesiano, los valores numéricos en cada nodo, son los valores de soporte de ramas mayores al 50 % del lado izquierdo de la diagonal se muestran los valores de bootstrap no paramétrico (Máxima

parsimonia), seguido por los valores de bootstrap paramétrico (Máxima verosimilitud) y finalmente del lado derecho de la diagonal los valores de probabilidad posterior (análisis bayesiano).

### **Discusión y Conclusiones.**

La resolución de la hipótesis generada a partir del gen nuclear es relativamente baja y los valores de soporte son bajos también y a pesar de formarse la mayoría de los agrupamientos que se observan en las hipótesis generadas a partir de los fragmentos mitocondriales, se observan politomías al interior. Por otra parte, las tres hipótesis filogenéticas generadas a partir de los tres distintos fragmentos de DNA y analizadas mediante los tres diferentes criterios, coinciden con la hipótesis con los datos combinados en la mayor parte de los nodos y agrupamientos formados, sin embargo, es claro que la resolución del árbol con los datos combinados es mucho mayor y los soportes de ramas son más altos y soportan la monofilia del grupo y la formación de los dos grupos previamente sugeridos al interior de *Salvadora*.

### **Monofilia del grupo.**

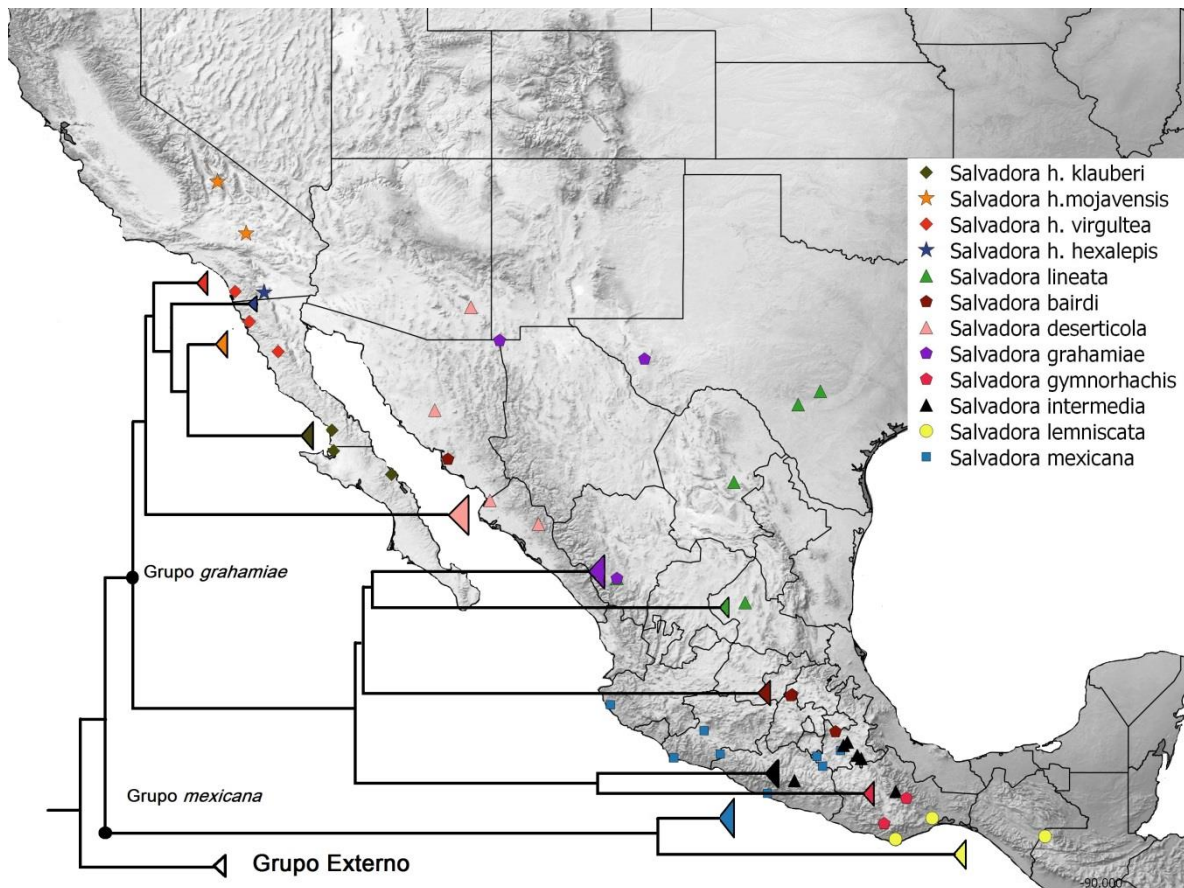
A pesar de existir evidencia morfológica y molecular de la monofilia del grupo (Hernández-Jiménez *et al.* 2021) la inclusión de todos los miembros del género formando un grupo monofilético no ha se ha reflejado en todas las propuestas filogenéticas previas a este estudio (Lannutti, 2000; Pyron *et al.* 2011; Tonini *et al.* 2016; Figueroa *et al.* 2016; Zaher *et al.* 2019). Aunque es importante resaltar que en estas filogenias no se incluyeron a todos los taxones descritos del grupo.

En el trabajo morfológico de Lannutti (200) el género *Salvadora* aparece como un grupo parafilético debido a que *Leptodrymus* se encuentra al interior, aunque como lo menciona Hernández-Jiménez *et al.* (2021) esto puede deberse a la presencia de caracteres convergentes entre ambos géneros como las líneas laterales y dorsolaterales en el cuerpo. El resto de las hipótesis basadas en datos moleculares (Pyron *et al.* 2011; Tonini *et al.* 2016; Figueroa *et al.* 2016; Zaher *et al.* 2019) a excepción del trabajo de Hernández-Jiménez *et al.* (2019), solo se incluyen entre dos a seis de los taxones que actualmente forman parte del género *Salvadora*.

Para el caso de este estudio, en todos los casos (árboles de genes y árbol de especies) la monofila del grupo se conserva, esto coincide con lo ya mencionado por Hernández-Jiménez *et al.* (2019) donde reportan la hipótesis filogenética obtenida a partir de datos moleculares del género más completa hasta antes de este estudio, basada en un análisis de máxima verosimilitud a partir de un fragmento del gen ND4. Por otra parte, Figueroa *et al.* (2016), Tonini *et al.* (2016) y Zaher *et al.* 2019 presentan cada uno por su parte hipótesis distintas basadas en datos moleculares que no incluyen a todas las especies del género donde *Salvadora* no es monofilético. En el caso de la hipótesis publicada por Figueroa (2016) basada en seis fragmentos de DNA mitocondrial, *Salvadora mexicana* y *Salvadora grahamiae* se encuentran como grupo hermano de *Rhinobothyum lentiginosus*, con un valor de soporte de Bootstrap de 16, mientras que *S. hexalepis*, el tercero de los taxones de salvadora usado en esta propuesta aparece como el grupo hermano de *Trimorphodon* con un valor de apoyo de 10. Tonini *et al.* (2016) utilizan las secuencias de 17 genes nucleares y mitocondriales, obteniendo un grupo donde *Salvadora* aparece en un clado no resuelto, que a su vez incluye a las especies de *Phyllorhynchus*, *Symphimus* y *Trimorphodon*. Por otra parte, en la hipótesis filogenética propuesta por Zaher *et al.* (2019), a partir de secuencias de 15 regiones distintas del DNA (nueve nucleares y seis mitocondriales); mediante un análisis de máxima verosimilitud, donde nuevamente los tres taxones de *Salvadora* utilizados en el estudio aparecen formando un grupo no exclusivo en conjunto con *Spilotes*, *Coluber*, *Trimorphodon*, *Prhynonax*.

Hernández-Jiménez *et al.* (2021), presentan la primera hipótesis filogenética que incluye todos los taxones descritos del género, utilizando un análisis de parsimonia de caracteres morfológicos, con un muestreo exhaustivo a lo largo de la distribución de todas las especies del género. Esta filogenia arroja un grupo monofilético, donde se observan dos grupos claramente definidos al interior del género *Salvadora*, el grupo *mexicana* y el grupo *grahamiae*, lo cual coincide con la filogenia obtenida en este trabajo a partir de las secuencias concatenadas de los tres fragmentos de mtDNA y nDNA. Si bien al interior de cada uno de los dos grupos, no se observa concordancia total, entre la topología mostrada por la hipótesis morfológica y la molecular es posible observar correspondencia en la mayoría de los agrupamientos.

Se puede observar también que existe una concordancia entre la filogenia aquí presentada y la distribución geográfica de los taxones (Figura 8), por lo cual concluimos que de acuerdo con nuestros datos que el género *Salvadora* es monofilético y que al interior se definen dos grupos, el grupo *mexicana* que incluye los linajes del sur, de más afinidad Neotropical, mientras que el grupo *grahamiae* incluye a los linajes del norte, centro del país con afinidad Neártica.



**Figura 8.** Árbol de especies basado en el análisis combinado y la concordancia geográfica de los clados resultantes.

### Grupo *mexicana*

El grupo se recupera en todas las hipótesis, tanto en las hipótesis individuales como en la hipótesis con los datos concatenados, los valores de soporte son altos, superiores a 90 para el bootstrap paramétrico y no paramétrico y mayores que 0.9 para los valores de probabilidad



posterior en todos los casos, con excepción de la hipótesis basada en el fragmento mitocondrial ND4 donde los valores son de 70, 69 y 0.7 respectivamente. Si bien el grupo mexicana ya había sido sugerido por Smith (1938, 1941) y Bogert (1939b), es hasta la propuesta presentada por Hernández-Jiménez *et al.* (2021), en la que se define y diagnostica aclarando que tanto *Salvadora mexicana* como *Salvadora lemniscata* comparten caracteres morfológicos derivados compartidos, que definen el grupo: preocular no dividida; 3 supralabiales en contacto con el ojo; de 13 a 15+3 dientes maxilares; entre 120 a 150 escamas subcaudales; y la longitud de la cola mayor al 29% en proporción con respecto a la longitud hocico-cloaca.

Por otra parte, solo en dos de las hipótesis previas a la de Hernández-Jiménez *et al.* (2021), se había incluido a *S. lemniscata* como taxón terminal; en la de Lannutti (2000) donde no aparece como grupo hermano de *Salvadora mexicana* si no como el grupo hermano de todas las demás especies del género incluyendo a *Leptodrymus*. Mientras que en la hipótesis filogenética presentada por Tonnini *et al.* (2016), *S. lemniscata* aparece formando una politomía junto con *S. bairdi*, *S. mexicana*, *S. grahamiae* y *S. intermedia*.

Al interior del grupo mexicana, en todas las hipótesis individuales aquí presentadas al igual que en la hipótesis con datos concatenados, *Salvadora mexicana* y *Salvadora lemniscata* se presentan como grupos exclusivos e independientes con valores altos de apoyo de ramas. Este corrobora lo propuesto por Hernández-Jiménez *et al.* (2021), por lo cual concluimos que tanto *Salvadora lemniscata* como *Salvadora mexicana* son especies hermanas, y se distribuyen en la región Neotropical en México, por la vertiente del Pacífico y cuenca del Balsas llegando hasta el norte de Guatemala. Es importante mencionar que al interior del clado que incluye las poblaciones de *S. mexicana*, las poblaciones de la cuenca alta del Balsas se separan claramente de las de la vertiente del Pacífico, lo cual sugiere que podría haber dos linajes independientes dentro de este grupo; sin embargo no existen diferencias morfológicas claras, en los caracteres analizados hasta el momento, entre ambos grupos y esta idea tendrá que ser explorada a profundidad a futuro, con un muestreo más intensivo de las poblaciones de *S. mexicana*.

### **Grupo *grahamiae***

Al igual que el grupo *mexicana* este grupo ya había sido sugerido por Smith (1938, 1941) y Bogert (1939b), Hernández-Jiménez *et al.* (2021) diagnostican formalmente este grupo definiéndolo por: tener la escama preocular generalmente dividida; menos de 116 escamas subcaudales; regularmente menos de tres supralabiales en contacto con el ojo; 9-12 + 3 dientes maxilares; y el tamaño de la cola 29 % menor en proporción que la longitud hocico cloaca. Nuestros datos respaldan la existencia del grupo *grahamiae*, considerando, tanto las hipótesis con el fragmento nuclear y los fragmentos mitocondriales analizados de manera individual, así como la hipótesis con datos concatenados. Los valores de apoyo de este clado con el Bootstrap paramétrico, no paramétrico y probabilidad posterior, son superiores al 65, 62 y 0.6 respectivamente, siendo los valores más altos de apoyo de ramas los observados en la hipótesis con datos concatenados (100,100 y 1, respectivamente).

En la hipótesis de Lannutti (2000), el grupo *grahamiae* se recupera como un grupo parafilético ya que al interior se encuentra *Leptodrymus pulcherrimus*. Dos filogenias más incluyen varias especies del grupo *grahamiae* Figueroa *et al.* (2016) y Zaher *et al.* (2019). Figueroa *et al.* (2016), este grupo no es monofilético, ya que *S. hexalepis* aparece en un clado diferente a *S. grahamiae* asociada con *Trimorphodon*, *Phyllorhynchus* y *Spilotes* + *Phrynonax*. Zaher *et al.* (2019), utilizaron solo dos especies de este grupo, las que aparecen como taxones hermanos en un clado; aunque su relación con el grupo *mexicana* es lejana. La filogenia de Hernández-Jiménez *et al.* (2019), presentan a las especies del grupo *grahamiae* formando un grupo monofilético. Aunque en la hipótesis publicada por Hernández-Jiménez *et al.* 2019 no incluye a todas las subespecies de *S. hexalepis*, esta y sus subespecies forman un grupo monofilético junto con *S. deserticola* y son el grupo hermano de ((*S. intermedia*, *S. gymnorhachis*), (*S. bairdi*, *S. grahamiae*)). La hipótesis que presentar Lannutti (2000), también presenta a *S. deserticola* + *S. hexalepis* como taxones hermanos, y como grupo hermano de este clado a *S. grahamiae* + *Leptodrymus pulcherrimus*.

La hipótesis con datos morfológicos de Hernández-Jiménez *et al.* (2021), respalda la formación de estos dos clados al interior del grupo *grahamiae*, aunque difiere en la posición de *S. grahamiae* y *S. lineata*. Ya que la primera se encuentra como grupo hermano de *S. h. virgultea* + *S. h. klauberi*, por su parte *S. lineata* se encuentra como grupo hermano de *S.*

*bairdi* en un clado aparte; tal como lo sugirió Smith (1938). Sin embargo, en este trabajo tanto *S. grahamiae* como *S. lineata* se mantienen como grupos hermanos y taxones independientes, lo cual respalda la decisión de elevarlos a nivel de especie propuesta por Hernández-Jiménez *et al.* (2021) y previamente sugerida por Schimidt (1940) y Lannutti (2000).

*S. bairdi* se mantiene como un grupo exclusivo, hermano del clado formado por *S. grahamiae* + *S. lineata*. Hernández-Jiménez *et al.* (2021) reporta que las poblaciones del norte del país (Sonora, Chihuahua y Sinaloa) de *S. bairdi* presentan diferencias claras en el patrón de coloración con respecto a las poblaciones del resto de su distribución. En este estudio tanto en las hipótesis individuales como en la hipótesis de datos concatenados se observa que al interior del clado de *S. bairdi* las poblaciones del centro del país se separan claramente del único ejemplar utilizado en este estudio del norte del país, por lo cual sugerimos que las poblaciones del norte representan una especie nueva no descrita.

Con respecto a *S. intermedia* y *S. gymnorrhachis* los resultados respaldan las conclusiones de Hernández-Jiménez *et al.* (2021), en considerar a las poblaciones de *S. intermedia* de Puebla (*S. intermedia richardi*) como un sinónimo de *S. intermedia*, mientras que *S. gymnorrhachis* es el grupo hermano de *S. intermedia* tal como lo había sugerido Hernández-Jiménez *et al.* (2019).

Los taxones involucrados en el clado de *S. dserticola* + *S. hexalepis* y sus subespecies se distribuyen desde el Desierto de Mojave, bajando hacia el sur por la península de Baja California, Arizona, y Sonora, patrón que comparten con otros taxones como las especies del género *Elgaria*, *Coleonyx variegatus*, *Xantusia vigilis*, algunas de las subespecies de *Aspidoscelis tigris*, *Lichanura trivirgata*, *Crotalus ruber* y *C. mitchelli*). Recientemente se ha comprobado que algunas de estas especies son en realidad complejos de especies, donde se han elevado a nivel de especie a las subespecies incluidas dentro del grupo como es el caso del complejo *C. mitchelli* (Meik *et al.* 2015 y 2019) y el complejo *Xantusia vigilis* (Leavitt *et al.* 2007). Con base en los resultados aquí presentados, se puede concluir que las cuatro subespecies de *Salvadora hexalepis* forman un grupo monofilético, representando cada una

de las subespecies un clado exclusivo con altos valores de apoyo de Bootstrap, paramétrico y no paramétrico y de probabilidad posterior (Fig. 7).

A pesar de que la tendencia actual es elaborar filogenias moleculares incluyendo un número elevado de taxones y un alto número de caracteres (secuencias de varias regiones del genoma), la mayoría de estas propuestas incluyen solo una muestra de cada uno de los taxones terminales (Pyron *et al.* 2011; Tonini *et al.* 2016; Figueroa *et al.* 2016; Zaher *et al.* 2019), Aunque varios de dichos taxones tienen amplia distribución geográfica y algunos poseen subespecies, cuya validez no ha sido probada. Sin contar que en muchos casos no se incluyen a todos los taxones del grupo que se representa en dichas filogenias. En este trabajo incluimos todos los taxones a nivel de especie y todas las subespecies descritas para el género *Salvadora*, y utilizamos marcadores nucleares y mitocondriales. Este trabajo también representa una cobertura geográfica amplia de dichos taxones a lo largo de su distribución. Con estos datos presentamos una filogenia que resuelve las relaciones filogenéticas de los taxones que constituyen el género *Salvadora*, esto nos permite proponer los siguientes cambios taxonómicos:

Se corrobora el estatus de las especies de *Salvadora intermedia*, sin subespecies; de *S. grahamiae* y *S. lineata* como taxones separados.

Con base en los resultados de este trabajo y considerando la revisión morfológica de Hernández-Jiménez *et al.* (2021), se propone elevar a nivel de especie a: *S. klauberi*, *S. mojavenensis* y *S. virgultea*, independientes de *S. hexalepis*.

## Referencias

- Arévalo, E., Davis S. K., & Sites J. W. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Central Mexico. *Systematic Biology*, 43: 387–418.
- Baird S.F. & Girard C. 1853. Catalogue of North American Reptiles in the Museum of the Smithsonian Institution. Part 1 Serpents. *Smithsonian Institution*, Washington D.C.
- Bogert C.M. 1939a. A Study of the Genus *Salvadora*. The Patch-nosed Snakes. *Publications of the University of California at Los Angeles*. Biological Sciences 1: 177–236.
- Bogert C.M. 1939b. Notes on snakes of the genus *Salvadora* with a redescription of a neglected Mexican species. *Copeia*, 1939: 140–147.
- Bogert C.M. 1945. Two additional races of the patch-nosed snake *Salvadora hexalepis*. *American Museum Novitates* 1285: 1–14.
- Cope E.D. 1866. On the Reptilia and Batrachia of the Sonoran Province of the Nearctic region. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 18: 300–314.
- Edwards S.V. 2009. Is a new and general theory of molecular systematics emerging? *Evolution* 63: 1-19.
- Figuroa A., McKelvy A.D., Grismer L.L., Bell C.D. & Lailvaux S.P. 2016. A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PloS ONE* (9) 11: 1–31.
- Günther A. 1863. Third account of new species of snakes in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History* 12: 348–365.
- Hernández- Jiménez CA Flores-Villela O & Campbell J.A. 2019. A new species of patch-nosed snake (Colubridae: *Salvadora* Baird and Girard, 1853) from Oaxaca, Mexico. *Zootaxa* 4564 (2): 588-600.

- Hernández-Jiménez C.A., Flores-Villela O., Aguilar-Bremauntz A., & Campbell, J.A. 2021. Phylogenetic relationships based on morphological data and taxonomy of the genus *Salvadora* Baird & Girard, 1853 (Reptilia, Colubridae). *European Journal of Taxonomy*, 764, 85-118.
- Harvey M.B., Barker D.G., Ammerman L.K. & Chippindale P.T. 2000. Systematics of the pythons of the *Morelia amethystina* complex (Serpentes: Boidae) with the description of three new species. *Herpetological Monographs* 2000, 139–185.
- Hillis D.M., B.K. Mable A., Larson S.K. Davis. & Zimmer E.A. 1996. Nucleic acids IV: sequencing and cloning. In: Hillis, D.M., B.K. Mable, C. Moritz Eds.), *Molecular Systematics*, segunda edición. Sinauer, Sunderland, MA, pp. 321-381.
- Huelsenbeck J. P. & Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17(8), 754-755.
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K., Von Haeseler A. & Jermini, L.S. 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature methods*, 14(6), 587-589.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C. & Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35:1547-1549
- Lambert S.M., Reeder T.W. and J. J. Wiens. 2015. When do species tree and concatenated estimates disagree? An empirical analysis with higher-level scincid lizard phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82:146–155. [PDF](#)
- Lannutti D.I. 2000. Morphological variation in *Salvadora grahamiae* and related taxa. *MSc Thesis*, University of Texas, El Paso, Texas, USA.
- Larkin M.A., Blackshields G., Brown N.P., Chenna R., McGettigan P.A., McWilliam H, Valentin F., Wallace I.M, Wilm A., Lopez R., Thompson J.D., Gibson T.J., Higgins D.G., 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23, 2947-2948.

Leavitt D H., Bezy R. L., Crandall K.A., & Sites J.W. (2007). Multi-locus DNA sequence data reveal a history of deep cryptic vicariance and habitat-driven convergence in the desert night lizard *Xantusia vigilis* species complex (Squamata: Xantusiidae). *Molecular Ecology*, 16(21), 4455-4481.

Maddison W.P. & Maddison D.R. 2021. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.70 <http://www.mesquiteproject.org>.

Meik, J.M., Streicher J.W., Lawing A.M., Flores-Villela O., & Fujita, M.K. 2015. Limitations of climatic data for inferring species boundaries: insights from speckled rattlesnakes. *PloS one*, 10(6), e0131435.

Meik J.M., Schaack, S., Flores-Villela O., & Streicher J. W. 2018. Integrative taxonomy at the nexus of population divergence and speciation in insular speckled rattlesnakes. *Journal of Natural History*, 52(13-16), 989-1016.

Nguyen L.T., Schmidt Ha v., Haeseler A. & Minh BQ. 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32(1), 268-274.

Pyron R.A., Burbrink F.T., Colli G.R., Nieto-Montes de Oca A., Vitt L.J., Kuczynski C.A & Wiens J.J. 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: 329–34. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.006>

Pyron R.A., Burbrink F.T. & Wiens, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 1–93. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>

Schmidt K.P. 1940. Notes on Texan snakes of the genus *Salvadora*. *Field Museum of Natural History Zoological Series* 24: 143–150.

Smith H.M. 1938. Notes of the snakes of the genus *Salvadora*. *The University of Kansas Science Bulletin*, 25, 229–237.

- Smith H.M. 1941. Further notes on Mexican snakes of the genus *Salvadora*. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 99: 1–12.
- Staden R. 1996. The Staden Sequence Analysis Package. *Molecular Biotechnology* 5, 233-241.
- Stejneger L. 1902. The reptiles of the Huachuca Mountains, Arizona. *Proceedings of the United States National Museum* 25: 149–158.
- Stuart L.C. 1932. Studies on Neotropical Colubrinae, I: The taxonomic status of the genus *Drymobius* Fitzinger. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 236: 1–16.
- Swofford D.L. 2002. PAUP\* Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods), ver. 4.0a147. *Sinauer Associates*, Sunderland.
- Tonini J.F.R., Beard K.H., Ferreira R.B., Jetz W. & Pyron R.A. 2016. Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation*. 204: 23–31.
- Wiens, J. J. 2008. Systematics and herpetology in the age of genomics. *BioScience*, 58(4), 297-307.
- Zaher H., Murphy R.W., Arredondo J.C., Graboski R., Machado-Filho P.R., Mahlow K. & Grazziotin F.G. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PloS ONE* 14 (5): e0217959.
- Zhang C., Zhang D. X., Zhu T., & Yang Z. 2011. Evaluation of a Bayesian coalescent method of species delimitation. *Systematic biology*, 60(6), 747-761.
- Zheng Y. & Wiens J.J. 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94: 537–547.



## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Uno de los retos más importantes de la sistemática es el de descubrir y describir la diversidad biológica, proponer hipótesis sobre sus relaciones filogenéticas y que esas relaciones se vean reflejadas en una clasificación coherente con la historia evolutiva. En este trabajo desarrollado en tres capítulos, revaluamos la sistemática de un grupo de serpientes con problemas taxonómicos descrito hace más de 150 años que incluye especies endémicas de México.

A pesar de la existencia de propuestas filogenéticas anteriores a este trabajo (Bogert, 1939a; Lannutti, 2000; Pyron *et al.* 2011; Pyron *et al.* 2013; Zheng y Wiens, 2016; Tonini *et al.* 2016; Figueroa *et al.* 2016; y Zaher *et al.* 2019) que incluyen a algunos miembros del género *Salvadora*, y donde se cuestionaba la monofilia del género, ninguna de ellas trabaja con todos los taxones del grupo a lo largo de su distribución o solo incluyen una línea de evidencia para soportar sus conclusiones. Por lo tanto, ni la monofilia del género ni las relaciones al interior habían sido puestas a prueba formalmente por métodos filogenéticos, en consecuencia, la sistemática del grupo no era clara. Este trabajo representa el primero en poner a prueba la monofilia del grupo y en proponer una hipótesis de sus relaciones filogenéticas sustentada por líneas de evidencia diferentes.

En el capítulo uno de este trabajo Hernández-Jiménez *et al.* (2019), presenta una propuesta filogenética basada en el marcador mitocondrial ND4, donde se describe una especie nueva. Esta coincide con la filogenia basada en datos morfológicos de Hernández-Jiménez *et al.* (2021), donde el género *Salvadora* se presenta como un grupo monofilético. A su vez esto es corroborado por las hipótesis filogenéticas generadas con los datos moleculares mitocondriales y nucleares analizados de manera independiente y con los datos concatenados, que son igualmente explicativas y congruentes entre sí.

Resulta importante señalar que a pesar de que existen trabajos que muestran la importancia de caracteres morfológicos en la reconstrucción filogenética (Jenner 2004; Wiens 2004; Smith & Turner 2005) en la actualidad la relevancia de la morfología en la reconstrucción

filogenética ha sido infravalorada de tal manera que cada vez existen menos trabajos que integren datos morfológicos en los análisis. La hipótesis generada a partir de una revisión detallada de la morfología del género *Salvadora* presentada en el capítulo dos es congruente e igualmente explicativa que las hipótesis generadas a partir de los datos moleculares en la mayoría de los clados

Con respecto a las relaciones al interior del grupo las hipótesis resultantes presentadas en este trabajo coinciden en la monofilia y en la presencia de dos linajes bien definidos al interior del grupo, que coincide con lo propuesto previamente por Smith (1938, 1941), y que en este trabajo se corrobora en todas las hipótesis presentadas por los distintos sets de datos analizados Hernández-Jiménez *et al.* (2019), Hernández-Jiménez *et al.* (2021) y capítulo tres de este trabajo.

A partir de las líneas de evidencia mostradas en este estudio hacemos las siguientes conclusiones taxonómicas:

- El género *Salvadora* es monofilético

-Se reconocen dos grupos al interior del género El grupo *grahamiae* y el grupo *mexicana* reconocidos por sinapomorfías morfológicas y moleculares.

-Se describe una especie nueva micro endémica *Salvadora gymnorhachis* restringida a la sierra Mixe de Oaxaca que previamente había sido confundida con *S. intermedia*.

-El taxón a *S. bogerti* no es válido y es una sinonimia de *S. bairdi*

-El taxón de nivel subespecífico *S. intermedia richardi* es una sinónima de *S. intermedia*.

-Se reconocen como taxones independientes a los taxones subespecíficos *S.grahamiae lineata* y *S. grahamiae grahamiae* y se elevaron a nivel de especie.

- Se reconocen como taxones independientes y se elevaron a nivel de especie a los taxones subespecíficos incluidos al interior de *S. hexalepis*.

- Finalmente el género *Salvadora* está compuesto por 12 especies, dos pertenecientes al grupo *mexicana* (*S. lemniscata* y *S. mexicana*) mientras que dentro del grupo *grahamiae* se encuentran *S. grahamiae*, *S. lineata*, *S. intermedia*, *S. gymnorhachis*, *S. bairdi*, *S. deserticola*, *S. hexalepis*, *S. virgultea*, *S. mojavenensis*, *S. klauberi*.

## Colubridae

*Salvadora* Baird & Girard, 1853

### Grupo *Grahamiae*

*S. bairdi* Jan, in Jan & Sordelli, 1860

*S. deserticola* Schmidt, 1940

*S. grahamiae* Baird & Girard, 1853

*S. lineata* Schmidt, 1940

*S. gymnorhachis* Hernández-Jiménez, Flores-Villela & Campbell, 2019

*S. hexalepis* (Cope, 1866)

*S. mojavenensis* Bogert, 1945

*S. klauberi* Bogert, 1945

*S. virgultea* Bogert, 1935

*S. intermedia* Hartweg, 1940

### Grupo *mexicana*

*S. lemniscata* (Cope, 1895)

*S. mexicana* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)

## REFERENCIAS GENERALES

Bogert C.M. 1939. A Study of the Genus *Salvadora*. The Patch-nosed Snakes. *Publications of the University of California at Los Angeles*. Biological Sciences 1: 177–236.

Bogert C.M. 1945. Two additional races of the patch-nosed snake *Salvadora hexalepis*. *American Museum Novitates*.

Cope E.D. 1895. The classification of the Ophidia. *Transactions of the American Philosophical Society* 18: 186–219.

Figuroa A., McKelvy A.D., Grismer L.L., Bell C.D. & Lailvaux S.P. 2016. A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PLoS ONE* (9) 11: 1–31.

Flores-Villela O. 1993 Herpetofauna Mexicana: Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes y nuevas especies. *Carnegie Museum of Natural History Special Publications* 17:1–75. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.123676>

Flores-Villela O., & García-Vázquez, U. O. 2014. Biodiversidad de reptiles en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, 467-475.

Günther A. 1863. Third account of new species of snakes in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History* 12: 348–365.

Hernández-Jiménez CA Flores-Villela O & Campbell J.A. 2019. A new species of patch-nosed snake (Colubridae: *Salvadora* Baird and Girard, 1853) from Oaxaca, Mexico. *Zootaxa* 4564 (2): 588-600.

Hernández-Jiménez C.A., Flores-Villela O., Aguilar-Bremauntz A., & Campbell, J.A. 2021. Phylogenetic relationships based on morphological data and taxonomy of the genus *Salvadora* Baird & Girard, 1853 (Reptilia, Colubridae). *European Journal of Taxonomy*, 764, 85-118.

- Hortal J.F. de Bello, J. A. F. Diniz-Filho, T. M. Lewinsohn, J. M. Lobo and R. J. Ladle. 2015. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46:523–549.
- Jenner R.A. 2004. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Systematic Biology* 53: 333–342.
- Lannutti D.I. 2000. Morphological variation in *Salvadora grahamiae* and related taxa. *MSc Thesis*, University of Texas, El Paso, Texas, USA.
- Morrone J. J. 2013. Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones. *Facultad de Ciencias, UNAM*, Ciudad de México.
- Pyron R.A., Burbrink F.T., Colli G.R., Nieto-Montes de Oca A., Vitt L.J., Kuczynski C.A. & Wiens J.J. 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: 329–34.
- Pyron R.A. Burbrink F.T. & Wiens, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 1–93.
- Smith N.D. & Turner A.H. 2005. Morphology's role in phylogeny reconstruction: perspectives from paleontology. *Systematic Biology* 54 (1): 166–173.
- Smith H.M. 1938. Notes of the snakes of the genus *Salvadora*. *The University of Kansas Science Bulletin* 25: 229–237.
- Smith H.M. 1941. Further notes on Mexican snakes of the genus *Salvadora*. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 99: 1–12.
- Tonini J.F.R., Beard K.H., Ferreira R.B., Jetz W. & Pyron R.A. 2016. Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation*. 204: 23–31.

- Wiens J.J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology*, 53 (4): 653–661.
- Wiens J.J. 2007. Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology*, 56, 875–878.
- Schmidt K.P. 1940. Notes on Texan snakes of the genus *Salvadora*. *Field Museum of Natural History Zoological Series* 24: 143–150.
- Stejneger L. 1902. The reptiles of the Huachuca Mountains, Arizona. *Proceedings of the United States National Museum* 25: 149–158.
- Stuart L.C. 1932. Studies on Neotropical Colubrinae, I: The taxonomic status of the genus *Drymobius* Fitzinger. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 236: 1–16.
- Smith H.M. 1938. Notes of the snakes of the genus *Salvadora*. *The University of Kansas Science Bulletin* 25: 229–237.
- Uetz P *et al.* 2021. A Quarter Century of Reptile and Amphibian Databases. *Herpetological Review* 52 (2): 246-25.
- Zaher H., Murphy R.W., Arredondo J.C., Graboski R., Machado-Filho P.R., Mahlow K. & Grazziotin F.G. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PloS ONE* 14 (5): e0217959.
- Zheng Y. & Wiens J.J. 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94: 537–547.