



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

TAXONOMÍA INTEGRATIVA DE CUATRO ESPECIES DEL GRUPO
***DECORATA*, GÉNERO *RHADINAEA* (SQUAMATA: DIPSADIDAE)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JUAN CARLOS SÁNCHEZ GARCÍA

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DR. MANUEL FERIA ORTIZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CD. MX. JULIO, 2023



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 ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

TAXONOMÍA INTEGRATIVA DE CUATRO ESPECIES DEL GRUPO
***DECORATA*, GÉNERO *RHADINAEA* (SQUAMATA: DIPSADIDAE)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JUAN CARLOS SÁNCHEZ GARCÍA

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DR. MANUEL FERIA ORTIZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CD. MX. JULIO, 2023

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

OFICIO CPCB/366/2023

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 Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **7 de noviembre del 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** del estudiante **SANCHEZ GARCIA JUAN CARLOS** con número de cuenta **413053602** con la tesis titulada **"TAXONOMÍA INTEGRATIVA DE CUATRO ESPECIES DEL GRUPO DECORATA, GÉNERO RHADINAEA (SQUAMATA: DIPSADIDAE)"**, realizada bajo la dirección del **DR. MANUEL FERIA ORTÍZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR
Vocal: DR. URI OMAR GARCÍA VÁZQUEZ
Vocal: DR. ALEJANDRO VALDEZ MONDRAGÓN
Vocal: DRA. IRERI SUAZO ORTUÑO
Secretario: DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 02 de mayo de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por todos los privilegios que me fueron otorgados.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT por la beca de posgrado (CVU 966428) otorgada durante mis estudios y el desarrollo del proyecto.

La elaboración de este trabajo fue posible gracias al financiamiento para el trabajo de campo y de laboratorio de la Dirección general de apoyo al personal, Universidad Nacional Autónoma de México (Proyectos PAPIIT IN218022, IN216619 y PAPIME PE208422), y al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACyT A1-S-37838) otorgado a Uri Omar García Vázquez.

También agradezco a Richard Glider Graduate School del American Museum of Natural History por la beca de investigación “Theodore Roosevelt Memorial Fund” otorgada para realizar parte del trabajo de campo. Así como a la Sociedad Herpetológica Mexicana A.C. (Número de beca: 2019-01) por el apoyo recibido para el trabajo de campo.

A mi tutor principal Dr. Manuel Feria Ortiz y a los miembros de mi comité tutor, los Drs. Adrián Nieto Montes de Oca y Luis Antonio Sánchez González.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi profesor y amigo Uri Omar por su paciencia, consejos y sobre todo por los favores y la confianza que me ha dado durante tantos años.

A mis Padres y hermano, quienes a pesar de las carencias y adversidades del pasado siempre han estado conmigo, gracias por ser la columna que sostiene mi mundo.

A Marcela, por todos los años compartidos, por el apoyo y el cariño que me diste, sin ti no hubiera logrado tanto. Gracias por todo Negrín.

A mis amigos, que sin importar el tiempo que pasa o los problemas que tenga, siempre están ahí para levantarme de las caídas y mantenerme con buen ánimo para seguir avanzando.

A Lupita, gracias por acompañarme en este tramo final, me has hecho muy feliz.

A mis compañeros de Laboratorio, por todas las anécdotas de campo, por las risas y sobre todo por su amistad.

Finalmente, a la Biología, por darme tantos amigos y experiencias increíbles.

“En esos segundos de decisión, se crean futuros enteros”

Dan Simmons

ÍNDICE

1.	RESUMEN	1
2.	ABSTRACT	2
3.	INTRODUCCIÓN	3
	3.1 Taxonomía integradora	4
	3.2 Métodos coalescentes de delimitación de especies	5
	3.3 Concepto de especie	6
	3.4 El género <i>Rhadinaea</i>	6
	3.4.1 <i>El grupo decorata</i>	8
4.	ANTECEDENTES	9
5.	JUSTIFICACIÓN	12
6.	HIPÓTESIS	12
7.	OBJETIVOS	13
	7.1 Objetivo general	13
	7.2 Objetivos particulares	13
8.	MATERIALES Y MÉTODOS	14
	8.1 Trabajo de Campo	14
	8.2 Revisión morfológica	15
	8.2.1 <i>Caracteres morfométricos</i>	15
	8.2.2 <i>Caracteres merísticos</i>	15
	8.2.3 <i>Caracteres cualitativos</i>	16
	8.3 Análisis de Componentes Principales	17
	8.4 Muestreo genético	17
	8.4.1 <i>Obtención de las secuencias de DNA</i>	19
	8.5 Análisis filogenéticos	20
	8.6 Distancias genéticas	21
	8.7 Delimitación de especies	21
	8.7.1 <i>Criterios para delimitar especies</i>	23
9.	RESULTADOS	24

9.1 Registros totales	24
9.2 Revisión Morfológica	25
9.3 Análisis de Componentes Principales	35
9.4 Análisis filogenético	36
9.5 Delimitación de especies	40
9.8 Distancias genéticas	41
10. DISCUSIÓN	43
10.1 Sistemática y biogeografía del Grupo	43
10.1.1 <i>Rhadinaea cuneata</i>	43
10.1.2 <i>Rhadinaea forbesi</i>	44
10.1.3 <i>Rhadinaea marcellae</i>	44
10.1.4 <i>Rhadinaea macdougalli</i>	45
10.2 Análisis morfométrico	46
10.3 Distancias genéticas	46
10.4 delimitación de especies	46
11. CONCLUSIONES	50
12. LITERATURA CITADA	51
13. ANEXOS	63
13.1 Anexo 1. Registros.	63
13.2 Anexo 2. Variables morfométricas	67
13.3 Anexo 3. Proporción LC/LHC.	69
13.4 Anexo 4. Caracteres cualitativos	71

1. RESUMEN

Se realizó un estudio taxonómico de un grupo de culebras de la familia Dipsadidae formado por las especies: *Rhadinaea cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae* con base en evidencia morfológica y molecular (multilocus). Se examinaron diez caracteres morfométricos, ocho cuantitativos y cinco cualitativos de un total de 52 ejemplares. Se realizó una revisión morfológica y un análisis de componentes principales. Además, se secuenciaron dos genes de origen mitocondrial (cyt-b, ND4) y dos de origen nuclear (c-mos, DNAH3), de un total de 33 individuos. Se reconstruyeron las relaciones filogenéticas mediante análisis de Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana. Finalmente se evaluaron los límites de especie con dos métodos coalescentes de delimitación (GMYC y PTP), y se calcularon las distancias genéticas. El análisis de componentes principales muestra que no existen diferencias morfométricas entre las especies revisadas. La revisión morfológica muestra que un ejemplar de *R. macdougalli* colectado en Los Tuxtlas, Veracruz presenta diferencias significativas con respecto a los individuos Provenientes de Oaxaca. Los árboles obtenidos en ambos análisis son congruentes con los árboles generados en estudios previos, ya que no se recupera la monofilia del grupo *decorata*, el cual incluye a las especies estudiadas. Por su parte los análisis de límites de especie fueron congruentes entre sí, y reconocen cinco linajes independientes dentro del grupo de estudio: a) *R. cuneata*, b) *R. forbesi*, c) *R. macdougalli*, d) *R. marcellae* y e) *Rhadinaea* sp. Tuxtlas. Las distancias genéticas robustecen los resultados de los análisis de delimitación de especies, ya que la variación genética más grande fue entre *R. macdougalli* y *Rhadinaea* sp. Tuxtlas. Estos resultados fueron congruentes con la morfología, por lo que las especies nominales se mantienen como validas y se propone a *Rhadinaea* sp. Tuxtlas como un taxon aun no descrito.

2. ABSTRACT

A taxonomic study was conducted on a group of snakes that belongs to the Dipsadidae family, consisting of the species *Rhadinaea cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli*, and *R. marcellae*, based on morphological and molecular (multilocus) evidence. Ten morphometric characters, eight quantitative and five qualitative, were examined in a total of 52 specimens. A morphological review and principal component analysis were performed. In addition, two mitochondrial genes (cyt-b, ND4) and two nuclear genes (c-mos, DNAH3) were sequenced from a total of 33 individuals. Phylogenetic relationships were reconstructed using Maximum Likelihood and Bayesian Inference analyses. Finally, species limits were evaluated using two coalescent delimitation methods (GMYC and PTP), and genetic distances were calculated. The principal component analysis shows that there are no morphometric differences between the revised species. The morphological review shows that a specimen of *R. macdougalli* collected in Los Tuxtlas, Veracruz, exhibits significant differences from individuals from Oaxaca. The trees obtained in both analyses are congruent with the trees generated in previous studies, as the monophyly of the *decorata* group, which includes the studied species, is not recovered. The species delimitation analyses were congruent with each other and recognize five independent lineages within the study group: a) *R. cuneata*, b) *R. forbesi*, c) *R. macdougalli*, d) *R. marcellae*, and e) *Rhadinaea* sp. Tuxtlas. The genetic distances support the results of the species delimitation analyses, as the largest genetic variation was observed between *R. macdougalli* and *Rhadinaea* sp. Tuxtlas. These results were congruent with the morphology, so the nominal species remain valid, and *Rhadinaea* sp. Tuxtlas is proposed as a undescribed taxon.

3. INTRODUCCIÓN

El problema principal de la taxonomía es delimitar especies y definir cuando dos especímenes diferentes son o no parte de un mismo linaje evolutivo. Muchas áreas como la biología evolutiva, ecología o biogeografía dependen de la delimitación de especies como un factor imprescindible para llevar a cabo sus estudios, por lo que es una tarea necesaria para la evaluación de la biodiversidad (Puerto et al. 2001, Dyrat 2005). En términos generales, la base para generar hipótesis acerca de la evolución de la diversidad son los eventos biológicos, como la especiación, extinción y diversificación (Carvalho 2010, Cox et al. 2016).

La descripción de especies comúnmente se lleva a cabo a través de las llamadas “morfoespecies”, las cuales son descritas exclusivamente con el uso de caracteres morfológicos. Por ejemplo, los patrones de coloración, conteo de escamas, estructura de los esqueletos e incluso la dentición. El uso de caracteres morfológicos debe hacerse con cuidado, ya que no es posible tener la certeza de que un carácter sea diagnóstico revisando pocos ejemplares. De esta manera, hay casos en los que la morfología no puede resolver los límites de especies, ejemplo de ello son las especies crípticas, que son difíciles de reconocer mediante la morfología (Puerto et al. 2001, Hoyos et al. 2003, Lee et al. 2007). Sin embargo, las morfoespecies funcionan como hipótesis de delimitación que deben ser puestas a prueba mediante otras fuentes de evidencia (Dyrat 2005, Wiens 2007, Schlick-Steiner et al. 2010).

La utilización de información molecular ha tenido un gran impacto en la sistemática, debido a la capacidad de inferir relaciones filogenéticas, sobre todo a partir de secuencias de DNA. Comúnmente estas relaciones se obtienen a partir de tres tipos de análisis. Parsimonia (P) que busca el árbol más corto o con el menor número de pasos. Máxima verosimilitud (MV) que busca el árbol que con mayor probabilidad dio origen a los datos originales, mediante un modelo evolutivo establecido. Inferencia bayesiana (IB) que permite la estimación inicial de cada uno de los parámetros utilizados en los modelos seleccionados (Leache y Reeder 2002, De Luna et al. 2005).

Para reconocer especies se requiere de la evidencia de propiedades únicas, que demuestren que una población o conjunto de poblaciones con distribuciones alopatricas o parapátricas sean exclusivas con respecto a otras (Sites y Marshall 2003, Sáez 2009). Esto generalmente sucede cuando ha tenido lugar la extinción de haplotipos complementarios ancestrales de un locus,

siempre y cuando no existan fenómenos como la separación incompleta de linajes o la introgresión (Crandall et al. 2000, Kiziriana y Donnelly 2004, De Quieroz 2007). Sin embargo, el problema con los métodos basados en árboles filogenéticos es que no se sabe cuáles de los clados fuertemente soportados representan especies diferentes (Dyrat 2005, Wiens 2007). Por otra parte, los caracteres morfológicos son fáciles de utilizar y tienen un origen a partir de diversos genes, por lo que son más confiables y constituye una base sólida para separar linajes que utilizando información molecular proveniente de un solo locus (Dyrat 2005, Will et al. 2005, Wiens 2007).

3.1 Taxonomía integradora

Existen dos escenarios posibles al momento de delimitar especies, el primero es cuando no se tiene ninguna hipótesis previa de qué especímenes o poblaciones pertenecen a cada especie, y se generan las hipótesis a partir de los clados generados por un análisis filogenético. El segundo es en el que ya existen hipótesis previas a partir de la morfología, y se pretende ponerlas a prueba mediante información genética.

Cualquier taxon en la categoría de especie, es una hipótesis, la cual no debe tomarse como verdad absoluta, aun cuando este bien soportada. El riesgo de delimitar erróneamente a las especies no puede ser eliminado por completo, pero si disminuido en la medida que se tengan más fuentes independientes de evidencia. Por tal motivo, los taxónomos optan por abordar una taxonomía integrativa, en la que se integre evidencia morfológica, molecular, geográfica, ecológica, etc.

Existen dos metodologías distintas para evaluar en conjunto hipótesis provenientes de diferentes líneas de evidencia, la integración por congruencia y la integración por acumulación (Padial et al. 2010). En la primera se busca que todas las fuentes de evidencia sean concordantes entre sí, sin embargo; aunque dos o más hipótesis de diferentes líneas de investigación sean congruentes en proponer dos especies para un grupo de individuos, aun cuando estén bien soportadas, siempre tendremos la incertidumbre de que en la naturaleza exista en realidad una sola especie. Por otro lado, en la integración por acumulación se toman en cuenta aquellas líneas de investigación que reflejen la diversificación de las especies, aunque existan otras que no lo hagan. En este sentido, la integración por acumulación funciona mejor para estudiar especies en reciente estado de divergencia en las que aún no se han adquirido diferentes características únicas que indiquen una especiación (Padial et al. 2010, Schlick-Steiner et al. 2010).

A partir de la forma de integrar los datos, los estudios que se realizan para delimitar especies también se pueden dividir en cuatro tipos. Los que comparan cualitativamente los resultados de sus delimitaciones entre las diferentes fuentes de evidencia. Los que se basan en caracteres no moleculares, mapeados en una filogenia molecular. Los que utilizan diferentes particiones moleculares concatenadas y por último, aquellos que se basan en métodos basados en la te coalescencia (Dayrat, 2005, DeSalle et al. 2005, Rubinoff & Holland 2005, Schlick-Steiner et al., 2010, Yeates, 2010).

3.2 Métodos coalescentes de delimitación de especies

La teoría de la coalescencia (Kingman 1982) es una extensión de la genética de poblaciones que utiliza los principios de la genética mendeliana para construir y analizar genealogías al azar. Esto nos permite incorporar conceptos como la recombinación y fenómenos demográficos. Además, nos indica que la historia genética de dos alelos puede ser trazada hacia atrás en el tiempo hasta el momento que convergen (evento de coalescencia) en el ancestro común más cercano (Kingman 2000), lo cual proporciona un marco conceptual muy sólido para identificar objetivamente especies crípticas y alopátricas (Zúñiga et al. 2009).

En general cuando se utiliza un análisis filogenético que incluya datos de más de una línea de evidencia, no se suele tomar en cuenta si los datos de las diferentes fuentes están en discrepancia. Por ejemplo: una especie putativa basada en evidencia morfológica puede ser parafilética con respecto a su DNA (Schlick-Steiner et al. 2010, Yeates, 2010). Para formular una hipótesis que incluya resultados no congruentes entre las disciplinas aplicadas, esta debe tener alguna explicación evolutiva para tal desacuerdo, no obstante, la teoría de la coalescencia nos da una explicación biológica para esa discordancia ya que la coalescencia considera que el árbol de las especies no es igual al árbol de genes, y cada uno tiene una genealogía diferente (Rosenberg y Nordborg 2002).

Con base en la teoría de la coalescencia, se han implementado numerosos métodos para delimitar especies, un ejemplo es el General Mixed Yule Coalescent (GMYC, Pons et al., 2006), el cual es un método de probabilidad que identifica cambios significativos en las tasas de ramificación, utilizando el tiempo para identificar puntos de transición, lo que nos permite distinguir entre eventos de diversificación intra e interespecíficos. GMYC supone que todas las ramas que parten de la raíz hasta dichos puntos de transición son especies diferentes (Fujisawa y Barraclough, 2013;

Zhang et al., 2013). Otro ejemplo es el Poisson Tree Processes (PTP, Zhang et al., 2013) el cual utiliza el modelado de procesos de especiación considerando el número de sustituciones entre cada ramificación y/o eventos de especiación en lugar del tiempo. Este método es ideal para la delimitación de especies en filogenias moleculares de un solo locus ya que solo necesita como entrada de un árbol filogenético enraizado (Zhang et al., 2013).

3.3 Concepto de especie

Existen al menos 22 diferentes conceptos de especie, que varían en cuanto al argumento o criterios que utilizan para delimitar especies (Mayden 1997). Por ejemplo, el concepto biológico (Dobzhansky 1935) establece que las especies deben ser entidades naturales, caracterizadas por su mutuo aislamiento reproductivo. Por otra parte, el concepto filogenético (Cracraft 1983) define a una especie como un grupo irreducible de organismos con características diagnósticas diferentes a las de otros grupos similares, y que además exhibe un patrón de ancestría y descendencia. El problema con el primero es que no considera a los casos de hibridaciones ni a las especies asexuales, en cambio el segundo depende totalmente del estado monofilético de estos grupos, evidencia que no siempre está disponible (Sáez 2009, Schlick-Steiner et al. 2010). Otro caso es el concepto evolutivo (Wiley 1978) en el cual se toma en cuenta la independencia evolutiva de los grupos a través del tiempo (Ruano y Tinaut 2002). Actualmente la mayoría de los biólogos reconocen que una especie es un linaje evolutivo, y que los diferentes conceptos de especie representan diferentes etapas del proceso de especiación. La única duda es sobre en qué punto del proceso de separación de linajes es que deben considerarse especies diferentes (De Queiroz 2007, Knowles y Carstens 2007, Wiens 2007, Padial et al. 2010, Yeates et al. 2010).

3.4 El género *Rhadinaea*

Rhadinaea Cope 1863 (Squamata: Dipsadidae) comprende un grupo de serpientes diurnas con pupila redonda, de talla pequeña y cuerpo delgado que en su mayoría presentan un patrón de coloración “rayada” a lo largo de su cuerpo. Habitan principalmente en los bosques nublados, bosques caducifolios y bosques de pino; con un rango altitudinal que abarca desde el nivel de mar hasta los 3500 m. La distribución del género se extiende desde la Sierra Madre occidental (sur de Sinaloa) y Sierra Madre Oriental (norte de Nuevo León) en México, hasta el noroeste de Ecuador. Con la excepción de *R. flavilata* Cope 1871, cuyas poblaciones se encuentran aisladas en el sureste

de Estados Unidos (Myers 1974, Schargel et al. 2005, Myers 2011, García-Vázquez et al. 2018, Palacios-Aguilar y García-Vázquez 2020, García-Sotelo et al. 2021).

La conformación del género fue establecida por Myers (1974), quien realizó una revisión morfológica del grupo con base en caracteres como la dentición, estructura de los hemipenes, patrones de escutelación y de coloración. A partir de esta información clasificó 45 especies (incluidas dos especies descritas en el mismo estudio) dentro de ocho grupos de la siguiente manera: *brevirostris* (6 especies), *calligaster* (1 especie), *decorata* (11 especies), *flavilata* (2 especies), *godmani* (11 especies), *lateristriga* (8 especies), *taeniata* (3 especies) y *vermiculaticeps* (3 especies).

Desde la revisión de Myers (1974) la composición del género ha tenido algunos cambios taxonómicos importantes. Entre los más relevantes se puede mencionar la transferencia del grupo *lateristriga* al género *Urotheca* (Savage y Crother 1989); la inclusión del grupo *brevirostris* en el género *Taeniophallus* (Myers and Cadle 1994), y la desaparición del grupo *godmani*, el cual se elevó a nivel de género, para lo cual se resucitó al género *Rhadinella* (Myers 2011). Por último, Mata-Silva et al. (2019) describieron a *R. eduardoi* a partir de un ejemplar de Oaxaca, y debido a la gran diferencia que este presentaba con respecto a las demás especies del género, formaron un nuevo grupo monotípico (*eduardoi*). Sin embargo, Palacios-Aguilar y García-Vázquez (2020) demostraron que el ejemplar en realidad correspondía a un individuo de la especie *Coniophanes fissidens* Günther 1858, por lo que el taxón *R. eduardoi* así como el Grupo *eduardoi* ya no son válidos.

Actualmente el género *Rhadinaea* se compone de 21 especies distribuidas en cinco grupos: *calligaster* (1 especie), *decorata* (12 especies), *flavilata* (2 especies), *taeniata* (3 especies) y *vermiculaticeps* (3 especies) (García-Vázquez et al. 2018, Palacios-Aguilar y García-Vázquez 2020). Sin embargo, en los últimos años se han realizado estudios basados en morfología e información molecular, que han puesto en duda la monofilia del género y las relaciones intra e interespecíficas de sus especies. En estos trabajos se sugiere la existencia de dos entidades taxonómicas aun no descritas (*R. cf. marcellae* y *R. cf. taeniata*) y además se propone la sinonimia entre *R. quinquelineata* y *R. gaigeae*, quedando la primera como especie válida (Sánchez-García 2018, Martínez-Fuentes 2019, García-Sotelo et al. 2021).

3.4.1 *El grupo decorata*

El grupo *decorata* se caracteriza por tener 17 hileras de escamas dorsales sin reducción hacia la parte posterior y una escama subpreocular. Tienen una coloración dorsal marrón con una serie de líneas longitudinales, una línea oscura ocupando la cuarta y/o quinta hileras de escamas dorsales (a menudo acompañada por una línea clara). Presentan una marca blanca desde el borde posterior o dorsal del ojo y que se extiende horizontalmente o de forma inclinada hasta detrás del borde de la boca. En algunos casos esta línea se puede extender hacia la parte dorsal formando un “collar nugal” (Myers, 1974, García-Vázquez et al. 2018).

Este grupo es el más diverso del género *Rhadinaea* y comprende 12 especies: *R. bogertorum* Myers 1974, *R. cuneata* Myers 1974, *R. decorata* Günther 1858, *R. forbesi* Smith 1942, *R. gaigeae* Bailey 1937, *R. hesperia* Bailey 1937, *R. macdougalli* Smith y Langebartel 1949, *R. marcellae* Taylor 1949, *R. montana* Smith 1944, *R. myersi* Rossman 1965, *R. nuchalis* García-Vázquez, Pavón-Vázquez, Blancas-Hernández, Blancas-Calva y Centenero-Alcalá 2018 y *R. quinquelineata* Cope 1886. Estas especies se distribuyen casi exclusivamente en la Sierra Madre Oriental y Sierra Madre del Sur con la excepción de *R. decorata*, cuya distribución se extiende hasta Colombia y noroeste de Ecuador (Myers 1974, Ramírez- Bautista et al. 1998, Pérez-Higareda et al. 2002, García-Vázquez et al. 2009, García-Vázquez et al. 2018, Sánchez-García et al. 2019).

4. ANTECEDENTES

La falta de muestras de tejido disponibles y el hecho de que algunas especies del género *Rhadinaea* son raramente colectadas representan desafíos importantes para su estudio (Myers 2011). Por tal motivo, las relaciones filogenéticas del grupo *decorata* no han sido resueltas en su totalidad, y desde la revisión del género elaborada por Myers (1974) sólo algunos autores han realizado sugerencias taxonómicas. Estas se basaron en revisiones morfológicas de los nuevos ejemplares que han sido recolectados, sin embargo, varios de los problemas taxonómicos del grupo aún no se han resuelto (Nieto-Montes de Oca y Mendelson III 1997, Ramírez-Bautista et al. 1998, Dixon et al. 2011, García-Vázquez et al. 2018). En algunos trabajos se han presentado filogenias de colúbridos que incluyen al género *Rhadinaea* (Pyron et al. 2011, 2013, Figueroa et al. 2016, Zaher et al. 2019, Palacios-Aguilar y García-Vázquez 2020). Sin embargo, ninguno de estos estudios estuvo enfocado en descubrir las relaciones filogenéticas del género, por lo que solo incluyeron a *R. decorata*, *R. flavilata*, y *R. fulvivittis*.

En los últimos años el uso de información molecular ha permitido inferir las relaciones filogenéticas dentro del grupo *decorata* (Sánchez-García 2018, Martínez-Fuentes 2019). En particular en el estudio de García-Sotelo et al. (2021) acerca de la biogeografía del género *Rhadinaea*, donde se propone una filogenia a partir de marcadores mitocondriales y nucleares que incluyó a cada una de las especies del género. Con excepción de *R. sargenti* y *R. vermiculatriceps*, las cuales son especies raras de observar. En estos trabajos se puede observar que el grupo *decorata* es polifilético con respecto a los grupos *taeniata* y *flavilata*, además, de la formación de algunos clados fuertemente soportados en estas filogenias. Por ejemplo, el formado por *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. marcellae* y *R. macdougalli*.

Las relaciones de parentesco entre *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. marcellae* y *R. macdougalli* han sido sugeridas anteriormente en algunos trabajos. Ramírez-Bautista et al. (1998), al realizar una revisión morfológica de *R. macdougalli*, propusieron que esta especie se encuentra estrechamente relacionada con *R. marcellae*. Esto debido a la convergencia que encontraron en los intervalos de variación de algunos caracteres, como el número de escamas ventrales y subcaudales; así como la similitud de la línea oscura vertebral.

En el trabajo de Nieto-Montes de Oca y Mendelson III (1997) se examinó la variación intraespecífica que existe en el collar nual de *R. marcellae*, el cual es la principal característica

diagnóstica de la especie (Taylor 1949, Myers 1974). Además, se reportó un ejemplar colectado en Tepango, Puebla, el cual presentaba características únicas con respecto a los demás ejemplares conocidos de *R. marcellae* (Taylor 1949, Myers 1974, Hernández-García y Mendoza-Quijano 1994). Este ejemplar exhibía un collar vestigial y una cola más larga que cualquier otro miembro del grupo *decorata* (Myers 1974), aunque con solo 71 escamas subcaudales. La localidad donde fue recolectado era más cercana a la distribución de *R. forbesi*, en los alrededores de Xalapa, Veracruz (Smith 1942, Myers 1974), que a los registros más cercanos de *R. marcellae* conocidos hasta entonces, en Tlanchinol, Hidalgo (Hernández-García y Mendoza-Quijano 1994). El patrón de coloración también era más similar al de *R. forbesi* que a *R. marcellae*, por lo que los autores sugirieron que el organismo de Tepango podía representar a un ejemplar de *R. forbesi*, o bien, a un híbrido de esta especie con *R. marcellae*. Sin embargo, decidieron asignar tentativamente este ejemplar a *R. marcellae*, principalmente por el número de espinas en los hemipenes, sin descartar que se pudiera tratar de un taxón aún no descrito.

Más tarde, Canseco-Márquez et al. (2000) confirmaron la presencia de *R. marcellae* en el estado de Puebla, con base en un ejemplar colectado cerca de Cuetzalan, Puebla, el cual, a diferencia del ejemplar de Tepango, presentaba un collar completo y un patrón de la cabeza consistentes con las características diagnósticas de la especie (Taylor 1949, Myers 1974).

Dos décadas después de la publicación de Nieto-Montes de Oca y Mendelson III (1997) y debido a que el estado taxonómico del ejemplar de Tepango aún no se había resuelto, Sánchez-García (2018) realizó un estudio de delimitación de especies con base en datos morfológicos y un gen mitocondrial (Cyt-b). Esto con el objetivo de esclarecer las relaciones filogenéticas existentes entre *R. marcellae* y *R. forbesi*. Como parte de los resultados de la inferencia filogenética, se formó un clado compuesto por *R. macdougalli* como grupo hermano de *R. marcellae* y *R. cuneata* como grupo hermano de *R. forbesi*; además, se sugirió la existencia de una entidad taxonómica aún no descrita (*R. cf. marcellae*) que incluía al ejemplar de Tepango. Esta propuesta se basó en la monofila recíproca presentada entre *R. cf. marcellae* y *R. marcellae*; además, de los resultados de un análisis de componentes principales a partir de datos morfométricos. Se propusieron como caracteres distintivos de *R. cf. marcellae* la continuidad de la línea postocular con la línea lateral de las escamas dorsales en combinación con la presencia de un collar nucal vestigial.

Un año más tarde, Sánchez-García et al. (2019) realizaron una actualización de la distribución de *R. marcellae* y reportaron 14 nuevos registros en los estados de San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla y el primer registro de la especie en Veracruz; adicionalmente discutieron la variación del collar nupal que presentan los ejemplares revisados, de los cuales cuatro presentan un patrón parecido al de *R. cf. marcellae*; estos ejemplares provenían de localidades de San Luis Potosí, Hidalgo y Puebla.

El análisis filogenético realizado por Sánchez-García (2018) fue el primero en evaluar las relaciones entre algunas especies del género. Este análisis se llevó a cabo con solo un gen mitocondrial y pocas muestras para cada especie, ya que solo se enfocó en analizar los límites de especie entre *R. marcellae* y *R. forbesi*, dejando sin resolver las relaciones encontradas con respecto a *R. cuneata* y a *R. macdougalli*.

Por último, en el trabajo elaborado por García-Sotelo et al. (2021) se utilizaron marcadores moleculares y nucleares, sin embargo, sus objetivos se centraron en la biogeografía del género *Rhadinaea* en conjunto, por lo que se incluyeron pocas muestras por especie. Los resultados de este estudio fueron similares a los obtenidos por Sánchez-García (2018). Ambos trabajos sugirieron un clado soportado donde *R. cuneata* y *R. forbesi* representan el grupo hermano de *R. macdougalli*, *R. marcellae* y *R. cf. marcellae*.

5. JUSTIFICACIÓN

Tomando en consideración los resultados obtenidos por Sánchez-García (2018) y García Sotelo et al. (2021), las relaciones filogenéticas de *R. marcellae* y *R. forbesi* con respecto a *R. cuneata* y *R. macdougalli* no han quedado resueltas por completo. Por otra parte, la situación taxonómica de las poblaciones asignadas a *R. cf. marcellae* solo ha sido investigada con información de un solo gen mitocondrial (cytb), por lo que no se puede descartar la introgresión o el sorteo incompleto de linajes. El presente trabajo pretende resolver los problemas mencionados utilizando la integración de secuencias mitocondriales y nucleares con datos morfológicos. Para lo que se aumentó el número de ejemplares revisados, así como las muestras de tejido para los análisis filogenéticos.

6. HIPÓTESIS

R. marcellae y *R. macdougalli* estarán compuestas por más de un linaje cada una, mientras que *R. cuneata* y *R. forbesi* representarán un solo taxón respectivamente.

7. OBJETIVOS

7.1 Objetivo general

Poner a prueba los límites de especies entre *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. marcellae* y *R. macdougalli* mediante datos morfológicos y moleculares.

7.2 Objetivos particulares

1. Inferir las relaciones filogenéticas entre las especies mencionadas mediante información molecular.
2. Utilizar métodos basados en la coalescencia para generar hipótesis de delimitación de especies.
3. Investigar la congruencia de los datos morfológicos con respecto a las hipótesis de delimitación de especies generadas a partir de los análisis basados en la coalescencia.
4. Esclarecer el estado taxonómico de las poblaciones propuestas tentativamente como una especie nueva (*R. cf. marcellae*).
5. Proponer los cambios taxonómicos pertinentes.

8. MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una búsqueda exhaustiva en literatura y bases de datos (VertNet, <http://portal.vertnet.org>; GBIF, <https://www.gbif.org>) de todos los registros existentes de *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae*, para recopilar las localidades documentadas hasta la fecha. Adicionalmente, se realizó solicitud de muestras de tejidos para los análisis filogenéticos, así como la revisión morfológica de todos los ejemplares disponibles de las cuatro especies del género *Rhadinaea* incluidos en este estudio (*R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae*) en las siguientes colecciones herpetológicas Colección Herpetológica del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de ciencias, UNAM (MZFC-HE); Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología, UNAM (CNAR); Colección Herpetológica del Museo de Zoología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM (MZFZ); Colección Herpetológica de la Facultad de Biología: Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (EBUAP); Colección de Reptiles del de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CIB-UAEH y Herpetological Collection, University of Texas at Arlington (UTA).

8.1 Trabajo de Campo

Se realizó trabajo de campo en los estados de Hidalgo, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí y Veracruz para la recolecta de ejemplares adicionales de *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae* para los análisis tanto morfológicos como filogenéticos (Anexo 1). La colecta se realizó en localidades donde no se tenían muestras, así como en zonas cercanas a las localidades tipo ya que algunas especies no se especifica con exactitud, la búsqueda se realizó en los tipos de vegetación y rango altitudinal mencionados en los registros de literatura. Se consideraron colectas de muestras que pudieran ser incluidas en los análisis filogenéticos como organismos muertos (atropellados o depredados) así como muestras de mudas.

Los ejemplares colectados fueron sacrificados con sobredosis de anestésico (lidocaína 5%) a los cuales se les extrajo una muestra de tejido hepático que se conservó en una solución de etanol (96%), en el caso de organismos que se encontraron muertos se extrajo tejido muscular, posteriormente los ejemplares se fijaron con una solución de formol al 10% y finalmente fueron preservados en frascos con alcohol etílico al 70% (Smart et al. 2017). Todos los ejemplares se

depositaron en la colección herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM (MZFZ).

8.2 Revisión morfológica

Se tomaron datos morfométricos de todos los ejemplares revisados, utilizando los caracteres sugeridos por Rivera-González (2009) en su estudio del género *Atractus* (Fig. 1). Las medidas se tomaron con una cinta métrica y un calibrador vernier digital (0.05 mm). Todas las mediciones fueron tomadas por la misma persona, además éstas se hicieron dos veces y se promediaron para aumentar la precisión de la medición (Hoyos et al., 2003). También se revisaron los caracteres morfológicos que son considerados importantes en la diagnosis de las especies de *Rhadinaea* (Figs. 1 y 2; Myers 1974, Nieto-Montes de Oca y Mendelson III 1997, Myers 2011).

8.2.1 Caracteres morfométricos

1. Ancho de la cabeza (a la altura de la última escama supralabial).
2. Longitud de la cabeza (desde la punta del hocico hasta la última escama supralabial).
3. Longitud de la escama loreal.
4. Ancho de la escama rostral.
5. Longitud de la escama parietal.
6. Longitud de la escama internasal.
7. Longitud de la escama frontal.
8. Longitud de la escama prefrontal.
9. Longitud de la escama supraocular.
10. Diámetro ocular.

8.2.2 Caracteres merísticos

1. Proporción longitud de la cola/longitud del cuerpo.
2. Número de escamas ventrales.
3. Número de escamas subcaudales.
4. Número de escamas supralabiales.
5. Número de escamas infralabiales.
6. Número de escamas subpreoculares.

8.2.3 Caracteres cualitativos

1. Estado del collar: 1) ausente, 2) vestigial, 3) incompleto, 4) completo, 5) en forma de cuñas.
2. Escamas de la línea vertebral: 1) solo bordes oscuros, 2) solo el centro oscuro, 3) solo ápices oscuros.
3. Posición de la línea lateral a medio cuerpo: 1) cuarta fila, 2) quinta fila.
4. Grosor de la línea lateral a medio cuerpo: 1) $\leq 1/2$ escama, 2) $> 1/2$ escama < 1 escama, =1 escama, 3) > 1 escama.
5. Vermiculaciones en la cabeza (manchas en forma de gusano): 1) presentes, 2) ausentes.

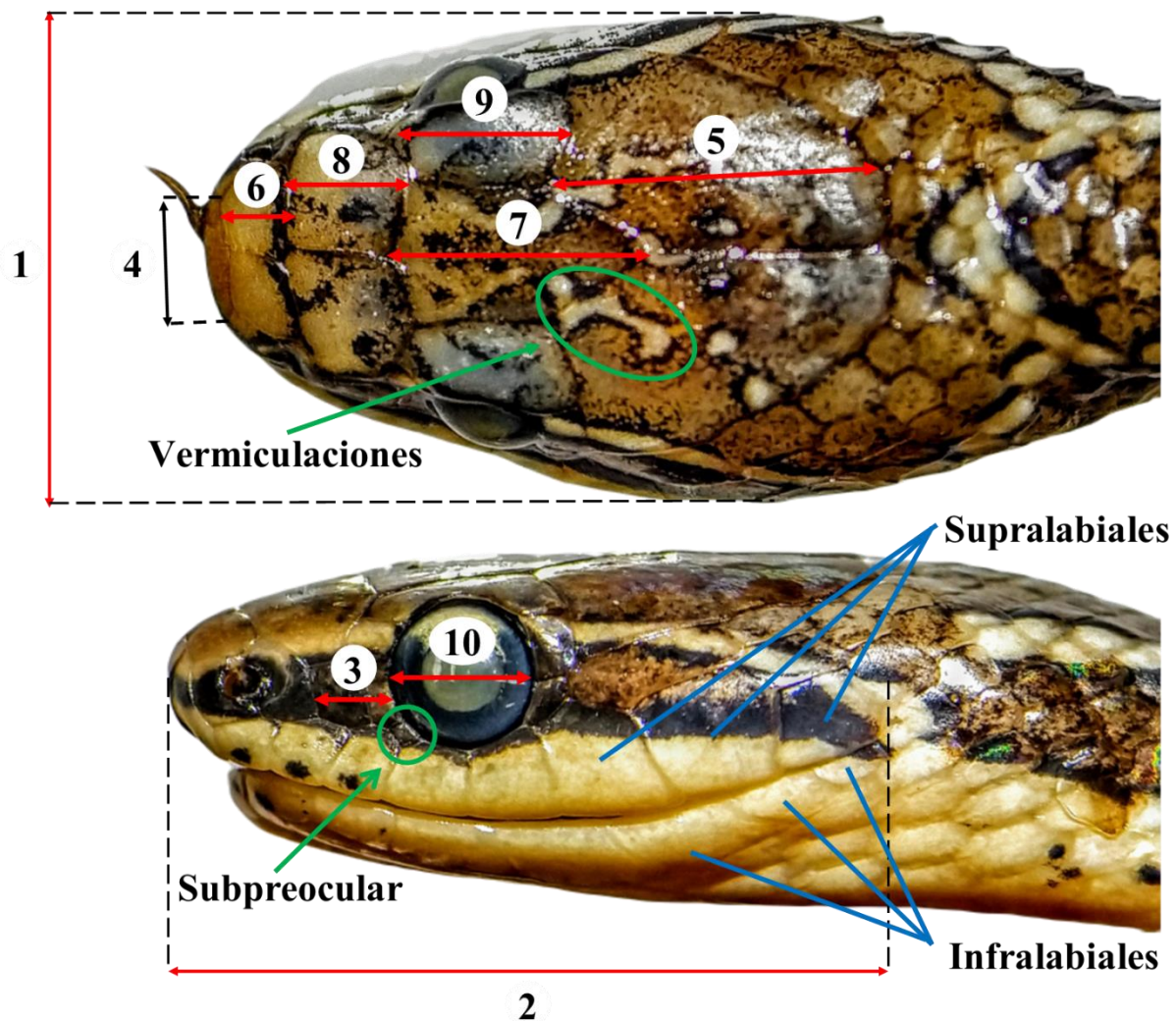


Figura 1. Principales caracteres morfológicos de la cabeza en el género *Rhadinaea*. Las flechas rojas ejemplifican como se toman las medidas de los caracteres enumerados en el texto. **Arriba**, vista dorsal. **Abajo**, Vista lateral.

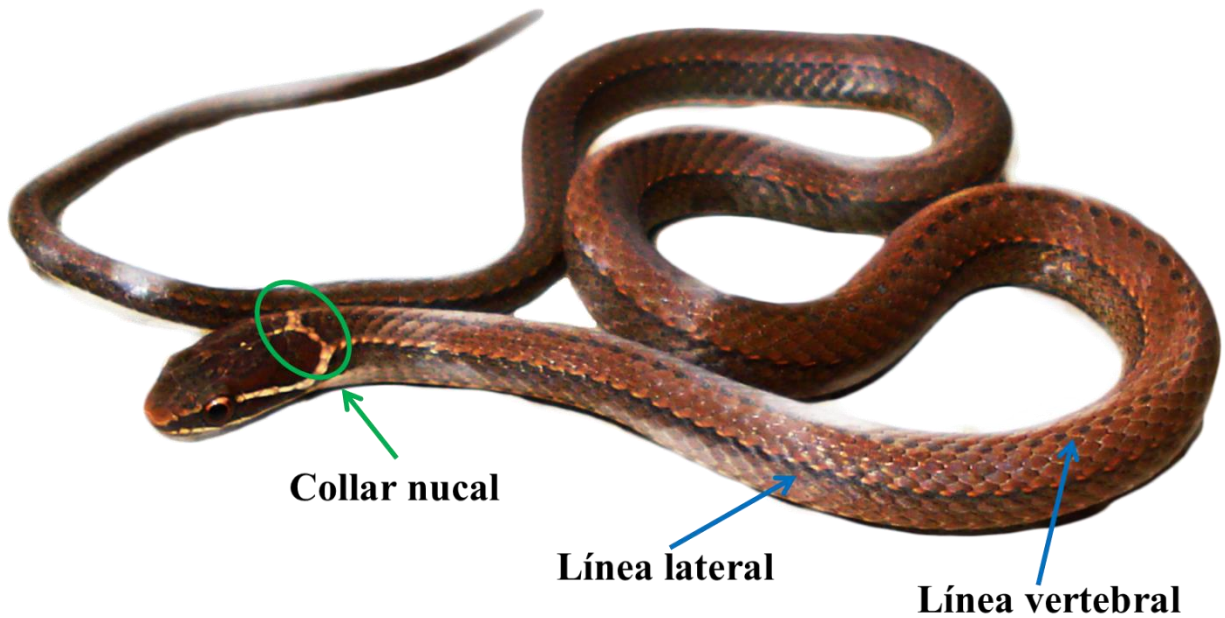


Figura 2. Principales patrones de coloración en el en el cuerpo en el género *Rhadinaea*.

8.3 Análisis de Componentes Principales

Para evaluar si existen diferencias morfométricas significativas entre especies se realizó un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) a partir de una matriz de varianza-covarianza con los datos en el software STATGRAPHICS Centurion XVI Versión 16.2.04 (StatPoint technologies, 2013). Los datos fueron estandarizados transformándolos a logaritmo natural para disminuir la influencia que pudieran causar las diferencias dimensionales que existen entre los caracteres usados (Hoyos et al., 2003; Rivera-González, 2009).

8.4 Muestreo genético

Para inferir las relaciones filogenéticas entre *R. marcellae*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. cuneata*, se amplificaron dos genes mitocondriales: Cytochrome b (cyt-b) y NADH-ubiquinone oxidoreductase chain 4 (ND4) y dos genes nucleares: Oocyte maturation factor mos (c-mos) y Dynein axonemal, heavy chain 3 (DNAH3) de 33 ejemplares: 12 de *R. forbesi*, 15 de *R. marcellae*, tres de *R. macdougalli* y tres de *R. cuneata* (Fig. 3, Cuadro 1). Estos genes fueron seleccionados debido a que han sido utilizados previamente en algunos estudios filogenéticos de la familia Dipsadidae (Lawson et al. 2005, Pyron et al. 2011, 2013, Myers et al. 2017).

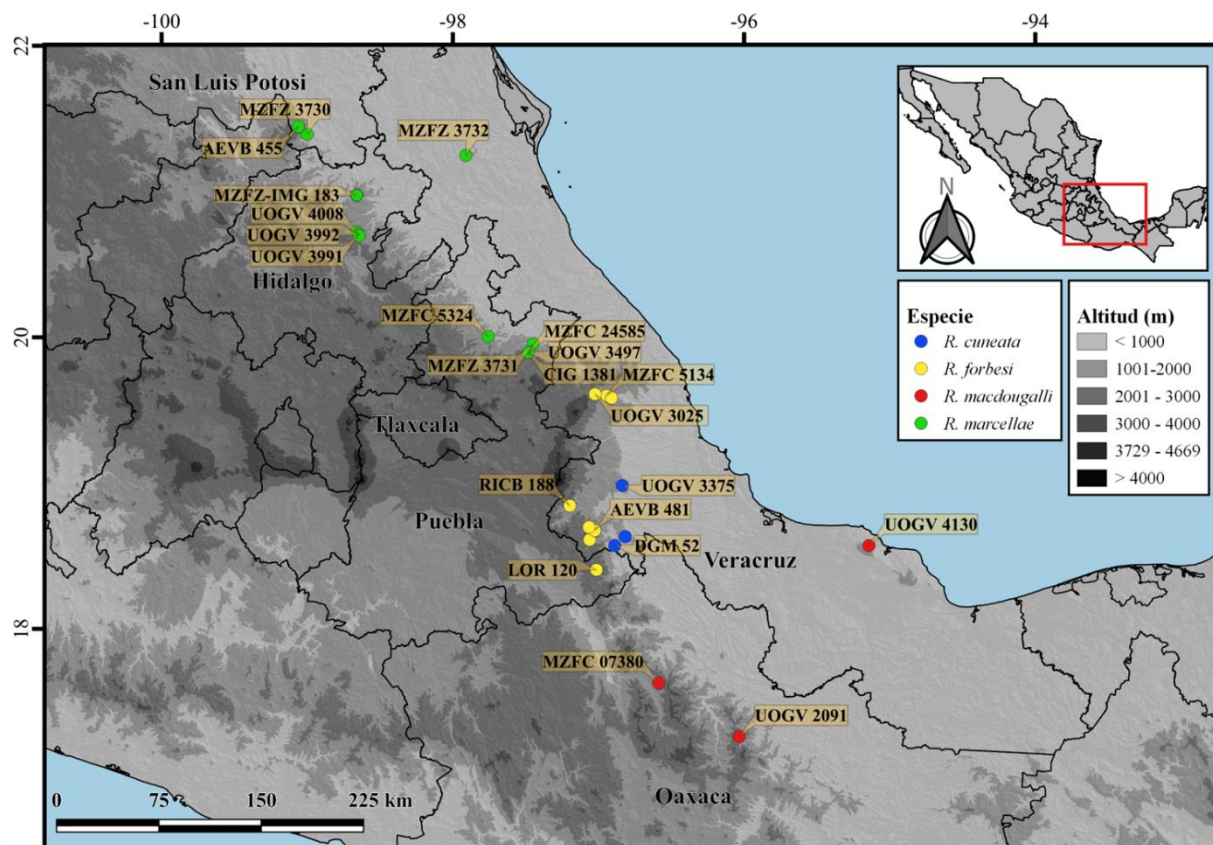


Figura 3. Distribución geográfica de las muestras de tejido utilizados para los análisis filogenéticos y de delimitación de especies.

Cuadro 1. Localidades de los ejemplares utilizados para los análisis filogenéticos y delimitación de especies.

Etiqueta	Especie	Localidad	Estado
DGM 52	<i>R. cuneata</i>	Aticpac, Zongolica	Veracruz
UOGV 3375	<i>R. cuneata</i>	La Aurora, Atoyac	Veracruz
UOGV 3885	<i>R. cuneata</i>	Finca "La Gloria" Villa Nueva, Tezonapa	Veracruz
AEVB 481	<i>R. forbesi</i>	Finca Santa Martha, Los reyes	Veracruz
JCSG 127	<i>R. forbesi</i>	Cumbre de Reyes, Los Reyes	Veracruz
JCSG 197	<i>R. forbesi</i>	Xalapa, Veracruz	Veracruz
JCSG 326	<i>R. forbesi</i>	Palo Verde, Nogales	Veracruz
LOR 111	<i>R. forbesi</i>	Finca Santa Martha, Los reyes	Veracruz
LOR 120	<i>R. forbesi</i>	Finca Santa Martha, Los reyes	Veracruz
MZFC 5134	<i>R. forbesi</i>	8Km NE Xalapa, Banderillo Rancho "El Alamo"	Veracruz
RICB 188	<i>R. forbesi</i>	Palo Verde, Nogales	Veracruz
UOGV 3025	<i>R. forbesi</i>	La joya	Veracruz
UOGV 3058	<i>R. forbesi</i>	Finca Santa Martha, Los reyes	Veracruz
UOGV 3068	<i>R. forbesi</i>	Finca Santa Martha, Los reyes	Veracruz

Etiqueta	Especie	Localidad	Estado
UOGV 3939	<i>R. forbesi</i>	Coyomitla, Tequila	Veracruz
MZFC 7380	<i>R. macdougalli</i>	Sierra Juárez, 19.7 mi S San Mateo Yetla	Oaxaca
UOGV 2091	<i>R. macdougalli</i>	Totontepec	Oaxaca
UOGV 4130	<i>R. macdougalli</i>	Ejido Miguel Hidalgo y Costilla, San Andrés Tuxtla	Veracruz
AEVB 453	<i>R. marcellae</i>	La Silleta	San Luis Potosí
AEVB 455	<i>R. marcellae</i>	La Silleta	San Luis Potosí
CIG 1381	<i>R. marcellae</i>	cerca de Hueyapan	Puebla
MZFC 24585	<i>R. marcellae</i>	Xocayucan, Tlatlauquitepec	Puebla
MZFC 5324	<i>R. marcellae</i>	25Km NE Zacatlán, carretera Zaragoza-Huachinango	Puebla
MZFZ 3730	<i>R. marcellae</i>	Finca Santa Mónica, Xilitla	San Luis Potosí
MZFZ 3731	<i>R. marcellae</i>	Hueyapan	Puebla
MZFZ 3732	<i>R. marcellae</i>	Ejido San Nicolasillo, Chontla	Veracruz
MZFZ-IMG 183	<i>R. marcellae</i>	Tlanchinol	Hidalgo
UOGV 3497	<i>R. marcellae</i>	Ejido Oxpantla, Hueyatlapa, Tianguistengo	Hidalgo
UOGV 3991	<i>R. marcellae</i>	Ejido Oxpantla, Hueyatlapa, Tianguistengo	Hidalgo
UOGV 3992	<i>R. marcellae</i>	Ejido Oxpantla, Hueyatlapa, Tianguistengo	Hidalgo
UOGV 4000	<i>R. marcellae</i>	Santa Mónica, Tianguistengo	Hidalgo
UOGV 4008	<i>R. marcellae</i>	Ejido Oxpantla, Hueyatlapa, Tianguistengo	Hidalgo
UOGV 4575	<i>R. marcellae</i>	Ejido Oxpantla, Hueyatlapa, Tianguistengo	Hidalgo

Para investigar las relaciones filogenéticas con respecto a otras especies del grupo *decorata* se utilizó una muestra de cada una de las 12 especies restantes del grupo, además se incluyeron a los análisis muestras de especies correspondientes a los grupos *flavilata* (*R. laureata* Günther 1868, *R. flavilata* Cope 1871) y *taeniata* (*R. fulvivittis*, *R. taeniata* Peters 1863). Para enraizar el árbol filogenético se utilizó una secuencia del género *Coniophanes* (*C. imperialis* Baird y Girard 1859), considerado el grupo hermano de *Rhadinaea* (Lawson et al. 2005, Pyron et al. 2011, García-Sotelo et al. 2021).

8.4.1 Obtención de las secuencias de DNA

Se llevó a cabo la extracción de DNA a partir de tejido hepático o muscular mediante la técnica de acetato de amonio (Fetzner, 1999) para las muestras de tejido colectadas durante el estudio, mientras que, para las muestras de cinco años o más de antigüedad se utilizó un kit de extracción de DNA (Quiagen DNeasy Blood & Tissue Kit, Quiagen, Valencia CA).

Se amplificaron los loci de interés mediante la técnica de PCR (Polymerase Chain Reaction) utilizando los primers y protocolos sugeridos por Burbrink et al. (2000) para *cytb*, Lawson et al.

(2005) para c-mos, Arévalo et al. (1994) para ND4 y Reyes-Velasco y Mulcahy (2010) para DNAH3. La verificación de la calidad de los productos amplificados se realizó por medio de la técnica de electroforesis en gel de agarosa, tomando como criterio el tamaño en pares de bases, los productos de la amplificación se purificaron por medio de la técnica de Polyethylene Glycol (PEG), para conservar solo los fragmentos de interés (Lis 1980). Los productos purificados se enviaron a la empresa MacroGen Sequencing Service, Corea, para su secuenciación mediante procesos automatizados con equipos secuenciadores AppliedBiosystems 3730XL de alto rendimiento.

Los fragmentos de las secuencias se editaron y ensamblaron en el programa Sequencher 4.1 (Gene Code Corp, Ann Arbor, USA), mientras que el alineamiento de las secuencias se realizó con la aplicación Muscle (Robert 2004) implementada en MEGA 7.0 (Kumar et al. 2016), posteriormente se ajustó el alineamiento a “ojo” en los sitios donde el algoritmo de alineamiento no reconoció las homologías. Se construyeron dos matrices, una que corresponde al mtDNA con una longitud de 1884 pb y la segunda que corresponde a una matriz concatenada a partir de los loci mitocondriales y nucleares con una longitud de 2919 pb, ambas matrices conformadas por 41 terminales (28 de las especies de interés y 13 del grupo externo).

8.5 Análisis filogenéticos

Para elegir los esquemas de partición, así como los modelos de sustitución nucleotídica que mejor se ajustaban a los datos, se utilizó el programa PartitionFinder (Lanfear et al. 2012) mediante el algoritmo de búsqueda “greedy” (Smart et al. 2017).

Se utilizaron dos tipos de análisis filogenético: de Máxima Verosimilitud (MV) e Inferencia Bayesiana (IB). El análisis de MV se llevó a cabo con el software RAxML HPC 7.4.2 (Stamatakis 2006) en la interfaz raxmlGUI 1.3 (Silvestro y Michalak 2012). Para ello se realizó una búsqueda heurística con el modelo general de tiempo reversible GTR+GAMMA. Para evaluar el soporte de los nodos se implementó un Bootstrap no paramétrico con 1000 pseudoreplicas (Orrico et al. 2017).

El análisis basado en IB se realizó en el programa MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al. 2012) utilizando las particiones y modelos sugeridos por PartitionFinder. Para ello se corrieron dos cadenas paralelas de Markov (MCMC) de 5×10^7 generaciones cada una, muestreando cada 5000

generaciones. El 25% de generaciones iniciales se eliminó como burn-in (Ruane et al. 2014, Smart et al. 2017). La convergencia de las cadenas de Markov se corroboró con el programa TRACER 1.5 (Rambaut y Drummond, 2007) y se construyó el árbol de consenso estricto.

Los resultados de ambos análisis se visualizaron en el software FigTree v1.4.2 (Rambaut, 2012) y con respecto a el soporte de los nodos, se consideraron como bien soportados aquellos con valores de Bootstrap por encima de 70% para Máxima Verosimilitud (Hillis y Bull, 1993, Taylor y Piel, 2004) y con probabilidades posteriores superiores a 0.95 PP para Inferencia Bayesiana (Orrico et al. 2017).

8.6 Distancias genéticas

Se utilizó el software MEGA (Molecular Evolutionary Genetics Analysis) versión 7.0 (Kumar et al. 2016) para estimar las distancias genéticas. Se utilizaron los clados que se obtuvieron en los análisis, la distancia genética corregida fue calculada usando el modelo de Kimura 2 parámetros. Se realizó una prueba de bootstrap con 1000 replicaciones para evaluar la robustez del análisis.

8.7 Delimitación de especies

Para generar las hipótesis de delimitación de especies se utilizaron dos métodos coalescentes, utilizando los genes mitocondriales concatenados (cytb y ND4). Para ello se identificaron los haplotipos repetidos, de los cuales solo se conservó una copia. Después se construyó un alineamiento con todas las secuencias restantes de *R. marcellae*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. cuneata*. Se recomienda incluir al menos a cinco especies estrechamente relacionadas con el grupo de interés (Talavera et al. 2013, Pavón-Vázquez et al. 2018), por lo que, de acuerdo con el cladograma obtenido en el análisis filogenético, se añadieron secuencias de *R. laureata*, *R. flavilata*, *R. montana*, *R. quinquelineata* y *R. gaigeae*.

El primer método fue General Mixed Yule Coalescent (GMYC: Pons et al. 2006), el cual identifica cambios significativos en las tasas de ramificación correspondiente a los procesos inter e intraespecíficos en el tiempo para identificar los puntos de transición, distinguiendo entre eventos de diversificación y eventos de coalescencia, por lo que depende completamente de la calidad del análisis ultramétrico empleado (Pons et al. 2006, Ceccarelli et al. 2012). Además, se utilizó Poisson Tree Processes (PTP: Zhang et al. 2013) un método que considera el número de sustituciones entre

cada ramificación y/o eventos de especiación en lugar del tiempo y solo utiliza un árbol filogenético enraizado como entrada.

Para correr GMYC primero se construyó un árbol ultramétrico en BEAST v2.6.7 (Bouckaert et al. 2019). Se utilizaron las mismas particiones que en los análisis filogenéticos, mientras que los modelos utilizados fueron calculados mediante bModelTest (Bouckaert y Drummond 2017). Se corrieron dos análisis por separado de 3×10^7 generaciones cada uno, muestreando cada 1,000 generaciones y desechando el 10% de los árboles iniciales como burn-in. Se utilizaron como parámetros: un modelo de ramificación “constant-size coalescent” y un modelo de reloj “strict clock” ya que el modelo coalescente es ideal para trabajar con especies de reciente divergencia (Drummond et al. 2006). Además, los análisis que usan un reloj estricto y un modelo de coalescencia constante suelen trabajar bien en GMYC (Monaghan et al. 2009, Talavera et al. 2013, Pavón-Vázquez et al. 2018). Para calibrar la tasa de mutación de cytb y ND4, se usó la estimada por Daza (2009) para colúbridos neotropicales, de 1.34% sustituciones/sitio/millones de años.

Los archivos de árboles generados por BEAST fueron combinados en LogCombiner v2.6.7 (Bouckaert et al. 2019). Después se usó el software TRACER 1.5 (Rambaut y Drummond 2007) para comprobar la convergencia de las cadenas y, por último, se construyó un árbol de máxima credibilidad en TreeAnnotator V1.10.4 (Suchard et al. 2018). El árbol resultante se utilizó como archivo de entrada para GMYC, para el cual se eligió un modelo “single threshold” debido a que el modelo “multiple threshold” tiende a sobreestimar el número de especies cuando el número de muestras no es tan grande; esto se debe a que, al considerar más de un umbral en las tasas de ramificación, GMYC puede estimar más eventos de especiación de los que probablemente existieron (Esselstyn et al. 2012, Schwarzfeld y Sperling 2015, Jesús-Bonilla et al. 2017). El análisis fue ejecutado con el uso del paquete “SPLITS” (Ezard et al. 2009: <http://rforge.rproject.org/projects/splits>) implementado en el software estadístico “R” (Development Core Team, 2010).

Para correr PTP se construyó un árbol de Máxima Verosimilitud en RAxML con 1000 pseudorréplicas de bootstrap para utilizarlo como archivo de entrada. Se corrió un análisis de 1×10^5 generaciones con los siguientes parámetros: Thinning 100, burn-in 0.1 y Seed 123, mediante el servidor web (Zhang et al. 2013: <http://species.h-its.org/ptp/>).

Se debe tener en cuenta que los límites estimados por estos métodos son sólo inferencias y a pesar de que los métodos brindan una aproximación útil, no pueden resolver por sí solos los límites de especies, ya que para tener una hipótesis de delimitación robusta se requiere incluir información de múltiples evidencias, que pueden ser morfológicas, ecológicas, etológicas o geográficas (Baker et al. 1998, Lee et al. 2007, Ence y Carstens 2011, Grechko 2013).

8.7.1 Criterios para delimitar especies

En este trabajo se considerará a una especie como un linaje de metapoblaciones que evoluciona independientemente, de acuerdo con el concepto unificado de especie propuesto por De Queiroz (2007). La elección de este concepto obedece a que nos proporciona una manera objetiva de delimitar especies ya que sólo considera la evolución independiente entre linajes, de tal manera que, un linaje que sea reconocido como especie no debe cumplir necesariamente con los requisitos de otros conceptos como son: el reconocer grupos monofiléticos, el aislamiento reproductivo, presentar caracteres morfológicos únicos, entre otros. Cualquiera de las propiedades descritas anteriormente es evidencia de que el linaje está en alguna etapa del proceso de adquirir independencia evolutiva (De Queiroz 2007, Knowles y Carstens 2007). Lo anterior se complementa con el esquema de taxonomía integradora por acumulación, donde no es necesaria la congruencia entre las líneas de evidencia empleadas. Sin embargo, cada fuente de información que concuerde con cierta hipótesis de delimitación le dará más peso y confiabilidad a dicha hipótesis (Lee et al. 2007, Padial et al. 2010).

De acuerdo con lo anterior, los criterios utilizados para considerar a una especie como válida fueron los siguientes:

- 1) Ser monofilética o en su defecto parafilética, siempre y cuando exista concordancia geográfica.
- 2) Que esté soportada por al menos uno de los métodos de delimitación de especie.
- 3) Que presente una característica o conjunto de caracteres que permitan distinguirlo morfológicamente de las demás especies.

9. RESULTADOS

9.1 Registros totales

Se recopiló un total de 124 registros de *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae* (Anexo 1). 56 corresponden a ejemplares reportados en la literatura, mientras que 68 pertenecen a registros no publicados, de estos, 31 son ejemplares colectados en campo (29 con tejido disponible), siete son ejemplares de colecciones científicas (tres con tejido disponible), 29 son registros encontrados en bases de datos (cuatro con fotografía) y por último, un tejido de *R. marcellae* (identificado por fotografía y por los análisis filogenéticos), obtenido cerca de Hueyapan, Puebla, estos registros se distribuyen geográficamente en los estados de San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla, Oaxaca y Veracruz (Fig. 4).

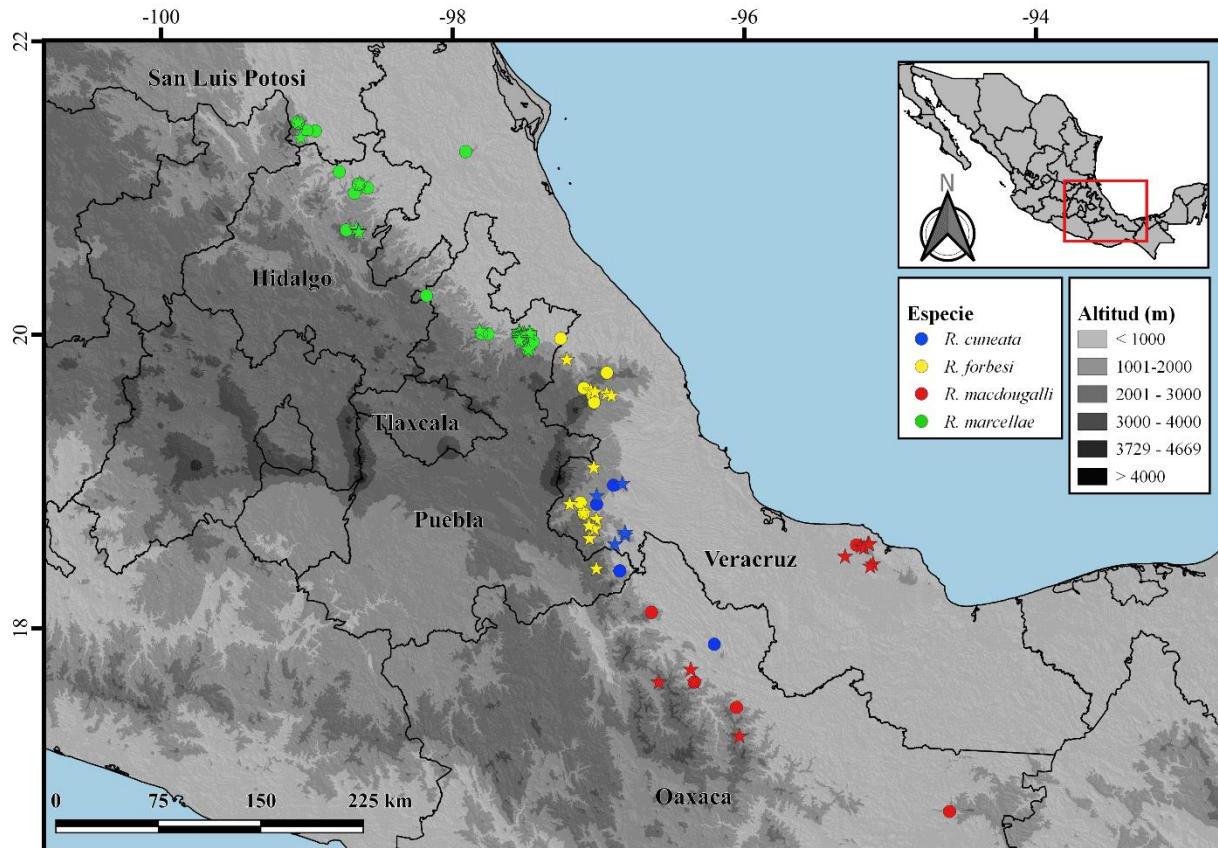


Figura 4. Distribución geográfica de todos los registros recopilados por especie. Las estrellas representan registros nuevos de cada especie.

Entre los registros más relevantes para el presente estudio, se encuentran seis ejemplares de *R. marcellae* colectados en Tianguistengo, Hidalgo (UOGV 3497, 3991, 3992, 4000, 4008, 4575),

que aumentan la zona de distribución sur de la especie, en el estado de Hidalgo, también se registró un ejemplar cerca de Hueyapan, Puebla (CIG 1381), del cual solo se tiene el tejido y una foto. Además, se colectaron 12 ejemplares nuevos de *R. forbesi* del estado de Veracruz, provenientes de los municipios: Los Reyes, Nogales, Tequila, San Andrés Tenejapan y Zongolica (AEVB 481, JCSG 86, 127, 197, 326, LOR 111, 120, RICB 188, UOGV 3026, 3939, 4093, 4104, 4109), además de dos ejemplares (UOGV 4156, 4261) y una muda (JCSG 197) colectados en los alrededores de Xalapa. Por otro lado, fueron capturados tres ejemplares nuevos de *R. cuneata*: el primero proviene de La Aurora, municipio de Atoyac (UOGV 3375) y dos ejemplares más en el municipio de Tezonapa (UOGV 3887, 4267), todos en el estado de Veracruz. Por último, se colectó un ejemplar de *R. macdougalli* en San Andrés Tuxtla, Veracruz (UOGV 4130), el cual representa la única muestra de tejido disponible en la zona, finalmente se obtuvo una muestra de tejido de un ejemplar proveniente de Totontepec, Oaxaca (UOGV 2091).

9.2 Revisión Morfológica

Considerando los ejemplares colectados en campo y resguardados en colecciones científicas, se revisó la morfología de 18 ejemplares de *R. marcellae*, 18 de *R. forbesi*, ocho *R. cuneata* y ocho de *R. macdougalli*; de acuerdo con la taxonomía actual. Se obtuvieron datos de caracteres morfométricos (Anexo 2), merísticos (Anexo3) y cualitativos (Anexo 4), además, se consideraron datos de morfología de ejemplares reportados en la literatura.

En cuanto a la proporción LC/LHC, el rango de variación que existe muestra que no existe diferencia significativa entre las especies revisadas. La única especie que difiere un poco es *R. forbesi* (35.6% - 48.4%), sin embargo esta diferencia es mínima y no es posible utilizarla para diferenciar a *R. forbesi* del resto de las especies del grupo.

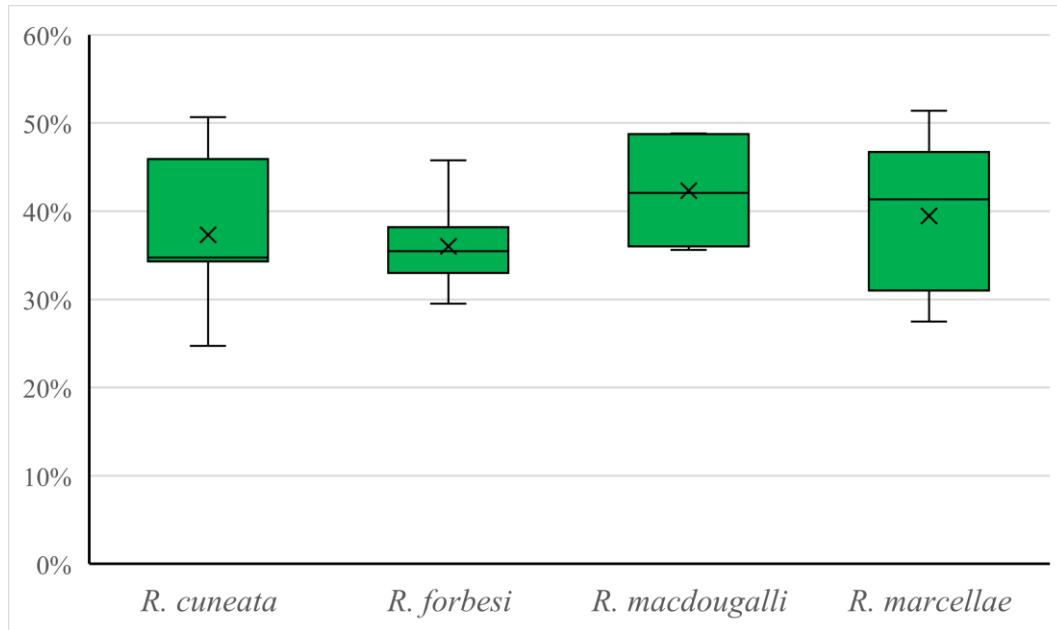


Figura 8. Diagramas de caja y bigote por especie, de la Proporción LC/ LHC. Las X representan la media de los datos. Los puntos representan los valores atípicos.

En cuanto al conteo de las escamas ventrales y subcaudales (Fig. 8) se observa que, salvo algunos valores atípicos, las distribuciones de las escamas ventrales *R. cuneata* (153-158), *R. forbesi* (130-153) y *R. macdougalli* (119-130) no se empalman entre sí, mientras que la distribución de *R. marcellae* (125-145) se empalma con las de *R. forbesi* y *R. macdougalli*, sin embargo, si se toma en cuenta solo la zona Inter cuartil (50% de los datos) estas distribuciones no se empalman.

En la distribución de los datos de las escamas subcaudales, se observa que *R. cuneata* es la especie que tiene un mayor número de escamas, con un intervalo de variación de 47 a 115 (Fig. 8) y, aunque el límite inferior es de 47 escamas, el 75% superior de los datos (79-115) no se empalma con el número de escamas de las demás especies. Por otra parte, el 75% superior de los datos de *R. marcellae* que va de 66 a las 79 escamas, no se empalma con el 75% inferior de *R. forbesi* (57-67) ni de *R. macdougalli* (56-69), sin embargo, estas dos especies son las que más parecido tienen en cuanto al número de escamas ventrales ya que sus intervalos de variación van de las 57 a las 77 escamas, con una media de 63 para *R. forbesi* mientras que, para *R. macdougalli* va de las 56 a las 74 escamas con una media de 65.

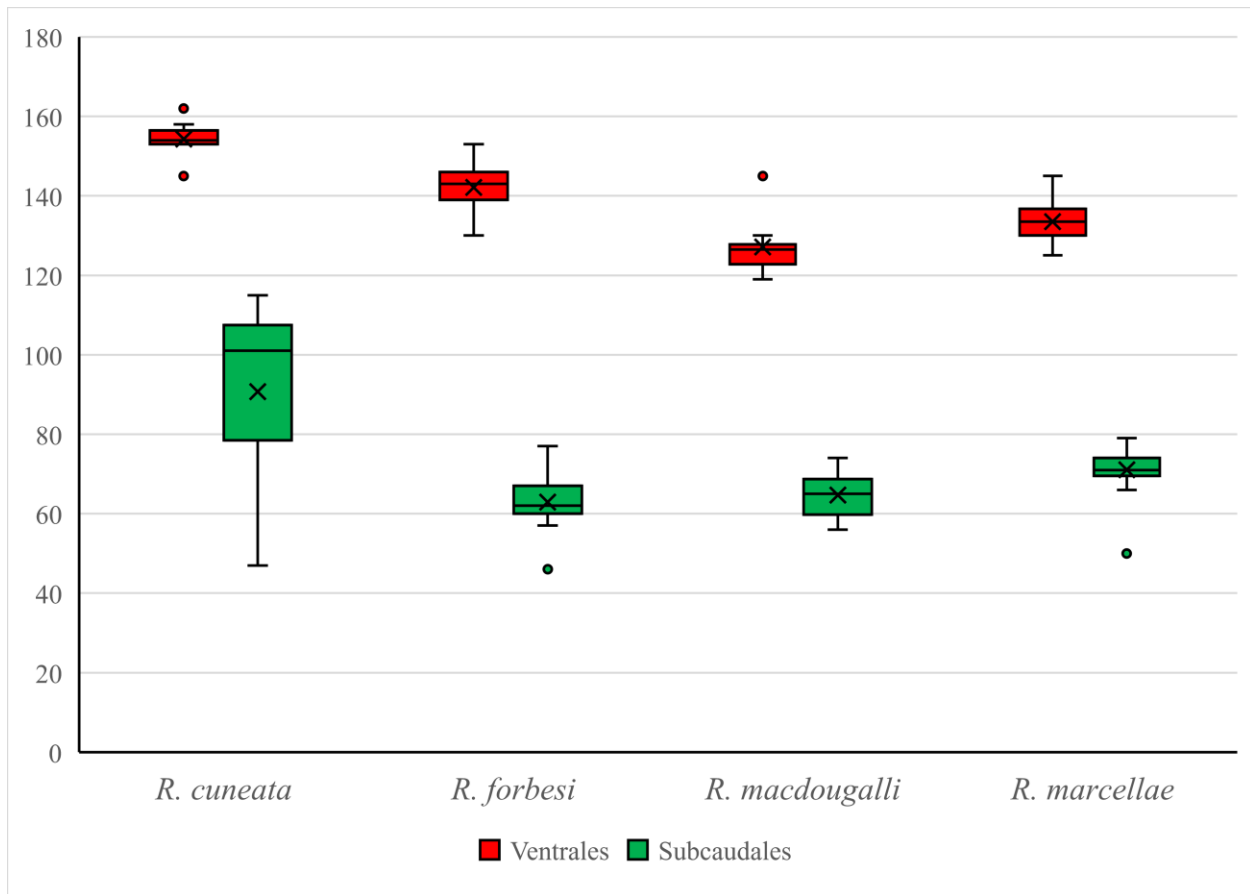


Figura 8. Diagramas de caja y bigote por especie, del número de escamas ventrales y subcaudales. Las X representan la media de los datos. Los puntos representan los valores atípicos.

Al comparar la distribución de los caracteres cualitativos entre especies (Fig. 9), se puede observar que *R. cuneata* es la especie con menor variación en sus estados de carácter. Por otra parte, la línea lateral es el carácter con más variación general, con excepción de *R. forbesi*, que exhibe líneas delgadas de menos de media escama de ancho, hasta líneas de más de una escama de grosor. En cuanto al estado del collar, *R. forbesi* y *R. marcellae* cuentan con dos estados de carácter; ausente, vestigial e incompleto; pero *R. marcellae* es la única que tiene un collar completo. En cuanto a la línea vertebral, todos los ejemplares de *R. cuneata* tienen esta línea formada por una mancha en el ápice de cada escama, en el caso de *R. marcellae* los centros de cada escama son claros, por su parte *R. forbesi* puede presentar los centros de cada escama claros o los bordes de cada escama claros, mientras que *R. macdougalli* es la única especie que exhibe los tres tipos de línea vertebral. Todas las especies tienen la línea lateral principalmente sobre la cuarta línea de escamas dorsales,

con la excepción de seis ejemplares con esta línea en la quinta fila; uno de *R. forbesi*, uno de *R. macdougalli* y cuatro de *R. marcellae*. Por último, *R. forbesi* y *R. marcellae* son las únicas especies que tienen vermiculaciones en la parte dorsal de la cabeza.

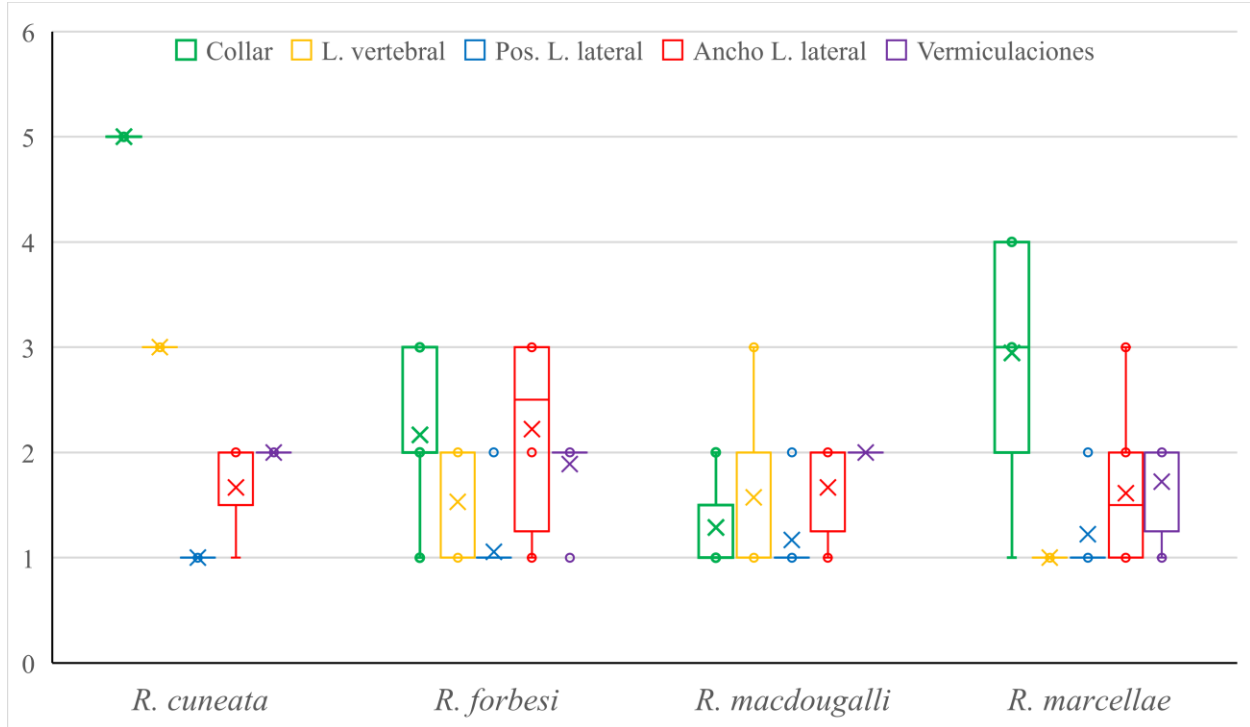


Figura 9. Diagramas de caja y bigote de cinco caracteres cualitativos por especie. Los caracteres están codificados por estado de carácter. Las X representan la media de los datos. Los puntos representan los valores atípicos.

El patrón de las líneas y manchas de la cabeza exhibe diferencias intraespecíficas considerables en *R. marcellae* y *R. forbesi*, mientras que en *R. macdougalli* y *R. cuneata* estos patrones son menos variables. Específicamente en el caso de *R. cuneata* se pudieron revisar tres ejemplares entre los que la marca distintiva de la especie, una línea postocular en forma de cuña, no presentaba una variación considerable, ya que en los tres ejemplares revisados (DGM 52; UOGV 3375, 3887) la mancha tocaba el borde de las parietales y se extendía por las temporales, para terminar en punta justo arriba de las supralabiales (Fig. 5). Esta especie cuenta con otra marca distintiva, dos manchas en la parte de la nuca, que en UOGV 3887 tienen una forma elipsoide (Fig. 10A), mientras que en DGM 52 y UOGV 3375 tienen una forma triangular muy parecida a la mancha postocular (Fig. 10-B). Además, en un ejemplar que no pudo ser revisado para este trabajo, pero del cual se tiene una fotografía (UOGV 4267), se observa que estas manchas en forma triangular se extienden para

juntarse con la línea color crema que se ubica encima de la línea oscura lateral, a lo largo del cuerpo sin llegar a formar un collar nuchal completo.

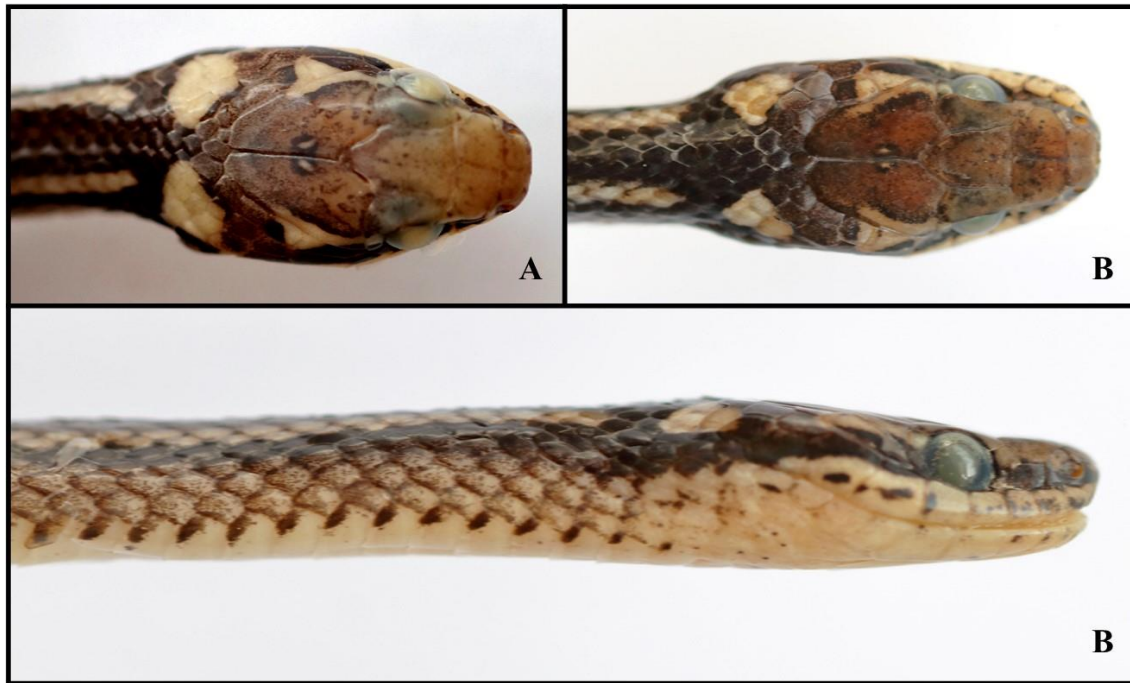


Figura 10. Vista dorsal y lateral del patrón de coloración en la cabeza de *R. cuneata*. **A.** UOGV 3375; Atoyac, Veracruz. **B.** UOGV 3887; Tezonapa, Veracruz.

Por su parte, *R. forbesi* muestra diferentes variantes en los patrones de coloración de la cabeza (Fig. 11), por ejemplo, en UOGV 3025 se observa una línea postocular inclinada, que se extiende desde el borde superior del ojo hasta por debajo de las escamas supralabiales, esta línea no toca a la línea lateral clara; este carece de collar o cualquier marca en la parte de la nuca (Fig. 11-A). Otro patrón se puede apreciar en AEVB 481, en el que la línea clara postocular es más ancha e irregular que en UOGV 3025 y forma una línea continua con la línea lateral clara. Además, en este ejemplar la línea postocular tiene una proyección hacia la parte dorsal de la cabeza, en el borde de las escamas parietales, la cual se une a un collar vestigial que comprende las escamas vertebrales formando una “Y” (Fig. 11-B). En cuanto al collar nuchal algunos de los ejemplares de *R. forbesi* presentan un collar vestigial, el cual solo comprende una línea clara sobre la hilera de escamas vertebrales, que varía en cuanto al largo, sin embargo, esta línea en algunos ejemplares presenta proyecciones laterales como en UOGV 3068, ejemplar que aparenta tener “medio collar” (Fig. 11-

C); mientras que en otros casos como en JCSG 127, el borde de las líneas laterales claras son los que se proyectan hacia el centro de la nuca para formar un collar incompleto (Fig.11-D).

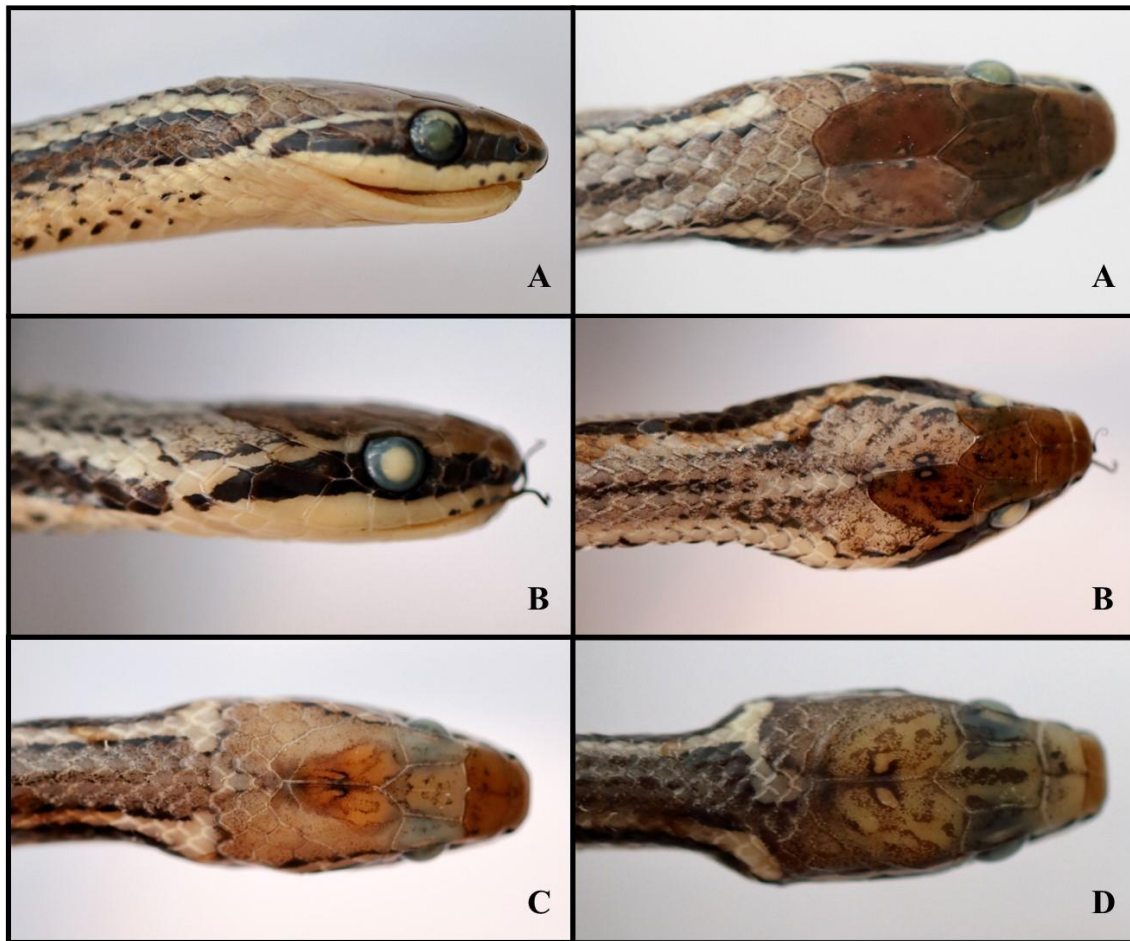


Figura 11. Vista dorsal y lateral de diferentes patrones de coloración en la cabeza de *R. forbesi*. **A.** UOGV 3025; Acajete, Veracruz. **B.** AEVB 481; Los Reyes, Veracruz. **C.** JCSG 127; Los Reyes, Veracruz. **D.** UOGV 3068; Tequila, Veracruz.

El patrón de la cabeza en *R. macdougalli*, tiene dos variantes: la primera se presenta en los dos ejemplares revisados provenientes de la Sierra de Juárez, Oaxaca (MZFC 7380, UOGV 2091), en la cual la línea postocular es inclinada y se extiende hasta el borde de las supralabiales, sin llegar a tocar la línea clara lateral; ambas líneas (postocular y lateral) tienen bordes encontrados que se proyectan hacia la zona ventral (Fig. 12-A). La segunda variante es observada en los ejemplares colectados en la zona de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz como en UOGV 4130; en estos ejemplares la línea postocular también es inclinada, sin tocar a la línea lateral clara, sin embargo,

estas líneas no se precipitan hacia la zona ventral como en los ejemplares de Oaxaca; además, en los ejemplares de Veracruz revisados, se observa una línea oscura que ocupa las cinco primeras supralabiales anteriores y la escama rostral (Fig. 12-B). Ninguno de los ejemplares de Oaxaca presenta este patrón en las escamas supralabiales.



Figura 12. Vista dorsal y lateral de diferentes patrones de coloración en la cabeza de *R. macdougalli*. **A.** MZFC 7380; San Mateo Yetla, Oaxaca. **B.** UOGV 4130; San Andrés Tuxtla, Veracruz.

La especie que tiene la mayor variación es *R. marcellae*, principalmente en el patrón del collar nuchal que presenta desde un collar completo y grueso hasta carecer de este (Fig. 13). En algunos ejemplares como MZFC 3730 y MZFC 31339 el collar une a las dos líneas claras laterales y a las líneas postoculares, tomando una forma de “M” (Fig. 13-A, C), por su parte el collar presente en MZFC 3732, aunque es completo difiere del patrón anterior al ocupar dos escamas de ancho y se ubica en el borde de las escamas parietales, y no en la zona de la nuca como en los demás ejemplares, además se extiende hasta fusionarse con la zona clara ventral de la cabeza (Fig. 13-B). En el caso de ejemplares como en MZFC 3731 el collar no es completo, ya que no logra formar una línea continua que una a las líneas laterales y postoculares (Fig. 13-D). Por último, existen ejemplares que solo cuentan con un collar vestigial, que comprende una línea clara que ocupa la hilera de escamas vertebrales sin proyectarse hacia las líneas laterales o bien, que carecen de cualquier coloración en esta zona, como es el caso de EBUAP 1593, en el que el collar está completamente ausente (Fig. 13-E).

El morfotipo “*R. cf. marcellae*” no obedece a algún patrón geográfico, sino una variación intraespecífica en el fenotipo de las poblaciones, y se puede observar cualquiera de las variantes del collar en la mayoría de las localidades conocidas. Por ejemplo, en individuos de *R. marcellae* colectados en la localidad conocida como “La silleta” en el municipio de Xilitla, San Luis Potosí, se han reportado los dos “morfotipos” diferentes (Sánchez-García et al. 2019), uno correspondiente al patrón típico de *R. marcellae* con el collar completo (Fig. 14-A), mientras que el segundo corresponde al morfotipo de *R. cf. marcellae* (Fig. 14-B); otro ejemplo es el de la localidad conocida como “Oxpantla” ubicada en Tianguistengo, Hidalgo, donde se han colectado cinco ejemplares, entre los cuales hay dos adultos y tres juveniles. El ejemplar UOGV 4575 presenta un collar completo (Fig. 14-C), mientras que UOGV 4000 solo cuenta con un collar vestigial (Fig. 14-D). Esta variación morfológica en una misma población, incluso entre ejemplares hermanos ya había sido reportada por Nieto-Montes de Oca y Mendelson III (1997). Por último, el sexo tampoco es un factor que condicione la presencia de un fenotipo u otro, debido a que se han colectado ejemplares hembra con el collar completo (AEVB 453) y machos (Canseco-Márquez et al. 2000); así como machos (AEVB 455, UOGV 4000) y hembras (EBUAP 1593; UAEH) que presentan un collar vestigial.

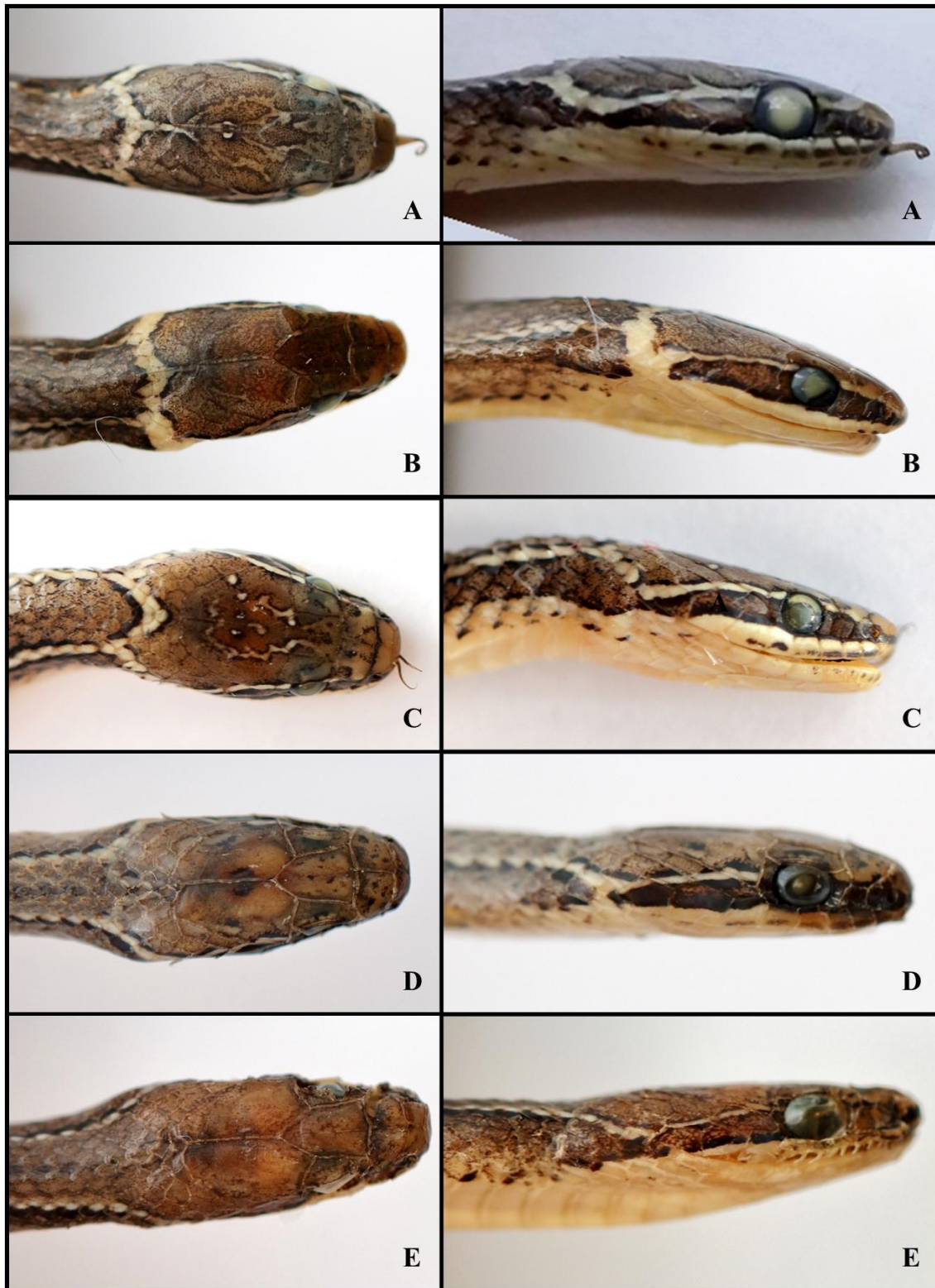


Figura 13. Vista dorsal y lateral de diferentes patrones de coloración en la cabeza de *R. marcellae* entre ejemplares de distintas localidades. **A.** MZfZ 3730; Xilitla, San Luis Potosí. **B.** MZfZ 3732; Chontla, Veracruz. **C.** MZfC 31339; Metztlán, Hidalgo. **D.** MZfC 3731; Hueyapan, Puebla. **E.** EBUAP 1593; Cuetzalan, Puebla.

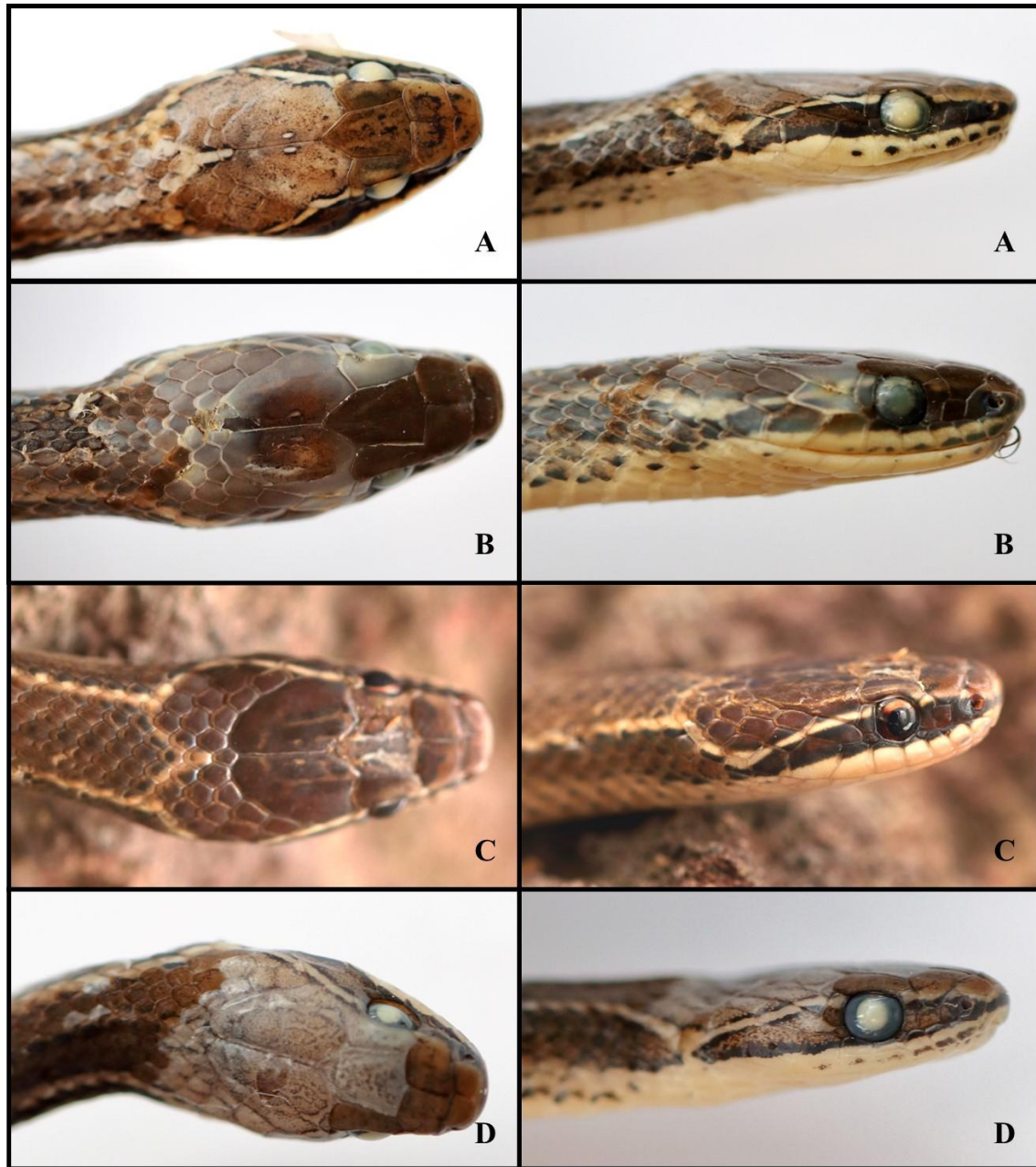


Figura 14. Vista dorsal y lateral de diferentes patrones de coloración en la cabeza de *R. marcellae* entre ejemplares de la misma localidad. **A.** AEVB 453; Xilitla, San Luis Potosí. **B.** AEVB 455; Xilitla, San Luis Potosí. **C.** UOGV 4575; Tianguistengo, Hidalgo. **D.** UOGV 4000; Tianguistengo, Hidalgo.

9.3 Análisis de Componentes Principales

El análisis de componentes principales arrojó ocho componentes, de los cuales los primeros dos explican en conjunto el 96.15% de la varianza original. La variable que más información aportó al componente 1 fue el ancho de la cabeza, mientras que para el componente 2 fue el largo de la cabeza (Cuadro 1). Al graficar estos componentes (Fig. 5) no se aprecia ninguna acumulación o formación de grupos dentro de la nube de puntos lo que nos sugiere que no existe una diferencia morfométrica significativa entre las especies.

Cuadro 2. Eigen valores y varianza explicada por cada componente.

PC	Eigen valor	% varianza
1	4.09399	76.142
2	1.0757	20.006
3	0.105667	1.9652
4	0.0603465	1.1223
5	0.0218658	0.40667
6	0.0105479	0.19617
7	0.00546431	0.10163
8	0.00322758	0.060028

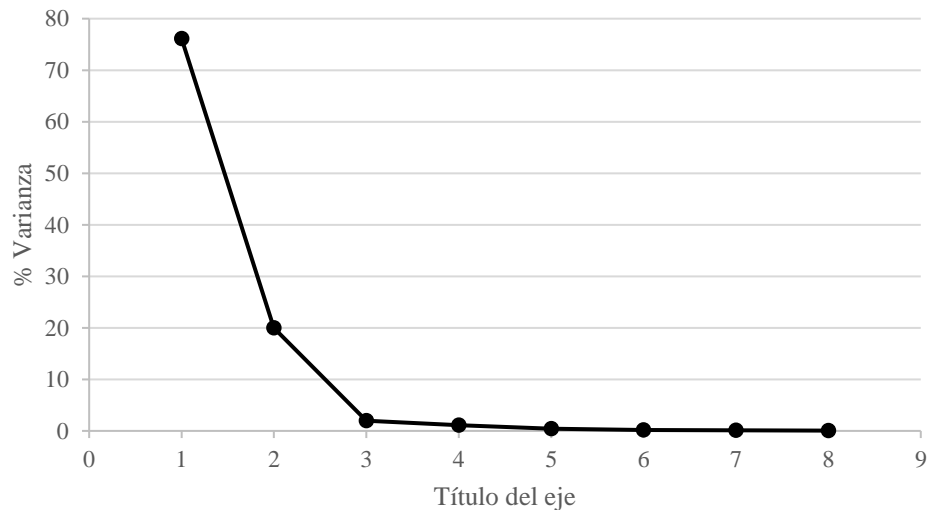


Figura 5. Grafica de los componentes principales y la varianza explicada por estos.

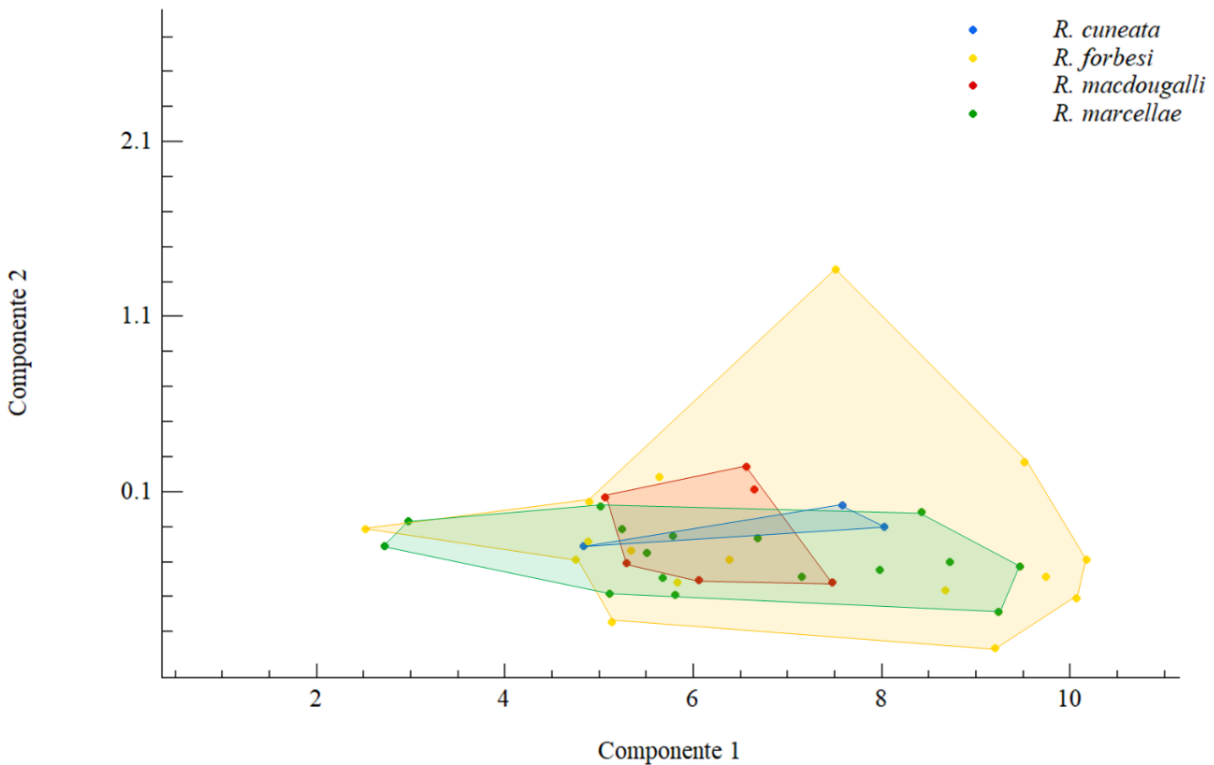


Figura 6. Grafica de los primeros dos componentes generados a partir de 10 caracteres morfométricos. Los polígonos representan la distribución de cada especie.

9.4 Análisis filogenético

Los árboles generados por máxima verosimilitud (Fig. 15) e inferencia bayesiana (Fig. 16) obtuvieron topologías casi idénticas, las cuales solo varían en cuanto a la ubicación de algunos ejemplares y el soporte de los nodos. Las secuencias de las especies del género *Rhadinaea* forman tres clados fuertemente soportados.

El clado A incluye a *R. decorata* como grupo hermano del grupo conformado por *R. bogertorum* que a su vez es grupo hermano del grupo conformado por *R. hesperia* + *R. fulvivittis* + *R. myersi* + *R. nuchalis* + *R. taeniata*, cuyas relaciones no están definidas en el árbol de consenso, ni soportadas por el análisis de máxima verosimilitud.

El clado B está formado por *R. laureata* como grupo hermano del grupo conformado por *R. flavilata* que es a su vez grupo hermano de *R. montana* y *R. quinquelineata* + *R. gaigaeae*; estas relaciones son fuertemente soportadas en ambos análisis.

El clado C lo conforman todas las muestras de *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae* y se divide a su vez en dos clados principales fuertemente soportados en ambos análisis: en el primer clado se encuentran las muestras de *R. macdougalli* de Oaxaca (MZFC 7380, UOGV 2091) como grupo hermano de Todas las muestras de *R. marcellae*, aunque este nodo no está soportado por ninguno de los dos análisis; el segundo clado se conforma por la muestra de *R. macdougalli* proveniente de Veracruz (UOGV 4130) como grupo hermano (nodo no soportado) del grupo formado por *R. cuneata* que a su vez es grupo hermano de *R. forbesi*, este último nodo se encuentra fuertemente soportado en ambos análisis.

Dentro del clado de *R. marcellae*, se observa que la muestra proveniente de Veracruz (MZFZ 3732) representa el grupo hermano de dos grupos, de los cuales uno se compone de las muestras de los estados de Hidalgo y San Luis Potosí, mientras que el segundo contiene a las muestras del estado de Puebla. Por otra parte, el clado de *R. forbesi* se divide en dos grupos principales: el primero incluye a las muestras provenientes de las localidades cercanas a Xalapa como grupo hermano de las muestras de Nogales, mientras que el segundo grupo se conforma de las muestras de Los Reyes y Tequila, en la Sierra de Zongolica. Todas las muestras de *R. forbesi* son del estado de Veracruz.

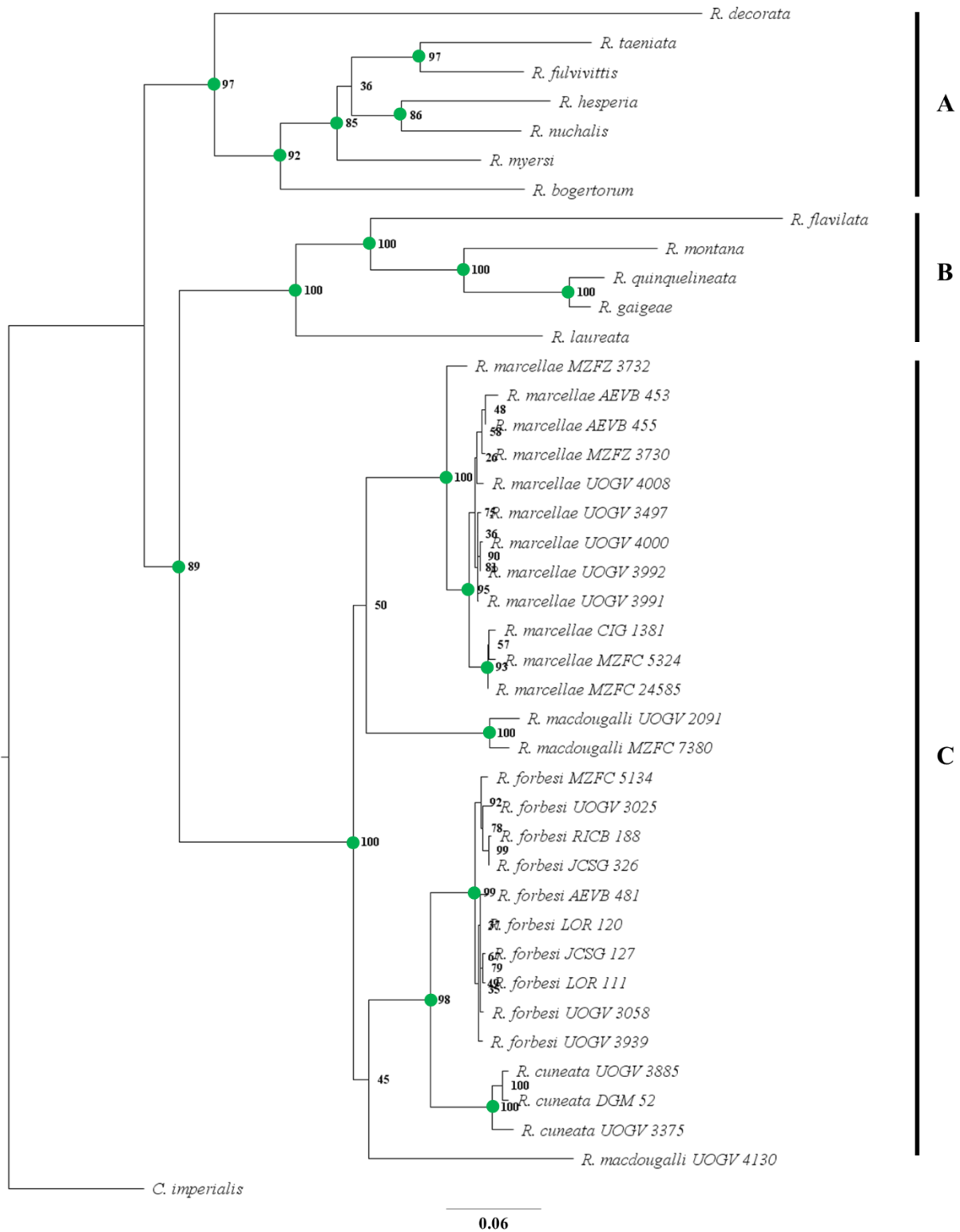


Figura 15. Árbol construido a partir de MV. Los valores en cada nodo indican el valor de soporte de Bootstrap. Los círculos verdes representan a los nodos considerados como soportados, con valores >70.

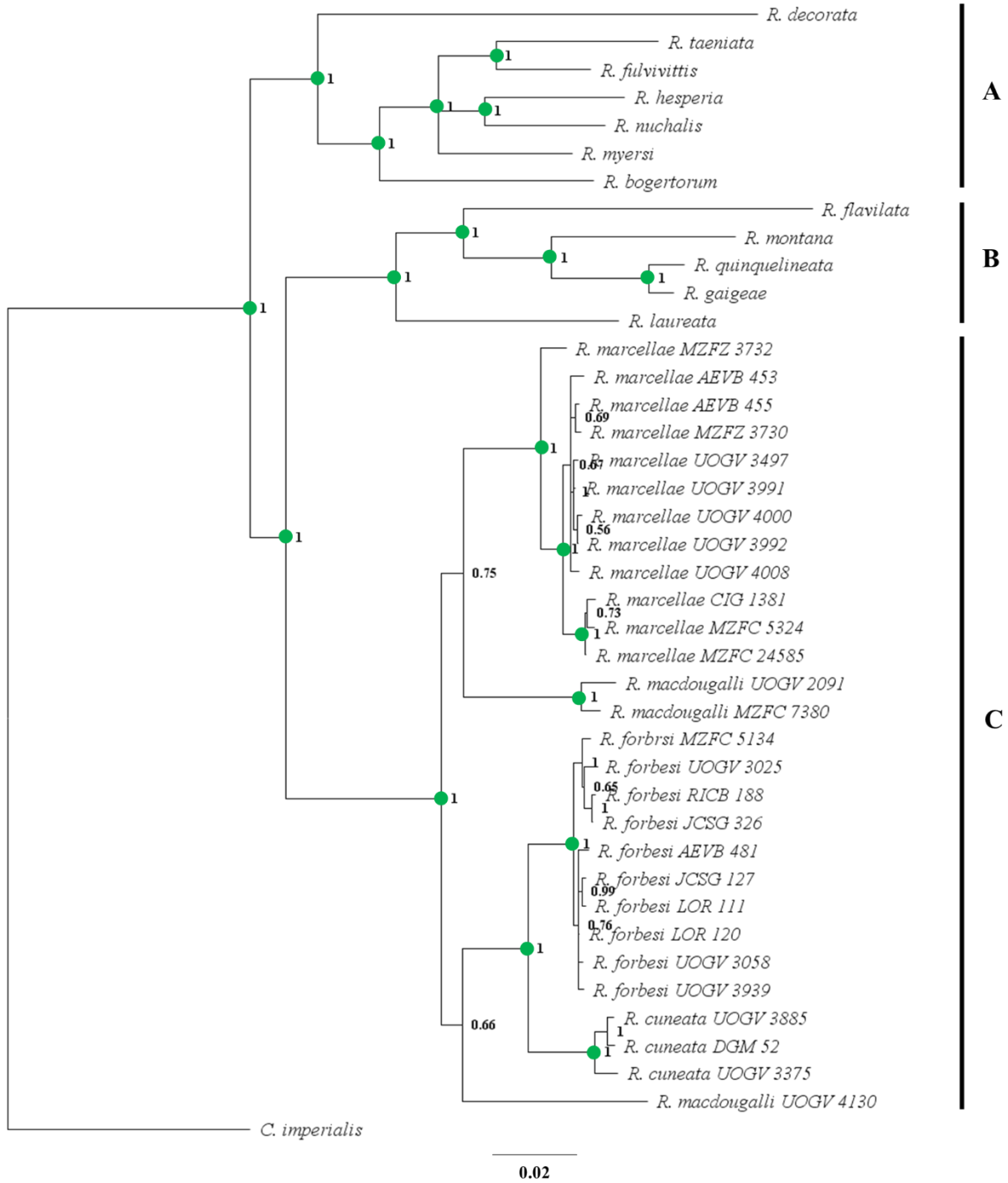


Figura 16. Árbol construido a partir de Inferencia bayesiana. Los valores de cada nodo indican sus probabilidades posteriores. Los círculos verdes representan a los nodos considerados soportados, con valores > 0.9.

9.5 Delimitación de especies

La delimitación molecular de especies realizada con GMYC predice un total de nueve especies putativas con un intervalo de confianza de siete a quince especies. El tiempo estimado para el umbral de diversificación (threshold) fue de 1.73 Ma, utilizando un árbol de máxima credibilidad y edades medias. La verosimilitud del modelo nulo fue de 3.998457, mientras que la máxima verosimilitud del modelo GMYC fue de 9.024529. Por su parte, el análisis de PTP utilizando un árbol de máxima verosimilitud propone nueve especies (Fig. 17). El puntaje del modelo nulo fue de 91.49125, mientras que el máximo puntaje del modelo fue de 128.90225.

El Árbol ultramétrico calibrado que se empleó para correr GMYC difiere del obtenido en los análisis filogenéticos (Fig. 17), ya que sitúa a la muestra de *R. macdougalli* de Los Tuxtlas, Veracruz como grupo hermano de un clado conformado por dos grupos: *R. forbesi* como grupo hermano de *R. cuneata* y *R. marcellae* como grupo hermano de las muestras de *R. macdougalli* de la Sierra de Juárez, Oaxaca. Todos los nodos se encuentran fuertemente soportados, con excepción del que separa al grupo formado por *R. marcellae* y *R. macdougalli* (Sierra de Juárez) del compuesto por *R. forbesi* y *R. cuneata*.

Ambos análisis de descubrimiento de especies obtuvieron los mismos resultados, predicen cinco especies dentro del grupo de estudio: a) *R. cuneata*, b) *R. forbesi*, c) *R. macdougalli*, d) *R. marcellae* y e) *Rhadinaea* sp. Tuxtlas.

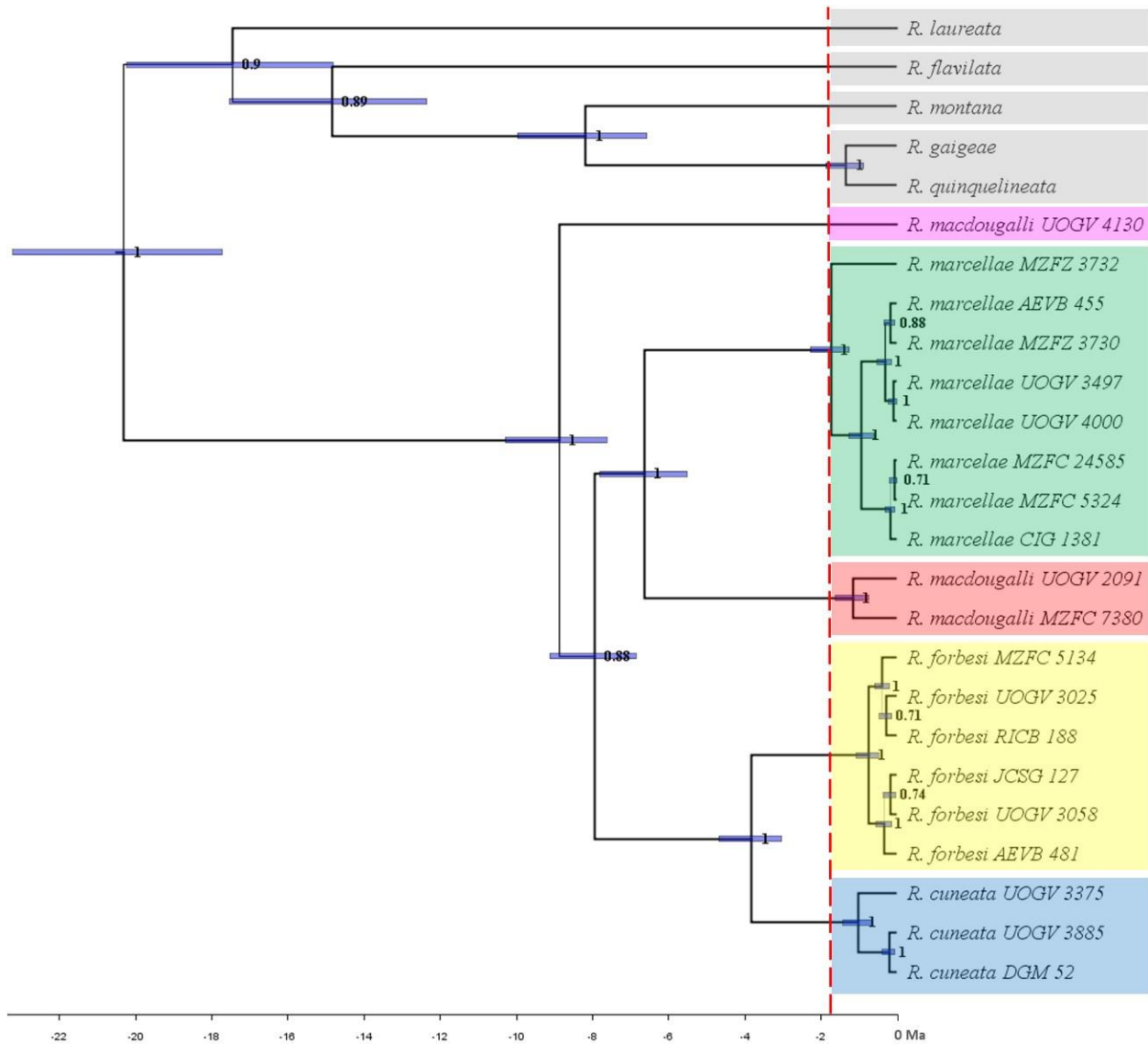


Figura 17. Árbol ultramétrico utilizado para GMYC. La línea roja indica el tiempo estimado del umbral de diversificación de especies. Los cuadros de color indican los clados o ramas que GMYC y PTP sugieren como linajes independientes.

9.6 Distancias genéticas

Las distancias genéticas entre especies tuvieron un rango de entre 4.5% y 10.7%, mientras que las distancias dentro de las especies fueron más pequeñas, con un rango de entre 1% y 2.1% (Cuadro 3). Las especies más cercanas entre si son *R. cuneata* y *R. forbesi*, las más lejanas son *R. macdougalli* y *R. sp. Tuxtlas*. Por otra parte *R. macdougalli* es la especie que más distancia genética presenta entre sus haplotipos.

Cuadro 3. Distancias genéticas del mtDNA por pares, calculadas con el modelo K2P. Entre especies (debajo de la diagonal) y dentro de especies (diagonal, en negritas). **n/c** = no se tuvieron suficientes muestras para calcular las distancias.

	<i>R. cuneata</i>	<i>R. forbesi</i>	<i>R. macdougalli</i>	<i>R. sp. Tuxtlas</i>	<i>R. marcellae</i>
<i>R. cuneata</i>	0.0137				
<i>R. forbesi</i>	0.0454	0.0035			
<i>R. macdougalli</i>	0.1021	0.0891	0.0207		
<i>R. sp. Tuxtlas</i>	0.0995	0.0878	0.1067	n/c	
<i>R. marcellae</i>	0.0809	0.0692	0.0786	0.0916	0.0098

10. DISCUSIÓN

10.1 Sistemática y biogeografía del Grupo

A partir de los resultados obtenidos en los análisis filogenéticos, el grupo *decorata* no es monofilético, en su lugar estas especies forman un grupo parafilético con respecto a los grupos *taeniata* y *flavilata*. Estos resultados son consistentes con las filogenias presentadas en los estudios recientes (Sánchez-García 2018, Martínez-Fuentes 2019, García-Sotelo et al. 2021). Por otro lado, *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae* forman un grupo monofilético fuertemente soportado, tanto por máxima verosimilitud, como por inferencia bayesiana.

10.1.1 *Rhadinaea cuneata*

Esta especie fue la única que en ambos análisis filogenéticos se encuentra soportada en todos los nodos y la que menor variación morfológica presenta en sus caracteres diagnóstico, principalmente la línea postocular en forma de cuña, la cual no muestra alguna variación considerable. Estas características son constantes en todo el rango de distribución geográfica de la especie, desde los registros más norteños en “La Aurora” (UOGV 3375) y “El nacimiento” en el municipio de Atoyac, Veracruz; hasta los registros ubicados en Tlacotepec de Diaz, Puebla y en Tuxtepec, Oaxaca.

La distribución de *R. cuneata* se acerca a los límites de la de *R. macdougalli*, en Oaxaca debido a que se tienen registros de ambas especies en la zona cercana a Tuxtepec y probablemente *R. cuneata* pueda habitar en la Sierra de Juárez, en las zonas tropicales de menor altitud. Con respecto a *R. forbesi*, estas especies presentan una distribución similar en las regiones cercanas a Orizaba y La Sierra de Zongolica; aunque *R. cuneata* se distribuye a menor altitud que *R. forbesi*, y a diferencia de *R. macdougalli* que habita en bosque mesófilo, los registros de *R. cuneata* son en Bosque tropical (Myers 1974, McCoid y Dixon 1981, Ramírez- Bautista et al. 1998, De la Torre-Loranca 2002, Luría-Manzano et al. 2014).

En cuanto el número de escamas ventrales, el intervalo de variación en ejemplares reportados en literatura es de 153 a 158 escamas (Myers 1974, Luría-Manzano et al. 2014). Sin embargo, dos organismos colectados en la Sierra de Zongolica difieren de este intervalo. Un ejemplar de Aticpac (DGM 52) cuenta con 145 escamas, mientras que otro ejemplar colectado en Tezonapa presenta 162. Por otro lado, dos ejemplares revisados presentan 47 y 62 escamas subcaudales, lo que

también representa una reducción en el intervalo de variación reportado en la literatura de 95-115 (Myers 1974, Luría-Manzano et al. 2014). Esto puede deberse a que las colas de los ejemplares mencionados estuvieran en alguna etapa de regeneración, sin embargo, no es posible saberlo con exactitud. De esta manera, *R. cuneata* representa la especie con el mayor número de escamas ventrales y subcaudales, con respecto a *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae*.

10.1.2 *Rhadinaea forbesi*

En general, el clado conformado por las muestras de *R. forbesi* presentan ramas cortas y ninguno de los ejemplares es considerablemente más divergente con respecto a las demás muestras del grupo. En ambas filogenias los ejemplares MZFC 5134 y UOGV 3025 de localidades cercanas a Xalapa (Sánchez-García 2018), Veracruz, forman un clado fuertemente soportado con los ejemplares RICB 188 y JCSG 326, provenientes de “Palo Verde” en Nogales, Veracruz; mientras que todos los demás ejemplares de *R. forbesi* forman un grupo que no está soportado en ninguno de los árboles filogenéticos. A pesar de esto, no se observó una congruencia geográfica entre los clados mencionados. El ejemplar de Nogales (RICB 188) es muy similar al morfotipo típico que presentan los ejemplares de los alrededores de Xalapa (Smith 1942, Myers 1974), por ejemplo, el ejemplar UOGV 3025 (Fig. 6-A). Sin embargo, Palo Verde se encuentra a más de 80 km de distancia de las localidades conocidas al oeste de Xalapa y a solo 20 km de la localidad más cercana en el otro clado, Los Reyes, en la Sierra de Zongolica (Myers 1974, Sánchez-García 2018). En contraste, los ejemplares provenientes de la Sierra de Zongolica poseen más de dos variantes en los patrones de coloración de la cabeza (Fig. 6-B, C, D) aun cuando estas localidades se encuentran separadas a menos de 30 km entre sí (Fig. 9).

10.1.3 *Rhadinaea marcellae*

Dentro del clado formado por *R. marcellae* destaca el espécimen MZFZ 3732, proveniente de Chontla, Veracruz, en ambos análisis este ejemplar se recupera como un grupo divergente del resto de las muestras de *R. marcellae*. Esta relación se encuentra fuertemente soportada en ambos análisis, además el individuo de Chontla fue colectado en una localidad aislada de La Sierra de Otontepec, ubicada en la Planicie Veracruzana. Esta se encuentra en una zona biogeográfica distinta a los registros más cercanos en los estados de Hidalgo y San Luis Potosí (Sánchez-García et al. 2019; García-Sotelo et al., 2021). En cuanto a su morfología MZFZ 3732 cuenta con un patrón de collar completo pero distinto a los demás ejemplares revisados en este estudio (Fig. 8-

B) o reportados en la literatura (Myers 1974, Hernández-García y Mendoza-Quijano 1994, Nieto-Montes de Oca y Mendelson III 1997, Canseco-Márquez et al. 2000). El ejemplar cuenta con 130 ventrales y 71 caudales, por lo que se encuentra en el intervalo de variación de *R. marcellae*: 125-145 ventrales y 66-79 subcaudales. Tampoco presenta alguna variación con respecto a los demás ejemplares revisados en ningún otro carácter (ver Cuadros 1, 2 y 3).

Otra relación filogenética de importancia dentro del clado *R. marcellae*, es la agrupación de las tres muestras de la Sierra Norte de Puebla (CIG 1381, MZFC 5324, MZFC 24585) como un grupo hermano de las muestras de los estados de Hidalgo y San Luis Potosí. Cabe destacar que los ejemplares MZFC 532 y MZFC 24585 son los que Sánchez-García (2018) asignó como *R. cf marcellae*. Por otra parte, el morfotipo descrito por Nieto-Montes de Oca y Mendelson III (1997) como “*cf. marcellae*” carece de collar nugal, sin embargo, esta característica no es exclusiva de las poblaciones de la Sierra Norte de Puebla. Esta característica puede encontrarse en otros ejemplares del estado de Hidalgo, incluso en el ejemplar AEVB 455 que proviene de la localidad llamada “La Silleta” en Xilitla, San Luis Potosí. Esta se encuentra muy cerca de la localidad tipo de *R. marcellae* (Taylor 1949, Myers 1974).

10.1.4 *Rhadinaea macdougalli*

De acuerdo con Smith y Langebartel (1949) y MacDougall (1971), la localidad tipo de *R. macdougalli* se ubica en la Sierra de los Chimalapas, en el estado de Oaxaca. El ejemplar que se convertiría en el holotipo de *R. macdougalli* (UIMNH 3775) fue colectado, en una localidad llamada “Buena Vista”, a los 1372 m de altitud. Sin embargo, desde la descripción de la especie ningún otro ejemplar ha sido reportado en la región de los Chimalapas hasta la fecha, y durante el tiempo que fue realizado el muestreo en campo para este estudio, no fue posible realizar colectas en esta zona.

Los registros de la Sierra de Juárez, al Norte de Oaxaca se encuentran separados por una distancia de cerca de 150 km lineales de los registros provenientes de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Este patrón geográfico es congruente con los resultados obtenidos en los análisis filogenéticos, donde las muestras de Oaxaca se encuentran relacionadas con *R. marcellae*, mientras que el ejemplar de Veracruz está relacionado con *R. cuneata* y *R. forbesi*. Estas relaciones no se encuentran soportadas en ninguno de los análisis filogenéticos. La diferencia más notable entre estos dos grupos es que, los ejemplares de Oaxaca poseen un patrón en el que las líneas lateral y

postocular se proyectan hacia la zona ventral clara. Los ejemplares de Veracruz tienen una línea postocular recta que termina justo detrás de la última escama supralabial, pero sin proyectarse hacia la zona ventral (Myers 1974, Ramírez- Bautista et al. 1998, Pérez-Higareda et al. 2002).

10.2 Análisis morfométrico

Cuando se realiza un ACP para clasificar y diferenciar especies, se espera que las medidas se agrupen en clusters o grupos distintos. Si la nube de puntos resultante no muestra una clara formación de grupos, significa que las medidas no presentan una estructura y que no hay diferencias significativas entre los individuos medidos. En otras palabras, si no hay agrupaciones claras, se puede concluir que las variables morfométricas utilizadas en este estudio no son útiles para clasificar o diferenciar a las serpientes del género *Rhadinaea*. El resultado de nuestro análisis no es un caso único, ya que en otros estudios se ha encontrado que las medidas morfológicas no siempre son útiles para clasificar a las serpientes a nivel de especie (Kluge, 1991; Pyron et al., 2014). Además, en algunos casos las medidas morfológicas son más útiles para clasificar a las serpientes a nivel de género o familia que a nivel de especies (Kluge, 1991; Wilson et al., 2012).

10.3 Distancias genéticas

Las distancias genéticas obtenidas sugieren una divergencia evolutiva considerable entre las especies, principalmente entre *R. macdougalli* y *R. sp.* Tuxtlas. Adicionalmente, la distancia calculada dentro de especies para *R. macdougalli* (2%) también es elevada, sin embargo, sugerir una divergencia evolutiva entre las dos poblaciones de las que provienen estas muestras es complicado. Definir si dos especies son distintas si sus distancias genéticas son mayores que un umbral determinado es un enfoque comúnmente utilizado en la delimitación de especies (Hebert et al., 2003; Wiens & Penkrot, 2002). Pero es importante aclarar que la magnitud de la distancia genética que se considera suficiente para indicar una separación evolutiva significativa puede variar según el grupo taxonómico, la región del genoma analizada y la tasa de evolución del marcador utilizado (Avice, 2004). Además, el cálculo de distancias genéticas también puede verse afectada por otros factores, como la hibridación y la especiación alopátrica (Mallet, 2007).

10.4 delimitación de especies

De acuerdo con nuestro criterio para delimitar especies, se puede confirmar que *R. cuneata* es una entidad taxonómica válida. El carácter diagnóstico que la distingue de las demás especies del grupo es la mancha postocular en forma de cuña. Además, *R. cuneata* posee 145-162 ventrales, 47-115

subcaudales, 8-9 supralabiales, 9-10 infralabiales. Todos los ejemplares revisados presentan una línea oscura vertebral formada por una mancha en el ápice de cada escama y la línea oscura lateral ubicada en la quinta fila de escamas dorsales.

A pesar de la variación morfológica que presenta *R. forbesi*, esta fue considerada como un linaje independiente por los análisis de delimitación y ninguna de las muestras exhibe una divergencia considerable en los análisis filogenéticos. *R. forbesi* puede presentar características morfológicas similares a *R. marcellae*, principalmente en el estado del collar nual, en el intervalo de variación de las escamas ventrales y subcaudales. La presencia de vermiculaciones en algunos ejemplares de *R. forbesi*, descarta que esta característica sea utilizada como diagnóstica para *R. marcellae*, de acuerdo con lo propuesto por Nieto-Montes de Oca y Mendelson III (1997). Debido a estas similitudes, *R. forbesi* solo puede diferenciarse morfológicamente de *R. marcellae* por la presencia exclusiva de un collar nual completo, presente solo en algunos ejemplares de *R. marcellae*, por la distribución geográfica y por su hábitat. *R. marcellae* se distribuye exclusivamente en la parte septentrional de la Sierra Madre Oriental, al norte de la Faja Volcánica, desde los 700 m hasta 1900 m. Habita principalmente en bosque mesófilo de montaña y bosque tropical caducifolio. *R. forbesi* se distribuye desde el sur de la faja Volcánica, y hacia el sur en la Sierra de Zongolica, de los 1200 m hasta los 2300 m. Se puede encontrar en bosques de pino, pino-encino y bosque mesófilo de montaña. Por otra parte, *R. forbesi* puede diferenciarse de *R. macdougalli* por tener un mayor número de escamas ventrales, 130-153 y 119-130 respectivamente.

A partir de los resultados de los análisis filogenéticos se puede separar a *R. marcellae* en tres grupos: las poblaciones de la Sierra Norte de Puebla, las poblaciones de Hidalgo-San Luis Potosí y la población de la Sierra de Otontepec. Aunque ninguno de estos grupos fue soportado por los análisis de GMYC o PTP como linajes evolutivos independientes. La muestra de la Sierra de Otontepec (MZFZ 3732) es la más divergente del clado *R. marcellae*, además presenta un estado del collar nual único con respecto a los demás ejemplares conocidos (Myers 1974, Nieto-Montes de Oca y Mendelson III, Sánchez-García et al. 2019).

Por otra parte, no se encontraron diferencias morfológicas o ecológicas que permitan separar a las poblaciones de *R. marcellae* de Puebla de las de Hidalgo-San Luis Potosí. Por tal motivo se concluye, que la entidad taxonómica reconocida como *R. cf. marcellae* (Sánchez-García 2018, García-Sotelo et al. 2021) no es una especie válida, ya que no fue reconocida por ninguno de los

análisis de descubrimiento de especies. El carácter diagnóstico en el que se basaba esta propuesta era la ausencia de un collar nuchal o la presencia de un collar vestigial (Nieto-Montes de Oca y Mendelson III). Este carácter se encontró en individuos provenientes de localidades donde también se colectaron individuos con el patrón típico de *R. marcellae* (Taylor 1949, Myers 1974) e incluso entre ejemplares de distintos sexos. Por último, el largo de la cola del ejemplar de Tepango (MZFC 5324) es mayor que en cualquier otro ejemplar de *R. marcellae* y esta característica no ha sido encontrada en ninguno de los ejemplares colectados en la Sierra Norte de Puebla (Canseco-Márquez et al. 2000, Sánchez-García et al. 2019, este estudio). Sin embargo, el número de escamas subcaudales de este ejemplar es de 74, lo cual es un valor dentro del intervalo de variación de la especie (ver cuadro 1 y Fig. 2). Aunque el largo de la cola de este ejemplar es notable, si tomamos en consideración la proporción LC/LHC, el ejemplar MZFC 5324 no es el que tiene el porcentaje más alto, sino el ejemplar MZFZ 3731. Este individuo fue colectado en la localidad tipo de *R. marcellae*, en Xilitla, San Luis Potosí.

El ejemplar de *R. macdougalli* de San Andrés Tuxtlas (UOGV 4130) fue reconocido como un linaje independiente tanto por GMYC como por PTP, pero al tener solo una muestra disponible se tienen que tomar en cuenta algunos factores. GMYC depende de la calidad del análisis ultramétrico, por lo que al no tener un muestreo equitativo se puede ver afectado el tamaño poblacional. Esto puede causar un sesgo en el tiempo que se calcula para el punto de transición en el cual, cada rama representa a una especie (Pons et al., 2006, Ceccarelli et al., 2012, Fujita et al. 2012, Reid y Carstens 2012, Fujisawa y Barraclough 2013, Talavera et al. 2013). Por otra parte, PTP se basa en el número de sustituciones para encontrar la coalescencia, de modo que las longitudes de ramas largas y las deficiencias en el muestreo pueden influir en el resultado del análisis, al situar al ancestro común más atrás en el tiempo (Zhang et al. 2013, Le Ru et al. 2014). En ambos casos un mejor esquema de muestreo en el que cada población esté mejor representada, podría contribuir a mejorar la eficacia de la delimitación (Le Ru et al. 2014; Mallo y Posada 2016).

Es importante aclarar que el ejemplar UOGV 4130 proveniente de los Tuxtlas fue recuperado como el grupo hermano de *R. forbesi* + *R. cuneata* en los análisis filogenéticos, mientras que las muestras de Oaxaca son recuperadas como grupo hermano de *R. marcellae*. Por tal motivo, la asignación del ejemplar de Los Tuxtlas como especie nueva no es producto de un muestreo deficiente. Esta hipótesis está soportada por ambos análisis de descubrimiento de especies.

Además, las distancias genéticas calculadas sugieren que la especie más lejana a *Rhadinaea* sp. Tuxtlas es *R. macdougalli*, lo cual robustece los resultados.

El ejemplar tipo de *R. macdougalli* tiene un patrón consistente con el de las muestras provenientes de la Sierra de Juárez. Este presenta 10 escamas infralabiales, una línea postocular inclinada que termina bordeando la última supralabial y se proyecta hacia la parte ventral, sin hacer contacto con la línea clara lateral (Smith y Langebartel 1949, Myers 1974, Ramírez- Bautista et al. 1998). La localidad tipo está separada por casi 150 km de distancia de los ejemplares de Oaxaca, sin embargo, existen similitudes morfológicas del ejemplar tipo con respecto los reportados en la literatura y los revisados en este estudio. Estas similitudes sugieren que las poblaciones de la Sierra de Juárez representan a *R. macdougalli*, mientras que las poblaciones de *R. macdougalli* de la región de Los Tuxtlas pueden ser propuestas como una entidad taxonómica nueva (*Rhadinaea* sp. Tuxtlas).

Rhadinaea sp. Tuxtlas cuenta con una combinación de caracteres únicos, que la hacen reconocible con respecto a los ejemplares de Oaxaca (Figura 7-B). En los ejemplares de los Tuxtlas la línea postocular es recta, sin tocar la zona ventral; presentan una línea oscura en las cinco supralabiales anteriores y escama rostral; carecen de cualquier línea o mancha clara en la zona de la nuca; poseen 8-9 escamas infralabiales y tienen la línea vertebral formada por una mancha en el ápice de cada escama (Myers 1974, Ramírez- Bautista et al. 1998, Pérez-Higareda et al. 2002).

11. CONCLUSIONES

Las especies nominales *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae* fueron reconocidos como linajes independientes por los métodos coalescentes de delimitación.

Los caracteres morfométricos utilizados no fueron de utilidad para separar a las especies del grupo.

Las distancias genéticas son considerablemente mayores entre especies que dentro de especies.

Se requiere coleccionar más ejemplares de la población de *R. marcellae* de la Sierra de Otontepec, para comprobar si se trata de una entidad taxonómica distinta a la de las poblaciones de la Sierra Madre Oriental.

Se descarta a *R. cf. marcellae* como una especie válida debido a que no cumple con los requisitos del criterio de delimitación.

Se propone a *Rhadinaea* sp. Tuxtla como una especie nueva, y distinta con respecto a las poblaciones de *R. macdougalli* de Oaxaca.

12. LITERATURA CITADA

- Arévalo, E., Davis, SK. y Sites, JW. (1994).** Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae) in Central Mexico. *Systematic Biology*, 43, 387–418.
- Avise, J. C. (2004).** *Molecular Markers, Natural History, and Evolution (2nd ed.)*. Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Baker, R. H., Yu, X. y DeSalle, R. (1998).** Assessing the relative contribution of molecular and morphological characters in simultaneous analysis trees. *Molecular phylogenetics and evolution*, 9(3), 427-436.
- Benignos, M., Ornelas-García, C. P., Lozano-Vilano, M. D. L., García-Ramírez, M. E. y Doadrio, I. (2015).** Filogeografía (*Herichthys*, Perciformes: Cichlidae), nuevos: género (*Nosferatu*) y especie *H. tepehua*. *Ciencia UANL*, 18(76), 76-81.
- Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., et al. (2019).** BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology*, 15(4).
- Bouckaert, R. R. y Drummond, A. J. (2017).** bModelTest: Bayesian phylogenetic site model averaging and model comparison. *BMC evolutionary biology*, 17(1), 42.
- Burbrink, F. T., Lawson, R. y Slowinski, J. B. (2000).** Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. *Evolution*, 54(6), 2107-2118.
- Canseco-Márquez, L., Gutierrez-Mayen, G. y Salazar-Arenas, J. (2000).** New records and range extensions for amphibians and reptiles from Puebla, México. *Herpetological Review*, 31(4), 259-262.
- Carvalho, C. J. B. (2010).** *Áreas de endemismo*. Carvalho, C. J. B., Almeida, E. A. B.
- Ceccarelli, F. S., Sharkey, M. J., y Zaldívar-Riverón, A. (2012).** Species identification in the taxonomically neglected, highly diverse, neotropical parasitoid wasp genus *Notiospathius* (Braconidae: Doryctinae) based on an integrative molecular and morphological approach.

Molecular Phylogenetics and Evolution, 62(1), 485-495.

- Cox, C.B. (2001).** The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, 28, 511–523.
- Cracraft, J. (1983).** Species concepts and speciation analysis. en R. F. Johnson (Ed.) *Current ornithology* (159-187). Springer, Boston, MA.
- Crandall, K. A., Bininda-Emonds, O. R., Mace, G. M. y Wayne, R. K. (2000).** Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in ecology y evolution*, 15(7), 290-295.
- Dayrat, B. (2005).** Towards integrative taxonomy. *Biological journal of the Linnean society*, 85(3), 407-417.
- Daza, J. M., Smith, E. N., Páez, V. P., & Parkinson, C. L. (2009).** Complex evolution in the Neotropics: the origin and diversification of the widespread genus *Leptodeira* (Serpentes: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3), 653-667.
- De la Torre-Loranca, M. A. y López-Luna, M. (2002).** *Rhadinaea forbesi* (Forbe's Graceful Brown Snake) Reproduction. *Herpetological Review*, 33(3), 215.
- De Luna, E., Guerrero, J. A. y Chew-Taracena, T. (2005).** Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética. *Hidrobiológica*, 15(3), 351-370.
- De Queiroz, K. (2007).** Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56(6), 879-886.
- DeSalle, R., Egan, M. G., & Siddall, M. (2005).** The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 360, 1905-1916.
- Dixon, J. R., D. Lazcano, J. Banda-Leal y J. A. Chávez-Cisneros. (2011).** The status of *Rhadinaea montana*, *R. gaigeae*, and *R. quinquelineata* of the Sierra Madre Oriental of Eastern Mexico. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 46(6): 69-73.
- Dobzhansky, T. (1935).** A critique of the species concept in biology. *Philosophy of Science*,

2(3), 344-355.

- Drummond, A. J., Ho, S. Y. W., Phillips, M. J., & Rambaut, A. (2006).** Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS biology*, 4(5).
- Ence, D. D. y Carstens, B. C. (2011).** SpedeSTEM: a rapid and accurate method for species delimitation. *Molecular Ecology Resources*, 11(3), 473-480.
- Esselstyn, J. A., Evans, B. J., Sedlock, J. L., Khan, F. A. A., y Heaney, L. R. (2012).** Singlelocus species delimitation: a test of the mixed Yule–coalescent model, with an empirical application to Philippine round-leaf bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1743), 3678.
- Ezard, T., Fujisawa, T. y Barraclough, T. G. (2009).** Splits: species' limits by threshold statistics. *R package versión*. 1(11), r29. Available from: URL <http://R-Forge.R-project.org/projects/splits/>
- Feria-Ortiz, M., Manríquez-Morán, N.L. y Nieto-Montes de Oca, A. (2011).** Species limits based on mtDNA and morphological data in the polytypic species *Plestiodon brevirostris* (Squamata: Scincidae). *Herpetological Monographs*, 25, 25–51.
- Fetzner Jr. J.W. (1999).** Extracting high-quality DNA from shed reptile skins: a simplified method. *Biotechniques*, 26(6): 1052–1054.
- 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*, 11(9).
- Fujisawa, T., & Barraclough, T. G. (2013).** Delimiting species using single-locus data and the Generalized Mixed Yule Coalescent approach: a revised method and evaluation on simulated data sets. *Systematic biology*, 62(5), 707-724.
- Fujita, M. K., Leaché, A. D., Burbrink, F. T., McGuire, J. A. y Moritz, C. (2012).** Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. *Trends in ecology y evolution*, 27(9), 480-488.
- García-Sotelo, U. A., García-Vázquez, U. O., y Espinosa, D. (2021).** Historical biogeography

of the genus *Rhadinaea* (Squamata: Dipsadinae). *Ecology and evolution*, 11(18), 12413-12428.

García-Vázquez U. O., Pavón-Vázquez C. J., Blancas-Hernández J. C., Blancas-Calva E. y Centenero-Alcalá E. (2018). A rare new species of the *Rhadinaea decorata* group from the Sierra Madre del Sur de Guerrero, México (Squamata, Colubridae). *ZooKeys*, 780, 137-154.

García-Vázquez, U. O., Durán-Fuentes, I., De Oca, A. N. M., & Smith, H. M. (2009). *Rhadinaea myersi* (Squamata: Colubridae) in Guerrero and Oaxaca, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 54(3), 345-346.

Grechko, V. V. (2013). The problems of molecular phylogenetics with the example of squamate reptiles: Mitochondrial DNA markers. *Molecular Biology*, 47(1): 55-74.

Hebert, P. D., Cywinska, A., Ball, S. L., & deWaard, J. R. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1512), 313-321.

Hernández-García, E. y Mendoza-Quijano, F. (1994). *Rhadinaea marcellae* (NCN). Mexico: Hidalgo. *Herpetological Review*, 25(1), 34.

Hillis, D. M. y Bull, J. J. (1993). An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic biology*, 42(2), 182-192.

Hoyos, M. A., Otero, R., Saldarriaga, M. y Jaramillo, N. (2003). Divergencia morfométrica entre *Bothrops atrox* y *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae). *Actualidades Biológicas*, 25(79), 157-165.

Jesús-Bonilla, V. S., Barrientos-Lozano, L., y Zaldívar-Riverón, A. (2017). Sequence-based species delineation and molecular phylogenetics of the transitional Nearctic–Neotropical grasshopper genus *Taeniopoda* (Orthoptera, Romaleidae). *Systematics and Biodiversity*, 15(6), 600-617.

Kingman, J. F. (2000). Origins of the coalescent: 1974-1982. *Genetics*, 156(4), 1461-1463.

Kingman, J. F. C. (1982). The coalescent. *Stochastic processes and their applications*, 13(3),

235-248.

- Kizirian, D. y Donnelly, M. A. (2004).** The criterion of reciprocal monophyly and classification of nested diversity at the species level. *Molecular phylogenetics and evolution*, 32(3), 1072-1076.
- Kluge, A. G. (1991).** Boine snake phylogeny and research cycles. *Miscellaneous publications Museum of Zoology University of Michigan*, 178, 1-58.
- Knowles, L. L., & Carstens, B. C. (2007).** Delimiting species without monophyletic gene trees. *Systematic biology*, 56(6), 887-895.
- Kumar, S., Stecher, G. y Tamura, K. (2016).** MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular biology and evolution*, 33(7), 1870-1874.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. y Guindon, S. (2012).** PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution*, 29(6), 1695- 1701.
- Lawson, R., Slowinski, J. B., Crother, B. I. y Burbrink, F. T. (2005).** Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): new evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 37(2), 581- 601.
- Le Ru BP, Capdevielle-Dulac C, Toussaint EFA, Conlong D, Van den Berg J, Pallangyo B, Ong'amo G, Chipabika G, Molo R. Overholt A, Cuda JP y Kergoat G.J. (2014).** Integrative taxonomy of Acrapex stem borers (Lepidoptera:Noctuidae:Apameini): combining morphology and Poisson Tree Process analyses. *Invertebrate Systematic* 28: 451–475.
- Leaché, A. D. y Reeder, T. W. (2002).** Molecular systematics of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. *Systematic biology*, 51(1), 44-68.
- Lee, M. S., Hugall, A. F., Lawson, R. y Scanlon, J. D. (2007).** Phylogeny of snakes (Serpentes): combining morphological and molecular data in likelihood, Bayesian and parsimony analyses. *Systematics and Biodiversity*, 5(4), 371-389.

- Lis, J. T. (1980).** Fractionation of DNA fragments by polyethylene glycol induced precipitation. *Methods in enzymology*, 65(1), 347.
- Luría-Manzano, R., Ramírez-Bautista, A. y Canseco-Márquez, L. (2014).** Rediscovery of the Rare Snake *Rhadinaea cuneata* Myers, 1974 (Serpentes: Colubridae: Dipsadinae). *Journal of Herpetology*, 48(1), 122- 124.
- MacDougall, T. B. (1971).** The Chima Wilderness. *Explorers journal*, 49, 86-103.
- Mallet, J. (2007).** Hybrid speciation. *Nature*, 446(7133), 279-283.
- Mallo D. y Posada D. (2016).** Multilocus inference of species trees and DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*. 371:20150335.
- Martínez Fuentes, R. G. (2019).** *Revisión taxonómica de la serie gaigeae-montana-quinquelineata del género Rhadinaea (Colubridae: Dipsadinae)* (Tesis de Licenciatura). Facultad de estudios superiores Zaragoza, UNAM, ciudad de México, México.
- Mata-Silva, V., Rocha, A., Ramírez-Bautista, A., Berriozabal-Islas, C. y Wilson, L. D. (2019).** A new species of forest snake of the genus *Rhadinaea* from Tropical Montane Rainforest in the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, Mexico (Squamata, Dipsadidae). *ZooKeys*, 813, 55-65.
- Mayden, R. L. (1997).** A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. En Claridge, M.F., Dawah, H.A., Wilson, M.R. (Eds.) *Species: the units of biodiversity* pp 381-324. Chapman & Hall, London.
- Mccoid, M. J., & Dixon. J. R. (1981).** Notes on Mexican *Rhadinaea* (Serpentes: Colubridae). *Southwestern Naturalist* 26:436–437.
- Monaghan, M. T., Wild, R., Elliot, M., Fujisawa, T., Balke, M., Inward, D. J., ... & Vogler, A. P. (2009).** Accelerated species inventory on Madagascar using coalescent-based models of species delineation. *Systematic biology*, 58(3), 298-311.
- Myers, C. W. (1974).** The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of New World snakes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 153(1), 1-262.
- Myers, C. W. (2011).** A new genus and new tribe for *Enicognathus melanauchen* Jan, 1863, a

- neglected South American snake (Colubridae: Xenodontinae), with taxonomic notes on some Dipsadinae. *American Museum Novitates*, 3715, 1-33.
- Myers, C.W. y Cadle, J.E. (1994).** A new genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* Cope (Colubridae) for the “*Rhadinaea*” *brevirostris* group. *American Museum Novitates*, 3(102), 1–33.
- Myers, E. A., Burgoon, J. L., Ray, J. M., Martínez-Gómez, J. E., Matías-Ferrer, N., Mulcahy, D. G. y Burbrink, F. T. (2017).** Coalescent species tree inference of *Coluber* and *Masticophis*. *Copeia*, 105(4), 640-648.
- Nieto Montes de Oca, A. y Mendelson III, J. R. (1997).** Variation in *Rhadinaea marcellae* (Squamata: Colubridae), a poorly known species from the Sierra Madre Oriental of Mexico. *Journal of Herpetology*, 31(1), 124-127.
- Orrico, V. G., Nunes, I., Mattedi, C., Fouquet, A., Lemos, A. W., Rivera-Correa, M., Iyra, M. L., Loebmann, D., Pimenta, B. V. S., Caramaschi, U., Rodríguez, M. T. y Haddad, F.B. (2017).** Integrative taxonomy supports the existence of two distinct species within *Hypsiboas crepitans* (Anura: Hylidae). *Salamandra*, 53(1), 99-113.
- Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I., & Vences, M. (2010).** The integrative future of taxonomy. *Frontiers in zoology*, 7(1), 1-14.
- Palacios-Aguilar, R. y García-Vázquez, U. O. (2020).** A partial molecular phylogeny of *Rhadinaea* and related genera (Squamata, Dipsadidae) with comments on the generic assignment of *Rhadinaea eduardoi*. *ZooKeys*, 943, 145–155.
- Pavón-Vázquez, C. J., García-Vázquez, U. O., Bryson Jr, R. W., Feria-Ortiz, M., Manríquez-Morán, N. L. y Nieto-Montes de Oca, A. (2018).** Integrative species delimitation in practice: Revealing cryptic lineages within the short-nosed skink *Plestiodon brevirostris* (Squamata: Scincidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 129, 242-257.
- Pérez-Higareda, G., López-Luna, M. A., Chiszar, D. y Smith, H. M. (2002).** Additions to and Notes on the Herpetofauna of Veracruz, Mexico. *Bulletin of Chicago Herpetological Society*, 37(4), 67-68.
- Pons, J., Barraclough, T. G., Gomez-Zurita, J., Cardoso, A., Duran, D. P., Hazell, S.,**

- Sophien K., William, D. S. y Vogler, A. P. (2006).** Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic biology*, 55(4), 595-609.
- Puerto, G., da Graça Salomão, M., Theakston, R. D. G., Thorpe, R. S., Warrell, D. A. y Wüster, W. (2001).** Combining mitochondrial DNA sequences and morphological data to infer species boundaries: phylogeography of lanceheaded pitvipers in the Brazilian Atlantic Forest, and the status of *Bothrops pradoi* (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 14(4), 527-538.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T. y Wiens, J. J. (2013).** A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 93.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J. (2014).** A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, 14(1), 1-49.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., Colli, G. R., Nieto Montes de Oca, A., Vitt, L. J., Kuczynski, C. A. y 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(2), 329-342.
- Rambaut, A. (2012).** FigTree v. 1.4. Molecular evolution, phylogenetics and epidemiology. Edinburgh, UK: University of Edinburgh, Institute of Evolutionary Biology.
- Rambaut, A. y Drummond, A. J. (2007).** Tracer, version 1.5. Program distributed by the author. Edinburgh, UK: University of Edinburgh. Auckland, New Zealand: University of Auckland.
- Ramírez-Bautista, A., Mancilla-Moreno, M. y Van Breukelen, F. (1998).** Morphological Variation and Relationship of *Rhadinaea bogertorum* (Squamata: Colubridae), an endemic Snake of the Sierra De Juarez, Oaxaca, Mexico. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 34 (4), 99.
- Reid NM y Carstens BC. (2012).** Phylogenetic estimation error can decrease the accuracy of species delimitation: a Bayesian implementation of the general mixed Yule-coalescent model. *BMC Evolutionary Biology*. 12: 196.

- Reyes-Velasco, J. y Mulcahy, D. G. (2010).** Additional taxonomic remarks on the genus *Pseudoleptodeira* (Serpentes: Colubridae) and the phylogenetic placement of “*P. uribei*”. *Herpetologica*, 66(1), 99-110.
- Rivera González, D. E. (2009).** *Estudio comparativo entre especies del género Atractus (Colubridae: Dipsadinae) del Perú: análisis de sus relaciones fenéticas utilizando caracteres de la morfología externa, morfometría y merística* (Tesis de Pregrado). Universidad Nacional Mayor De San Marcos, Lima, Perú.
- Robert, C. E. (2004).** MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5), 1792-1797.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Mark, P. V. D., Ayres, D., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A. y Huelsenbeck, J. P. (2012).** MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology*, 61(3), 539-542.
- Rosenberg, N. A., & Nordborg, M. (2002).** Genealogical trees, coalescent theory and the analysis of genetic polymorphisms. *Nature Reviews Genetics*, 3(5), 380-390.
- Ruane, S., Bryson Jr, R. W., Pyron, R. A. y Burbrink, F. T. (2014).** Coalescent species delimitation in milksnakes (genus *Lampropeltis*) and impacts on phylogenetic comparative analyses. *Systematic Biology*, 63(2), 231-250.
- Ruano, F., & Tinaut, A. (2002).** Biodiversidad, clasificación y filogenia. *Evolución: La base de la biología (1. a ed., pp. 293-306)*.
- Rubinoff, D., & Holland, B. S. (2005).** Between two extremes: mitochondrial DNA is neither the panacea nor the nemesis of phylogenetic and taxonomic inference. *Systematic biology*, 54(6), 952-961.
- Sáez, A. G. (2009).** Genes y especies. *Revista Ecosistemas*, 18(1), 3-9.
- Sánchez-García, J. C. (2018).** *Límite de especies entre R. marcellae y R. forbesi (Squamata:Anguidae)* (Tesis de Licenciatura). Facultad de estudios superiores Zaragoza, UNAM, ciudad de México, México.

- Sánchez-García, J. C., Canseco-Márquez, L., Pavón-Vázquez, C. J., Cruzado-Cortés, J., & García-Vázquez, U. O. (2019).** New records and morphological variation of *Rhadinaea marcellae* Taylor, 1949 (Squamata, Colubridae) from Sierra Madre Oriental, México. *Check List*, 15, 729.
- Savage, J.M. y Crother, B. I. (1989).** The status of *Pliocercus* and *Urotheca* (Serpentes: Colubridae), with a review of included species of coral snake mimics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 95, 335–362.
- Schargel, Walter E., Fuenmayor, G. R. y Myers, C. W. (2005).** An enigmatic new snake from cloud forest of the Península de Paria, Venezuela (Colubridae: Genus *Taeniophallus*?). *American Museum Novitates* 3484, 1–22.
- Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E., & Crozier, R. H. (2010).** Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. *Annual review of entomology*, 55, 421-438.
- Schwarzfeld, M. D., y Sperling, F. A. (2015).** Comparison of five methods for delimitating species in *Ophion* Fabricius, a diverse genus of parasitoid wasps (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 93, 234-248.
- Silvestro, D. y Michalak, I. (2012).** raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity y Evolution*, 12(4), 335-337.
- Sites Jr, J. W. y Marshall, J. C. (2003).** Delimiting species: a Renaissance issue in systematic biology. *Trends in Ecology y Evolution*, 18(9), 462-470.
- Smart, U., Sarker, G. C., Arifin, U., Harvey, M. B., Sidik, I., Hamidy, A., kurniawan, N. y Smith, E. N. (2017).** A New Genus and Two New Species of Arboreal Toads from the Highlands of Sumatra with a Phylogeny of Sundaland Toad Genera. *Herpetologica*, 73(1), 63-75.
- Smith, H. M. (1942).** Descriptions of new species and subspecies of Mexican snakes of the genus *Rhadinaea*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 55, 185-192.
- Smith, H. M. y Langebartel, D. A. (1949).** Notes on a collection of reptiles and amphibians from the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca. *Journal of the Washington Academy of Sciences*,

39(12), 409-416.

- Stamatakis, A. (2006).** RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22(21), 2688-2690.
- Stamatakis, A. (2016).** The RAxML v8. 2. X Manual. *Heidelberg Institute for Theoretical Studies*. <https://usermanual.wiki/Document/RAxMLNewManual.1562298916>
- Suchard, M.A., Lemey, P., Baele, G., L., A.D., Drummond, A.J. & Rambaut, A. (2018).** Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution* 4, vey016. DOI: 10.1093/ve/vey01
- Talavera, G., Dincă, V., & Vila, R. (2013).** Factors affecting species delimitations with the GMYC model: insights from a butterfly survey. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(12), 1101-1110.
- Taylor, D. J. y Piel, W. H. (2004).** An assessment of accuracy, error, and conflict with support values from genome-scale phylogenetic data. *Molecular Biology and Evolution*, 21(8), 1534-1537.
- Taylor, E.H. (1949).** A preliminary account of the herpetology of the state of San Luis Potosi, Mexico. *Univ. Kansas Science Bulletin*, 33(2), 169-215.
- Wiens, J. J. (2007).** Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic biology*, 56(6), 875-878.
- Wiens, J. J., & Penkrot, T. A. (2002).** Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (Sceloporus). *Systematic Biology*, 51(1), 69-91
- Wiley, E. O. (1978).** The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic zoology*, 27(1), 17-26.
- Will, K. W., Mishler, B. D., & Wheeler, Q. D. (2005).** The perils of DNA barcoding and the need for integrative taxonomy. *Systematic biology*, 54(5), 844-851.
- Wilson, L. D., Townsend, J. H., & Johnson, J. D. (2012).** Geographic variation in the yellow-bellied sea snake, *Pelamis platurus*, from the Pacific coast of the Americas. *Copeia*,

2012(3), 473-481.

Yeates, D. K., Seago, A., Nelson, L., Cameron, S. L., Joseph, L. E. O., & Trueman, J. W. (2011). Integrative taxonomy, or iterative taxonomy?. *Systematic entomology*, 36(2), 209-217.

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), e0216148.

Zhang, J., Kapli, P., Pavlidis, P. y Stamatakis, A. (2013). A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 29(22), 2869-2876.

13. ANEXOS

13.1 Anexo 1. Registros recopilados de *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae*.

Etiqueta	Especie	Fuente	Localidad
CARIE 1151	<i>R. cuneata</i>	GBIF/JLAL	1.2 km al oeste de Fortín de Las Flores, Veracruz
CHCIB 4284	<i>R. cuneata</i>	Luría-Manzano, 2014	Tlacotepec de Porfirio Díaz, Puebla
DGM 52	<i>R. cuneata</i>	Trabajo de campo	Aticpac, Zongolica, Veracruz
EBUAP 2262	<i>R. cuneata</i>	Luría-Manzano, 2014	Tlacotepec de Porfirio Díaz, Puebla
TCWC 57933	<i>R. cuneata</i>	Lopez-Luna & Flores-Villela, 2007	23 mi SSW Tuxtepec (by road), ca. 150 mi Oaxaca
UAZ 26580	<i>R. cuneata</i>	Myers, 1974	Ojo del Agua, Nacimiento del Rio Atoyac, 10 km. NNE Cordoba, Veracruz
UMMZ 128998	<i>R. cuneata</i>	Myers, 1974	vicinity km. 324, ca. 9 km. SW Fortin, Veracruz
UOGV 3375	<i>R. cuneata</i>	Trabajo de campo	La Aurora, Atoyac, Veracruz
UOGV 3885	<i>R. cuneata</i>	Trabajo de campo	Finca La Gloria, Tezonapa, Veracruz
UOGV 4267	<i>R. cuneata</i>	Trabajo de campo	Manantiales, Tezonapa
UOGV 4093	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Mitepec, Tequila
UOGV 4104	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Petlalcala, San Andres Tenejapan
UOGV 4109	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Finca Santa Martha, Los Reyes, Veracruz
UOGV 4156	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Veracruz
UOGV 4261	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Veracruz
AEVB 481	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Finca Santa Martha, Los Reyes, Veracruz
CARIE 1181	<i>R. forbesi</i>	GBIF/enciclovida	3 km al noreste de Coscomatepec
EHT-HMS 13211	<i>R. forbesi</i>	Smith, 1942	Tequeyutepec, 7 miles west of Xalapa, Veracruz
FMNH 100725	<i>R. forbesi</i>	Myers, 1974	Tequeyutepec, 7 miles west of Xalapa, Veracruz
FMNH 100748	<i>R. forbesi</i>	Myers, 1974	Las Vigas, Veracruz
IBH 19726	<i>R. forbesi</i>	De la Torre-Loranca & Lopez-Luna, 2002	Petlacala, San Andres Tenejapan, Veracruz
IBH 29710	<i>R. forbesi</i>	De la Torre-Loranca & Lopez-Luna, 2002	Petlacala, San Andres Tenejapan, Veracruz
IBH 29711	<i>R. forbesi</i>	De la Torre-Loranca & Lopez-Luna, 2002	Petlacala, San Andres Tenejapan, Veracruz
IBH 29712	<i>R. forbesi</i>	De la Torre-Loranca & Lopez-Luna, 2002	Petlacala, San Andres Tenejapan, Veracruz
IBH 29713	<i>R. forbesi</i>	De la Torre-Loranca & Lopez-Luna, 2002	Petlacala, San Andres Tenejapan, Veracruz
IBH 3845	<i>R. forbesi</i>	CNAR	El negro 6km SE las Vigas, Veracruz

Etiqueta	Especie	Fuente	Localidad
INECOL/MTOS	<i>R. forbesi</i>	GBIF	5.3 km al noreste de Atzalan
JCSG 127	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Cumbre de Reyes, Los Reyes, Veracruz
JCSG 197	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Xalapa, Veracruz
JCSG 326	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Palo Verde, Nogales, Veracruz
JCSG 86	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Finca Santa Martha, Los Reyes, Veracruz
KU 23963	<i>R. forbesi</i>	Myers, 1974	4 km. W Tlapacoyan, 1700 ft
KU 26733	<i>R. forbesi</i>	Myers, 1974	Las Vigas, Veracruz
LOR 111	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Finca Santa Martha, Los Reyes, Veracruz
LOR 120	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Finca Santa Martha, Los Reyes, Veracruz
MZFC 5134	<i>R. forbesi</i>	MZFC	8Km NE Xalapa,S Banderillo R."El Álamo", Veracruz
RICB 188	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Sendero ecoturístico "Palo Verde", Nogales, Veracruz
UF 105598	<i>R. forbesi</i>	Vernet/GBIF	Sin información
UMMZ 89378	<i>R. forbesi</i>	Myers, 1974	15 km. N Jalapa
UMMZ 89379	<i>R. forbesi</i>	Myers, 1974	15 km. N Jalapa
UMMZ 89380	<i>R. forbesi</i>	Myers, 1974	15 km. N Jalapa
UOGV 3025	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	La joya, Acajete, Veracruz
UOGV 3026	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Los reyes, Veracruz
UOGV 3058	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Finca Santa Martha, Los Reyes, Veracruz
UOGV 3068	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Finca Santa Martha, Los Reyes, Veracruz
UOGV 3939	<i>R. forbesi</i>	Trabajo de campo	Koyomitla, Tequila, Veracruz
USNM 110364	<i>R. forbesi</i>	Smith, 1942	Tequeyutepec, 7 miles west of Xalapa, Veracruz
USNM 110365	<i>R. forbesi</i>	Smith, 1942	Tequeyutepec, 10 miles NE of Xalapa, Veracruz
USNM 29124	<i>R. forbesi</i>	Smith, 1942	Probably near Orizaba, Veracruz
AMNH 89618	<i>R. macdougalli</i>	Myers, 1974	Yelagago, Sierra Madre Sur, northern part of the Cerro Zempoaltepec ridge
CNAR 19777	<i>R. macdougalli</i>	CNAR	Primero de 5, Ejido, faldas del volcán San Martín Tuxtla
CNAR 23235	<i>R. macdougalli</i>	CNAR	Sin información
CNAR 23692	<i>R. macdougalli</i>	GBIF	Miguel Hidalgo
CNAR 23752	<i>R. macdougalli</i>	GBIF	Volcán San Martín

Etiqueta	Especie	Fuente	Localidad
CNAR 25086	<i>R. macdougalli</i>	CNAR	Sin información
MZFC 7380	<i>R. macdougalli</i>	MZFC	Sierra Juarez, 19.7 mi S San Mateo Yetla
MZFC 9946	<i>R. macdougalli</i>	Ramirez-Bautista et al., 1998	San Martín Caballero, Oaxaca
MZFC 9947	<i>R. macdougalli</i>	Ramirez-Bautista et al., 1998	San Martín Caballero, Oaxaca
Naturalista 1773322	<i>R. macdougalli</i>	Naturalista/escalante-pasos	2 km N Santiago Tuxtla, Veracruz
Naturalista 4195160	<i>R. macdougalli</i>	Naturalista/cotonpinto	near N Catemaco, Veracruz
Naturalista 4715866	<i>R. macdougalli</i>	Naturalista/danieldorantes7	1 km W Catemaco, Veracruz
UCM 41189	<i>R. macdougalli</i>	Ramirez-Bautista et al., 1998	Vista Hermosa, Comaltepec, Oaxaca, 50 km NW Yelagago
UCM 44517	<i>R. macdougalli</i>	Vernet/GBIF	Vista Hermosa, Comaltepec, Oaxaca, 50 km NW Yelagago
UCM 49354	<i>R. macdougalli</i>	Vernet/GBIF	Vista Hermosa, Comaltepec, Oaxaca, 50 km NW Yelagago
UCM 52493	<i>R. macdougalli</i>	Ramirez-Bautista et al., 1998	Vista Hermosa, Comaltepec, Oaxaca, 50 km NW Yelagago
UCM 52669	<i>R. macdougalli</i>	Ramirez-Bautista et al., 1998	Vista Hermosa, Comaltepec, Oaxaca, 50 km NW Yelagago
UIMNH 37163	<i>R. macdougalli</i>	Myers, 1974	No specific locality (Chiapas or Oaxaca)
UIMNH 3775	<i>R. macdougalli</i>	Smith & Langebartel, 1949	near Buena Vista, at crest of Sierra Madre, north of Rio Grande, Oaxaca
UNAM-LT 3571	<i>R. macdougalli</i>	Pérez-Higareda et al., 2002	western slope of San Martín Tuxtla volcano, Veracruz
UOGV 2091	<i>R. macdougalli</i>	MZFC/Trabajo de campo	Totontepec
UOGV 4130	<i>R. macdougalli</i>	Trabajo de campo	Ejido Miguel Hidalgo y Costilla, San Andres Tuxtla, Veracruz
AEVB 453	<i>R. marcellae</i>	Trabajo de campo	La silleta, Xilitla, San Luis Potosí
AEVB 455	<i>R. marcellae</i>	Trabajo de campo	La silleta, Xilitla, San Luis Potosí
CIG 1381	<i>R. marcellae</i>	HerpMex	cerca de Hueyapan, Puebla
CNAR 6895	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	Tepango de Rodríguez, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	San Miguel Tzinacapan, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Atecomol, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Atepolihui, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Octimaxal Sur, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Coyoxochico, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	San Andrés Tzicuilan, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Chichicazapan, Cuetzalan, Puebla

Etiqueta	Especie	Fuente	Localidad
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Cascadas Las brisas, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Cuichat, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Xalpanat, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	San Fermín, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Vista Hermosa, Cuetzalan, Puebla.
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Xocoyolo, Cuetzalan, Puebla.
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Barranca Lapolate, Cuetzalan, Puebla
EBUAP	<i>R. marcellae</i>	LCM	Río Apulco en Xocoyolo, Cuetzalan, Puebla
EBUAP 1133	<i>R. marcellae</i>	Canseco-Marquez, 2000	Xalpanat, Cuetzalan, Puebla
EBUAP 1582	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	Xalpanat, E of Cuetzalan, Puebla
EBUAP 1592	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	4km SE San Miguel Tzinacapan, Cuetzalan, Puebla
EBUAP 1593	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	Aprox 150 m Oeste villa Hermosa, Cuetzalan, Puebla
LSU 270	<i>R. marcellae</i>	Taylor, 1949	6 km E Xilitla, San Luis Potosí
MZFC 24585	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	Xocayucan, Tlatlauquitepec, Puebla
MZFC 31339	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	Meztitlan, Hidalgo
MZFC 5315	<i>R. marcellae</i>	LCM	Cerca de Tepango de Rodríguez, Puebla.
MZFC 5324	<i>R. marcellae</i>	Nieto-Montes de Oca & Mendelson III, 1997	25Km NE Zacatlán, Zaragoza-Huachinango road, Puebla
MZFC 5868	<i>R. marcellae</i>	Hernández-García & Mendoza-Quijano, 1994	5.3 km E Tlanchinol, Arroyo de Apatlantzol, Hidalgo
MZfZ 3730	<i>R. marcellae</i>	García-Vázquez et al., 2018	Finca Santa Mónica, Xilitla, San Luis Potosí
MZfZ 3731	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	Hueyapan, Puebla
MZfZ 3732	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	San Nicolasillo, Chontla, Veracruz
MZfZ 3733	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	Pahuatlan, Puebla
MZfZ-IMG 181	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	La silleta, Xilitla, San Luis Potosí
MZfZ-IMG 182	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	La silleta, Xilitla, San Luis Potosí
MZfZ-IMG 183	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	Tlanchinol, Hidalgo
Naturalista 18035784	<i>R. marcellae</i>	Naturalista/ecochavos_aguazarca	Jalpan, Xilitla
UAEH	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	Xilipa, Tepehuacán de Guerrero
UOGV 3497	<i>R. marcellae</i>	Trabajo de campo	Ejido de Oxpantla, Hueyatlapa, Tianguistengo, Hidalgo

Etiqueta	Especie	Fuente	Localidad
UOGV 3991	<i>R. marcellae</i>	Trabajo de campo	Ejido de Oxpantla, Hueyatlapa, Tianguistengo, Hidalgo
UOGV 3992	<i>R. marcellae</i>	Trabajo de campo	Ejido de Oxpantla, Hueyatlapa, Tianguistengo, Hidalgo
UOGV 4000	<i>R. marcellae</i>	Trabajo de campo	Santa Mónica, Tianguistengo, Hidalgo
UOGV 4008	<i>R. marcellae</i>	Trabajo de campo	Ejido de Oxpantla, Hueyatlapa, Tianguistengo, Hidalgo
UOGV 4575	<i>R. marcellae</i>	Trabajo de campo	Ejido de Oxpantla, Hueyatlapa, Tianguistengo, Hidalgo
UTA 53042	<i>R. marcellae</i>	Sánchez-García et al., 2019	Municipalidad Tlanchinol: La Cabana
UTA R-12409	<i>R. marcellae</i>	LCM	4.5 km NE Tlanchinol, Hidalgo.
UTA R-12410	<i>R. marcellae</i>	Nieto-Montes de Oca & Mendelson III, 1997	4.5 km NE Tlanchinol, Hidalgo
UTA R-12411	<i>R. marcellae</i>	Nieto-Montes de Oca & Mendelson III, 1997	4.5 km NE Tlanchinol, Hidalgo
UTA R-12412	<i>R. marcellae</i>	Nieto-Montes de Oca & Mendelson III, 1997	4.5 km NE Tlanchinol, Hidalgo
UTA R-12413	<i>R. marcellae</i>	Nieto-Montes de Oca & Mendelson III, 1997	4.5 km NE Tlanchinol, Hidalgo
UTA R-12414	<i>R. marcellae</i>	Nieto-Montes de Oca & Mendelson III, 1997	4.5 km NE Tlanchinol, Hidalgo
UTA R-12415	<i>R. marcellae</i>	Nieto-Montes de Oca & Mendelson III, 1997	4.5 km NE Tlanchinol, Hidalgo
UTA R-12416	<i>R. marcellae</i>	Nieto-Montes de Oca & Mendelson III, 1997	4.5 km NE Tlanchinol, Hidalgo

13.2 Anexo 2. Variables morfométricas (mm) de cada ejemplar revisado de *R. cuneata*, *R. forbesi*, *R. macdougalli* y *R. marcellae*.

Ejemplar	Especie	A_cabeza	L_cabeza	Loreal	Rostral	Parietal	Internasal	Frontal	Prefrontal	Supraocular	D_ocular
DGM 52	<i>R. cuneata</i>	3.69	5.19	0.37	1.10	2.82	0.56	1.87	0.89	1.34	1.26
UOGV 3375	<i>R. cuneata</i>	3.88	5.64	0.45	1.16	2.70	0.58	2.07	0.89	1.61	1.20
UOGV 3885	<i>R. cuneata</i>	2.24	3.50	0.31	0.73	1.62	0.38	1.08	0.63	0.97	0.76
AEVB 481	<i>R. forbesi</i>	3.01	3.87	0.33	0.80	1.80	0.40	1.30	0.67	1.23	0.80
IBH 19726	<i>R. forbesi</i>	2.01	3.96	0.29	0.66	1.79	0.29	1.21	0.66	1.06	0.70
IBH 29710	<i>R. forbesi</i>	3.66	6.67	0.32	1.72	3.66	0.65	2.26	1.08	1.72	1.29
IBH 29711	<i>R. forbesi</i>	4.34	7.11	0.48	1.69	3.73	0.36	2.65	1.08	2.05	1.69
IBH 29712	<i>R. forbesi</i>	4.29	6.81	0.33	1.54	3.85	0.33	2.53	0.99	1.98	1.32
IBH 3845	<i>R. forbesi</i>	2.80	4.50	0.30	1.00	1.40	0.45	1.40	0.55	1.10	0.85
JCSG 127	<i>R. forbesi</i>	2.21	3.48	0.30	0.74	1.77	0.37	1.10	0.63	1.05	0.74

Ejemplar	Especie	A_cabeza	L_cabeza	Loreal	Rostral	Parietal	Internasal	Frontal	Prefrontal	Supraocular	D_ocular
JCSG 326	<i>R. forbesi</i>	2.54	3.44	0.27	0.77	1.57	0.40	1.12	0.58	0.96	0.61
JCSG 86	<i>R. forbesi</i>	4.20	3.95	0.52	1.58	3.01	0.60	2.48	1.15	2.04	1.43
LOR 111	<i>R. forbesi</i>	6.21	3.56	0.33	1.20	3.41	0.67	2.20	0.95	1.83	1.20
LOR 120	<i>R. forbesi</i>	4.70	6.27	0.42	1.39	3.76	0.66	2.51	0.96	1.85	1.48
RICB 188	<i>R. forbesi</i>	2.34	3.78	0.29	0.94	1.88	0.46	1.43	0.75	1.11	0.77
UOGV 3025	<i>R. forbesi</i>	1.12	1.80	0.12	0.42	0.89	0.18	0.61	0.32	0.54	0.38
UOGV 3026	<i>R. forbesi</i>	3.04	4.69	0.31	1.02	2.26	0.49	1.48	0.65	1.10	0.36
UOGV 3058	<i>R. forbesi</i>	4.63	7.12	0.48	1.54	3.63	0.71	2.74	1.13	1.99	1.68
UOGV 3068	<i>R. forbesi</i>	3.80	6.21	0.37	1.33	3.17	0.50	2.18	0.98	1.72	1.36
UOGV 3939	<i>R. forbesi</i>	1.98	3.38	0.27	0.79	1.78	0.40	1.21	0.64	1.01	0.70
IBH 19777	<i>R. macdougalli</i>	2.40	3.88	0.22	0.77	1.91	0.38	1.26	0.60	0.87	0.66
IBH 23235	<i>R. macdougalli</i>	2.65	4.44	0.26	0.90	2.12	0.37	1.43	0.69	1.27	0.90
IBH 25086	<i>R. macdougalli</i>	2.47	3.44	0.27	0.70	1.88	0.86	1.24	0.59	0.91	0.86
MZFC 07380	<i>R. macdougalli</i>	3.54	4.48	0.33	1.02	2.18	0.47	1.51	0.76	1.16	0.98
UOGV 2091	<i>R. macdougalli</i>	3.42	4.61	0.33	0.92	2.30	1.09	1.52	0.70	1.24	0.86
UOGV 4130	<i>R. macdougalli</i>	3.65	5.66	0.34	1.03	2.26	0.50	1.58	0.78	1.29	0.99
AEVB 453	<i>R. marcellae</i>	2.57	3.76	0.28	0.80	1.72	0.37	1.23	0.62	1.00	0.69
AEVB 455	<i>R. marcellae</i>	2.47	3.94	0.34	0.93	1.92	0.44	1.38	0.75	1.08	0.74
ANMO 4339	<i>R. marcellae</i>	3.63	5.72	0.43	1.21	2.83	0.60	2.02	0.86	1.41	1.19
EBUAP 1582	<i>R. marcellae</i>	3.06	5.07	0.37	1.15	2.68	0.43	1.95	0.85	1.42	1.03
EBUAP 1592	<i>R. marcellae</i>	2.08	3.81	0.29	0.74	1.87	0.46	1.15	0.68	0.99	0.78
EBUAP 1593	<i>R. marcellae</i>	2.32	4.22	0.41	0.86	2.23	0.44	1.54	0.69	1.16	0.81
IBH 6895	<i>R. marcellae</i>	4.10	5.81	0.29	1.52	3.24	0.48	1.62	1.05	1.71	1.24
JCSG 22	<i>R. marcellae</i>	1.41	2.10	0.20	0.51	1.00	0.24	0.75	0.39	0.59	0.43
MZFC 24585	<i>R. marcellae</i>	4.33	6.69	0.45	1.60	3.55	0.66	2.29	0.96	1.77	1.27
MZFC 31339	<i>R. marcellae</i>	2.59	4.25	0.35	0.35	2.02	0.15	1.37	0.68	1.07	0.69
RICB 415	<i>R. marcellae</i>	1.16	2.01	0.20	0.43	1.00	0.33	0.66	0.36	0.55	0.17
UAEH	<i>R. marcellae</i>	2.55	3.51	0.24	0.77	1.61	0.37	1.24	0.58	0.96	0.75

Ejemplar	Especie	A_cabeza	L_cabeza	Loreal	Rostral	Parietal	Internasal	Frontal	Prefrontal	Supraocular	D_ocular
UOGV 3497	<i>R. marcellae</i>	2.80	4.16	0.35	0.92	1.89	0.45	1.36	0.75	1.08	0.76
UOGV 3991	<i>R. marcellae</i>	3.80	6.55	0.43	1.28	3.69	0.63	2.51	1.10	1.88	1.33
UOGV 3992	<i>R. marcellae</i>	3.60	6.75	0.45	1.40	3.52	0.71	2.49	0.98	1.83	1.45
UOGV 4000	<i>R. marcellae</i>	3.16	4.73	0.33	0.99	2.40	0.42	1.61	0.78	1.25	0.95
UOGV 4008	<i>R. marcellae</i>	3.79	6.04	0.47	1.28	3.45	0.59	2.33	1.03	1.79	1.34

13.3 Anexo 3. Proporción en porcentaje del largo de la cola (LC) entre el largo hocico-cloaca (LHC) y caracteres merísticos de cada ejemplar revisado morfológicamente.

Ejemplar	Especie	SLV	LC	LC/SLV	Ventrales	Subcaudales	Supralabiales	Infralabiales	Subpreoculares
CHCIB 4284	<i>R. cuneata</i>	267	139.5	34.3%	158	101	8,8	10,10	1,1
DGM 52	<i>R. cuneata</i>	150	74	49.3%	145	62	8,8	9,9	0,1
EBUAP 2262	<i>R. cuneata</i>	326.2	180.1	35.6%	155	106	8,8	10,10	1,1
TCWC 57933	<i>R. cuneata</i>	180	96	34.8%	?	?	?	?	?
UAZ 26580	<i>R. cuneata</i>	339	175	34.7%	153	95	9,9	9,10	0,0
UMMZ 128998	<i>R. cuneata</i>	134	70	34.3%	153	115	8,8	10,10	1,1
UOGV 3375	<i>R. cuneata</i>	146	74	50.7%	154	109	8,8	10,10	1,1
UOGV 3885	<i>R. cuneata</i>	372	92	24.7%	162	47	8,8	10,10	1,1
AEVB 481	<i>R. forbesi</i>	251	95	37.8%	142	64	8,8	10,10	1,1
IBH 19726	<i>R. forbesi</i>	273	125	45.8%	146	46	8,8	9,9	1,1
IBH 29710	<i>R. forbesi</i>	93	32	34.4%	135	77	8,9	9,9	1,1
IBH 29711	<i>R. forbesi</i>	83	36	43.4%	138	60	8,8	9,9	1,1
IBH 29712	<i>R. forbesi</i>	91	34	37.4%	130	67	8,8	9,9	1,1
IBH 29713	<i>R. forbesi</i>	?	?	?	?	?	8,8	9,9	1,1
IBH 3845	<i>R. forbesi</i>	200	73	36.5%	133	65	8,8	9,10	1,1
JCSG 127	<i>R. forbesi</i>	271	92	33.9%	146	61	8,9	10,10	1,1
JCSG 326	<i>R. forbesi</i>	305	105	34.4%	153	62	8,8	10,10	1,1

Ejemplar	Especie	SLV	LC	LC/SLV	Ventrales	Subcaudales	Supralabiales	Infralabiales	Subpreoculares
JCSG 86	<i>R. forbesi</i>	93	29	31.2%	139	58	8,8	9,9	1, 1
LOR 111	<i>R. forbesi</i>	105	31	29.5%	145	62	8,8	10,10	1,1
LOR 120	<i>R. forbesi</i>	93	33	35.5%	146	69	8,8	10,10	1,1
RICB 188	<i>R. forbesi</i>	215	82	38.1%	143	68	8,8	10,9	1,1
UOGV 3025	<i>R. forbesi</i>	307	94	30.6%	150	57	8,8	8,9	1,1
UOGV 3026	<i>R. forbesi</i>	157	60	38.2%	140	63	8,8	10,10	1,1
UOGV 3058	<i>R. forbesi</i>	90	35	38.9%	140	70	9,8	10,10	1,1
UOGV 3068	<i>R. forbesi</i>	103	33	32.0%	143	60	8,8	10,9	0,0
UOGV 3939	<i>R. forbesi</i>	278	96	34.5%	147	60	8,8	10,10	1,1
IBH 19777	<i>R. macdougalli</i>	183	77	42.1%	126	59	8,8	8,8	1,1
IBH 23235	<i>R. macdougalli</i>	189	?	?	119	?	8,8	9,9	1,1
IBH 25086	<i>R. macdougalli</i>	186	?	?	130	?	8,8	9,9	1,1
MZFC 07380	<i>R. macdougalli</i>	215	105	48.8%	127	68	8,8	9,9	1,1
UIMNH 3775	<i>R. macdougalli</i>	188	104	35.6%	119	74	8,8	10,10	1,1
UNAM-LT 3571	<i>R. macdougalli</i>	?	?	?	127	56	8,8	8,8	1,1
UOGV 2091	<i>R. macdougalli</i>	162	59	36.4%	145	62	8,?	9,?	0,0
UOGV 4130	<i>R. macdougalli</i>	152	74	48.7%	124	69	8,8	8,8	0,1
AEVB 453	<i>R. marcellae</i>	316	135	42.7%	139	74	8,8	10,10	0,1
AEVB 455	<i>R. marcellae</i>	271	129	47.6%	135	75	8,8	10,10	0,1
ANMO 4339	<i>R. marcellae</i>	142	73	51.4%	139	75	8,8	10,10	1,1
EBUAP 1582	<i>R. marcellae</i>	140	68	48.6%	125	73	8,8	9,9	1,1
EBUAP 1592	<i>R. marcellae</i>	223	75	33.6%	136	50	8,8	9,9	1,1
EBUAP 1593	<i>R. marcellae</i>	202	94	46.5%	130	67	?,8	?,10	1,1
IBH 6895	<i>R. marcellae</i>	105	43	41.0%	130	70	8,8	10,10	1, 0
JCSG 22	<i>R. marcellae</i>	197	92	46.7%	130	71	8,9	10,10	1,1
LSUMZ	<i>R. marcellae</i>	195	95	32.8%	128	77	8,8	9,9	1,1
UTA R-12410	<i>R. marcellae</i>	89	40	31.0%	127	78	8,8	9,9	0,1
UTA R-12411	<i>R. marcellae</i>	100	39	28.1%	134	70	8,8	10,10	0,1

Ejemplar	Especie	SLV	LC	LC/SLV	Ventrales	Subcaudales	Supralabiales	Infralabiales	Subpreoculares
UTA R-12412	<i>R. marcellae</i>	94	37	28.2%	132	69	8,8	10,10	0,0
UTA R-12413	<i>R. marcellae</i>	95	41	30.2%	133	72	8,8	10,10	1,2
UTA R-12414	<i>R. marcellae</i>	95	39	29.1%	130	69	8,8	10,9	0,0
UTA R-12415	<i>R. marcellae</i>	103	39	27.5%	137	70	8,8	10,9	1,1
UTA R-12416	<i>R. marcellae</i>	105	41	28.1%	136	71	8,8	10,9	1,1
MZFC 5324	<i>R. marcellae</i>	229	116	50.7%	129	71	8,8	10,10	0,1
MZFC 5868	<i>R. marcellae</i>	208	96	31.6%	138	73	8,8	9,9	1,1
MZFC 24585	<i>R. marcellae</i>	96	41	42.7%	131	74	8,8	10,10	1,1
MZFC 31339	<i>R. marcellae</i>	212	90	42.5%	135	69	8,8	10,10	0,0
RICB 415	<i>R. marcellae</i>	270	125	46.3%	132	71	8,8	10,10	1,1
UAEH	<i>R. marcellae</i>	295	133	45.1%	145	72	8,8	10,10	0,0
UOGV 3497	<i>R. marcellae</i>	280	133	47.5%	130	75	8,8	10,10	1,1
UOGV 3991	<i>R. marcellae</i>	104	43	41.3%	137	72	8,8	10,10	1,1
UOGV 3992	<i>R. marcellae</i>	107	41	38.3%	134	66	8,8	10,10	1,0
UOGV 4000	<i>R. marcellae</i>	185	93	50.3%	131	79	8,8	10,10	1,1
UOGV 4008	<i>R. marcellae</i>	105	38	36.2%	138	66	8,8	10,10	0,0

13.4 Anexo 4. Caracteres cualitativos de cada ejemplar disponible, codificados en estados de carácter, de acuerdo con la sección de Metodología.

Ejemplar	Especie	Collar	L. vertebral	Pos. L. lateral	Ancho L. lateral	Vermiculaciones
CHCIB 4284	<i>R. cuneata</i>	5	3	1	?	?
DGM 52	<i>R. cuneata</i>	5	3	1	2	2
EBUAP 2262	<i>R. cuneata</i>	5	3	1	?	?
UOGV 3375	<i>R. cuneata</i>	5	3	1	1	2
2	<i>R. cuneata</i>	5	3	1	2	2
AEVB 481	<i>R. forbesi</i>	2	1	1	3	2
IBH 19726	<i>R. forbesi</i>	2	?	1	1	2

Ejemplar	Especie	Collar	L. vertebral	Pos. L. lateral	Ancho L. lateral	Vermiculaciones
IBH 29710	<i>R. forbesi</i>	2	2	1	3	2
IBH 29711	<i>R. forbesi</i>	2	2	1	3	2
IBH 29712	<i>R. forbesi</i>	2	2	1	3	2
IBH 29713	<i>R. forbesi</i>	3	1	1	3	2
IBH 3845	<i>R. forbesi</i>	2	2	1	1	2
JCSG 127	<i>R. forbesi</i>	2	1	1	3	2
JCSG 326	<i>R. forbesi</i>	3	2	1	1	2
JCSG 86	<i>R. forbesi</i>	3	2	1	2	1
LOR 111	<i>R. forbesi</i>	3	2	1	2	2
LOR 120	<i>R. forbesi</i>	2	1	1	2	2
RICB 188	<i>R. forbesi</i>	1	2	1	3	2
UOGV 3025	<i>R. forbesi</i>	1	1	2	2	2
UOGV 3026	<i>R. forbesi</i>	1	1	1	1	2
UOGV 3058	<i>R. forbesi</i>	3	2	1	3	1
UOGV 3068	<i>R. forbesi</i>	3	1	1	3	2
UOGV 3939	<i>R. forbesi</i>	2	1	1	1	2
IBH 19777	<i>R. macdougalli</i>	1	1	1	1	2
IBH 23235	<i>R. macdougalli</i>	1	1	1	2	2
IBH 25086	<i>R. macdougalli</i>	1	1	1	2	2
MZFC 07380	<i>R. macdougalli</i>	2	1	2	2	2
UNAM-LT 3571	<i>R. macdougalli</i>	1	3	?	?	?
UOGV 2091	<i>R. macdougalli</i>	2	1	1	1	2
UOGV 4130	<i>R. macdougalli</i>	1	3	1	2	2
AEVB 453	<i>R. marcellae</i>	4	1	1	1	2
AEVB 455	<i>R. marcellae</i>	2	1	1	1	2
ANMO 4339	<i>R. marcellae</i>	4	1	1	2	1
EBUAP 1582	<i>R. marcellae</i>	3	1	2	1	2
EBUAP 1592	<i>R. marcellae</i>	2	1	1	3	2

Ejemplar	Especie	Collar	L. vertebral	Pos. L. lateral	Ancho L. lateral	Vermiculaciones
EBUAP 1593	<i>R. marcellae</i>	1	1	2	2	2
IBH 6895	<i>R. marcellae</i>	3	1	1	2	2
JCSG 22	<i>R. marcellae</i>	4	1	2	1	1
LCM 1322	<i>R. marcellae</i>	3	1	1	2	2
MZFC 24585	<i>R. marcellae</i>	3	1	1	3	2
MZFC 31339	<i>R. marcellae</i>	4	1	1	2	1
RICB 415	<i>R. marcellae</i>	4	1	2	1	2
UAEH	<i>R. marcellae</i>	2	1	1	2	2
UOGV 3497	<i>R. marcellae</i>	2	1	1	1	2
UOGV 3991	<i>R. marcellae</i>	2	1	1	1	1
UOGV 3992	<i>R. marcellae</i>	4	1	1	1	2
UOGV 4000	<i>R. marcellae</i>	2	1	1	1	1
UOGV 4008	<i>R. marcellae</i>	4	1	1	2	2