

00377

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

**“FILOGENIA DE LAS LAGARTIJAS DEL GÉNERO  
*Xenosaurus* PETERS (SAURIA: XENOSAURIDAE)  
BASADA EN MORFOLOGÍA EXTERNA”**

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

**LUIS CANSECO MÁRQUEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA

MÉXICO, D. F.

MAYO, 2005



m343838

COORDINACIÓN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Autorización para el ingreso de estudiantes de la  
UNAM a través del programa de ingreso al  
posgrado en Ciencias Biológicas.  
NOMBRE Luis Canseco Márquez

FECHA 3/mayo/2005  
FIRMA

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de marzo del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del(a) alumno(a) **Canseco Márquez Luis** con número de cuenta **99809748** con la tesis titulada: "**Filogenia de las lagartijas del género *Xenosaurus* Peters (Sauria: Xenosauridae) basada en morfología externa**", bajo la dirección del(a) **Dr. Oscar A. Flores Villela**.

Presidente:	Dr. Adrián Nieto Montes de Oca
Vocal:	Dra. Virginia León Rêgagnon
Secretario:	Dr. Oscar A. Flores Villela
Suplente:	Dra. Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea
Suplente:	Dra. Marisol Montellano Ballesteros

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 18 de abril del 2005

Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Por su ayuda durante el posgrado,  
a los miembros de mi comité tutorial:

Dr. Oscar Alberto Flores Villela

Dra. Marisol Montellano Ballesteros

Dr. Adrián Nieto Montes de Oca

Con mucho cariño a mi papas Alfonso y Griselda,  
por tener su cariño y apoyo

A mis hermanos Eduardo, Enrique, Jesús Adrián y Luz María

A mi esposa Guadalupe, por estar conmigo siempre

A mi segunda familia (Gutiérrez Mayén)

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Oscar A. Flores Villela, quién además de haber sido mi director, ha sido siempre un excelente amigo, te agradezco todo tus enseñanzas, el apoyo y la confianza que has depositado en mí. A pesar del tiempo que pasó para finalizar este trabajo, nunca me retiraste tu apoyo y siempre me echaste la mano en todo. 12 años de convivencia, en todos estos años he aprendido muchas cosas tuyas. Gracias por permitirme colaborar contigo y sobre todo gracias por permitirme ser tu amigo.

A los miembros del jurado Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, Dra. Virginia León Regagnon, Dra. Irene Goyenechea y Marisol Montellano por haber revisado este trabajo y por aportar valiosos comentarios al mismo.

Al Dr. Adrián Nieto, otra de las personas valiosas que también ha tenido mucha influencia en mi formación académica y a quien considero también un excelente amigo, gracias por tu ejemplo y por brindarme herramientas y conocimientos y la oportunidad de trabajar con personas de gran calidad académica y humana.

A los curadores de las siguientes colecciones por facilitarnos ejemplares depositados en las colecciones a su cargo: Colección Nacional de anfibios y reptiles, UNAM (CNAR), Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, Veracruz (UNAM-LT), Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Puebla (EBUAP), Colegio de la Frontera Sur, Chiapas (CFSHER) University of Texas, Arlington, USA (UTA), University of Illinois, USA (UIMNH), University of Colorado (UCM).

A lo largo de todos estos años he acumulado muchos amigos, que de alguna manera han influido en mi formación. La convivencia con todos ellos ha sido siempre algo muy especial. Aunque varios de ellos están lejos, siempre están presente en mi, ya que los buenos amigos, nunca se olvidan:

Alejandro, Adriana, Carmen, Alberto (chiquis) y Enrique, mis mejores amigos de la licenciatura, aun los tengo presentes.

A la banda de herpetólogos del Museo: Itzel, Uri, Mundo, Beto, Norma, Carlitos, Edna, Ma. Elena, Gastón, Lety, Estrella, Manuel (champoton, aunque no eres herpetólogo, ya te hemos adoptado), Hugo Rivas (a pesar de ya no estar en el Museo). A la otra banda del Museo: Rox, Angie, Hector, Marilú, Armando, Ismael, Olivia, Sami, Ale Gordillo, Gaby e Isabel. Porque juntos convivimos cotidianamente todas las alegrías que cada uno de ustedes tiene.

Mis grandes amigos que me han apoyado y me alentaron para poder finalizar: Uri, Itzel, Norma, Rosa, Carlitos, Beto, Rox, Angie y Esperanza. Gracias amigos, los quiero mucho.

A toda la herpetobanda de Puebla con quienes en mis fines de semana en el laboratorio de Herpetología y en las salidas de campo convivimos y compartimos bonitos momentos: Co,

Tania, Daniel (El Curi), Dulce, Yoazim, David, Joel, Ricardo Luria, Roberto, Juan, José Luis, Mimi, Mary, Cheli y Judith. Amigos, también quiero compartir este logro con Ustedes.

Parte de este trabajo fue realizado bajo el apoyo del CONACYT dentro del proyecto "Taxonomía, filogenia y biogeografía del género *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae)".

No puedo olvidar el agradecer a las personas que mas he querido, mis papas, por todo el cariño que me han brindado y sobre todo por darme la vida.

A mis hermanos por compartir muchas alegrías y tristezas.

Un agradecimiento muy especial a mi esposa Guadalupe, por estar siempre conmigo en las buenas y en las malas, por ayudarme siempre a salir adelante, porque cuando he sentido que estoy cayendo, tu siempre has estado ahí para no dejar que eso suceda. Gracias por brindarme tu cariño y tu amor. Te quiero mucho. Este logro también es tuyo.

A mi segunda familia (Gutiérrez Mayén) por soportarme todos los días, y además por haberme aceptado como parte de ellos.

A todas aquellas personas que en este momento escapan a mi memoria.

**ÍNDICE**

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
HISTORIA TAXONÓMICA DEL GÉNERO <i>XENOSAURUS</i>	3
DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT	6
OBJETIVOS	10
MÉTODOS	10
REVISIÓN DE EJEMPLARES	10
ANÁLISIS FILOGENÉTICO	11
SELECCIÓN DE TAXONES TERMINALES	12
SELECCIÓN DEL GRUPO EXTERNO	12
CONCEPTO DE ESPECIE	12
CARACTERES MORFOLÓGICOS	13
RESULTADOS	18
DISCUSIÓN	23
STATUS DE LAS SUBESPECIES DE <i>XENOSAURUS GRANDIS</i>	24
IMPLICACIONES BIOGEOGRÁFICAS	28
CONSERVACIÓN	33
CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS	34
CONCLUSIONES	36
ANEXO 1	37
ANEXO 2	38
ANEXO 3	67
LITERATURA CITADA	73

**RESUMEN**

Con el objetivo de proponer una hipótesis filogenética de relaciones entre las diferentes especies y subespecies del género, se revisaron un total de 20 caracteres morfológicos en 154 ejemplares de todas las especies reconocidas en el género, incluyendo los holotipos de tres de ellas; asimismo, se consideraron dos especies que aún no han sido descritas. La hipótesis filogenética generada, muestra que el género *Xenosaurus* conforma un grupo monofilético, sin embargo las subespecies de *Xenosaurus grandis* no. Se presentan tres clados en el cladograma, el clado 1 está conformado por *X. newmanorum* y *X. platyceps*, y estos son basales al resto de las especies. En el clado 2, aunque no está completamente resuelto, se encuentran en la rama basal *X. g. arboreus* como especie hermana de *Xenosaurus* sp. (Juárez), *X. g. sanmartinensis*, *X. g. grandis* y *X. g. rackhami*. Finalmente el clado 3, aunque tampoco presenta definición en la base, se encuentra constituido por *X. phalaroanthereon*, *X. g. agrenon* como especie hermana de *X. penai* y *Xenosaurus* sp. (Pápalo) como especie hermana de *X. rectocollaris*. Debido al aislamiento geográfico y a que las diferentes subespecies son diagnosticables, y considerando el concepto filogenético de especie, todas las subespecies de *Xenosaurus grandis* son consideradas como especies, a excepción de *X. g. sanmartinensis* la cual es sinonimizada con *X. g. rackhami*. Las relaciones filogenéticas propuesta es congruente con la distribución geográfica de las especies, el clado 1 corresponde a las especies nortefías, las cuales se localizan en el norte de la Sierra Madre Oriental, el clado 2 corresponde a aquellas especies que se distribuyen por la Vertiente del Golfo y finalmente el clado 3 corresponde a las especies que se distribuyen por la Vertiente del Pacífico.

## INTRODUCCIÓN

Originalmente la familia Xenosauridae estaba representada por dos géneros vivientes, *Xenosaurus* y *Shinisaurus*, este último, habitante endémico de una pequeña área en el sur de China. Sin embargo, Quixiong *et al.* (1984), mencionaron que las relaciones entre *Xenosaurus* y *Shinisaurus* eran discutibles. Estos autores evaluaron el *status* taxonómico de *Shinisaurus crocodilurus* basándose en caracteres osteológicos; *Shinisaurus* posee características más primitivas que *Xenosaurus*, y sugirieron que *Shinisaurus* debería ser ubicado en una familia aparte denominada Shinosauridae. Asimismo, mencionaron que este género se encuentra más relacionado con la familia Anguidae, sin embargo esta sugerencia no fue considerada por quienes trabajaban filogenia de lagartijas (Estes y Pregil, 1988).

No obstante lo anterior, Estes *et al.* (1988) sugirieron que la hipótesis de monofilia de la familia Xenosauridae estaba soportada por 12 sinapomorfias de caracteres osteológicos. Fue hasta recientemente que Macey *et al.* (1999) y Townsend *et al.* (2004) comprobaron con base en estudios moleculares, que la familia Xenosauridae no es monofilética, por lo que ellos ubican al género *Shinisaurus* en su propia familia, Shinosauridae, quedando representada la familia Xenosauridae por un solo género reciente, *Xenosaurus*.

Dentro del grupo de los Anguimorpha, se encuentra ubicada la familia de lagartijas Xenosauridae (Estes *et al.*, 1988) la cual está representada actualmente por un género viviente: *Xenosaurus*, endémico de México a excepción de una población en Guatemala. El registro fósil indica que existen dos géneros en Norteamérica pertenecientes a la familia

Xenosauridae, *Exostinus* del Río Blanco, en Colorado, E.U., este género se encuentra representado por dos especies: *E. lancensis* del cretácico y *E. serratus* de la mitad del Oligoceno, y el género *Restes* de Wyoming, representado por una sola especie, *R. rugosus* del final del Paleoceno y principios del Eoceno (Gauthier, 1982; Borsuk-Bialynicka, 1986). Borsuk-Bialynicka (1986) indicó que la ausencia de caracteres especializados en la diagnosis de la familia Xenosauridae de los Anguimorpha y el escaso conocimiento del rango de variabilidad de esta familia, dificulta el reconocimiento de sus representantes fósiles.

#### HISTORIA TAXONÓMICA DEL GÉNERO *Xenosaurus*.

Gray describió en 1856 a la especie *Cubina grandis* para la zona de Córdoba, Veracruz. La transferencia de esta especie al género *Xenosaurus* es un tanto controversial y confuso. Los detalles de esta confusión nunca han sido publicados (Smith, com. pers., 2004). En el catálogo de 1845 de las lagartijas del British Museum, Gray creó el género *Cubina* para un grupo de especies de geckos previamente ubicados en el género *Gymnophthalmus*. Este no fue reconocido, y se regresó a la sinonimia de *Gymnodactylus*. En 1856 Gray aparentemente olvidó que ya había propuesto el mismo nombre *Cubina* en 1845 para los geckos, lo propuso nuevamente para la especie *Cubina grandis* (Smith, com. pers., 2004). La segunda propuesta es un homónimo junior de *Cubina* Gray. El siguiente nombre genérico propuesto fue *Xenosaurus fasciatus* Peters (1861). El nombre específico propuesto por Peters, *X. fasciatus*, es un sinónimo junior de *X. grandis* Cope (1866), por lo que se creo la nueva combinación, *Xenosaurus grandis*.

Durante la década de los 40's sólo tres especies de *Xenosaurus* habían sido descritas: *X. grandis* (Cope, 1866), Stuart (1941) describió a *X. rackhami* de la región de Alta Verapaz, Guatemala; ocho años después Taylor (1949) con base en ejemplares recolectados en San Luis Potosí por Robert Newman y Charles Shaw, describió a *X. newmanorum* de la región de Xilitla.

En la década de los 60's Werler y Shannon (1961) describieron una nueva subespecie de *Xenosaurus rackhami* (*X. r. sanmartinensis*) del Volcán de San Martín en los Tuxtlas Veracruz. Estos autores decidieron dejarlas como subespecies de *X. rackhami*, a pesar de que mencionaron que con base en varias similitudes, éstas podrían ser subespecies de *X. grandis*.

Lynch y Smith (1965) consideraron, basándose en dos ejemplares de *X. rackhami*, 32 de *X. grandis*, y en las descripciones de *X. sanmartinensis* y *X. newmanorum*, que éstos eran conespecíficos, ya que *X. grandis* es el más antiguo de los tres, dichos taxones pasaron a ser subespecies de *X. grandis*. En este mismo trabajo, con material que fue recolectado en las exploraciones llevadas a cabo por el botánico Thomas MacDougall en el estado de Oaxaca, describieron a *X. arboreus* de la Sierra Madre en el extremo oriental al norte de Zanatepec, Oaxaca. De esta manera, estos autores reconocieron dos especies dentro del género: *X. arboreus* y *X. grandis*, esta última con cuatro subespecies: *X. g. grandis*, *X. g. newmanorum*, *X. g. rackhami* y *X. g. sanmartinensis*.

La mayor parte de estos taxones fueron descritos en trabajos breves y aislados. En estos trabajos no se realizaron comparaciones detalladas con formas previamente descritas,

debido principalmente al escaso número de ejemplares en museos y colecciones disponibles en el momento (King y Thompson, 1968), por lo que la variación morfológica intraespecífica y las relaciones entre las especies del género permanecieron pobremente entendidas, hasta que se acumularon ejemplares suficientes en las colecciones que permitieron la revisión taxonómica del género por King y Thompson (1968). En este trabajo analizaron la variación morfológica y de coloración de cada especie reconocida, hacen algunos cambios taxonómicos, modificando la clasificación hecha por Lynch y Smith (1965), como es el reconocimiento al nivel de especie de *X. newmanorum*, relegando al nivel de subespecie a *X. arboreus*. Además, describen a *X. platyceps* del suroeste de Tamaulipas, la cual había sido considerada como *X. newmanorum* por Lynch y Smith (1965), y describen también a la subespecie *X. g. agrenon* para el sur de Oaxaca. Hasta este momento, se conocían tres especies de *Xenosaurus*: *X. grandis* con cinco subespecies (*X. g. agrenon*, *X. g. arboreus*, *X. g. grandis*, *X. g. rackhami* y *X. g. sanmartinensis*), *X. newmanorum* y *X. platyceps*.

Posteriormente, Smith e Iverson (1993) describieron a *Xenosaurus rectocollaris* de la región árida del sureste de Puebla en Chapulco. Esta población había sido referida erróneamente por Lara-Góngora (1986) como *X. grandis*. King y Thompson (1968) consideraron que las poblaciones de la Sierra de Juárez y Sierra Mixe de Oaxaca, representan intergrados entre *X. grandis* y *X. rackhami*, asimismo sugirieron que otra población de este género en Acaltepec, Oaxaca, correspondía a una especie nueva, la cual no fue descrita formalmente.

Pérez-Ramos *et al.* (2000), describieron a *Xenosaurus penai* para la Sierra de Malinaltepec en la Sierra Madre del Sur de Guerrero. Originalmente Pérez-Ramos y Saldaña de la Riva (1989), refirieron al ejemplar colectado en aquel momento como miembro del complejo *grandis*.

Posteriormente Nieto-Montes de Oca *et al.* (2001), describieron a *Xenosaurus phalaroenthereon* para Acaltepec en la Sierra Madre del Sur de Oaxaca; esta población ya había sido mencionada por Smith e Iverson (1993) como especie nueva, pero aun no había sido descrita.

#### DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT

La distribución de las especies del género *Xenosaurus* es alopátrida, tiene poblaciones geográficamente aisladas y endémicas a ciertos estados del país. Su distribución abarca diferentes regiones fisiográficas, como son la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre del Sur, la Sierra Norte de Chiapas y la Región del Sureste de México, desde el centro de Tamaulipas hasta Guatemala, en la vertiente del Golfo y desde Guerrero hasta Oaxaca en la Vertiente del Pacífico. En México se encuentra en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Puebla, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Fig. 1). Asimismo la distribución de las especies se encuentra restringida a ciertos sistemas montañosos y no se conoce que existan especies que se encuentren en simpatria. *Xenosaurus platyceps* y *X. newmanorum* se distribuyen en el norte de la Sierra Madre Oriental en los estados de Tamaulipas y San Luis Potosí, respectivamente. En la vertiente del Golfo se encuentra *X. g. grandis*, la cual se conoce de localidades en el centro de Veracruz; *X. g. sanmartinensis* se ha registrado solo para la región de los Tuxtlas en Veracruz; *X. g. rackhami* se conoce para

el sureste de Oaxaca, Chiapas y Guatemala; *X. g. arboreus* se conoce sólo de una pequeña región al sureste de Oaxaca (Lynch y Smith, 1965), a pesar de los esfuerzos que se han hecho por encontrar la población de este taxón, estos han sido en vano, en gran parte debido a lo impreciso que es la descripción de la localidad tipo (“La Cumbre de la Sierra Madre, above Zanatepec, Oaxaca”).

En la región de la Sierra Madre del Sur se distribuyen tres especies, *X. penai* para la Sierra de Malinaltepec (Pérez-Ramos *et al.*, 2000) al este de Guerrero, cerca de los límites con Oaxaca, *X. g. agrenon* es conocida de varias localidades en el estado de Oaxaca y *X. phalaroanthereon* para dos áreas en el estado de Oaxaca. Finalmente en los Valles semiáridos de Tehuacán se encuentra *X. rectocollaris* (Canseco-Márquez *et al.*, 2000 y Lemos-Espinal *et al.*, 2000).

Habitan diversos tipos de vegetación como son bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, chaparrales de encino, bosque de pino-encino, huizachales y matorral xerófilo; en altitudes que van desde los 580 a los 2,600 mts (Cuadro I). Su microhábitat es altamente especializado, habitan en grietas de rocas calizas, así como en grietas y huecos que se forman en los troncos de los árboles, como es el caso de *X. grandis arboreus* (Lynch y Smith, 1965) y algunas poblaciones de *X. g. rackhami* en Chiapas (Álvarez del Toro, 1982; obs. pers.). El acelerado ritmo de deforestación al que están sometidas actualmente las comunidades en donde habitan las especies de *Xenosaurus*, ha producido serias alteraciones en los hábitats, lo cual pone en serio peligro las diferentes poblaciones de estos lacertilios, además de que sólo *X. grandis*, *X. newmanorum* y *X. platyceps* se encuentran como sujetas a protección especial y raras

dentro de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2000. Es por estas razones que es importante tomar medidas de conservación para su protección.

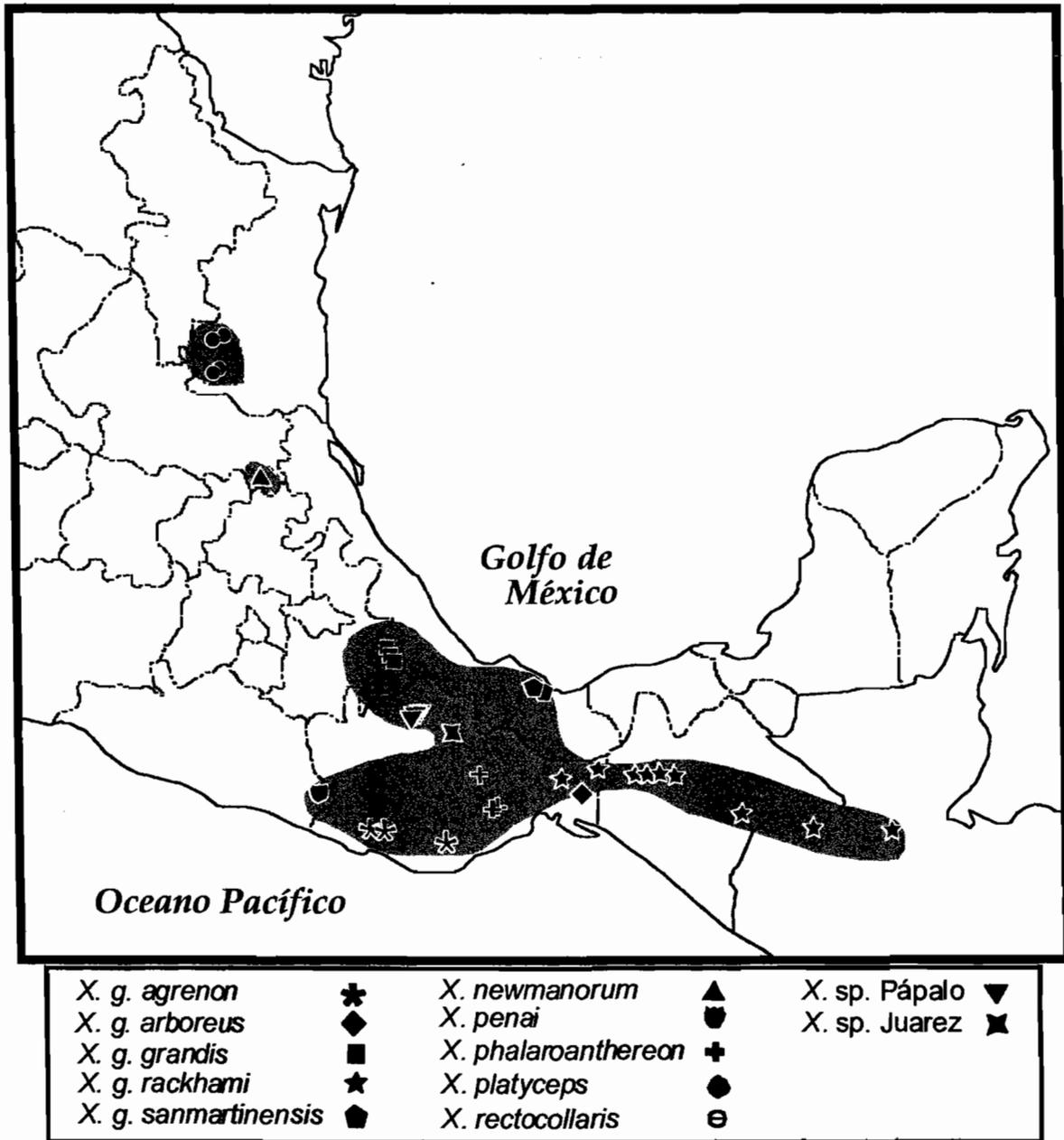


Fig. 1 Distribución geográfica del género *Xenosaurus*.

La historia natural de las diferentes especies del género es poco conocida, aunque recientemente se han llevado a cabo estudios sobre diversos aspectos con relación a la

ecología e historia natural para poblaciones de algunas especies (Ballinger *et al.*, 1995, 2000; Lemos-Espinal *et al.*, 1996, 1997, 1998, 2003a,b; Smith *et al.*, 1997).

Cuadro 1. Distribución ecológica de las especies del género *Xenosaurus*

ESPECIE	ESTADO	TIPO DE VEGETACIÓN	ALTITUD (MTS)
<i>Xenosaurus grandis grandis</i>	Veracruz	Bosque mesófilo, bosque tropical subcaducifolio	1055
<i>X. g. agrenon</i>	Oaxaca	Selva mediana	1000-1470
<i>X. g. arboreus</i>	Oaxaca	Bosque de encino	1364
<i>X. g. rackhami</i>	Oaxaca, Chiapas, Guatemala	Selva alta perennifolia	720-1300
<i>X. g. sanmartinensis</i>	Veracruz	Bosque mesófilo, bosque tropical subcaducifolio	580-1515
<i>X. newmanorum</i>	San Luis Potosí	Bosque mesófilo	800
<i>X. penai</i>	Guerrero	Bosque de pino-encino	1050-1735
<i>X. phalaroanthereon</i>	Oaxaca	Bosque de Encino	1890-2300
<i>X. platyceps</i>	Tamaulipas	Bosque tropical caducifolio; bosque de encino	500-1500
<i>X. rectocollaris</i>	Puebla	Matorral xerófilo	2300-2600
<i>X. sp. 1</i>	Oaxaca: Concepción Pápalo	Bosque de encino	1890-1200
<i>X. sp. 2</i>	Oaxaca: Sierra de Juárez	Bosque mesófilo	1864

A pesar de la revisión taxonómica realizada por King y Thompson (1968) para el género *Xenosaurus*, y de las descripciones de osteología (Barrows y Smith, 1947; Etheridge, 1967; Estes *et al.*, 1988), no se ha realizado ningún estudio en donde se proponga una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas con métodos cladísticos entre las formas actualmente reconocidas dentro del género, asimismo el *status* taxonómico de las subespecies de *Xenosaurus grandis*, necesita ser reevaluado.

## OBJETIVOS

Las metas principales de este trabajo son investigar las relaciones filogenéticas entre las diferentes especies que conforman al género *Xenosaurus* con base en caracteres morfológicos, y así como reevaluar el *status* taxonómico e investigar la monofilia de las subespecies de *Xenosaurus grandis*.

## MÉTODOS

REVISIÓN DE EJEMPLARES. La revisión taxonómica se basó en el examen de un total de 154 ejemplares (Cuadro 2) de todas las formas existentes del género, que incluyen ejemplares provenientes de trabajo de campo que se ha llevado a cabo en el Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM desde hace varios años, así como de ejemplares depositados en colecciones nacionales y de museos en el extranjero. Se utilizan los siguientes acrónimos para las colecciones consultadas (Cuadro 2): Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología, UNAM (CNAR); Colección de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz (UNAM-LT); Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (EBUAP); Colección Herpetológica del Colegio de la Frontera Sur, Chiapas (CFSHER); Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC); Universidad de Colorado (UCM); Universidad de Illinois (UIMNH), y Universidad de Texas, Arlington (UTA).

La revisión taxonómica estuvo basada en la búsqueda de caracteres morfológicos, tanto de escutelación, como del patrón de coloración, que fueran potencialmente informativos. Se consideraron aquellos caracteres que han sido mencionados por King y

Thompson (1968), Smith e Iverson (1993) y Nieto-Montes de Oca *et al.* (2001), así como otros que no han sido tomados en cuenta en trabajos previos.

Cuadro 2. Número de ejemplares revisados y colecciones científicas en donde se encuentran depositados.

ESPECIES	NO. EJEMPLARES	COLECCIÓN
<i>Xenosaurus grandis grandis</i>	13	MZFC
<i>X. g. agrenon</i>	24	MZFC, UCM, UIMNH
<i>X. g. arboreus</i>	5	UCM, UIMNH
<i>X. g. rackhami</i>	18	MZFC, UTA, CFSHER
<i>X. g. sanmartinensis</i>	13	UNAM-LT, MZFC, UTA
<i>X. newmanorum</i>	13	MZFC
<i>X. penai</i>	3	MZFC, CNAR
<i>X. phalaroanthreon</i>	14	MZFC
<i>X. platyceps</i>	14	MZFC
<i>X. rectocollaris</i>	14	MZFC, EBUAP
<i>X. sp. 1 (Pápalo)</i>	13	EBUAP
<i>X. sp. 2 (Juárez)</i>	10	MZFC, UTA
12	154	7

ANÁLISIS FILOGENÉTICO. Debido a la variación intraespecífica que mostraban algunos de los caracteres considerados (caracteres polimórficos), éstos fueron codificados utilizando el programa Fast Morphology (Chang y Smith, 2001), con el cual se creó la matriz de datos. Este programa codifica utilizando la técnica Generalized Frequency Coding (GFC, Smith y Gutberlet, 2001). En dicha técnica, los caracteres multiestados que son polimórficos, son divididos en subcaracteres asignándole peso a cada uno de ellos, y la variación dentro de cada subcaracter es codificado por el uso de frecuencias binarias. Una matriz de datos se elaboró con los caracteres de morfología externa. Se llevó a cabo una hipótesis de relaciones filogenéticas usando los métodos cladísticos estándar (Hennig, 1966; Wiley, 1981). Para el análisis de los datos se empleó el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony), versión 4.0. (Swofford, 2000). Los caracteres fueron tratados como

desordenados y no polarizados. La hipótesis filogenética estuvo basada en la generación de cladogramas usando el criterio de parsimonia. Debido al número de taxones que están bajo análisis se realizó una búsqueda por el método "Branch and Bound".

SELECCIÓN DE LOS TAXONES TERMINALES. Se consideraron en el análisis como grupo interno a los taxones actualmente reconocidos dentro del género *Xenosaurus*: *X. g. grandis*, *X. g. agrenon*, *X. g. arboreus*, *X. g. rackhami*, *X. g. sanmartinensis*, *X. newmanorum*, *X. penai*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps* y *X. rectocollaris*, así como dos taxones del estado de Oaxaca que aun no han sido descritos [*Xenosaurus* sp. (Concepción Pápalo) y *Xenosaurus* sp. (Sierra de Juárez)].

SELECCIÓN DEL GRUPO EXTERNO. De acuerdo a la filogenia molecular de los Squamata realizada por Townsend et al. (2004), dentro del grupo Anguimorpha, las familias que más cercanamente relacionadas se encuentran a Xenosauridae son Helodermatidae y Anguidae, por lo que las especies consideradas como grupos externos fueron *Heloderma horridum* (Helodermatidae) y *Barisia imbricata* (Anguidae), adicionalmente se consideró también a *Shinisaurus crocodilurus* como grupo externo.

CONCEPTO DE ESPECIE. El tema sobre el concepto de especie aún sigue en debate (Wheeler y Meier, 2000). A pesar de que varios conceptos han sido propuestos, todavía no se ha llegado a un consenso sobre el uso de un concepto universal. El uso de un concepto u otro depende del criterio que tome cada investigador, o del grupo con el cual estén trabajando. El concepto de especie utilizado para este trabajo es el concepto filogenético de especie

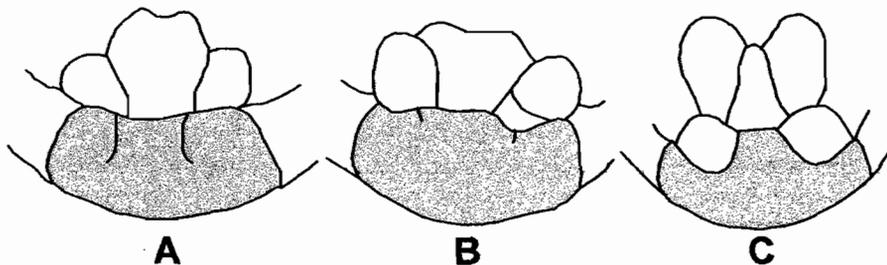
(Cracraft, 1983), el cual define a la especie como la mas pequeña agrupación diagnosticable de organismos dentro de la cual hay un patrón de ancestría y descendencia.

La aplicación del concepto filogenético de especie, sobre todo cuando se realiza un estudio detallado de especies polítipicas con poblaciones alopátridas, removerá varias subespecies al delimitar de manera mas clara clinas o secciones geográficas, limpiando así de manera significativa la taxonomía (Templeton, 1994).

Con la aparición de nuevos conceptos de especie en la teoría sistemática, en este caso por ejemplo el filogenético, y en general una tendencia marcada al uso de la categoría de especie (Frost y Hillis, 1990), hace necesario reevaluar el estado taxonómico de los taxones reconocidos como subespecies en el género *Xenosaurus*. Por esta razón, se realizó una revisión detallada de las diferentes características que menciona King y Thompson (1968) para las cinco subespecies. Asimismo, se buscaron características propias para cada subespecie o una combinación de éstas para cada una.

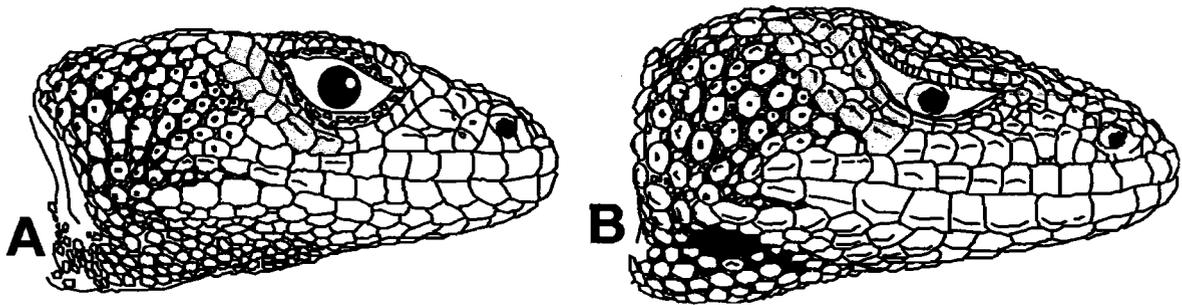
CARACTERES MORFOLÓGICOS. Fueron examinados un total de 20 caracteres, tanto de escamas (Anexo 1), como de coloración:

1. Proceso postrostral: 0) ausente, 1) débilmente desarrollado, 2) bien desarrollado.



**A:** ausente (*X. phalaroanthereon*), **B:** débilmente desarrollado (*X. sanmartinensis*), **C:** bien desarrollado (*X. newmanorum*).

2. Escama rostral: 0) separada de la nasal, 1) en contacto con la nasal.
3. Postrostrales laterales: 0) ausentes, 1) presentes.
4. Internasales agrandadas: 0) separadas, 1) en contacto.
5. Escamas supraoculares: 0) pequeñas, casi tan anchas como largas, 1) ancho aproximadamente 1.5 veces el largo, 2) ancho dos veces el largo.
6. Escamas cantoloreales: 0) dos, 1) tres.
7. Arcos cigomático y postocular: 0) separados, 1) en contacto

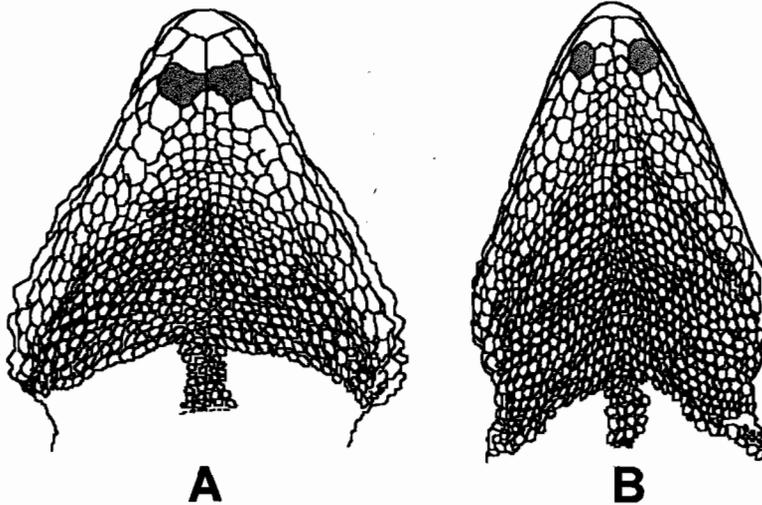


A: arcos zigomático y postocular en contacto (*X. rectocollaris*), B: borde cigomático-postocular separado (*X. newmanorum*).

8. *Canthus temporalis*: 0) poco desarrollado (el *canthus temporalis* se encuentra redondeado). Las escamas de la región parietal se encuentran en contacto con las escamas granulares de la región temporal, 1) bien definido (el *canthus temporalis* forma una cresta). Consiste de una serie longitudinal de escamas agrandadas que son diferentes de las escamas granulares de la región temporal.

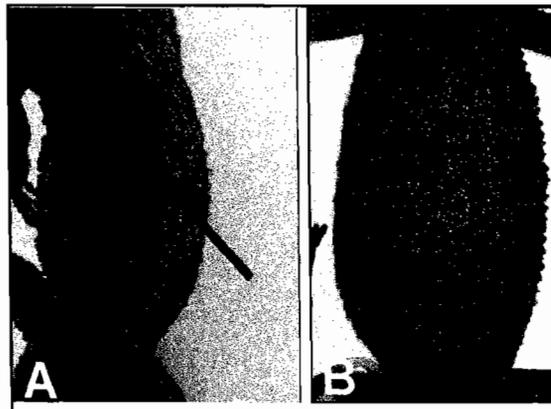
9. Tímpano: 0) delgado y transparente, no se encuentra cubierto por escamas, 1) grueso, cubierto por escamas.

10. Segundo par de escudos geniales: 0) separados 1) en contacto.



A: segundo par de escudos geniales en contacto (*X. phalaroanthereon*), B: segundo par de escudos geniales separados (*X. g. rackhami*).

11. Hileras de tubérculos dorsales: 0) sin hileras paravertebrales claramente definidas, 1) hileras paravertebrales bien definidas, hileras separadas entre sí por gránulos.

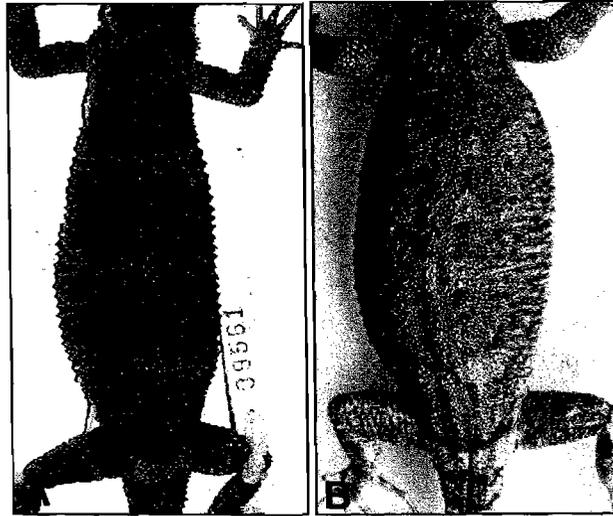


A: tubérculos paravertebrales bien desarrollados, *Xenosaurus grandis arboreus* y B: poco evidentes, *X. platyceps*

12. Collar nual: 0) margen posterior recto, 1) margen posterior en forma de V (Anexo 3).

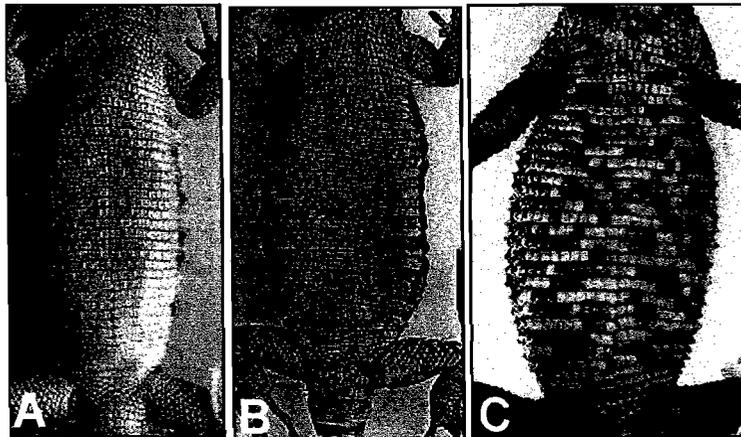
13. Extensión posterior del collar: 0) restringido al cuello, 1) extensión posterior mas allá de la inserción de las extremidades anteriores.

14. Par de manchas postoccipitales: 0) ausentes, 1) presentes.
15. Mancha en forma de flecha en la región parietal: 0) ausente, b) presente.
16. Línea oscura en el *canthus temporalis*: 0) ausente, 1) presente.
17. Bandas dorsales en el cuerpo: 0) bien desarrolladas, 1) ausentes o poco evidentes.



A: bandas dorsales bien definidas (*Xenosaurus platyceps*), B: bandas dorsales poco evidentes (*X. sp. Juárez*)

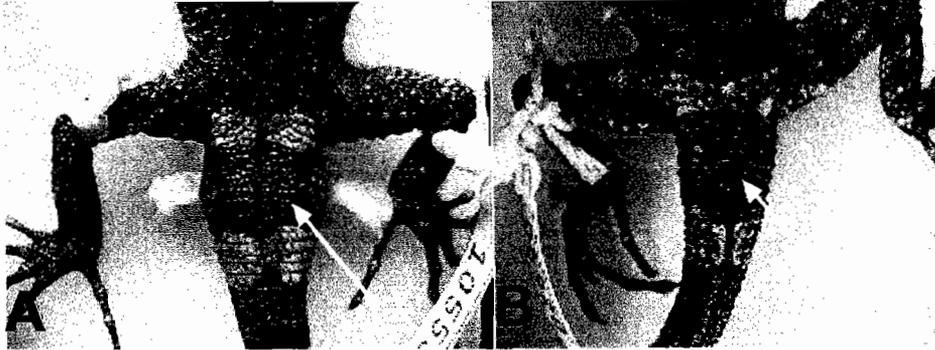
18. Vientre: 0) immaculado, 1) manchas en todo el vientre, 2) sólo en los lados del vientre.



A: vientre immaculado (*X. phalaroanthereon*), B: marcas a los lados del vientre (*X. g. agrenon*), C: bandas en todo el vientre (*X. g. rackhami*.)

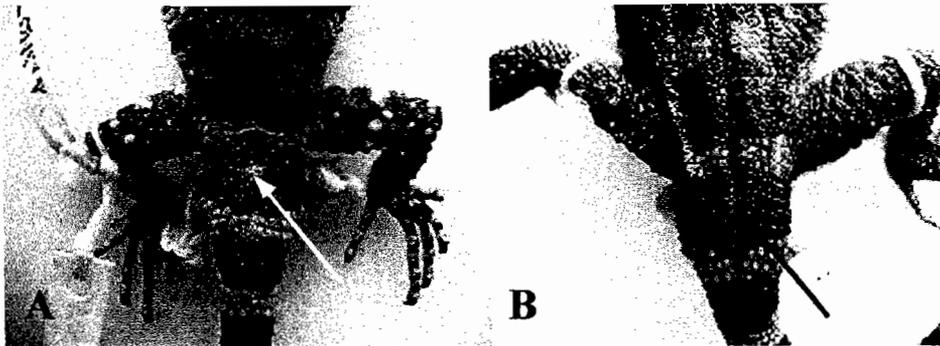
19. Anillos caudales: 0) con el borde oscuro y centro claro, 1) de un mismo color. Los anillos caudales de *Xenosaurus* pueden variar. En especies como *X. g. sanmartinensis*, *X. g. rackhami* y *X. newmanorum*, los anillos caudales presentan el centro pardo claro con los

bordes oscuros, mientras que en el resto de las especies todo el anillo es uniformemente oscuro.



A: anillos con el centro claro y el borde oscuro (*X. g. sanmartinensis*) y B: anillo completamente oscuro (*X. g. grandis*)

20. Mancha circular en el primer anillo de la cola: 0) ausente, 1) presente.



Mancha circular presente en *X. phalaroanthereon* (A) y en *X. penai* (B).

## RESULTADOS

La búsqueda de Branch and Bound dio por resultado un total de seis árboles igualmente parsimoniosos. Al hacer el consenso estricto, se obtuvo el cladograma que se muestra en la figura 2, con una longitud de 129398, Índice de consistencia de 0.865, índice de retención de 0.6762. Las especies del género *Xenosaurus* conforman un grupo monofilético. Se aprecian tres clados bien definidos, el clado 1 está conformado por *X. newmanorum* y *X. platyceps*, y éstos son basales al resto de las especies. Las sinapomorfias que comparten estos taxones son la presencia del tímpano delgado sin escamas y manchas en forma de flecha en la región parietal. El clado 2, aunque no está completamente resuelto, se encuentra en la rama basal *X. g. arboreus* como especie hermana de un clado con *X. sp.* (Juárez), *X. g. sanmartinensis*, *X. g. grandis* y *X. g. rackhami*, donde *X. g. grandis* y *X. g. rackhami* aparecen como grupos hermanos. La sinapomorfia que comparten estos taxones es la presencia de tubérculos paravertebrales y collar nucal en forma de "V". Finalmente el clado 3 aunque también tiene una politomía en la base, se encuentra constituido por *X. phalaroanthereon*, *X. g. agrenon* como especie hermana de *X. penai* y *X. sp.* (Pápalo) como especie hermana de *X. rectocollaris*. La sinapomorfia que comparten estos taxones es la presencia del borde posterior del collar nucal recto.

Se observa que la especie politípica *Xenosaurus grandis* no forma un grupo monofilético, ya que *Xenosaurus grandis agrenon* aparece como la especie hermana de *X. penai* (Fig. 1). El resto de las subespecies aparecen en un clado aparte, aunque este no se encuentra completamente resuelto.

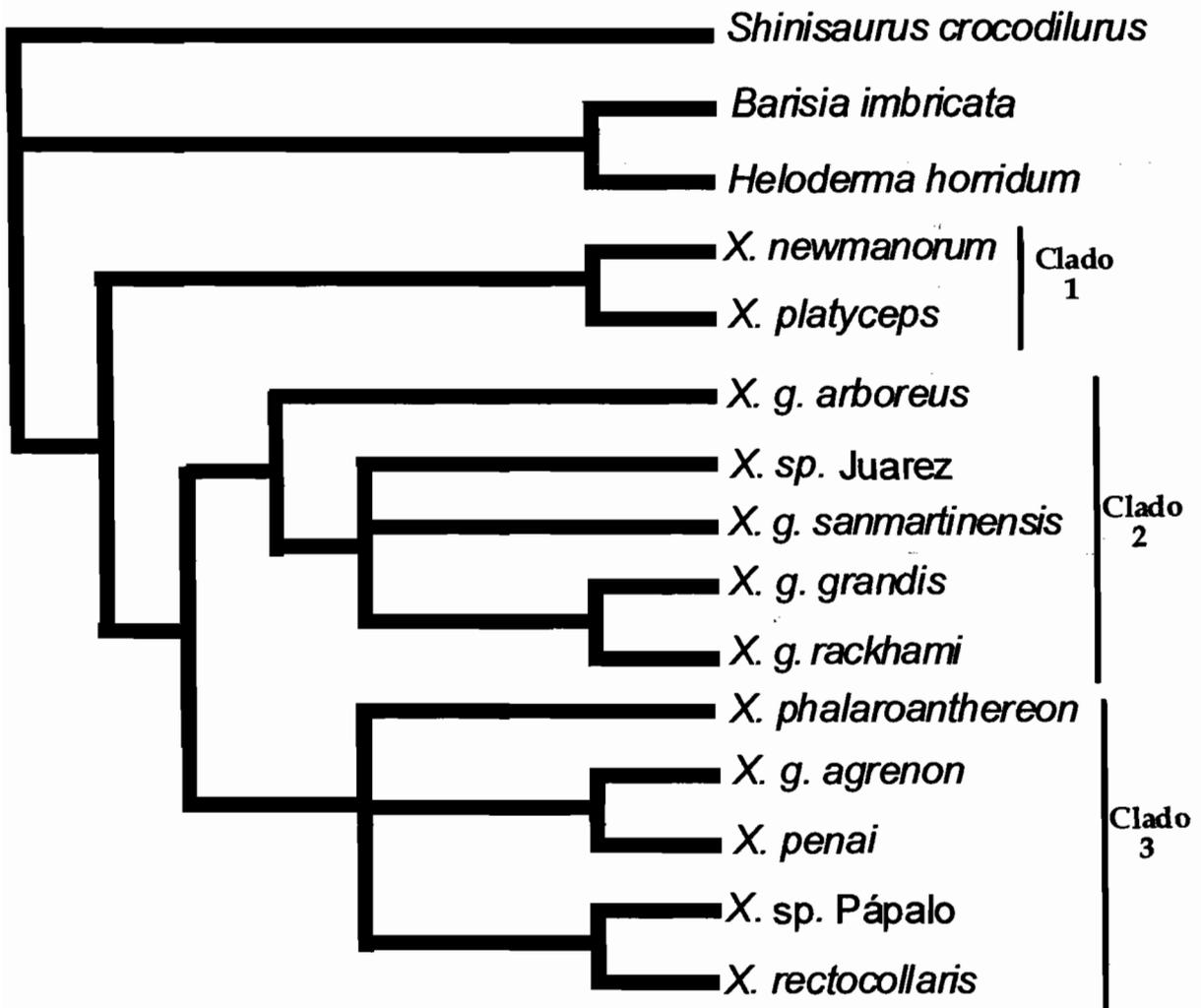
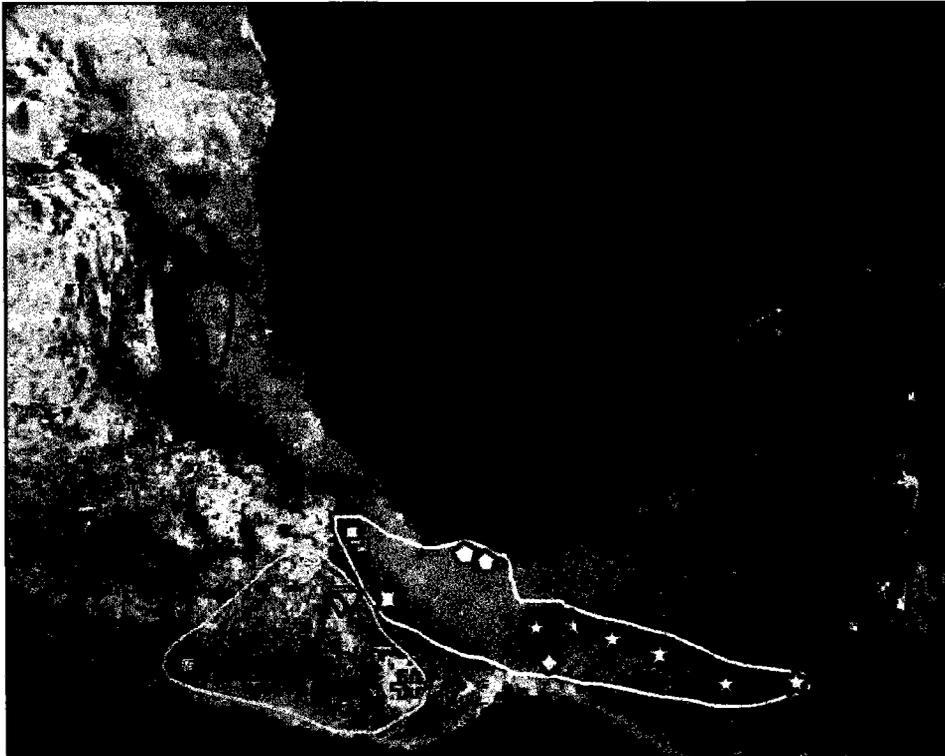
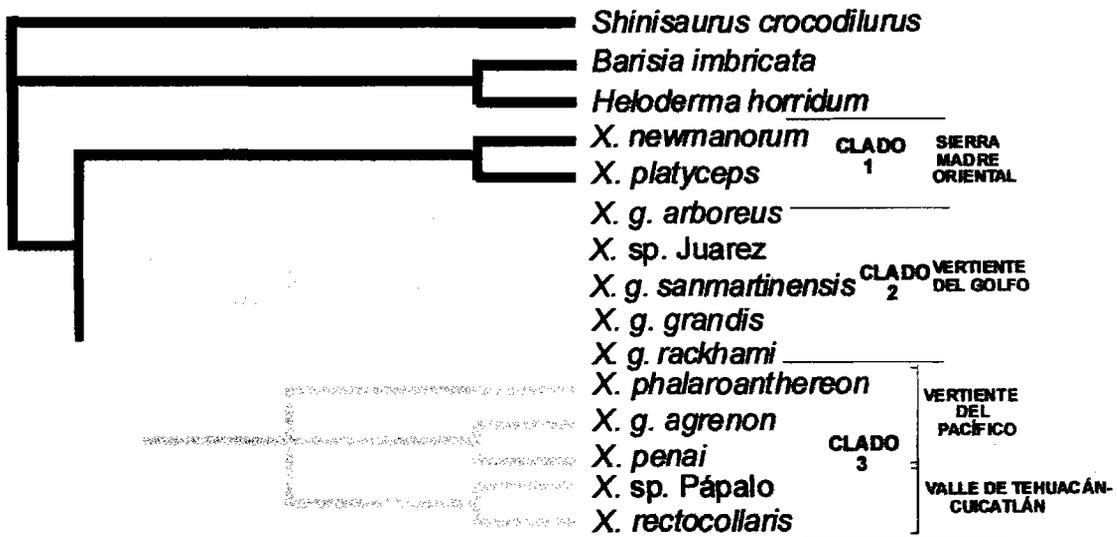


Fig. 2. Árbol de consenso estricto, obtenido a partir de 6 árboles igualmente parsimoniosos.

Con el cladograma obtenido se aprecia claramente que existe una congruencia de las relaciones con la distribución geográfica de las especies (Fig. 2). En el clado 1 se encuentran aquellas especies (*X. newmanorum* + *X. platyceps*) que se distribuyen en el norte de la Sierra Madre Oriental; el clado 2 corresponde a las especies que se distribuyen en la Vertiente del Golfo y el clado 3 a las especies localizadas en el Vertiente del Pacífico.



- |                             |   |                            |   |                      |   |
|-----------------------------|---|----------------------------|---|----------------------|---|
| <i>X. g. agrenon</i>        | ✱ | <i>X. penai</i>            | ◡ | <i>X. sp. Pápalo</i> | ▽ |
| <i>X. g. arboreus</i>       | ◇ | <i>X. newmanorum</i>       | ▲ | <i>X. sp. Juarez</i> | ☆ |
| <i>X. g. grandis</i>        | □ | <i>X. phalaroanthereon</i> | + |                      |   |
| <i>X. g. rackhami</i>       | ☆ | <i>X. platyceps</i>        | ● |                      |   |
| <i>X. g. sanmartinensis</i> | ◡ | <i>X. rectocollaris</i>    | ○ |                      |   |

Fig. 2. Congruencia en las relaciones entre especies con la distribución geográfica

Al examinar los caracteres seleccionados para diferenciar a las subespecies de *Xenosaurus grandis* reconocidas por King y Thompson (1968), se observó que *X. g. agrenon* menos parecida a las demás, debido a que presenta ocho características que no se observaron en las otras subespecies (Cuadro 3). *X. g. arboreus* también presentó dos características que permite separarlas del resto de las subespecies (Cuadro 3). *X. g. grandis* presenta una combinación de características que la hacen también diferente de las otras subespecies. Finalmente, existen tres caracteres que permiten diferencian a *X. g. rackhami* de todas las subespecies, menos de *X. g. sanmartinensis* (Cuadro 3).

Cuadro 3. Caracteres seleccionados para diferenciar a las subespecies de *Xenosaurus grandis*

Carácter / taxón	<i>grandis agrenon</i>	<i>grandis arboreus</i>	<i>grandis grandis</i>	<i>grandis rackhami</i>	<i>grandis sanmartinensis</i>
Postrostral media	pareada	única	única	única	única
Internasales agrandadas	separadas	separadas	separadas	en contacto	en contacto
Postinternasales	pareadas y en contacto	impares	impares	impares	impares
Arcos cigomático y postorbital	parcialmente separados	separados	separados	generalmente en contacto	generalmente en contacto
Supraoculares	ancho 1.5 veces el largo	ancho 2 veces el largo	ancho 2 veces el largo	ancho 2 veces el largo	ancho 2 veces el largo
Semicírculos supraorbitales	separados	generalmente en contacto	separados	separados	separados
2° par de escudos geniales	en contacto	separados	separados	separados	separados
Margen posterior del collar nuchal	recto o ligeramente curvo	en forma de "V"	en forma de "V"	en forma de "V"	en forma de "V"
Escamas sublabiales	presentes	ausentes o aisladas	presentes	presentes	presentes
Tubérculos transversales blancos	presentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
Manchas ventrales	presentes y restringidas a los lados del vientre	ausentes	presentes o manchas tenues	presentes o manchas tenues	presentes o manchas tenues
anillos caudales	completamente oscuros	completamente oscuros	completamente oscuros	borde oscuro y centro claro	borde oscuro y centro claro

## DISCUSIÓN

De acuerdo con la hipótesis filogenética generada a partir del análisis de los caracteres de morfología externa, el género *Xenosaurus* resultó ser un grupo monofilético. Inicialmente el género *Shinisaurus* fue considerado dentro de la familia ~~Xenosauridae~~ y como el grupo hermano de *Xenosaurus* (Estes *et al.*, 1988). Con este análisis morfológico se encontró, coincidiendo con otros autores (Quixiong *et al.*, 1984; Macey *et al.*, 1999, y Townsend *et al.*, 2004), que el género *Shinisaurus*, aunque se encuentra dentro del grupo Anguimorpha, no es el grupo hermano de *Xenosaurus*, por lo que la morfología externa apoya los resultados obtenidos con DNA mitocondrial y osteología.

Los datos morfológicos no resuelven las relaciones entre algunas especies. La carencia de resolución en algunos clados puede deberse al bajo número de caracteres informativos, por lo que sería importante incorporar otros caracteres que puedan resolver estos clados (p.e. análisis de los hemipenes y osteología).

Algunos registros de *Xenosaurus* han sido erróneamente identificados y asignados a especies ya conocidas, por ejemplo los especímenes mencionados por Camarillo (1998) como *Xenosaurus newmanorum* para la región de la Selva en Huayacocotla, Veracruz, no corresponden a este taxón; por otro lado, Camarillo (1990) cita a *Xenosaurus grandis* para la Mojonera, Hidalgo. Con la revisión de estos ejemplares, se observó que estas dos poblaciones realmente corresponden a taxones nuevos que aún no han sido descritos. De la misma manera King y Thompson (1968) registraron para la región del centro de Oaxaca, en el Tejocote, a *Xenosaurus grandis agrenon*, también con la revisión de estos ejemplares, se observó que esta población corresponde a una especie nueva, la cual está en proceso de

descripción (Nieto-Montes de Oca, com. pers., 2002). Estas poblaciones (Huayacocotla, Veracruz y El Tejocote, Oaxaca) no fueron consideradas para el análisis filogenético.

King y Thompson (1968) consideraron a las poblaciones de la Sierra de Juárez y la de la Sierra Mixe de Oaxaca (Shannon, 1951) como intergrados entre *X. grandis* y *X. rackhami*, sin embargo, una examinación detallada de varios ejemplares provenientes de la Sierra de Juárez, sugiere que esta población corresponde realmente a una especie aun no descrita diferente de *X. grandis* y *X. rackhami*. Características como las internasales agrandadas separadas por dos escamas y vientre con manchas bastante tenues, entre otras la hacen diferente de *Xenosaurus rackhami*. De *X. grandis* también se diferencia fácilmente por tener los anillos de la cola con los márgenes oscuros y el centro claro. El *status* de la población de la Sierra Mixe es un poco más complicado, debido a que se cuenta con un solo ejemplar (USNM 123705), por lo que es necesario contar con una muestra más grande para poder determinar si esta población también corresponde a una nueva especie o a una de las especies ya conocidas.

#### *STATUS* DE LAS SUBESPECIES DE *X. grandis*

El reconocimiento de las subespecies de *Xenosaurus grandis* implica que todas ellas representan un grupo monofilético, estando más cercanamente relacionadas entre ellas, que con otras especies del género. Sin embargo, los resultados obtenidos acerca de las relaciones entre las especies del género *Xenosaurus*, no apoyan la monofilia de la especie politépica *Xenosaurus grandis*, además un revisión detallada de varias características entre las diferentes subespecies, mostró que las subespecies pueden diferenciarse entre ellas (Cuadro 3). En el cladograma obtenido, *Xenosaurus g. agrenon* se encuentra más

cercanamente relacionada con *X. penai* que con el resto de las subespecies de *X. grandis*, por lo que ésta debería ser considerada como una especie y no como subespecie de *Xenosaurus grandis*. Esto es corroborado por la morfología que *X. g. agrenon* exhibe, ya que es muy diferente al resto de dichas subespecies y además por su distribución geográfica. King y Thompson (1968) describieron a la subespecie *X. g. agrenon*, de la Sierra Madre del Sur en Oaxaca. Su especie hermana, *X. penai*, se distribuye en la vertiente del Pacífico, en la Sierra Madre del Sur, y las otras subespecies se localizan en la vertiente del Golfo.

Aunque las relaciones entre el resto de las subespecies no están bien resueltas, es claro también el aislamiento geográfico existente entre cada una de ellas. Existen además subespecies diagnosticables o algunas de ellas presentan una combinación de características que definen a cada una de ellas (Anexo 2).

Durante los años 40's con la consolidación del concepto de especie biológica de Mayr y otros autores, comenzó el uso de trinomios (subespecies), esto trajo como consecuencia la descripción de varias subespecies en numerosos grupos de taxones. Sin embargo, el concepto de subespecie ha sido fuertemente criticado y ha existido el rechazo sobre el uso de estas (Frost y Hillis, 1990). Las limitaciones que ha tenido el uso del concepto biológico de especie, impulsó al desarrollo de otros conceptos de especie, los cuales rechazan el uso de subespecies y son apropiados para taxones que presentan distribuciones alopátridas. Como lo menciona Cracraft (1983), las unidades de evolución son las especies y los subgrupos son arbitrarios por lo general. En el caso de la especie politépica *Xenosaurus grandis*, varias de sus subespecies fueron descritas originalmente

como especies, tal es el caso de *Xenosaurus grandis* (Gray, 1866), *Xenosaurus rackhami* (Stuart, 1941), y *Xenosaurus arboreus* (Lynch y Smith, 1965). Solamente las que fueron descritas como subespecies son *Xenosaurus g. agrenon* (King y Thompson, 1968) y *Xenosaurus g. sanmartinensis*, que originalmente fue descrita como *Xenosaurus rackhami sanmartinensis* (Werler y Shannon, 1961). Lynch y Smith (1965) consideraron que *X. grandis*, *X. rackhami sanmartinensis* e incluso *X. newmanorum*, eran conespecíficos, por los que éstas pasaron a ser subespecies de *X. grandis*. De la misma manera, King y Thompson (1968) relegaron al nivel de subespecie a *X. arboreus*.

*Xenosaurus grandis agrenon* se diferencia fácilmente del resto de las subespecies por las siguientes características: la escamas postrostral se encuentra pareada (en las otras subespecies esta es única), las manchas ventrales se localizan solo a los lados del vientre (Uniforme por toda la región ventral en las demás, a excepción de *X. g. arboreus*), el segundo par de escudos geniales están en contacto (aunque este carácter lo comparte con *X. phalaroenthereon*, ninguna de las otras subespecies lo presenta); las postinternasales se encuentran pareadas (impares en las otras subespecies), el margen posterior del collar nugal es recto o curvo, en el resto de las subespecies este se encuentra en forma de “V” (Anexo 3) y se extiende en la mayoría de los ejemplares posteriormente más allá del nivel de las extremidades anteriores. Otro carácter de esta subespecie es la presencia de hileras transversales de tubérculos blancos en el dorso (ausentes en las otras subespecies). King y Thompson (1968) mencionaron que la subespecie *agrenon* podría representar un intergrado entre *arboreus* y *grandis*, sin embargo, las características distintivas de *agrenon* y el aislamiento geográfico que presenta, no apoyan esta teoría.

*Xenosaurus grandis arboreus* posee algunas características que difieren del resto de las subespecies de *X. grandis* (Cuadro 3), como es la ausencia de sublabiales (presente en las otras subespecies), semicírculos supraorbitales generalmente en contacto, el vientre es gris immaculado (las otras subespecies presentan barras oscuras evidentes), el *canthus temporalis* es más bien redondeado mas que en ángulo. Esta subespecie se localiza en una pequeña área en el extremo sureste del estado de Oaxaca, aislada de la distribución que presentan el resto de las subespecies. Todas estas características sugieren que *X. g. arboreus* debe ser considerado como una especie y no subespecie de *grandis*.

La subespecie *Xenosaurus grandis grandis*, a diferencia del resto de las subespecies presenta los anillos de la cola uniformemente oscuros, y en la región ventral de los anillos se presenta una mancha blanca que en la mayoría de los ejemplares se extienden hacia los lados de la cola. Por su parte *X. g. sanmartinensis* y *X. g. rackhami*, presenta los anillos caudales con el centro claro y el borde oscuro; aunque este patrón de los anillos uniformemente oscuro, también está presente en *X. g. arboreus*, existen varias diferencias entre estas dos subespecies (ver comentario arriba). La cabeza en *X. g. grandis* también es mas ancha que en las otras subespecies. De la misma manera, *X. g. grandis* se distribuye sólo en la región centro de Veracruz, aislada de las otras subespecies, por lo que esta subespecie también merece tener el *status* de especie.

La diferenciación de la subespecie *X. g. sanmartinensis* de *X. g. rackhami* es un tanto complicada (Cuadro 3). A pesar del aislamiento geográfico existente entre estas dos subespecies, no existen características morfológicas que las diferencien. En la descripción original de *X. g. sanmartinensis*, Werler y Shannon (1961) mencionaron que una de las

características que diferencian a estas dos subespecies es el número de laminillas bajo el cuarto dedo, teniendo 20-23 en *X. g. sanmartinensis* vs. 24-25 en *X. g. rackhami*, sin embargo al examinar este carácter en varios ejemplares, se encontró que realmente el número de laminillas bajo el cuarto se sobrelapa en ambas subespecies, 26-30 en *X. g. sanmartinensis* y 26-31 en *X. g. rackhami*. King y Thompson (1968) también mencionan que las diferencias entre estas dos subespecies son muy someras y que *X. g. sanmartinensis* no puede diferenciarse fácilmente de *X. g. rackhami*. En vista de que no existen caracteres que separen a estas dos subespecies, es posible que estas sean conespecíficas.

#### IMPLICACIONES BIOGEOGRÁFICAS

Es de gran importancia dentro de la biogeografía conocer las relaciones biogeográficas entre las especies (Zunino y Zullini, 2003). En este caso, al obtener la hipótesis sobre las relaciones entre las diferentes especies de género *Xenosaurus*, se encontró que la hipótesis filogenética obtenida, es congruente con la distribución geográfica que presentan las especies (Fig. 2). En la base del árbol, el clado 1 corresponde a las especies que se localizan en la porción norte de la Sierra Madre Oriental. El clado 2 representa a aquellas especies que se localizan en la Vertiente del Golfo, y en el clado 3, se encuentran las especies que se distribuyen en la Sierra Madre del Sur y valles áridos de Tehuacán-Cuicatlán. La distribución alopátrida que exhiben las diferentes especies, subdivididos por áreas montañosas, sugieren posiblemente la existencia de eventos geológicos vicariantes que diferenciaron a estos taxones.

*Clado 1.*— Este clado está representado por *Xenosaurus platyceps* y *X. newmanorum*, localizadas en el norte de la Sierra Madre Oriental. Fisiográficamente esta “provincia” (Ferrusquía-Villafranca, 1998) consiste en cordones plegados, en Valles y mesetas intermontanas alargadas, aunque existen también grandes ríos que cortan esta sierra y de alguna manera funcionan como barreras geográficas (p.e. la Cuenca del Río Pánuco), por lo que algunos autores han sugerido que el norte de la Sierra Madre Oriental puede ser considerada como una subprovincia (Luna-Vega *et al.* 1999). Las dos especies de *Xenosaurus* que se encuentran en esta “provincia”, se localizan en el norte de la Sierra Madre Oriental, geográficamente aisladas del resto de las especies, por lo que una de las barreras que separan a estas dos especies del resto, es la Cuenca del Río Pánuco y el Eje Neovolcánico.

*Clado 2.*— En este clado se encuentran los taxones *X. g. arboreus*, *X. sp.* (Juárez), *X. g. sanmartinensis*, *X. g. grandis* y *X. g. rackhami*. Todas ellas se localizan en áreas montañosas en la Vertiente del Golfo. Las áreas involucradas en este clado corresponden a la región del centro de Veracruz, La Sierra de Juárez, Sierra de Los Tuxtlas y las tierras altas de Chiapas y la Sierra de Los Cuchumatanes y Alta Verapaz, Guatemala. Todas estas áreas están aisladas geográficamente entre sí. La mayoría de estas áreas se localizan en las tierras altas del sur de México. Campbell (1984) revisó la biogeografía de la herpetofauna de las tierras altas del sur de México y sugirió que existe una relación biótica cercana entre esas regiones, de la misma manera, menciona que las tierras altas del sureste de Oaxaca corresponden a la extensión más oeste de la Sierra Madre de Chiapas. Estas montañas se encuentran entre las más viejas en Mesoamérica y están constituidas principalmente por

sedimentos metamórficos del Paleozoico (Campbell, 1984). Aunque estas regiones se encuentran aisladas entre ellas, existen especies en estas áreas que se encuentran cercanamente relacionadas, por ejemplo la especie hermana de *Bufo spiculatus*, especie endémica de los bosques mesófilos de la Sierra de Juárez, Oaxaca, es *B. cavifrons* de los Tuxtlas (Mendelson, com. pers. 2000). Sin embargo, no hay evidencia de una conexión de tierras altas entre estas dos áreas, ya que éstas se encuentran separadas por aproximadamente 150 km de tierras bajas (Brodie *et al.*, 2002). Las tres diferentes especies de la salamandra del género *Lineatriton*, se distribuyen también en éstas regiones (Brodie *et al.*, 2002), *L. lineolus* se distribuye en el centro de Veracruz en Cuautlapan (localidad de *Xenosaurus grandis*), *L. orchimelas* en la Sierra de los Tuxtlas (área geográfica de *X. sanmartinensis*) y *L. orchileucus* en la Sierra de Juárez, Oaxaca (área geográfica de *X. sp.*). La presencia de poblaciones alopátridas como es el caso de *Anoteca spinosa*, *Pseudoeurycea werleri* (ambas distribuidas en Los Tuxtlas y la Sierra de Juárez) y la presencia de especies hermanas en cada sistema geográfico, sugiere una conexión ecológica histórica entre esas áreas (Brodie *et al.*, 2002).

El aislamiento geográfico de los Tuxtlas en Veracruz ha sido bien documentado (Perez-Higareda y Navarro, 1980; Campbell, 1984; Dirzo *et al.*, 1997; Guevara *et al.*, 2004a), y debido a tal aislamiento, el endemismo es alto en esta área y numerosas especies han sido descritas de esta región. Es un sitio de origen volcánico completamente aislado del resto de las áreas geográficas de los otros taxones. Se encuentra cerca de la costa del Golfo en el sur de Veracruz, entre las bocas de los Ríos Papaloapan y Coatzacoalcos, completamente aislada por tierras bajas en los alrededores de la Sierra (Duellman, 1960). También es bien sabido que existen especies relacionadas en esta región con especies de las

tierras altas del sureste de Oaxaca, por lo que Campbell (1984) de la misma manera menciona que es posible la existencia de una relación biótica entre la Sierra de Los Tuxtlas y las tierras altas del sureste de Oaxaca, aunque no existe evidencia geológica que indique que haya existido una conexión entre estas dos regiones. Algunas especies que se distribuyen en las tierras del sureste de Oaxaca, se encuentran cercanamente relacionadas con otras que se encuentran en Los Tuxtlas. En el análisis filogenético del género *Abronia*, Campbell y Frost (1993), encontraron que las especies hermanas de *Abronia ornelasi* y *A. bogerti* (ambos del sureste de Oaxaca) se encuentran en Los Tuxtlas, siendo *A. reidi* y *A. chiszari* respectivamente. La relación de parentesco entre las especies *Hyla chaneque* (Tierras altas del sureste de Oaxaca y Chiapas) e *Hyla nephila* (Sierra de Juárez y Mazateca, Oaxaca y Los Tuxtlas, Ver.; Duellman, 2001) evidencia posiblemente eventos de vicarianza de los bosques templados en cada lado del Istmo de Tehuantepec (Mendelson *et al.*, 1999). En México *Anotheca spinosa* también presenta distribuciones disjuntas en las mismas áreas geográficas, Los Tuxtlas, centro de Veracruz, Sierra de Juárez (Duellman, 2001) y tierras altas del sureste de Oaxaca.

Aunque las relaciones entre las especies en este clado no se encuentran bien resueltas, es posible la existencia de una relación histórica entre todos estos taxones, ya que son congruentes con los argumentos biogeográficos de las tierras altas del sur de México. *Xenosaurus g. arboreus* se localiza en la base de este clado, por lo que esta especie se encuentra más cercanamente relacionada con las especies del Golfo que con cualquiera de las especies de otros clados.

*Clado 3.*— En este clado se localizan las especies *Xenosaurus phalaroanthereon*, *X. g. agrenon*, *X. penai*, *X. sp.* (Pápalo) y *X. rectocollaris*. Estas dos últimas especies se localizan en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, esta región ha sido considerada como parte de la Provincia Fisiográfica de la Sierra Madre del Sur por Ferrusquía-Villafranca (1998) y García-Arizaga y Lugo-Hubp (2003). La Sierra Madre del Sur se encuentra entre los sistemas montañosos más complejos del país García-Arizaga y Lugo-Hubp (2003). El aislamiento geográfico de esta sierra con respecto a las del clado 2 se da por la formación del Istmo de Tehuantepec en el sureste estando separadas por un extenso bosque espinoso y selva baja caducifolia. La población de *X. rectocollaris* se encuentra parcialmente aislada de la población de *X. grandis grandis*, por la presencia de la Sierra Zongolica en el estado de Veracruz y parte de la Sierra Negra en el estado de Puebla.

Nieto-Montes de Oca *et al.* (2001) mencionaron que *X. phalaroanthereon* podría ser la especie hermana de *X. rectocollaris* ó *X. g. agrenon*, ya que comparten varias características morfológicas, sin embargo, en la hipótesis filogenética obtenida, se muestra que *X. rectocollaris* está mas cercanamente relacionada con *X. sp.* (Pápalo). Este patrón de alguna manera es congruente con su distribución ya que ambas especies se localizan dentro de la región conocida como Valle de Tehuacán-Cuicatlán y este Valle se encuentra separado de las poblaciones de *X. phalaroanthereon* por la Sierra de Juárez.

Dentro de esta sierra, las especies que se encuentran mas cercanas geográficamente son *X. phalaroanthereon*, *X. g. agrenon* y *X. penai*, estas dos últimas son consideradas como especies hermanas. Existe también evidencia de especies que se encuentran

cercanamente relacionadas en la Sierra Madre del Sur. *Hyla trux* de la Sierra Madre del Sur de Guerrero puede estar más cercanamente relacionada con *H. altipotens* de la Sierra Madre del Sur de Oaxaca. *Anolis nebuloides* se distribuye en la Sierra Madre del Sur de Oaxaca, y su pariente mas cercano puede ser *A. megapholidotus* de la Sierra Madre del Sur de Guerrero (Nieto-Montes de Oca *et al.*, 2001).

Desde el punto de vista de la biogeografía de la vicarianza, una hipótesis general sobre las relaciones históricas entre las áreas de distribución de *Xenosaurus* sería interesante; por lo que se tendrían que buscar filogenias de otros taxones que tengan el mismo patrón de distribución que este género, por ejemplo, algunos géneros como *Abronia* y *Lepidophyma*, exhiben el mismo patrón alópatrido de distribución, por lo que para plantear una hipótesis sobre la historia de las áreas, es necesaria la elaboración de un cladograma general de áreas y ver en que medida la historia biogeográfica de *Xenosaurus* concuerda con la de otros grupos y así poder identificar las causas generales de patrones biogeográficos .

#### CONSERVACIÓN

Entre las principales amenazas que afectan a la biodiversidad, se encuentran la deforestación exhaustiva, el uso del suelo para la apertura de cultivos, potreros, entre otros. De igual manera el tráfico de especies influye en esto.

Muchos sitios en donde viven las especies de *Xenosaurus* están sujetos a una presión fuerte de deforestación, por ejemplo la deforestación en la Sierra de los Tuxtlas ha sido muy grande entre los periodos de 1972-1993 (Guevara *et al.*, 2004b). En algunas localidades de Oaxaca y Chiapas, *Xenosaurus grandis rackhmi* habita dentro de grietas de

los árboles en bosques tropicales, actualmente también las selvas tropicales están en graves problemas.

Algunas de las especies se encuentran dentro de reservas naturales protegidas, tal es el caso de *X. platyceps* que se localiza dentro de la Reserva de la Biosfera El Cielo en Tamaulipas. *Xenosaurus rectocollaris* y *X. sp* (Pápalo) se encuentran dentro de la reserva de la biosfera de Tehuacán-Cuicatlán y *X. g. sanmartinensis* en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas. Sin embargo el problema es grave cuando nos damos cuenta que la mayoría de los sitios en donde viven están siendo destruidos, por lo que es necesario evaluar las poblaciones existentes de *Xenosaurus* y tomar medidas concretas para la conservación de estas lagartijas.

#### CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS

El análisis morfológico mostró que la especie politípica *Xenosaurus grandis* no conforma un grupo monofilético, por lo que se hace necesario replantear el rango de las subespecies. Considerando el aislamiento geográfico y las características distintivas y una combinación de éstas, considerando además el concepto filogenético de especie, con la excepción de *X. g. sanmartinensis*, las subespecies son elevadas al nivel de especie. Al no encontrar características que diferencien a *X. g. sanmartinensis* de *X. g. rackhami*, *X. g. sanmartinensis* es considerado como un sinónimo de *X. g. rackhami*, ya que este último fue descrito primero. Por lo anterior el género *Xenosaurus* se encuentra conformado ahora por nueve especies reconocidas, *X. agrenon*, *X. arboreus*, *X. grandis*, *X. newmanorum*, *X. penai*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps*, *X. rackhami*, y *X. rectocollaris*. De la misma manera, algunas poblaciones deben ser descritas como nuevas como la población de la

Sierra de Juárez, y la población de las partes altas del Valle de Cuicatlán, ambas de Oaxaca. Asimismo, poblaciones no consideradas en este análisis filogenético, pero referidas en la literatura, también deben ser descritas como taxones nuevos, éstas corresponden a las poblaciones de la Sierra Madre Oriental de Hidalgo (Durán-Fuentes, 2005) y la del Tejocote en el centro de Oaxaca, ambas erróneamente asignados a taxones ya descritos.

## CONCLUSIONES

De acuerdo a la hipótesis filogenética obtenida, el género *Xenosaurus* conforma un grupo monofilético, sin embargo las subespecies de *Xenosaurus grandis* no, ya que la subespecie *Xenosaurus grandis agrenon* (Sierra Madre del Sur de Oaxaca) aparece como la especie hermana de *X. penai* (Sierra Madre del Sur de Guerrero).

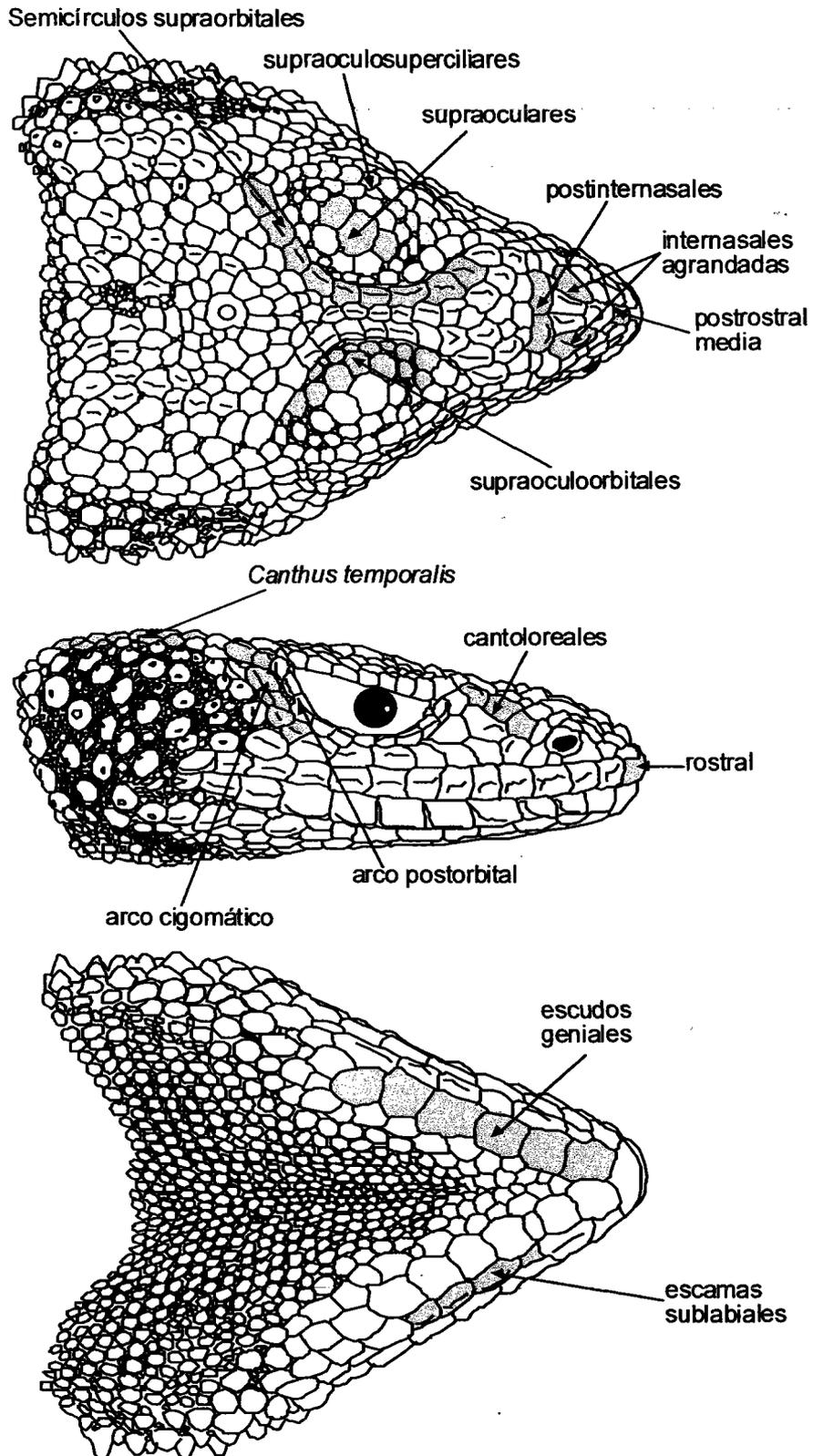
Todas la subespecies de *Xenosaurus grandis*, presentan características que las diferencian entre sí, excepto entre *X. g. rackhami* y *X. g. sanmartinensis*, cuya diferenciación es complicada, debido a que no presentan características que permitan su reconocimiento individual, por lo que estas pueden ser conespecíficas.

Las relaciones filogenéticas entre las diferentes especies son congruentes con su distribución geográfica. El clado 1 incluye a aquellas especies que se localizan en la parte norte de la Sierra Madre Oriental. En el clado 2 se agrupan las especies que se distribuyen en la Vertiente del Golfo, y finalmente el clado 3 está representado por las especies que se encuentran en la Sierra Madre del Sur y en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

De acuerdo al concepto filogenético de especie, las subespecies de *Xenosaurus grandis* son elevadas al nivel de especie al presentar características que permiten su reconocimiento individual, con la excepción de *X. g. sanmartinensis*, que es considerada sinónimo de *X. rackhami*, al no presentar características que la diferencien.

Con base en el análisis morfológico realizado, el género *Xenosaurus* contiene ahora nueve especies: *Xenosaurus agrenon*, *X. arboreus*, *X. grandis*, *X. newmanorum*, *X. penai*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps*, *X. rackhami* y *X. rectocollaris*. Asimismo existen dos especies nuevas que deben ser descritas, *X. sp.* (Pápalo) y *X. sp.* (Juárez).

Anexo 1. Vista dorsal, lateral y ventral de *Xenosaurus*, mostrando algunas características mencionadas en este trabajo.



Anexo 2. Diagnósis, distribución, ejemplares examinados y vista dorsal, lateral y ventral para cada una de las especies de *Xenosaurus* consideradas en este trabajo.



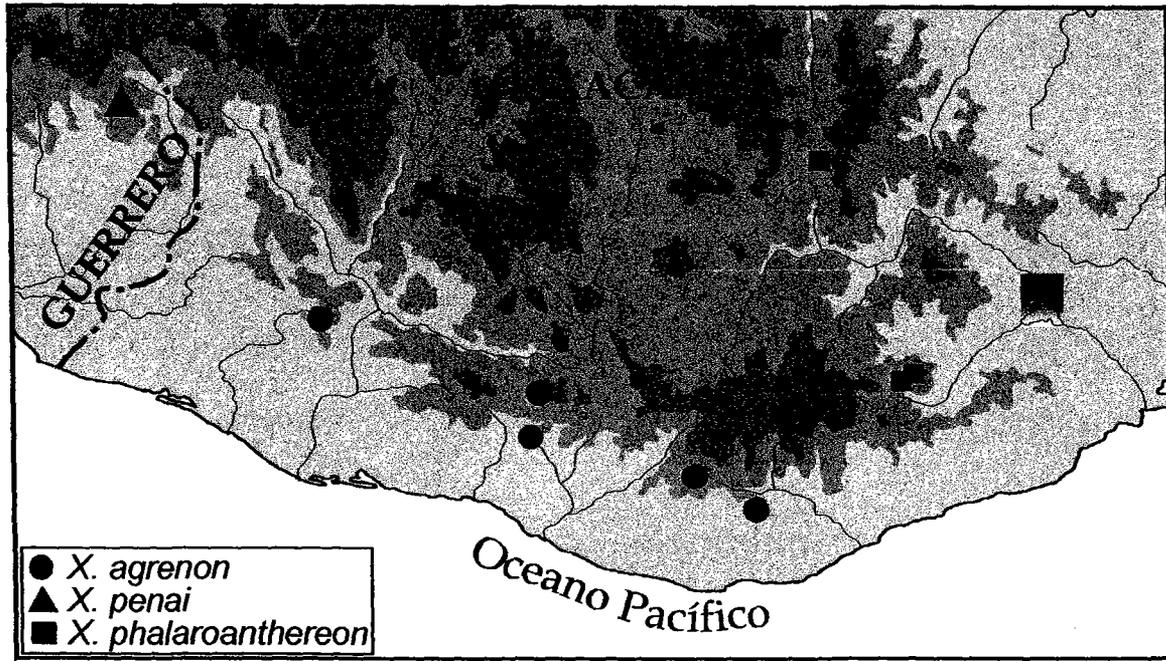
*Xenosaurus agrenon* King y  
Thompson, 1968

*Xenosaurus grandis agrenon* King  
y Thompson, 1968

**Diagnósis.**- *Xenosaurus agrenon* se caracteriza y se diferencia de todas las especies del género *Xenosaurus*, por poseer la escama postrostral pareada. Se diferencia también de todas a excepción de *X. phalaroanthereon*, en tener el segundo par de escudos geniales generalmente en contacto. Con excepción de *X. penai*, *X. agrenon* se diferencia de *X. arboreus*, *X. newmanorum*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps* y *X. rectocollaris*, en presentar manchas oscuras en el vientre restringidas a los lados. Aunque *X. grandis* y *X. rackhami* también presentan un manchas en el vientre, estas se encuentran distribuidas por toda la región ventral.

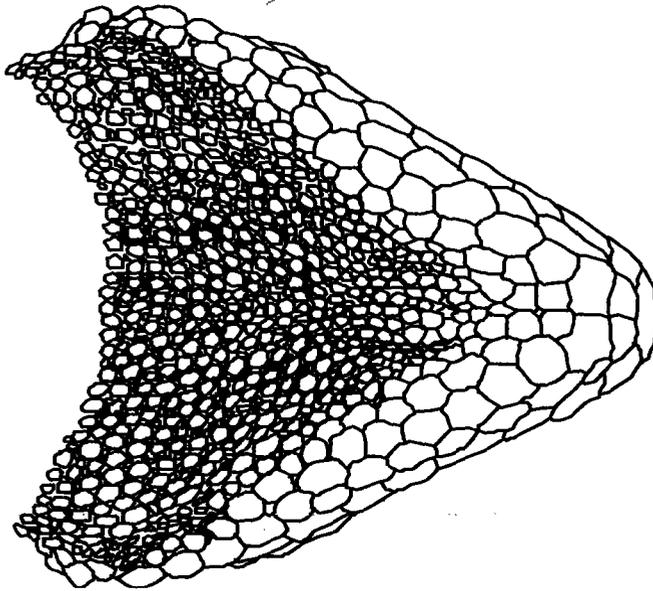
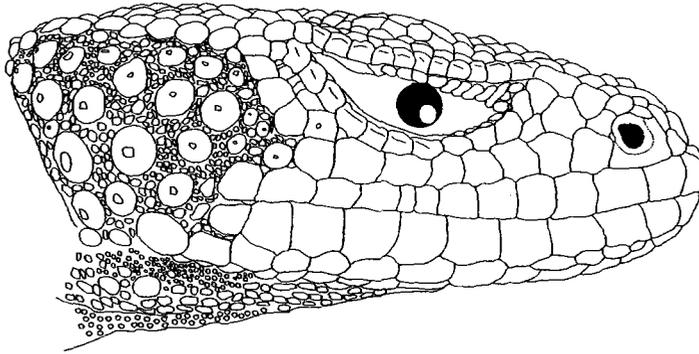
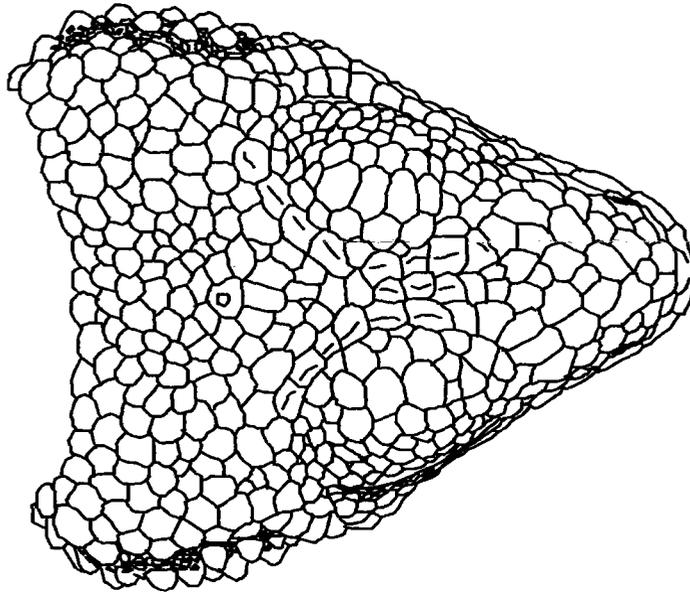
Adicionalmente se diferencia de todas las especies a excepción de algunos ejemplares de *X. platyceps*, en tener hileras transversales de tubérculos blancos en la región dorsal. Puede diferenciarse también de todas las especies a excepción de *X. penai*, en tener un par de manchas postoccipitales que pueden estar conectadas con el collar nucal por líneas longitudinales.

**Distribución.**- Especie endémica al estado de Oaxaca, se distribuye en varias localidades de la Sierra Madre del Sur de Oaxaca (Mapa 1).



Mapa 1. Distribución geográfica de *Xenosaurus agrenon*, *X. penai* y *X. phalaroanthereon* en la Sierra Madre del Sur de Guerrero y Oaxaca.

**Ejemplares examinados:** MEXICO: Oaxaca: Río Sal, Lachao, Juquila (UIMNH 69375 [holotipo], 69373–74, 69376 [paratipos]); Juquila, Lachao, Río Sal UCM (41821, 44475–78); 1 km N Río Sal (MZFC 9541–44); 2 km E Río Sal (MZFC 9545); Cafetal Alemania (MZFC 12474–76).



*Xenosaurus agrenon* (Oaxaca: 2 km E de Río Sal). MZFC 9545

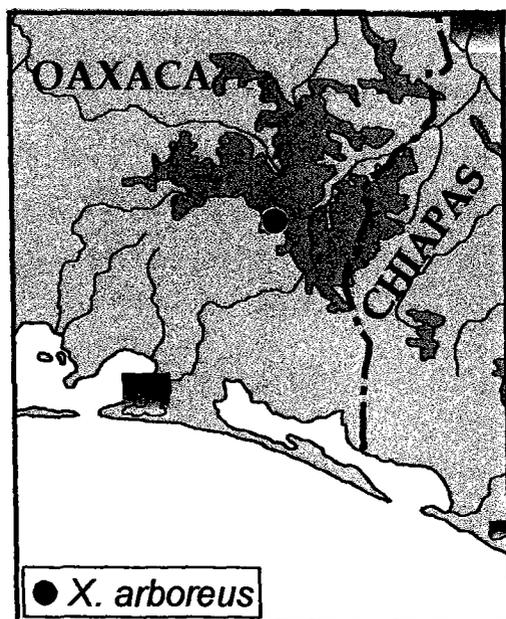


*Xenosaurus arboreus* Lynch y Smith, 1965

*Xenosaurus grandis arboreus* King y Thompson, 1968

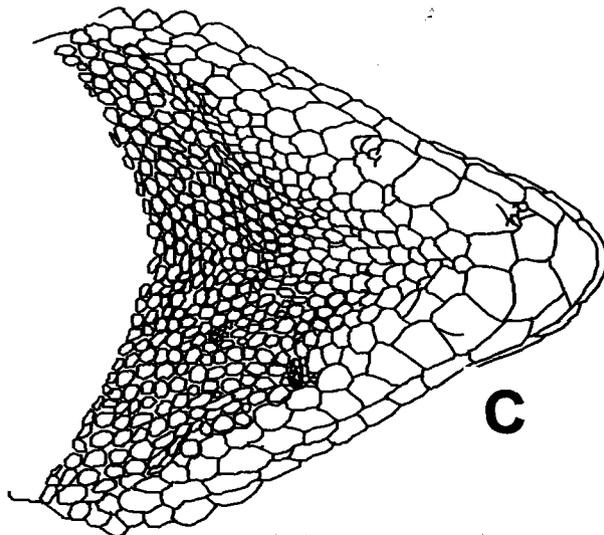
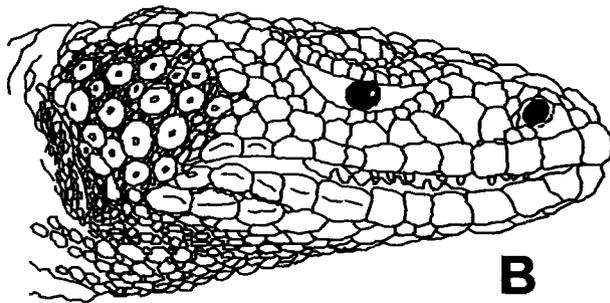
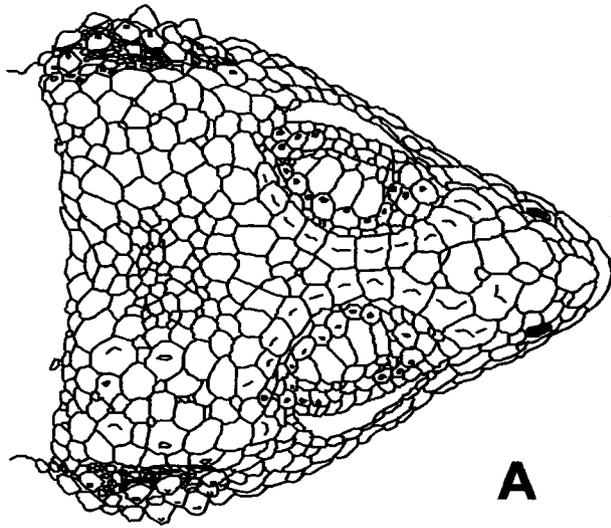
**Diagnosis.-** Esta especie se caracteriza y se diferencia del resto de las especies del género por carecer de escamas sublabiales y por presentar generalmente los semicírculos supraorbitales en contacto. Se diferencia también de todas las especies a excepción de *X. newmanorum*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps*, *X. rectocollaris*, *X. sp.* (Pápalo) y *X. sp.* (Juárez), por tener el vientre immaculado. Se diferencia de *X. agrenon*, *X. grandis*, *X. rackhami*, y *X. sp.* (Juárez), con excepción de *X. newmanorum*, *X. platyceps*, *X. rectocollaris*, y *X. sp.* (Pápalo) por tener el *canthus temporalis* redondeado.

**Distribución.-** Esta especie es conocida solo de una pequeña área en el sureste de Oaxaca (Mapa 2).



Mapa 2. Distribución geográfica de *Xenosaurus arboreus* en el sureste de Oaxaca

**Ejemplares examinados:** MEXICO: Oaxaca: Norte de Zanatepec (UCM 39889); La cumbre de la Sierra Madre, arriba de Zanatepec (UIMNH 56576, holotipo); La cumbre de la Sierra Madre, cerca de Zanatepec (UIMNH 56158, paratipo); Sierra Madre, N de Zanatepec (UIMNH 56577–78, paratipos).



*Xenosaurus arboreus* (Oaxaca: La Cumbre de la Sierra Madre, arriba de Zanatepec).

Paratipos: UIMNH 56578 (A y B), UCM 39889 (C).



*Cubina grandis* (Gray, 1856)

*Xenosaurus fasciatus* Peters, 1861

*Xenosaurus grandis* Cope, 1866

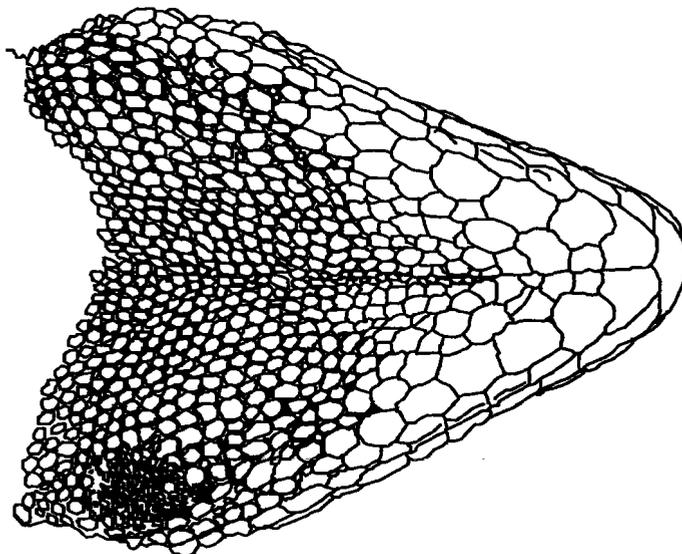
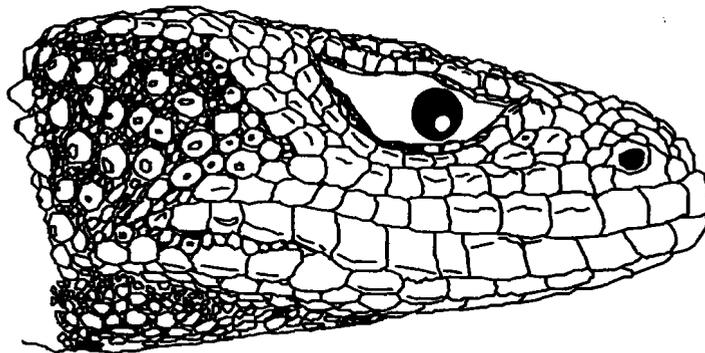
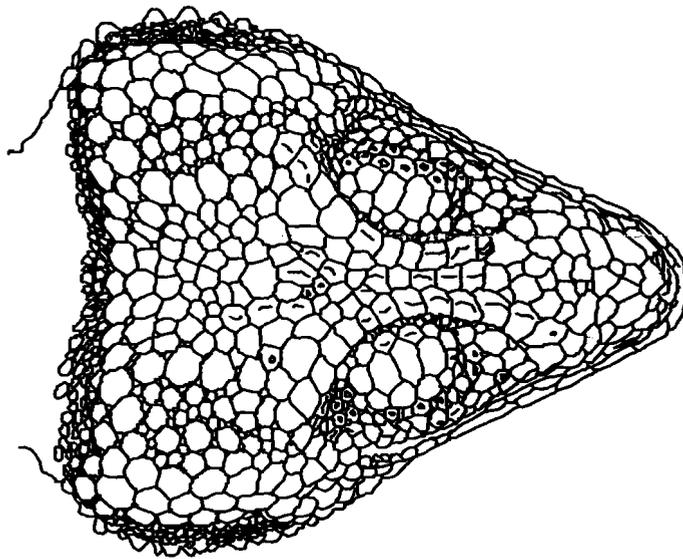
*Xenosaurus grandis grandis* King y  
Thompson, 1968

**Diagnosis.-** Esta especie se diferencia de todas las especies del género, excepto por *Xenosaurus agrenon*, *X. penai* y *X. rackhami*, por tener el vientre con manchas oscuras. Se diferencia de *X. phalaroanthereon*, *X. rectocollaris*, *X. sp.* (Juárez) y *X. sp.* (Pápalo), por tener los arcos cigomático y postocular separados por una hilera de escamas.

Se diferencia de *X. newmanorum*, *X. rackhami* y *X. sp.* (Juárez), en tener las bandas caudales completamente oscuras. Adicionalmente es diferente de *X. newmanorum*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps*, *X. rectocollaris*, a excepción de las restantes especies en tener hileras de escamas paravertebrales bien desarrolladas. Difiere de *X. rackhami* en tener las internasales agrandadas separadas por una escama. Se diferencia de *X. arboreus* en presentar escamas sublabiales y por tener los semicírculos supraorbitales separados por una hilera de escamas.

**Distribución.-** Esta especie es endémica al estado de Veracruz y su distribución abarca localidades en el Centro de Veracruz (Mapa 5).

**Ejemplares examinados.-** MEXICO: Veracruz: Cuautlapan [MZFC 5920 (3 especímenes), 6889–91, 6895–98, 9510]; sobre el camino de Cuautlapan a Orizaba (MZFC 6892–94).



*Xenosaurus grandis* (Veracruz: Carretera de Cuautlapan a Orizaba). MZFC 6894.



*Xenosaurus newmanorum* Taylor, 1949  
*Xenosaurus grandis newmanorum* Lynch y  
 Smith, 1965

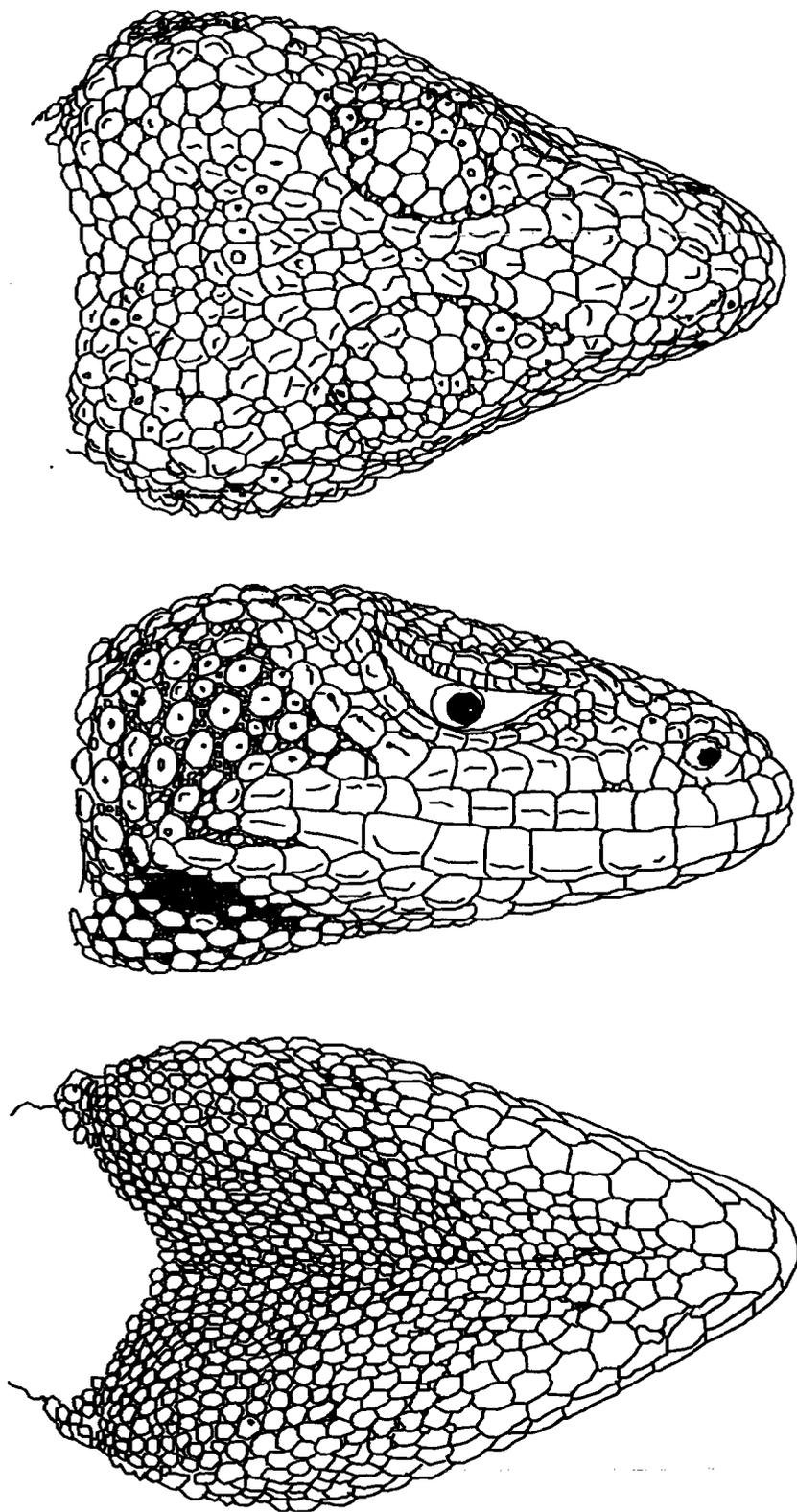
**Diagnosis.** - *Xenosaurus newmanorum* se diferencia de todas las especies del género a excepción de *X. platyceps* en tener el tímpano delgado, sin escamas gruesas, y por la presencia de una mancha parietal en forma de punta de flecha. Es diferente de *X. phalaroanthereon*, *X. rectocollaris*, *X. sp.* (Pápalo), *X. sp.* (Juárez) por tener los arcos cigomático y postocular ampliamente separados. Adicionalmente se diferencia de todas las especies a excepción de *X. rackhami* y *X. sp.* (Juárez), en tener las bandas de la cola con los bordes oscuros y el centro claro.

Puede distinguirse de todas las especies menos de *X. arboreus*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps*, *X. rectocollaris*, y *X. sp.* (Pápalo), en tener el vientre inmaculado. Se puede diferenciar de *X. arboreus*, *X. grandis*, *X. penai*, *X. phalaroanthereon*, *X. rackhami*, y *X. sp.* (Juárez), por poseer un proceso postrostral bien desarrollado.

De *X. platyceps*, *X. newmanorum* se diferencia por tener un menor número de escamas ventrales entre la axila y la ingle (34-36 vs 36-41). Adicionalmente se puede distinguir de todas las especies en tener la primera banda caudal interrumpida lateralmente, continuándose ventralmente.

**Distribución.** - Esta especie es endémica a la Sierra Madre oriental y su distribución se restringe a una pequeña área en el extremo sureste de San Luis Potosí (Mapa 3).

**Ejemplares examinados:** MEXICO: San Luis Potosí: Xilitla [MZFC 5928 (2 especímenes), 10135]; aproximadamente 7.2 km NE Xilitla (MZFC 7484); aproximadamente 5 km N Xilitla, km 268 sobre el camino de Xilitla a Tamazunchale (MZFC 8451-55); km 7.2 sobre el camino de Xilitla a Tamazunchale (MZFC 6521).



*Xenosaurus newmanorum* (San Luis Potosí: 5 km N de Xilitla, km 226, sobre carretera Xilitla- Tamazunchale). MZFC 8454.



*Xenosaurus penai* Perez-Ramos, Saldaña de la Riva y Campbell, 2000

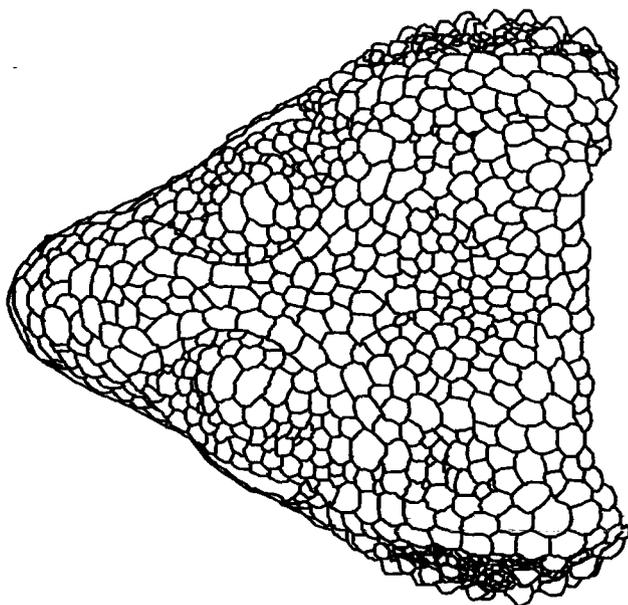
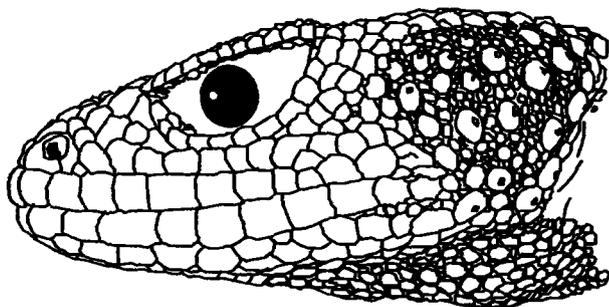
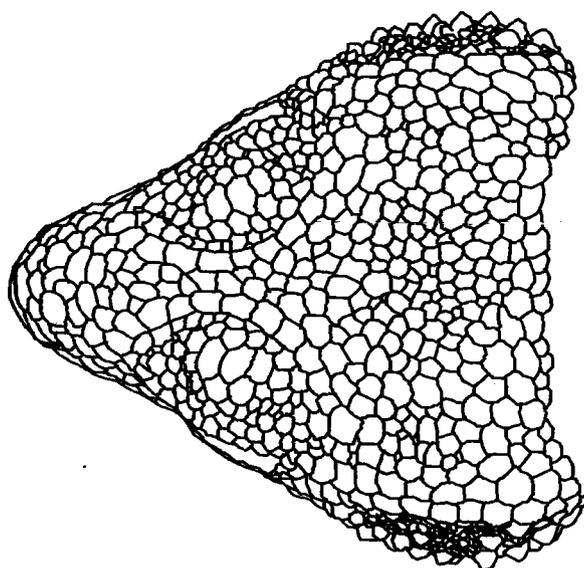
**Diagnosis.**- *Xenosaurus penai* se diferencia de todas las especies del género por poseer una sola escama postrostral grande, sin postrostrales laterales. Se diferencia de todas las especies a excepción de *X. agrenon*, en tener las manchas ventrales restringidas a los lados. Se diferencia de *X. agrenon*, su especie hermana, en que los semicírculos supraorbitales llegan a estar separados hasta por dos hileras de escamas.

Se diferencia también de todos sus congéneres, excepto *X. rectocollaris*, *X. phalaroanthereon* y *X. sp.* (Pápalo), en tener el borde posterior del collar nucal transversal, en las otras especies, el collar nucal se extiende posteriormente formando una "V".

Se diferencia de *X. newmanorum* y *X. platyceps*, en tener el tímpano grueso, cubierto por escamas.

**Distribución.**- Esta especie es endémica al estado de Guerrero y su distribución se restringe a una pequeña área en la Sierra de Malinaltepec (Mapa 1).

**Ejemplares examinados:** MEXICO: Guerrero: Cerro Pico del Águila, Sierra de Malinaltepec (IBH 6414, holotipo); ladera este del Cerro Pico del Águila (MZFC 7099, paratipo); sobre el camino de El Terrero a Cerro Pico del Águila (MZFC 8479).



*Xenosaurus penai*. (Guerrero: Ladera este del Cerro Pico del Águila). paratipo: MZFC 7099.



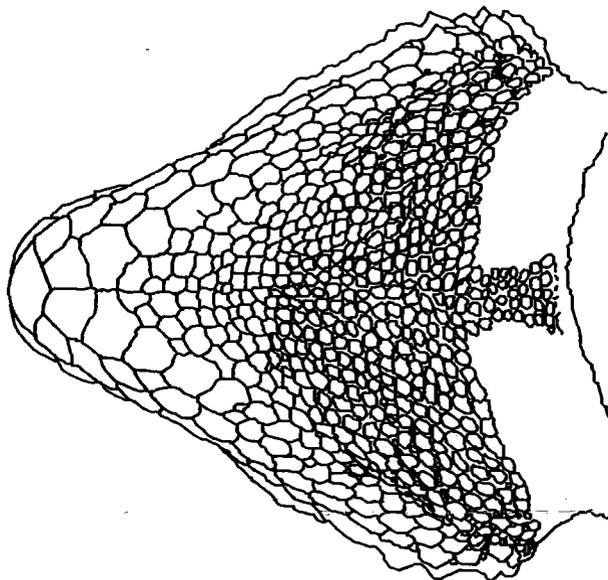
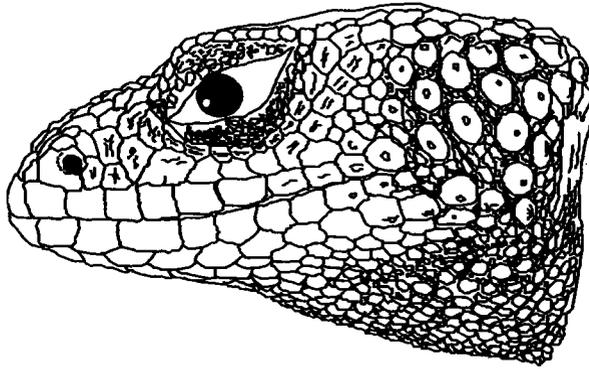
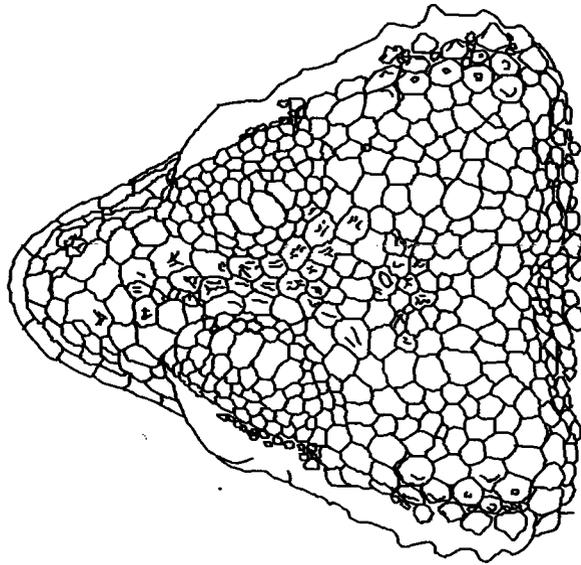
*Xenosaurus phalaroanthereon* Nieto-Mones de Oca, Flores-Villela y Campbell, 2001

**Diagnosis.**- *Xenosaurus phalaroanthereon* se diferencia del resto de las especies del género por poseer manchas blancas en la región infralabial y labiamental. También difiere de todas las especies excepto *X. agrenon* en poseer generalmente el segundo par de escudos geniales en contacto (separados en el resto de las especies por una ó dos escamas gulares). Adicionalmente difiere de todas las especies excepto *X. rectocollaris*, en poseer un menor número de laminillas bajo el cuarto dedo (19-22). Se diferencia de las otras especies, excepto *X. rectocollaris*, *X. sp.* (Pápalo) y *X. sp.* (Juárez) en poseer el arco cigomático y postorbital ampliamente en contacto.

Se puede distinguir también de las otras especies excepto *X. penai*, *X. rectocollaris*, y *X. sp.* (Pápalo) en poseer el collar nucal recto y restringido a la región del cuello. Difiere del resto de las especies excepto *X. agrenon*, *X. grandis* y *X. penai* en tener la región ventral immaculada.

**Distribución.**- Esta especie es endémica a Oaxaca y se localiza en dos poblaciones en la Sierra Madre del Sur (Mapa 1).

**Ejemplares examinados:** MEXICO: Oaxaca: Sierra Madre del Sur, Municipio de Santa María Ecatepec; aproximadamente 4 km NE de San Juan Acaltepec (MZFC 7093-95, 7097-98; UTAR-46031-32); aproximadamente 6.1 km SW San Juan Acaltepec (16°14.93' N, 95°57.29' W), 2005 m (MZFC 12223-24, 12225 [Holotipo]12226, 12228-31; UTAR-46033). Sierra Mixe: 32.7 km (por carretera) de Mitla hacia Ayutla. N 16° 57.6', W 96° 12.44'. Santo Tomas Teipan (MZFC 15610-11).



*Xenosaurus phalaroanthereon* (Oaxaca: 6.1 km de San Juan Acaltepec). Holotipo: MZFC 12225.



*Xenosaurus platyceps* King y Thompson, 1968.

*Xenosaurus newmanorum* Martin, 1968

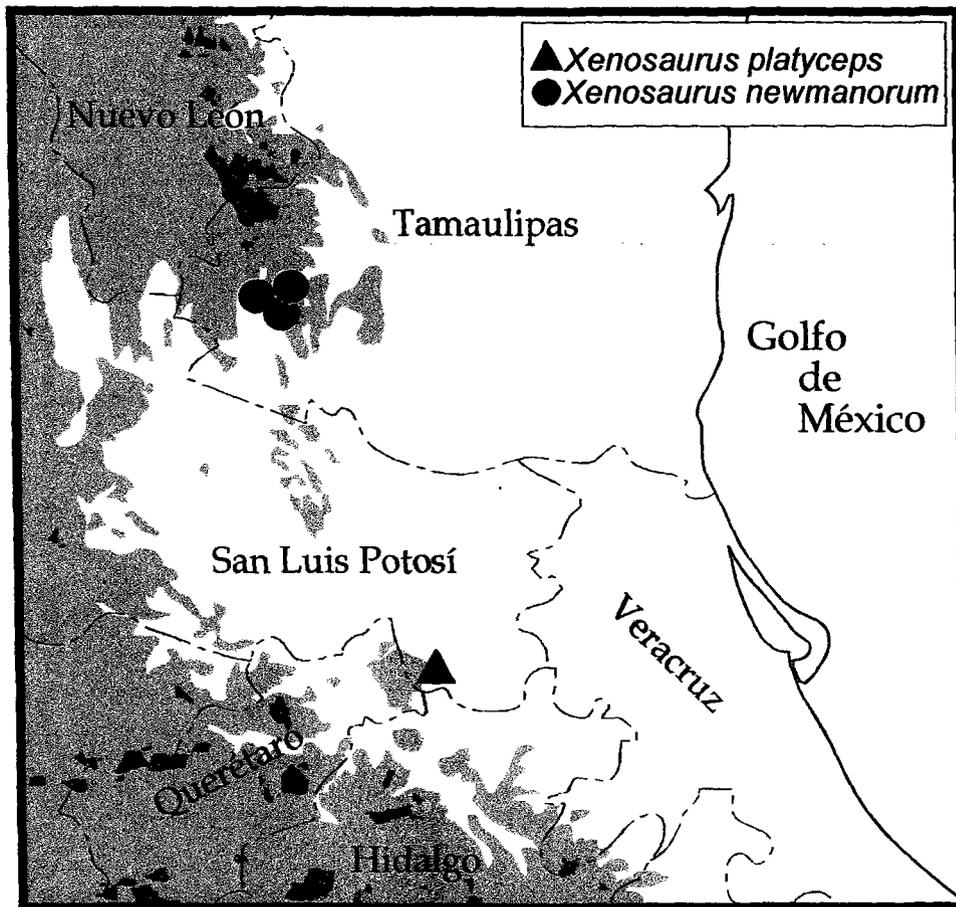
**Diagnosis.**- *Xenosaurus platyceps* se diferencia de todas las especies del género, excepto por *X. newmanorum*, en tener el tímpano delgado, sin escamas gruesas, y por la presencia de una mancha parietal en forma de punta de flecha. De *X. newmanorum*, *X. platyceps* se diferencia en tener un mayor número de escamas ventrales entre la axila y la ingle, y por tener las bandas caudales uniformemente oscuras.

Se diferencia del resto de las especies, con excepción de *X. newmanorum*, *X. rectocollaris* y *X. sp.* (Pápalo), en tener un proceso postrostral bien desarrollado. Adicionalmente, con excepción de *X. arboreus*, *X. agrenon*, *X. newmanorum* *X. penai*, y algunos ejemplares de *X. rackhami*, *X. platyceps* presenta los arcos cigomático y postorbital, separados por una hilera de escamas.

Adicionalmente se diferencia de las otras especies, a excepción de *X. arboreus*, *X. newmanorum*, *X. phalaroanthereon*, *X. rectocollaris*, y *X. sp.* (Pápalo), en tener el *canthus temporalis* redondeado.

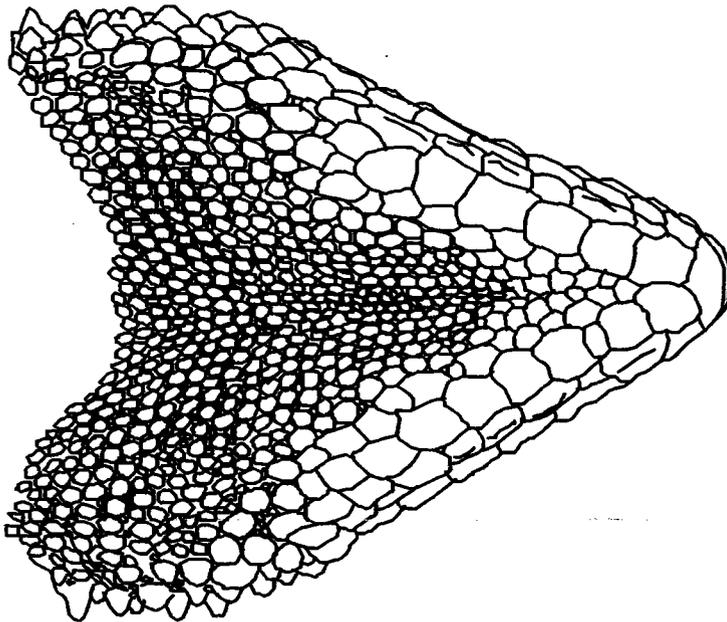
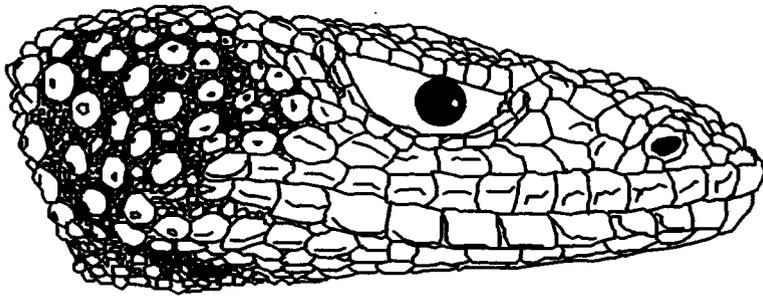
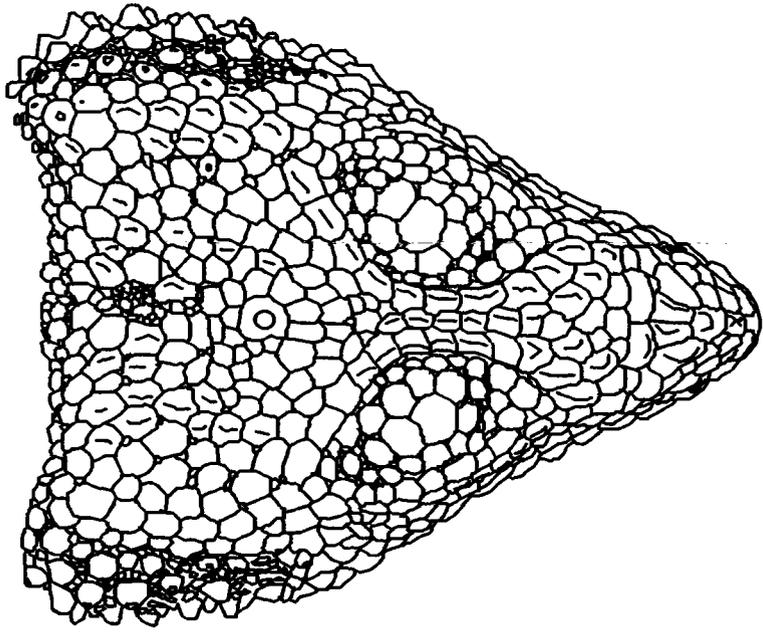
Los tubérculos paravertebrales al igual que en *X. newmanorum*, *X. phalaroanthereon*, *X. rectocollaris*, y *X. sp.* (Pápalo), no se encuentran están bien definidos.

**Distribución.**- Esta especie es endémica a la Sierra Madre oriental y su distribución se restringe a una pequeña área en el extremo sureste de San Luis Potosí (Mapa 3).



Mapa 3. Distribución geográfica de *Xenosaurus newmanorum* y *X. platyceps* en el norte de la Sierra Madre Oriental.

**Ejemplares examinados:** MEXICO: Tamaulipas: km 25 sobre el camino de Jaumave a Ciudad Victoria [MZFC 5524 (2 especímenes), 5543]; aproximadamente 1.1 km NE de a entrada, sobre el camino viejo al Rancho El Cielo (MZFC 8517); 3 km SE Estación Canindo, Reserva de la Biósfera Rancho El Cielo (MZFC 8518); sobre el camino de Gómez Farías al Ejido Azteca (MZFC 8519–21); 18.9 km SW Ciudad Victoria (MZFC 9557–60); 21.7 km W Ciudad Victoria, sobre la carretera México 101 sobre el camino a Jaumave (MZFC 10051).



*Xenosaurus platyceps*. (Tamaulipas: 21.7 km O de Ciudad Victoria). MZFC 9561



Laguna Bélgica, Chiapas



Los Tuxtlas, Veracruz

*Xenosaurus rackhami* Stuart, 1941

*Xenosaurus rackhami rackhami* Werler y Shannon, 1961

*Xenosaurus grandis rackhami* Lynch y Smith, 1965

*Xenosaurus sanmartinensis* Werler y Shannon, 1961.

*Xenosaurus rackhami sanmartinensis* Werler y Shannon, 1961.

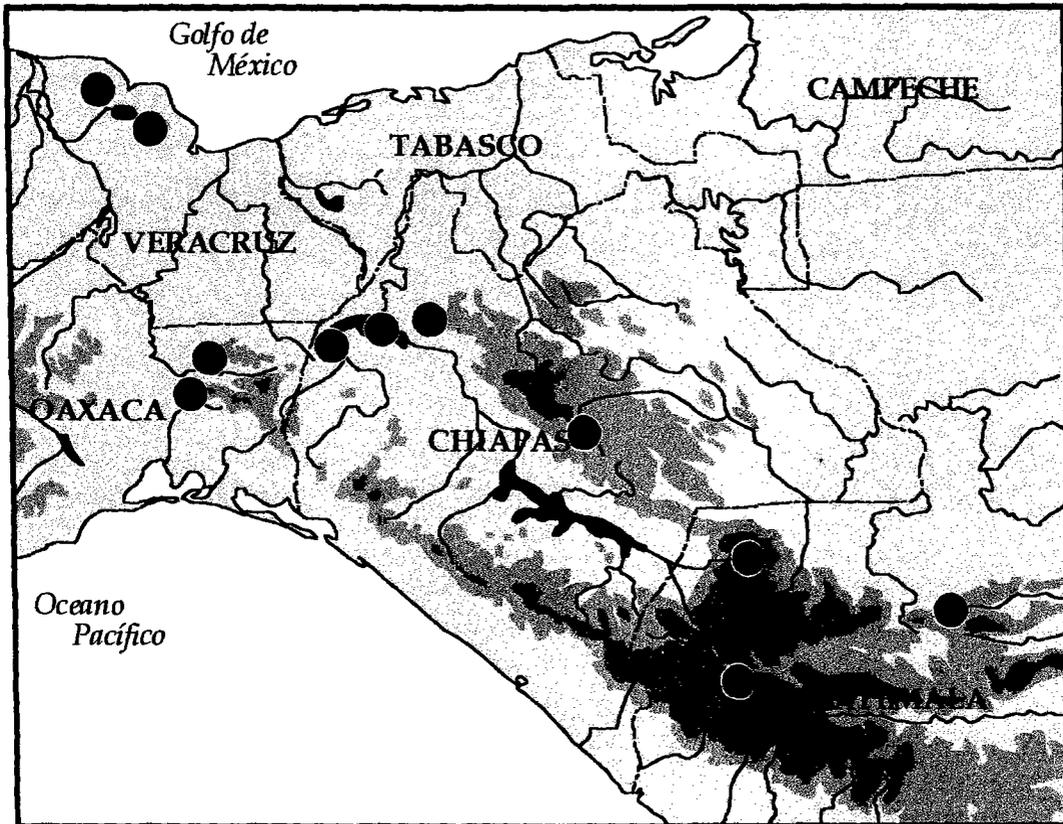
*Xenosaurus grandis sanmartinensis* Lynch y Smith, 1965

**Diagnosis.-** *Xenosaurus rackhami* se diferencia de todas las especies de *Xenosaurus* con excepción de *X. sp.* (Juárez) en tener las bandas de la cola con los bordes oscuros y el centro claro. Es diferente de todos sus congéneres, excepto *X. arboreus*, *X. grandis*, *X. newmanorum*, y *X. sp.* (Juárez), en tener el collar nucal en forma de "V", y el margen posterior puede extenderse mas allá de la inserción del brazo.

Se distingue de todas las especies, excepto *X. arboreus*, *X. agrenon*, *X. grandis*, y *X. sp.* (Juárez), en tener las hileras paravertebrales bien definidas. De *Xenosaurus grandis* y *X. agrenon*, *X. rackhami* se diferencia por el contacto de las internasales agrandadas.

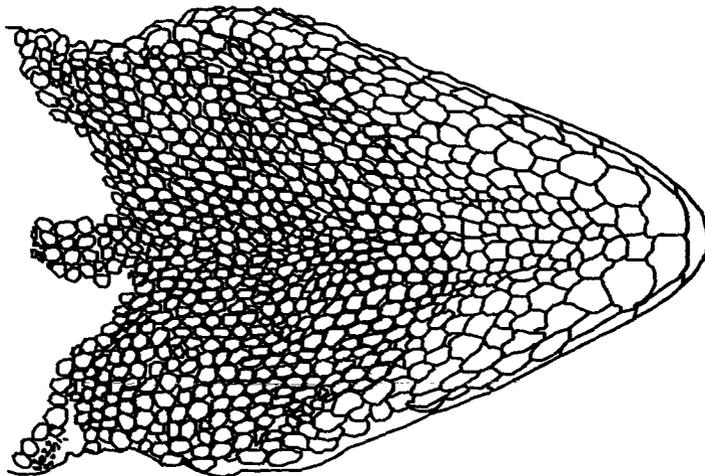
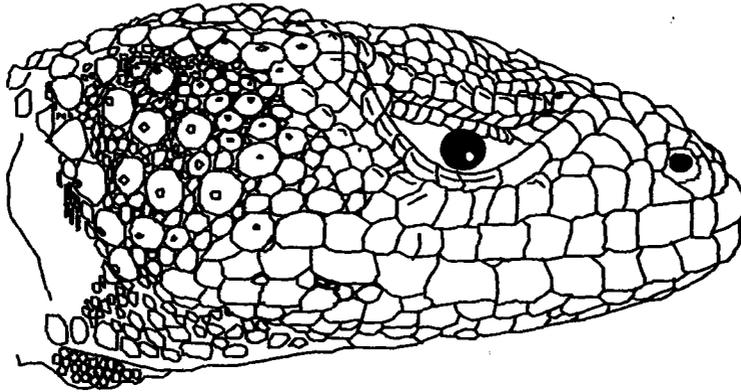
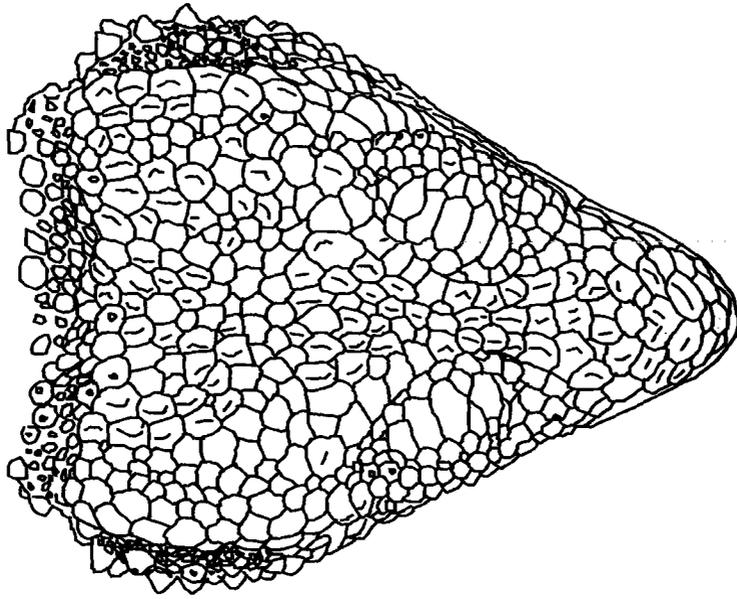
Adicionalmente esta especie puede diferenciarse de todas las especies, excepto *X. agrenon*, *X. grandis*, y *X. penai*, en tener el vientre con bandas negras. De *X. agrenon* y *X. penai*, se diferencia porque las bandas ventrales, se encuentran uniformemente por toda la región ventral (restringida a los lados en *X. agrenon* y *X. penai*).

**Distribución.-** Presenta una distribución más amplia con relación a las otras especies. Se distribuye en la región de Los Tuxtlas en Veracruz, en la región de Los Chimalapas en Oaxaca, y en varias localidades en el estado de Chiapas y en la Sierra de los Cuchumatanes y Alta Verapaz en Guatemala (Mapa 4).

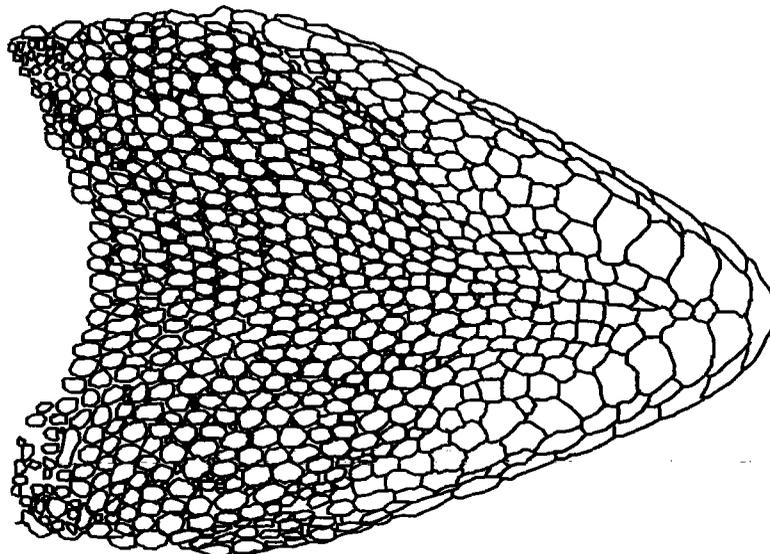
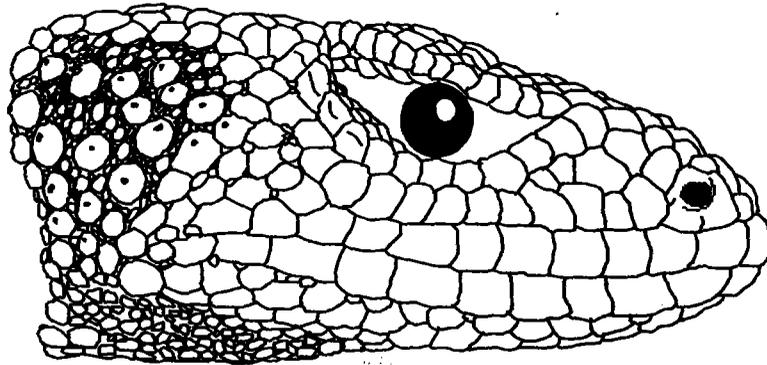
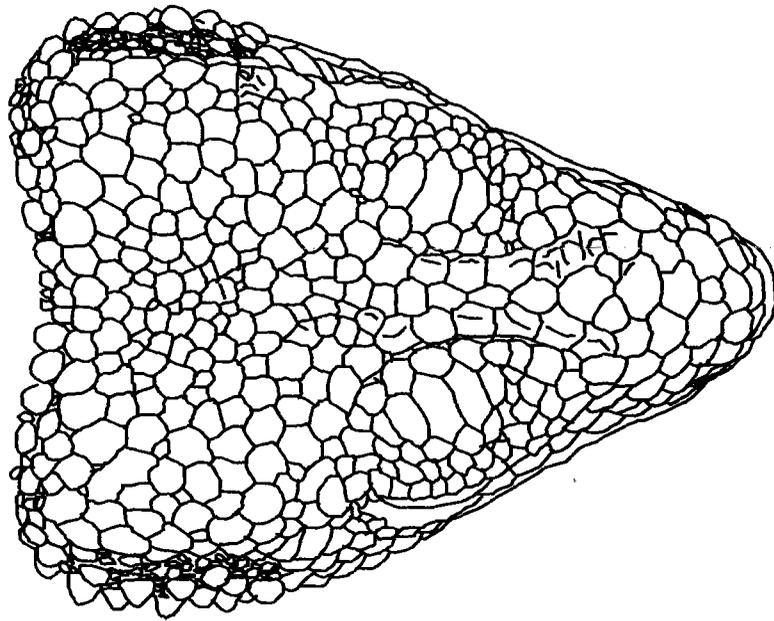


Mapa 4. Distribución geográfica de *Xenosaurus rackhami* en Veracruz, Oaxaca, Chiapas y Guatemala.

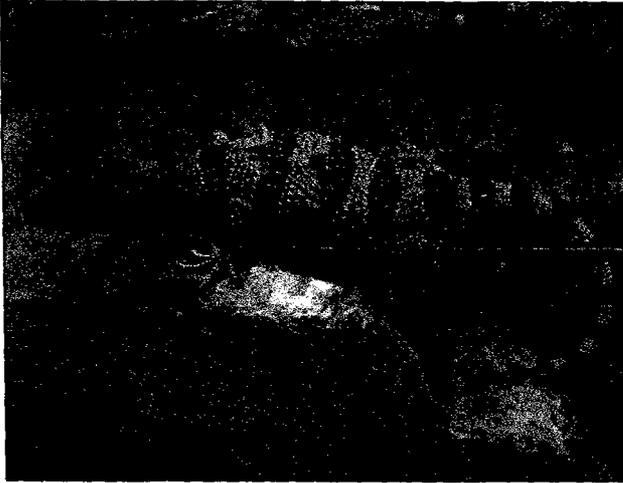
**Ejemplares examinados:** GUATEMALA: Alta Verapaz: Finca El Volcán (UTACV R-24844-45); MEXICO: Chiapas: Selvas El Ocote (CFSHER 34, 100; MZFC 6886-87); km 23 sobre el camino de Ocozocoautla a Apic Pac (MZFC 6888); Predio Filadelfia, km 21.7 sobre el camino de Ocozocoautla a Apic Pac (MZFC 9552-56); NW Cintalapa (UACV R-31031, 31066); Cerro del Sumidero, 10.7 mi N Tuxtla Gutiérrez (UCM 19028). Oaxaca: Santa María Chimalapa, Cofradía (MZFC 15541-42); Chalchijapa (MZFC 9533-40). Veracruz: Los Tuxtlas (MZFC 4683); Los Tuxtlas, Sierra de Santa Martha (MZFC 6100); El Ariete-Barrava, Bastonal, Sierra de Santa Martha (UNAM-LT 2712-13); Bastonal, Sierra de Santa Martha (MZFC 9564, UNAM-LT 2794); La Asociación, Sierra de Santa Martha (UNAM-LT 2714, 2716); Azufrera, Sierra de Santa Martha (UNAM-LT 2715); crater del Volcán San Martín (MZFC 10553-54); Volcán San Martín, El Bastonal (MZFC 9563-65; UTA R-29979, 36582, UNAM-LT 2767).



*Xenosaurus rackhami* (Cofradía, Oax.) MZFC 15542.



*Xenosaurus rackhami* (Veracruz: Cráter del Volcán San Martín). MZFC 10553



*Xenosaurus rectocollaris*  
Smith & Iverson, 1993

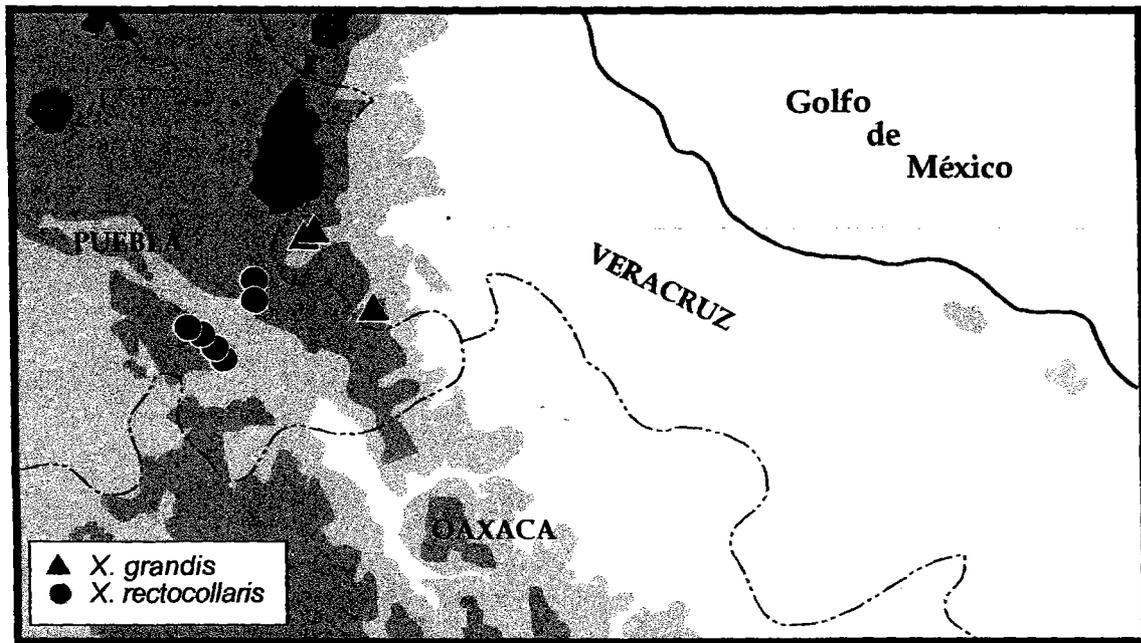
**Diagnosis.-** *Xenosaurus rectocollaris* se distingue de todas las especies de *Xenosaurus* con la excepción de *X. phalaroanthereon*, *X. penai* y *X. sp.* (Pápalo), en tener el collar nucal recto, restringido al cuello. Adicionalmente se diferencia de todos sus congéneres, excepto, *X. phalaroanthereon*, *X. sp.* (Pápalo), *X. sp.* (Juárez), en tener los arcos sigomático y postorbital en amplio contacto. Con la excepción de *X. phalaroanthereon*, *X. rectocollaris* se distingue por tener un número bajo de laminillas bajo el cuarto dedo (18-22; 23-31 en las especies restantes).

Adicionalmente esta especie se distingue de todas las especies menos *X. newmanorum*, *X. platyceps* y *X. sp.* (Pápalo), en tener el proceso postrostral bien desarrollado. *X. rectocollaris* puede diferenciarse también de *X. agrenon*, *X. grandis*, *X. penai*, y *X. rackhami*, en tener el vientre immaculado.

Con la excepción de *Xenosaurus arboreus*, *X. newmanorum*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps*, y *X. sp.* (Pápalo), el *canthus temporalis* en *X. rectocollaris* se encuentra redondeado.

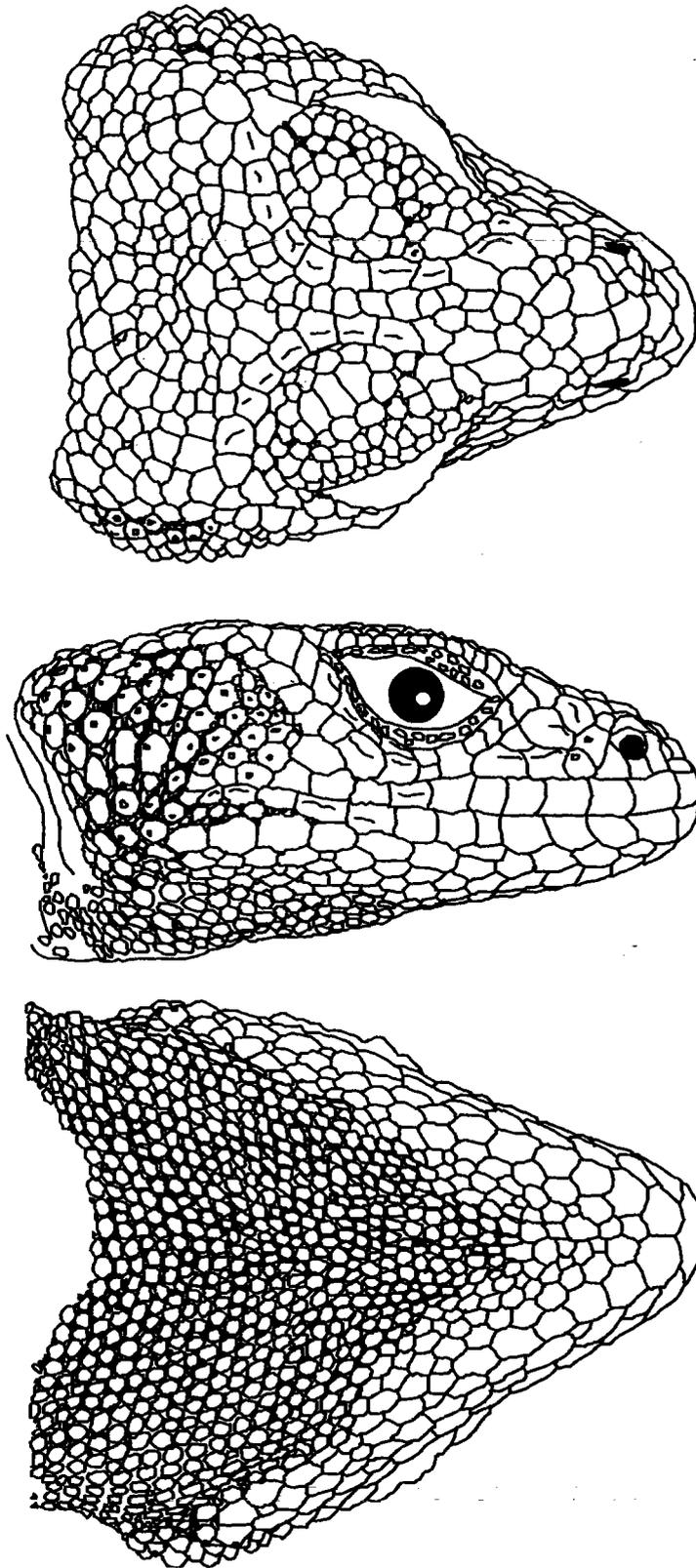
*Xenosaurus rectocollaris* puede diferenciarse también del resto de las especies por tener solo una hilera de escamas supraoculoorbitales.

**Distribución.-** Esta especie es endémica al estado de Puebla y su distribución se restringe a algunas localidades en el Valle de Tehuacán (Mapa 5).



Mapa 5. Distribución geográfica de *Xenosaurus grandis*, y *X. rectocollaris*

**Ejemplares examinados:** MEXICO: Puebla: 5 km NE Azumbilla, 28 km NNE de Tehuacán (MZFC 113); 9 km E Chapulco [MZFC 5719 (3 especímenes)]; 8 km E Chapulco [MZFC 5923 (2 especímenes), 5924, 7554, 9511-12]; aproximadamente km 10 sobre el camino de Tehuacán a Orizaba (MZFC 10046); 2.5 km SE Chapulco (EBUAP 733); 1 km NE Santa Ana Teloxtoc (EBUAP 734-35); Cerro Gordo en San Lucas Teteletitlán (EBUAP 736-37). Zapotitlán Salinas: Cerro Chacatecas, Cerro El Pajarito.



*Xenosaurus rectocollaris* (Puebla: 2.5 km SE de Chapulco). EBUAP 733.



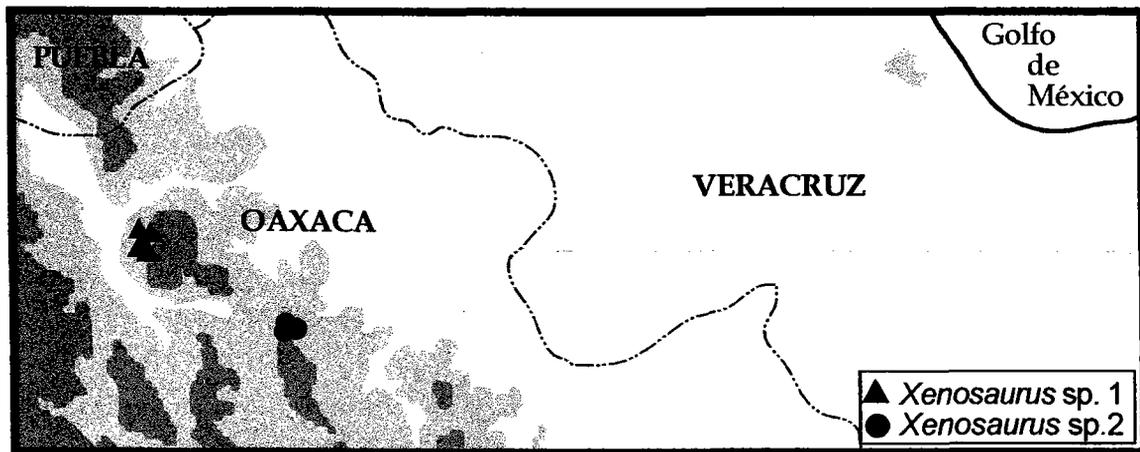
*Xenosaurus* sp. 1 (Concepción Pápalo, Oax)

**Diagnosis.**- Esta especie nueva, puede distinguirse de todas las especies del género en tener las escamas de la región dorsal muy pequeñas y granulares, escamas supraoculares pequeñas y por tener cuatro escamas supraoculosuperciliares. Se distingue de todas las especies excepto *X. penai*, *X. phalaroanthereon*, y *X. rectocollaris*, en tener el collar nucal recto restringido al área del cuello. Adicionalmente se diferencia del resto de sus congéneres, con la excepción de *X. phalaroanthereon*, *X. rectocollaris* y *X. sp.* (Juárez) por tener los arcos cigomático y postocular en amplio contacto.

Adicionalmente se distingue de todas las especies con la excepción de *Xenosaurus platyceps*, en tener un mayor número de escamas ventrales entre la axila y la ingle (38-42). El proceso postrostral al igual que *X. newmanorum*, *X. platyceps* y *X. rectocollaris*, se encuentra bien desarrollado.

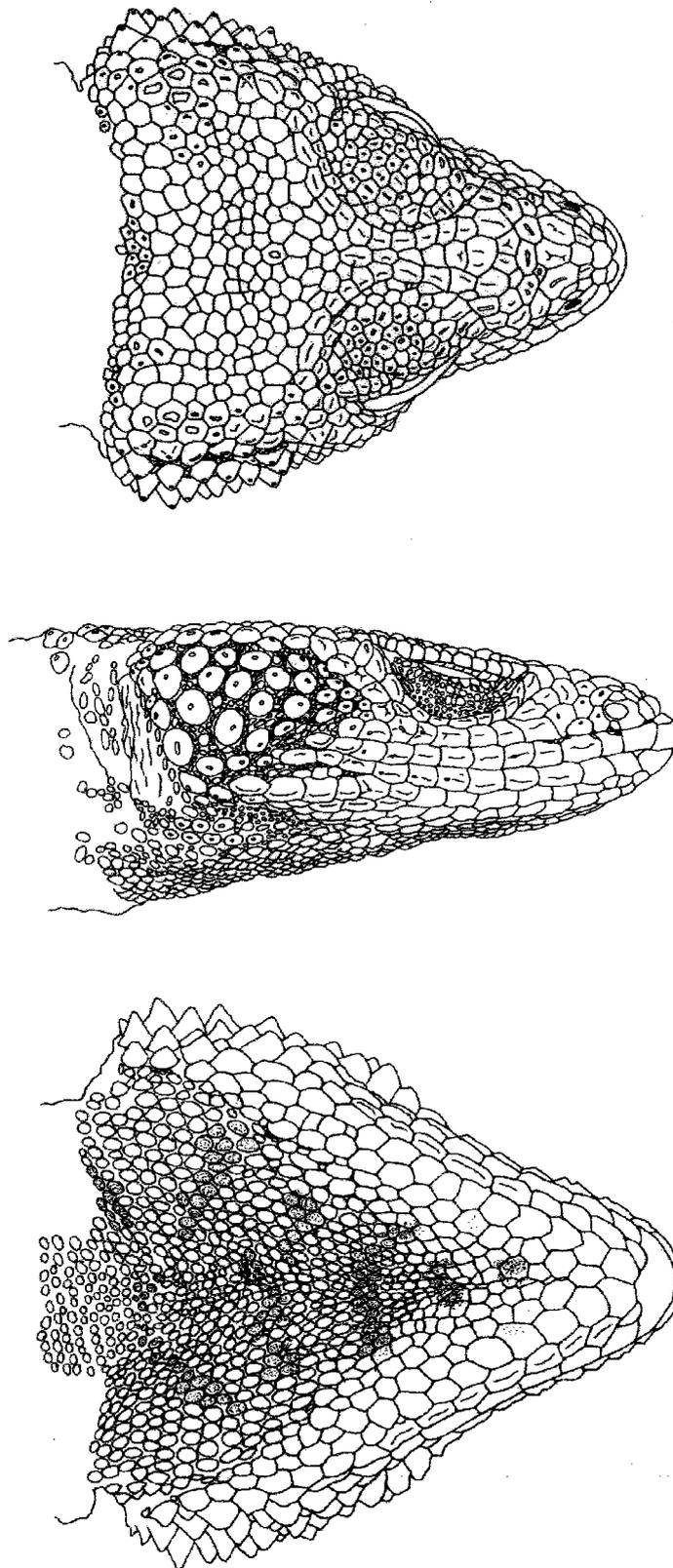
De *Xenosaurus agrenon*, *X. grandis*, *X. rackhami*, y *X. penai*, *X. sp.* (Pápalo) se distingue también por tener el vientre immaculado y por carecer de las escamas paravertebrales desarrolladas.

**Distribución.**- Esta nueva especie es endémica al estado de Oaxaca y su distribución se restringe a las partes altas del Valle de Cuicatlán (Mapa 6)



Mapa 6. Distribución geográfica de *Xenosaurus* sp. 1 (Pápalo) y *X.* sp. 2 (Juárez) en Oaxaca

**Ejemplares examinados:** MEXICO: Oaxaca: Valle de Cuicatlán, Municipio de Concepción Pápalo, 2 km S Concepción Pápalo (EBUAP 2035, 2037-38, 2042, 1175-79, 1180-81, 1182,,1183); Municipio de Cuyamecalco Villa de Zaragoza, 4 km NW San Isidro Buenos Aires y 500 mts SW de la Ranchería Santa María Buenos Aires (EBUAP 2036, 2039, 2040-41); Municipio de San Lorenzo Pápalo; Municipio de Cuicatlán, Cerro Peña del Águila.



*Xenosaurus* sp. 1 (Concepción Pápalo, Oax.)



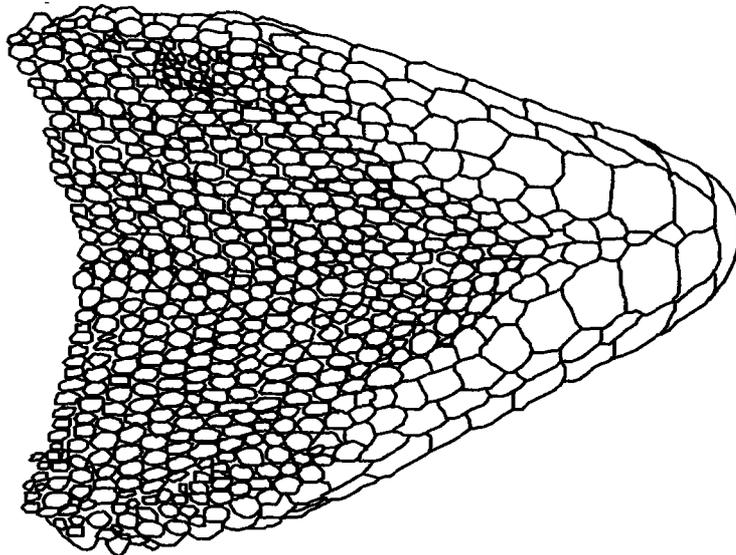
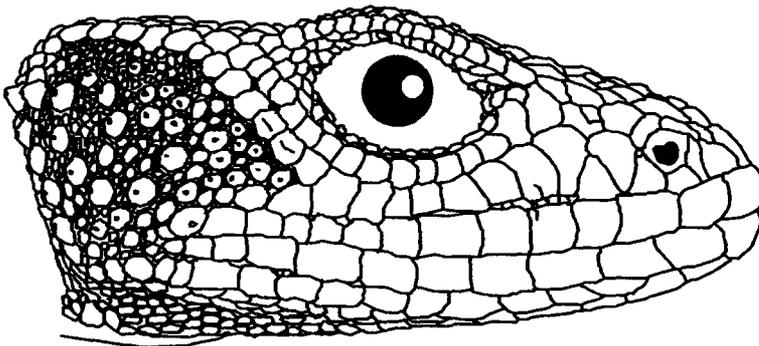
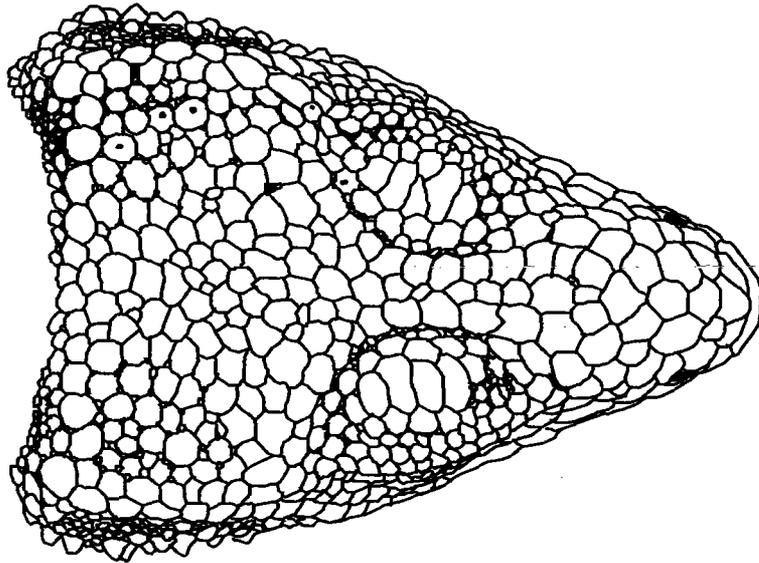
*Xenosaurus* sp 2 (Sierra de Juárez)

**Diagnosis.**- Esta nueva especie se puede distinguir de todos sus congéneres a excepción de *Xenosaurus arboreus*, *X. grandis*, *X. newmanorum*, y *X. rackhami* en tener el collar nucal en forma de "V", y el margen posterior puede extenderse mas allá de la inserción del brazo. Se distingue de todas las especies, excepto *X. arboreus*, *X. agrenon*, y *X. grandis*, en tener las hileras paravertebrales bien definidas.

De *Xenosaurus rackhami*, la nueva especie se distingue por tener las internasales agrandadas separadas por dos escamas, ocasionalmente una, y por presentar los arcos cigomático y postocular en amplio contacto. Adicionalmente se distingue de todas las especies, con la excepción de *X. rackhami* y *X. newmanorum*, por tener las bandas de la cola con el borde oscuro y el centro claro.

**Distribución.**- Esta nueva especie es endémica al estado de Oaxaca y su distribución se restringe a la Sierra de Juárez (Mapa 6).

**Ejemplares examinados:** MEXICO: Oaxaca: Sierra de Juárez [MZFC 2159 (3 specimens)]; Santiago Comaltepec, km 88 sobre la carretera Mex 175 Tuxtepec-Oaxaca (MZFC 4510); Sierra Juárez, Santiago Comaltepec, La Esperanza (MZFC 4511, UTACV R-22214); Vistahermosa, km 78 sobre la carretera Mex 175 Tuxtepec-Oaxaca (MZFC 9548, 9550-51); N face Sierra Juárez, 1.6 km S Vistahermosa (UTACV R-12116, 12118); N face Sierra Juárez, 3.1 km S Vistahermosa (UTACV R-12120, 12124-25); N face Sierra Juárez, 4.8 km S Vistahermosa (UTACV R-12131); N face Sierra Juárez, 6.8 km S Vistahermosa (UTACV R-12134); Sierra Juárez, 3.4 mi S Vistahermosa (UTACV R-8435); Sierra Juárez, 3.8 mi S Vistahermosa (UTACV R-8436); Ixtlán, Comaltepec, Vistahermosa (UCM 52487).



*Xenosaurus* sp. (Oaxaca: Sierra de Juárez, Vista Hermosa). MZFC 9551

Anexo 3. Formas y tipo de collar de las diferentes especies de *Xenosaurus* consideradas en este trabajo

*Xenosaurus agrenon*



MZFC 9542



MZFC 9544



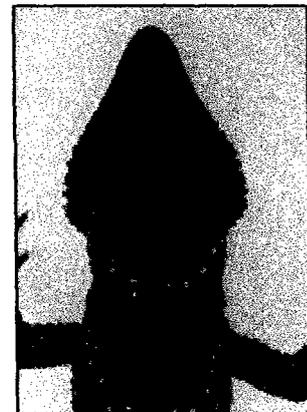
MZFC 9545



MZFC 9569



MZFC 9571



MZFC 12476

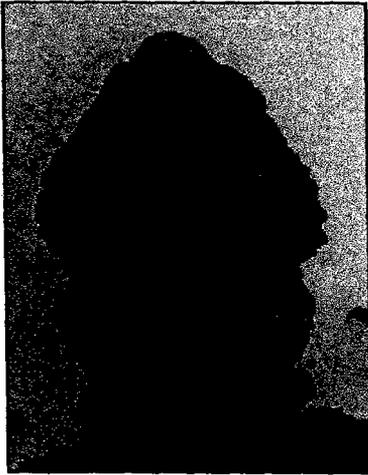


UCM 41181



UIMNH 69373

*Xenosaurus arboreus*



UIMNH 56158

*Xenosaurus grandis*



MZFC 6893



MZFC 6897



MZFC 6895



MZFC 6896

*Xenosaurus newmanorum*



MZFC 8453



MZFC 8455



MZFC 8454

*Xenosaurus phalaroanthereon*



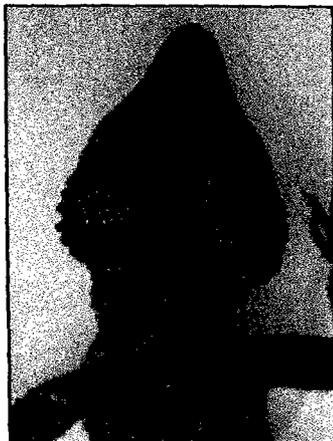
MZFC 12223



MZFC 12225



MZFC 12229



MZFC 12224

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

*Xenosaurus penai*

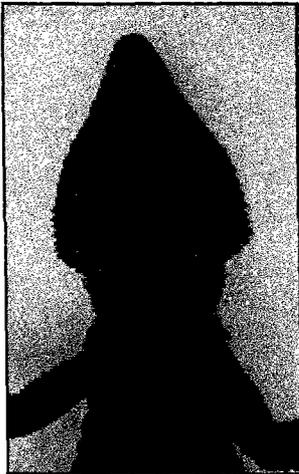


IBH 6414

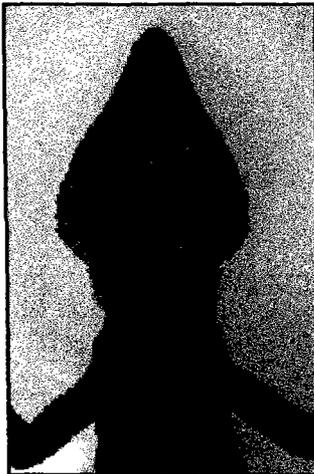


MZFC 7099

*Xenosaurus platyceps*



ENEPI 4098



ENEPI 4101



MZFC 10051

*Xenosaurus rackhami*



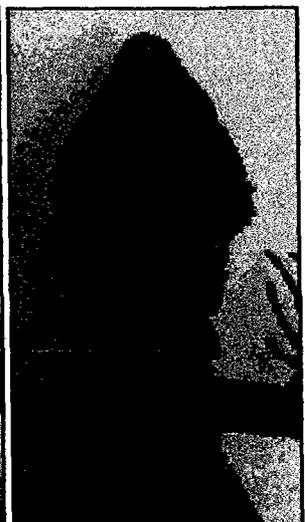
MZFC 15541



MZFC 15542



MZFC 15544



UCM 19028



UNAM-LT 2794

MZFC 9564

MZFC 10553

MZFC 9565

*Xenosaurus rectocollaris*



MZFC 9511

MZFC 10046

EBUAP 733

*Xenosaurus* sp. (Pápalo)



EBUAP 2035

EBUAP 2037

EBUAP 1183

*Xenosaurus* sp. Juarez



MZFC 9550



UTA R 8435



JRM

**LITERATURA CITADA**

- Alvarez del Toro, M. 1982. Los reptiles de Chiapas. Tercera edición. Tuxtla Gutiérrez Chiapas, México. Inst. Zool. del Estado. 204 pp.
- Ballinger, R. E., Lemos-Espinal y G. R. Smith. 2000. Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 35: 179-183.
- Ballinger, R. E., Lemos-Espinal, S. Jasona-Sarabia y N. Coady. 1995. Ecological observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlapán, Veracruz, Mexico. *Biotropica* 27: 128-132.
- Barrows, S. y H. M. Smith. 1947. The skeleton of the lizard *Xenosaurus grandis* (Gray). *University of Kansas Science Bulletin* 31: 227-281.
- Borsuk-Bialynicka, M. 1986. On the diagnosis of the Xenosauridae (Anguimorpha). En: *Studies in Herpetology*. Rocek, Z. (ed). Charles University, Prague. Pp 319-320.
- Brodie, E. D., Jr., J. R. Mendelson y J. A. Campbell. 2002. Taxonomic revisión of the Mexican plethodontid salamanders of the genus *Lineatriton*, with the description of two new species. *Herpetologica* 58:194-204.
- Camarillo, R. J. L. 1990. *Xenosaurus grandis* en el estado de Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 2: 34-35.
- Camarillo, R. J. L. 1998. *Xenosaurus newmanorum*. Geographic distribution. *Herpetological Review* 29:52.
- Campbell, J. A. 1984. A new species of *Abronia* (Sauria: Anguidae) with comments on the herpetogeography of the highlands of Southern Mexico. *Herpetologica* 40: 373-381.
- Campbell, J. A., y D. R. Frost. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: Revisionary

- notes, and descriptions of four new species, a phylogenetic analysis, and key. American Museum of Natural History (216): 1-121.
- Canseco-Márquez, L., G. Gutiérrez-Máyén y J. Salazar-Arenas. 2000. New records and range extensions for amphibians and reptiles from Puebla, México. Herpetological Review 31: 259-263.
- Chang, V. y E. N. Smith. 2001. Fast Morphology GFC Version 1.0. <http://www3.uta.edu/faculty/ensmith>.
- Cope, E. D. 1866. Fifth contribution on the herpetology of tropical America. Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia 1866: 317-323.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. Currents in Ornithology 1: 159-187.
- Dirzo, R., E. González-Soriano y R. C. Voght. 1997. La región de Los Tuxtlas. En Historia Natural de los Tuxtlas. González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Voght (eds.). Instituto de Biología, Instituto de Ecología, CONABIO. 3-23.
- Duellman, W. E. 1960. A distributional study of the Amphibians of the Isthmus of Tehuantepec, México. University of Kansas Publications Museum of Natural History 13: 19-72.
- Duellman, W. E. 2001. Hylid frogs of Middle America. Society for the study of Amphibians and Reptiles. 18: 1-1158.
- Durán-Fuentes, I. 2005. Evaluación del estado taxonómico de las poblaciones de *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) de la Sierra Madre Oriental en Hidalgo, Puebla y Veracruz. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 1-68 pp.
- Estes, R. y G. Pregil. 1988. Phylogenetic relationships of the lizards families. Stanford Univ. Press. Stanford California. 631 pp.

- Estes, R., K. De Queiroz y J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. En: Estes, R. y G. Pregil (Eds.). Phylogenetic relationships of the lizards families Stanford Univ. Press. Stanford California. 119-128.
- Etheridge, R. 1967. Lizard caudal vertebrae. *Copeia* 1967:699-671.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México. En Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds). Diversidad Biológica de México. Instituto de Biología, UNAM. 1-108.
- Frost, D. R. y D. M. Hillis. 1990. Species concept and Practice. Herpetological applications. *Herpetologica* 46:87-104.
- García-Arizaga, M. T. y J. Lugo-Hubp. 2003. El relieve mexicano en mapas topográficos. Instituto de Geografía. Serie no. 5: 148 pp.
- Gauthier, J. A. 1982. Fossil xenosaurid and anguid lizards from the early Eocene Wasatch Formation, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea. *Contributions to Geology, University of Wyoming*. 21:7-54.
- Gray, J. E. 1856. Notice of a new species of nocturnal lizard from Mexico. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 2:270-271.
- Guevara, S. S. , J. Laborde y G. Sánchez. 2004a. Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, A. C. y Unión Europea. Xalapa, Ver. 288 pp.
- Guevara, S. S., G. Sánchez-Ríos y R. R. Landgreave. 2004b. La deforestación. En: Guevara, S. S., J. D. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds). Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, A. C. y Unión Europea. Xalapa, Ver. 85-109.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- King, W. y G. Thompson. 1968. A review of the American lizard of the genus *Xenosaurus* Peters. *Bulletin of the Florida State Museum* 12: 93-123.
- Lara-Góngora, G. 1986. New distributional records for some Mexican reptiles and

- amphibians. Bulletin of the Maryland Herpetological Society 22: 62-67.
- Lemos-Espinal J., G. R. Smith y R. E. Ballinger. 1996. Natural History of the Mexican knob-scaled lizard, *Xenosaurus rectocollaris*. Herpetological Natural History. 4: 151-154.
- Lemos-Espinal J., G. R. Smith y R. E. Ballinger. 1997a. Neonate-female associations in *Xenosaurus newmanorum*: a case parental care in a lizard. Herpetological Review 28: 22-23.
- Lemos-Espinal J., G. R. Smith y R. E. Ballinger. 1997b. Natural History of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. Herpetological Natural History 5:181-186.
- Lemos-Espinal J., G. R. Smith y R. E. Ballinger. 1998. Thermal Ecology of the crevice dwelling lizard, *Xenosaurus newmanorum*. Journal of Herpetology 32: 141-144.
- Lemos-Espinal J., G. R. Smith y R. E. Ballinger. 2000. *Xenosaurus rectocollaris*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles 716:1.
- Lemos-Espinal J., G. R. Smith y R. E. Ballinger. 2003a. Diets of three species of knob-scaled lizard (genus *Xenosaurus*) from Mexico. The Southwestern Naturalist 48:119-122.
- Lemos-Espinal J., G. R. Smith y R. E. Ballinger. 2003b. Ecology of *Xenosaurus grandis agrenon*, a knob-scaled lizard from Oaxaca, México. Journal of Herpetology 37: 192-196.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara- Ayala, D. Espinosa-Organista y J. J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forest: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemicity to vascular plant taxa. Journal of Biogeography 26: 1299-1305.
- Lynch, J. D. y H. M. Smith. 1965. A new species of *Xenosaurus* (Reptilia: Xenosauridae) from the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. Transactions Kansas Academy of Science 68:

163-172.

- Macey, J. R., J. A. Schulte, II, A. Larson, B. S. Tuniyev, N. Orlov y T. J. Papenfus. 1999. Molecular phylogenetic, tRNA evolution, and historical evolution in anguid lizards and related taxonomic families. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:250-272.
- Mendelson, J. R. III y J. A. Campbell. 1999. The taxonomic status of populations referred to *Hyla chaneque* in Southern Mexico, with the description of a new treefrog from Oaxaca. *Journal of Herpetology* 33: 80-86.
- Nieto-Montes de Oca, A., J. A. Campbell y O. Flores-Villela. 2001. A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, Mexico. *Herpetologica* 57: 32-47.
- Peters, W. 1861. Eine neue Gattung von Eidechsen, *Xenosaurus fasciatus*, aus Mexico. *M. Ber. Konigl. Akad. Wiss. Berlin*, 1861: 453-454.
- Pérez-Higareda, G. y D. L. Navarro. 1980. The faunistic districts of the low plains of Veracruz, México, based on reptilian and mammalian data. *Bulletin Maryland Herpetological Society* 16: 54-69.
- Pérez-Ramos, E. y L. Saldaña de la Riva. 1989. Xenosauridae (Reptilia: Squamata), nuevo registro de lagartijas para Guerrero, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 1:39-40.
- Pérez-Ramos, E., L. Saldaña de la Riva y J. A. Campbell. 2000. A New allopatric species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from Guerrero, Mexico. *Herpetologica* 56: 500-506.
- Quixiong, H., J. Yahoming y Z. Ermi. 1984. Study on the taxonomic status of *Shinisaurus crocodilurus*. *Acta Herpetologica Sinica* 3: 1-7.
- Shannon, F. A. 1951. Notes on a herpetological collection from Oaxaca and other localities

- in Mexico. Proceedings of the United States National Museum 3284: 465-484.
- Smith, G. R., Lemos-Espinal y R. E. Ballinger. 1997. Sexual dimorphism in two species of knob scaled lizard (genus *Xenosaurus*) from Mexico. Herpetologica 53:200-205.
- Smith, H. M. y J. B. Iverson. 1993. A new knob scale lizard (Reptilia: Xenosauridae) from Mexico. Bulletin of the Maryland Herpetological Society 29: 51-56.
- Smith, E. N. y Gutberlet, R. L. 2001. Generalized frequency coding: a method of preparing polymorphic multistate characters for phylogenetic analysis. Systematic Biology 50: 156-169.
- Stuart, L. C. 1941. A new species of *Xenosaurus* from Guatemala. Proceedings of the Biological Society of Washington 54:47-48.
- Swofford, D. L. 2000. PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taylor, E. H. 1949. A preliminary account of the herpetology of the state of San Luis Potosí, Mexico. University of Kansas Science Bulletin 33:169-215.
- Templeton, A. R. 1994. The role of molecular molecular genetics in speciation studies. En: Schierwater, B., B. Streit, G. P. Wagner y R. DeSalle (eds.). Molecular Ecology and Evolution: Approaches and applications Birkhauser Verlag, Leipzig. 22:624-629.
- Townsend, T. M., A. Larson, E. Louis y J. R. Macey. 2004. Molecular Phylogenetics of Squamata: The position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamata trees. Systematic Biology 53:735-757.
- Weeler, D. Q. y R. Meier. 2000. Species concept and Phylogenetic theory a debate. Columbia University Press, New York. 1-230.
- Werler, J. E. y F. A. Shannon. 1961. Two new lizards (genera *Abronia* and *Xenosaurus*) from the Los Tuxtlas Range in Veracruz, Mexico. Transactions of the Kansas Academy

of Science 64: 123-132.

Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: The Theory and practice of Phylogenetic Systematics.

Wile Interscience. New York.

Zunino, M. y A. Zullini. 2003. Biogeografía: La dimensión especial de la Evolución. Fondo de Cultura Económica, México. 1-359.