



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

“PATRONES BIOGEOGRÁFICOS DEL GÉNERO
RHADINAEA (COPE, 1863) EN LA SIERRA MADRE
ORIENTAL”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

URIEL ALONSO GARCÍA SOTELO

DIRECTOR DE TESIS:

M. EN C. URI OMAR GARCÍA VÁZQUEZ



CIUDAD DE MÉXICO

MARZO 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

"ZARAGOZA"

DIRECCIÓN

JEFE DE LA UNIDAD DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR PRESENTE.

Comunico a usted que el alumno GARCÍA SOTELO URIEL ALONSO, con número de cuenta 309234100, de la carrera de Biología, se le ha fijado el día 20 de marzo de 2018 a las 17:00 hrs., para presentar examen profesional, el cual tendrá lugar en esta Facultad con el siguiente jurado:

PRESIDENTE Dr. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ

VOCAL M. en C. URI OMAR GARCÍA VÁZQUEZ

SECRETARIO Dr. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA

SUPLENTE Dr. MANUEL FERIA ORTIZ

SUPLENTE Dr. ALBERTO MÉNDEZ MÉNDEZ

Handwritten signatures of the jury members on lines.

El título de la tesis que presenta es: Patrones Biogeográficos del género Rhadinaea (Cope, 1863) en la Sierra Madre Oriental.

Opción de titulación: Tesis.

Agradeceré por anticipado su aceptación y hago propia la ocasión para saludarle.

ATENTAMENTE "POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU" Ciudad de México, a 27 de febrero de 2018

DR. VÍCTOR MANUEL MENDOZA NÚÑEZ DIRECTOR

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA DIRECCION



RECIBI OFICINA DE EXÁMENES PROFESIONALES Y DE GRADO

VÓ. BO. M. en C. ARMANDO CERVANTES SANDOVAL JEFE DE CARRERA

We've heard a kind of paradise beyond the desert's dunes,
we've walked the earth in solitude, so cold we need the warmth of sun.

We've lived the life that we could live,
we see the truth,
magic that begins.

Searching for something new,
isle of gold in flower's bloom.

Yoko Kanno.

Índice

Agradecimientos	I
Resumen	1
Introducción	2
<i>Biogeografía y DNA</i>	2
<i>Género Rhadinaea</i>	5
<i>Grupo decorata</i>	5
<i>Planteamiento del problema</i>	6
<i>Descripción de la zona de estudio</i>	7
<i>Justificación</i>	9
Objetivos	11
Método	12
<i>Muestreo taxonómico</i>	12
<i>Técnicas de Laboratorio</i>	14
<i>Análisis filogenético</i>	15
<i>Estimación de los tiempos de divergencia</i>	17
<i>Reconstrucción de áreas ancestrales</i>	18
Resultados	19
<i>Análisis filogenético</i>	19
<i>Estimación de los tiempos de divergencia</i>	21
<i>Reconstrucción de áreas ancestrales</i>	24
Discusión	27
<i>Relaciones intragenéricas</i>	27
<i>Patrones biogeográficos del grupo decorata</i>	29
Conclusiones	33
Literatura Citada	35
Anexos	47

Agradecimientos

Los recursos para la elaboración de este trabajo provinieron del apoyo otorgado por la Dirección General de Apoyo al Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México a Uri Omar García Vázquez (proyecto PAPIIT-IN 221016).

Agradezco el apoyo otorgado por el Dr. Adrián Nieto Montes de Oca y las facilidades brindadas dentro del laboratorio de Herpetología de la Facultad de Ciencias.

Asimismo agradezco a Adrián Nieto y Oscar Flores (Facultad de Ciencias, UNAM), Eric Smith y Jonathan Campbell (University of Texas at Arlington), a Christoph Grúnwald (Herp.mx) y Biodiversa A.C. por los tejidos donados para la realización de este trabajo.

Agradezco a los Dres. Antonio Alfredo Bueno Hernández, David Nahum Espinosa Organista, Manuel Feria Ortiz y Alberto Méndez Méndez, cuya coincidencia como revisores de mi trabajo fue un golpe de suerte, sus comentarios y correcciones fortificaron la presente investigación. Les admiro y respeto por su trabajo y labor docente.

Muchas gracias a todos mis compañeros dentro del laboratorio de Sistemática Molecular: Alan, Antonio, Andrés, Cindy, Diego, Estefanía, Gabriela, Mabel, Marco y Rafael por su compañía y apoyo. A Gabriel Martínez “Gabo”, Carlos Sánchez “el Charly”, Antonio “Toño” Valdenegro y Romina Cervantes, gracias por todas sus enseñanzas, comentarios y observaciones, así como el apoyo en campo, y en el laboratorio, los quiero mucho.

Agradezco profundamente a mi “Doc”, el M. en C. Uri Omar García Vázquez por su guía y revisiones, por todo el café que mi cuerpo necesitó y los buenos ratos. Más que mi director de tesis se ha convertido en un modelo a seguir y en una inspiración.

A todos los profesores que se han esforzado en otorgar a sus alumnos una clase que pueda enriquecer nuestra formación como universitarios, A los Biól. Elvia García Santos, José Luis Guzmán Santiago; a los Dres. Alejandrina Graciela Ávila Ortiz, Jorge Antonio Valdivia Anistro, Arcadio Monroy Ata, Balbina Vázquez Benítez, Juan José Rodríguez Mercado y a las M. en C. Eloísa Adriana Guerra Hernández, Gabriela Selene Ortiz Burgos y María Magdalena Ayala Hernández por su gran pasión dando clases y compromiso académico.

Al equipo miguelito, los mejores compañeros con los que pude coincidir en la carrera, sepan ustedes que los admiro y aprecio muchísimo: Alfonso “Ponchito” Hernández, Clarisa Marmolejo, Eyra Salinas, Francisco Pacheco, Jesús Ayala, Kalid Martínez, Montserrat Oliver, Rosa Navarrete, Yazmín Carrillo y a nuestro profe, Miguel Castillo. Gracias por su amistad y apoyo incondicional.

A mis compañeros de vida: Adolfo Velázquez, Fernando “Bebé feo” Ramírez, Gabriela Mantecón “Cui”, Gabriela Torres “Happy Feet”, Miriam “Moomin” Toriz, Monserrat Portillo “La pinshi Monse”, Omar Ávila Bedolla y Valeria Dorantes. No hay palabras para describir el amor que les guardo y el agradecimiento que siento por coincidir en tiempo y espacio con ustedes, este trabajo y todo el esfuerzo es en parte historia nuestra.

A mi familia, quienes me han dado todo, no hay palabras suficientes para expresar lo agradecido que estoy por proveerme de todos los medios para llegar hasta aquí. Todo el amor y la felicidad viene de ustedes. Omma y Appa los llevo en mi corazón, espero que puedan sentirse orgullosos. A mis hermanos quienes han estado lejos y cerca, siempre los llevo en mi corazón, sepan que no hay fuerza en el universo que pueda apartar nuestras almas, sea cual sea nuestro lugar en el mundo.

Agradezco a Héctor Olandes, mi lobito, por todo el apoyo y el amor que me ha otorgado, los aprendizajes y el tiempo que hemos pasado lo atesoro más que a nada, nuestro camino estará lleno de triunfos como este. Gracias a Lucero Olandes y a la familia López Olandes por tener tantas consideraciones conmigo e incluirme en la manada.

A todas las personas que han dejado su huella en mi, que por razones de espacio no puedo listar, les agradezco su presencia en distintos tiempos y sus enseñanzas perennes.

Resumen

La Sierra Madre Oriental (SMOr) es una cadena montañosa al este del territorio mexicano que posee una riqueza biótica de gran importancia. La historia de la herpetofauna montana de esta serranía muestra una influencia reciente de los sucesos históricos y ecológicos durante el Neógeno y Cuaternario, situación que ha influido en los patrones biogeográficos y las relaciones de ésta como provincia biogeográfica. El presente estudio se centra en obtener información sobre las relaciones biogeográficas de la SMOr con base en la reconstrucción de la filogenia y áreas ancestrales de un grupo casi exclusivo de la SMOr, el grupo *decorata* del género *Rhadinaea* (Colubridae: Dipsadinae), explorando al mismo tiempo sus relaciones. Para ello se utilizó mtDNA (*cyt-b*) para reconstruir su filogenia, estimar los tiempos de divergencia del linaje y efectuar una reconstrucción de áreas ancestrales. Los análisis mostraron a *Rhadinaea* como un grupo parafilético, una importante influencia de los eventos del Neógeno y Cuaternario en la diversificación del grupo *decorata* y las relaciones que guarda la SMOr con las provincias biogeográficas de la Faja Volcánica Transmexicana, Oaxaca y Golfo de México con base en la historia del grupo *decorata*.

Introducción

México es un país de origen geológico extremadamente complejo, en donde se encuentran biotas diversas dadas por las condiciones topográficas y geográficas del territorio. La principal razón por la cual nuestro país se encuentra actualmente dentro de la lista de países megadiversos es porque las masas continentales de las placas neártica y neotropical se conectaron, formando así parte de México y Centro América (Martínez-Meyer *et al.*, 2014). Entre otras causas que hacen de México un país de alta diversidad biológica están la topografía, la variedad de climas y una compleja historia, geológica como biológica. Estos factores han contribuido a formar un mosaico de condiciones ambientales que promueven una gran variedad de hábitats y de formas de vida (Sarukhán *et al.*, 2009). Estos procesos que dieron lugar al actual territorio mexicano permitieron un estado de “puente biológico” para las biotas ancestrales de las regiones neártica y neotropical. Es así como diversos grupos de flora y fauna se establecieron gradualmente en nuestro territorio, los cuales preceden a un gran número de taxones endémicos que se originaron aquí.

Biogeografía y DNA

La biogeografía es la disciplina de la biología comparada que se encarga de estudiar los procesos causales (históricos y ecológicos) que determinan la distribución espacial de los organismos (Sanmartín, 2012). Esta disciplina se ha dividido tradicionalmente en dos enfoques: la biogeografía ecológica, que estudia procesos a escala local que actúan sobre la distribución espacial de los organismos; y la biogeografía histórica, que intenta explicar la distribución geográfica de los seres vivos en términos históricos y evolutivos. Esta última busca reconstruir los patrones de la diversidad biológica e inferir los procesos implicados, utilizando como base las relaciones de parentesco entre los organismos y su distribución. Para explicar el origen de las distribuciones de la diversidad biológica que se extienden a través de distintas áreas se han propuesto dos procesos o mecanismos principales, la dispersión y la vicarianza.

La dispersión se refiere a un proceso donde el antepasado del grupo en un área ancestral o centro de origen, se dispersó a otras áreas y cruzó barreras geográficas de manera sucesiva. Cada uno de estos eventos de dispersión puede conducir a especiación alopátrida, al imposibilitarse el flujo génico entre la población original y la dispersora por la presencia de la barrera y el llamado efecto fundador (Sanmartín, 2012).

En la vicarianza el ancestro del grupo ocupaba un área, que entonces abarcaba toda la distribución actual del grupo, ésta se fragmentó por la aparición sucesiva de barreras. Cada uno de estos eventos de división fue seguido de especiación alopátrida de la población ancestral, de forma que cada descendiente es ahora endémico de un área (Sanmartín, 2012).

El resultado final de ambos procesos (dispersión y vicarianza), es el aislamiento espacial de una población por una barrera física o climática y la consiguiente diferenciación de un nuevo taxón por especiación alopátrida (Sanmartín, 2012). De acuerdo a la definición de dispersión, la barrera implicada en el proceso de especiación es más antigua que la disyunción geográfica, mientras que en la definición de vicarianza la aparición de la barrera es la causa de la disyunción y de la subsiguiente especiación, por lo cual no será más vieja que la disyunción.

Dicho lo anterior es posible deducir que ambos procesos son complementarios, sin embargo durante el desarrollo la Biogeografía como disciplina en la segunda mitad del siglo XX éstos fueron considerados procesos opuestos. Gracias al desarrollo de técnicas como la de Áreas Ancestrales o Parsimonia de Fitch, los pensamientos dispersalistas que daban por sentado conceptos como los centros de origen (*sensu* Linnaeus, 1791) y la naturaleza estática de las geoformas fueron descartados. Al mismo tiempo los fundamentos de la vicarianza fueron integrados a la disciplina gracias al surgimiento del método cladista de Hennig y la Panbiogeografía de Croizat dentro de la Biogeografía de la

vicarianza, lo cual generó un nuevo paradigma dentro de la Biogeografía histórica, que predominó hasta finales del siglo XX (Sanmartín, 2012).

En la última década del siglo XX hizo aparición la Biogeografía basada en procesos (*event-based biogeography*; Ronquist, 1997). Este enfoque incorporó de forma explícita los procesos de dispersión y vicarianza, junto con la duplicación y extinción, procesos considerados en cladística únicamente *a posteriori* si se encontraban incongruencias en el análisis (Sanmartín, 2012). El uso en análisis filogenéticos de costos de probabilidad para cada proceso permitió introducir un método estadístico al análisis biogeográfico y la posibilidad de formular hipótesis contrastables de los procesos implicados.

A finales de los años 70s, se comenzaron a reunir evidencias que señalaban al DNA mitocondrial (mtDNA) como una molécula adecuada para estudiar las relaciones filogenéticas entre los organismos, en particular aquellos estrechamente relacionados. Concretamente, Brown *et al.* (1979) describieron una elevada tasa evolutiva para el genoma mitocondrial de animales, que en aquel momento se cuantificó como del 2% de divergencia entre un par de linajes por cada millón de años (Igea de Castro, 2012). Gracias al incremento de técnicas moleculares en reconstrucciones filogenéticas, fue posible contrastar hipótesis relacionadas con la dispersión y vicarianza debido a que la acumulación de mutaciones en el genoma de los linajes y su grado de diferencia confieren evidencia para dilucidar los procesos que moldearon la distribución de las especies.

El uso de genes mitocondriales en estudios biogeográficos y filogenéticos conlleva una serie de ventajas, 1) se fijan alelos con mayor rapidez (Palumbi *et al.*, 2001), ya que presenta una mayor tasa de sustitución que el genoma nuclear (Brown *et al.*, 1979; Avise *et al.*, 1987), 2) debido a su herencia materna y a su carácter haploide no es un genoma recombinante, lo cual facilita el estudio de mutaciones, y 3) tiene un tamaño menor al genoma nuclear con una mayor proporción de genes codificantes, lo cual facilita su estudio, separación y aislamiento (Avise *et al.*, 1987).

Género *Rhadinaea*

Rhadinaea es un género de serpientes que pertenecen a la subfamilia Dipsadinae, de la familia Colubridae. Su área de distribución incluye Estados Unidos, México, América Central y hasta Ecuador en América del Sur. La mayoría de las especies que integran este género habitan en bosques templados y húmedos, particularmente el grupo *decorata* presenta una distribución afín a éstos ecosistemas montanos.

Las culebras cafés u hojarrasqueras (*Rhadinaea*) son serpientes de talla pequeña que presentan en su mayoría hábitos diurnos, se encuentran en el forraje o en el suelo del bosque, aunque también suelen ser fosoriales. Se alimentan principalmente de anfibios pequeños y lagartijas. Los hábitats principales de estas serpientes son los bosques de pino-encino, bosques húmedos de hoja ancha y bosques montanos del norte de Centro América (Myers, 1974).

El género neotropical de colúbridos *Rhadinaea* fue definido a mediados del siglo XIX (Cope, 1863) y ha tenido una historia taxonómica compleja. Fue subdividido al inicio en ocho grupos de especies (*flaviata*, *decorata*, *taeniata*, *godmani*, *caligaster*, *vermiculaticeps*, *lateristriga* y *brevirostris*; Myers, 1974). Sin embargo, esta clasificación ha sufrido cambios. Tres de estos grupos de especies han sido trasladados a su propio género bajo sus nombres disponibles. *Rhadinella* Smith, 1941 (grupo *godmani*), que actualmente alberga 17 especies; *Urotheca* Bibron, 1843 (grupo *lateristriga*), con ocho especies; y *Taeniophallus* Cope, 1895 (grupo *brevirostris*) con nueve especies. Así, en el género quedan incluidos los cinco grupos restantes de los descritos originalmente (Myers, 2011; Campbell, 2015).

Grupo *decorata*

Particularmente el grupo *decorata* incluye once especies y fue descrito de acuerdo a las siguientes características: 1) el hemipene es un unilobulado y carece de características

especiales; 2) los machos adultos normalmente poseen crestas anales y subpreoculares; 3) el cuerpo generalmente presenta bandas y rayas variables, pero siempre se observa al menos un leve marcado de 4 a 5 líneas oscuras que envuelven el cuerpo, y en algunos casos se encuentra bordeado por una franja pálida o pequeños puntos pálidos; 4) existe invariablemente una marca conspicua postocular pálida que se extiende desde, o a una distancia corta detrás del borde posterior superior del ojo (Myers, 1974).

Las especies que componen al grupo *decorata* (*R. bogertorum*, *R. cuneata*, *R. decorata*, *R. forbesi*, *R. gaigeae*, *R. hesperia*, *R. macdougalli*, *R. marcellae*, *R. montana*, *R. myersi* y *R. quinquelineata*) se distribuyen casi exclusivamente en México, en la Sierra Madre Oriental (SMOr), Sierra Madre Occidental (SMOc), la llanura costera del Golfo, los altos de Chiapas, la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) y en la Sierra Madre del Sur (SMS), con excepción de *R. decorata*, la cual se encuentra desde México hasta Ecuador. Las especies que se encuentran en la SMOr son *R. decorata*, *R. forbesi*, *R. gaigeae*, *R. marcellae*, *R. montana* y *R. quinquelineata*.

Planteamiento del problema

Los ecosistemas montanos de México representan un foco de diversidad muy importante (Ramamoorthy *et al.*, 1993; McDiarmid *et al.*, 1999; Mittermeier, 2004; Mittermeier *et al.*, 2005; Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2007; Flores-Villela *et al.*, 2005; Canseco-Márquez *et al.*, 2004), lo cual ha originado una serie de preguntas sobre la distribución de taxones que a lo largo del tiempo han permanecido en estos sitios. Al respecto, se han sugerido diferentes modelos biogeográficos para intentar explicar los eventos de diversificación de taxones montanos, por ejemplo, Daza *et al.* (2009) sugieren que la formación de la FVT y los eventos ocurridos durante el Neógeno han impactado sobre la distribución de taxones de serpientes. Sin embargo, un número creciente de estudios filogeográficos han encontrado patrones de transición de la biota neártica y neotropical a partir de eventos geológicos recientes como la formación primaria de la FVT hace 7-10 millones de años

(ma) (Marshall y Lieberr, 2000; Rosas-Elguera *et al.*, 2003; Bryson *et al.*, 2011a) y las fluctuaciones durante los periodos interglaciares del cuaternario (Ruiz-Sánchez y Ornelas, 2014).

Los estudios que se han realizado para conocer la historia de la herpetofauna de la SMOr y sus relaciones biogeográficas son escasos, además de que la mayoría de ellos considera a la SMOr como una sola entidad biogeográfica sin tomar en cuenta la importancia que tiene su historia biológica o las relaciones intraespecíficas que albergan los taxones de diferentes localidades, dando por hecho que los patrones biogeográficos responden a los fenómenos geológicos que dieron origen a ésta región, sin tomar en cuenta otros factores históricos como patrones de endemismo (Espinosa-Organista *et al.*, 2008; Escalante *et al.*, 2007). Dado lo anterior, Espinosa-Organista *et al.* (2004), con base en la distribución de 43 taxones de diversos grupos (angiospermas, gimnospermas, arácnidos, coleópteros, lepidópteros, tisanópteros, reptiles, aves y mamíferos) con distribución en la SMOr reconocieron patrones que sustentaban la identidad de la SMOr como una provincia biogeográfica y su división en dos porciones: septentrional y meridional, las cuales muestran endemismos y características bien definidas. Éstas se encuentran divididas por una importante barrera física, la cuenca del río Pánuco (Espinosa-Organista *et al.*, 2004)

Adicionalmente, el grupo de serpientes decorata del género *Rhadinaea* es un grupo poco conocido que presenta afinidades con la distribución de los bosques templados y mesófilos; los cuales se ha sugerido que sufrieron cambios durante los periodos interglaciares del Pleistoceno (Bryson *et al.*, 2011b; Ruiz-Sánchez y Ornelas, 2014). Por lo tanto, es posible que el análisis del género en la SMOr arroje evidencias sobre sus posibles relaciones y patrones biogeográficos.

Descripción de la zona de estudio

La Sierra Madre Oriental (Fig. 1) es una región montañosa de México que se comenzó a formar desde el Cretácico Superior (66-100.5 ma), y cuya conformación ocurrió hace unos

35-55 ma. Es una cordillera formada por el plegamiento de depósitos cretácicos con elevaciones que oscilan entre los 2000 y 3000 msnm; las cuales datan del Eoceno tardío, hace aproximadamente 38 ma (Eguiluz de Antuñano, 2000). Debido a su origen, muestra una topografía abrupta en la que los valles, los cañones y los barrancos son comunes. Se encuentra en la porción noreste del país, extendiéndose hasta el sur del río Bravo, corre paralela al Golfo de México hasta unirse con la FVT. La SMOr atraviesa los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla, Querétaro y Veracruz. La cordillera tiene una longitud aproximada de 1,300 kilómetros, un promedio de 50 kilómetros de ancho y una elevación media de 2200 metros sobre el nivel del mar (msnm), y en algunas secciones la amplitud alcanza entre 80 y 100 kilómetros (Eguiluz de Antuñano, 2000).

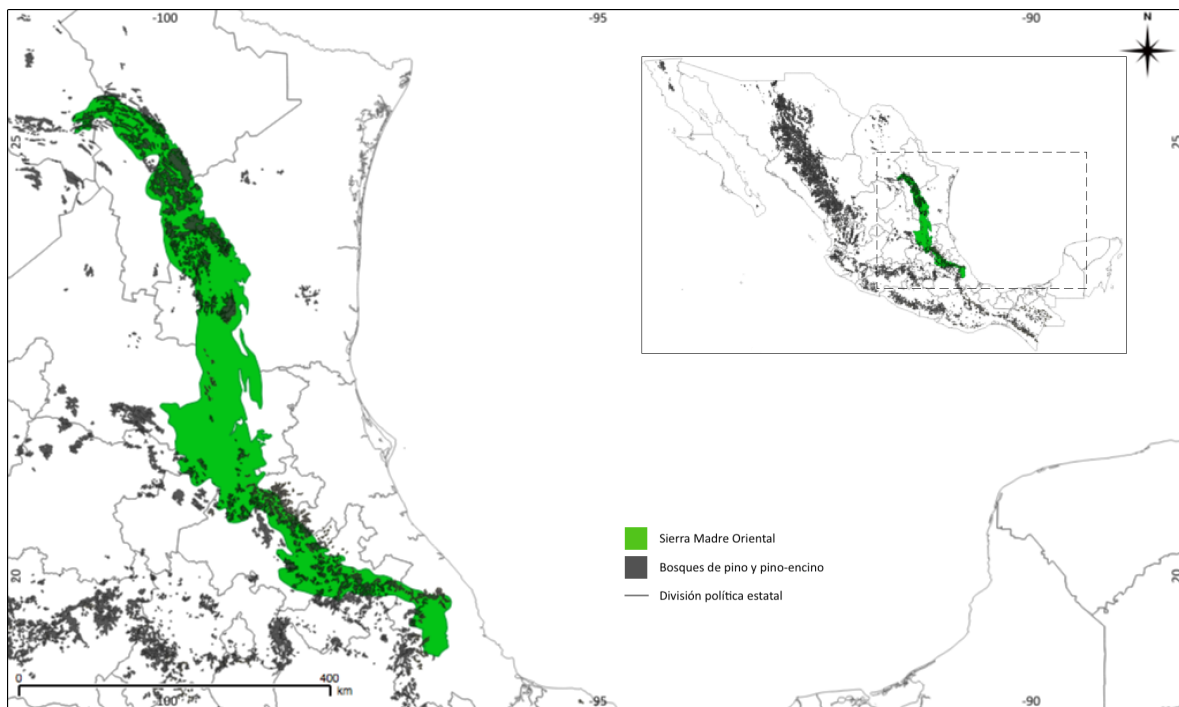


Figura 1. Ubicación de la SMOr en el territorio mexicano.

Debido a su fisiografía y ubicación, el clima de la SMOr es variado, aunque existe predominancia de los climas secos y templados (Hernández-Cerda y Carrasco-Anaya, 2004). La parte noreste de la sierra registra un clima templado que se torna templado-

subhúmedo en las partes más altas y sección noreste, donde la presencia de rocas volcánicas favorece el crecimiento de bosques.

El bosque de pino-encino y mesófilo de montaña son ecorregiones características de la cordillera, están presentes sobre todo en sus partes elevadas (Styles, 1998; Luna-Vega y Alcántara-Ayala 2004). Debido a la fisonomía de la SMOr, la distribución de la vegetación de pino-encino y bosque mesófilo se presenta en forma discontinua dentro de la provincia, ya sea en fragmentos o a manera de archipiélago (Luna-Vega y Alcántara-Ayala, 2004).

Por otra parte, la provincia de Oaxaca (Ferrusquía-Villafranca, 1990) es una de las provincias biogeográficas más complejas y diversas de México; se encuentra en el sureste del territorio y está integrada principalmente por la Sierra Madre de Oaxaca (SMOx) y la Sierra de Zongolica, en Veracruz. Abarca porciones de Puebla, Veracruz y Oaxaca con elevaciones de 1000-3000 msnm.

En la provincia de Oaxaca (Oax) predominan los bosques mesófilos de montaña (44%), de coníferas (15%) y encinos (11%), los cuales se encuentran entre los 1400-2250 msnm. Se encuentran también selvas tropicales, tanto caducifolias (10%), como perennifolias (17%) e incluso matorrales xerófilos (3%) (Espinosa-Organista *et al.*, 2008).

Los climas que posee la región son variados como sus geoformas, posee climas fríos, cálidos, secos y templados; donde los últimos son los que predominan en la región. El material geológico que comprende a la región es de origen sedimentario el cual data del Cretácico inferior (100-145ma) (Ortega-Gutiérrez y González-Arreola, 1985).

Justificación

La herpetofauna presente en los bosques templados y mesófilos de la SMOr ha sido estudiada por varios autores (Bryson *et al.*, 2012a; Bryson y Riddle, 2012; Bryson *et al.*,

2011b; Canseco *et al.*, 2004; Flores-Villela y García-Vázquez, 2014; Lemos-Espinal y Dixon, 2013). Respecto a las relaciones biogeográficas de la SMOr, la presencia de taxones compartidos con otras provincias biogeográficas pone en evidencia una fuerte relación con otras entidades como la FVT y la SMOc (Bryson *et al.*, 2011a; Bryson y Riddle, 2012). Estas consideraciones sobre la historia de los taxones de reptiles montanos han permitido observar dos puntos sobre la historia de la biota mexicana; 1) que muchos taxones que se han generado han sido por fenómenos de vicarianza y 2) que los eventos de especiación han sido recientes (hace aproximadamente 3-7 ma).

Los registros y trabajos que mencionan la presencia de especies de *Rhadinaea* del grupo *decorata* en México reportan su distribución principalmente en bosques de pino encino, bosques de pino, bosque de encino y bosque mesófilo, en altitudes entre 1,500 y 2000 m aproximadamente. Estos registros pertenecen principalmente a la SMOr, en bosques templados que actualmente no forman una franja continua a lo largo de la serranía. Diversos trabajos han mostrado que existen varios taxones montanos que muestran distintas discontinuidades en su distribución, condicionadas por barreras físicas como Cerritos-Arista y Salada (Morafka, 1977), la cuenca del río Pánuco (Pyron y Burbrink, 2010) y la FVT (Bryson *et al.*, 2012a). Así mismo, se ha sugerido que los patrones en la distribución de estos taxones fue moldeada por eventos vicariantes durante el Mioceno y Plioceno y por cambios climáticos durante el Cuaternario (Bryson *et al.*, 2011b; Bryson *et al.*, 2012a).

Además de las relaciones dentro de la SMOr, se encuentra aquella que guarda con la provincia Oax. La Sierra de Juárez y Sierra de Zongolica por mucho tiempo fueron consideradas como la continuación hacia el sur de la Sierra Madre Oriental (separadas después del surgimiento de la FVT) (Espinosa-Organista *et al.*, 2008), hasta que diferentes trabajos de regionalización la consideraron como una provincia independiente (Espinosa-Organista *et al.*, 2004; Espinosa-Organista *et al.*, 2008; Ferrusquía-Villafranca, 1990). La estrecha relación entre la provincia de Oaxaca y la Sierra Madre Oriental se sustenta por

varias especies que se distribuyen en ambas provincias, pero que están ausentes en la FVT, tales como *Quercus greggii* y *Q. hypoxantha* (encinos), *Paramacera chinantlensis* (mariposas), *Sarcohyla arborescandens* (rana), *Abronia graminea*, *Sceloporus megalepidurus pictus* (lagartijas) y *Crotalus scutulatus salvini* (serpientes) (Espinosa *et al.*, 2008). Sin embargo, recientemente, Morrone *et al.* (2017) publicaron una actualización de la regionalización de provincias biogeográficas en México, en la cual la provincia de la SMS se extiende hacia el norte formando una unidad con la provincia Oaxaca. En esta actualización se tomaron en cuenta criterios climáticos, geológicos y ecológicos con el fin de esclarecer los límites de las entidades bióticas del país, la regionalización incluye a la SMOr dentro de la Zona de Transición Mexicana junto con la SMOc, SMS, FVT y los Altos de Chiapas.

El presente estudio pretende dilucidar los patrones biogeográficos dentro de la SMOr apoyándose en la historia evolutiva del grupo decorata del género *Rhadinaea*.

Objetivos

General

Determinar las afinidades biogeográficas y los procesos que influyeron en la historia evolutiva de las serpientes del género *Rhadinaea* del grupo decorata en la SMOr y Oax.

Particulares

Poner a prueba la monofilia del grupo decorata por medio de la reconstrucción de la filogenia del género *Rhadinaea*.

Estimar los tiempos de divergencia y las áreas ancestrales del género *Rhadinaea*.

Identificar la relación que guardan las unidades biogeográficas de la SMOr y Oax.

Método

Muestra de taxonómico

Se utilizaron muestras de representantes colectados de todas las especies del grupo decorata con énfasis en aquellas que se encuentran en la SMOr, para las especies del grupo decorata que no se distribuyen en ninguna de las dos regiones de estudio, se incluyó únicamente un representante de cada una (Fig. 2; Cuadro 1). En el caso particular de *R. marcellae*, se incluyó un ejemplar del norte de Puebla, que presenta características morfológicas tanto de *R. marcellae* como de *R. forbesi*, Nieto-Montes de Oca y Mendelson (1997) consideraron este ejemplar como relacionado a *R. marcellae*, sin embargo sugieren que podría tratarse de una especie nueva. Debido a que su taxonomía no está resuelta, en este trabajo este ejemplar es tratado como *R. cf marcellae*. Adicionalmente, se incluyeron representantes del resto de los grupos del género (taeniata, flavilata) (Cuadro 1).

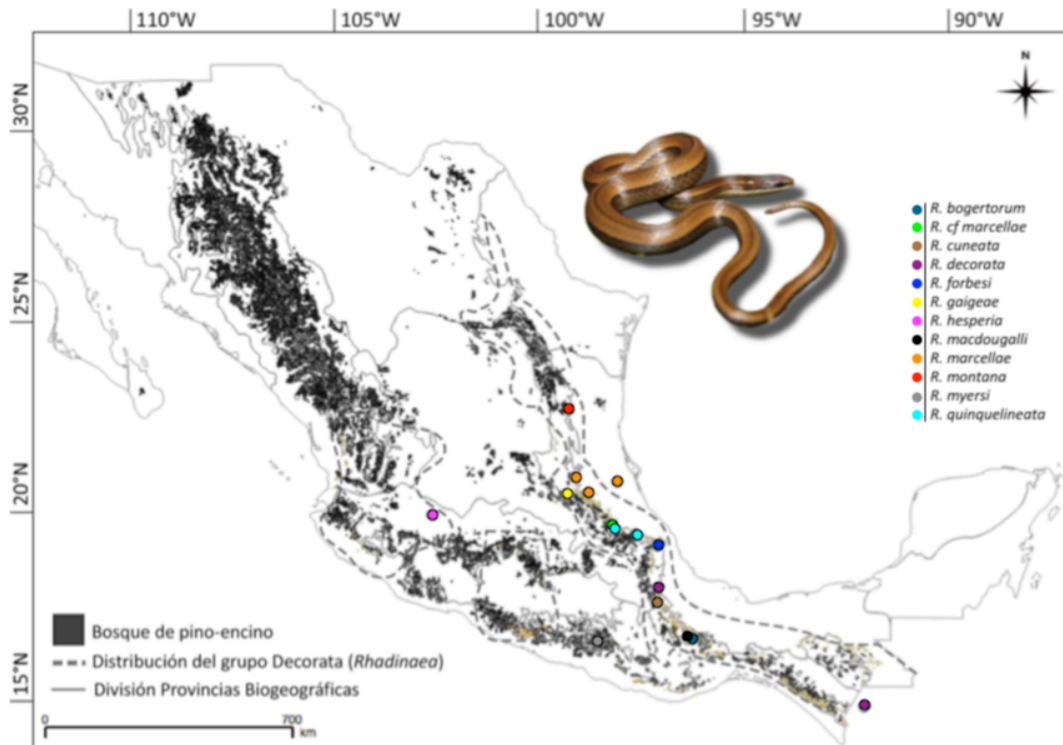


Figura 2. Localidades de muestreo de las especies de *Rhadinaea* del grupo *decorata* incluidas en el análisis genético, superpuestas con zonas de vegetación de pino-encino

(manchas oscuras). La línea punteada muestra la distribución potencial aproximada para las especies del grupo decorata (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2006).

Cuadro 1. Muestras utilizadas para el análisis filogenético y estimación de los tiempos de divergencia, se muestran los datos de colecta y coordenadas.

Código	Núm.	Especie	Voucher GenBank	Norte	Oeste	País	Estado	Localidad
VHLM	10	<i>Coniophanes sp.</i>	-	16.765591	-94.775019	México	Oaxaca	2 Km antes de llegar a la Cofradía, Santa Maria Chimalapa
CIG	739	<i>Rhadinaea bogertorum</i>	-	17.254494	-96.007464	México	Oaxaca	5.8 km W de Totontepec
JRM	3829	<i>Rhadinaea cf marcellae</i>	-	20.152141	-98.053408	México	Puebla	25Km NE de Zacatlán
DGM	52	<i>Rhadinaea cuneata</i>	-	18.57128333	-96.88710833	México	Veracruz	Aticpac, Zongolica
ENS	9036	<i>Rhadinaea decorata</i>	-	15.552236	-91.658242	Guatemala	Huehuetenango	Huehuetenango
OFV	1109	<i>Rhadinaea decorata</i>	-	18.180658	-96.883096	México	Oaxaca	Eloxochitlán de Flores Magón
JRM	3800	<i>Rhadinaea forbesi</i>	-	19.633577	-96.904347	México	Veracruz	8Km NE Xalapa, S. Banderillo R."El Alamo"
ANMO	2388	<i>Rhadinaea fulvivittis</i>	-	17.53374	-96.47765	México	Oaxaca	3Km N San Pablo Macuilianguis
AMH	674	<i>Rhadinaea gaigeae</i>	-	20.94911111	-99.21202778	México	Hidalgo	15 km S de Jacala, Carr. México 85. Jacala-Zimapán
ENS	7810	<i>Rhadinella godmani</i>	-	15.426014	-90.953211	Guatemala	El Quiche	7km E de San Juan Cotzal
ISZ	531	<i>Rhadinaea hesperia</i>	-	20.419507	-102.608337	México	Jalisco	Canales, La Barca
AZR	211	<i>Rhadinaea laureata</i>	-	19.034565	-99.275393	México	Morelos	Huitzilac, cerro al N del CBETIS
UOGV	2091	<i>Rhadinaea macdugalli</i>	-	17.27511111	-96.11319444	México	Oaxaca	Totontepec
ANMO	4339	<i>Rhadinaea marcellae</i>	-	21.373296	-98.981188	México	San Luis Potosí	Xilitla
JCSG	22	<i>Rhadinaea marcellae</i>	-	21.248326	-97.910317	México	Veracruz	Otontepec
Tlanchinol	NA	<i>Rhadinaea marcellae</i>	-	20.978264	-98.647894	México	Hidalgo	Tlanchinol
NA	NA	<i>Rhadinaea marcellae</i>	-	19.901332	-97.441642	México	Puebla	Hueyapan
MZFC	8528	<i>Rhadinaea montana</i>	-	23.071	-99.142	México	Tamaulipas	4km SW Estación Canindo
ANMO	3887	<i>Rhadinaea myersi</i>	-	17.20567	-98.43111	México	Guerrero	2.7 km NW Cabecera Municipal de Metlaltónoc

RSB	25	<i>Rhadinaea omiltemana</i>	-	17.549559	-99.697522	México	Guerrero	Omiltemi
Hueyapan	NA	<i>Rhadinaea</i> <i>quinquelineata</i>	-	19.900069	-97.431642	México	Puebla	Hueyapan
UOGV	175	<i>Rhadinaea</i> <i>quinquelineata</i>	-	20.03183333	-98.04672222	México	Puebla	Zacatlán, Piedras Encimadas
UOGV	2181	<i>Rhadinaea taeniata</i>	-	19.049633	-100.112756	México	Estado de México	El peñon, Valle de Bravo
-	-	<i>Acantophis antarcticus</i>	AF217813	-	-	-	-	-
-	-	<i>Anilius scytale</i>	U69738	-	-	-	-	-
CAS HERP	173016	<i>Anguis fragilis</i>	AY099996	-	-	-	-	-
CAS HERP	201708	<i>Atheris nitschei</i>	AF471070	-	-	-	-	-
-	-	<i>Boa constrictor</i>	AY575035	-	-	-	-	-
ROM	35605	<i>Calamaria pavimentata</i>	AF471081	-	-	-	-	-
FMNH	252514	<i>Homalopsis buccata</i>	EF395917	-	-	-	-	-
LSUMZ	4150	<i>Natrix natrix</i>	AY866544	-	-	-	-	-
-	-	<i>Rhadinaea flavilata</i>	AF471078	-	-	-	-	.
ZSM	1597/2008	<i>Thamnosophis marta</i>	FJ403481	.	-	-	-	-

Técnicas de laboratorio

Como fuente de material genético se usó tejido hepático y/o muscular. Para la extracción de DNA, los tejidos se sometieron a digestión durante 12 h a 55°C en 600 µl de buffer lítico (Tris HCl 100 mM a pH 8.0, EDTA 50 mM a pH 8.0, NaCl 10 mM, SDS 0.5%) con 15 µl (mg/ml) de proteinasa K. Posterior a la digestión del tejido, se realizó una extracción por medio de la técnica de acetato de amonio (Hillis *et al.*, 1996), se añadieron 300 µl de acetato de amonio a 7.5 M a cada muestra, después de recuperar la capa acuosa con el DNA, se lavó el material recuperado, en etanol al 80% y 90%, se efectuó un secado al vacío y se resuspendió el botón en 50-200 µl de H₂O dd, finalmente se verificó la calidad del DNA obtenido mediante un gel de agarosa.

El DNA obtenido fue amplificado por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), se obtuvo el fragmento de mtDNA de *cyt-b* mediante los primers L14919 (de Queiroz *et al.*, 2002) y H16064 (Burbrink *et al.*, 2000), en el caso de muestras degradadas, se utilizaron dos primers internos L_{int} y H_{int}, que fueron diseñados para el presente estudio (Cuadro 2). Los parámetros de temperatura para el ciclo de PCR fueron una

desnaturalización inicial a 94°C durante 7 min seguido por 40 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 40 s, alineamiento a 45-48°C durante 30 s, extensión a 72°C durante 1 min, y un ciclo final de extensión a 72°C durante 7 min (Burbrink *et al.*, 2000). Posterior al PCR se verificaron los productos mediante un gel de agarosa y fueron purificados con el método de Polietileno Glicol (PEG; Lis, 1980). El DNA purificado fue enviado para su secuenciación a MacroGen Korea (Standard-Seq de Macrogen Inc.©) 10F, 254 Beotkkot-ro Geumcheon-gu, Seúl 08511, Rep. de Corea. Los primers que se utilizaron para la secuenciación del DNA fueron: L14919 (Burbrink *et al.*, 2000) y H15716 (Slowinski y Lawson, 2002) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Primers utilizados para amplificación y secuenciación del mtDNA.

Nombre	Secuencia del Primer	Referencia	Dirección
L14919	5'-AAC CAC CGT TGT TAT TCA ACT-3'	Burbrink <i>et al.</i> , 2000	forward
H15716	5'-TCT GGT TTA ATG TGT TG-3'	Slowinski y Lawson, 2002	reverse
L _{int}	5'-GGC TCY TAY YTA AAY AAA GAA G-3'	El presente estudio	forward
H _{int}	5'-TTY TGT AAT GCY AAY AAT CGT G-3'	El presente estudio	reverse

Análisis filogenético

Las secuencias obtenidas se editaron a ojo con el programa Sequencher 5.4.6 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, EUA) y posteriormente se alinearon mediante el algoritmo de Muscle (Thompson *et al.*, 1994) incluido en el software MEGA7 (Kumar *et al.*, 2016). Se obtuvieron dos hipótesis filogenéticas: mediante máxima verosimilitud (MV) con RAxML 7.0.4 (Stamatakis *et al.*, 2008) e inferencia bayesiana (IB) con MrBayes 3.0 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001), para ambos métodos se determinó la mejor estrategia de partición y para el caso de IB, los modelos evolutivos que mejor se ajustaron a los datos (Cuadro 3) con PartitionFinder (Lanfear *et al.*, 2016). Se incluyó un haplotipo del género *Coniophanes* en el análisis ya que ha sido considerado como el grupo hermano del género *Rhadinaea* (Myers, 1974; Myers, 2011).

Cuadro 3. Estrategias de partición obtenidas en PartitionFinder a partir del algoritmo greedy para las reconstrucciones filogenéticas de MV e IB (Lanfear *et al.* 2016).

Análisis	Número de particiones	Esquema de partición	Modelo de sustitución
IB	3	charset Subset1 = 1-443\3 charset Subset2 = 2-443\3 charset Subset3 = 3-443\3	HKY+G para todas las particiones
MV	3	DNA, Subset1 = 1-443\3 DNA, Subset2 = 2-443\3 DNA, Subset3 = 3-443\3	-

Para IB se ajustó el modelo HKY+G para todas las particiones en MrBayes, corriendo dos cadenas de Markov (MCMC) independientes. Se ajustó el análisis para correr 50 millones de generaciones, reteniendo las muestras cada 5000, y descartando el 25% de los árboles iniciales como burn-in. Finalmente se obtuvo el árbol de máxima credibilidad bajo el criterio de Common Ancestor Heights en Tree Annotator (Drummond y Rambaut, 2007).

Para MV se realizó una búsqueda mediante un análisis de remuestreo tipo bootstrap para verificar el soporte de los nodos. Se aplicó el modelo GTRGAMMA a todas las particiones definidas por PartitionFinder, este modelo se consideró adecuado para el presente estudio debido a la elevada tasa de sustitución del mtDNA en reptiles (Brown *et al.*, 1979; Avise *et al.*, 1987; Bryson *et al.* 2011) y a la amplitud del set de datos, el cual no es mayor a 100 secuencias (Brown *et al.*, 1979; Avise *et al.*, 1987). Se condujo el análisis con 1000 repeticiones. Se consideraron como nodos bien soportados para el análisis de IB aquellos con valores de soporte ≥ 0.95 de probabilidades posteriores (pp) y para el análisis de MV aquellos con valores de soporte $\geq 70\%$ de bootstrap (bs) (Hillis y Bull, 1993; Felsenstein, 2004).

Estimación de los tiempos de divergencia

Para la estimación de los tiempos de divergencia se incluyeron las secuencias de las serpientes *Natrix natrix* (Natricinae) y *Atheris nitschei* (Viperidae) (Cuadro 1). Los tiempos de divergencia fueron estimados con BEAST 2.4.7 (Bouckaert *et al.*, 2014). Se usó la misma estrategia de particiones y modelo obtenidos con PartitionFinder (Cuadro 2). Para el análisis se consideró un reloj molecular relajado (Heled y Drummond, 2012) ya que permite que cada rama de la reconstrucción tenga un valor distinto de sustitución dentro de la filogenia (Lanfear *et al.*, 2016).

Se consideraron tres diferentes puntos de calibración (PC): el ancestro común más cercano (ACMC) de las serpientes, representado por el fósil de *Coniophis* (Marsh, 1892); el ACMC de todos los Colubroideos, utilizando el fósil de un ejemplar de Colubroidea sugerido por Head *et al.*, (2005) y la divergencia entre Natricinae y Dipsadinae, con base en el fósil de *Natrix mlynarskii* (Rage, 1988). Para éstos tres puntos de calibración (PC 1, PC 2 y PC 3; Cuadro 4) se ajustaron los valores de la media lognormal de los priors para los valores máximos y mínimos (PC 1 = 0.5, PC 2 = 3.7, PC 3 = 3.42), también se definieron los valores para la desviación estándar lognormal (stdev) como los límites superior e inferior de los intervalos de las densidades más altas (HPD) (Cuadro 4; PC 1 stdev = 0.3; PC 2 = 0.3; PC 3 = 0.3) y los valores de Offset para cada uno (PC 1 Offset = 92.7; PC 2 = 0.0; PC 3 = 0.0) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Puntos de calibración fósil para estimar los tiempos de divergencia. HPD = Densidades más altas definidas en BEAUti para usarse en BEAST.

Punto de calibración (PC)	Edad (ma)	HPD 95% (media y límites superior e inferior)	Calibración fósil	Era (periodo)	Referencia
1	92.7 (min)	199.46 (96.07-325.55)	<i>Coniophis</i> Origen	Cenomaniano (Cretácico tardío)	Marsh (1892)

			Serpentes		
2	40.0 (min)	60.93 (38.35-88.84)	Origen	Bartoniense	Head <i>et al.</i>
			Colubridae	(Eoceno medio)	(2005), Rage
					<i>et al.</i> (1992)
3	30.0 (máx)	51.34 (34.81-69.96)	Divergencia	Oligoceno	Rage (1988)
			Natricinae		
			Dipsadinae		

El prior para el proceso de ramificación es el modelo que describe los procesos biológicos responsables de la generación del patrón de diversificación de linajes, en particular, este análisis se efectuó con un patrón de ramificación que sigue un proceso de Yule (*pure-birth*; Yule, 1924) para calibrar el tiempo absoluto del linaje bajo una distribución uniforme (Ho y Phillips, 2009). Se corrieron 10 cadenas efectuando 60 millones de repeticiones y con muestreo cada 5000 árboles. Se eliminaron el 25 % de los primeros árboles como burn-in. Los parámetros del análisis fueron visualizados con Tracer 1.5 (Drummond y Rambaut, 2007) para corroborar la convergencia de las cadenas y consistencia de los datos, finalmente se utilizó Tree Annotator (Drummond y Rambaut, 2007) para obtener el árbol de máxima credibilidad bajo el criterio de Common Ancestor Heights.

Reconstrucción de áreas ancestrales

La reconstrucción de áreas ancestrales se efectuó mediante el modelo estadístico para la distribución geográfica Bayesian Binary Monte Carlo Markov Chain (BBM) incluido en el programa RASP 2.0b (Yu *et al.*, 2011) para determinar las probabilidades de la distribución ancestral. BBM ofrece un procedimiento estadístico para inferir estados, incluyendo distribuciones geográficas en nodos ancestrales usando un marco bayesiano puramente jerárquico (Ronquist, 2004), en donde las tasas relativas de cambio entre estados de carácter bajo modelos de rango de evolución no se encuentran fijadas y las distribuciones de probabilidad de los priors son especificadas en ellas. Dada la ausencia de información de fondo, podemos asumir que todos los valores posibles son igualmente probables. Esto

permite inferir estados ancestrales al mismo tiempo que se da un peso a cada valor de acuerdo a su probabilidad dentro del set de datos (Ronquist, 2004).

Se cargaron al programa todos los árboles obtenidos en BEAST, fijando las relaciones de acuerdo al árbol ultramétrico condensado con los tiempos de divergencia, se descartaron los grupos externos excepto *Rhadinella godmani* y *Coniophanes* sp. Cada muestra de la filogenia fue correlacionada de acuerdo a la regionalización Biogeográfica de México (CONABIO, 1997). Adicionalmente, la SMOr se dividió en SMOr septentrional; SMOr meridional de acuerdo a la regionalización de Espinosa-Organista *et al.* (2004). Las áreas consideradas fueron Costa del Pacífico (CP), Sierra Madre del Sur (SMS), Depresión del Balsas (DB), Faja Volcánica Transmexicana (FVT), Oaxaca (OAX), Sierra Madre Oriental meridional (SMOrm) y Sierra Madre Oriental septentrional (SMOrs). Los registros obtenidos fuera de la extensión de la regionalización se encontraron en América Central (AC) y Florida (F). Los análisis se realizaron ajustando el programa a un millón de generaciones usando 10 cadenas con una temperatura de 0.1 y con muestreo cada 1000 generaciones. Se descartó el primer 25% de árboles como burn-in (Bryson *et al.*, 2013).

Resultados

Análisis filogenético

Se obtuvieron en total 23 secuencias de mtDNA de 21 ejemplares de *Rhadinaea*, un ejemplar de *Rhadinella godmani* y un ejemplar de *Coniophanes* sp. (Cuadro 1). Para el análisis filogenético y estimación de tiempos de divergencia se descargaron de GenBank ocho secuencias adicionales de serpientes de distintas familias (Cuadro 1). El alineamiento final resultó en 442 pares de bases correspondientes a la primera fracción del gen *cyt-b* (Anexo 1). En la reconstrucción filogenética, los análisis de MV e IB muestran topologías similares (Figs. 3 y 4). En ambas, se identificaron tres clados principales que contienen las mismas especies, los clados 2 y 3 muestran valores de soporte confiables tanto en IB como en MV, mientras que el clado 1 que muestra las mayores diferencias en el arreglo de sus

ramas entre los dos análisis no se encuentra bien soportado en ninguno de ellos (Figs. 3 y 4)

El grupo *decorata* no es monofilético, en el clado 1 se incluyen los haplotipos de *R. bogertorum*, *R. myersi*, *R. omiltemana*, *R. fulvivittis*, *R. taeniata* y *R. hesperia* (+ *R. decorata* en IB) con una valor de soporte de 62% de bs y 0.52 de pp. En el clado 2 (94% bs y 1.0 pp) se encuentran los haplotipos de *R. cuneata*, *R. cf marcellae*, *R. marcellae*, *R. forbesi* y *R. macdougalli*. Y en el clado 3 (85% bs y 1.0 pp) los haplotipos de *R. laureata*, *R. flavilata*, *R. gaigeae*, *R. montana* y *R. quinquelineata* (Figs. 3 y 4). Los haplotipos de los grupos *taeniata* (*R. taeniata*, *R. fulvivittis* y *R. omiltemana*), *flavilata* (*R. flavilata*, *R. laureata*) y *Rhadinella godmani* incluidas en el estudio se encuentran intercalados con miembros del grupo *decorata*.

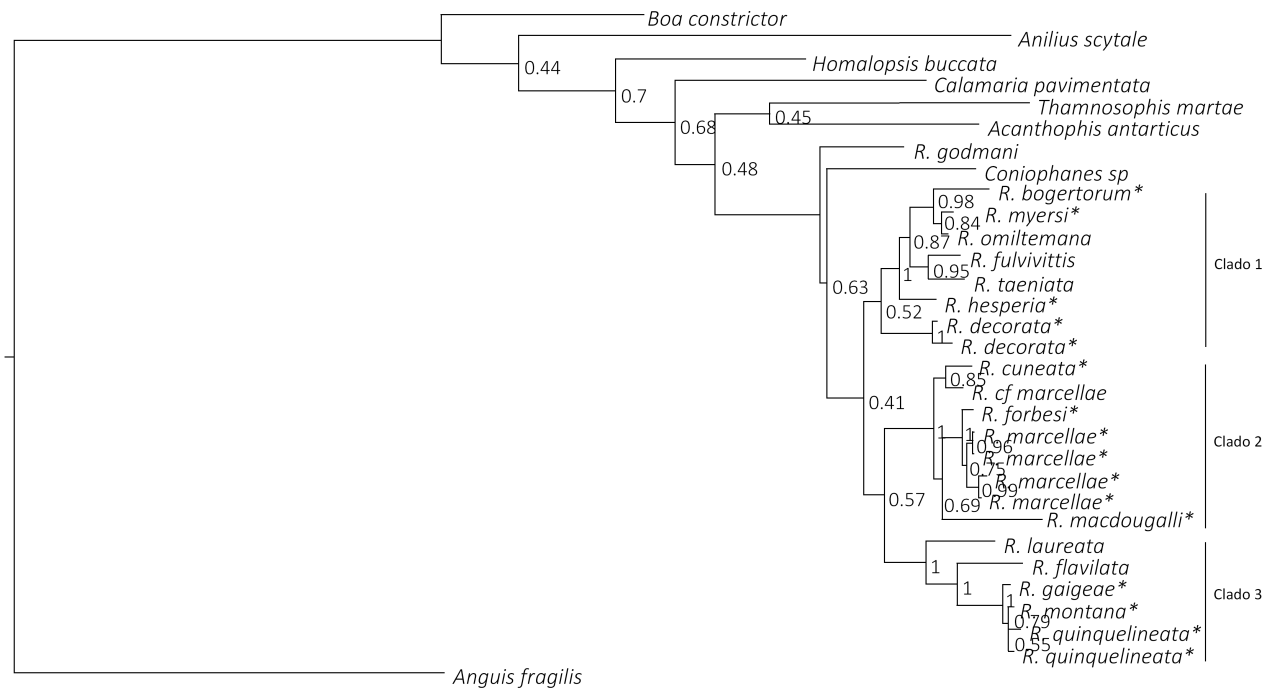


Figura 3. Cladograma obtenido por IB, se muestran los valores de las probabilidades posteriores (pp) para cada clado y los haplotipos del grupo *decorata* señalados con *.

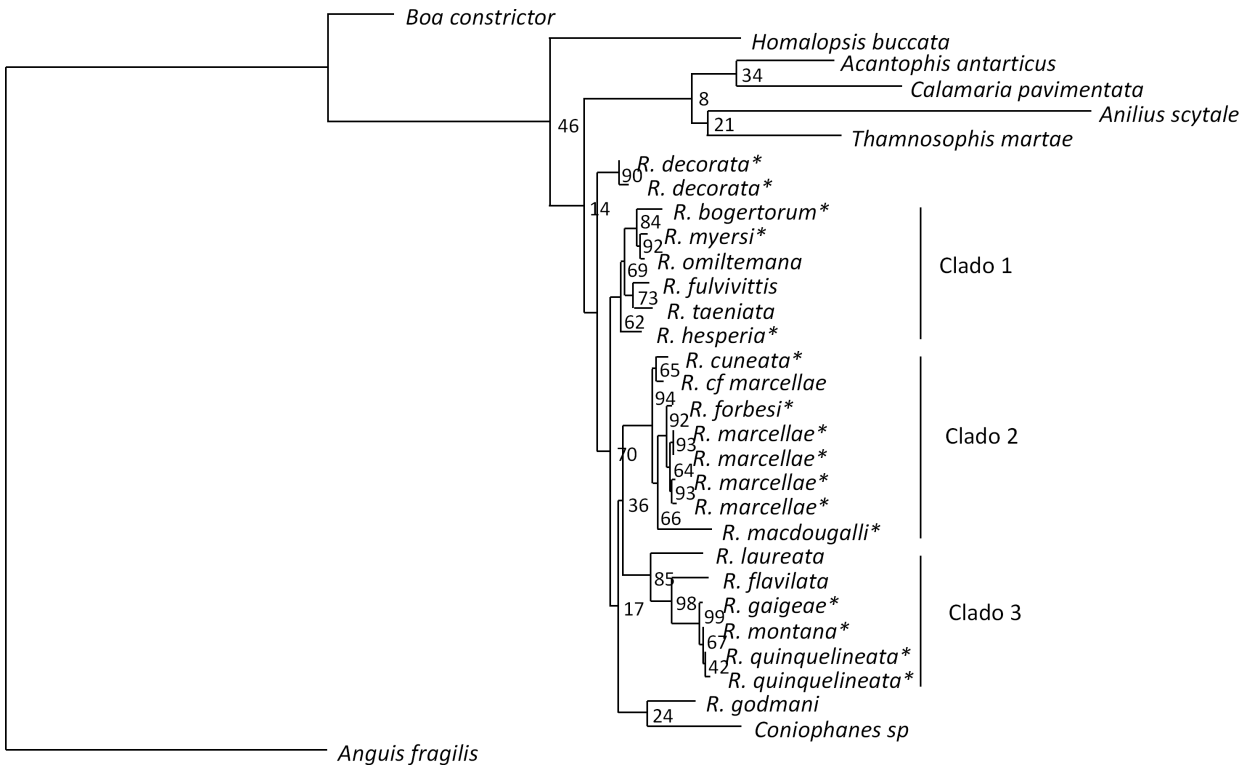


Figura 4. Cladograma obtenido mediante MV, se muestran los valores de bootstrap (bs) para cada clado y los haplotipos del grupo decorata señalados con *.

Las diferencias de los árboles de MV e IB, involucran a *R. decorata* que es el grupo basal del clado 1 en el árbol de IB (0.52 pp) (Fig. 3), mientras que en el árbol de MV aparece como grupo hermano de los tres clados más *R. godmani* + *Coniophanes* sp. (<10% bs; fig. 4). *R. godmani* y *Coniophanes* sp. aparecen como grupo hermano de los clados 1 y 2 en el árbol de MV (17% bs; fig. 4), mientras que en el árbol de IB, *R. godmani* + *Coniophanes* sp son el grupo hermano de los tres clados (Clado 1, 2 y 3) (<0.1 pp; fig. 3). Respecto a los grupos externos se observan topologías y longitudes de ramas similares.

Estimación de los tiempos de divergencia

El cronograma obtenido presenta una topología similar a la obtenida en la reconstrucción bayesiana (Fig. 5). Los clados que contienen a *Rhadinaea* se encuentran soportados (Cuadro 5, nodos B, E y F), así como el grupo externo de los tres clados *Coniophanes* sp – *R. godmani*.

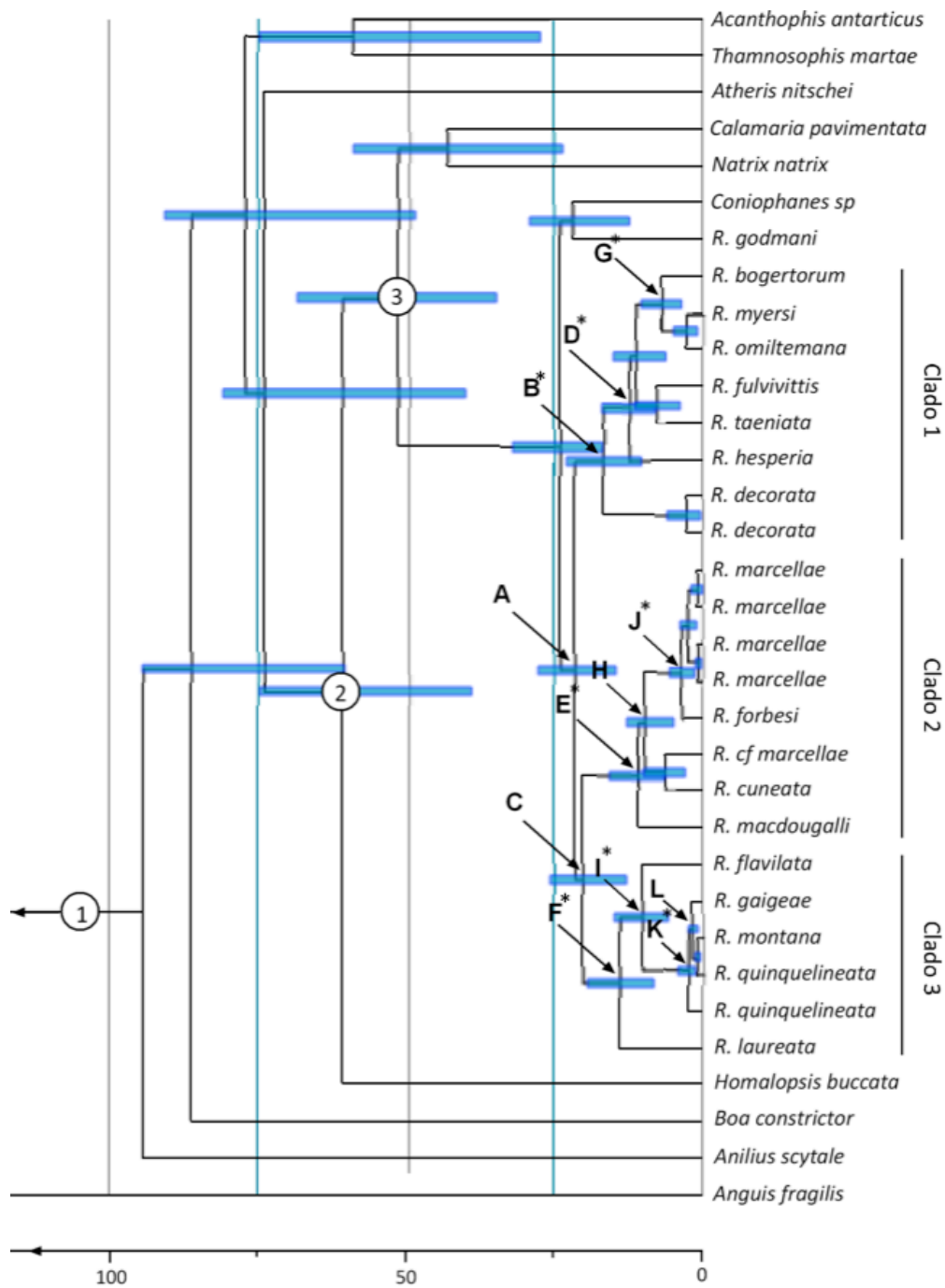


Figura 5. Cronograma obtenido en BEAST, las barras azules indican los intervalos de credibilidad al 95% (Los valores de pp de los nodos A-L son listados en el Cuadro 5). Los nodos marcados con * son aquellos soportados. 1, PC1; 2, PC2; 3, PC3. La edad e intervalos de confianza correspondientes a los PC se encuentran en el Cuadro 4.

De acuerdo al cronograma obtenido, el género *Rhadinaea* se originó a principios del Mioceno (21.51 ± 7 ma; Cuadro 5) posteriormente ocurrieron dos eventos de divergencia que dieron origen al clado 1 (16.76 ± 8 ma) y 2 + 3 (20.06 ± 7 ma). El ancestro del clado 1 aparece a principios del Mioceno hace $16 \text{ ma} \pm 8$, mientras que los ancestros del clado 2 y 3 aparecen a mediados del Mioceno, hace 10 ± 5 ma y 14 ± 6 ma respectivamente.

Cuadro 5. Edades estimadas para los tiempos de divergencia (ma), edades máximas y mínimas y pp de los nodos obtenidos en la filogenia bayesiana con las edades de los fósiles utilizados en este estudio. Los clados designados con letras corresponden a los indicados en las figs. 5 y 6.

Nodo	Borde inferior	Edad	Borde superior	Valores de pp
A	14.48	21.51	29.27	0.64
B	10.31	16.76	24.29	0.95
C	12.83	20.06	27.78	0.56
D	7.0	12.05	17.51	0.99
E	6.02	10.7	15.87	1.0
F	8.33	13.93	20.12	1.0
G	3.25	6.82	10.94	0.98
H	5.24	9.51	14.75	0.52
I	5.37	9.89	14.98	0.99
J	1.46	3.24	5.6	1.0
K	0.91	2.37	4.21	1.0
L	0.4	1.42	2.83	0.79
M	0.8	2.66	5.15	1.0
N	0.54	2.74	5.9	1.0
O	0.1	0.9	1.96	0.99
P	0.88	2.36	4.2	0.84
Q	0	0.4	1.0	1.0
R	2.51	6.18	10.83	0.95
S	0	0.87	1.8	0.65

Posteriormente, se observan dos eventos de diversificación dentro de los tres clados, el primero en la segunda mitad del Mioceno que involucra a los nodos D, E H e I (9-12 ma) y

el segundo a finales del Plioceno (nodo J) y principios del Pleistoceno (nodos K y L) (1-3 ma) (Cuadro 5, Fig. 5). La mayor cantidad de eventos de especiación para los clados 2 y 3, ocurrieron entre el Plioceno y Pleistoceno (0.4-3.24 ma) (Fig. 5), mientras que en el clado 1 la separación más reciente (*R. myersi* y *R. omiltemana*) ocurrió a mediados del Plioceno (2.66 ma) (Cuadro 5).

Reconstrucción de áreas ancestrales

En la reconstrucción de áreas ancestrales, el cronograma muestra a todos los clados de interés con valores de soporte confiables (nodos B, E y F; Cuadro 5, fig. 6). Se incluyeron los puntos de colecta de los demás miembros del género que no pertenecen al grupo *decorata* para evitar redundancias dentro del análisis ya que los cladogramas obtenidos muestran relaciones directas con las especies del grupo (Cuadro 5, Fig. 3), asimismo se asignó a *Coniophanes sp* y a *Rhadinella godmani* una clave para su distribución (América Central) aunque no fueron consideradas para explicar la distribución dentro de los clados de interés.

De acuerdo a la reconstrucción, la separación del ancestro del género *Rhadinaea* del resto de Dipsadinae ocurrió por un evento vicariante a finales del Oligoceno (nodo B), la distribución del ancestro de *Rhadinaea* no está resuelta dentro de la presente reconstrucción, así como la de los ancestros de los dos clados principales de *Rhadinaea* (Fig. 6),

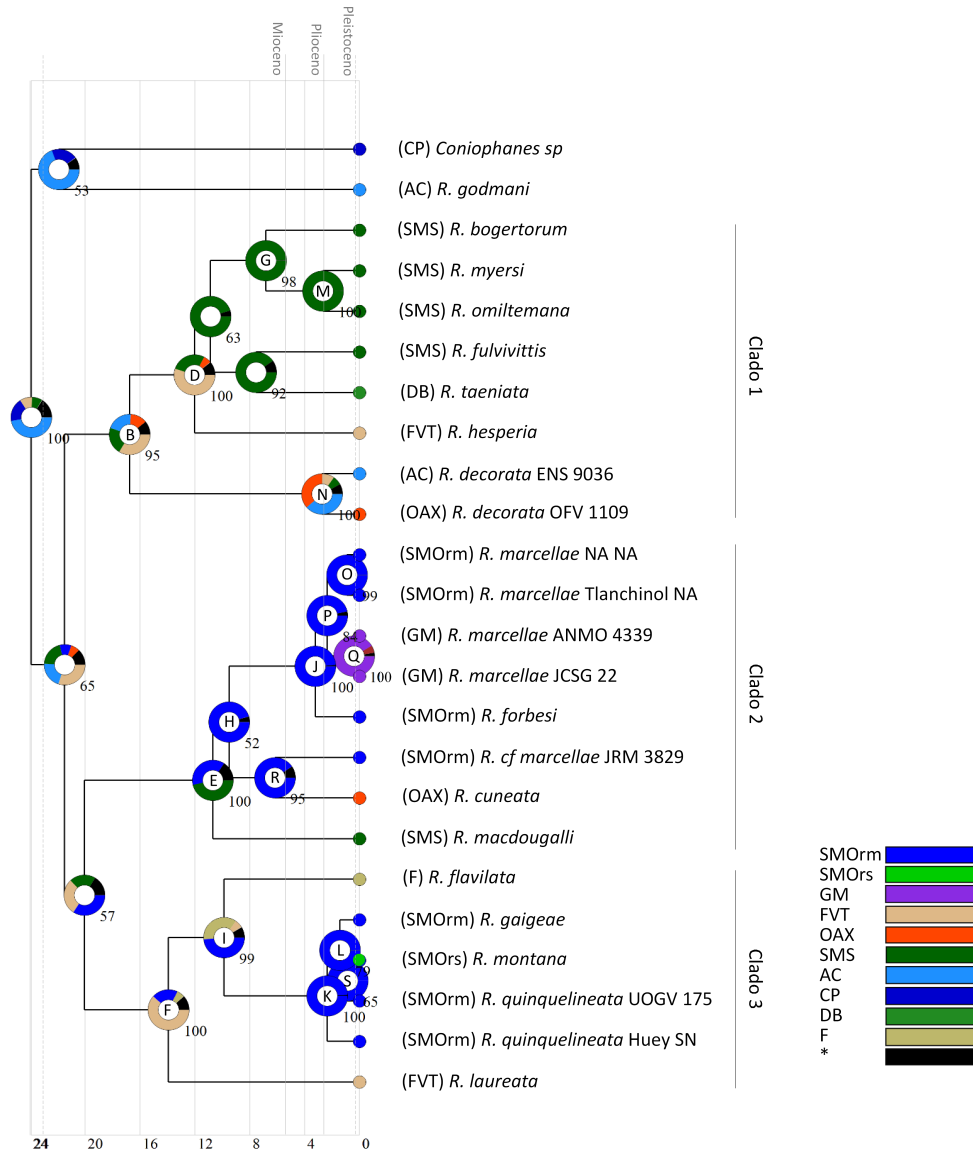


Figura 6. Reconstrucción de áreas ancestrales con base en el modelo BBM, se muestra el cronograma inferido mediante un reloj molecular relajado con las pp correspondientes de cada nodo. Los gráficos de pastel corresponden a la probabilidad de la distribución ancestral de los taxones, las áreas asignadas a los haplotipos corresponden a su sitio de colecta dentro de las regionalizaciones utilizadas: Sierra Madre Oriental meridional (SMOrm) y septentrional (SMOrs), Golfo de México (GM), Faja Volcánica Transmexicana (FVT), Oaxaca (OAX), Sierra Madre del Sur (SMS), Costa del Pacífico (CP) y Depresión del Balsas (DB). América Central (AC) y Florida (F) corresponden sitios ajenos a esta regionalización donde se encontraban algunos ejemplares que se incluyeron en el análisis. (*) Probabilidad nula.

Específicamente para la SMOr, se observan dos procesos de invasión independientes (Fig. 6). El primero ocurre desde el norte por un proceso de dispersión del ancestro de *R. laureata*, hacia el sur de Estados Unidos y la SMOr a mediados del Mioceno (nodo F) seguido de un proceso vicariante entre Estados Unidos y la SMOr que involucra al ancestro de *R. flavilata* (nodo I), posteriormente el ancestro de *R. quinquelineata* sufre un proceso vicariante en la SMOrm a principios del Pleistoceno (nodo K), seguido de dos eventos vicariantes dentro de la SMOrm durante el Pleistoceno (nodos L y S) que dan origen a *R. montana* y *R. gaigeae*. El segundo ocurre desde el sur por dispersión del ancestro de *R. macdougalli* desde la SMS hacia la SMOr a mediados del Mioceno (nodo E); posteriormente se observa un evento vicariante dentro de SMOr a finales del Mioceno (nodo H) que dio origen al ancestro de *R. cuneata* y *R. cf marcellae* (nodo R) y al ancestro de *R. forbesi*, el cual divergió por vicarianza a principios del Plioceno dentro de la SMOrm (nodo J) dando origen a *R. forbesi* y al ancestro de *R. marcellae* por un proceso vicariante en la SMOrm, finalmente se observa un proceso de invasión de *R. marcellae* al GM desde la SMOrm (nodo P; Fig. 6).

Para la provincia de Oax se observa un proceso de colonización desde la SMS que comenzó con la divergencia del ancestro de *R. macdougalli* (Nodo E), posteriormente un evento vicariante dentro de la SMOrm (Nodo H) a mediados del Mioceno dio origen al ancestro de *R. marcellae* y al ancestro de *R. cuneata* dentro de la SMOr (Nodo R), posteriormente *R. cuneata* colonizó a Oax por un proceso de dispersión a finales del Mioceno (Fig. 6).

Se observa también un proceso de colonización de la SMS el cual no tiene una distribución ancestral clara en los nodos implicados, esto se le atribuye a la falta de representantes de las especies *R. decorata*, *R. hesperia* y *R. fulvivittis* dentro del análisis.

Discusión

Relaciones intragenéricas

A partir de los análisis de MV e IB, los cladogramas obtenidos muestran al grupo decorata dispuesto en tres ramificaciones principales (Figs. 3 y 4) con topologías similares. Las diferencias observadas en la topología de los árboles obtenidos por MV e IB de la filogenia de *Rhadinaea* son discrepancias habituales de encontrar en análisis que ocupan dos métodos para reconstruir la filogenia de un grupo y particularmente en aquellos que utilizan secuencias de DNA (Smith, 1994). Estas pueden deberse a diversas razones: a) los criterios de búsqueda de los métodos utilizados, b) los modelos utilizados y c) artefactos propios del método para reconstruir la filogenia como la atracción de ramas largas (Bergsten, 2005; Piontkivska, 2004). Sin embargo, las reconstrucciones obtenidas en el presente estudio reflejan en general las mismas relaciones del género, a pesar de que existen diferencias en el acomodo de los taxones. Lo anterior debido a que las reconstrucciones no muestran un conflicto en la filogenia ya que los clados contradictorios no están soportados en ambas hipótesis.

De las dos hipótesis, la que muestra una mayor cantidad de clados soportados es la obtenida por análisis bayesiano. Cabe mencionar que en esta, *R. godmani* y *Coniophanes* sp se encuentran como grupo hermano de los tres clados obtenidos que incluyen a especies de *Rhadinaea*, lo cual es consistente con la historia evolutiva de los géneros y su estado ancestral respecto a las serpientes hojarrasqueras (Myers, 1974; 2011), donde la ancestría del género *Coniophanes* y el grupo *godmani* fue definida con base en características plesiomórficas como la dentición y la morfología de los hemipenes (Myers, 1974). Ante ello, debido a la cantidad de clados soportados en la reconstrucción en comparación con MV, y a que muestra relaciones coherentes con la posible historia evolutiva del género (Myers, 1974; 2011), se utilizó el árbol filogenético obtenido por IB para explorar las relaciones dentro del grupo.

La situación de *Rhadinaea* respecto a sus relaciones a nivel de grupo es en general un problema asociado a taxones morfológicamente complejos (Daza *et al.* 2009; Myers, 2011; Pyron *et al.*, 2013) ya que existen discrepancias en las relaciones del género (Myers, 1974; 2011). *Rhadinaea* forma un grupo monofilético, al respecto Myers (1974) cuestiona la monofilia de *Rhadinaea* señalando la falta de evidencia para sostener sus relaciones si el grupo godmani se retirara del ensamblaje (Myers 1974), el cual finalmente fue separado de *Rhadinaea* con base en características ancestrales en su dentición (Myers, 2011). Sin embargo, este cambio dentro de la filogenia le da estabilidad al género, al menos con los haplotipos utilizados en el presente estudio, lo cual podría cambiar al incluir representantes del resto de los grupos que integran al género.

Por otra parte, la monofilia del grupo decorata no se recupera ya que sus haplotipos no forman una unidad natural (Figs. 3, 4, 5 y 6), condición que puede relacionarse con las características morfológicas bajo las cuales fueron agrupados, ya que estas no reflejan relaciones evolutivas (Scotland *et al.*, 2003). Respecto a las relaciones propuestas dentro del grupo decorata, Myers (1974) considera a *R. montana*, *R. gaigeae*, *R. quinquelineata* y *R. forbesi* forman un subgrupo natural, lo cual se cumple parcialmente ya que *R. forbesi* se encuentra dentro del clado 2 mientras que *R. montana*, *R. gaigeae* y *R. quinquelineata* si representan un grupo monofilético (Fig. 3); asimismo se observan afinidades con las relaciones señaladas por Myers (1974) de *R. macdougalli* con *R. marcellae* (clado 2) y *R. bogertorum* con *R. myersi* (clado 1).

Otra situación observada concierne al resto de las especies del grupo decorata ya que los representantes de los grupos taeniata y flavilata tampoco forman grupos monofiléticos, situación que contraviene las observaciones hechas por Myers (1974). Dado lo anterior, de acuerdo al presente estudio el grupo decorata no es un grupo natural ya que muestra relaciones polifiléticas con representantes de los grupos taeniata y flavilata. Específicamente, las especies de la SMO_r forman dos clados exclusivos entre si, uno con

distribución hacia el norte formado por *R. gaigeae*, *R. montana* y *R. quinquelineata* y un segundo clado en el sur conformado por *R. macdougalli*, *R. cuneata*, *R. forbesi* *R. cf marcellae* y *R. marcellae*.

Patrones biogeográficos del grupo decorata

El género *Rhadinaea* diversificó en su mayoría durante el Neógeno, donde ocurren 15 eventos de divergencia, principalmente durante el Mioceno. En estudios filogeográficos y biogeográficos se sugiere que los procesos de radiación de los taxones montanos de reptiles en Norteamérica son consecuencia de procesos vicariantes durante el Neógeno en el Mioceno y Plioceno, y los cambios climáticos durante el Cuaternario debido a los periodos interglaciares del Pleistoceno, los cuales afectaron la extensión de los bosques templados de la SMOr (Bryson *et al.*, 2011c; Bryson *et al.*, 2011a; Bryson, 2011; Ruiz-Sánchez y Ornelas, 2014), tomando en cuenta lo anterior, *Rhadinaea* presenta tiempos de divergencia y eventos vicariantes coincidentes con los patrones encontrados para otros taxones montanos.

Específicamente las especies de *Rhadinaea* con distribución en la SMOr, tienen un origen reciente. Sin embargo, su ancestro está relacionado con el levantamiento de la FVT (3.7-21 ma; Gómez-Tuena *et al.*, 2007), la cual parece haber tenido una fuerte influencia en la diversificación de varios taxones asociados con ésta cordillera volcánica (Bryson *et al.*, 2012b), tales como lagartos cornudos (*Phrynosoma*; Bryson, 2011; Bryson *et al.*, 2012), lagartijas espinosas (*Sceloporus*; Bryson, 2011), falsos escorpiones (*Barisia*; Bryson, 2011; Bryson y Riddle, 2012), serpientes de cascabel (*Crotalus*; Bryson *et al.*, 2011b; Bryson *et al.*, 2011c), serpientes toro (*Pituophis*; Bryson *et al.*, 2011a), víboras ratoneras (*Elaphe*; Burbrink *et al.*, 2000) y escorpiones (Vaejovidae; Bryson *et al.*, 2013).

Los ancestros de los clados principales, muestran dos patrones de distribución ancestral, el clado dos en la SMS y el clado tres en la FVT. En cuanto al clado 2 procedente del Sur, el

ancestro de *R. marcellae*, *R. cf marcellae*, *R. forbesi*, *R. cuneata* y *R. macdougalli* que invadió la SMOr en la segunda mitad del Mioceno (nodo H) se encontraba en la SMS, la cual se conformó hace más de 30 ma (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2005) al igual que la SMOr y SMOc, donde se encontraban otros linajes montanos extintos que diversificaron en su momento (Bryson *et al.*, 2012a). Posterior a ésta invasión ocurrió un evento vicariante en la SMOr que dio lugar a dos eventos de divergencia a finales del Mioceno (nodo R) y en el Plioceno (nodo J), lo cual se puede relacionar con la separación de la parte sureña de la SMOr, que presentaba una continuidad desde Hidalgo hasta el norte de Oaxaca, condición que cambió más tarde por la elevación de la FVT hacia finales del Mioceno (*ca* 11 ma) (Corona *et al.*, 2007; León-Paniagua y Morrone, 2009). Para la divergencia que involucra a *R. cuneata* y *R. cf marcellae*, se observa un proceso de dispersión de *R. cuneata* hacia el sur, en una posterior invasión antes de la última etapa de formación de la FVT que separó a la biota de Oax (3-7.5 Ma) (Gómez-Tuena *et al.*, 2007) y que termino a finales del Plioceno, este último proceso originó la sierra de Chiconquiaco al Este del territorio y separó a la Sierra de Juárez de la SMOr (Espinosa-Organista *et al.*, 2008; Luna-Vega *et al.*, 1999). Este escenario descrito muestra la estrecha relación que guarda la Sierra de Juárez y Zongolica respecto a la SMOr, debido a que las provincias Oax y SMOr poseen elementos bióticos compartidos (Espinosa-Organista *et al.*, 2004; Marshall y Liebherr, 2000; Corona *et al.*, 2007; León-Paniagua y Morrone, 2009).

Por otra parte para el clado 3, la invasión del ancestro de *R. flavilata*, *R. gaigeae*, *R. montana* y *R. quinquelineata* a la SMOr ocurre por un evento de dispersión hacia la parte Sur de Estados Unidos incluyendo la SMOr, ésta distribución ancestral se vio interrumpida por un proceso vicariante en la segunda mitad del Mioceno, en un tiempo similar a la invasión de la SMOr del clado 2. Sin embargo, la divergencia del linaje procedente del norte parece no estar relacionado con el mismo suceso (Fig. 6). La divergencia de *R. flavilata* respecto al resto del clado nortero puede explicarse por periodos de inundación de la península de Florida (Webb, 1990; Clark *et al.*, 1999) y las fluctuaciones del río Mississippi (Burbrink *et al.*, 2008; Burbrink *et al.*, 2000) durante el Mioceno/Plio-

Pleistoceno, tal como se ha observado en divergencias de otros taxones de reptiles como el lagarto espinoso de Florida (*Sceloporus woodi*; Burbrink *et al.*, 2008) y la culebra chirrionera constrictora (*Coluber constrictor*; Clark *et al.*, 1999) cuyas divergencias entre taxones de Florida y México ocurrieron en tiempos similares y son atribuidas a este fenómeno.

En cuanto a los eventos de diversificación ocurridos durante el Cuaternario, estos se presentan únicamente en los clados 2 y 3, específicamente para los haplotipos representantes del grupo *decorata* (Fig. 6). Lo cual refleja la influencia de los eventos del Pleistoceno sobre los taxones montañosos exclusivos de la SMOr como las serpientes del grupo *decorata*. Como se ha mencionado, el cambio climático durante el Cuaternario (0.1-2.5 ma), se considera como un importante evento de diversificación en Norte América (Hewitt, 2004; Ruiz-Sánchez y Ornelas, 2014). Se posee evidencia sobre un desplazamiento de la flora montana en México al menos 1000 m hacia terrenos más bajos durante los periodos interglaciales del Pleistoceno (McDonald, 1993), lo cual sirvió como puente biológico para biotas separadas (McDonald, 1993; Marshall y Liebherr, 2000), esto se relaciona con las divergencias dentro de los clados 2 y 3 durante el Pleistoceno (clado 2, *R. marcellae*; clado 3, *R. gaigeae*, *R. montana* y *R. quinquelineata*; Fig. 6) por eventos vicariantes, los cuales son consistentes con los cambios climáticos que afectaron la biota de la SMOr y sierras adyacentes (SMS y FVT) (León-Paniagua *et al.*, 2007; Anducho-Reyes *et al.*, 2008; Kerhoulas y Arbogast, 2010; Bryson, 2011).

En cuanto a los eventos durante el pleistoceno dentro del clado 2, el ancestro de *R. marcellae* divergió por un proceso de dispersión que dio lugar a dos distribuciones disyuntas, una en la SMOr y otra en el GM, este evento se puede relacionar con los mismos sucesos climáticos, ya que desencadenaron divergencias de amplio rango en diversos taxones montañosos en México (León-Paniagua *et al.*, 2007; Anducho-Reyes *et al.*, 2008; Kerhoulas y Arbogast, 2010; Bryson, 2011), esto en contraste a *R. marcellae* es un escenario congruente ya que ésta especie presenta actualmente una distribución desde el

norte de Puebla, San Luis Potosí, Hidalgo y Veracruz (Canseco-Márquez *et al.*, 2000; Hernández-García y Mendoza-Quijano, 1994; Nieto-Montes de Oca y Mendelson, 1997; Datos no publicados), en bosque mesófilo y bosque de pino-encino en altitudes de 600-2100 msnm (Myers 1974).

Por otra parte se observan tres divergencias dentro de la SMOr que sufrieron los haplotipos del clado 3 (*R. quinquelineata*, *R. montana* y *R. gaigeae*), las dos primeras probablemente causadas por los eventos pleistocénicos entre las poblaciones de *R. quinquelineata* (nodo K) y *R. gaigeae* respecto a *R. montana* y *R. quinquelineata* (nodo L), las cuales muestran una probable disyunción poblacional de *R. quinquelineata* y la separación de *R. gaigeae* por vicarianza debido al aislamiento que ocasionaron las fluctuaciones climáticas y su efecto sobre los hábitats montanos (McDonald, 1993).

La tercera divergencia dentro de la SMOr ocurre por un proceso vicariante entre la SMOrm y SMOrs (nodo S) a finales del Pleistoceno (0.8 ± 0.8 ma) entre *R. montana* y *R. quinquelineata*, especies que poseen una distribución actual en la SMOr en el Norte de la sierra en el estado de Nuevo León (Myers, 2011) y en las partes altas de Puebla e Hidalgo (Myers, 2011) respectivamente. Esta divergencia fue probablemente ocasionada por la cuenca del Río Panuco, una de las principales barreras biogeográficas identificadas dentro de la SMOr (Pyron y Burbrink, 2010, Bryson *et al.*, 2012a; Bryson, 2011) la cual divide a la SMOr en dos porciones (Espinosa-Organista *et al.*, 2004; Luna-Vega *et al.*, 1999). A pesar de que esta barrera se originó durante el levantamiento de la SMOr (Eguiluz de Antuñano, 2000), se ha observado que desempeñó un papel importante durante los cambios climáticos pleistocénicos debido a la condición de puente biológico que presentó entre zonas de pino-encino de la SMOr (Bryson, 2011; Bryson *et al.*, 2011a) que permitieron conexiones entre los bosques del norte y sur de la SMOr y su posterior aislamiento. Esta situación es un escenario consistente con los tiempos de divergencia y reconstrucción de áreas obtenida en el presente estudio y con otros estudios biogeográficos de herpetofauna montana (Bryson, 2012a), debido a que la SMOr parece ser divisible al

menos en dos secciones únicas (Luna-Vega *et al.*, 1999; Salinas-Moreno *et al.*, 2004) y a que varios taxones montanos con distribución en la SMOr presentan rupturas genéticas a través de la zona centro de San Luis Potosí (Bryson, 2011; Bryson *et al.*, 2011a). Dado lo anterior, estas dos especies de *Rhadinaea* (*montana* y *quinquelineata*) evidencian una conexión entre las biotas montanas de las porciones septentrional y meridional de la SMOr durante el Pleistoceno, ésta situación reitera las observaciones de Morafka (1977) en relación a la influencia de los cambios climáticos que permitieron a las porciones norte y sur de la SMOr intercambiar elementos bióticos, condición que muestra afinidad con la historia de otros taxones de reptiles montanos (Bryson *et al.*, 2011a; Bryson *et al.*, 2011b; Bryson, 2011).

Finalmente, comparar los eventos que condicionaron la diversificación de los taxones montanos en Norte América para dilucidar la historia y patrones biogeográficos del grupo *decorata* dentro de la SMOr es posible debido a que los procesos que condicionaron a la fauna montana norteamericana también tuvieron influencia sobre la historia biogeográfica de ésta cadena montañosa. Lo anterior se debe a que la diversificación del grupo *decorata* muestra afinidades con la diversificación de otros taxones montanos presentes en las sierras mexicanas, donde la influencia de los eventos vicariantes durante el Neógeno y los periodos interglaciales del Pleistoceno son vistos como procesos conectados que permitieron su radiación biótica (Bryson, 2011; Bryson *et al.*, 2012a; León-Paniagua *et al.*, 2007; Anducho-Reyes *et al.*, 2008; Kerhoulas y Arbogast, 2010; Burbrink *et al.*, 2000; Morafka, 1977; Pyron y Burbrink, 2010).

Conclusiones

La monofilia del grupo *decorata* del género *Rhadinaea* no se recupera, ya que muestra relaciones con integrantes de los grupos *flavilata* y *taeniata*, esto refleja una diagnosis de los grupos poco efectiva basada en caracteres morfológicos y su distribución geográfica.

Con base a la historia del grupo decorata del género *Rhadinaea*, la SMOr presenta relaciones biogeográficas con las provincias de la FVT (Mioceno-Plioceno) y Oax (Pleistoceno), estas relaciones se sustentan por dos invasiones independientes de *Rhadinaea* a la SMOr, una desde el norte y otra desde el sur

Los procesos geológicos relacionados con el origen de la FVT y las fluctuaciones climáticas pleistocénicas sobre la historia de los bosques de la SMOr y sus taxones asociados, han tenido una influencia directa en la historia evolutiva del grupo decorata del género *Rhadinaea*.

El uso de métodos moleculares que utilizan mtDNA para dilucidar la historia de grupos que han evolucionado recientemente pueden mejorar el conocimiento sobre las relaciones biogeográficas de éstos.

Literatura citada

Anducho-Reyes MA, Cognato AI, Hayes JL, Zuniga G (2008) Phylogeography of the bark beetle *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Mol. Phylogenet. Evol.* **49**, 930–940.

Avice JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, ..., Saunders NC (1987) Intraespecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 489-522.

Bergsten J (2005) A review of long-branch attraction. *Cladistics* **21**, 163-193.

Bouckaert RR, Heled R, Kuehnert D, Vaughan TG, Wu C-H, Xie D, Suchard MA, Rambaut A, Drummond AJ (2014) BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology* **10**. DOI: e1003537.

Brown WM, George M Jr., Wilson AC (1979) Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc Natl Acad Sci USA* **76**, 1967-1971.

Bryson RW (2011) Historical diversification of montane herpetofauna within and between the sierras of Mexico. UNLV Theses, Dissertations, Professional Papers, and Capstones. 1233.

Bryson RW, García-Vázquez UO, Riddle BR (2011a) Phylogeography of Middle American gophersnakes: mixed responses to biogeographical barriers across the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* **38**, 1570–1584.

Bryson RW, Murphy RW, Graham MR, Lathrop A, Lazcano-Villareal D (2011b) Ephemeral Pleistocene woodlands connect the dots for Highland rattlesnakes of the *Crotalus Intermedius* group. *Journal of Biogeography* **38**, 2299-2310.

Bryson RW, Murphy RW, Lathrop A, Lazcano-Villareal D (2011c) Evolutionary drivers of phylogeographical diversity in the highlands of Mexico: a case study of the *Crotalus triseriatus* species group of montane rattlesnakes. *J. Biogeogr* **38**, 697–710.

Bryson RW, García-Vázquez UO, Riddle BR (2012a) Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **62**, 87-96.

Bryson RW, García-Vázquez UO, Riddle BR (2012b) Relative roles of Neogene vicariance and Quaternary climate change on the historical diversification of bunchgrass lizards (*Sceloporus scalaris* group) in Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **62**, 447-457.

Bryson RW, Riddle BR (2012) Tracing the origins of widespread highland species: a case of Neogene diversification across the Mexican sierras in an endemic lizard. *Biological Journal of the Linnean Society* **105**, 382-394.

Bryson RW, Savary WE, Prendini L (2013) Biogeography of scorpions in the *Pseudouroctonus minimus* complex (Vaejovidae) from south-western North America: implications of ecological specialization for pre-Quaternary diversification. *Journal of Biogeography*, **40**, 1850-1860.

Burbrink FT, Fontanella F, Pyron RA, Guiher TJ, Jimenez C (2008) Phylogeography across a continent: the evolutionary and demographic history of the North American racer (Serpentes: Colubridae: *Coluber constrictor*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**, 274-288.

Burbrink FT, Lawson R, Slowinski JB (2000) Mitochondrial DNA phylogeography of the North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. *Evolution* **54**, 2107–2118.

Campbell JA (2015) A new species of *Rhadinella* (Serpentes: Colubridae) from the Pacific versant of Oaxaca, Mexico. *Zootaxa* **3918**, 397-405.

Canseco-Márquez L, Gutiérrez-Mayen G, Salazar-Arenas J (2000) New records and range extensions for amphibians and reptiles from Puebla, México. *Herpetological Review* **31**, 259-263.

Canseco-Márquez L, Mendoza-Quijano F, Gutiérrez-Mayén MG (2004) Análisis de la distribución de la herpetofauna. En Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. I Luna-Vega, JJ Morrone, D Espinosa-Organista (eds.). Las Prensas de Ciencias, México. 417-437.

Clark AM, Bowen BW, Branch LC (1999) Effects of habitat fragmentation on an endemic scrub lizard (*Sceloporus woodi*): an historical perspective based on a mitochondrial gene genealogy. *Mol. Ecol.* **8**, 1093–1104.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (1997) 'Provincias biogeográficas de México'. Escala 1:4000000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.

Cope ED (1863) Descriptions of new American Squamata, in the Museum of the Smithsonian Institution, Washington. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* **15**, 100-106.

Corona AM, Toledo VH, Morrone JJ (2007) Does the Trans-Mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographic unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. *J. Biogeogr.* **34**, 1008–1015.

Daza JM, Smith EN, Páez VP, Parkinson CL (2009) Complex evolution in the Neotropics: the origin and diversification of the widespread genus *Leptodeira* (Serpentes: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **53**, 653-667.

de Queiroz A, Lawson R, Lemos-Espinal JA (2002) Phylogenetic relationships of North American garter snakes (*Thamnophis*) based on four mitochondrial genes: How much DNA is enough? *Molecular Phylogenetics and Evolution* **22**, 315–329.

Drummond AJ, Rambaut A (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC evolutionary biology* **7**, 214.

Escalante T, Morrone JJ, Rodríguez G (2007) La distribución de los mamíferos terrestres y la regionalización biogeográfica natural de México. *En* Tópicos en Sistemática, Biogeografía, Ecología y Conservación de Mamíferos. Sánchez-Rojas G, Rojas-Martínez AE (Eds.). Pachuca: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 9-17.

Espinosa-Organista D, Aguilar C, Ocegueda S (2004) Identidad biogeográfica de la Sierra Madre Oriental y posibles subdivisiones bióticas. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, 487-500.

Espinosa-Organista D, Ocegueda S, Aguilar C, Flores-Villela O, Llorente-Bousquets J, Vázquez B (2008) El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *Capital natural de México* **1**, 33-65.

Felsenstein J (2004) *Inferring phylogenies* (Vol. 2). Sunderland, MA: Sinauer associates.

Ferrusquía-Villafranca I (1990) Provincias Bióticas (con énfasis en criterios morfotectónicos). Escala 1:4,000,000. *En* Regionalización Biogeográfica, IV.8.10. Atlas Nacional de México. Vol. II. Instituto de Geografía, UNAM. México.

Ferrusquía-Villafranca I, González-Guzmán LI, Cartron JLE (2005) Northern Mexico's landscape, part I: The physical setting and constraints on modeling biotic evolution. *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico*, 11-38.

Flores-Villela O, Canseco-Márquez L (2007) Riqueza de la Herpetofauna. *En Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*, I Luna-Vega, JJ Morrone, D Espinosa-Organista (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, 25–38.

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

Flores-Villela O, Ochoa-Ochoa L, Moreno CE (2005) Variación latitudinal y longitudinal de la riqueza de especies y la diversidad beta de la herpetofauna mexicana. *En Sobre biodiversidad: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma*, G Halffter, J Soberón, P Koleff, A Melic (eds.). Monografías Tercer Milenio Vol. 4. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España, 143-152.

Gómez-Tuena A, Orozco-Esquivel Ma. T, Ferrari L (2007) Igneous petrogenesis of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Geol. Soc. Am. Special Paper* **422**, 129–181.

Guindon S, Dufayard JF, Lefort V, Anisimova M, Hordijk W, Gascuel O (2010) New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic biology* **59**, 307-321.

Head JJ, Holroyd PA, Hutchison JH, Ciochon RL (2005) First report of snakes (Serpentes) from the late middle Eocene Pondaung Formation, Myanmar. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**, 246-250.

Heled J, Drummond AJ (2012) Calibrated Tree Priors for Relaxed Phylogenetics and Divergence Time Estimation. *Systematic Biology* **61**, 138-149.

Hernández-Cerda M, Carrasco-Anaya G (2004) Climatología. *En Biodiversidad de la sierra Madre Oriental*, I Luna-Vega, JJ Morrone, D Espinosa-Organista (eds.). UNAM/CONABIO, México, 63-108.

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

Hewitt GM (2004) Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philos. Trans. R. Soc. London B* **359**, 183-195.

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

Hillis DM, Mable BK, Larson A, Davis SK, Zimmer EA (1996) Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. *En Molecular Systematics*, DM Hillis, C Moritz, BK Mable (Eds.). Sinauer Associates, USA, 321–381.

Ho SYW, Phillips MJ (2009) Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times. *Systematic Biology* **58**, 367–380.

Huelsenbeck JP, Ronquist F (2001) MrBayes 2.01 (Bayesian Analysis of Phylogeny).

Igea de Castro J (2012) Desarrollo de nuevos marcadores genómicos y su aplicación a la filogenia y variabilidad genética de mamíferos. Facultat de Biologia, Departament de Genética, Universidad de Barcelona. Barcelona. 8, 165.

Kerhoulas NJ, Arbogast BS (2010) Molecular systematics and Pleistocene biogeography of Mesoamerican flying squirrels. *J. Mammal.* **91**, 654-667.

Kumar S, Stecher G, Tamura K (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular biology and evolution* **33**, 1870-1874.

Lanfear R, Calcott B, Ho SY, Guindon S (2012) PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution* **29**, 1695-1701.

Lanfear R, Frandsen PB, Wright AM, Senfeld T, Calcott B (2016) PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution* **34**, 772-773.

Lemos-Espinal JA, Dixon JR (2013) Amphibians and reptiles of San Luis Potosí. Eagle Mountain, Eagle Mountain Publishing.

León-Paniagua L, Morrone JJ (2009) Do the Oaxacan Highlands represent a natural biotic unit? A cladistic biogeographical test based on vertebrate taxa. *J. Biogeogr.* **36**, 1939–1944.

León-Paniagua L, Navarro-Sigüenza AG, Hernández-Baños BE, Morales JC (2007) Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular phylogenetics and evolution* **42**, 653-664.

Linnaeus C (1791) *Oratio de Telluris Habitabilis Incremento*. Leiden: Cornelium Haak.

Lis JT (1980) Fractionation of DNA fragments by polyethylene glycol induced precipitation. *Methods in Enzymology* **65**, 347–353.

Luna-Vega I, Alcántara-Ayala O (2004) Florística del bosque mesófilo de montaña de Hidalgo. Las prensas de Ciencias, UNAM, México, 169-191.

Luna-Vega I, Alcántara-Ayala O, Espinosa-Organista D, Morrone JJ (1999) Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.* **26**, 1299–1305.

Marshall CJ, Lieberr JK (2000) Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* **27**, 203–216.

Martínez-Meyer E, Sosa-Escalante JE, Álvarez F (2014) El estudio de la biodiversidad en México: ¿una ruta con dirección?. *Revista mexicana de biodiversidad*, **85**, S01-S09.

McDiarmid RW, Campbell JA, Touré T (1999) Snake species of the world: A taxonomic and geographic reference. Vol. 1.

McDonald JA, (1993) Phytogeography and history of the alpine–subalpine flora of northeastern Mexico. *En Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*, TP Ramamoorthy, RA Bye, A Lot, J Fa (eds.). Oxford, NY: Oxford University Press, 681–703.

Mittermeier RA (2004) Hotspots revisited. Cemex.

Mittermeier RA, Gil PR, Hoffman M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J, Da Fonseca GAB (2005) Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. *En Conservation International*, JJ Morrone, D Espinosa-Organista (eds.). Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, 417-437.

Morafka DJ (1977) A biogeographical analysis of the Chihuahuan Desert through its herpetofauna. *Biogeographica* **9**, 1-313.

Morrone JJ, Escalante T, Rodríguez-Tapia G (2017) Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa* **4277**, 277-279.

Myers CW (1974) The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of New World snakes. *Bulletin of the AMNH* **153**, 1-262.

Myers CW (2011) A new genus and new tribe for *Enicognathus melanauchen* Jan, 1863, a neglected South American snake (Colubridae: Xenodontinae), with taxonomic notes on some Dipsadinae. *American Museum Novitates* **3715**, 1-33.

Nieto-Montes de Oca A, Mendelson III JR (1997) Variation in *Rhadinaea marcellae* (Squamata: Colubridae), a poorly known species from the Sierra Madre Oriental of Mexico. *Journal of Herpetology* **31**, 124-127.

Ochoa-Ochoa L, García-Vázquez UO, Flores-Villela O, Correa-Cano M, Canseco-Márquez L (2006) Área de distribución potencial de *Rhadinaea*, escala: 1:1000000. Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Proyecto: DS009, Extraído del proyecto DS009: Áreas potenciales de distribución y GAP análisis de la herpetofauna de México.

Ortega-Gutiérrez F, González-Arreóla C (1985) Una edad cretácica de las rocas sedimentarias deformadas de la Sierra de Juárez, Oaxaca. *Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México* **6**, 100-101.

Palumbi SR, Cipriano F, Hare MP (2001) Predicting nuclear gene coalescence from mitochondrial data: the three-times rule. *Evolution* **55**, 859-868.

Piontkivska H (2004) Efficiencies of maximum likelihood methods of phylogenetic inferences when different substitution models are used. *Molecular phylogenetics and evolution* **31**, 865-873.

Pyron RA, Burbrink FT (2010) Hard and soft allopatry: physically and ecologically mediated modes of geographic especiation. *J. Biogeogr.* **37**, 2005-2015.

Pyron RA, Burbrink FT, Wiens JJ (2013) A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology* **13**, 93.

Rage JC (1988) The oldest known colubrid snakes. The state of the art. *Acta zoologica cracoviensia* **31**, 457-474.

Rage JC, Buffetaut E, BuVetaut-Tong H, Chaimanee Y, Ducrocq S, Jaeger JJ, Suteethorn V (1992) A colubrid snake in the late Eocene of Thailand: the oldest known Colubridae (Reptilia, Serpentes). *C.R. Acad. Sci. Ser.* **314**, 1085– 1089.

Ramamoorthy T, Bye R, Lot A, Fa J (1993) Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, Oxford.

Ronquist F (1997) Dispersal–Vicariance Analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol* **46**, 195–203.

Ronquist F (2004) Bayesian inference of character evolution. *Trends in ecology & evolution* **19**, 475-481.

Rosas-Elguera J, Alva-Valdivia L, Goguitchaichvili A, Urrutia-Fucugauchi J, Ortega-Rivera M, Prieto J, Lee J (2003) Counterclockwise rotation of the Michoacan Block: implications for the tectonics of western Mexico. *International Geology Review* **45**, 814–826.

Ruiz-Sanchez E, Ornelas JF (2014) Phylogeography of *Liquidambar straciflua* (Altingiaceae) in Mesoamerica: survivors of a Neogene widespread temperate forest (or cloud forest) in North America? *Ecology and Evolution* **4**, 311-328.

Sanmartín I (2012) Biogeografía (Capítulo 45) *En El Árbol de la Vida. Sistemática y Evolución de los seres vivos*. Vargas P, Zardoya R (Eds.). 1ra edición. 457-474.

Sarukhán J, Koleff P, Carabias J, Soberón J, Dirzo R, Llorente-Bousquets J, ... Anta S (2009) Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Scotland RW, Olmstead RG, Bennett JR (2003) Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Systematic Biology* **52**, 539-548.

Slowinski JB, Lawson R (2002) Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* **23**, 194– 202.

Smith AB (1994) Rooting molecular trees: problems and strategies. *Biological Journal of the Linnean Society* **51**, 279-292.

Stamatakis A, Hoover P, Rougemont J (2008) A fast bootstrapping algorithm for the RAxML web-servers. *Syst. Biol.* **57**, 758-711.

Styles BT (1998) EL género *Pinus*: su panorama en México. *En Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, TP Ramamoorthy, R Bye, A Lot, J Fa (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, 385-408.

Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* **22**, 4673–4680.

Webb SD (1990) Historical biogeography. *En Ecosystems of Florida*, RL Myers, JJ Ewel (eds.). University Central FL Press, Orlando, 70–102.

Yu Y, Harris A, He X (2011) RASP (reconstruct ancestral state in phylogenies). Available at: <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP/>.

Yule GU (1924) A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Wills, F. R. S. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biology* **213**, 21–87.

Anexos

Anexo 1. Alineamiento obtenido en MEGA7 (Kumar *et al.*, 2016) para los haplotipos muestreados en el presente estudio (Tabla 1).

#NEXUS

BEGIN DATA;

DIMENSIONS NTAX=31 NCHAR=443;

FORMAT DATATYPE = DNA GAP = - MISSING = ?;

MATRIX

R_flavilata_cytb_AF471078_1

```
CTCCTCATTACCCTATTATTTATTATTCTAACATTCTACCCCAACATCTTTAACGACCCAGAAAACTTT
TCAAAGGCTAACCCATAGTAACACCACAACATATTAACCAGAATGATACTTCTTATTTGCCTACG
GAATTCTACGATCAATTCCAAATAAATTAGGAGGCACCCTAGCCTTAATCATATCAATTACCATTTT
AATCTCTGCCCCATTTACACATACATCACACATACGACCAATAACATTCCGCCCCCTAATACAACTT
ACATTCTGAACATTAATCGCTACATTCATAACAATTAATTGAGCTGCCACCAAACAGTAGAACCCAC
CATTTATTATTATTAGCCAAACAACCTCCATCCTATACTTTCTATTCTTCATCACAA----
ATCCATTACTCGGTTGATCAGAAAACAAAATTATAAACACTTAG-
```

R_bogertorum_CIG_739

```
ATTATTATTACCCTGATATTCATTATCCTATCATTCTCTCCCAACATTTTAAACGACCCAGAAAACCTC
TCTAAAGCTAACCCATAGTAACACCACAACACATCAAACCAGAATGATACTTCTTATTTGCTTACG
GAATTCTACGATCAATTCCGAATAAATTAGGGGGAGCCTTGGCCTTGATTATATCCATCGCTATTCT
ACTTACAACCCCATTTACTCACACATCCCACATACGACCAATAACATTCCGTCCACTAACTCAACTTA
TGTTCTGAGTATTAATTGCCACATTCATAACAATCACATGAGCAGCCACTAAACCAGTAGAGCCAC
CATTATCATTATCAGCCAAACAACCTCCATCCTATACTTCTTATTCTTTCTTACAA----
ACCCCTACTAGGTTGATCAGAAAACAAAATTATAAACATCTAA-
```

R_cuneata_DGM_52

ATTCTCATTACTCTATTATTCATTATTTTAAACATTCTCCCCAACATCTTTAATGACCCAGAAAACCTC
TCAAAAGCTAACCCCTGGTAACACCACAGCACATTAACCAGAGTGGTACTTCTTATTTGCCTAC
GGAATTCTACGATCAATCCCAAATAAACTGGGGGGAACCATAGCCCTAATCATATCTATTGCTATT
CTTACTACAACCCCATTCACTCACACAGCCCACGTACGACCAATAACATTCCGCCCACTAACCCAAC
TTATATTTTGAACCTTAGTCGCTACATTCATAACAATTACATGAGCCGCCACTAAACCAGTAGAACC
ACCATTCACACTTATTGGACAAACAACCTCCATTCTATACTTTTTATTCTTCATCACCA----
GCCCATTAAGGGCTGGTCAGAAAACAAAATCATAAATACCTAA-

R_decorata_ENS_9036

????????????????????CATCATCCTATCATTACCCCAATATATTCAACGACCCAGAAAACCTCTC
AAAAGCTAACCCTATGGTAACACCACAACACATCAAACCAGAGTGGTACTTCTTATTTGCCTACGG
AATTCTACGATCAATCCCAAACAAGCTAGGAGGAACCTTGGCCTTGATTATATCCATCGCTATTCTA
ATTACAACCCCATTCACCCACACATCCCACATACGACCAATAACATTCCGCCCACTAACCCAACCTTA
TATTTTGAACACTAATTACCACATTATAAATCACATGAGCAGCCACCAAACCAGTAGAACCAC
CATTACCTCTATTGGTCAAATTACCTCTATCTTATACTTTCTATTCTTCATTATAA----
ATCCAATAATGGGTTGAACAGAAAATAAAATTATAAACACTTAG-

R_decorata_OFV_1109

??ACTTATTACCCTAACATTCATCATCCTATCATTACCCCAATATATTCAACGACCCAGAAAACCTT
CTCAAAAGCTAACCCTATGGTAACACCACAACACATCAAACCAGAGTGGTACTTCTTATTTGCCTA
CGGAATTCTACGATCAATCCCAAACAAGCTAGGAGGAACCTTGGCCTTGATTATATCCATCGCTAT
TCTAATTACAACCCCATTCATCCACACATTGCAAATGC?????????????????????????????
???
???
???
???
???

R_forbesi_JRM_3800

????TTACTATAATATTTATCATCTTAACATTCTCCCCAACATTTTTAACGACCCAGAAAACCTC
TCAAAGCTAACCCCATGGTAACACCACAACACATCAAACCAGAATGATACTTCTATTTGCCTAC
GGAATTCTACGATCTATCCCAAATAAACTGGGAGGAACCATAGCCCTAATTATATCTATCGCTATC
CTTATCACAACCCCATTCACCCACACAGCCCATGTACGACCAATAACATTCCGTCCACTAACCCAAC
TTATATTTTGAACCCTGATCGCTACATTCATAACAATCACGTGAGCCGCCACCAAACCAGTAGAGC
CACCATTACACTTATTGGACAAACGACCTCCATCCTATACTTTTTATTCTTCATCACCA----
GCCCACTACTGGGCTGATCAGAAAACAAAATTATAAACACTTAG-

R_fulvivittis_ANMO_2388

ACTGTCCTCACTCTAATATTTATCATCTTATCATTACCCCTAACATCTTCAACGACCCAGAAAACCT
CTCAAAGCCAACCCCATAGTAACACCACAACACATTAACCAGAGTGGTACTTCTATTTGCTTAC
GGAATTCTACGATCAATTCAAATAAGTTGGGGGGAACCTTTGGCCTTGATTATATCCTTCGCTATTC
TACTTACAGCCCCATTTACCCGAACATCCACATACGACCAATAACATTCCGTCCACTAACTCAACT
TATTTTCTGAGTATTAATCGCCACATTTATAACAATCACATGAGCAGCCACCAAACCAGTAGAACC
GCCATTTACCATTATTGGCCAAACAACCTCCATTTTATACTTTTTATTCTTCATCACAA----
ACCCAGTACTGGGTTGAACAGAAAACAAAATCATAAATACCTAG-

R_gaigeae_AMH_674

?TACTACTAACCTACTATTATTATCCTGACATTCTCCCCAACATTTTTAACGACCCAGAGAACTT
TTCAAAGGCCAATCCCATAGTAACACCACAACACATTAACCGGAATGATATTTCTTATTTGCCTAC
GGAATTCTACGATCTATCCCGAATAAACTGGGGGGCACCTTAGCCTTAATCATATCAATTACTATTC
TAATCACAACCCCATTTACCCACACATCACACATACGGCCAATAACATTCCGCCCCCTAATACAAC
TACATTTTGAACACTAGTCGCTACATTTATAACAATCACTTGAGCAGCCACCAAACCAGTAGAACC
CCCATTACCCTTATTAGCCAAACAACCTCCATCCTATACTTCTTCTTATTATGA----
ATCCATTACTGGGTTGGTCAGAAAATAAAATTATAAACACTTAG-

R_godmani_ENS_7810

????????????????????ATTTATTATTATAGCATTCACTCCAAACTTGTTTAATGACCCAGAAAACCTTCT

CAAAAGCTAACCCCATGGTAACACCACAACATATTAACCGGAGTGATACTTTCTGTTTGCTTACG
GCATCCTACGATCAATCCCAAATAAACTAGGAGGGACCCTAGCCCTACTTATAGCAATCGCTATCT
TACTCACAGCACCATTTACCCACACATCCCGTGTACGATCAATAACTTTCCGCCCACTAACCCAACT
CATATTTTGAACACTAATCGCCACATTCATAACAATGACATGAGCCGCCACTAAACCCGTAGAACC
ACCATTACCCCTTATTGGCCAAATAACCTCTGTCTTATACTTTTTATTCTTCATGATCA----
ACCCAATATTGGGTTGATCAGAAAACAAAATTATAAATACCTAG-

R_hesperia_ISZ_531

ATTCTTATTACCATAATATTTATAATCCTATCATTACCCCCAACATCTTTAATGACCCAGAAAACCTT
CTCAAAGCCAACCCTATAGTAACACCACAGCACATTAACCAGAGTGGTATTTCTATTTGCTTAC
GGAATTCTACGATCAATTCCAAATAAGTTGGGAGGAACTTTGGCCTTGATTATATCCATCGCTATT
CTACTACAATCCCATTTACGCACACGTCCAACATACGACCAATAACATTCCGTCCACTAACCCAAC
TTATATTTTGAATATTAATCGCCACATTCATAACAATTACATGAGCTGCTACCAAACAGTAGAACC
ACCATTTACCCTTATTGGTCAAACAACCTCTATTCTATACTTCTTATTCTTCATTACAA----
ACCCAATACTAGGTTGATCAGAAAACAAAATCATAAACACCTAG-

R_laureata_AZR_211

TTCCTTATTACCCTATTATTTATTATCCTAACATTACCCCTAACATTTTCAACGACCCAGAAAACCTC
TCTAAAGCAAACCCCATAGTAACACCACAACACATTAACCTGAGTGATATTTCTATTTGCCTATG
GAATCTTACGGTCAATCCCAAACAAGCTAGGAGGCACATTAGCCCTAATTATATCAATTACTIONTCT
AATTACAACCCCATTTACCCACACATCTCACGTACGACCAATAACATTCCGCCCCCTAATACAACCT
ATATTCTGAACCCTAATCGCCACATTTATCACAATCACTTGAGCAGCAACTAAACCAGTAGAACCC
CATTTACCCTCATTGGCCAAACAACCTCCACCCTATACTTTCTATTTTTCATTACTIONA----
ATCCATTATTAGGTTGATCAGAAAACAAAATTATAAACACTTAG-

R_macdougalli_UOGV_2091

ATTCTTATTGCCCTGTTATTTATTATCCTAACATTCTCCCCAACATTTTCAACGACCCAGAAAACCT
CTCAAAGCTAACCCCATAGTAACACCACAACACATTAACCAGAATGGTACTTCTATTTGCCTAC
GGAATTCTACGATCTATCCCTAATAAATTAGGGGGACTIONTATAGCCCTAATTATGTCTATCGCTATTC

TTATTACAACCCATTCACTCACACAGCCCACATACGACCAATAACATTCCGCCATTAACCCAACT
TATATTCTGAACCCTATTGCCCACATTTATAACAATTACATGAGCCGCCACCAAACCAGTACAACCT
CCATTTTCACTTATCGGACACTCGACCTCCATTCTATAATTTTTAATCATTATCCCCA----
TGCCACGATGGGGATGATCTAAAATTTAAATC?????????????-

R_marcellae_JCSG_22

?????ATTACTATAATTTTATCATCTTAACATTCTCCCCAACATTTTTAACGACCCAGAAAACCTC
TCAAAGCTAACCCCATGGTAACACCACAACACATCAAACCCGAATGATACTTCTATTTGCTTACG
GAATTCTACGATCTATCCCAAATAAACTGGGAGGAACCATAGCCCTAATTATATCCATCGCTATCCT
TATTACAACCCATTTACCCACACAGCCCATGTACGACCAATAACATTCCGCCACTAACCCAACTT
ATATTTTGAACCCTAGTCGCTACATTCATAACAATCACATGAGCCGCCACCAAACCAGTAGAACCA
CCATTCACACTTATTGGACAAACAACCTCCATCCTATACTTTTTATTCTTCATCACCA----
GCCCACTACTGGGCTGATCAGAAAACAAAATTATAAACACTTAG-

R_marcellae_ANMO_4339

ATCCTTATTACTATAATTTTATCATCTTAACATTCTCCCCAACATTCTTAACGACCCAGAAAACCT
CTCAAAGCTAACCCCATGGTAACACCACAACACATCAAACCCGAATGATACTTCTATTTGCTTAC
GGAATTCTACGATCTATCCCAAATAAACTGGGAGGAACCATAGCCCTAATTATATCCATCGCTATC
CTTATTACAACCCATTTACCCACACAGCCCATGTACGACCAATAACATTCCGCCACTAACCCAAC
TTATATTTTGAACCCTAGTCGCTACATTCATAACAATCACATGAGCCGCCACCAAACCAGTAGAAC
ACCATTACACTTATTGGACAAACAACCTCCATCCTATACTTTTTATTCTTCATCACCA----
GCCCACTACTGGGCTGATCAGAAAACAAAATTATAAACACTTAG-

R_marcellae_Tlanchinol_NA

?????????CTATAATATTTTATCATCTTAACATTCTCCCCAACATTTTTAATGACCCAGAAAACCTC
CAAAGCAAACCCCATGGTAACACCACAACACATCAAACCCGAATGATACTTCTATTTGCCTACG
GAATCCTACGATCTATCCCAAATAAACTGGGAGGAACCATAGCCCTAATTATATCCATCGCTATCCT
TATTACAACACCATTACCCACACAGCCCATGTACGACCAATAACATT?????????????????????
??

??----
???-

R_marcellae_NA_NA

TAACTTATTACTATAATATTTATCATCTTAACATTCTCCCCAACATTTTTAATGACCCAGAAAACCT
CTCAAAGCTAACCCCATGGTAACACCACAACACATCAAACCCGAATGATACTTCTATTTGCCTAC
GGAATCTACGATCTATCCCAAATAAACTGGGAGGAACCATAGCCCTAATTATATCCATCGCTATC
CTTATTACAACCCATTCAACCCACACAGCCCATGTACGACCAATAACATTCCGTCCACTAACCCAAC
TTATATTTTGAACCATAGTCGCTACATTCATAACAATCACATGAGCCGCCACCAAACAGTAGAAC
CACCATTCACTTATTGGACAAACAACCTCCATCATATACTTTTTATTCTTCATCACCA----
GCCCACTACTGGGCTGATCAGAAAACAAAATTATAAACACTTAG-

R_cfmar_spnov_JRM_3829

CTTCTTATTACTCTATTATTTATCATCTTAACATTCTCTCCCAACATTTTTAATGACCCAGAAAACCTC
TCAAAGCCAACCCCTGGTAACACCACAGCACATTAACCAGAGTGATATTTCTATTTGCCTAC
GGAATTCTACGATCAATCCCAAATAAACTAGGAGGAACCATAGCCCTAATTATATCTATCACTATC
CTTATTACAACCCATTCACTCACACAGCCCATGTACGACCAATAACATTCCGCCCACTAACCCAAC
TTATATTTTGAACCTTAGTCGCTACATTCATAACAATTACATGAGCCGCCACCAAACAGTAGAGCC
GCCATTCACTTATTGGACAAACAACCTCCATTCTATACTTTTTATTCTTCATCACCA----
GCCCATTAATGGGCTGATCAGAAAACAAAATCATAAACACTTAG-

R_montana_FMQ_3246

CTAATATTAACCCTACTATTCATTATCCTGACATTCTCCCCAACATTTTTAACGACCCAGAGAACCT
TTCAAAGGCCAATCCTATAGTAACACCACAACACATTAACCGGAATGATATTTCTATTTGCCTAC
GGAATTCTACGATCTATCCCAAATAAACTGGGGGGCACCTTAGCCTAATCATATCAATTACTATCC
TAATCACAACCCCATTTACCCACACATCACACATACGGCCAATAACATTCCGCCCCCTAATACAAC
TACATTTTGAACACTAGTCGCTACATTTATAACAATCACTTGAGCAGCCACCAAACAGTAGAAC
CCCATTACCCTTATTAGCCAAACAACCTCCATCCTATACTTCTATTCTTCATTATGA----
ATCCATTACTGGGTTGGTCAGAAAACAAAATTATAAACACTTAG-

R_myersi_ANMO_3887

????????????????????ATGATTCTATCATTATCCCCAACATCTTTAACGACCCAGAAAACCTTCTC
AAAAGCHAACCCCATAGTAACACCACAACACATCAAACCAGAATGATATTTCTATTTGCTTACGG
AGTTCTACGATCAATTCCAAATAAATTAGGGGGAACCTTGGCCTTGATTATATCCATCGCTATTCTA
CTTACAACCCCATTTACCCACACATCCCACATACGACCAATAACATTCCGTCCACTAACCCAACTTAT
ATTTTGAGTATTAATTGCCACATTCATAACAATTACATGAGCAGCCACCAAACCAGTAGAACCACC
ATTCACCATCATTGGCCAAACAACCTCCATTTTATATTTCTTATTCTTCATCACAA----
ACCCAATACTAGGTTGATCAGAAAACAAAATCATAAATACCTAG-

R_omilemana_RSB_25

????????????????????TTCATCATTCTATCATTACCCCCAACATCTTTAACGACCCAGAAAACCTTCTC
AAAAGCCAACCCCATAGTAACACCACAACACATCAAACCAGAATGATACTTCTATTTGCTTACGG
AATTCTACGATCAACTCCAAATAAATTAGGGGGAACCTTGGCCTTGATTATATCCATCGCTATTCTA
CTTACAACCCCATTTACTCACACATCCCACATACGACCAATAACATTCCGTCCACTAACCCAACTTAT
ATTTTGAGTATTAATTGCCACATTCATAACAATTACATGAGCAGCCACCAAACCAGTAGAACCACC
ATTCACCATCATTGGCCAAACAACCTCCATTTTATATTTCTTATTCTTCATTACAA----
ACCCAATGCTAGGTTGATCAGAAAACAAGATCATAAACACCTAG-

R_quinquelineata_Huey_SN_60_26_L15584

????????????????TACTATTATTATCCTAACATTCACCCCCAACATTTTAAACGACCCAGAAAACCTTT
CAAAGGCCAATCCTATAGTAACACCACAACACATTAACCGGAATGATATTTCTTATTTGCCTACG
GAATTCTACGATCTATCCCAAATAAACTAGGGGGCACCTTAGCCTTAATCATATCAATTACTATCCT
AATTACAACCCCATTTACCCACACATCACACATACGGCCAATAACATTCCGCCCCCTAATACAACCT
ACATTTTGAACACWAGTCGCTACATTTATAACAATCACTTGAGCAGCCACSAACCAGTAGAACCC
CCATTACCCCTTATTAGCCAAACAACCTCCATCCTATACTTCTTATTCTTCGTTATGA----
GTCCATTGCTGGGTTGGTCAGAAAACAAAATTATAAACACTTAG-

R_quinquelineata_UOGV_175_44_41

CTAATAYTAACCCACTATTATTATCCTGACATTCTCCCCAACATTTTAAACGACCCAGAGAACCTT

TTCAAAGGCCAATCCCATAGTAACACCACAACACATTAACCAGAATGATATTTCTTATTTGCCTAC
GGAATTCTACGATCTATCCCAAATAAACTGGGGGGCACCTTAGCCTTAATCATATCAATTACTATCC
TAATCACAACCCCATTTACCCACACATCACACATACGGCCAATAACATTCCGCCCCCTAATACAAC
TACATTTTGAACACTAGTCGCTACATTTATAACAATCACTTGAGCAGCCACCAAACCAGTAGAACC
CCCATTACCCCTTATTAGCCAAACAACCTCCATCCTATACTTCCTATTCTTCATTATGA----
ATCCATTGCTGGGTTGGTCAGAAAACAAAATTATAAACACTTAG-

Coniophanes_sp_VHLM_10

??TTTTAATGATCCAGAAAACATCTCCAA
AGCAAATCCCATAGTAACACCACAACACATTAACCAGAGTGGTACTTTCTATTTGCCTATGGAAT
CCTACGATCGATCCCAAATAAACTCGGAGGAACCATAGCCCTAATTATATCAATCACCATCCTACTC
ACAACACCATTACACACACATCCCACCTCCGACCAATAACCTTTGCCCCACTTACCCAACTCATATT
CTGAACACTAATCACCACATTATAATAATCACATGAGCAGCCACTAAACCTGTAGAACCACCATT
CACACACATTGGCCAAACAACCTCCATCCTGTACTTCCTATTCTTCCTTACAA----
ATCCCCTACAAAGCGGATCGGAAAATAAAATCATAGATACCCAA-

R_taeiata_UOGV_2181

ACGATCATCACCCCTGATATTCATCATCCTATCATTACCCCCAACATTTTTAACGACCCAGAAAACCTT
CTCAAAGGCCAACCCCATGGTAACACCACAACACATTAACCAGGATGATACTTCCTATTTGCTTA
CGGAATTCTACGATCAATCCCAAATAAGTTGGGAGGAGCCTTGGCCTTGATTATATCCATCGCTAT
TCTACTTACAACCCCATTCACCCACACATCCCACATACGACCAATAACATTCCGTCCACTAACTCAA
CTTATATTCTGAATATTAATCACCACGTTTATAACTATCACATGAGCAGCCACCAAACCAGTAGAAC
CGCCATTACCATATTGGCCAAACAACCTCTATTTTATACTTTTTATTCTTCATCTCAA----
ACCCGGTACTAGTTGATTAGAAAACAAAATCATAAACACCTAG-

FJ403481_1_Thamnosophis_martae

ATAATAATCACTGCGCTCTTCATCATTATATCATTTTTCCCTAACATTTTTAATGACCCGGAGAATTT
CCTAAAAGCTAACCCCTAACCCACACCCCAACATATTAAGCCAGAGTGGTATTTCTATTCGCCTAT
GGTATCTTACGGTCAATCCCAAACAACCTGGGCGGAACACTCGCCTTACTACTGTCCGTAGCTATC

TTAACTATTATTCCATTTACTCATACTAATATTGAACTTCTACTTTCCGCCAGCAGCCCAACT
CACTTTCTGAACCTTATTGCCACCTTTATCACTATCACATGAACAGCCACTAAACCTGTAGAACCC
CCATTCACCTCCATTGGACAAATAGCCTCTGTTATATACTTCTTATTCTTTATTGTTA----
ACCCTTACTCGGCTGAATAGAAAATAAAATCACAACCCCT??-

EF395917_1_Homalopsis_buccata

ATCATACTTACATCTATCTTTCTCATCATATCATTCTCACCAGACTTATTTAACGACCCAGAAAACCT
CTCAAAGCTAACCCCATAGTAACCCCGCAACATATTAACCAGAGTGATACTTCTATTGCTCTAC
GGCATTCTACGATCCATCCCAAACAACTAGGCGGTGCCATAGCATTAACTCTATCCATCTTAATCC
TATTCACATCACCATTTTTTCACTTCCAACCTCCGCCAATAACATTTGCCCCCTATCCCAACTC
ATCTTCTGATCCCTAACCGCCACATTCATCATAATCACATGAACAGCCACTAAACCAGTAGAACCC
CATTTACCTCAATCGGCCAAATAGCCTCACTCTATACTTCTCATTTTTTATTGCAC----
AGCCAATACTAGGCTGAACCGAAAA??????????????????-

AF471081_1_Calamaria_pavimentata

CTAATAATCACCGCAATATTCACAACAATATCTTTTATGCCAGACACTTTCAATGACCCTGAAAACCT
TCTCAAAGGCCAACCCCTAGTAACCCCAACACATTAACCAGAATGATATTTTCTATTTGCCTA
CGGAATCCTACGATCCATCCCAAACAACTAGGAGGCACACTAGCCCTTCTACTTTGATTATCGT
CCTACTAACCCACCCTTCACACACACCTCTCGTTCCGATCAATAACATTTGCCCCACTAGCACAAAC
TCACATTCTGAGCCATAGCAGCCACCCTTATCATAATCACATGAACAGCCACTAAACCAGTAGAAC
CCCCATTTACACTTATTGGTCAAACAACCTCCATCCTATACTTTCTATTCTTTATCACCC----
ACCCACTATTCGGTTGAACAGAAAACAAAATCTCAACCGCTTGC-

AY575035_1_Boa_constrictor

ACAACCTTACCTTAATACTAATAACAATCTCATTCTCCAGATATTTTCAATGACCAGAAAACCT
CTCAAAGCAAACCCATTAGTTACCCCTCAACACATCAAACCAGAGTGATATTTCTATTGCTCTAC
GGCATTCTACGATCAATCCCAAACAAGCTCGGAGGTGCATTAGCCCTAGCAATATCAATTATAATC
CTATTCACAGTACCATTCATCCACACATCCAACTACGATCTATAACATTCCGACCACTCATACAAC
TAATATTCTGAACATTCACATCCACATTCGTAAGTACCTGAGCAGCAACAAAACCAGTAGAAC

CCCCATTCATCGCTATCAGCCAAGTAGCATCTATTATCTACTTCACATTCTTCATCTCAA----

ACCCTATCTTAGGCTGAGCAGAAAATAAGATAATAAAAAACACA-

U69738_1_Anilius_scytale

ATTCTAATCCTAATCCTACTTTCTATCACCTCATTTATTCCAGATATCCTAAACGACCCAGAAAATTT
CTCCAAAGCTAACCCCCTAGTTACACCACAACATATCAAACCTGAATGATATTTCTATTTGCTAC
AGTATTTACGATCTATTCCAAATAAATTAGGGGGCGCATTTCGCTCTAGCAATATCCATTATAATTT
TATTTTCCCTTCCACTTACTCACACCTCAAACCTACGAACCATAACATTCCGCCAACGGCACAATAT
CTATTCTGAACCCTTATCACCACCTTCTTCTTCTAACGTGAACCGCAACTAAACCCGTAGAAATCC
CGTTTACAACAGTCAGCCAAGGCGCCTCCCTAATACTTCTCATTTTTTTATTATAC----
TCCCTCTACCAGGCCTAATAGAAAATAAACTAGCAAACCAAAC-

AF217813_1_Acanthophis_antarcticus

GTAATAATCACCACCTTATTCTCCATTATAGCCTTCGCACCCAACCTATTCAACGACCCAGAAAAT
TCTCCAAAGCTAACCCCCTAGTCACACCACAACACATCAAACCAGAGTGATACTTCTATTTGCCTA
CGGTATCCTCCGATCAATCCCAAACAACTGGGAGGAACACTCGCTCTCCTAATATCAGTCATTAT
CCTAACCACAGCACCATTACACACACCTCTCACATCCGATCTATAGCATTTCGCCACTAGCGCAA
ATATTATTCTGAACATTAATCGCAACCTTCATTACTATCACATGAACAGCCACTAAACCGGTAGAAC
CACCATTATTCTTATTAGCCAAATAGCCTCAATCATCTACTTCTCATTCTTTATTATCA----
ACCCGATTCTCGGATGAGTAGAGAACAAAATTTCAATAACAAAC-

AY099996_1_Anguis_fragilis

ATCTTTACAACAATCCTAGCAACCCTAGCCCTACTATCACCAGACCTCCTAGGAGACCCAGAAAATT
TCAACCCGGCTAACCCGATAGTAACTCCCCACACATTAACCCGAGTGGTACTTCTATTTGCTTA
CGCAATCCTCCGCTCAATCCCGAACAAAATCGGGGGTGTGTTAGCCTTATTATTCTCAGTACTAATT
CTTGTTCTAATCCCGTCACTCCACGCATCTAAACAACAGGCTATAACCTTCGCCACTATCACAAC
TAACATTCTGATTTATTATTACCAATATCCTTATTTAACCTGAATCGGAGCCCAGCCAGTAGAACA
ACCATTTATCATCATTGGACAAATCGCATCAACCCTATATTTAGCCTTTTCTCCTAATTATACCC
ATTATCGCCCTCTTAGA?????????????????????????-

;