



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

“Sistemática molecular del género
Mesaspis (Squamata: Anguidae)”.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

Israel Solano Zavaleta

TUTOR PRINCIPAL: Dr. Adrián Nieto Montes de Oca

**COMITÉ TUTOR: Dr. Atilano Contreras Ramos
Dra. Norma Leticia Manríquez Morán**

MÉXICO, D.F.

Noviembre, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

“Sistemática molecular del género
Mesaspis (Squamata: Anguidae)”.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

Israel Solano Zavaleta

TUTOR PRINCIPAL: Dr. Adrián Nieto Montes de Oca

**COMITÉ TUTOR: Dr. Atilano Contreras Ramos
Dra. Norma Leticia Manríquez Morán.**

MÉXICO, D.F.

Noviembre, 2011



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/588/11

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **26 de septiembre de 2011** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del (la) alumno (a) **SOLANO ZAVALA ISRAEL** con número de cuenta **98174151** con la tesis titulada **"Sistemática molecular del género *Mesaspis* (Squamata: Anguidae)"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA**:

Presidente: DRA. GABRIELA PARRA OLEA
Vocal: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA
Secretario: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS
Suplente: DR. ALEJANDRO ZALDÍVAR RIVERÓN
Suplente: DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 24 de octubre de 2011

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la formación académica.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por proporcionarme la beca para llevar a cabo los estudios de maestría.

Agradezco a la Dirección General de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México, por aportarme un suplemento económico para llevar a cabo una estancia de investigación durante los estudios de maestría.

Agradezco a los proyectos CONACYT (no. 47590–Q) y DGAPA–UNAM (PAPIIT no. IIN–224009) por el apoyo para realizar esta investigación.

Agradezco a los miembros de mi Comité Tutoral por sus observaciones y sugerencias hacia este trabajo. Al Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, el Dr. Atilano Contreras Ramos y la Dra. Norma Leticia Manríquez Morán, por sus enseñanzas, por su amistad y el trato cordial y respetuoso.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi tutor, Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, por haber confiado en mí y en este proyecto, por su apoyo y enseñanzas durante mi formación, por ofrecerme su consejo, apoyo y amistad en los momentos difíciles.

Agradezco a los miembros del Jurado, Dra. Gabriela Parra Olea, Dra. Livia Socorro León Paniagua, Dr. Atilano Contreras Ramos, Dr. Alejandro Zaldívar Riverón y Dra. Norma Leticia Manríquez Morán, por brindarme todo su apoyo, tiempo y conocimientos; sus sugerencias permitieron mejorar notablemente esta tesis.

Agradezco al Dr. Eric N. Smith quién de la manera más amable me recibió en la Universidad de Texas en Arlington y en su casa. De igual manera agradezco a los alumnos Jacobo Reyes Velasco, David Antonio Sánchez Ramírez, Utpal Smart y Jeffrey Streicher, por darme un techo y brindarme su ayuda, así como hacer mi estadía más alegre.

Agradezco al Dr. Jimmy A. Maguire y la Dra. Carol L. Spencer del Museum of Vertebrate Zoology de la Universidad de California en Berkeley (MVZ), al Dr. Kenneth L. Krysko y el Dr. Max A. Nickerson del Florida Museum of Natural History de la Universidad de Florida (UFMNH), al Dr. Jonathan A. Campbell, el Dr. Eric N. Smith y Carl J. Franklin del Amphibian and Reptile Diversity Research Center de la Universidad de Texas en Arlington (UTA-ARDRC), al Biól. Froilán Esquinca Cano Director General del IHN y al Biól. Pedro Sánchez Montero Coordinador de Fauna Silvestre del Parque Educativo San José, a Günther Köhler y Josiah Townsend, por la donación de tejidos y/o el préstamo de ejemplares de las colecciones a su cargo; a Sean Rovito por la donación de algunas secuencias de *Mesaspis*, a Tom Devitt por transportar algunos ejemplares y tejidos desde E. U.

Agradezco a todos mis amigos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, por su ayuda en

el campo y en el laboratorio, así como sus sugerencias y ayuda en el análisis de los datos, en particular a Rubi Meza Lázaro, Luis Canseco Márquez, Uri Omar García Vázquez, Andrés Alberto Mendoza Hernández, Luis Felipe Vázquez Vega, Itzué Caviedes Solís y Héctor Olguín Monroy.

Agradezco a mis papás, M. Gabriel Solano Herrera y Patricia Zavaleta Beckler, por su apoyo incondicional incluso en este último año y medio cuando las circunstancias han sido tan complicadas; a mi hermano Gabriel Solano Zavaleta, por su cariño y por el sacrificio de algunas de sus comodidades.

Agradezco a mi esposa, Rebeca Carrasco García, por su apoyo en este y otros aspectos de mi vida, incluyendo todas mis extravagancias. A mi hijo, Ari, por hacer mi vida más interesante de lo esperado y brindarme aún más alegrías.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
Breve historia taxonómica del género <i>Mesaspis</i>	3
OBJETIVOS.....	6
MATERIAL Y MÉTODOS.....	6
Muestreo taxonómico.....	6
Marcadores empleados.....	7
Procedimientos de laboratorio.....	7
Análisis Bayesiano.....	9
Análisis de Parsimonia del gen mitocondrial.....	11
Análisis de Parsimonia del gen nuclear.....	11
Límite de especies.....	11
Delimitación molecular de especies.....	12
Delimitación morfológica de especies.....	12
RESULTADOS.....	14
Datos moleculares.....	14
Monofilia y relaciones filogenéticas de <i>Mesaspis</i>	14
Análisis Bayesiano, gen nuclear.....	14
Análisis Bayesiano, gen mitocondrial.....	16
Máxima Parsimonia.....	18
Status taxonómico de las especies y subespecies del género <i>Mesaspis</i>	19
Datos moleculares.....	19
Datos morfológicos.....	23
DISCUSIÓN.....	29
Monofilia y relaciones filogenéticas de <i>Mesaspis</i>	29
Status taxonómico de las especies y subespecies de <i>Mesaspis</i>	33
Cambios taxonómicos.....	35
CONCLUSIONES.....	35
LITERATURA CITADA.....	37

Anexo 1. Taxones incluidos en los análisis filogenéticos.....	43
Anexo 2. Ejemplares examinados morfológicamente.....	47
Anexo 3. Caracteres morfológicos evaluados para las subespecies <i>M. g. gadovii</i> y <i>M. g. levigata</i>	58
Anexo 4. Caracteres morfológicos evaluados para las subespecies de <i>M. moreleti</i> ...	59
Anexo 5. Distancias génicas intra-específicas para las especies, subespecies o poblaciones pertenecientes a los géneros <i>Mesaspis</i> y <i>Abronia</i>	62
Anexo 6. Distancias génicas inter-específicas para las especies, subespecies o poblaciones pertenecientes a los géneros <i>Mesaspis</i> y <i>Abronia</i>	63

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies y subespecies de <i>Mesaspis</i> reconocidas actualmente.....	4
Tabla 2. Oligonucleótidos usados en el presente estudio.....	9
Tabla 3. Modelo de evolución nucleotídica elegido para cada partición.....	10
Tabla 4. Resultados de la exploración de los caracteres morfológicos empleados para diferenciar entre <i>M. g. gadovii</i> y <i>M. g. levigata</i>	23
Tabla 5. Resultados de la exploración de los caracteres morfológicos selectos para diferenciar entre las especies potenciales del taxón nominal <i>M. moreleti</i>	24

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Relaciones filogenéticas entre los géneros de Gerrhonotinae con base en su morfología externa.....	3
Figura 2. Hipótesis de las relaciones filogenéticas entre las especies del género <i>Mesaspis</i>	5
Figura 3. Árbol de consenso de mayoría Bayesiano del gen nuclear GAPD.....	15
Figura 4. Árbol de consenso de mayoría Bayesiano del gen mitocondrial ND4....	17
Figura 5. Fragmento del árbol filogenético, correspondiente al clado B, obtenido del análisis Bayesiano del gen mitocondrial ND4 y la distribución geográfica de los haplotipos.....	20
Figura 6. Fragmento del árbol filogenético, correspondiente al clado C, obtenido del análisis Bayesiano del gen mitocondrial ND4 y la distribución geográfica de los haplotipos.....	22

RESUMEN

Con 164 secuencias del gen mitocondrial ND4, de las cuales 104 corresponden a cinco de las seis especies reconocidas de *Mesaspis* así como de todas las subespecies, se elaboró un árbol filogenético mediante un análisis Bayesiano. Dicho árbol sugiere que el género *Mesaspis* es parafiletico con respecto al género *Abronia*. Con base en dicha filogenia y el método de límite de especies basado en hapotipos de DNA mitocondrial propuesto por Wiens y Penkrot (2002) se encontró que el género *Mesaspis* está compuesto por 12 taxones (*M. antauges*, *M. gadovii*, *M. juarezi*, *M. monticola*, *M. moreleti*, *M. rafaeli*, *M. salvadorensis*, *M. sp nov 1*, *M. sp nov 2*, *M. sp nov 3*, *M. viridiflava*) aunque hay una población de status incierto (*M. cf viridiflava*) del Cerro San Felipe, Oaxaca. Los caracteres morfológicos examinados no permiten diferenciar entre las poblaciones asignadas como *M. g. gadovii* y *M. g. levigata*, mientras que para las subespecies de *M. moreleti* se encontró que algunas combinaciones de caracteres permiten diferenciar entre estas subespecies y otras poblaciones que representan especies no descritas.

ABSTRACT

With a total of 164 sequences of the mitochondrial gene ND4, 104 of them corresponded to five of the six recognized species of the genus *Mesaspis* and all of the subspecies, a Bayesian analysis was performed. The phylogenetic tree suggests that the genus *Mesaspis* is parafiletic with respect to the genus *Abronia*. Applying the Wiens y Penkrot (2002) tree-based species delimitation method with mtDNA data, we discovered that the genus *Mesaspis* is now composed of 12 taxa (*M. antauges*, *M. gadovii*, *M. juarezi*, *M. monticola*, *M. moreleti*, *M. rafaeli*, *M. salvadorensis*, *M. sp nov 1*, *M. sp nov 2*, *M. sp nov 3*, *M. viridiflava*) and one population of doubtful status (*M. cf viridiflava*) from Cerro San Felipe, Oaxaca. The morphological characters examined do not allow to differentiate between the populations assigned as *M. g. gadovii* and *M. g. levigata*, while in the case of the subspecies of *M. moreleti* some characters combinations allow to differentiate between subspecies and other populations that represent not described species.

INTRODUCCIÓN

Un diccionario especializado en términos biológicos define a la sistemática como la clasificación de los organismos vivos en series jerárquicas de grupos enfatizando sus interrelaciones filogenéticas (Lincoln *et al.*, 1998). Una visión moderna define a la sistemática como el estudio de la biodiversidad, sus relaciones genealógicas, evolutivas, bióticas y espaciales, desde un punto de vista histórico (Contreras-Ramos y Goyenechea, 2007). Los objetivos principales de la sistemática son: 1) descubrir y describir la biodiversidad de la Tierra, 2) proponer hipótesis sobre las relaciones filogenéticas entre especies y grupos de especies, y 3) sistematizar la biodiversidad descubierta y descrita en clasificaciones jerárquicas que reflejen fidedignamente las hipótesis filogenéticas (Contreras-Ramos y Goyenechea, 2007).

Las especies son las unidades fundamentales de la sistemática y de los estudios ecológicos y evolutivos (Wiens y Servedio, 2000). Tradicionalmente, el reconocimiento de especies se ha basado en caracteres morfológicos presentes en los organismos; sin embargo, en grupos con morfología conservada dicho reconocimiento resulta problemático (Zaldívar-Riverón, 2000). Los estudios taxonómicos se han beneficiado significativamente a partir del surgimiento del empleo de la técnica de secuenciación de ácidos nucleicos (Hillis y Moritz, 1996). En los últimos años, se han utilizado filogenias de haplotipos de DNA mitocondrial para inferir límites entre especies (p. ej., Avise y Ball, 1990; Brower, 1999; Wiens y Penkrot, 2002).

Por otro lado, a partir de la investigación de las relaciones filogenéticas también es posible hacer inferencias de diversos aspectos de la biología de los organismos, tales como la evolución de la viviparidad, el dicromatismo sexual o alguna otra característica particular de su historia de vida; o bien hacer inferencias filogeográficas, es decir, interpretar hasta dónde y el modo por el cual los procesos históricos han dejado huella en la demografía de las poblaciones y la distribución geográfica contemporánea de los organismos (Avise, 2000; Zaldívar-Riverón, 2000).

Breve historia taxonómica del género *Mesaspis*

El género *Mesaspis* fue originalmente propuesto por Cope (1878) para agrupar a las especies *Gerrhonotus moreleti* (Bocourt, 1871) y *G. fulvus* (Bocourt, 1871). Sin embargo, este género no fue reconocido en ninguno de los trabajos posteriores y sus especies actuales fueron ubicadas en los géneros *Gerrhonotus* o *Barisia* (Cope, 1900; Rieppel, 1980; Smith, 1942; Stebbins, 1958; Tihen, 1949a; Tihen, 1949b; Waddick y Smith, 1974).

Actualmente la clasificación de la subfamilia Gerrhonotinae se basa principalmente en el trabajo de Good (1988), quien realizó una revisión taxonómica para las especies de este grupo e investigó las relaciones filogenéticas entre sus géneros mediante un análisis de caracteres morfológicos externos. En dicho trabajo se reconoció a *Mesaspis* por primera vez desde su erección y se concluyó que es un grupo monofilético que tiene como grupo hermano a *Abronia* (Fig. 1).

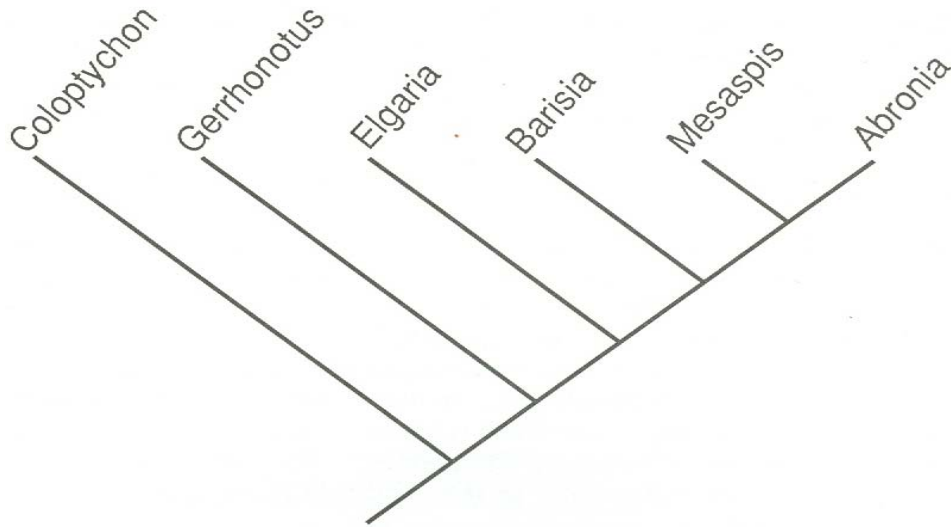


Figura 1. Relaciones filogenéticas entre los géneros de *Gerrhonotinae* con base en su morfología externa. Tomado de Good (1988).

El género *Mesaspis* está actualmente compuesto por seis especies (Tabla 1): *M. antauges*, *M. gadovii*, *M. juarezi*, *M. monticola*, *M. moreleti* y *M. viridiflava*. Cuatro de

ellas (*M. antauges*, *M. gadovii*, *M. juarezi* y *M. viridiflava*) se distribuyen exclusivamente en territorio mexicano, mientras que *M. moreleti* se distribuye desde el estado de Chiapas, México hasta Nicaragua, y *M. monticola* en Costa Rica y Panamá.

Tabla 1. Especies y subespecies de *Mesaspis* reconocidas actualmente.

Taxón	Descrita como perteneciente al género
<i>M. antauges</i> (Cope, 1866)	<i>Barisia</i>
<i>M. gadovii</i> (Boulenger, 1913)	<i>Gerrhonotus</i>
<i>M. g. gadovii</i> (Boulenger, 1913)	<i>Gerrhonotus</i>
<i>M. g. levigata</i> (Tihen, 1949)	<i>Barisia</i>
<i>M. juarezi</i> (Karges y Wright, 1987)	<i>Barisia</i>
<i>M. monticola</i> (Cope, 1878)	<i>Gerrhonotus</i>
<i>M. moreleti</i> (Bocourt, 1871)	<i>Gerrhonotus</i>
<i>M. m. fulvus</i> (Bocourt, 1871)	<i>Gerrhonotus</i>
<i>M. m. moreleti</i> (Bocourt, 1871)	<i>Gerrhonotus</i>
<i>M. m. rafaeli</i> (Hartweg y Tihen, 1946)	<i>Gerrhonotus</i>
<i>M. m. salvadorensis</i> (Schmidt, 1928)	<i>Gerrhonotus</i>
<i>M. m. temporalis</i> (Hartweg y Tihen, 1946)	<i>Gerrhonotus</i>
<i>M. viridiflava</i> (Bocourt, 1873)	<i>Gerrhonotus</i>

En el estudio de Good (1988) *Mesaspis* fue dividido en tres grupos (Fig. 2) de acuerdo a sus relaciones filogenéticas: el grupo *gadovii*, compuesto por *M. gadovii*; el grupo *antauges*, el cual incluye a *M. antauges* y *M. juarezi*; y el grupo *moreleti*, compuesto por *M. monticola*, *M. moreleti*, y *M. viridiflava*.

Tanto *M. gadovii* como *M. moreleti* poseen una distribución más amplia que las demás especies del género, teniendo dos y cinco subespecies, respectivamente: *M. g. gadovii* y *M. g. levigata*, y *M. m. moreleti*, *M. m. fulvus*, *M. m. rafaeli*, *M. m. salvadorensis* y *M. m. temporalis*. En el caso de *M. gadovii*, Spengler *et al.* (1982) consideraron que sólo uno de los cinco caracteres morfológicos propuestos en la descripción de *M. g. levigata* (Tihen, 1949b) es realmente diagnóstico. Sin embargo, ellos se basaron solamente en la comparación de datos en la literatura y la revisión de un ejemplar de *M. g. levigata* y cuatro de *M. g. gadovii*. Con respecto a *M. moreleti*, Good

(1988) señaló que esta es probablemente una de las especies más variables en patrón de escamación dentro de Gerrhonotinae, incluyendo los caracteres que se emplean para diferenciar a sus subespecies, por lo que cuestionó la validez de las mismas.

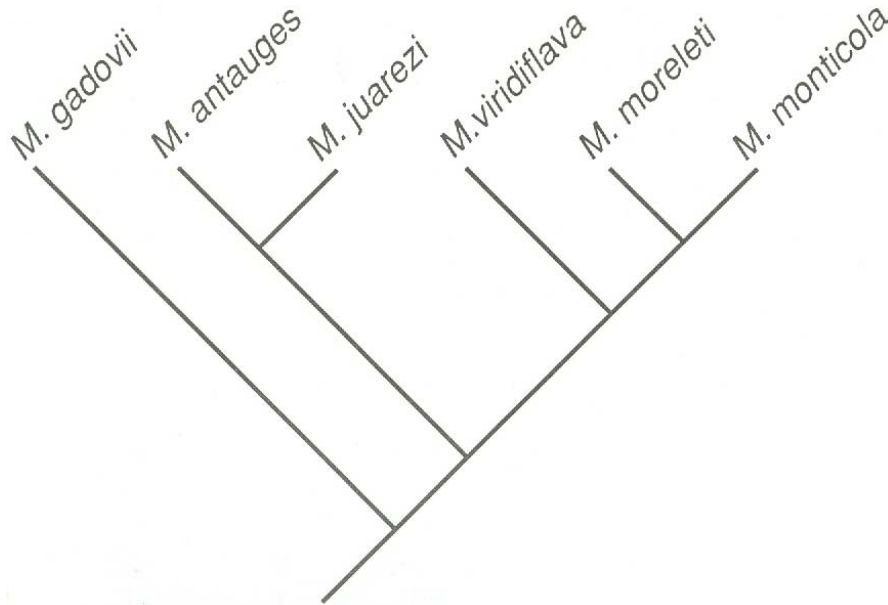


Figura 2. Hipótesis de las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Mesaspis*. Tomado de Good, 1988.

Aunque algunos análisis filogenéticos con datos moleculares (Macey *et al.*, 1999; Wiens y Slingluff, 2001; Conroy *et al.*, 2005; Zaldívar-Riverón *et al.*, 2005) han apoyado varias de las relaciones propuestas por Good (1988), en ninguno de ellos se incluyó más de una especie de *Mesaspis*. Por lo tanto, la monofilia de este género, así como la monofilia de los grupos propuestos por Good (1988), no han sido puestos a prueba. Los datos moleculares han ayudado a esclarecer las relaciones filogenéticas en otros grupos de reptiles (e. g., Wiens y Slingluff, 2001; Conroy *et al.*, 2005; Lawson *et al.*, 2005; Bryson *et al.*, 2007; Bryson *et al.*, 2008; Adalsteinsson *et al.*, 2009), por lo que su uso podría ser útil para corroborar o rechazar la hipótesis de Good (1988) respecto a las relaciones filogenéticas entre las especies de *Mesaspis*. Además, las secuencias de DNA se han utilizado con éxito para poner a prueba la taxonomía tradicional, permitiendo aclarar el status taxonómico de diversos taxones (p. ej., Wiens y Penkrot, 2002; Bryson *et*

al., 2005; Conroy *et al.*, 2005; Pons *et al.*, 2006; Bryson *et al.*, 2007). Por lo tanto, se espera que la evidencia de secuencias de DNA permita ayudar a reevaluar el status taxonómico de las subespecies de *M. gadovii* y *M. moreleti*.

OBJETIVO GENERAL

Reconstruir las relaciones evolutivas del género *Mesaspis*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1.1. Poner a prueba la monofilia de *Mesaspis* y de los grupos propuestos dentro de éste género.
- 1.2. Reevaluar el status taxonómico de las subespecies *M. g. gadovii*, *M. g. levigata*, *M. m. fulvus*, *M. m. moreleti*, *M. m. rafaeli*, *M. m. salvadorensis* y *M. m. temporalis*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Muestreo taxonómico.— Las muestras de tejido se obtuvieron por donaciones de las siguientes colecciones: colección herpetológica del Amphibian and Reptile Diversity Research Center de la Universidad de Texas en Arlington (UTA-ARDRC), colección herpetológica del Museum of Vertebrate Zoology de la Universidad de California en Berkeley (MVZ), colección herpetológica del Museum of Natural History de la Universidad de Florida (UFMNH), colección herpetológica del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC) y del Parque Educativo San José. También se obtuvieron tejidos de colecciones privadas y de diversas salidas al campo.

Para evaluar las relaciones entre las especies y subespecies de *Mesaspis* y el status taxonómico de las subespecies de *M. gadovii* y *M. moreleti*, se incluyeron 104 individuos de todas las especies y subespecies del género, excepto *M. antauges* (Anexo 1). Para evaluar la hipótesis de la monofilia del género *Mesaspis* se incluyeron

representantes de todos los géneros de la subfamilia Gerrhonotinae excepto *Coloptychon*. Además, se incluyeron especies de las subfamilias Diploglossinae y Anniellinae (Anexo 1) para corroborar la monofilia de la subfamilia Gerrhonotinae. Para enraizar el árbol se incluyó a *Shinisaurus crocodilurus* (Shinisauridae) y a dos especies del género *Xenosaurus* (Xenosauridae), de acuerdo con las relaciones encontradas entre estos taxones en otros trabajos (Macey *et al.*, 1999; Wiens y Slingluff, 2001; Conroy *et al.*, 2005).

Marcadores empleados.— Se secuenciaron dos fragmentos de DNA, uno mitocondrial y uno nuclear. El segmento de DNA mitocondrial fue de aproximadamente 838 pares de bases y comprende parte del gen que codifica ND4, los genes que codifican tRNA^{HIS} y tRNA^{SER}, y parte del gen que codifica tRNA^{LEU}. El fragmento de DNA nuclear fue de 312 pares de bases y corresponde al intrón 11 del gen Gliceraldehído-3-fosfato deshidrogenasa (GAPD).

Procedimientos de laboratorio.— Para extracciones de DNA a partir de hígado ó músculo se empleó el método estándar de extracción de fenol-cloroformo (Hillis *et al.*, 1996), mientras que para extraer el DNA a partir de exuvias se empleó la técnica de acetato de amonio propuesta por Fetzner (1999). Una vez realizada la extracción, se colocaron 2 µl de la misma y 2 µl de blue juice en un gel de agarosa al 1% (35 mg de agarosa en 35 ml de buffer TBE 1X) y con 3.5 µl de bromuro de etidio, y se corrió el gel en una cámara de electroforésis a 120 voltios por 20 minutos. Transcurrido el tiempo se visualizó la cantidad y calidad de DNA de la muestra mediante un transiluminador de luz ultravioleta.

La amplificación del DNA se realizó por medio de la técnica de Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR). Para el gen mitocondrial se empleó 1 µl de DNA genómico, 0.2 µl del primer ND4 y 0.2 µl del primer Leu (Tabla 2), 1 µl de dNTP's, 1.5 µl de MgCl₂, 2.5 µl de buffer, 0.15 µl de Taq polimerasa y 18.45 µl de agua destilada por muestra. Las condiciones de la PCR fueron las siguientes: desnaturalización a 95° C por 5 min, seguida por 35 ciclos con temperatura de desnaturalización de 94° C por 30

segundos, temperatura de alineación de 48° C por 30 segundos, temperatura de elongación de 72° C por 75 segundos y una elongación final a 72° C por 5 minutos. Para el caso del gen nuclear se empleó 2 µl de DNA genómico, 0.5 µl del primer GAPD-L890 y 0.5 µl del primer GAPD-H950 (Tabla 2), 1 µl de dNTP's, 1.5 µl de MgCl₂, 2.5 µl de buffer, 0.15 µl de Taq polimerasa y 16.85 µl de agua destilada por muestra. Las condiciones de la PCR fueron las siguientes: desnaturalización a 95° C por 5 min, seguida por 35 ciclos de desnaturalización a 94° C por 30 segundos, alineación a 58° C por 30 segundos, elongación a 72° C por 75 segundos y una elongación final a 72° C por 5 minutos. Para comprobar el éxito de la PCR, se colocaron 2 µl del producto de la misma y 2 µl de blue juice en un gel de agarosa al 1% (35 mg de agarosa en 35 ml de buffer TBE 1X) y con 3.5 µl de bromuro de etidio al lado de una escalera de referencia de peso molecular, y se corrió en una cámara de electroforesis a 120 voltios por 20 minutos. Una vez transcurrido el tiempo se visualizó el DNA de cada muestra mediante un transiluminador de luz ultravioleta.

Los productos de la PCR fueron purificados mediante precipitación con polietilenglicol (PEG-NaCl) (Leaché y Reeder, 2002). En los casos en que no se pudo obtener únicamente una banda en la PCR, se optó por cortar la banda deseada directamente del gel, colocar este fragmento de gel en una punta de micropipeta con filtro, y esta a su vez dentro de en un tubo eppendorf de 1.5ml, el cual se centrifugó por 10 minutos a 14000 rpm, tras lo cual el DNA se resuspendió en 50 µl de agua destilada. Posteriormente se colocó 1 µl de la purificación y 2 µl de blue juice en un gel de agarosa al 1% (35 mg de agarosa en 35 ml de buffer TBE 1X) con 3.5 µl de bromuro de etidio y se dejó correr en una cámara de electroforesis a 120 voltios por 20 minutos. Por último, se visualizaron los productos purificados en un transiluminador de luz ultravioleta.

La reacción de secuenciación se hizo con el kit de secuenciación Big Dye v. 3. 1 (Applied Biosystems) en 10 µl de volumen total. Para la lectura de los fragmentos mitocondriales se usaron los primers Int-f-*Gerrhonotus* e Int-r-*Mesaspis* (Tabla 2), mientras que para la de los nucleares se utilizaron los primers GAPD-L890 y GAPD-H950 (Tabla 2). Los productos se purificaron mediante columnas de Sephadex. Por

último, la secuenciación se llevó a cabo en un secuenciador automático de capilar modelo ABI PRISM 310 Genetic Analyser (Applied Biosystems) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Tabla 2. Oligonucleótidos usados en el presente estudio.

Primer	Secuencia (5'→3')	Fuente
ND4	TGA-CTA-CCA-AAA-GCT-CAT-GTA-GAA-GC	Arévalo <i>et al.</i> (1994)
LEU	TRC-TTT-TAC-TTG-GAT-TTG-CAC-CA	Arévalo <i>et al.</i> (1994)
Int-f- <i>Gerrhonotus</i>	AAY-ACT-AAC-TAY-GAA-CGA-AC	Este estudio
Int-r- <i>Mesaspis</i>	GTT-GGK-ARY-TTT-CCT-CGT-TGT-G	Este estudio
GAPD-L890	ACC-TTT-AAT-GCG-GGT-GCT-GGC-ATT-GC	Lyons <i>et al.</i> (1997)
GAPD-H950	CAT-CAA-GTC-CAC-AAC-ACG-GTT-GCT-GTA	Lyons <i>et al.</i> (1997)

Los electroferogramas se revisaron visualmente, y las secuencias se ensamblaron y editaron usando el programa Staden Package v. 1.5.3 (Staden, 1996). Posteriormente, todas las secuencias se alinearon visualmente en el programa Mesquite (Maddison y Maddison, 2009). Para alinear las regiones correspondientes a los RNA de transferencia se empleó su estructura secundaria, propuesta por Kumazawa y Nishida (1993).

Análisis Bayesiano.— El análisis Bayesiano se llevó a cabo en el programa Mr. Bayes versión 3.1 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Se delimitaron cuatro particiones para el fragmento de DNA mitocondrial (una por cada posición de codón en la porción que codifica para proteína, y otra para los RNA de transferencia), mientras que para el gen nuclear GAPD sólo se usó una partición.

El uso inadecuado de los modelos de evolución nucleotídica puede sesgar los resultados del análisis y conducir a conclusiones erróneas, por lo que es esencial la selección de modelos adecuados (Posada y Crandall, 2001; Bos y Posada, 2005). Por ello, los modelos de evolución nucleotídica que mejor se ajustaron a los datos de cada partición se eligieron con la ayuda del software jModelTest (Posada, 2008; Guindon y Gascuel, 2003). Los modelos para el análisis Bayesiano (Tabla 3) se seleccionaron mediante el criterio Bayesiano (BIC: Bayesian Information Criterion), ya que este

permite la estimación simultánea de la incertidumbre asociada con cualquier parámetro del modelo filogenético (como lo son la topología y las longitudes de las ramas) mediante el uso de la distribución posterior, además de que compara simultáneamente múltiples modelos anidados y no anidados, penaliza el número de parámetros, minimiza el error estocástico y elige modelos más sencillos (Posada y Buckley, 2004; Sullivan y Joyce, 2005).

Tabla 3. Modelo de evolución nucleotídica elegido para cada partición.

Partición	Modelo
1era posición del codón (ND4)	JC
2nda posición del codón (ND4)	TPM3uf+I+G
3era posición del codón (ND4)	TRN+G
RNA de transferencia (ND4)	HKY+G
Nuclear (GAPD)	TPM3

Para cada gen se corrieron dos análisis independientes: por 7×10^6 generaciones para el gen mitocondrial, y por 5×10^6 generaciones para el gen nuclear. En ambos casos los árboles se muestrearon en intervalos de 1000 generaciones. Los árboles obtenidos durante las primeras generaciones se desecharon de acuerdo a la gráfica de burn-in (Nylander *et al.*, 2004), y el árbol final se obtuvo mediante un consenso de mayoría a partir de los árboles restantes. Para determinar el apoyo estadístico de las ramas se estimó la probabilidad real de cada clado como la proporción de árboles muestreados que contenían dicho clado (Larget y Simon, 1999). Se compararon visualmente los árboles obtenidos para el gen mitocondrial y para el gen nuclear; sin embargo, no se hizo un análisis combinado debido a que en ocasiones es preferible el análisis por separado de los diferentes genes; por ejemplo, cuando los diferentes genes experimentan diferentes historias de ramificación o difieren en la tasa de sustitución de manera que puede afectar la estimación filogenética (de Queiroz *et al.*, 1995; Huelsenbeck *et al.*, 1996).

Análisis de Parsimonia del gen mitocondrial.— El análisis de parsimonia para el gen mitocondrial se realizó mediante el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003; Goloboff *et al.*, 2008), ya que sus algoritmos de búsqueda son más rápidos y eficientes que los de PAUP (Goloboff, 1999). La búsqueda se hizo empleando al mismo tiempo los algoritmos Sectorial search, Ratchet, Drift y Tree fusing, haciendo una búsqueda heurística con el algoritmo de intercambio de ramas TBR (Tree Bisection and Reconnection) y 1000 réplicas de adición de secuencias al azar, tratando cada base como un carácter multiestado no ordenado, mientras que los gaps fueron tratados como datos ausentes. A partir de los árboles más parsimoniosos se realizó un consenso estricto. Para determinar el apoyo de las ramas se empleó un Bootstrap no paramétrico (Felsenstein, 1985) con 1000 pseudoréplicas, en el que cada pseudoréplica consistió en una búsqueda con los algoritmos Ratchet, Drift y Tree fusing, y 50 réplicas de adición al azar.

Análisis de Parsimonia del gen nuclear.— En el caso del gen nuclear GAPD, el análisis de Máxima Parsimonia se realizó con el programa PAUP ver. 4.0b10 (Swofford, 2003), mediante una búsqueda heurística con el algoritmo de intercambio de ramas TBR (Tree Bisection and Reconnection) y 1000 réplicas de adición de secuencias al azar, eliminando los sitios no informativos. Cada base se trató como un carácter multiestado no ordenado, mientras que los gaps fueron tratados como datos ausentes. A partir de los árboles más parsimoniosos se realizó un consenso estricto. Para determinar la estabilidad de las ramas se empleó el método estadístico Bootstrap (Felsenstein, 1985) con 1000 pseudoréplicas, donde cada pseudoréplica consistió en una búsqueda heurística con 50 réplicas de adición de taxones al azar y con el algoritmo de intercambio de ramas TBR.

Límite de especies

De acuerdo con de Queiroz (2007), la delimitación de especies se ha visto complicada debido a que distintos grupos de biólogos promueven conceptos de especie diferentes y parcialmente incompatibles. Sin embargo, él menciona que la manera de terminar con esta problemática es asumir que una especie es una metapoblación que evoluciona como un linaje independiente. De esta manera, las propiedades enfatizadas por los distintos conceptos de especie anteriores pasan a ser propiedades secundarias

(criterios secundarios de especie) o herramientas que nos ayudan a delimitar a las especies. Sin embargo, las distintas propiedades secundarias emergen en diferentes tiempos durante el proceso de especiación, lo cual explica por qué enfocarse en distintas propiedades para la delimitación de especies puede llevar a resultados aparentemente diferentes.

Delimitación molecular de especies.— El método principal que se empleó para delimitar las especies fue el basado en filogenias de haplotipos de DNA mitocondrial propuesto por Wiens y Penkrot (2002). Este método parte de una filogenia de haplotipos de DNA mitocondrial no recombinante (de localidad y designación taxonómica conocidas) para un conjunto de poblaciones clasificadas como una especie (la especie focal del estudio) y una o más especies estrechamente emparentadas. El método usa la hipótesis filogenética para evaluar si un clado de haplotipos está restringido a un conjunto de poblaciones al grado de excluir las poblaciones de clados de otras áreas (criterio de “exclusividad”). El que los haplotipos de una localidad dada no se agrupen se interpreta como evidencia potencial de flujo génico con otras poblaciones, al igual que la discordancia general entre clados de haplotipos y las áreas geográficas de donde provienen. Este método asume que si existe discordancia entre los clados de haplotipos y el área de distribución geográfica de los mismos, entonces existe presencia de flujo génico entre las poblaciones de la especie focal, y por lo tanto, el método sugiere la presencia de una sola especie. Explicaciones alternativas para esta discordancia incluyen la estimación incorrecta del árbol o la retención de polimorfismos ancestrales.

Delimitación morfológica de especies.— Se hizo una revisión morfológica que tuvo como objetivo investigar si existían caracteres morfológicos consistentes que apoyaran la existencia de las especies potenciales identificadas a partir de los haplotipos de DNA mitocondrial. Se revisaron 256 ejemplares determinados como *M. moreleti* y 32 ejemplares de *M. gadovii* (Anexo 2); en total, 288 ejemplares pertenecientes a las cuatro colecciones herpetológicas previamente nombradas (UTA-ARDRC, MVZ, UFMNH, MZFC). A partir de la matriz de datos de los caracteres morfológicos, para cada carácter

se tomó el número total de observaciones como el 100% y a partir de este total se sacó el porcentaje de cada estado de carácter.

Con respecto a las subespecies de *M. gadovii*, se revisaron 15 ejemplares de *M. g. gadovii* y 18 de *M. g. levigata* (Anexo 2), procurando abarcar toda su área de distribución. Tras evaluar los caracteres propuestos por Tihen (1949b) para distinguir entre las subespecies de *M. gadovii*, se decidió examinar siete caracteres morfológicos, los cuales se enlistan en el Anexo 3.

En el caso de las subespecies de *M. moreleti*, se revisaron 256 ejemplares (Anexo 2). Tras evaluar los caracteres propuestos por Tihen (1949b) para distinguir entre las subespecies de *M. moreleti*, se decidió examinar 23 caracteres morfológicos, los cuales se enlistan en el Anexo 4.

Las especies son típicamente circunscritas con base en la presencia de uno o más caracteres (morfológicos) diagnósticos fijos que los distinguen de otras especies; es decir, caracteres que no presentan variación intraespecífica o solapamiento interespecífico (Wiens y Servedio, 2000). Dichos caracteres son evidencia de que las especies son reales porque indican ausencia de flujo génico y por lo tanto independencia evolutiva (Wiens y Servedio, 2000). Sin embargo, la presencia de caracteres fijos raramente se cumple, y determinar si un carácter es fijo o no resulta prácticamente imposible. Por ello, Wiens y Servedio (2000) propusieron aceptar cierto grado de polimorfismo o variación en los caracteres diagnósticos.

Debido a que los caracteres diagnósticos varían ampliamente al interior de cada una de las subespecies de *M. moreleti* (Good, 1988), de manera arbitraria se optó por aceptar un carácter como diagnóstico de una especie si alguno de sus estados tiene una frecuencia $\geq 80\%$ en esa especie, y los estados alternativos del carácter están presentes en las demás especies en frecuencias similares. El flujo génico puede homogeneizar las frecuencias de los caracteres en un periodo corto, por lo que incluso diferencias pequeñas

en las frecuencias puede ser evidencia sólida de que hay flujo génico escaso o nulo (Wiens y Servedio, 2000).

RESULTADOS

Datos moleculares.— Se obtuvieron 164 secuencias para el gen mitocondrial ND4, de las cuales 152 pertenecen a la subfamilia Gerrhonotinae. De éstas últimas, cinco corresponden al género *Elgaria*, nueve a *Gerrhonotus* y nueve a *Barisia*, mientras que 25 pertenecen a 12 especies de *Abronia*. Respecto al género *Mesaspis*, se obtuvieron 104 secuencias, las cuales corresponden a cinco de sus seis especies reconocidas y a todas las subespecies reconocidas de *M. gadovii* y *M. moreleti*.

En el caso del gen nuclear GAPD, se obtuvieron 45 secuencias, de las cuales nueve corresponden a la subfamilia Diploglossinae y 36 a la subfamilia Gerrhonotinae. De estas últimas, tres secuencias son del género *Gerrhonotus*, 10 corresponden a ocho especies de *Abronia*, y 23 corresponden a cinco de las seis especies reconocidas de *Mesaspis*.

Monofilia y relaciones filogenéticas de *Mesaspis*.

Análisis Bayesiano, gen nuclear.— Con respecto al árbol obtenido a partir del gen nuclear GAPD (Fig. 3), se observa una politomía en la base del mismo formada por cinco secuencias del género *Celestus* (subfamilia Diploglossinae), un clado (PP = 92) con las secuencias restantes del mismo género, y un clado correspondiente a la subfamilia Gerrhonotinae (PP = 100).

En la base del clado que agrupa a los miembros de Gerrhonotinae (Fig. 3), se observa una politomía con *Abronia martindelcampoi*, *A. oaxacae*, *Mesaspis g. gadovii*, *M. m. temporalis*, *M. juarezi*, y tres clados débilmente apoyados. El primero de estos clados (PP = 59) contiene a *M. viridiflava* como grupo hermano de un subclado con secuencias de *A. taeniata* (PP = 99); el segundo (PP = 78) consta de las cuatro secuencias restantes de *M. viridiflava*, mientras que el tercero (PP = 84) presenta una politomía basal que involucra las secuencias de *A. lythrochila*, *A. aurita*, y cuatro subclados. De estos

cuatro subclados, uno está fuertemente apoyado (PP = 97) y está formado por las dos secuencias de *A. campbelli*; otro también está fuertemente apoyado (PP = 100) y está conformado por las dos secuencias de *M. monticola*; un tercero presenta un valor de soporte bajo (PP = 62) y contiene la secuencia de una especie no descrita de *Mesaspis* (*Mesaspis sp nov 1*) como grupo hermano de dos secuencias de *M. m. fulvus* (PP = 100), y el cuarto subclado, débilmente apoyado (PP = 61), contiene a *A. fimbriata* como grupo hermano de un clado (PP = 97) que consiste en una politomía que involucra una secuencia del género *Gerrhonotus*, una de *M. m. temporalis* y otra de *M. m. fulvus*, así como dos secuencias de *M. m. salvadorensis* y un subclado (PP = 98) con la secuencia de *A. fuscolabialis* como grupo hermano de una politomía que contiene dos secuencias del género *Gerrhonotus* y tres de *M. m. temporalis*.

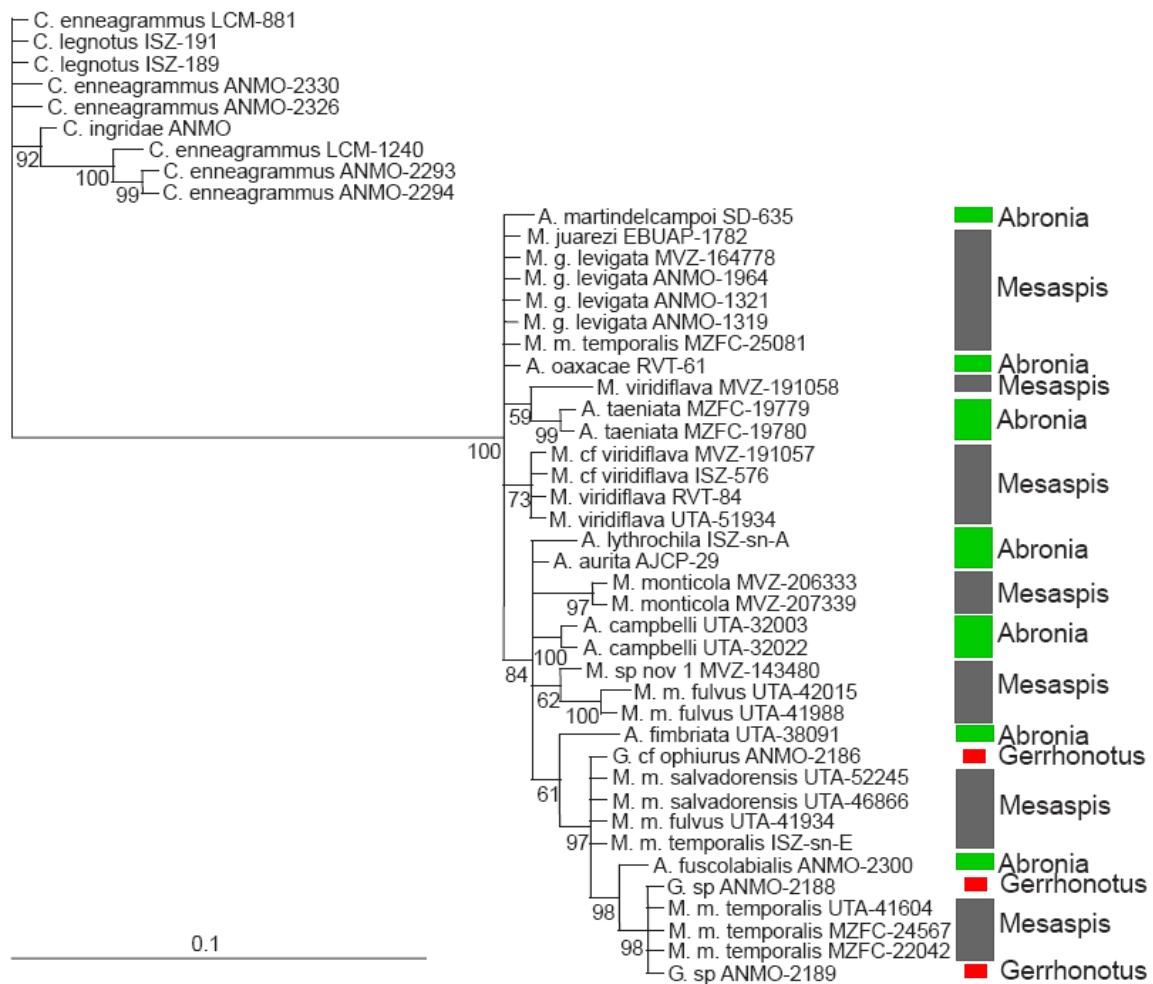


Figura 3. Árbol de consenso de mayoría Bayesiano del gen nuclear GAPD. Los números junto a los nodos son los valores de probabilidad posterior.

Análisis Bayesiano, gen mitocondrial.— Respecto al árbol del gen mitocondrial ND4 (Fig. 4), se observa una politomía basal con las familias Shinisauridae, Xenosauridae (*X. newmanorum* y *X. platyceps*) y Anguidae. Los clados de las familias Xenosauridae y Anguidae están fuertemente apoyados.

Dentro de la familia Anguidae se observa que el clado de la subfamilia Diploglossinae (PP = 100) es el grupo hermano del clado formado por el subclado de *Anniella pulchra* (representante de la subfamilia Anniellinae) y el subclado de la subfamilia Gerrhonotinae (PP = 100).

Dentro del clado de la subfamilia Gerrhonotinae se observa que el clado que se ramifica primero es el que contiene al género *Elgaria* (PP = 100); del clado formado por el resto de los miembros de la subfamilia (PP = 100) se observa que el clado formado por las especies de *Gerrhonotus* (PP = 100) es el grupo hermano de un clado compuesto por *Barisia*, *Abronia* y *Mesaspis*, el cual posee un valor de soporte bajo (PP = 59). Dentro de este último clado se observa que *Barisia* (PP = 100) es el grupo hermano de un clado (PP = 100) que comprende a las especies de *Mesaspis* + *Abronia* (clado A). Estos dos géneros no aparecen como monofiléticos.

El clado A se divide en dos subclados: el subclado B (PP = 99) y el subclado C (PP = 100). El subclado B contiene una politomía basal con cuatro clados (D-G) que poseen valores de soporte altos, con la sola excepción del clado E. El clado D está compuesto por los haplotipos de *Abronia deppii* y *A. martindelcampoi*. En el clado E, se ramifica primero el haplotipo de *A. chiszari*, seguido por un subclado que contiene a los haplotipos de *Mesaspis juarezi*, el haplotipo de *A. fuscolabialis*, y por último un subclado con los haplotipos de *A. graminea* y otro con los haplotipos de *A. taeniata*. Todas estas relaciones presentan valores de soporte altos. El clado F está compuesto por un subclado formado por los haplotipos de *A. oaxacae* como grupo hermano de dos subclados con los haplotipos de *M. viridiflava* y *M. cf viridiflava*, respectivamente, y todas estas relaciones

presentan valores de soporte altos. El clado G se compone exclusivamente de haplotipos de *M. gadovii*.

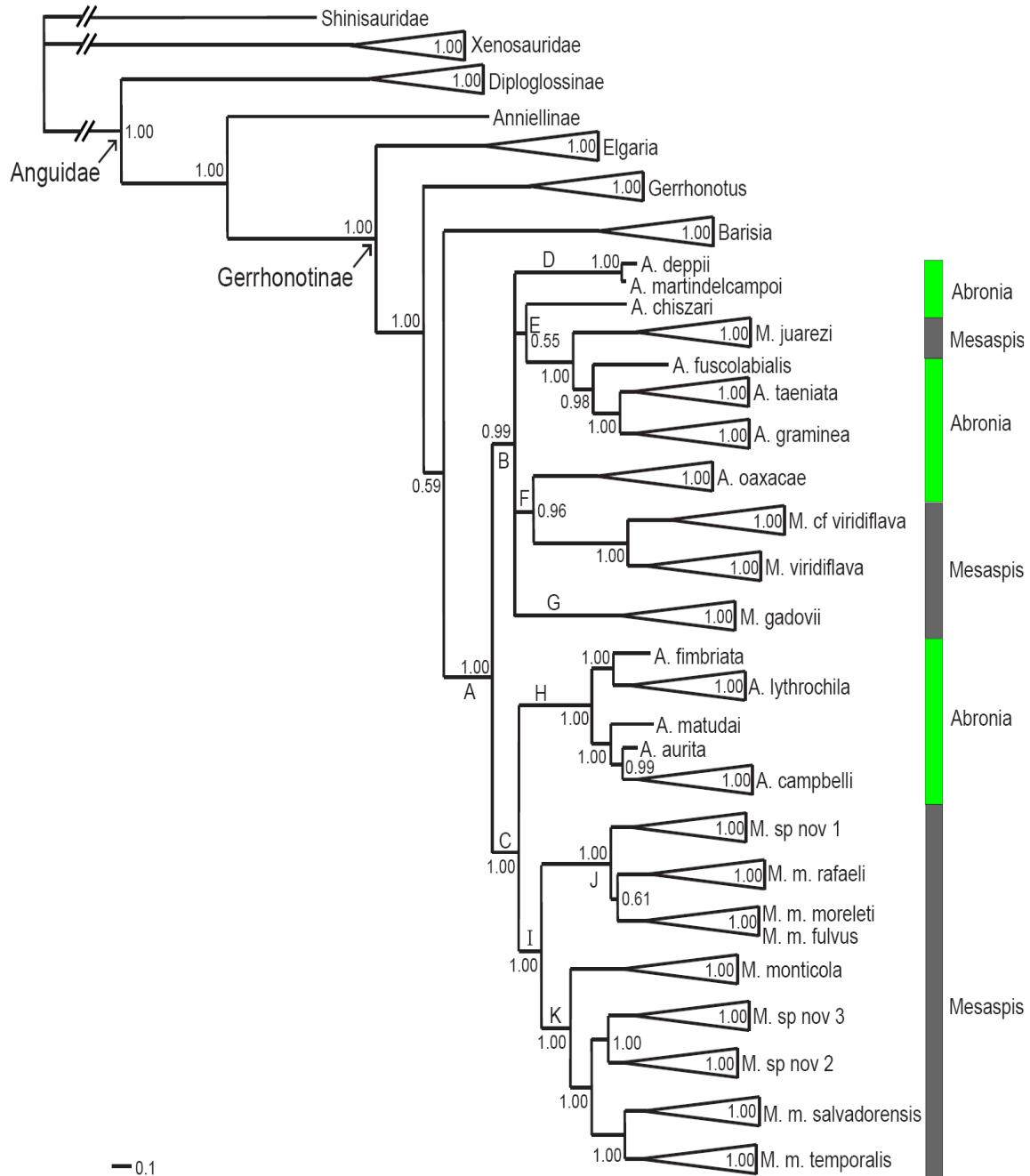


Figura 4. Árbol de consenso de mayoría Bayesiano del gen mitocondrial ND4. Los triángulos indican clados con más de un individuo muestreado, aunque el tamaño de los triángulos es arbitrario y constante entre los clados. Los números en los nodos o dentro de los triángulos representan los valores de probabilidad posterior. Las letras junto a los nodos o ramas indican el nombre del clado empleado en el texto.

Por otra parte, el clado C se subdivide en dos clados (H e I) que presentan valores de soporte altos. El clado H se subdivide en un subclado conformado por el haplotipo de *Abronia fimbriata* como hermano de los de *A. lythrochila*, y un subclado formado por el haplotipo de *A. matudai* (que ocupa la posición más cercana a la base) y un haplotipo de *A. aurita* que es el hermano de un clado con los haplotipos de *A. campbelli*. Todas estas relaciones están fuertemente apoyadas. El clado I se divide a su vez en dos clados con valores de soporte altos (J y K). En el clado J los haplotipos de una especie no descrita de *Mesaspis* (*Mesaspis sp nov 1*) forman un clado fuertemente apoyado que es el grupo hermano de un clado con valor de soporte bajo (PP = 61) que consta de dos subclados fuertemente apoyados: uno que contiene a los haplotipos de *M. m. rafaeli*, y otro conformado por las haplotipos de las subespecies *M. m. moreleti* y *M. m. fulvus*, que no fueron mutuamente exclusivas. Por último, dentro del clado K la posición más cercana a la base la ocupa un clado con los haplotipos de *M. monticola*, que es el grupo hermano de un segundo clado con dos subclados: uno con los haplotipos de “*M. moreleti*” de Nicaragua (*Mesaspis sp nov 3*) y del este de Honduras (*Mesaspis sp nov 2*) formando grupos mutuamente exclusivos, y otro con dos subclados principales: uno con los haplotipos de *M. m. salvadorensis* y otro con los haplotipos de *M. cf salvadorensis* del noroeste de Honduras formando subgrupos mutuamente exclusivos (el segundo de ellos débilmente apoyado), y otro conformado por los haplotipos de *M. m. temporalis*. Con la excepción ya anotada, todas estas relaciones estuvieron fuertemente apoyadas.

Máxima Parsimonia.— No se presentan los árboles del gen nuclear GAPD ni del gen mitocondrial ya que no difieren en gran manera de los del análisis Bayesiano (y por razones expuestas en la discusión). El del gen GAPD resultó prácticamente igual al obtenido en el análisis Bayesiano, aunque difirió ligeramente en algunos valores de soporte. El árbol obtenido por parsimonia del gen mitocondrial es casi igual al del análisis Bayesiano (Fig. 4), excepto porque coloca en una politomía al clado del género *Gerrhonotus* (BS = 99), el clado del género *Barisia* (BS = 100), y el clado formado por los géneros *Abronia* + *Mesaspis* (BS = 11). Ya dentro de este último clado, hay ligeros cambios respecto al árbol Bayesiano (Fig. 4), ya que coloca en una politomía al clado de haplotipos de *Abronia* (BS = 99) que se distribuyen de Chiapas hacia el sur (clado H del

análisis Bayesiano, Fig. 4), al clado (BS = 32) del grupo *Mesaspis moreleti* (clado I del análisis Bayesiano, Fig. 4) y a un clado (BS = 3) formado por los demás representantes de *Mesaspis* y *Abronia* (clado B del análisis Bayesiano, Fig. 4). Este último se encuentra compuesto por el clado (BS = 100) de *M. gadovii* (clado G del análisis Bayesiano, Fig. 4) como grupo hermano del clado (BS = 100) formado por *A. deppii* y *A. martindelcampoi* (clado D del análisis Bayesiano, Fig. 4), y estos a su vez son el grupo hermano del clado (BS = 85) formado por las especies *M. juarezi*, *A. fuscolabialis*, *A. taeniata* y *A. graminea* (clado E del análisis Bayesiano, Fig. 4); todos tienen como el grupo hermano (BS = 0) a *A. chiszari*, y a su vez son el grupo hermano del clado (BS = 2) conformado por las especies *A. oaxacae* y *M. viridiflava* (clado F del análisis Bayesiano, Fig. 4).

Status taxonómico de las especies y subespecies de *Mesaspis*.

Datos moleculares.— Con base en el árbol del gen mitocondrial ND4 (Fig. 4) y el método de Wiens y Penkrot (2002):

1. El status específico de *M. gadovii* es apoyado, porque sus haplotipos forman un grupo exclusivo (Fig. 5), con un valor de soporte alto, congruente con la geografía, alopátrico con respecto a otras especies de *Mesaspis* y parapátrico con respecto a *A. martindelcampoi* y *A. oaxacae*, considerablemente divergente con respecto a otros clados de *Mesaspis* o *Abronia* (Anexo 6). Sin embargo, aunque todos los haplotipos de *M. g. gadovii* desde el centro de Guerrero hasta casi la frontera con Oaxaca forman un grupo exclusivo, éste está débilmente apoyado y forma una politomía con varios haplotipos individuales de *M. g. levigata* del oeste de Oaxaca (cerca de la frontera con Guerrero) y clados de *M. g. levigata* del centro de Oaxaca, por lo que no hay exclusividad (Fig. 5) entre los haplotipos de *M. g. gadovii* y *M. g. levigata*.
2. El status específico de *M. juarezi* es apoyado, porque sus haplotipos forman un grupo exclusivo (Fig. 5), con un valor de soporte alto, congruente con la geografía, alopátrico con respecto a casi todas las especies de *Mesaspis* y parapátrico con respecto a *M. viridiflava*, *A. oaxacae*, *A. fuscolabialis*, considerablemente divergente con respecto a otros clados de *Mesaspis* o *Abronia* (Anexo 6).

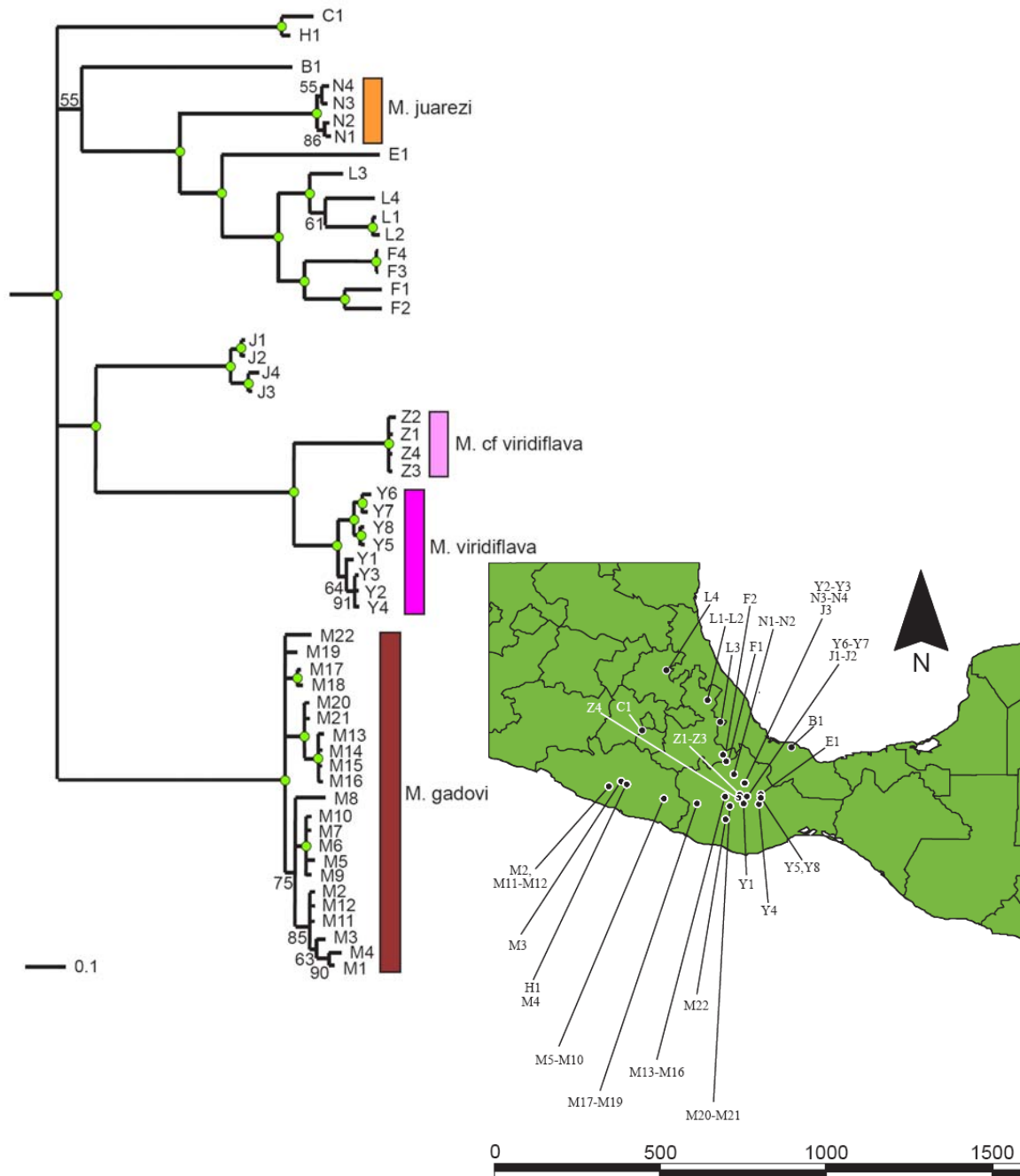


Figura 5. Fragmento del árbol filogenético, correspondiente al clado B, obtenido del análisis Bayesiano del gen mitocondrial ND4 y la distribución geográfica de los haplotipos. Las letras en los terminales corresponden a los ejemplares del Anexo 1. Los círculos en los nodos representan valores de probabilidad del 95% o mayores, mientras que valores menores se muestran al lado del nodo. Se señala mediante rectángulos únicamente a las especies pertenecientes al género *Mesaspis*.

3. El status específico de *M. viridiflava* es apoyado, porque sus haplotipos forman un

grupo exclusivo (Fig. 5), con un valor de soporte alto, congruente con la geografía, alopátrico con respecto a casi todas las especies de *Mesaspis* pero parapátrico con respecto a *M. viridiflava*, *A. oaxacae*, *A. fuscolabialis*, considerablemente divergente con respecto a otros clados de *Mesaspis* o *Abronia* (Anexo 6). Sin embargo, se observan dos clados de haplotipos mutuamente exclusivos, con valores de soporte altos, congruentes con la geografía, alopátricos, y considerablemente divergentes. Uno corresponde a la especie *M. viridiflava* que se distribuye en la Sierra de Juárez y la Sierra Mixe, mientras que el otro corresponde a una población de Cerro San Felipe a la cual se denominó *M. cf viridiflava* (Fig. 5).

4. El status específico de *M. monticola* es apoyado, porque sus haplotipos forman un grupo exclusivo (Fig. 6), con un valor de soporte alto, congruente con la geografía, alopátrico, y considerablemente divergente con respecto a otros clados de *Mesaspis* o *Abronia* (Anexo 6).
5. Los haplotipos de la especie *M. moreleti* no forman un grupo exclusivo (Fig. 6). Los haplotipos de las subespecies *M. m. rafaeli*, *M. m. fulvus* y *M. m. moreleti*, así como de una población de los Cuchumatanes forman un clado, mientras que los haplotipos de las subespecies *M. m. temporalis* y *M. m. salvadorensis*, así como los de las poblaciones del Este de Honduras y de Nicaragua forman otro clado; sin embargo se observa que entre los dos clados de *M. moreleti* aparece el clado de los haplotipos de la especie *M. monticola*, lo que indica que la especie *M. moreleti* no es monofilética. Ambos clados de *M. moreleti* tienen valores de soporte altos, tienen congruencia con la geografía, son alopátricos entre sí (excepto por el caso de la subespecie *M. m. temporalis*, ver abajo) y considerablemente divergentes (Anexo 6). Así, dentro de *M. moreleti* se encontraron siete clados de haplotipos exclusivos, con valores de soporte altos, congruentes con la geografía, divergentes (Anexo 6), y alopátricos (excepto por *M. m. temporalis* que es parapátrico con respecto a *M. m. rafaeli* y una población de *Mesaspis* [*M. sp nov* 1] de los Cuchumatanes): tres de ellos corresponden a especies no descritas, otros tres corresponden a las subespecies *M. m. rafaeli*, *M. m. salvadorensis* y *M. temporalis*, y el último corresponde a las subespecies *M. m. fulvus*

y *M. m. moreleti*.

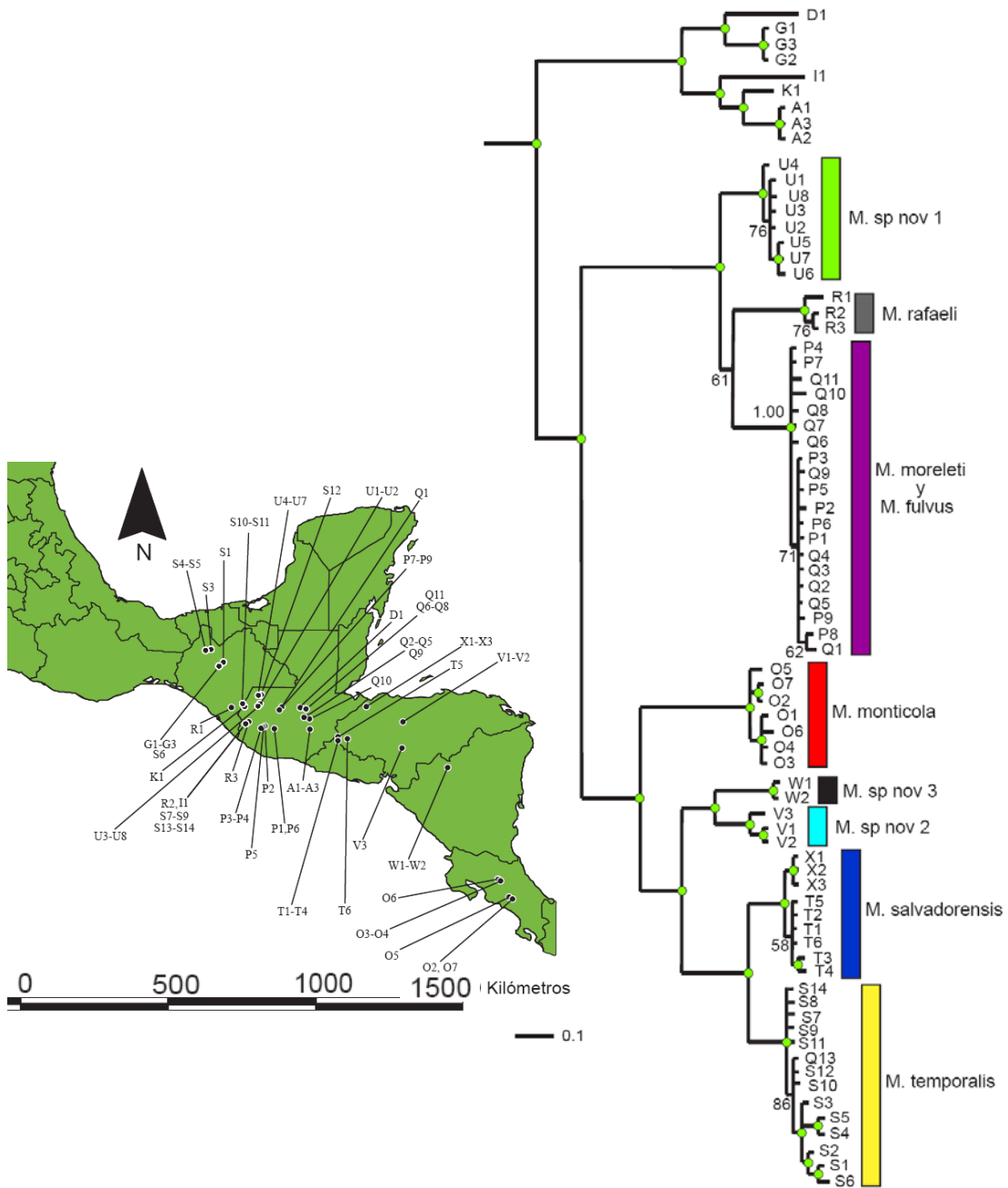


Figura 6. Fragmento del árbol filogenético, correspondiente al clado C, obtenido del análisis Bayesiano del gen mitocondrial ND4 y la distribución geográfica de los haplotipos. Las letras en las terminales corresponden a los ejemplares del Anexo 1. Los círculos en los nodos representan valores de probabilidad del 95% o mayores, mientras que valores menores se muestran al lado del nodo. Se señala mediante un rectángulo únicamente a las especies pertenecientes al género *Mesaspis*.

Datos morfológicos.— La tabla 4 resume los resultados de comparar los caracteres morfológicos entre las poblaciones asignadas a *M. g. gadovii* y *M. g. levigata*. Se encontró que los caracteres 2, 3, y 7 presentan mayor variación entre las subespecies. Sin embargo, al analizar ésta geográficamente se observa que dichos caracteres presentan una variación gradual de un extremo de su distribución a otro; por ejemplo, la mayoría de los ejemplares que se distribuyen en el centro del estado de Guerrero (asignados a *M. g. gadovii*) presentan quillas fuertes en las escamas del cuerpo y el cuello, pero el grado de aquillamiento se va reduciendo de manera gradual en las poblaciones hasta que en la población de El Tecojote (Oaxaca) las quillas del cuerpo son débiles y las escamas del cuello son lisas.

Tabla 4. Resultados de la exploración de los caracteres morfológicos empleados para diferenciar entre *M. g. gadovii* y *M. g. levigata*. Se muestran los porcentajes de cada uno de los estados de carácter con respecto al total de observaciones hechas para cada carácter. Los números en la primera columna corresponden a los caracteres morfológicos detallados en el Anexo 3.

Carácter	<i>M. g. gadovii</i>		<i>M. g. levigata</i>	
	Estado de carácter	Porcentaje	Estado de carácter	Porcentaje
1	Contacto	83.33%	Contacto	71.42%
	Separadas	11.11%	Separadas	14.29%
	Ambos	5.56%	Ambos	14.29%
2	Fuertemente	77.78%	Fuertemente	40%
	Débilmente	22.22%	Débilmente	53.33%
	Lisas	0%	Lisas	6.67%
3	Fuertemente	83.33%	Fuertemente	13.34%
	Débilmente	16.67%	Débilmente	53.33%
	Lisas	0%	Lisas	33.33%
4	Negras	72.22%	Negras	80%
	Grises	16.67	Grises	20%
	Marrón	11.11	Marrón	0%
5	16	61.11%	16	46.67%
	18	27.78%	18	46.67%
	19	11.11	19	6.66%

6	47	5.56%	45	13.33%
	48	5.56%	46	6.67%
	49	16.66%	47	60%
	50	27.78%	48	13.33%
	51	27.78%	49	0%
	52	11.10%	50	6.67%
	53	5.56%	51	0%
7	Presente	27.78%	Presente	53.33%
	Ausente	72.22%	Ausente	46.67%

Con respecto a *Mesaspis moreleti*, y tras analizar los resultados moleculares (Fig. 6), se decidió dividir a esta especie en ocho grupos o especies potenciales (*M. moreleti*, *M. rafaelli*, *M. salvadorensis*, *M. cf salvadorensis*, *M. temporalis*, *M. sp nov 1*, *M. sp nov 2*, *M. sp nov 3*) entre las cuales se analizó y comparó los caracteres morfológicos (Tabla 5) detallados en el Anexo 4. Los resultados de la morfología son los siguientes:

Tabla 5. Resultados de la exploración de los caracteres morfológicos selectos para diferenciar entre las especies potenciales del taxón nominal *M. moreleti*. Mor = *M. m. moreleti* + *M. m. fulvus*, Raf = *M. m. rafaelli*, Sal = *M. m. salvadorensis*, Cfs = *M. cf salvadorensis*. Sp1, sp2 y sp3 representan a las especies no descritas. Se muestran los porcentajes de cada uno de los estados de carácter con respecto al total de observaciones hechas para cada carácter. Los números en la primera columna corresponden a los caracteres morfológicos detallados en el Anexo 4.

Carácter	Estado de carácter	Grupos							
		Mor	Raf	Sal	Tem	Sp1	Sp2	Sp3	Cfs
1	A	95.16%	0%	100%	70.45%	97.14%	100%	100%	87.5%
	B	0%	94.74%	0%	13.64%	2.86%	0%	0%	12.5%
	C	0%	5.26%	0%	6.82%	0%	0%	0%	0%
	D	4.84%	0%	0%	9.09%	0%	0%	0%	0%
2	A	81.15%	52.63%	29.03%	55.88%	63.89%	40%	25%	62.5%
	B	4.10%	26.32%	41.94%	23.53%	13.89%	40%	75%	0%
	C	14.75%	21.05%	29.03%	20.59%	22.22%	20%	0%	37.5%

3	A	24.60%	84.21%	64.52%	61.11%	37.14%	100%	100%	100%
	B	67.46%	15.79%	32.26%	25%	60%	0%	0%	0%
	C	7.94%	0%	3.22%	13.89%	2.86%	0%	0%	0%
4	A	7.87%	10.53%	87.09%	40%	9.37%	60%	0%	0%
	B	4.72%	15.79%	0%	3.64%	0%	40%	50%	0%
	C	0.79%	0%	12.91%	5.45%	21.88%	0%	0%	37.5%
	D	86.61%	73.68%	0%	50.91%	68.75%	0%	50%	62.5%
5	A	0.8%	0%	9.68%	8.82%	0%	0%	25%	62.5%
	B	36%	84.21%	51.61%	44.12%	34.29%	80%	50%	12.5%
	C	1.60%	0%	6.45%	23.53%	8.57%	20%	25%	25%
	D	61.6%	15.79%	32.26%	23.53%	57.14%	0%	0%	0%
6	A	90.76%	73.68%	83.87%	73.53%	83.33%	80%	0%	0%
	B	9.24%	26.32%	16.13%	23.53%	11.11%	20%	100%	100%
	C	0%	0%	0%	2.94%	5.56%	0%	0%	0%
7	Rango	47-60	50-60	51-57	51-59	50-58	50-56	47-51	50-54
	Promedio	54.08	54.53	54.19	55.15	52.94	53	49.25	51.88
	Desv. Est.	2.64	2.63	1.80	1.86	2.03	2.24	1.71	1.64
8	A	0%	0%	6.45%	5.71%	11.43%	20%	0%	0%
	B	0%	10.53%	12.90%	8.57%	5.71%	0%	0%	0%
	C	50.89%	78.94%	74.20%	71.44%	54.28%	80%	100%	87.5%
	D	17.86%	10.53%	6.45%	8.57%	22.86%	0%	0%	0%
	E	26.79%	0%	0%	5.71%	2.86%	0%	0%	12.5%
	F	3.57%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
	G	0.89%	0%	0%	0%	2.86%	0%	0%	0%
9	Rango	18-20	20-22	18-20	19-22	16-19	18	18	18
	Promedio	20.04	20.84	19.87	20.22	17.39	18	18	18
	Desv. Est.	0.73	1.01	0.43	0.67	0.87	0	0	0
10	A	88.98%	100%	3.22%	60%	97.14%	100%	50%	62.5%
	B	5.93%	0%	87.1%	38.18%	0%	0%	50%	0%
	C	5.09%	0%	9.68%	1.82%	2.86%	0%	0%	37.5%
11	Rango	0-2	0-1	0-3	0-3	0-2	0-1	0-1	0-1
	Promedio	1.14	0.74	1.13	1	0.3	0.2	0.875	0.19
	Desv. Est.	0.52	0.45	0.56	0.78	0.49	0.42	0.35	0.40
12	Rango	0-3	1-2	1-3	1-3	1-2	1-3	1-4	1 a 2
	Promedio	1.31	1.18	2.11	1.51	1.26	1.7	2.13	1.19
	Desv. Est.	0.55	0.39	0.48	0.56	0.44	0.67	1.25	0.40

13	A	39.28%	84.21%	6.45%	41.67%	48.58%	0%	0%	25%
	B	40.18%	5.26%	87.1%	44.44%	25.71%	100%	75%	75%
	C	20.54%	10.53%	6.45%	13.89%	25.71%	0%	25%	0%
14	Rango	2-4	2-4	2-4	2-4	1-5	2-3	2-3	2-3
	Promedio	2.61	2.95	2.82	2.86	2.47	2.9	2.63	2.88
	Desv. Est.	0.51	0.46	0.50	0.46	0.68	0.32	0.52	0.34
15	A	96.49%	73.68%	77.42%	100%	94.28%	80%	75%	100%
	B	2.63%	15.79%	16.13%	0%	2.86%	0%	25%	0%
	C	0.88%	10.53%	6.45%	0%	2.86%	20%	0%	0%
16	A	8.85%	0%	19.35%	14.28%	8.57%	100%	0%	12.5%
	B	83.19%	100%	61.30%	82.86%	82.86%	0%	75%	87.5%
	C	7.96%	0%	19.35%	2.86%	8.57%	0%	25%	0%
17	A	30.97%	68.42%	80.65%	57.14%	31.43%	80%	100%	62.5%
	B	69.03%	31.58%	19.35%	42.86%	68.57%	20%	0%	37.5%
18	A	73.45%	5.26%	96.77%	80%	31.43%	60%	100%	62.5%
	B	26.55%	94.74%	3.23%	20%	68.57%	40%	0%	37.5%
19	Rango	1-3	1-3	1-3	1-3	1-3	1-2	1-2	2-3
	Promedio	1.69	2.05	2.02	2.03	2	1.6	1.38	2.13
	Desv. Est.	0.51	0.32	0.29	0.49	0.24	0.52	0.52	0.34
20	Rango	8-12	9-11	9-11	9-11	9-11	10-11	10	9-11
	Promedio	9.92	10.11	9.97	10.07	10.16	10.4	10	10.13
	Desv. Est.	0.63	0.56	0.40	0.55	0.53	0.52	0	0.62
21	Rango	6-9	7-9	7-9	7-9	6-9	7-9	7-10	8-9
	Promedio	7.57	8.17	7.94	7.84	7.62	8.2	7.75	8.5
	Desv. Est.	0.63	0.56	0.60	0.66	0.62	0.63	1.06	0.52
22	Rango	2-6	3-6	3-7	4-7	2-6	3-6	3-6	4-6
	Promedio	4.74	4.72	5.63	5.07	4.46	5	4.88	4.94
	Desv. Est.	0.89	0.74	0.73	0.75	0.92	0.94	0.99	0.68
23	Rango	27-35	31-36	30-36	30-35	30-35	31-34	31-34	31-33
	Promedio	31.91	33.89	32.93	33.38	32.39	33.2	32.75	32.14
	Desv. Est.	1.50	1.53	1.28	1.31	1.39	1.30	1.5	0.69

a) *M. moreleti* (que incluye las subespecies *M. m. moreleti* y *M. m. fulvus*). El contacto entre escamas postnasales (carácter 1) lo distingue de *M. rafaelli*; la ausencia de la escama loreal posterior (carácter 4) lo distingue de *M. salvadorensis* y *M. sp nov 2*; el contacto entre la escama frontonasal y la escama frontal (carácter 6) lo distingue de *M.*

sp nov 3 y *M. cf salvadorensis*; la presencia de escama cantoloreal (carácter 10) lo distingue de *M. salvadorensis*; y la presencia de la escama supranasal no expandida (carácter 16) lo distingue de *M. sp nov 2*.

- b) *M. rafaeli*. El que sus escamas postnasales estén separadas por el contacto de las escamas loreal y nasal (carácter 1) lo distingue de todos los demás taxones excepto *M. temporalis*; la presencia de escama cantoloreal (carácter 10) lo distingue de *M. salvadorensis*; el que la longitud de la primera superciliar sea mayor que la de la última superciliar (carácter 13) lo distingue de *M. salvadorensis*, *M. sp nov 2* y *M. sp nov 3*; la presencia de una escama supranasal no expandida (carácter 16) lo distingue de *M. sp nov 2*; la ausencia de una mancha en forma de V en el mentón (carácter 18) lo distingue de *M. salvadorensis*, *M. temporalis* y *M. sp nov 3*.
- c) *M. salvadorensis*. El contacto entre escamas postnasales (carácter 1) lo distingue de *M. rafaeli*; el contacto entre la escama loreal posterior y las escamas supralabiales (carácter 4) lo distingue de *M. moreleti*, *M. rafaeli* y *M. sp nov 3*; el contacto entre la escama frontonasal y la escama frontal (carácter 6) lo distingue de *M. sp nov 3* y *M. cf salvadorensis*; la ausencia de escama cantoloreal (carácter 10) lo distingue de *M. moreleti*, *M. rafaeli*, *M. sp nov 1* y *M. sp nov 2*; el poseer dos escamas loreales en promedio (carácter 12) lo distingue de *M. moreleti*, *M. rafaeli*, *M. temporalis*, *M. sp nov 1* y *M. cf salvadorensis*; el que la longitud de la primera superciliar sea igual que la de la última superciliar (carácter 13) lo distingue de *M. rafaeli*; la presencia de una marca en forma de V en el mentón (carácter 18) lo distingue de *M. rafaeli*.
- d) *M. cf salvadorensis*. El contacto entre escamas postnasales (carácter 1) lo distingue de *M. rafaeli*; la ausencia del contacto entre la escama frontonasal y la escama frontal (carácter 6) lo distingue de *M. moreleti*, *M. salvadorensis*, *M. sp nov 1* y *M. sp nov 2*; la presencia de una escama supranasal no expandida (carácter 16) lo distingue de *M. sp nov 2*.

- e) *M. temporalis*. La presencia de una escama supranasal no expandida (carácter 16) lo distingue de *M. sp nov 2*; la presencia de una mancha en forma de V en el mentón (carácter 18) lo distingue de *M. rafaeli*.
- d) *M. sp nov 1*. El contacto entre escamas postnasales (carácter 1) lo distingue de *M. rafaeli*; el contacto entre la escama frontonasal y la escama frontal (carácter 6) lo distingue de *M. sp nov 3* y *M. cf salvadorensis*; el poseer un promedio cercano a 17 hileras de escamas dorsales alrededor del cuerpo (carácter 9) lo distingue de cualquier otro grupo excepto quizá de *M. sp nov 2*, *M. sp nov 3* y *M. cf salvadorensis*; la presencia de escama cantoloreal (carácter 10) lo distingue de *M. salvadorensis*; el poseer un promedio de escamas cantales cercano a cero (carácter 11) lo distingue de todos los demás grupos excepto de *M. sp nov 2* y *M. cf salvadorensis*; la presencia de una escama supranasal no expandida (carácter 16) lo distingue de *M. sp nov 2*.
- e) *Mesaspis sp nov 2*. El contacto entre escamas postnasales (carácter 1) lo distingue de *M. rafaeli*; el contacto entre la escama frontonasal y la escama frontal (carácter 6) lo distingue de *M. sp nov 3* y *M. cf salvadorensis*; el poseer un promedio de 18 hileras de escamas dorsales alrededor del cuerpo (carácter 9) lo distingue de todos los demás grupos excepto de *M. sp nov 3*, *M. cf salvadorensis* y quizá *M. sp nov 1*; la presencia de escama cantoloreal (carácter 10) lo distingue de *M. salvadorensis*; el poseer un promedio de escamas cantales cercano a cero (carácter 11) lo distingue de todos los demás grupos excepto de *M. sp nov 1* y *M. cf salvadorensis*; el que la longitud de la primera superciliar sea igual que la de la última superciliar (carácter 13) lo distingue de *M. rafaeli*; la presencia de una escama supranasal expandida (carácter 16) lo distingue de *M. moreleti*, *M. rafaeli*, *M. temporalis* y *M. cf salvadorensis*.
- f) *Mesaspis sp nov 3*. El contacto entre escamas postnasales (carácter 1) lo distingue de *M. rafaeli*; la ausencia del contacto entre la escama frontonasal y la escama frontal (carácter 6) lo distingue de *M. moreleti*, *M. salvadorensis*, *M. sp nov 1* y *M. sp nov 2*; por poseer el menor número promedio (49.24%) de hileras de escamas dorsales transversales desde la escama interparietal hasta la altura de la cloaca (carácter 7) se

distingue de cualquier otro grupo; el poseer un promedio de 18 hileras de escamas dorsales alrededor del cuerpo (carácter 9) lo distingue de todos los demás grupos excepto de *M. sp nov 3*, *M. cf salvadorensis* y quizá *M. sp nov 1*; la presencia de una marca en forma de V en el mentón (carácter 18) lo distingue de *M. rafaeli*.

DISCUSIÓN

Monofilia y relaciones filogenéticas de Mesaspis.— En este trabajo se decidió considerar como la hipótesis preferida a la resultante del análisis Bayesiano utilizando únicamente el gen mitocondrial ND4, ya que esta presentó valores de soporte más altos, así como una mejor resolución que el análisis de Parsimonia. Además, el análisis de Parsimonia puede subestimar el largo de las ramas (Swofford *et al.*, 1996), lo cual puede ser desventajoso al inferir límites entre especies. Aunado a esto, el método más utilizado para obtener valores de soporte en Parsimonia es el Bootstrap (Ronquist, 2004); sin embargo, este método solo ayuda a predecir si se obtendría el mismo resultado al incorporar más datos, no si el árbol obtenido es el correcto (Holder y Lewis, 2003). En cambio, el análisis Bayesiano permite incorporar modelos de evolución nucleotídica complejos y, además, de manera simultánea estima los árboles y proporciona medidas de incertidumbre para cada rama (Larget y Simon, 1999; Bos y Posada, 2005).

En la mayoría de los clados presentes en el árbol obtenido del análisis Bayesiano del gen nuclear GAPD hay valores de soporte bajos, por lo que no es posible hablar de hipótesis bien apoyadas. Aunque parece confirmar a las especies *Abronia taeniata*, *M. monticola* y *A. campbelli* como monofiléticos, este árbol presenta conflictos al compararlo con el árbol del gen mitocondrial, ya que las secuencias del género *Gerrhonotus* no forman un clado. Sin embargo, vale la pena mencionar que al incluir las secuencias de la subfamilia Diploglossinae en el alineamiento éste se complicó, debido principalmente a que se tuvieron que abrir muchos más espacios o gaps; por lo tanto, es posible que al incluir secuencias de otros géneros de la subfamilia Gerrhonotinae se modifique de nuevo el alineamiento, aunque también es posible que no haya muchos cambios en el árbol.

Las diferencias entre el árbol del gen GAPD y el árbol del gen ND4 se deben en parte a que los genes nucleares y los mitocondriales tienen tasas evolutivas y patrones de sustitución diferentes, por lo que presentan una resolución a diferente nivel evolutivo (Brito y Edwards, 2009). Además, en general los genes mitocondriales coalescen antes que los nucleares, por lo que hay casos en los que los árboles obtenidos a partir de DNA mitocondrial exhiben a las especies como monofiléticas, mientras los genes nucleares pueden mostrarlas como para- o polifiléticas (Zink y Barrowclough, 2008; Brito y Edwards, 2009).

Existen diferencias entre filogenias anteriores de la familia Anguidae (Macey *et al.*, 1999; Wiens y Slingluff, 2001) y la reportada en este trabajo. En el trabajo de Macey *et al.* (1999), Anniellinae aparece como el grupo hermano de los demás ánguidos; mientras que en el de Wiens y Slingluff (2001) Anniellinae aparece como grupo hermano de Diploglossinae. En la filogenia obtenida en este trabajo, se encontró que la subfamilia Diploglossinae es el grupo más basal dentro de la familia Anguidae, seguida por el clado de la subfamilia Anniellinae y el clado de la subfamilia Gerrhonotinae. En el presente estudio faltó ubicar a la subfamilia Anguinae; sin embargo, en los otros trabajos ocupa la misma posición dentro del árbol (Macey *et al.*, 1999; Wiens y Slingluff, 2001).

En lo que se refiere a la subfamilia Gerrhonotinae, se observa que el género *Elgaria* aparece más cercano a la base en el presente trabajo así como en filogenias previas (Macey *et al.*, 1999; Wiens y Slingluff, 2001); sin embargo, hay un conflicto en la posición que ocupan los géneros *Barisia* y *Gerrhonotus*. En el trabajo de Macey *et al.* (1999), se observa una politomía entre *Barisia* y *Gerrhonotus*, mientras que en el trabajo de Wiens y Slingluff (2001) el género *Barisia* ocupa una posición más cercana a la base que el género *Gerrhonotus*. En el caso de este trabajo se encontró al género *Gerrhonotus* más cercano a la base que el género *Barisia*. Es muy probable que un análisis con más datos ayude a resolver la posición de *Barisia* y *Gerrhonotus* dentro de la filogenia.

Las diferencias entre los árboles de los trabajos previos (Macey *et al.*, 1999; Wiens y Slingluff, 2001) probablemente se deban a los métodos de análisis que emplearon (ya que en ambos trabajos se empleó el gen mitocondrial ND1); Macey *et al.* (1999) realizaron un análisis de Parsimonia, mientras que Wiens y Slingluff (2001) hicieron un análisis de Máxima Verosimilitud. Con respecto a las discrepancias entre los trabajos previos (Macey *et al.*, 1999; Wiens y Slingluff, 2001) y el presente estudio, éstas se deben probablemente a que en los tres casos se emplearon métodos de análisis diferentes y/o a que en este estudio se usó un gen diferente.

En el caso de la posición que ocupan los géneros *Abronia* y *Mesaspis* dentro de la filogenia, trabajos previos sugieren que son grupos hermanos (Macey *et al.*, 1999; Wiens y Slingluff, 2001), aunque únicamente incluyeron una especie de *Abronia* y una de *Mesaspis*. Sin embargo, en este trabajo se encuentran varios clados de *Abronia* que tienen como grupos hermanos clados de *Mesaspis*; en otras palabras, dichos géneros no son mutuamente monofiléticos. Un análisis Bayesiano previo encontró que una especie de *Mesaspis* hacía del género *Abronia* un grupo no monofilético (Zaldívar-Riverón *et al.*, 2005); sin embargo, en dicho trabajo sólo se incluyeron tres especies (*A. graminea*, *A. chiszari* y *M. gadovii*), y se encontraron topologías diferentes dependiendo del tipo de datos usados (moleculares y/o morfológicos) y al método de análisis empleado (Máxima Parsimonia o Bayesianos), por lo que se obtuvieron conclusiones diferentes a las del presente estudio.

En el trabajo de Campbell y Frost (1993) se menciona que “aunque el peso de la evidencia sugiere que *Abronia* es monofilético, cuando se examina de manera crítica, esta evidencia no es extensa”. Good (1988) sugirió los siguientes caracteres como sinapomorfias de *Abronia*: (1) pérdida de la quinta hilera temporal; (2) reducción en el número de hileras transversales de escamas dorsales a menos de 40; (3) reducción de ocho a seis, o menos, hileras de escamas nucales; (4) pérdida del pliegue lateral entre la abertura del oído y las extremidades anteriores; (5) extremidades largas con garras largas; (6) cabeza ancha y deprimida; y (7) un patrón de bandas en el dorso, al menos en ejemplares jóvenes. Sin embargo, Campbell y Frost (1993) sugieren que únicamente los

caracteres 1, 4 y 5 parecen ser sinapomorfias de *Abronia*, mientras que los demás caracteres no lo son. Por otra parte, Good (1988) menciona que *Mesaspis* posee cinco sinapomorfias: (1) reducción del pliegue lateral; (2) reducción a ocho en vez de diez hileras longitudinales de escamas ventrales a la altura de las extremidades anteriores; (3) escamas subgranulares en los extremos de los costados; (4) una línea labial característica; y (5) vientre moteado. Sin embargo, al menos los caracteres 4 y 5 no se presentan en todas las especies de *Mesaspis*, mientras que el carácter 1 es compartido con el género *Abronia* y el género *Coloptychon*. Así pues, analizando las sinapomorfias propuestas por Good (1988) para *Abronia* y *Mesaspis*, resulta que algunas de ellas son dudosas o ni siquiera son sinapomorfias. Por ello, es necesario hacer un estudio comparativo de la morfología de *Abronia* y *Mesaspis* para corroborar las supuestas sinapomorfias o bien para encontrar caracteres morfológicos que puedan ser considerados como tales.

Es importante hacer notar que el árbol reportado aquí es el árbol de un gen mitocondrial, y éste no es necesariamente igual a la filogenia de las especies (Nichols, 2001). Sin embargo, algunas consideraciones sugieren que el árbol obtenido en el presente estudio no es erróneo. Por una parte, podemos mencionar que los valores de soporte son altos en la mayoría de las ramas, lo cual sugiere que el árbol obtenido es confiable. Otra línea de evidencia que sugiere que la hipótesis obtenida en este trabajo es correcta surge al compararla con la distribución de sus especies. Cuando tomamos en cuenta la distribución de cada una de las especies, encontramos una correlación o congruencia entre la relación filogenética y la cercanía geográfica. Por ejemplo, *Abronia oaxacae* es una especie que se distribuye en el centro y sur de Oaxaca (Good, 1988), y resultó tener como especie hermana a *Mesaspis viridiflava*, una especie que se distribuye también en el centro de Oaxaca (Good, 1988); esta relación geográfica se mantiene a lo largo del árbol, e incluso se puede observar que el clado B y el clado C están delimitados por el Istmo de Tehuantepec. Diversos estudios han encontrado que el Istmo de Tehuantepec es una barrera biogeográfica tanto para especies montañas (Marshall y Lieberr, 2000; Sullivan *et al.*, 2000; León-Paniagua *et al.*, 2007) como de elevaciones bajas (Devitt, 2006; Mulcahy *et al.*, 2006), especies entre las que podemos mencionar a sapos (Mulcahy *et al.*, 2006), serpientes (Devitt, 2006; Castoe *et al.*, 2009), aves (García-

Moreno *et al.*, 2006; Vázquez-Miranda *et al.*, 2009), roedores (Sullivan *et al.*, 1997; Sullivan *et al.*, 2000; Arellano *et al.*, 2005; León-Paniagua *et al.*, 2007) y musarañas (Esteva *et al.*, 2010). Por otra parte, la homoplasia (similitudes compartidas entre taxones que no se deben a ancestría común), ya sea por convergencia o paralelismo, ha engañado frecuentemente a la taxonomía tradicional (Bleidorn *et al.*, 2009; Mott y Vieite, 2009). De acuerdo con Wiens *et al.* (2003), dicha convergencia puede darse cuando la selección actúa sobre caracteres que evolucionan de manera independiente pero que están asociados a la presión de un ambiente selectivo compartido; por ejemplo, se ha detectado homoplasia en la morfología asociada a hábitos fosoriales en salamandras del género *Eurycea* (Wiens *et al.*, 2003), serpientes (Canseco-Márquez, comunicación personal), lagartijas de la familia Scincidae (Whiting *et al.*, 2003; Crottini *et al.*, 2009), y lagartijas de la familia Amphisbaenidae (Mott y Vieite, 2009). Incluso la forma corporal de las serpientes (pérdida de extremidades y elongación del cuerpo) es un carácter que ha surgido alrededor de 25 veces dentro de los escamados (lagartijas y serpientes) (Wiens *et al.*, 2006). Por lo tanto, es posible que los caracteres que posee *Abronia* para la vida arbórea (cola prensil, extremidades y garras largas), y que han sido la principal forma de distinguir a este género en diversas claves taxonómicas (Good, 1988; Flores *et al.*, 1995.), sean producto de convergencia. Sin embargo, para confirmar esta hipótesis es necesario obtener más evidencia; revisar la morfología de manera concienzuda y agregar más datos moleculares, en especial de otros genes nucleares con el objetivo de inferir relaciones filogenéticas a nivel de género.

Respecto a los grupos de *Mesaspis* propuestos por Good (1988), se encontró que: a) El grupo *gadovii* sí es monofilético. b) El grupo *moreleti* no es monofilético; Good (1988) colocaba a *M. viridiflava* dentro de este grupo, pero el análisis molecular muestra que esta especie está muy alejada de las demás del grupo en la filogenia. c) El grupo *antauges* no pudo ser evaluado, ya que no se consiguieron datos moleculares de *M. antauges*.

Status taxonómico de las especies y subespecies de Mesaspis.— Aunque el status específico de las seis especies de *Mesaspis* no es cuestionado, nuestros datos moleculares

apoyan el reconocimiento de cinco de estos taxones; sólo faltó obtener secuencias del taxón *M. antauges*.

En el caso de las subespecies de *M. gadovii*, Spengler *et al.* (1982) propusieron que el carácter que distingue a *M. g. levigata* de *M. g. gadovii* es la presencia de quillas menos marcadas en las escamas del lado del cuerpo en comparación con las dorsales; sin embargo, esta observación no se confirmó en la búsqueda prospectiva de caracteres. Por otra parte, los caracteres 2 y 3, al igual que el propuesto por Spengler *et al.* (1982), tratan de presencia-ausencia de quillas y si éstas están marcadas débil o fuertemente, por lo que quizá deberían de integrarse como un solo carácter; ya se aclaró que dichos caracteres (2 y 3) varían gradualmente del centro de Guerrero al centro de Oaxaca, por lo que es posible que el carácter propuesto por Spengler *et al.* (1982) actúe de manera similar. Por lo tanto, la evidencia sugiere que no hay caracteres morfológicos que permitan diferenciar entre estas subespecies (*M. g. levigata* y *M. g. gadovii*) y mucho menos que éstas merezcan un status específico. Por otra parte, al analizar de manera separada las distancias genéticas de las subespecies *M. g. gadovii* y *M. g. levigata* (Anexo 6) se puede apreciar que las distancias de cada una con respecto a los demás taxones es mayor del 10%, pero al comparar ambas subespecies la distancia entre ellas es solo de 1.58%.

En el caso de las subespecies de *M. moreleti*, la evidencia indica que las subespecies *M. m. rafaeli*, *M. m. salvadorensis*, *M. m. moreleti* y *M. m. temporalis* deben ser elevadas a nivel de especie, mientras que *M. m. moreleti* y *M. m. fulvus* se deben sinonimizar. Además se halló que tres poblaciones asignadas previamente a *M. moreleti* representan en realidad especies no descritas para la ciencia. Resultó evidente que los caracteres morfológicos empleados en la distinción de las subespecies de *M. moreleti* presentan mucha variación; sin embargo, algunos de ellos sí sirven para distinguir unos taxones de otros; además, sería deseable contar con más ejemplares de los taxones denominados como *Mesaspis sp nov 2*, *Mesaspis sp nov 3* y *Mesaspis cf salvadorensis*, ya que el número de ejemplares para cada uno es pequeño. Sin embargo, hay evidencia biogeográfica que apoya la distintividad de estos taxones. El interior montañoso de Honduras está dividido por la Cordillera Norte y la Cordillera Sur; a su vez, ambas

cordilleras están divididas en una porción oeste y una porción este por la extensión de la Depresión Hondureña (McCranie y Wilson, 2002), lo cual permite reconocer cuatro áreas montañosas (Wilson y Townsend, 2007): la Noroeste, la Suroeste, la Noreste, y la Sureste. De manera interesante, *M. salvadorensis* se encuentra en la porción Suroeste, *Mesaspis cf salvadorensis* abarca una zona de la porción Noroeste, *Mesaspis sp nov 2* se halla en la porción Noreste, y *Mesaspis sp nov 3* posiblemente (ya que se encuentra en Nicaragua) lo haga en una prolongación de la porción Sureste. Respecto al taxón *Mesaspis sp nov 1*, Tihen (1949b) reconoció que en la Sierra de los Cuchumatanes hay poblaciones de *M. moreleti* que son diferentes a las demás subespecies; sin embargo, hipotetizó que se trataba de intergrados entre las subespecies *M. m. fulvus*, *M. m. moreleti* y *M. m. temporalis*.

Entonces, por el momento el género *Mesaspis* queda compuesto por 12 taxones (*M. antauges*, *M. gadovii*, *M. juarezi*, *M. monticola*, *M. moreleti*, *M. rafaeli*, *M. salvadorensis*, *M. sp nov 1*, *M. sp nov 2*, *M. sp nov 3*, *M. temporalis*, *M. viridiflava*) y dos poblaciones (*M. cf viridiflava* y *M. cf salvadorensis*) de status incierto.

Cambios taxonómicos.— Aunque es indispensable agregar otros genes y trabajar con la morfología para poder asegurar que el género *Mesaspis* no es monofilético con respecto a *Abronia*, la evidencia encontrada en este estudio permite sugerir los siguientes cambios taxonómicos:

- 1.- Sinonimizar a *M. g. levigata* con *M. g. gadovii*.
- 2.- Sinonimizar a *M. m. fulvus* con *M. m. moreleti*.
- 3.- Elevar a nivel de especie a las subespecies *M. m. moreleti*, *M. m. rafaeli*, *M. m. salvadorensis* y *M. m. temporalis*.

CONCLUSIONES

- 1.- De acuerdo con árbol Bayesiano del gen mitocondrial ND4, el género *Mesaspis* no es monofilético con respecto a *Abronia*.

- 2.- En relación con los grupos de *Mesaspis* propuestos por Good (1988):
 - 2.1.- El grupo “*gadovii*” es monofilético.
 - 2.2.- El grupo “*moreleti*” no es monofilético, ya que la especie *M. viridiflava* está distantemente relacionada de los demás integrantes del grupo.
- 3.- Las subespecies de *M. moreleti* deben elevarse a nivel de especie excepto por *M. m. fulvus*, que debe sinonimizarse con *M. m. moreleti*.
- 4.- La subespecie *M. g. levigata* debe sinonimizarse con *M. g. gadovii*.
- 5.- Se encontraron tres especies no descritas: una para Guatemala (*Mesaspis sp nov 1*), una para Honduras (*Mesaspis sp nov 2*), y una para Nicaragua (*Mesaspis sp nov 3*). También hay una población de Cerro San Felipe, Oaxaca (*M. cf viridiflava*) que posiblemente represente una especie nueva para México.

LITERATURA CITADA

- Adalsteinsson, S. A., W. R. Branch, S. Trape, L. J. Vitt, y S. B. Hedges. 2009. Molecular phylogeny, clasificación, and biogeography of snakes of the Family Leptotyphlopidae (Reptilia, Squamata). *Zootaxa* 2244: 1-50.
- Arellano, E., F. X. González-Cozátl, y D. S. Rogers. 2005. Molecular systematics of Middle American Harvest mice *Reithrodontomys* (Muridae), estimated from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 529-540.
- Arévalo, E. S., S. K. Davis, y J. W. Sites. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. *Systematic Biology* 43: 387-418.
- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography. The history and formation of new species.* Massachusetts: Harvard University Press, 447 pp.
- _____, y Ball. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxf. Surv. Evol. Biol.* 7: 45-67.
- Bleidorn, C., N. Hill, C. Erséus, y R. Tiedemann. 2009. On the role of character loss in orbiinid phylogeny (Annelida): Molecules vs. morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52: 57-69.
- Bocourt, M. F. 1871. Description de quelques Gerrhonotes nouveaux provenant de Mexique et de l'Amérique Centrale. *Bull. Nouv. Arch. Mus.* 7: 101-108.
- _____. 1873. Notes erpétologiques. *Ann. Sci. Nat., ser. 5*, 17: sin número de páginas.
- Bos, D. H., y D. Posada. 2005. Using models of nucleotide evolution to build phylogenetic trees. *Developmental and Comparative Immunology* 29: 211-227.
- Boulenger, G. A. 1913. Description of new lizards in the collection of the British Museum. *Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 8*, 12: 563-566.
- Brito, P. H., y S. V. Edwards. 2009. Multilocus phylogeography and phylogenetics using sequence-based markers. *Genetica* 135: 439-455.
- Brower, A. V. Z. 1999. Delimitation of phylogenetic species with DNA sequences: a critique of Davis and Nixon's population aggregation analysis. *Syst. Biol.* 20: 560-573.
- Bryson, R. W. Jr., J. R. Dixon, y D. Lazcano. 2005. New species of *Lampropeltis* (Serpentes: Colubridae) from the Sierra Madre Occidental, México. *Journal of Herpetology* 39(2): 207-214.
- _____, A. Nieto-Montes de Oca, y J. Reyes-Velasco. 2008. Phylogenetic position of *Portidium hespere* (Viperidae: Crotalinae) and phylogeography of arid-adapted hognosed pitvipers based on mitochondrial DNA. *Copeia* 1: 172-178.
- _____, J. Pastorini, F. T. Burbrink, y M. R. J. Forstner. 2007. A phylogeny of the *Lampropeltis mexicana* complex (Serpentes: Colubridae) based on mitochondrial DNA sequences suggests evidence for species-level polyphyly within *Lampropeltis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43(2007): 674-684.

- Campbell, J. A., y D. R. Frost. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: revisionary notes, descriptions of four new species, a phylogenetic analysis, and key. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 216, 121 pp.
- Canseco-Márquez, L., y M. G. Gutiérrez-Mayén. 2010. Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán A.C., y Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP). México, 302 p.
- Castoe, T. A., P. T. Chippindale, J. A. Campbell, L. K. Ammerman, y C. L. Parkinson. 2003: Molecular systematics of the middle American jumping vipers (genus *Atropoides*) and phylogeography of the *Atropoides nummifer* complex. *Herpetologica* 59: 420-431.
- _____, J. M. Daza, E. N. Smith, M. M. Sasa, U. Kuch, J. A. Campbell, P. T. Chippindale, y C. L. Parkinson. 2009. Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography* 36: 88-103.
- Chippindale, P. T., L. K. Ammerman, y J. A. Campbell. 1998. Molecular Approaches to Phylogeny of *Abronia* (Anguidae: Gerrhonotinae), with Emphasis on Relationships in Subgenus *Auriculabronia*. *Copeia* 1998: 883-892.
- Conroy, C. J., R. W. Bryson Jr., D. Lazcano, y A. Knight. 2005. Phylogenetic Placement of the Pygmy Alligator Lizard Based on Mitochondrial DNA. *Journal of Herpetology* 39:142-147.
- Contreras-Ramos, A., y I. Goyenechea. 2007. La sistemática, base del conocimiento de la Biodiversidad. Pp. 11-21. En: Contreras-Ramos, A., C. Cuevas-Cardona, I. Goyenechea, y U. Iturbe. (Eds). La sistemática, base del conocimiento de la Biodiversidad. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 158 p. Pachuca, Hidalgo, México.
- Cope, E. D. 1866. Forth contribution to the herpetology of tropical America. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 18: 123-132.
- _____. 1877. Tenth contribution to the herpetology of tropical America. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 17: 85-98.
- _____. 1900. The crocodylians, lizards, and snakes of North America. *Rept. U. S. Nat. Mus. for 1898*: 153-1294.
- Crottini, A., J. Dordel, J. Köhler, F. Glaw, A. Schmitz, y M. Vences. 2009. A multilocus phylogeny of Malagasy scincid lizard elucidates the relationships of the fossorial genera *Androngo* and *Cryptoscincus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 345-350.
- Devitt, T. J. 2006. Phylogeography of the western lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic–Neotropical transition. *Molecular Ecology* 15: 4387-4407.
- de Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56(6): 879-886.
- de Queiroz, A., M. J. Donoghue, y J. Kim. 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 657-681.
- Esteva, M., F. A. Cervantes, S. V. Brant, y J. A. Cook. 2010. Molecular phylogeny of long-tailed shrews (genus *Sorex*) from México and Guatemala. *Zootaxa* 2615: 47-65.

- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the Bootstrap. *Evolution* 39(4): 783-791.
- Fetzner, J. W. Jr., 1999. Extracting high-quality DNA from shed reptile skins: A simplified method. *BioTechniques* 26(6): 1052-1054.
- Fitzinger, L. I. 1843. *Systema reptilium*. Braumüller and Seidel, Vindobonae. 106 pp.
- Flores, O., F. Mendoza, y G. González. 1995. Recopilación de claves para la determinación de anfibios y reptiles de México. *Publ. Esp. Mus. Zool. Fac. Cienc.* 10: 1-285.
- García-Moreno, J., N. Cortés, G. M. García-Deras, y B. E. Hernández-Baños. 2006. Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: A Mesoamerican taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 488-498.
- Goloboff, P. A. 1999. Analyzing Large Data Sets in Reasonable Times: Solutions for Composite Optima. *Cladistics* 15: 415-428.
- _____, J. S. Farris, y K. C. Nixon. 2003. T. N. T.: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- _____, J. S. Farris, y K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- Good, D. A. 1988. Phylogenetic relationships among Gerrhonotine lizards. An analysis of external morphology. *Univ. of California Publ. Zool.* 121:1-139.
- Gray, J. E. 1838. Catalogue of the slender-tongued saurians, with descriptions of many new genera and species, part 2. *Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 1*, 1: 388-394.
- Guindon, S., y O. Gascuel. 2003. A Simple, Fast, and Accurate Algorithm to Estimate Large Phylogenies by Maximum Likelihood. *Systematic Biology* 52: 696-704.
- Hartweg, N., y J. A. Tihen. 1946. Lizards of the genus *Gerrhonotus* from Chiapas, México. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan Press.* 497. 16 pp.
- Hillis, D. M., y C. Moritz, 1996. Chapter 9: Nucleic Acids IV: Sequencing and Cloning, pp. 321-378 en: Hillis, D. M., C. Moritz y B. Mabee (Eds.). *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA.
- Hillis, D. M., B. K. Mable, A. Larson, S. K. Davis, y E. A. Zimmer. 1996. Nucleic acids. IV. Sequencing and cloning. Pp 321-381. En: Hillis, D. M., C. Moritz, y B. K. Mable (Eds). *Molecular Systematics*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Holder, M., y P. O. Lewis. 2003. Phylogeny Estimation: Traditional and Bayesian Approaches. *Nature* 4: 275-284.
- Huelsenbeck, J. P., y F. R. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- _____, J. J. Bull, y C. W. Cunningham. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution.* 11: 152-158.
- Karges, J. P., y J. W. Wright. 1987. A new species of *Barisia* (Sauria: Anguinae) from Oaxaca, México. *Contr. Sci., Nat. Hist. Mus. Los Angeles. Co.* 381: 1-11.
- Kumazawa, Y., y M. Nishida. 1993. Sequence evolution of mitochondrial tRNA genes and deep-branch animal phylogenetics. *Journal of Molecular Evolution* 37: 380-398.
- Larget, B., y D. L. Simon. 1999. Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 16:750-759.

- Lawson, R., J. B. Slowinski, B. I. Crother, y F. T. Burbrink. 2005. Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): New evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 581-601.
- Leaché A. D., y T. W. Reeder. 2002. Molecular Systematics of the Eastern Fence Lizard (*Sceloporus undulatus*): A Comparison of Parsimony, Likelihood, and Bayesian Approaches. *Systematic Biology* 51(1):44-68.
- León-Paniagua, L., A. G. Navarro-Sigüenza, B. E. Hernández-Baños, y J. C. Morales. 2007. Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 653-664.
- Lincoln, R., G. Boxshall, y P. Clark. 1998. A dictionary of ecology, evolution and systematics. 2da ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lyons, L. A., T. F. Laughlin, N. G. Copeland, N. A. Jenkins, J. E. Womack, y S. J. O'Brien. 1997. Comparative anchor tagged sequences (CATS) for integrative mapping of mammalian genomes. *Nature Genetics* 15: 47-56.
- Macey, R. J., J. A. Shulte II, A. Larson, B. S. Tuniyev, N. Orlov, y T. J. Papenfuss. 1999. Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in anguillid lizards and related taxonomic families. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 250-272.
- Maddison, W. P., y D. R. Maddison. 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72, <http://mesquiteproject.org>
- Marshall, C. J., y J. K. Lieberr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.
- McCranie, J. R., y L. D. Wilson. 2002. The amphibians of Honduras. Society Study of Amphibians and Reptiles, Contributions in Herpetology.
- Mott, T., y D. R. Vieites. 2009. Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 190-200.
- Mulcahy, D. G., B. H. Morrill, y J. R. Mendelson III. 2006. Historical biogeography of lowland species of toads (*Bufo*) across the Trans-Mexican Neovolcanic Belt and the Isthmus of Tehuantepec. *Journal of Biogeography* 33: 1889-1904.
- Nichols, R. 2001. Gene trees and species trees are not the same. *Trends in ecology and evolution* 16 (7): 358-364.
- Nylander, J., F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck, y J. Nieves-Aldrey. 2004. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology* 53: 47-67.
- Pons, J., T. G. Barraclough, J. Gomez-Zurita, A. Cardoso, D. P. Duran, S. Hazell, S. Kamoun, W. D. Sumlin, y A. P. Vogler. 2006. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology* 55(4): 595-609.
- Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253-1256.
- _____, y A. Crandall. 2001. Selecting the best-fit model of nucleotide substitution. *Systematic Biology* 50: 580-601.
- _____, y T. R. Buckley. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Systematic Biology* 53: 793-808.
- Rieppel, O. 1980. The phylogeny of anguimorph lizards. Birkhauser Verlag, Basel. 86 pp.

- Ronquist, F. 2004. Bayesian inference of character evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 475-481.
- Ronquist, F., y J. P. Huelsenbeck. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.
- Smith, H. M. 1942. Mexican herpetological miscellany: 3. A tentative arrangement and key to Mexican *Gerrhonotus*, with the description of a new race. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 92: 363-369.
- Spengler, J. C., H. M. Smith, y G. Casas-Andreu. 1982. A range extension for the alligator lizard *Barisia gadovii levigata*. *Bulletin of Maryland Herpetological Society* 18: 172-173.
- Staden, R. 1996. The Staden Sequence Analysis Package. *Mol. Biotech.* 5: 233-241.
- Stebbins, R. C. 1958. A new alligator lizard from the Panamint Mountains, Inyo County, California. *American Museum Novitates* 1883: 1-27.
- Sullivan, J., y P. Joyce. 2005. Model selection in phylogenetics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 445-466.
- _____, E. Arellano, y D. S. Rogers. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican Highland Rodents: concerted versus independent response to past climatic fluctuations. *The American Naturalist* 155: 755-768.
- _____, J. A. Markert, y C. W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematic of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology* 46: 426-440.
- Swofford, D. L. 2003. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and other methods), version 4.0b10. Sinauer Associates.
- Tihen, J. A. 1949a. The genera of gerrhonotinae lizards. *Am. Midl. Nat.* 41: 580-601.
- _____. 1949b. A review of the lizard genus *Barisia*. *University of Kansas Scientific Bulletin* 33: 217-256.
- Vázquez-Miranda, H., A. G. Navarro-Sigüenza, y K. E. Omland. 2009. Phylogeography of the Rufous-naped Wren (*Campylorhynchus rufinucha*): speciation and hybridization in Mesoamerica. *Auk* 126: 765-778.
- Waddick, J. W., y H. M. Smith. 1974. The significance of scale characters in evaluation of the lizard genera *Gerrhonotus*, *Elgaria*, and *Barisia*. *Great Basin Naturalist* 34: 257-266.
- Whiting, A. S., A. M. Bauer, y J. W. Sites Jr. 2003. Phylogenetic relationships and limb loss in sub-Saharan African scincine lizards (Squamata: Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 582-598.
- Wiegmann, A. F. 1828. Beiträge zur Amphibienkunde. *Isis von Oken* 21: 364-383.
- Wiens, J. J., y T. A. Penkrot. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51: 69-91.
- _____, y M. R. Servedio. 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society of London* 267: 631-636.
- _____, y J. L. Slingsluff. 2001. How lizards turn into snakes: A phylogenetic analysis of body-form evolution in anguid lizards. *Evolution* 55(11): 2303-2318.

- _____, M. C. Brandley, y T. W. Reeder. 2006. Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakelike body form in Squamate reptiles. *Evolution* 60: 123-141.
- _____, P. T. Chippindale, y D. M. Hillis. 2003. When Are Phylogenetic Analyses Misled by Convergence? A Case Study in Texas Cave Salamanders. *Systematic Biology* 52: 501-514.
- Wilson, L. D., y J. H. Townsend. 2007. Biogeography and conservation of the herpetofauna of the Upland Pine-Oak Forest of Honduras. *Biota Neotropica* 7: 131-142.
- Zaldívar-Riverón, A. 2000. Filogenia y límites entre especies en las lagartijas del género *Barisia* (Anguidae) basados en morfología externa y secuenciación de ADNmt. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 75 pp.
- Zaldívar-Riverón, A., A. Nieto-Montes de Oca, y J. P. Laclette. 2005. Phylogeny and evolution of dorsal pattern in the Mexican endemic lizard genus *Barisia* (Anguidae: Gerrhonotinae). *Journal of Zool. Syst. & Evol. Research* 43: 243-257.
- Zink, R. M., y G. F. Barrowclough. 2008. Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Molecular Ecology* 17: 2107-2121.

Anexo 1. Taxones incluidos en los análisis filogenéticos. La columna de número de referencia en la filogenia se emplea exclusivamente para los géneros *Abronia* y *Mesaspis*, y se aplica en las figuras 5 y 6.

Taxón	Localidad	Voucher	No. de ref. en filogenia
<i>Shinisaurus crocodilurus</i>	China		
<i>Xenosaurus platyceps</i>	México: Tamaulipas		
<i>X. newmanorum</i>	México: San Luis Potosí		
<i>Celestus enneagrammus</i>	México: Oaxaca	LCM-881	
<i>C. enneagrammus</i>	México: Oaxaca	LCM-1240	
<i>C. enneagrammus</i>	México: Oaxaca: Totontepec	ANMO-2293	
<i>C. enneagrammus</i>	México: Oaxaca: Totontepec	ANMO-2294	
<i>C. enneagrammus</i>	México: Veracruz: Coscomatepec	ANMO-2326	
<i>C. enneagrammus</i>	México: Veracruz: Chilchotla	ANMO-2330	
<i>C. ingridae</i>	México: Veracruz	ANMO	
<i>C. legnotus</i>	México: Puebla: Tlatlauquitepec	ISZ-189	
<i>Anniella pulchra</i>	E.U.A.: California: Kern County	MVZ-147931	
<i>Elgaria kingii kingii</i>	México: Chihuahua. Cascada de Basaseachic	MZFC-5754	
<i>E. multicarinata multicarinata</i>	México: Baja California: Ensenada	ANMO-2346	
<i>E. m. multicarinata</i>	E.U.A.: California: Colusa County	CAS-212751	
<i>E. m. nana</i>	México: Baja California: Isla Coronados	GP-444	
<i>E. paucicarinata</i>	México: Baja California Sur: San Antonia de la Sierra	MVZ-236263	
<i>Gerrhonotus sp</i>	México		
<i>G. sp</i>	México: Coahuila: Jimulco	ANMO-2188	
<i>G. sp</i>	México: Coahuila: Jimulco	ANMO-2189	
<i>G. sp</i>	México: Coahuila: Jimulco	ANMO-2190	
<i>G. ophiurus</i>	México: Veracruz: Cuautlapan	ANMO-2345	
<i>G. ophiurus</i>	México: Veracruz: Misantla	ANMO-2186	
<i>G. liocephalus</i>	México: Oaxaca: Ixtlán	ANMO-2174	
<i>G. cf liocephalus</i>	México: Nayarit: Compostela	ISZ-665	
<i>G. cf liocephalus</i>	México: Jalisco: Chamela	ROMX-14	
<i>Barisia herrerae</i>	México: Estado de México: 4 km E Ocuilan	MZFC-9580	
<i>B. imbricata imbricata</i>	México: Oaxaca: Peña Verde	MZFC-12545	
<i>B. i. imbricata</i>	México: Veracruz: Pico de Orizaba	AZR-315	
<i>B. i. ciliaris</i>	México: Querétaro: Pinal de Amoles	MZFC-9252	
<i>B. i. ciliaris</i>	México: Querétaro: Cadereyta	MZFC-8430	
<i>B. i. ciliaris</i>	México: Querétaro: Colón	MZFC-9402	
<i>B. i. jonesi</i>	México: Michoacán: Coalcomán	UGV-4116	
<i>B. i. planifrons</i>	México: Oaxaca: Yuvila	MZFC-12546	
<i>B. rudicollis</i>	México: Estado de México: Avándaro	MZFC-12541	
<i>Abronia aurita</i>	Guatemala: Huehuetenango: Peña Blanca	AJCP-29	K1
<i>A. campbelli</i>	Guatemala: Jalapa: La Pastoría	UTA-32003	A1
<i>A. campbelli</i>	Guatemala: Jalapa: La Pastoría	UTA-32022	A2
<i>A. campbelli</i>	Guatemala: Jalapa: Potrero Carrillo	JAC-18422	A3
<i>A. chiszari</i>	México: Veracruz: Los Tuxtlas	AZR-314	B1
<i>A. deppii</i>	México: Morelos		C1
<i>A. fimbriata</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Chirrucbiquim	UTA-38093	D1

<i>A. fuscolabialis</i>	México: Oaxaca: 2.5 km al W de Totontepec	ANMO-2300	E1
<i>A. graminea</i>	México: Oaxaca: Puerto de la Soledad	MZFC-4830	F1
<i>A. graminea</i>	México: Puebla: San Pablo Zoquitlán	ISZ-583	F2
<i>A. graminea</i>	México	NUM-Az0369	F3
<i>A. graminea</i>	México	NUM-Az0369	F4
<i>A. lythrochila</i>	México: Chiapas: Zinacantán	ISZ-sn-2	G1
<i>A. lythrochila</i>	México: Chiapas: Zinacantán	ISZ-sn-A	G2
<i>A. lythrochila</i>	México: Chiapas: Zinacantán	ISZ-sn-C	G3
<i>A. martindelcampoi</i>	México: Guerrero	SD-635	H1
<i>A. matudai</i>	Guatemala: San Marcos: Esquipulas Palo Gordo	UTA-40650	I1
<i>A. oaxacae</i>	México: Oaxaca: Santa María Yavesía	RVT-61	J1
<i>A. oaxacae</i>	México: Oaxaca: Santa María Yavesía	RVT-64	J2
<i>A. oaxacae</i>	México: Oaxaca: Santiago Comaltepec	UOGV-1749	J3
<i>A. oaxacae</i>	México: Oaxaca	RWB-7116	J4
<i>A. taeniata</i>	México: Puebla: Tlatlauquitepec	MZFC-19779	L1
<i>A. taeniata</i>	México: Puebla: Tlatlauquitepec	MZFC-19780	L2
<i>A. taeniata</i>	México: Puebla: Quimixtlán	ISZ-579	L3
<i>A. taeniata</i>	México: Hidalgo	MVZ-191072	L4
<i>Mesaspis gadovii gadovii</i>	México: Guerrero: Chilpancingo	IDF-54	M1
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero	JAC-22227	M2
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Filo del Caballo	JAC-22279	M3
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Omiltemi	MZFC-10206	M4
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec	MZFC-20368	M5
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec	MZFC-20369	M6
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec	MZFC-20370	M7
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec	MZFC-25080	M8
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec	MZFC-25081	M9
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec	MZFC-25082	M10
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Cerro Teotepec	MZFC-25084	M11
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Cerro Teotepec	MZFC-25086	M12
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: El Tejocote	ANMO-1318	M13
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: El Tejocote	ANMO-1319	M14
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: El Tejocote	ANMO-1320	M15
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: El Tejocote	ANMO-1321	M16
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Santa María Yucuhiti	ANMO-1962	M17
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Santa María Yucuhiti	ANMO-1963	M18
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Santa María Yucuhiti	ANMO-1964	M19
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Cuatro Venados	ISZ-592	M20
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Cuatro Venados	ISZ-593	M21
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: San Vicente Lauhixio	MVZ-164778	M22
<i>M. juarezi</i>	México: Oaxaca: Peña Verde	EBUAP-1782	N1
<i>M. juarezi</i>	México: Oaxaca: Peña Verde	EBUAP-1784	N2
<i>M. juarezi</i>	México: Oaxaca: Sierra de Juárez	JAC-19413	N3
<i>M. juarezi</i>	México: Oaxaca: Santiago Comaltepec	MZFC-15903	N4
<i>M. monticola</i>	Costa Rica	GK-2436	O1
<i>M. monticola</i>	Costa Rica: Villa Mills	MVZ-191064	O2
<i>M. monticola</i>	Costa Rica: Heredia: Braulio Carrillo	MVZ-206330	O3
<i>M. monticola</i>	Costa Rica: Heredia: Braulio Carrillo	MVZ-206333	O4
<i>M. monticola</i>	Costa Rica: Cartago: El Empalme	MVZ-207339	O5
<i>M. monticola</i>	Costa Rica: Vara Blanca	MVZ-207341	O6
<i>M. monticola</i>	Costa Rica: Cerro de la Muerte	UTA-41986	O7
<i>M. moreleti moreleti</i>	Guatemala: Quiché: 3.4 km N de Uspantán	MVZ-251540	Q1

<i>M. m. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Chilascó	UTA-38851	Q2
<i>M. m. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Chilascó	UTA-38852	Q3
<i>M. m. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Chilascó	UTA-38853	Q4
<i>M. m. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Chilascó	UTA-38861	Q5
<i>M. m. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Chelemhá	UTA-40099	Q6
<i>M. m. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Chelemhá	UTA-40103	Q7
<i>M. m. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Chelemhá	UTA-40104	Q8
<i>M. m. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: 1.5 km Chilascó	SMR-404	Q9
<i>M. m. moreleti</i>	Guatemala: El Progreso: Sierra de las Minas	SMR-624	Q10
<i>M. m. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Chelemhá	SMR-689	Q11
<i>M. m. fulvus</i>	Guatemala: Chimaltenango: Cerro Tecpan	MVZ-251465	P1
<i>M. m. fulvus</i>	Guatemala: Totonicapan: Paquix	MVZ-251520	P2
<i>M. m. fulvus</i>	Guatemala: Totonicapan: Volcán Zunil	UTA-42014	P3
<i>M. m. fulvus</i>	Guatemala: Totonicapan: Volcán Zunil	UTA-42015	P4
<i>M. m. fulvus</i>	Guatemala: Totonicapan: Ixtahuacan	SMR-294	P5
<i>M. m. fulvus</i>	Guatemala: Chimaltenango: Cerro Tecpan	CRVA-629	P6
<i>M. m. fulvus</i>	Guatemala: Quiché: Uspantán	UTA-41988	P7
<i>M. m. fulvus</i>	Guatemala: Quiché: Uspantán	UTA-41990	P8
<i>M. m. fulvus</i>	Guatemala: Quiché: al N de Uspantán	UTA-41994	P9
<i>M. m. rafaeli</i>	México: Chiapas: Cerro Mozotal	AMA-2155	R1
<i>M. m. rafaeli</i>	Guatemala: San Marcos: La Insula	MVZ-251498	R2
<i>M. m. rafaeli</i>	Guatemala: San Marcos: Caxaque	MVZ-251502	R3
<i>M. m. temporalis</i>	México: Chiapas: Cerro Tzontehuitz	AMA-2157	S1
<i>M. m. temporalis</i>	México: Chiapas: Cerro Huitepec	ISZ-sn-E	S2
<i>M. m. temporalis</i>	México: Chiapas: Solistahuacan	MZFC-22042	S3
<i>M. m. temporalis</i>	México: Chiapas: Tapalapa	MZFC-24523	S4
<i>M. m. temporalis</i>	México: Chiapas: Tapalapa	MZFC-24567	S5
<i>M. m. temporalis</i>	México: Chiapas: Aprox. 6.5 km W de San Cristóbal de las Casas	SMR-301	S6
<i>M. m. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Esquipulas Palo Gordo	UTA-38859	S7
<i>M. m. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Esquipulas Palo Gordo	UTA-38860	S8
<i>M. m. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Esquipulas Palo Gordo	UTA-40010	S9
<i>M. m. temporalis</i>	Guatemala: Huehuetenango: La Democracia	UTA-41603	S10
<i>M. m. temporalis</i>	Guatemala: Huehuetenango: La Democracia	UTA-41604	S11
<i>M. m. temporalis</i>	Guatemala: Huehuetenango: San Mateo Ixtatán	UTA-41615	S12
<i>M. m. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Esquipulas Palo Gordo	UTA-40027	S13
<i>M. m. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Esquipulas Palo Gordo	UTA-41585	S14
<i>M. m. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: El Güisayote	JHT-2729	T1
<i>M. m. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: El Güisayote	JHT-2732	T2
<i>M. m. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: El Güisayote	SMR-442	T3
<i>M. m. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: El Güisayote	SMR-539	T4
<i>M. m. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: Nueva Ocotepeque	UTA-46866	T5
<i>M. m. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: Nueva Ocotepeque	UTA-52245	T6
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: Captzin	MVZ-143469	U1
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: Captzin	MVZ-143471	U2
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: Todos Santos	MVZ-143472	U3
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: Santa Eulalia	MVZ-143480	U4
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: Santa Eulalia	MVZ-143484	U5

<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 11.4 km N de Santa Eulalia	MVZ-251477	U6
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 11.4 km N de Santa Eulalia	MVZ-251481	U7
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: San Juan Ixcoy	SMR-340	U8
<i>M. sp nov 2</i>	Honduras: Francisco Morazán: Montaña de Yoro	JHT-2045	V1
<i>M. sp nov 2</i>	Honduras: Francisco Morazán: Montaña de Yoro	JHT-2046	V2
<i>M. sp nov 2</i>	Honduras: Francisco Morazán: La Tigra	UTA-53230	V3
<i>M. sp nov 3</i>	Nicaragua: Jinotega: Cerro Kilambé	FLMNH-156197	W1
<i>M. sp nov 3</i>	Nicaragua: Jinotega: Cerro Kilambé	FLMNH-156198	W2
<i>M. cf moreleti salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: El Cusuco	FLMNH-147633	X1
<i>M. cf moreleti salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: El Cusuco	FLMNH-147634	X2
<i>M. cf moreleti salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: El Cusuco	FLMNH-147636	X3
<i>M. viridiflava</i>	México: Oaxaca: Llano de las Flores	FMQ-4128	Y1
<i>M. viridiflava</i>	México: Oaxaca: Santiago Comaltepec	ISZ-575	Y2
<i>M. viridiflava</i>	México: Oaxaca: Santiago Comaltepec	MVZ-191058	Y3
<i>M. viridiflava</i>	México: Oaxaca: Santiago Comaltepec	MZFC-15904	Y4
<i>M. viridiflava</i>	México: Oaxaca: Totontepec	MZFC-16074	Y5
<i>M. viridiflava</i>	México: Oaxaca: Santa María Yavesía	RVT-84	Y6
<i>M. viridiflava</i>	México: Oaxaca: Santa María Yavesía	RVT-100	Y7
<i>M. viridiflava</i>	México: Oaxaca: Totontepec	UTA-51934	Y8
<i>M. cf viridiflava</i>	México: Oaxaca: Cerro San Felipe	ISZ-576	Z1
<i>M. cf viridiflava</i>	México: Oaxaca: Cerro San Felipe	MVZ-191053	Z2
<i>M. cf viridiflava</i>	México: Oaxaca: Cerro San Felipe	MVZ-191054	Z3
<i>M. cf viridiflava</i>	México: Oaxaca: Cerro San Felipe	MVZ-191057	Z4

Anexo 2. Ejemplares examinados morfológicamente. Las subespecies de *M. gadovii* aparecen como tal, mientras que las subespecies de *M. moreleti* se nombran de acuerdo al arreglo taxonómico sugerido en el presente trabajo.

Taxón	Localidad	Voucher
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero	MZFC-10205
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero	MZFC-10206
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Chilpancingo: Tepoztepec	MZFC-2346 ser. 1
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Chilpancingo: Tepoztepec	MZFC-2346 ser. 2
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Chilpancingo: Tepoztepec	MZFC-2346 ser. 3
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Chilpancingo: Tepoztepec	MZFC-2346 ser. 4
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Chilpancingo: Tepoztepec	MZFC-2346 ser. 5
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Chilpancingo: 3 km N Omiltemi	MZFC-5052
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Chilpancingo: 2 km N Omiltemi	MZFC-10206
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Cerro Teotepec	MZFC-25084
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Cerro Teotepec	MZFC-25085
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Cerro Teotepec	MZFC-25086
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec: Ejido Tres Marías	MZFC-25080
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec: Ejido Tres Marías	MZFC-25081
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec: Ejido Tres Marías	MZFC-25082
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec: Ejido Tres Marías	MZFC-25083
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec: Ejido Tres Marías	MZFC-25091
<i>M. g. gadovii</i>	México: Guerrero: Malinaltepec: Ejido Tres Marías	MZFC-25092
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Santa María Sola: San Vicente Lachixio	MVZ-164778
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Chalcatongo de Hidalgo: Morelos	MZFC-13541
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Chalcatongo de Hidalgo: E de Morelos	MZFC-13542
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: San Mateo El Alto	MZFC-11143
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Santa María Yucuhuiti: Llano Grande	ANMO-1962
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Santa María Yucuhuiti: Llano Grande	ANMO-1963
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: Santa María Yucuhuiti: Llano Grande	ANMO-1964
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: La Nevería: San Pablo Cuatro Venados	ISZ-591
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: La Nevería: San Pablo Cuatro Venados	ISZ-592
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: La Nevería: San Pablo Cuatro Venados	ISZ-593
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: El Tejocote	MZFC-10551
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: El Tejocote	ANMO-1318
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: El Tejocote	ANMO-1319
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: El Tejocote	ANMO-1320
<i>M. g. levigata</i>	México: Oaxaca: El Tejocote	ANMO-1321
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: near Cáquipec Mines, 20 km E and 6 km S Cobán	MVZ-143467
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: edge of cloud forest, Rta. Nacional 5, 1.6-3.0 mi S (by road) Purulhá	MVZ-109365
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Totonicapán: just W of summit of Zunil Ridge, along Pan American Hwy.	MVZ-228782
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: near Cáquipec Mines, 20	MVZ-143465

	km E and 6 km S Cobán	
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Totonicapan: Maria Tecum Block, Rta. Nacional 1, 5 km N, 6 km E (by air) Nahuala	MVZ-109454
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Totonicapan: W summit of Zunil Ridge, along Pan American Hwy.	MVZ-150168
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Finca Quisis, Purulhá	MVZ-146503
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Cáquipec	UTA-19693
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Totonicapan: 9.5 km W Río Nahual bridge (= 26.0 km WSW Los Encuentros Atitlán turnoff)	UTA-23733
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Totonicapan: 9.5 km W Río Nahual bridge (= 26.0 km WSW Los Encuentros Atitlán turnoff)	UTA-23734
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Totonicapan: 9.5 km W Río Nahual bridge (= 26.0 km WSW Los Encuentros Atitlán turnoff)	UTA-23735
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: 4.7 km SW Miramundo	UTA-28918
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Progreso: San Agustín Acasaguastlán, Sierra de las Minas, S of Cerro Pinalón	UTA-28934
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Progreso: San Agustín Acasaguastlán, Sierra de las Minas, S of Cerro Pinalón	UTA-28935
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: 3.5 km E Miramundo	UTA-33156
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad	UTA-33157
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33158
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33159
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33160
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33161
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33162
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33163
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33164
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33165
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33166
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33167
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33168
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33169
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: La Soledad, on road up to Guatel Tower	UTA-33170
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Between Soledad Grande and Miramundo	UTA-33173
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Between Soledad Grande and Miramundo	UTA-33174
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Between Soledad Grande and Miramundo	UTA-33176

<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Between Soledad Grande and Miramundo	UTA-33177
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Between Soledad Grande and Miramundo	UTA-33178
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Between Soledad Grande and Miramundo	UTA-33179
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Between Soledad Grande and Miramundo	UTA-33180
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Between Soledad Grande and Miramundo	UTA-33181
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Soledad Grande, along road to Guatel Tower	UTA-33183
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Tower of Guatel	UTA-33189
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Tower of Guatel	UTA-33190
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Tower of Guatel	UTA-33191
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33193
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, tower of Guatel	UTA-33194
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, tower of Guatel	UTA-33195
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33649
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33650
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33651
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33652
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33653
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33654
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33655
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33656
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33657
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo, Guatel Tower	UTA-33658
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: San Pedro Carcha, Aldea Chirrucbiquim	UTA-33660
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Sierra de las Minas, Chilascó, Finca San Jorge	UTA-38851
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Sierra de las Minas, Chilascó (Pueblo) y Alrededores	UTA-38855
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Sierra de Xucaneb, Chelemhá	UTA-40104
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Sierra de Xucaneb, Chelemhá	UTA-40105
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Sierra de Xucaneb, Chelemhá	UTA-40106
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quiché: Uspantán, El Chimel, Colonia Patoja	UTA-41988
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quiché: Uspantán, Camino El Chimel	UTA-41989
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quiché: Uspantán, Cumbre El Chimel-San Pablo El Baldío (Lado Este)	UTA-41990
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quiché: Uspantán, El Chimel	UTA-41991
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quiché: Uspantán, El Chimel	UTA-41992
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quiché: Uspantán, El Chimel	UTA-41993
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quiché: 19.3 km N Uspantán, N of Aldea El Caracol	UTA-41994
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quezaltenango: N del Volcán Zunil	UTA-42014
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quezaltenango: N del Volcán Zunil	UTA-42015
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quezaltenango: N del Volcán Zunil	UTA-42016
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quezaltenango: N del Volcán Zunil	UTA-42017

<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Cerro Miramundo	UTA-46111
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: vicinity of La Unión Barrios	UTA-46757
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: vicinity of La Unión Barrios	UTA-46758
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo highlands, near Torre de Guatel	UTA-46880
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quezaltenango: Meseta Norte, Volcán Santa María	UTA-52240
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quiché: 12.8 mi N Uspantán y 2.8 mi N Aldea Caracol	UTA-52241
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo highlands, near Torre de Guatel	UTA-52242
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Jalapa: Miramundo highlands, near Torre de Guatel	UTA-52243
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Cáquipec	UTA-19696
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Cáquipec	UTA-19698
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Totonicapan: 34.4 km S Rio Pucal on Guatemala Hwy CA-1, or 46.9 km S Huehuetenango turn off	UTA-27445
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Montaña Yalijux, Chelemhá	UTA-27452
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Montaña Yalijux, Chelemhá	UTA-27453
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Vicinity of La Unión Barrios	UTA-30818
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Sierra de las Minas, Chilascó, Finca San Jorge	UTA-38862
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Quezaltenango: Near town of Quezaltenango	UTA-39803
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Finca San Jorge, 5 km ENE Chilascó	MVZ-160613
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Finca San Jorge, 5 km ENE Chilascó	MVZ-160611
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: near Cáquipec Mines, 20 km E and 6 km S Cobán	MVZ-143464
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Finca San Jorge, 5 km ENE Chilascó	MVZ-160610
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Finca San Jorge, 5 km ENE Chilascó	MVZ-160612
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Finca San Jorge, 5 km ENE Chilascó	MVZ-160614
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: near Cáquipec Mines, 20 km E and 6 km S Cobán	MVZ-143466
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: 4 km ENE Chilascó	MVZ-144538
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Plantación Santa Teresa, 7.7 km SSE Purulhá	UTA-6272
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Plantación Santa Teresa, 7.7 km SSE Purulhá	UTA-6273
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Plantación Santa Teresa, 7.7 km SSE Purulhá	UTA-6421
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Plantación Santa Teresa, 7.7 km SSE Purulhá	UTA-6423
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Plantación Santa Teresa, 7.7 km SSE Purulhá	UTA-6425
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Plantación Santa Teresa, 7.7 km SSE Purulhá	UTA-6426

<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Plantación Santa Teresa, 7.7 km SSE Purulhá	UTA-6428
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Plantación Santa Teresa, 7.7 km SSE Purulhá	UTA-6430
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Plantación Santa Teresa, 7.7 km SSE Purulhá	UTA-6500
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Cerro Quisis	UTA-6564
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Refugio Universitario para Quetzal Vuelta del Quetzal	UTA-7811
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Vicinity of La unión Barrios	UTA-7844
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Vicinity of La unión Barrios	UTA-7845
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Alta Verapaz: Cáuquec	UTA-19700
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Vuelta del Quetzal, 3.8 km SE Purulhá	UTA-19731
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Cerro Quisis, near la Unión Barrios	UTA-19732
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Cerro Quisis, near la Unión Barrios	UTA-19734
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Cerro Quisis, near la Unión Barrios	UTA-19733
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Vuelta del Quetzal, 3.8 km SE de Purulhá	UTA-19735
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Vuelta del Quetzal, 3.8 km SE de Purulhá	UTA-19737
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Vuelta del Quetzal, 3.8 km SE de Purulhá	UTA-19738
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Vuelta del Quetzal, 3.8 km SE de Purulhá	UTA-19736
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Cerro Quisis, near La Unión Barrios	UTA-19739
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Cerro Quisis, near La Unión Barrios	UTA-19740
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Vuelta del Quetzal, Biotopo Mario Dary	UTA-22112
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Near La Unión Barrios	UTA-28920
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Near La Unión Barrios	UTA-28921
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Near La Unión Barrios	UTA-28922
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Niño Perdido	UTA-28932
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Sierra de las Minas, Chilascó (Pueblo) y Alrededores	UTA-38852
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Sierra de las Minas, Chilascó (Pueblo) y Alrededores	UTA-38853
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Sierra de las Minas, Chilascó (Pueblo) y Alrededores	UTA-38856
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Sierra de las Minas, Chilascó (Pueblo) y Alrededores	UTA-38857
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: Sierra de las Minas, Chilascó, Finca San Jorge	UTA-38861
<i>M. moreleti</i>	Guatemala: Baja Verapaz: vicinity of La Unión Barrios	UTA-46756
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159517

<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Motozintla: Cerro Mozota	MVZ-191593
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159502
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Motozintla: Cerro Mozota	MVZ-193587
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Motozintla: Cerro Mozota	MVZ-191590
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Motozintla: Cerro Mozota	MVZ-191591
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159500
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159501
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159498
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Motozintla: Cerro Mozota	MVZ-191592
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159495
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159496
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159499
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159505
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159497
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159503
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159504
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Unión Juárez: cerca de Colonia Talquian, Volcán Tacaná	MVZ-159516
<i>M. rafaeli</i>	México: Chiapas: Motozintla: Cerro Mozota	MVZ-193586
<i>M. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: 20.1 km E de Nueva Ocotepeque	FLMNH-124828
<i>M. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: 20.1 km E de Nueva Ocotepeque	FLMNH-124829
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40276
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: Los Esesmiles	MVZ-40283
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: Los Esesmiles	MVZ-40285
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40298
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: Los Esesmiles	MVZ-40301
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: Los Esesmiles	MVZ-40302
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40274
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40280
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40296
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40277
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40297
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40275

<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40279
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: Los Esesmiles	MVZ-40282
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40289
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40293
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40295
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: Los Esesmiles	MVZ-40281
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40294
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40278
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40288
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40291
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: Los Esesmiles	MVZ-40284
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40292
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: Los Esesmiles	MVZ-40300
<i>M. salvadorensis</i>	El Salvador: Chalatenango: pendiente E de Los Esesmiles	MVZ-40273
<i>M. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: Carretera Nueva Ocotepeque - La Labor	UTA-46866
<i>M. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: Carretera Nueva Ocotepeque - La Labor	UTA-52245
<i>M. salvadorensis</i>	Honduras: Ocotepeque: Carretera Nueva Ocotepeque- La Labor	UTA-46867
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Quezaltenango: 2.4 mi S Las Nubes, entre San Martín y Colomba	MVZ-104163
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Carretera Rta. Nacional 1, 9.5 km W San Marcos	MVZ-117098
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: 1.0 km N El Rincón	MVZ-117111
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Carretera Rta. Nacional 1, 14 km W San Marcos	MVZ-113671
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Quezaltenango: Finca Lorena, entre San Martín y Colomba	MVZ-104164
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104066
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104067
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104069
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104070
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Huehuetenango: 2 km NW Barillas	MVZ-143478
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104071

<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: Chamula: 11.1 mi N San Cristóbal de Las Casas	MVZ-109487
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Orilla W de El Rincón	MVZ-140641
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: Rayón: 5.3 km S Rayón	MVZ-191060
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104072
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Orilla W de El Rincón	MVZ-140639
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104121
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: 2 km N (en línea recta) San Marcos	MVZ-104122
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Carretera Rta. Nacional 1, 10.5 km W San Marcos	MVZ-104168
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104075
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: 1.0 km N (en línea recta) El Rincón	MVZ-117109
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104065
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104068
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104076
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: 1.0 km N (en línea recta) El Rincón	MVZ-117112
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Huehuetenango: 3 km NNW San Mateo Ixtatán	MVZ-160619
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104074
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: 1.0 km N (en línea recta) El Rincón	MVZ-117110
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: Zinacantán: 10 km W San Cristóbal de Las Casas	MVZ-161794
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Orilla W El Rincón	MVZ-140640
<i>M. temporalis</i>	México: Chiapas: San Cristóbal de las Casas: Paraje Chamula, Mukinha, 8 mi ENE en línea recta de San Cristóbal de Las Casas	MVZ-104073
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: 1.0 km N (en línea recta) El Rincón	MVZ-117107
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Quiché: 3.0 km SSE Chichicastenango, valle entre Paxot y Camanibal	UTA-19691
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Quiché: 3.0 km SSE Chichicastenango, valle entre Paxot y Camanibal	UTA-19692
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Finca Ínsula, 2-2.5 km W (en línea recta) El Rincón	MVZ-104169
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Quiché: 6.7 mi S Nebaj	MVZ-109384
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: 2 km W (en línea recta) El Rincón	MVZ-109460

<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Huehuetenango: 2 km NW Barillas	MVZ-143477
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Quiche: Cordillera de Los Cuchumatanes, 3.5 km NW (en línea recta) Uspantán	MVZ-160731
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: 1.0 km N (en línea recta) El Rincón	MVZ-117097
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Entre Palo Gordo y La Fraternidad	MVZ-117100
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Finca Ínsula, 2-2.5 km W (en línea recta) El Rincón	MVZ-104170
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Entre Palo Gordo y La Fraternidad	MVZ-117099
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Entre Palo Gordo y La Fraternidad	MVZ-117102
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Quiche: Cordillera de Los Cuchumatanes, 3.5 km NW (en línea recta) Uspantán	MVZ-160728
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Quiche: Cordillera de Los Cuchumatanes, 3.5 km NW (en línea recta) Uspantán	MVZ-160729
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Entre Palo Gordo y La Fraternidad	MVZ-117104
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Entre Palo Gordo y La Fraternidad	MVZ-117106
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: 2.5 km S San Marcos	MVZ-109344
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Huehuetenango: 1.5 km NE Peña Blanca, Montañas de Cuilco	MVZ-143486
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Quiche: Cordillera de Los Cuchumatanes, 3.5 km NW (en línea recta) Uspantán	MVZ-160730
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: Quiche: 5 km S (en línea recta) Nebaj	MVZ-143463
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Entre Palo Gordo y La Fraternidad	MVZ-117103
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: 14.1 km W San Marcos	MVZ-109411
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Entre Palo Gordo y La Fraternidad	MVZ-117101
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Esquipulas Palo Gordo: Aldea La Fraternidad, Finca La Esperanza	UTA-40026
<i>M. temporalis</i>	Guatemala: San Marcos: Esquipulas Palo Gordo: Aldea La Fraternidad, Finca La Esperanza	UTA-41587
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 3 km NNW San Mateo Ixtatán	MVZ-160616
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 3 km NNW San Mateo Ixtatán	MVZ-160622
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 2-5 km W San Mateo Ixtatán	MVZ-160623
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 6 km WSW San Mateo Ixtatán	MVZ-160626
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 50 km N Huehuetenango	MVZ-140635
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 37 km N Huehuetenango	MVZ-113669
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 13.6 mi N Santa Eulalia, carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-143480
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 6 km WSW San Mateo Ixtatán	MVZ-160625
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 5 km W San Mateo Ixtatán	MVZ-171567
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 37 km N Huehuetenango	MVZ-113670
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 13.6 mi N Santa Eulalia,	MVZ-143485

	carretera Huehuetenango-Barillas	
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 3 km NNW San Mateo Ixtatán	MVZ-160617
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 4 km W San Mateo Ixtatán	MVZ-171562
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 2 km W San Mateo Ixtatán	MVZ-171564
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 2 km W San Mateo Ixtatán	MVZ-171565
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: km 311, arroyo debajo de Captzin, carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-143469
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: Cordillera de los Cuchumatanes, 4.5 km E Todos Santos en carretera Todos Santos-Paquix	MVZ-143472
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: Carretera Paquix-Todos Santos, 3 km S y 5 km E (en línea recta) Todos Santos	MVZ-109464
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 7.4 mi SW San Juan Ixcoy	MVZ-109467
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 13.6 mi N Santa Eulalia, carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-143483
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 3 km NNW San Mateo Ixtatán	MVZ-160615
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 6 km WSW San Mateo Ixtatán	MVZ-160627
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 50 km N Huehuetenango	MVZ-140631
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 50 km N Huehuetenango	MVZ-140637
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: km 311, arroyo debajo de Captzin, carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-143479
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 50 km N Huehuetenango	MVZ-140632
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 2 km W San Mateo Ixtatán	MVZ-171566
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: km 311, arroyo debajo de Captzin, carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-143470
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: Finca Chiblac, 10 km NE Barillas	MVZ-134701
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 50 km N Huehuetenango	MVZ-140630
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: Cordillera de los Cuchumatanes, 4.5 km E Todos Santos en carretera Todos Santos-Paquix	MVZ-143474
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 13.6 mi N Santa Eulalia, carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-143481
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: cerca del km 197 de la carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-131721
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 3 km NNW San Mateo Ixtatán	MVZ-160618
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 6 km W San Mateo Ixtatán	MVZ-171559
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: cerca del km 197 de la carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-131722
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 3 km NNW San Mateo Ixtatán	MVZ-160620
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 3 km NNW San Mateo Ixtatán	MVZ-160621
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 4 km W San Mateo Ixtatán	MVZ-171560

<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: Cordillera de los Cuchumatanes, 4.5 km E Todos Santos en carretera Todos Santos-Paquix	MVZ-143473
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 7.4 mi SW San Juan Ixcoy	MVZ-109468
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 13.6 mi N Santa Eulalia, carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-143482
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 13.6 mi N Santa Eulalia, carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-143484
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: cerca del km 197 de la carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-131723
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 2-5 km W San Mateo Ixtatán	MVZ-160624
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: 4 km W San Mateo Ixtatán	MVZ-171561
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: km 311, arroyo debajo de Captzin, carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-143468
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Huehuetenango: km 311, arroyo debajo de Captzin, carretera Huehuetenango-Barillas	MVZ-143471
<i>M. sp nov 1</i>	Guatemala: Solola: María Tecumblock, 34 km E Quezaltenango	MVZ-109385
<i>M. sp nov 2</i>	Honduras: Francisco Morazán: San Juancito	FLMNH-124827
<i>M. sp nov 2</i>	Honduras: Francisco Morazán: La Tigra	UTA-53230
<i>M. sp nov 2</i>	Honduras: Francisco Morazán: Parque Nacional La Tigra	UTA-53231
<i>M. sp nov 2</i>	Honduras: Francisco Morazán: Parque Nacional La Tigra	UTA-53232
<i>M. sp nov 2</i>	Honduras: Francisco Morazán: Parque Nacional La Tigra	UTA-53233
<i>M. sp nov 3</i>	Nicaragua: Jinotega: Reserva Natural Cerro Kilambé	FLMNH-156197
<i>M. sp nov 3</i>	Nicaragua: Jinotega: Reserva Natural Cerro Kilambé	FLMNH-156198
<i>M. sp nov 3</i>	Nicaragua: Jinotega: Reserva Natural Cerro Kilambé	FLMNH-156199
<i>M. sp nov 3</i>	Nicaragua: Depto. Jinotega: Santa María de Ostuma	MVZ-203676
<i>M. cf salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: Parque Nacional El Cusuco, Bosque Enano	FLMNH-144727
<i>M. cf salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: Parque Nacional El Cusuco	FLMNH-144734
<i>M. cf salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: Parque Nacional El Cusuco	FLMNH-144735
<i>M. cf salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: Parque Nacional El Cusuco, Cerro Jilincó	FLMNH-147632
<i>M. cf salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: Parque Nacional El Cusuco, Cerro Jilincó	FLMNH-147633
<i>M. cf salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: Parque Nacional El Cusuco, Quebrada de Cantiles	FLMNH-147634
<i>M. cf salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: Parque Nacional El Cusuco, Cerro Cusuco	FLMNH-147635
<i>M. cf salvadorensis</i>	Honduras: Cortés: Parque Nacional El Cusuco, Quebrada de Cantiles	FLMNH-147636

Anexo 3. Caracteres morfológicos evaluados para las subespecies *M. g. gadovii* y *M. g. levigata*. Los números se refieren a los caracteres y las letras a los estados de carácter.

1.- Contacto entre las escamas loreal anterior y cantal anterior:

- a) Presente.
- b) Ausente, debido al contacto entre las escamas postnasal superior y loreal posterior.
- c) En los casos en los que hubo presencia de contacto de un lado y ausencia del otro se registró la condición “ambos”.

2.- Grado de aquillamiento en las escamas del dorso del cuerpo:

- a) Escamas fuertemente quilladas.
- b) Escamas débilmente quilladas.
- c) Escamas lisas.

3.- Grado de aquillamiento en las escamas del cuello:

- a) Escamas fuertemente quilladas.
- b) Escamas débilmente quilladas.
- c) Ausencia de quillas, escamas lisas.

4.- Color de las manchas en el vientre:

- a) Negro.
- b) Marrón.
- c) Gris.

5.- Número de hileras longitudinales de escamas dorsales entre los pliegues laterales al nivel de la mitad del cuerpo. Las hileras cercanas al pliegue lateral sólo se contaron si estaban compuestas por escamas cuadrangulares de tamaño similar entre sí; si en una hilera se encontraban lo que parecían ser una o más escamas divididas en dos se optó por no contar la hilera.

6.- Número de hileras transversales de escamas dorsales entre la escama interoccipital y el nivel de la cloaca.

7.- Escama postrostral.

- a) Presente.
- b) Ausente.

Anexo 4. Caracteres morfológicos evaluados para las subespecies de *M. moreleti*. Los números se refieren a los caracteres y las letras a los estados de carácter.

1.- Escamas postnasales:

- a) En contacto entre sí.
- b) Separadas por el contacto entre las escamas loreal y nasal.
- c) Los dos estados de carácter previos.
- d) Con una o tres postnasales.

2.- Temporal primaria inferior:

- a) En contacto con una temporal secundaria.
- b) En contacto con dos temporales secundarias.
- c) Los dos estados de carácter previos.

3.- Escamas prefrontales:

- a) Presentes.
- b) Ausentes.
- c) Los dos estados de carácter previos.

4.- Escama loreal posterior y escamas supralabiales:

- a) En contacto.
- b) Separadas
- c) Los dos estados de carácter previos.
- d) Ausencia de escama loreal posterior.

5.- Primera escama superciliar y escama prefrontal:

- a) En contacto.
- b) Separadas.
- c) Los dos estados de carácter previos.
- d) Ausencia de escama prefrontal.

6.- Escama frontonasal y escama frontal:

- a) En contacto.
- b) Separadas.
- c) Ausencia de escama frontonasal.

- 7.- Número de hileras transversales de escamas dorsales desde la escama interparietal hasta el nivel de la cloaca.
- 8.- Escama sublabial anterior en contacto con:
- a) La primera infralabial.
 - b) Primera y segunda infralabiales.
 - c) Segunda infralabial.
 - d) Segunda y tercera infralabiales.
 - e) Tercera infralabial.
 - f) Tercera y cuarta infralabiales.
 - g) Cuarta infralabial o más.
- 9.- Número de hileras longitudinales de escamas dorsales entre los pliegues laterales al nivel de la mitad del cuerpo. Las hileras cercanas al pliegue lateral sólo se contaron si estaban compuestas por escamas cuadrangulares de tamaño similar entre sí; si en una hilera se encontraban lo que parecían ser una o más escamas divididas en dos se optó por no contar la hilera.
- 10.- Escama cantoloreal:
- a) Presente.
 - b) Ausente.
 - c) Los dos estados de carácter previos.
- 11.- Número de escamas cantales. Se tomaron en cuenta ambos lados de la cabeza.
- 12.- Número de escamas loreales. Se tomaron en cuenta ambos lados de la cabeza.
- 13.- Longitud de la primera superciliar en relación a la de la última superciliar:
- a) Más larga (casi el doble o el doble).
 - b) Igual.
 - c) Los dos estados de carácter previos.
- 14.- Número de supraoculares laterales. Se tomaron en cuenta ambos lados de la cabeza.
- 15.- Escama supranasal:
- a) Presente.
 - b) Ausente.
 - c) Los dos estados de carácter previos.
- 16.- Escama supranasal:

- a) Expandida.
 - b) No expandida.
 - c) Los dos estados de carácter previos.
- 17.- Bolsa dérmica (dermal pocket) en el cuello:
- a) Presente.
 - b) Ausente.
- 18.- Marca en forma de V en el mentón:
- a) Presente.
 - b) Ausente.
- 19.- Número de escamas suboculares. Se tomaron en cuenta ambos lados de la cabeza.
- 20.- Número de escamas supralabiales. Se tomaron en cuenta ambos lados de la cabeza.
- 21.- Número de escamas infralabiales. Se tomaron en cuenta ambos lados de la cabeza.
- 22.- Número de escamas superciliares. Se tomaron en cuenta ambos lados de la cabeza.
- 23.- Número de escamas medioventrales entre los niveles de la axila y la ingle.

Anexo 5. Distancias génicas intra-específicas para las especies, subespecies o poblaciones pertenecientes a los géneros *Mesaspis* y *Abronia*.

Taxón	Distancia génica %
<i>Abronia aurita</i>	n/c
<i>Abronia campbelli</i>	0
<i>Abronia chiszari</i>	n/c
<i>Abronia deppii</i>	n/c
<i>Abronia fimbriata</i>	n/c
<i>Abronia fuscolabialis</i>	n/c
<i>Abronia graminea</i>	3.6327
<i>Abronia lythrochila</i>	0
<i>Abronia martindelcampoi</i>	n/c
<i>Abronia matudai</i>	n/c
<i>Abronia oaxacae</i>	0.6795
<i>Abronia taeniata</i>	2.4569
<i>Mesaspis g. gadovii</i>	0.8213
<i>Mesaspis g. levigata</i>	0.9963
<i>Mesaspis juarezi</i>	0.2816
<i>Mesaspis monticola</i>	0.6254
<i>Mesaspis moreleti</i>	0.2812
<i>Mesaspis rafaeli</i>	0.4796
<i>Mesaspis salvadorensis</i>	0.2236
<i>Mesaspis cf salvadorensis</i>	0.1597
<i>Mesaspis temporalis</i>	0.5221
<i>Mesaspis viridiflava</i>	0.8039
<i>Mesaspis cf viridiflava</i>	0.0599
<i>Mesaspis sp nov 1</i>	0.1539
<i>Mesaspis sp nov 2</i>	0.7186
<i>Mesaspis sp nov 3</i>	0.1198

Anexo 6. Distancias genéticas inter-específicas para las especies, subespecies o poblaciones pertenecientes a los géneros *Mesaspis* y *Abronia*. Donde: A = *Abronia taeniata*, B = *Abronia graminea*, C = *Abronia fuscolabialis*, D = *Abronia oaxaca*, E = *Abronia chiszari*, F = *Abronia deppii*, G = *Abronia martindelcampoi*, H = *Abronia fimbriata*, I = *Abronia matudai*, J = *Abronia lythrochila*, K = *Abronia campbelli*, L = *Abronia aurita*, M = *Mesaspis g. gadovii*, N = *Mesaspis g. levigata*, O = *Mesaspis viridiflava*, P = *Mesaspis cf viridiflava*, Q = *Mesaspis juarezi*, R = *Mesaspis temporalis*, S = *Mesaspis sp nov 1*, T = *Mesaspis moreleti*, U = *Mesaspis rafaeli*, V = *Mesaspis salvadorensis*, W = *Mesaspis cf salvadorensis*, X = *Mesaspis sp nov 2*, Y = *Mesaspis sp nov 3*, Z = *Mesaspis monticola*.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
A																				
B	5.41																			
C	8.27	8.47																		
D	10.57	11.86	12.50																	
E	10.46	11.51	11.88	9.85																
F	12.09	12.04	13.69	11.78	12.72															
G	11.69	11.66	13.31	10.92	12.03	1.44														
H	13.21	14.49	13.93	12.20	12.86	13.22	13.82													
I	13.06	15.07	14.53	12.47	12.04	14.68	14.06	6.86												
J	12.88	14.22	13.17	12.05	12.15	14.29	13.55	3.96	6.24											
K	13.12	14.28	13.41	12.08	12.15	14.41	13.43	6.48	5.04	5.51										
L	12.99	14.22	13.65	12.08	11.74	14.27	13.31	6.36	4.80	5.03	2.39									
M	11.57	11.71	13.17	10.85	12.06	12.87	12.44	12.72	12.82	11.94	11.89	12.36								
N	11.96	11.97	13.33	10.84	12.18	12.75	12.29	12.83	12.96	12.27	12.13	12.51	1.58							
O	11.94	13.11	13.03	11.24	13.87	14.29	13.16	14.18	14.16	13.45	13.12	12.99	13.04	13.25						
P	12.41	13.49	14.66	12.26	14.34	15.05	13.96	14.69	14.57	13.69	13.34	13.58	14.22	14.37	5.15					
Q	7.91	9.17	9.32	10.84	11.16	12.45	12.17	13.95	14.59	13.14	13.99	13.87	12.24	12.78	13.20	14.85				
R	11.93	13.64	14.05	11.89	12.13	13.99	13.44	11.69	10.69	11.43	11.36	11.14	12.93	13.08	13.49	14.23	11.90			
S	12.67	13.97	13.55	12.71	12.09	14.42	13.56	12.07	11.71	10.72	10.48	10.48	12.77	13.08	13.97	13.73	13.65	11.25		
T	12.77	14.14	13.37	12.57	12.29	13.78	12.95	12.45	11.65	11.82	10.88	10.98	13.19	13.25	12.87	12.92	13.08	10.33	4.16	
U	13.25	14.08	13.67	13.29	12.73	14.54	13.69	12.09	12.02	11.07	10.59	10.95	13.60	13.74	13.10	13.29	14.29	11.38	4.45	4.74
V	11.38	12.90	13.33	10.95	11.65	13.97	13.21	11.20	10.12	10.82	10.82	10.58	12.54	12.67	13.32	13.62	11.79	3.09	10.63	10.06
W	11.43	13.04	13.37	11.23	11.69	14.01	13.27	11.24	10.16	10.86	10.86	10.62	12.52	12.72	13.28	13.82	11.84	3.05	10.68	10.26
X	10.86	12.75	13.09	11.53	11.69	13.29	12.91	11.12	10.88	10.66	10.74	10.26	12.05	12.53	12.65	13.02	11.68	6.04	9.12	8.86
Y	10.84	12.31	12.99	11.57	11.81	13.87	13.49	11.59	11.83	11.79	11.79	11.56	12.45	12.79	12.83	13.64	11.34	5.76	10.42	10.11
Z	13.14	14.32	14.33	12.06	12.71	13.05	12.66	11.76	11.72	11.48	11.07	11.52	11.97	12.07	14.38	14.29	13.37	8.36	10.19	10.61

Anexo 6. Continuación...

	U	V	W	X	Y
A					
B					
C					
D					
E					
F					
G					
H					
I					
J					
K					
L					
M					
N					
O					
P					
Q					
R					
S					
T					
U					
V	10.59				
W	10.63	0.44			
X	10.11	5.99	5.95		
Y	10.89	6.05	6.01	3.69	
Z	10.59	8.16	8.12	7.32	7.52