



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Variación ecomorfológica en la serpiente  
*Pituophis deppei* (Squamata: Colubridae)**

Tesis para obtener el título de  
Maestro en Ciencias Biológicas

PRESENTA

Biól. Luis Fernando Hidalgo Licona

ASESOR

M. en C. María Guadalupe Gutiérrez Mayen



Octubre 2019


## DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD Y DE NO PLAGIO

Yo, **Luis Fernando Hidalgo Licona**, con matrícula **217470720**, alumno de posgrado de la **Maestría en Ciencias Biológicas** de la **Benemérita Universidad Autónoma de Puebla**, autor de la Tesis titulada: "**Variación ecomorfológica en la serpiente *Pituophis deppei* (Squamata: Colubridae)**" DECLARO QUE:

1. El presente trabajo de investigación, tema de la tesis presentada para la obtención del grado **Maestro en Ciencias Biológicas** es original, siendo resultado de mi trabajo personal, el cual no he copiado de otro trabajo de investigación, ni utilizado ideas, fórmulas, ni citas completas "stricto sensu"; así como ilustraciones diversas, sacadas de cualquier tesis, obra, artículo, memoria, etc., (en versión digital o impresa). Caso contrario, menciono de forma clara y exacta su origen o autor, tanto en el cuerpo del texto, figuras, cuadros, tablas u otros que tengan derechos de autor.

2. Declaro que el trabajo de investigación que pongo en consideración para evaluación no ha sido presentado anteriormente para obtener algún grado académico o título, ni ha sido publicado en sitio alguno. Soy consciente de que el hecho de no respetar los derechos de autor y hacer plagio, es objeto de sanciones universitarias y/o legales, por lo que asumo cualquier responsabilidad que pudiera derivarse de irregularidades en la tesis, así como de los derechos sobre la obra presentada. Asimismo, me hago responsable ante la universidad o terceros, de cualquier irregularidad o daño que pudiera ocasionar, por el incumplimiento de lo declarado. De identificarse falsificación, plagio, fraude, o que el trabajo de investigación haya sido publicado anteriormente; asumo las consecuencias y sanciones que de mi acción se deriven, responsabilizándome por todas las cargas pecuniarias o legales que se deriven de ello sometiéndome a la normas establecidas y vigentes de la BUAP.

H. Puebla de Zaragoza a 24 de septiembre del 2019

  
Luis Fernando Hidalgo Licona

H. Puebla de Z. a 25 de septiembre de 2019

Asunto: Voto Aprobatorio

Comité Académico del Posgrado  
Maestría en Ciencias Biológicas  
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla  
PRESENTE

Por medio de la presente se hace constar que se revisó y aprobó la tesis titulada:

**"Variación ecomorfológica en la serpiente *Pituophis deppei* (Squamata: Colubridae)"**

Que presenta el estudiante Luis Fernando Hidalgo Licona con número de matrícula 217470720, aspirante al grado de **Maestro en Ciencias Biológicas**, de la Línea de Generación y Aplicación del Conocimiento: **"Ecología y Aprovechamiento de Recursos Bióticos"**, notificamos que la tesis reúne los requisitos y se aprueba para su réplica oral en el examen de grado.

Por lo tanto, emitimos los **VOTOS APROBATORIOS** como miembros del **Comité de Jurado de Examen de Grado** como a continuación se indica:

Tutor Interno: Dr. Juan Héctor García Chávez

Tutor Externo: Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez

Revisor: M. en C. Uri Omar García Vázquez

Agradecemos de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca número 850195, recibida durante mis estudios de maestría y que permitieron mi formación como maestro en ciencia biológicas.

A la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (VIEP-BUAP), por el apoyo y financiamiento para estancias y congresos a lo largo de la maestría.

A la Maestría en Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (MCB-BUAP) les agradezco todo el apoyo y orientación brindada a lo largo de mis estudios de maestría.

Expreso mi profundo agradecimiento a mi tutora de tesis, la M. en C. Ma. Guadalupe Gutiérrez Mayen, por la instrucción, disposición, colaboración y orientación, estaré siempre agradecido con usted por brindarme la oportunidad de trabajar bajo su dirección y contagiarme con ese amor por la herpetología que tanto la caracteriza.

A los miembros de mi jurado, el Dr. Juan Héctor García Chávez, el Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez y al M. en C. Uri Omar García Vázquez por todo su tiempo, comentarios, correcciones y sugerencias que ayudaron a enriquecer y formar este proyecto.

Al Dr. Cesar Sandoval por todo su apoyo, orientación y disposición a lo largo de mi formación académica.

A la Dra. Palestina Fiore por su disposición, ayuda y consejos a lo largo de mi formación académica.

A los académicos y curadores que me permitieron visitar y revisar los ejemplares utilizados para este trabajo, Dr. David Lazcano, Dr. Aurelio Bautista, Dra. Irene Goyenechea, Dr. Uriel Hernández, Dr. Jesús Sígala, M. en C. Edmundo Pérez, Dra. Leticia Ochoa, Dr. Adrián Nieto, M. en C. Héctor Elisa, Dr. Oscar Flores, Dr. Víctor Reynoso y al M. en C. Gustavo Quintero.

Al Dr. Jorge Chollet por su amabilidad, orientación, apoyo, asesoría y disposición en la elaboración de este proyecto.

A Coni por estar a mi lado durante todos estos años, en las buenas, en las malas y en las peores, siendo siempre mi confidente, mi amiga y compañera de vida.

A mis colegas Ernesto, Chuy, Iván, Gabo, Ale, Nava, Christian y todos los que me falten mencionar por mi mala memoria.

A mis amigos de toda la vida Weppa, Esteffa, Itzel, Jimmy, Jiovanna, Gil, Tony, Ruben, Ricky, Montse Marco y el otro Marco.

A mi madre, un logro más del que eres parte, por ser guía y fortaleza a lo largo de toda mi vida.

A Larry por su ayuda y amor incondicional, te debo tanto y en tan poco tiempo te has convertido en parte de la familia.

A mi hermano, por estar ahí incondicionalmente y por ser un pilar en mi vida.

A mi abuela por el inmenso amor que mantiene unida a la familia, por su ayuda y disposición.

A mis tíos Mimi, Malu, Gaby, Pedro, Jaime, Jaqueline y Ana, por ser figuras de amor y fuerza en mi vida.

A mis primos Mauricio, Ximena, Paloma, Zianya, Justine, Natalia, Mariana y Andrea, porque su amor tan puro me alegra y reconforta el corazón.

Pero sobre todo quiero agradecer y dedicar este trabajo a mi abuelo Regino Licon. Lamento tanto que no estés aquí, siempre fuiste, eres y serás parte de mi vida y mis logros, me enseñaste a vivir con dignidad y firmeza y aun cuando el camino se tornó difícil a lo largo de este proyecto, tu recuerdo fue lo único que me impulso a continuar hasta el final. Es por ti que estoy aquí y que he logrado convertirme en lo que soy y aunque ya no estés a mi lado y tu ausencia oprima mi corazón, siempre estarás en mis pensamientos, en cada paso que dé, en cada logro que obtenga, en cada otoño y en cada momento, siempre te estaré eternamente agradecido.

<b>CONTENIDO</b>	<b>PÁGINA</b>
<b>RESUMEN.....</b>	<b>1</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>2</b>
<b>ANTECEDENTES.....</b>	<b>4</b>
<b>JUSTIFICACIÓN.....</b>	<b>8</b>
<b>HIPÓTESIS.....</b>	<b>9</b>
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>9</b>
• Objetivo general	
• Objetivos particulares	
<b>MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>10</b>
• Descripción de la especie	
• Modelado de nicho ecológico	
• Toma de datos	
• Morfometría lineal	
• Morfometría geométrica	
• Escutelación	
• Patrón de manchas negras	
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>23</b>
<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>35</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>46</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>47</b>
<b>ANEXOS .....</b>	<b>67</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura. 1.</b> Mapa de las cuatro provincias biogeográficas que abarcan la distribución de <i>Pituophis deppei</i> acorde a Arriaga <i>et al.</i> (1997) .....	<b>6</b>
<b>Figura. 2.</b> Mapa de distribución de <i>Pituophis deppei deppei</i> y <i>Pituophis deppei jani</i> .....	<b>12</b>
<b>Figura 3.</b> Variables de morfometría lineal en vista lateral (A) y dorsal (B) .....	<b>17</b>
<b>Figura 4.</b> Vista dorsal de la cabeza con los 28 landmarks utilizados, señalados en color amarillo.....	<b>18</b>
<b>Figura 5.</b> Escutelación de la cabeza en vista lateral (A), dorsal (B) y ventral(C) .....	<b>20-21</b>
<b>Figura. 6.</b> Predicción de nicho ecológico para las provincias biogeográficas del Altiplano Mexicano (A), Faja Volcánica Transmexicana (B), Sierra Madre Occidental (C) y Sierra Madre Oriental (D). .....	<b>25</b>
<b>Figura. 7.</b> Sobreposición de las predicciones de nicho ecológico para cada una de las provincias biogeográficas que abarcan la distribución de <i>Pituophis deppei</i> .....	<b>26</b>
<b>Figura 8.</b> PCA de morfometría geométrica de las cuatro provincias biogeográficas, Altiplano Mexicano (AM), Faja Volcánica Transmexicana (FVTM), Sierra Madre Occidental (SMOC) y Sierra Madre Oriental (SMOR).....	<b>30</b>
<b>Figura 9.</b> Variación en la forma de las escamas de la cabeza en vista dorsal del Altiplano Mexicano (A), Faja Volcánica Transmexicana (B), Sierra Madre Occidental (C) y Sierra Madre Oriental (D) y la superposición de las mismas (E).....	<b>31</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

**Cuadro 1.** Resultados del análisis de sobre posición de nicho ecológico mediante el índice  $D$  de Schoener.  
.....**24**

**Cuadro 2.** Resultados de las variables de morfometría lineal analizadas mediante ANCOVA entre las cuatro provincias biogeográficas de *Pituophis deppei*. Los caracteres señalados con un \* indica aquellos que fueron significativamente diferentes entre cada provincia. La columna de SC (Provincia) indican la suma de cuadrados con el porcentaje de variación explicada atribuible a las provincias biogeográficas (factores fijos), respecto al porcentaje de variación atribuible a SC (Error) (factores aleatorios).  
.....**27**

**Cuadro 3.** Valores de media y desviación estándar (SD) de cada una de las variables analizadas mediante morfometría lineal, escutelación y patrón de manchas negras entre las cuatro provincias de *Pituophis deppei*, los caracteres señalados con un \* indican aquellos que fueron significativamente diferentes entre cada provincia.....**28**

**Cuadro 4.** Cuadro de devianza donde se muestran los resultados obtenidos mediante MLG de cada una de las variables de escutelación y patrón de manchas negras entre las cuatro provincias de *Pituophis deppei*. Los caracteres señalados con un \* indican aquellos que fueron significativamente diferentes entre cada provincia. La columna de  $\chi^2$  (Provincia) indican el porcentaje de variación explicada atribuible a las provincias biogeográficas (factores fijos), respecto al porcentaje de variación atribuible a  $\chi^2$ (Error) (factores aleatorios).....**32**

## INDICE DE ANEXOS

### Anexo 1

**Cuadro A.** Listado de las 28 variables bioclimáticas consideradas para este trabajo. Las variables señaladas con un \* son las que se emplearon para la elaboración de los modelos de nicho ecológico de cada una de las provincias.....**67**

**Figura B.** Pruebas de similitud de nicho ecológico entre provincia biogeográfica. Valores de sobre posición de nicho (flecha roja) en comparación con los modelos nulos (D). .....**68**

**Figura C.** Pruebas de similitud de nicho ecológico entre provincia biogeográfica. Valores de sobre posición de nicho (flecha roja) en comparación con los modelos nulos (I). .....**69**

### Anexo 2

**Figura A.** Dendrograma donde se muestran las diferencias morfológicas evidenciadas en los 3 ejes del CVA, donde los vectores indican la dirección de los cambios morfológicos para cada una de estos. ....**70**

**Figura B.** Gradillas de deformación para las escamas de la cabeza en vista dorsal del Altiplano Mexicano (a), Faja Volcánica Transmexicana (b), Sierra Madre Occidental (c) y Sierra Madre Oriental (d), donde los vectores indican la dirección de los cambios morfológicos para cada una de estas. ....**71**

### Anexo 3

**Cuadro A.** Resultados de regresiones lineales y regresiones de Kernel por cada variable morfológica, los \* señalan a aquellas que presentaron una relación significativa con las variables ambientales. ....**72**

**Figura A.** Regresiones lineales entre el largo de la cola y las variables de Longitud (A), latitud (B), cobertura de herbáceas (C) y cobertura de arbustos (D).....**73**

**Figura B.** Regresiones de Kernel entre los bordes infralabiales y las variables de temperatura (A), latitud (B), altitud (C), longitud (D), aridez (E) y precipitación (F).  
.....74

**Figura C.** Regresiones de Kernel entre los bordes supralabiales y las variables de longitud (A), latitud (B), temperatura (C), altitud (D), evapotranspiración (E) y aridez (F).....75

**Figura D.** Regresiones de Kernel entre las manchas dorsales y las variables de longitud (A), temperatura (B), latitud (C), radiación (D), altitud (E) y Evapotranspiración (F). .....76

**Figura E.** Regresiones de Kernel entre las escamas caudales y las variables de precipitación (A), evapotranspiración (B), arbustos (C), temperatura (D) y latitud (E).  
.....77

**Figura F.** Regresiones de Kernel entre las escamas ventrales y las variables de temperatura (A), altitud (B), latitud (C), evapotranspiración (D), longitud (E) y herbáceas (F). .....78

**Figura G.** Regresiones de Kernel entre las escamas dorsales y las variables de longitud (A), evapotranspiración (B), latitud (C), temperatura (D), aridez (E) y arbustos (F).....79

**Figura H.** Regresiones de Kernel entre las escamas gulares y las variables de longitud (A), latitud (B), temperatura (C), altitud (D), aridez (E) y precipitación (F).  
.....80

## RESUMEN

La geografía que caracteriza a Norteamérica ha hecho de esta región una de las zonas más ricas en biodiversidad a nivel mundial, dado principalmente por la diversidad de hábitats disponibles, repercutiendo en la variación morfológica que presentan los diferentes taxones que ahí habitan. Las serpientes son uno de los grupos de vertebrados terrestres con mayor diversidad dentro de este territorio lo cual es atribuido a su alta sensibilidad a las variaciones ambientales y su capacidad de adaptación. Por lo que este trabajo tuvo como objetivo evaluar la existencia de variación ecomorfológica en *Pituophis deppei* a lo largo de su área de distribución. Se realizaron análisis de modelado de nicho ecológico utilizando 789 registros georreferenciados, contemplando las cuatro provincias biogeográficas que abarca su área de distribución (Altiplano Mexicano, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental) y haciendo uso de 20 variables bioclimáticas divididas en cuatro grupos (climáticas, topográficas, insolación y bióticas).

Los resultados obtenidos revelan un alto grado de variación ambiental entre las cuatro provincias biogeográficas, lo cual es atribuible a la compleja estructura ecogeográfica que caracteriza al territorio mexicano, resultado de la interacción de 5 placas tectónicas. Así mismo al evaluar la existencia de variación morfológica mediante análisis de morfometría geométrica, se pudo registrar la existencia de cuatro morfos característicos, uno para cada provincia mientras que los análisis de morfometría lineal, escutelación y patrón de manchas negras revelaron que los organismos provenientes de la Faja Volcánica Transmexicana agruparon la mayoría de las diferencias en morfometría lineal, escutelación y patrón de manchas negras, presentando una longitud caudal menor, un mayor número de manchas dorsales y bordes labiales, un menor número de escamas caudales, escamas dorsales, escamas ventrales y un mayor número de escamas gulares respecto al resto de las provincias biogeográficas.

No obstante, las variables ambientales utilizadas en este trabajo presentaron un reducido poder explicativo y predictivo sobre la variación en los caracteres morfológicos analizados, siendo influidos por las mismas en un 12.8%. Lo cual, si bien no descarta el papel adaptativo de los caracteres morfológicos hacia las condiciones ambientales particulares de cada provincia, existe la posibilidad de que factores no considerados como un flujo génico limitado, variación no adaptativa o una condición filogenética, estén teniendo un papel más relevante ante la producción o mantenimiento de la diferenciación intraespecífica registrada.

**Palabras clave:** Área de distribución, nicho ecológico, variación no adaptativa, provincias biogeográficas.

## INTRODUCCIÓN

La distribución geográfica de las especies no es homogénea ni aleatoria, por lo que se encuentra restringida en función de las condiciones bióticas y abióticas a las que estén expuestas, así como por su propia capacidad de adaptación y dispersión, que a su vez es provista por su historia evolutiva (Wiens y Graham, 2005; Espinosa *et al.*, 2008; Whitman y Agrawal, 2009).

En este sentido, Zunino y Zullini (2003) la definen como aquella fracción de espacio geográfico determinada por las interacciones no efímeras en relación con su medio, en donde la heterogeneidad ambiental producto de las variaciones espaciales y temporales en sus propiedades promueve la presencia de barreras interpoblacionales (Eshel y Matessi, 1998; Espinosa *et al.*, 2008; Whitman y Agrawal, 2009; Fusco y Minelli, 2010). Haciendo de la misma algo dinámico, que se puede ampliar, reducir, fragmentar o sufrir múltiples modificaciones antes de desaparecer con la extinción de su ocupante (Eshel y Matessi, 1998; Espinosa *et al.*, 2008; Whitman y Agrawal, 2009; Fusco y Minelli, 2010).

Así mismo, Zunino y Zullini (2003) argumentan que una barrera puede considerarse desde tres puntos de vista; 1) la misma puede estar representada por una discontinuidad de tipo climático, ya sea por diferencias en temperatura y/o precipitación a lo largo de un gradiente; 2) por factores topográficos, como lo son la presencia de barrancas, cordilleras o cuerpos de agua infranqueables; 3) por factores bióticos como la presencia de competidores específicos por el uso de algún recurso o por depredadores.

Estas condiciones provocan que las distintas poblaciones de una especie se encuentren bajo presiones selectivas particulares, lo que puede conllevar a diferencias genotípicas y fenotípicas entre las mismas (Ford, 1940; Nijhout, 2003; Whitman y Agrawal, 2009; Fusco y Minelli, 2010; Grbic *et al.*, 2015).

Por esto, el uso de hábitat es considerado como el aspecto ecológico responsable de la mayoría de los cambios morfológicos, lo que resulta en una alta variación

morfológica a nivel interpoblacional y una baja variación a nivel intrapoblacional, (Nijhout, 2003; Ashton *et al.*, 2007; Vercken *et al.*, 2007; Whitman y Agrawal, 2009).

Con base en las consideraciones anteriores, la ecología evolutiva y la ecomorfología son las principales áreas encargadas de estudiar dichos procesos evolutivos. La ecología evolutiva entre otras cosas enfoca su estudio bajo la premisa de que la existencia de una relación entre la morfología y la función de determinado carácter con respecto a las condiciones ambientales, podrían evidenciar una influencia del ambiente sobre el fenotipo (Ricklefs y Travis, 1980; Gotthard y Nylin, 1995). Mientras que la ecomorfología analiza y comprende aquellos factores involucrados en el surgimiento y mantenimiento de la variación morfológica, con base en la premisa de que la forma altera la función.

Por lo tanto, las diferencias en la morfología se asocian con diferencias en el rendimiento que consecuentemente puedan impactar sobre la ecología de los organismos. Así el principal objetivo de la ecomorfología es el estudio de la adaptabilidad de los caracteres y sistemas morfológicos para consecuentemente realizar análisis comparativos que permitan estimar las presiones selectivas que impone el ambiente sobre las especies y sus poblaciones (Ricklefs y Travis, 1980; Bock, 1994; Betz, 2006).

A lo expuesto anteriormente, Norteamérica es una de las zonas más ricas en biodiversidad a nivel mundial debido a la diversidad de hábitats que la caracterizan y las repercusiones directas que estos ha tenido sobre la historia evolutiva de los diferentes grupos biológicos que ahí habitan (Mittermeier *et al.*, 2005). Haciendo de esta, una zona de gran interés para estudios filogeográficos en plantas (Soltis *et al.*, 1997), invertebrados (Palmer, 1985), vertebrados acuáticos (Strange y Burr, 1997) y terrestres (Gamble *et al.*, 2008; Barton y Wisely, 2012).

Bryson *et al.* (2011a) reportan que la estructura filogeográfica de las especies norteamericanas se ha visto afectada principalmente por factores geológicos como la formación de la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre Oriental y Occidental, mismas que han contribuido a generar un patrón climático de gran diversidad en el territorio mexicano, desde los climas áridos en el norte con 221 mm

de precipitación anual, hasta los tropicales en el sur con lluvias todo el año (Hafner y Riddle, 2005; Vidal-Zepeda, 2005; Halffter *et al.*, 2008), impulsado múltiples eventos de vicarianza en escarabajos (Palmer, 1985), mariposas (Nice y Shapiro, 1999), peces (Leggett y Carscadden, 1978), anfibios (Mulcahy y Mendelson III, 2000), reptiles (Hughes *et al.*, 2018) y aves (McCormack *et al.*, 2008).

## **ANTECEDENTES**

En lo que se refiere a las serpientes, son uno de los grupos de vertebrados terrestres con mayor diversidad y distribución en Norteamérica (Pyron y Burbrink, 2009). Donde géneros como *Lampropeltis* (Rodríguez-Robles *et al.*, 1999), *Sistrurus* (Wooten y Gibbs, 2012) y *Crotalus* (Pook *et al.*, 2000) han sido ampliamente estudiados por su compleja historia evolutiva asociada a la biogeografía norteamericana y sobre todo al impacto que han tenido sobre la misma los múltiples cambios ambientales ocurridos en esta región a finales del neógeno (Rull, 2008; Bryson *et al.*, 2011a).

La gran diversidad que presenta este grupo se puede explicar entre otras cosas por su alta sensibilidad a las variaciones ambientales (França *et al.*, 2008), puesto que su morfología ha sido considerada como un reflejo del uso del hábitat, su ecología trófica y sus relaciones filogenéticas, donde las variaciones en su tamaño corporal, dimensiones craneales y escutelación se encuentran altamente relacionadas a los factores ambientales (Patchell y Shine, 1986; Camilleri y Shine, 1990, Martins *et al.*, 2001; Monteiro *et al.*, 2006; Fearn y Trembath, 2012).

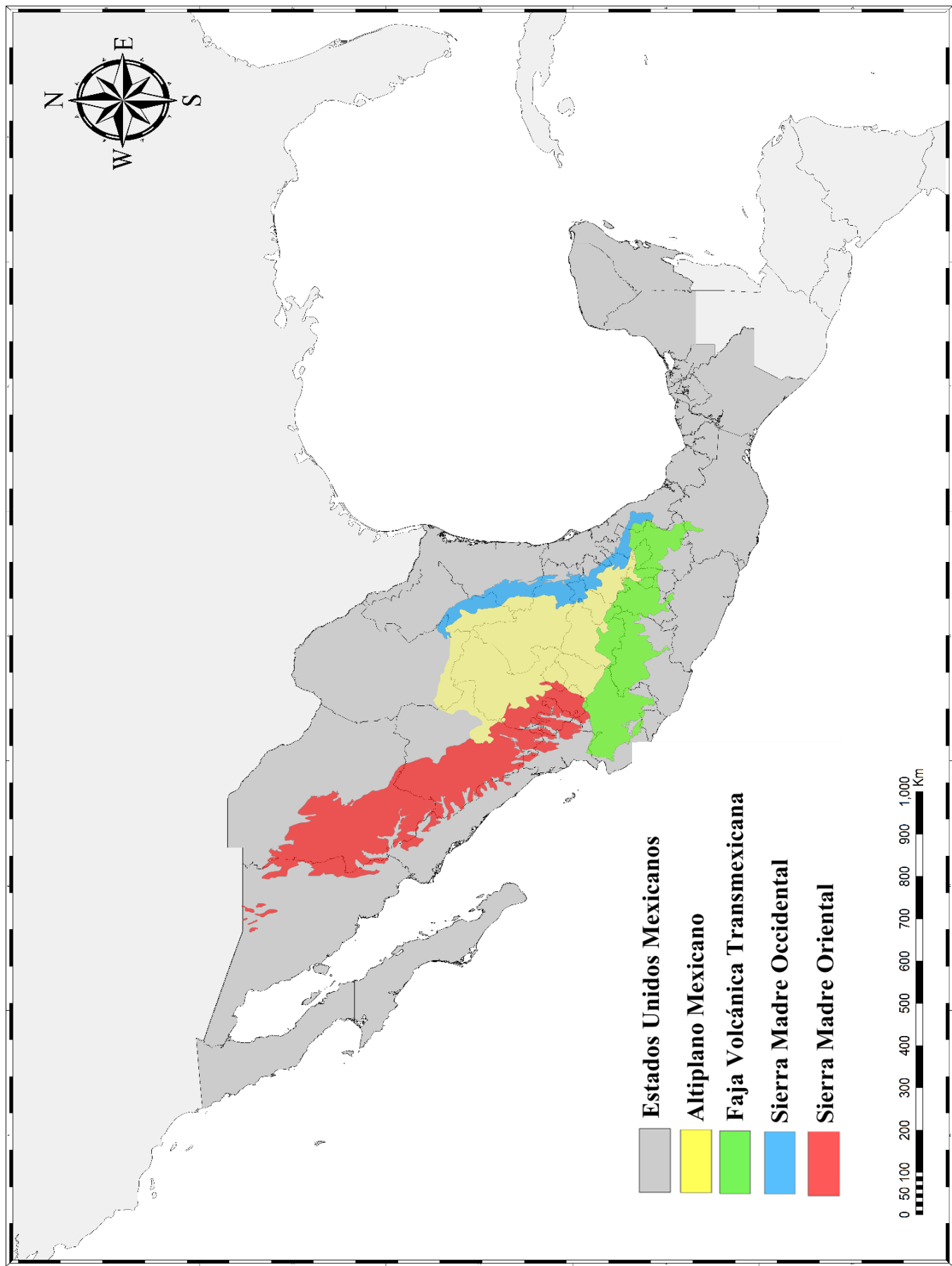
A menudo se hace referencia que dentro de este grupo caracteres como la escutelación se vinculan con el balance hídrico, donde el número, tipo, tamaño y forma de las escamas puede generar alteraciones en la eficiencia del mismo (West-Eberhard, 2003; Sanders *et al.*, 2004; Calsbeek *et al.*, 2006; Acevedo, 2009; Oufiero *et al.*, 2011; Wegener *et al.*, 2014). Además, la talla corporal ha sido asociada con la termorregulación, donde en zonas templadas, los tamaños corporales más pequeños obtienen ventajas termorreguladoras con respecto a la ganancia de calor de una manera más efectiva que aquellos de tallas grandes (Oufiero *et al.*, 2011). A su vez, la coloración ha sido estudiada bajo la hipótesis del melanismo, que propone

los individuos con baja reflectancia causada por una coloración oscura ganarán calor más rápido que aquellos con alta reflectancia causada por una coloración clara, aun teniendo el mismo tamaño corporal (Norris, 1967).

En el caso del género *Pituophis*, se ha documentado la existencia de variaciones ecomorfológicas entre diferentes localidades ubicadas en Estados Unidos, analizando la longitud hocico-cloaca y longitud de la cola. Se considera que dichas diferenciaciones pudieran estar asociadas con la variación de la temperatura y precipitación, y como estas a su vez inciden en de los recursos y la competencia inter e intrapoblacional (Platt, 1984; Fitch, 1999).

Con respecto a México, su gran diversidad climática y geográfica es atribuida a que en el convergen dos grandes zonas biogeográficas, la región neártica y la región neotropical (Espinosa *et al.*, 2008). Al mismo tiempo, se encuentra dividido en 19 provincias biogeográficas acorde con Arriaga *et al.* (1997), las cuales son áreas que comparten una identidad fisiográfica y ecológica (Espinosa *et al.*, 2008).

De estas, cuatro comprenden el área de distribución de *Pituophis deppei*; El Altiplano Mexicano (AM) cuyo clima árido es causado por la sombra orográfica que producen las diferentes cadenas montañosas a su alrededor, dominado principalmente por pastizales y matorrales xerófilos. La Faja Volcánica Transmexicana (FVTM) compuesta por un conjunto de volcanes de diferentes edades, caracterizada por presentar un clima templado subhúmedo y cuya vegetación está compuesta por bosques de coníferas y bosques de encinos en su mayoría y en menor medida por pastizales, matorrales subalpinos y bosques mesófilos de montaña. La Sierra Madre Oriental (SMOR) de clima templado subhúmedo cuya vegetación dominante está compuesta por bosques de coníferas, bosques de encinos y mesófilos de montaña y en menor proporción por matorrales xerófilos. La Sierra Madre Occidental (SMOC) en cuyo clima templado subhúmedo dominan los bosques de coníferas, encinos y pastizales (Espinosa *et al.*, 2008) (Fig.1).



**Figura 1.** Mapa de las cuatro provincias biogeográficas que abarcan la distribución de *Pituophis deppei* acorde a Arriaga et al. (1997)

Teniendo en cuenta esto, Bryson *et al.*, (2011a) han reportado la posibilidad de existencia de un linaje monofilético con cuatro grupos divergentes en *Pituophis deppei*. Los cuales se originaron en la región noreste, occidental y central, cuya estructura filogeográfica probablemente se haya desarrollado durante el Plio-Pleistoceno, siendo influida principalmente por los cambios medioambientales ocurridos a finales de este periodo de tiempo.

Pese a que el surgimiento de barreras geográficas como la FVTM y el levantamiento secundario de la SMOC han sido eventos recientes pero importantes durante la historia evolutiva de este grupo de serpientes. Otros eventos como el desarrollo de ríos de gran tamaño tales como el Rio Lerma o el Rio Grande de Santiago, parecen ser que también han impulsado su diversificación evolutiva (Bryson *et al.*, 2011a; Gómez-Balandra *et al.*, 2012, CONAGUA, 2016).

Si bien, estos procesos históricos y evolutivos aún son poco claros, presentan similitudes con otros taxones norteamericanos como *Lampropeltis* (Pyron y Burbrink, 2009), *Hyla* (Bryson *et al.*, 2010) y *Sceloporus* (Bryson *et al.*, 2012). Lo cual podría ser una respuesta común entre los taxones norteamericanos a las fluctuaciones medioambientales y su impacto sobre la vegetación dominante en esta región durante el periodo interglaciar (McDonald, 1993).

Por lo que se postula que la existencia de variación fenotípica a lo largo de los gradientes geográficos y sus respectivas implicaciones climáticas, puede ser indicio de una respuesta adaptativa a la variación ambiental, puesto que los diferentes caracteres morfológicos que resulten ser estructuras homologas fácilmente identificables entre los individuos y que a su vez puedan medirse y compararse entre los mismos, podrán evidenciar variaciones en los principios biomecánicos que los caracterizan y por consiguiente conllevar a posibles adaptaciones locales en dependencia del entorno donde se desarrollen (Ashton y Feldman, 2003; Oufiero *et al.*, 2011).

## JUSTIFICACIÓN

Por lo anterior *Pituophis deppei* resulta un modelo biológico idóneo para el estudio de estos procesos evolutivos. El poner a prueba el efecto de las variaciones ecogeográficas sobre su morfología y distribución, podría generar información que ayude a comprender su historia evolutiva, resultando especialmente relevante en el actual escenario del cambio climático global y el cambio de uso de suelo, cuyas poblaciones actualmente se encuentran catalogadas como amenazadas acorde a la NOM-059-2010 SEMARNAT (Uribe-Peña *et al.*, 1999; Canseco Márquez y Gutiérrez Mayen, 2010).

La importancia de estudiar las variaciones ecomorfológicas en todo trabajo que analice estos procesos ecológico-evolutivos permitirá entender mejor el impacto que tienen las variaciones ambientales sobre la historia evolutiva y distribución de las especies, teniendo alcances en otras áreas de la biología como lo es la taxonomía, lo cual ha causado polémica en la clasificación de los organismos, ya que muchas descripciones se basaron disponiendo de un solo ejemplar por especie o un pequeño grupo de ellos, sin tomar en cuenta factores como la variación ecomorfológica que estos pudieran presentar a lo largo de su área de distribución (Mayr, 1982; Manier, 2004).

Esto ha llevado a que el concepto de subespecie sea objeto de debate y controversia desde la segunda mitad del siglo XX. A pesar que las variaciones fenotípicas no son un método confiable ni suficiente para delimitar linajes genéticos, sí lo son para estudiar las distintas presiones selectivas a las que cada población pueda estar expuesta y que estén dando origen a sus características particulares (Brodie, 1992).

Por ello, estudios ecomorfológicos que utilicen múltiples aproximaciones conceptuales y diferentes herramientas, tales como el modelado de nicho ecológico y análisis morfométricos ofrecen un nuevo enfoque que ayude a comprender cómo los factores bióticos y abióticos se asocian en los patrones de diferenciación interpoblacional. Además, también ayuda a determinar si taxones de reciente divergencia evolutiva con sutiles diferencias genéticas y/o morfológicas son

ecológicamente distintos. Esta aproximación teórica podría sustentar la idea de que las diferenciaciones interpoblacionales son producto de las presiones selectivas particulares a las que cada una pueda estar expuesta e incluso evidenciar un posible proceso de divergencia. Así, estaría apoyando de este modo el papel de la especiación ecológica en el que la selección natural promueve la diversificación de linajes a través de la adaptación a nuevos entornos (Rissler y Apodaca, 2007; Raxworthy *et al.*, 2007; Schulter, 2009).

## **HIPÓTESIS**

Debido a que *Pituophis deppei* ocupa una amplia variedad de hábitats a lo largo del territorio mexicano, se espera que presente patrones de diferenciación morfológica, asociados a cada una de las provincias biogeográficas que componen su distribución geográfica.

## **OBJETIVOS**

### *Objetivo general*

Analizar la existencia de variación ecomorfológica en *Pituophis deppei* a lo largo de su área de distribución.

### *Objetivos particulares*

- 1) Desarrollar modelos de distribución potencial que permitan determinar si las cuatro provincias biogeográficas que habita *Pituophis deppei* presentan diferencias ambientales entre sí.
- 2) Determinar la existencia de variación morfológica de *Pituophis deppei* a lo largo de su distribución geográfica mediante análisis de morfometría lineal, morfometría geométrica, escutelación y patrón de manchas negras.
- 3) Determinar si la variación morfológica pueda tener un componente ambiental.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Descripción de la especie*

*Pituophis deppei* comúnmente conocida como “cincuate” cuya raíz procede del náhuatl *cin* "maíz" y *coatl* "serpiente", traducido textualmente como “serpiente del maíz”, es una serpiente a la familia Colubridae. Fue descrita por André Marie Constant Duméril en 1853.

Presenta una longitud promedio de 1000 a 1300 mm, pero se han registrado individuos con una talla máxima de 1790 mm (Lemos-Espinal *et al.*, 2015). Presenta ojos grandes y pupilas redondeadas, un hocico puntiagudo, con una escama rostral de tamaño grande, de 2 a 4 escamas prefrontales, de 2 a 4 postoculares, 3+4 temporales, de 7 a 9 supralabiales con la cuarta y quinta tocando la órbita ocular, mientras que presenta de 10 a 14 infralabiales. Posee escamas dorsales quilladas y laterales lisas, con dos depresiones apicales y un número de hileras dorsales que van de los 21 a los 31. Los machos presentan de 210 a 235 escamas ventrales y de 53 a 69 escamas caudales, mientras que las hembras presentan 215 a 249 escamas ventrales y de 52 a 60 escamas caudales y una escama cloacal entera (Canseco Márquez y Gutiérrez Mayen, 2010; Lemos-Espinal *et al.*, 2015).

No posee manchas en la cabeza, pero ocasionalmente puede presentar una sutura de color oscuro en las escamas labiales. La coloración dorsal frecuentemente está compuesta por una serie de manchas dorsales en color oscuro sobre un fondo amarillento en la parte anterior que se van desvaneciendo hasta llegar a la parte posterior. Las manchas varían entre 32 a 44 y generalmente son cuadradas compuestas por 3 a 8 hileras de largo y 10 a 13 hileras de ancho con separaciones entre cada una por espacios pálidos. La cola generalmente presenta de 9 a 13 manchas negras (Canseco Márquez y Gutiérrez Mayen, 2010; Lemos-Espinal *et al.*, 2015).

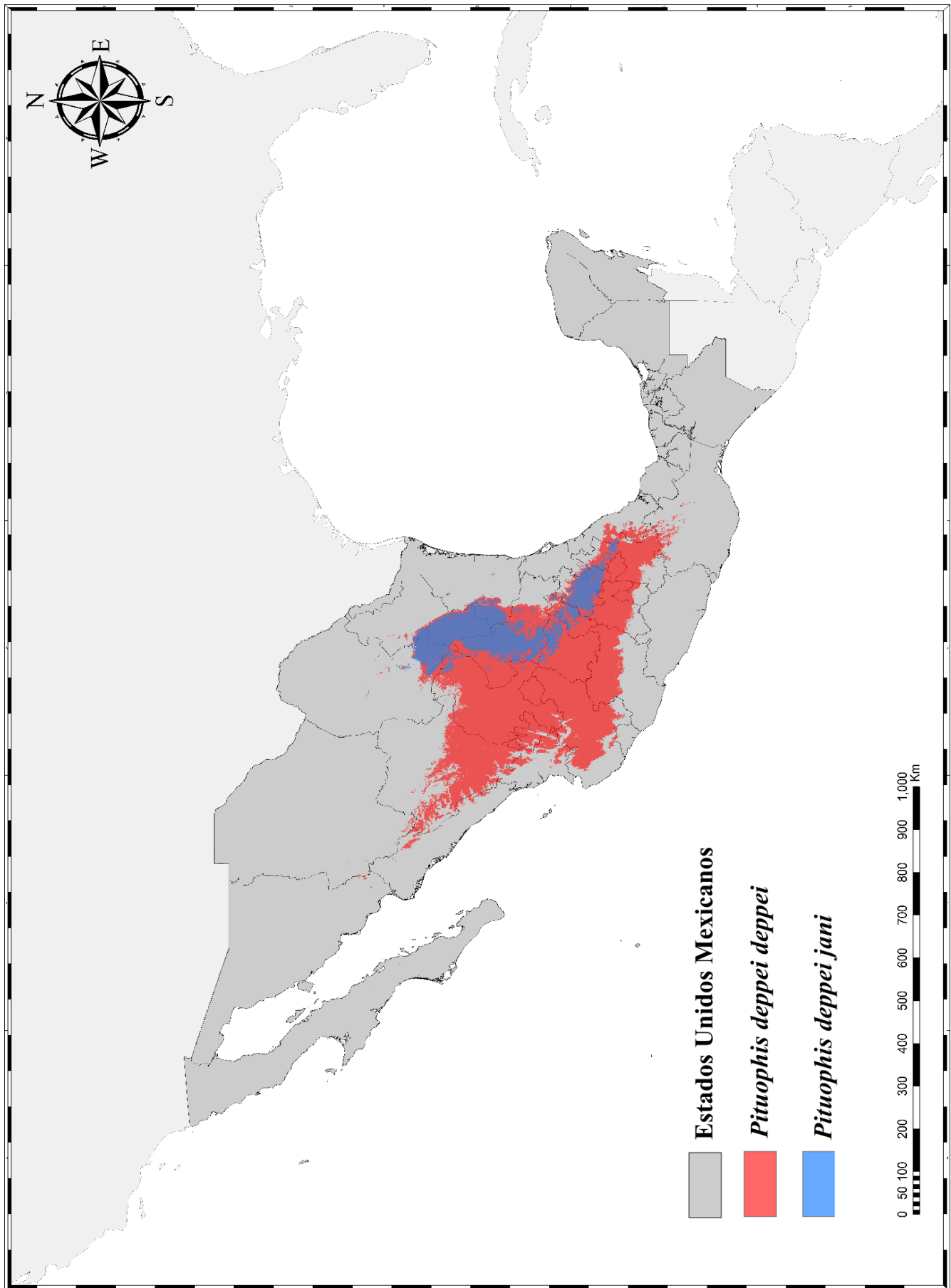
Es una especie endémica a México, que habita en los estados de Aguascalientes, Chihuahua, Coahuila, Colima, Ciudad de México, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, México, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis

Potosí, Sonora, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas (Fig.2). Habita en una amplia variedad de tipos de vegetación como bosque de pino-encino, bosque mixto boreal-tropical, bosque de coníferas, pastizal, chaparral, selva baja caducifolia y matorral xerófilo, con climas muy variados que van desde el muy árido semicálido, árido semicálido, semiáridos templados, hasta los templados y templado semifrío, en altitudes entre los 1100 a los 3 500 m (Smith y Taylor, 1966; Uribe-Peña *et al.*, 1999; Duellman, 1960).

De hábitos diurnos, con picos de actividad durante las horas más cálidas de los días soleados. De reproducción ovípara, cuyo cortejo y copula inician en primavera, oviposita de 4 a 24 huevos durante el verano y eclosionando durante el otoño (Uribe-Peña *et al.*, 1999).

Actualmente se reconocen dos subespecies, *P. deppei. deppei* y *P. deppei. Jani*. La primera se distribuye en los estados de Aguascalientes, Coahuila, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora y Tamaulipas. Mientras que la segunda se distribuye desde Hidalgo, al sureste de Coahuila y en las vertientes áridas de la Sierra Madre Oriental, abarcando también los estados de Nuevo León y Tamaulipas (Fig.2) (Smith y Taylor, 1966; Duellman, 1960). No obstante Dixon *et al.*, (1962) han cuestionado la validez de las mismas, aunado a que los caracteres tomados en cuenta para diferenciar ambas subespecies solo se limitaron a cuantificar la coloración mediante el número de manchas dorsales y caudales y la escutelación mediante el número de escamas ventrales y caudales. Además, consideraron un número reducido de ejemplares y tal como se mencionó con anterioridad las variaciones fenotípicas no son un método suficiente para delimitar linajes genéticos, por lo cual resulta importante profundizar en su estudio.

Esta especie se encuentra catalogada como amenazada dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 y su estatus de conservación dentro de la *Red List* es de preocupación menor (Hammerson *et al.*, 2007; SEMARNAT, 2010; IUCN 2019).



**Figura 2.** Mapa de distribución potencial de *Pituophis deppei deppei* y *Pituophis deppei jani*

### *Modelado de nicho ecológico*

Los registros de *Pituophis deppei* fueron extraídos de GBIF (2018), VertNet (2018), iDigBio (2018), iNaturalist (2018) y Enciclovida (2018), así como los puntos de colecta de los ejemplares revisados en las colecciones herpetológicas que se mencionan más adelante.

Una vez recolectados todos los registros posibles de *Pituophis deppei* (1370) y utilizando el software ArcMap 10.3.1 se depuraron todos aquellos metadatos duplicados o incompletos. Posteriormente, se trazó una gradilla de 1 km<sup>2</sup> alrededor de cada uno de los puntos restantes, con el objetivo de eliminar a aquellos registros con una alta correlación espacial. Este criterio fue considerado dado que la resolución de cada una de las capas bioclimáticas utilizadas es de 30arc por segundo (~1 km), aunado a que múltiples estudios reportan que el ámbito hogareño en diferentes especies del género *Pituophis* es bastante reducido, moviéndose con frecuencia por debajo de 1km<sup>2</sup> (Rodríguez-Robles, 2003; Gerald *et al.*, 2006; Kapfer *et al.*, 2008; Baxley y Qualls, 2009; Roe *et al.*, 2010; Iverson *et al.*, 2012).

Se obtuvieron un total de 28 variables bioclimáticas, categorizadas en cuatro grupos (Cuadro 4). Las climáticas que comprendieron las 19 publicadas por Karger *et al.* (2017); Topográfica que comprende la altitud, obtenida de Lehner *et al.* (2006), las de insolación que comprenden radiación solar (Fick y Hijmans, 2017), índice de aridez e índice de evapotranspiración (Trabucco y Zomer, 2009) y las bióticas que comprenden capas de cobertura de árboles de hoja perenne, árboles de hoja caduca, arboles hoja de aguja, arbustos y herbáceas, obtenidos de Tuanmu y Jetz (2014).

Posteriormente se identificaron las variables que tuvieron una mayor contribución para cada provincia eliminando todas aquellas que estuvieran altamente correlacionadas entre sí mediante una prueba de correlación de Pearson para únicamente modelar con aquellas que obtuvieran un índice de correlación menor a < 0.7 acorde a Merow *et al.* (2013).

Para realizar los modelos de nicho ecológico de cada una de estas, se utilizó el software Maxent versión 3.4.1. El cual proyecta la distribución potencial de las especies utilizando datos de presencia en conjunto con las capas bioclimáticas, mediante aproximaciones estadísticas conocidas como máxima entropía. Este algoritmo calcula el nicho potencial y nicho realizado de las especies basado en la probabilidad de que estas se encuentren en determinada región con base en sus requerimientos bioclimáticos, dando como resultado la distribución geográfica más probable para la especie, expresando en cada pixel del mapa un valor de idoneidad del nicho (Phillips *et al.*, 2004).

Posteriormente, para la construcción de los modelos se utilizaron los parámetros de Crossvalidate. Los modelos se generaron seleccionando las opciones linear y quadratic acorde a Phillips *et al.* (2004). Se seleccionó la opción Jackknife para determinar la importancia relativa de cada variable ambiental y la respectiva importancia que tiene cada una de ellas para la construcción del modelo. Se generaron 15 réplicas para cada provincia usando el 75% de los datos para construir los modelos y el 25% para calibrarlos, (Cianfrani *et al.*, 2010).

Una vez obtenidos los modelos de cada provincia, se utilizó el método de consenso haciendo uso del software IDRISI Selva 17 utilizando los valores de AUC y de corte al 10% para cada modelo obtenido, haciendo uso de la fórmula de peso promedio:  $WA_i = \frac{\sum_j (AUC_{mji} \times m_{ji})}{\sum_j AUC_{mji}}$ . Esto con el objetivo de disminuir la incertidumbre predictiva de los modelos únicos, combinando sus predicciones, dado que su enfoque se basa en que las diferentes predicciones son copias de posibles estados de las distribuciones reales (Marmion *et al.*, 2009).

A fin de evaluar la fiabilidad de los modelos finales obtenidos, se utilizaron los ROCs parciales, mismos que se detallan en Lobo *et al.* (2007) y Peterson *et al.* (2008), mediante la herramienta NicheToolBox (Osorio-Olvera *et al.*, 2018). Para los cuales fueron parametrizados mediante el 0.05 de error de omisión, usando el 50% de puntos aleatorios para calcular el ROC parcial con 500 iteraciones para el Bootstrap.

Para determinar la sobre posición ecológica entre las provincias, se utilizaron los métodos sugeridos Warren *et al.* (2010) mediante el software ENMTools, usando el índice de *Schoener's D* (Schoener 1968), del cual se obtienen valores que oscilan entre 0 y 1, los cuales se hacen máximos cuando existe una sobre posición completa entre dos o más provincias.

Para evaluar la existencia de similitudes o diferencias ecológicas entre cada provincia se realizó una prueba de identidad de nicho utilizando el software ENMTools (Warren *et al.*, 2008). Para ello se empleó el índice *D* de Schoener (Warren *et al.*, 2008) y el índice *I* basado en Hellinger (Schoener, 1968). El índice *D* de Schoener calcula el rango adecuado para determinada especie basada en la probabilidad de habitar zonas particulares mediante el cálculo de la superposición de nichos. Mientras que el índice *I* basado en Hellinger se basa puramente en distribuciones de probabilidad. Estas pruebas utilizan los puntos de registro de cada provincia comparándolas por pares, aleatorizándolas y extrayendo nuevas muestras a partir de 100 pseudoreplicas del mismo tamaño que las muestras originales. Para cada iteración, ENMTools hace uso de Maxent para que genere un modelo de nicho potencial para las dos provincias comparadas.

Los valores reales de similitud de nicho fueron comparados con los valores de los modelos nulos, de modo que se pueda probar la hipótesis de identidad de nicho, la cual se rechaza cuando el valor de sobre posición real es significativamente menor a los valores obtenidos de los datos pseudoreplicados.

### *Análisis morfológico*

Para la obtención de las variables morfológicas y con el objetivo de cubrir la mayor parte del área de distribución de *Pituophis deppei*, se revisaron los organismos depositados en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR), el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC), la Colección de Anfibios y Reptiles de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (EBUAP), el Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Durango (CIIDIR), el Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CIB-UAEH), la Universidad

Autónoma de Aguascalientes (UAA), el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí (IIZD-UASLP), la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL) y de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCBIPN).

Se revisaron un total de 311 organismos, 162 pertenecieron al Altiplano Mexicano, 103 a la Faja Volcánica Transmexicana, 23 a la Sierra Madre Occidental y 23 a la Sierra Madre Oriental.

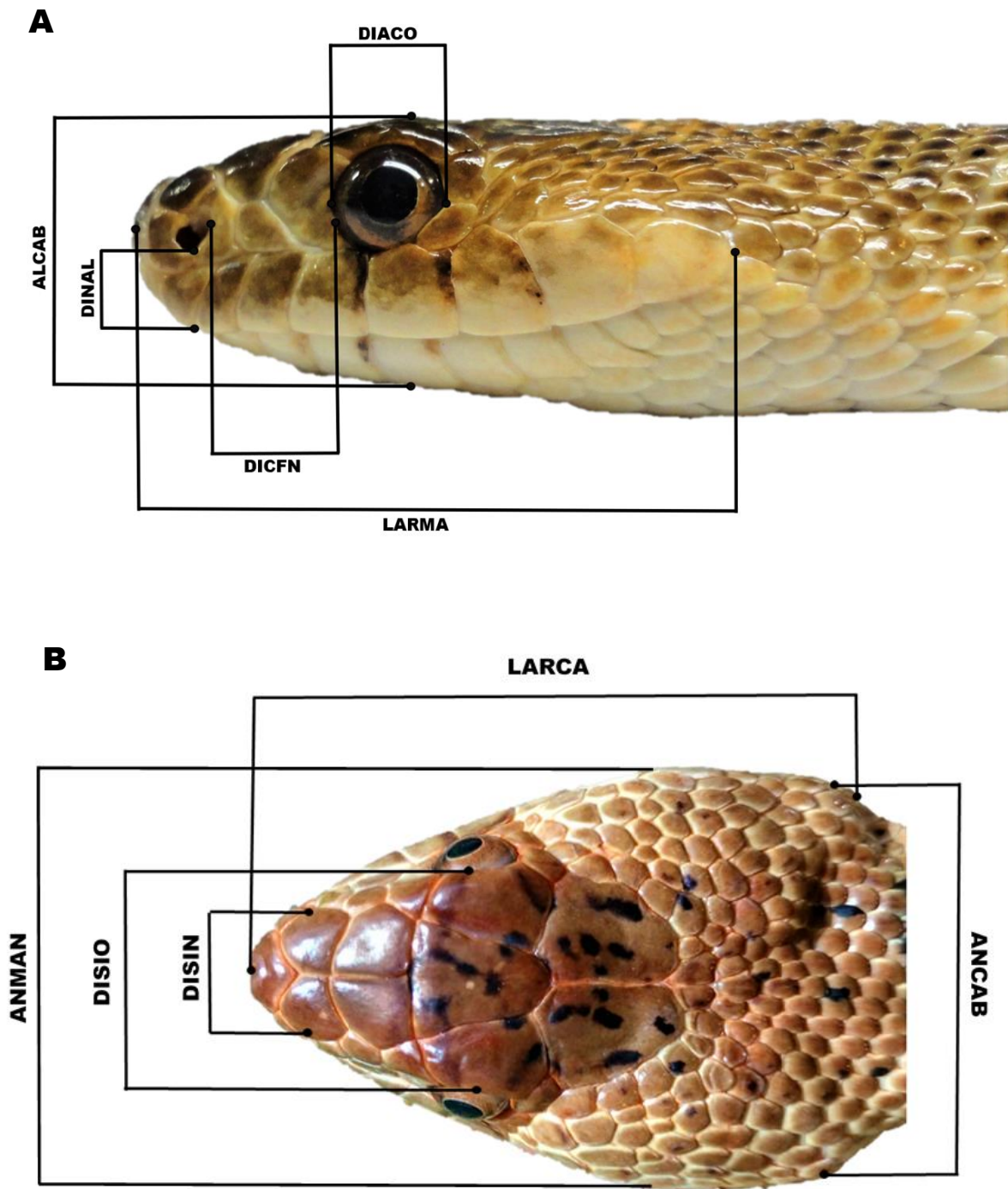
A cada uno de los ejemplares le fueron tomadas fotografías en alta resolución en vista dorsal, lateral y ventral, con papel milimétrico de fondo para controlar la escala, bajo condiciones de luz y equipo estandarizadas. Se utilizó una cámara Nikon modelo D3400 de 24Mp en modo manual, (ISO 100, 55 mm, 1/100 y f 22). Se analizaron cuatro conjuntos de variables: morfometría lineal, morfometría geométrica, escutelación y patrón de manchas negras.

Todas las pruebas estadísticas se trabajaron con un nivel de confianza del 95% (Zar, 1999). La normalidad fue analizada mediante la prueba Lilliefors. Todos los análisis estadísticos fueron hechos con R versión 3.5.1 (R Core Team, 2018).

#### *Morfometría lineal*

Con el objeto de analizar los ejemplares por medio de morfometría lineal, se registró la distancia entre dos puntos, para obtener longitud hocico-cloaca (LHC), largo de la cabeza (LACAB), ancho de la cabeza (ANCAB), altura de la cabeza (ALCAB), largo de la mandíbula (LARMA), ancho de la mandíbula (ANMAN), diámetro de la cuenca ocular (DIACO), distancia inter-ocular (DISIO), distancia internasal (DISIN), distancia entre la fosa nasal y la base del labio superior (DINAL), distancia entre la cuenca ocular y la fosa nasal (DICFN) y longitud de la cola (LONCO) (Fig. 3) .

Para evaluar la existencia de diferencias entre cada una de las provincias biogeográficas, se realizaron Análisis de Covarianza (ANCOVA) utilizando como factor fijo a las provincias y a la LHC como covariable, esto con el objetivo de eliminar el efecto del tamaño sobre el resto de las variables.

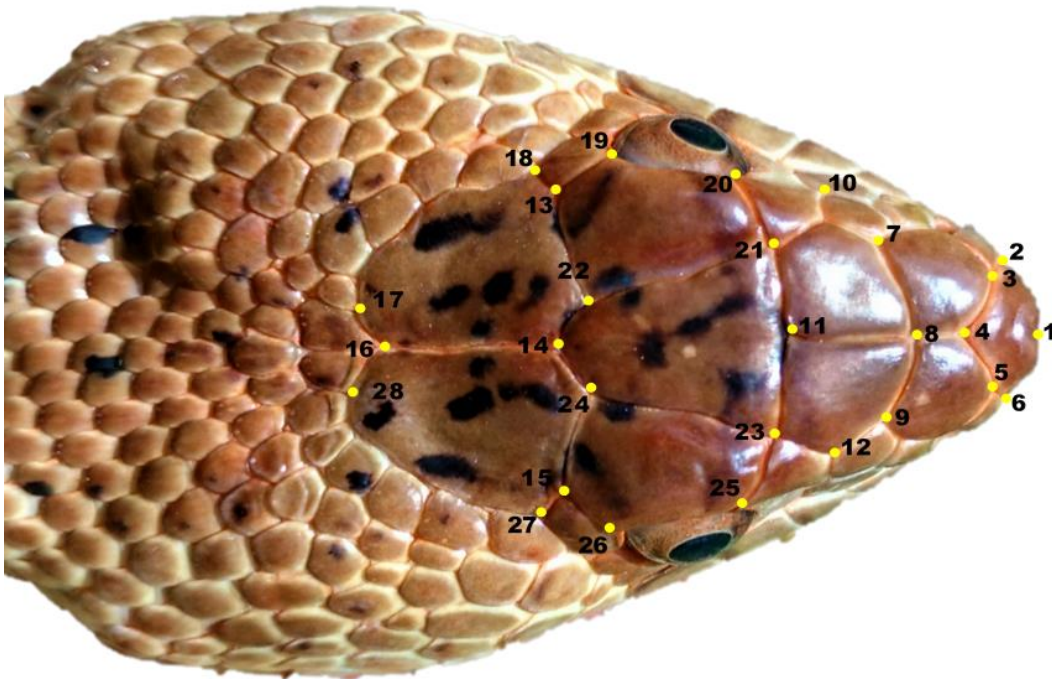


**Figura 3.** Variables de morfometría lineal en vista lateral (A) y dorsal (B)

### *Morfometría geométrica*

Se emplearon únicamente los organismos que estuvieran en óptimas condiciones, descartando todos aquellos que presentaran daños físicos o alteraciones en su forma u orientación que pudieran generar variaciones morfológicas artificiales.

De los 148 ejemplares aquí utilizados, 63 pertenecieron al Altiplano Mexicano, 58 a la Faja Volcánica Transmexicana, 10 a la Sierra Madre Occidental y 11 a la Sierra Madre Oriental. Posteriormente se digitalizaron un total de 28 landmarks de la cabeza en vista dorsal de cada organismo más dos landmarks extra utilizados para delimitar la escala mediante el programa tpsDig 2.30 (Rohlf, 2000) (Fig. 4).



**Figura 4.** Vista dorsal de la cabeza con los 28 landmarks utilizados señalados en color amarillo

Posteriormente la morfometría geométrica fue evaluada utilizando el programa Coordgene 8, realizando las sobre posiciones de landmarks mediante un análisis de Procrustes (GPA), con el fin de eliminar las diferencias en talla, posición y orientación entre los individuos y llevar todas las configuraciones de landmarks a un mismo centroide (Rohlf y Slice 1990; Zelditch *et al.*, 2004; Sheets 2014a).

Una vez realizado esto se hizo un análisis de componentes principales (PCA) para inspeccionar la variación de forma generalizada entre todos los especímenes mediante el programa PCAGen8 (Sheets, 2014a). Y posteriormente poder reducir el número de las variables a utilizar en los análisis de variables canónicas (CVA) en el programa CVAGen8 (Sheets, 2014b). En este análisis multivariado de varianza se empleó una reducción de PCA incluyendo los primeros 30 componentes del PCA (95% de la varianza), descartando los últimos 20 ejes que contenían el 5% de la varianza (Sheets, 2014c).

La jerarquía de diferencias de formas discriminadas por los ejes del CVA se visualizó en un análisis de conglomerados utilizando el método de grupo de pares no ponderados que utiliza promedios aritméticos (UPGMA). Posteriormente se realizó una matriz utilizando las distancias de Procrustes del CVA entre las 4 provincias biogeográficas mediante el software NTSYSpc 2.11 (Rohlf, 2000).

Los cambios de forma explicados por las variaciones canónicas se visualizaron utilizando gradillas de deformación con vectores, posteriormente para probar el porcentaje de clasificación y rendimiento del CVA, se realizó una prueba Jackknife empleando 500 réplicas de las 128 muestras, utilizando el 10% como desconocidos (Rohlf, 2000; McGarigal *et al.*, 2013; Sheets, 2014c).

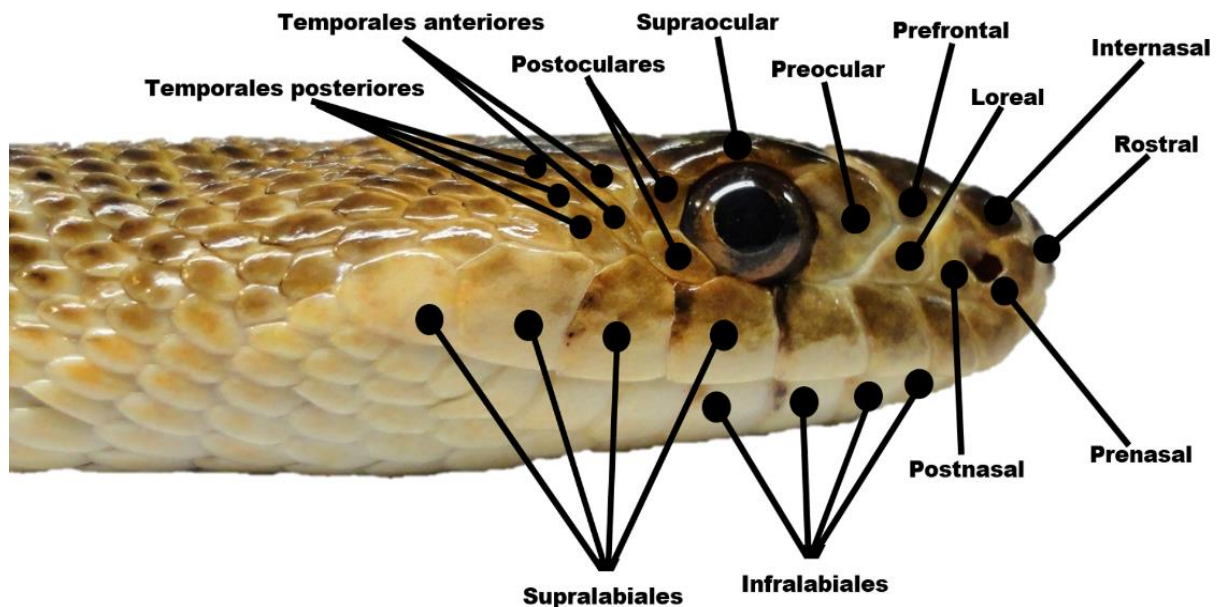
### *Escutelación*

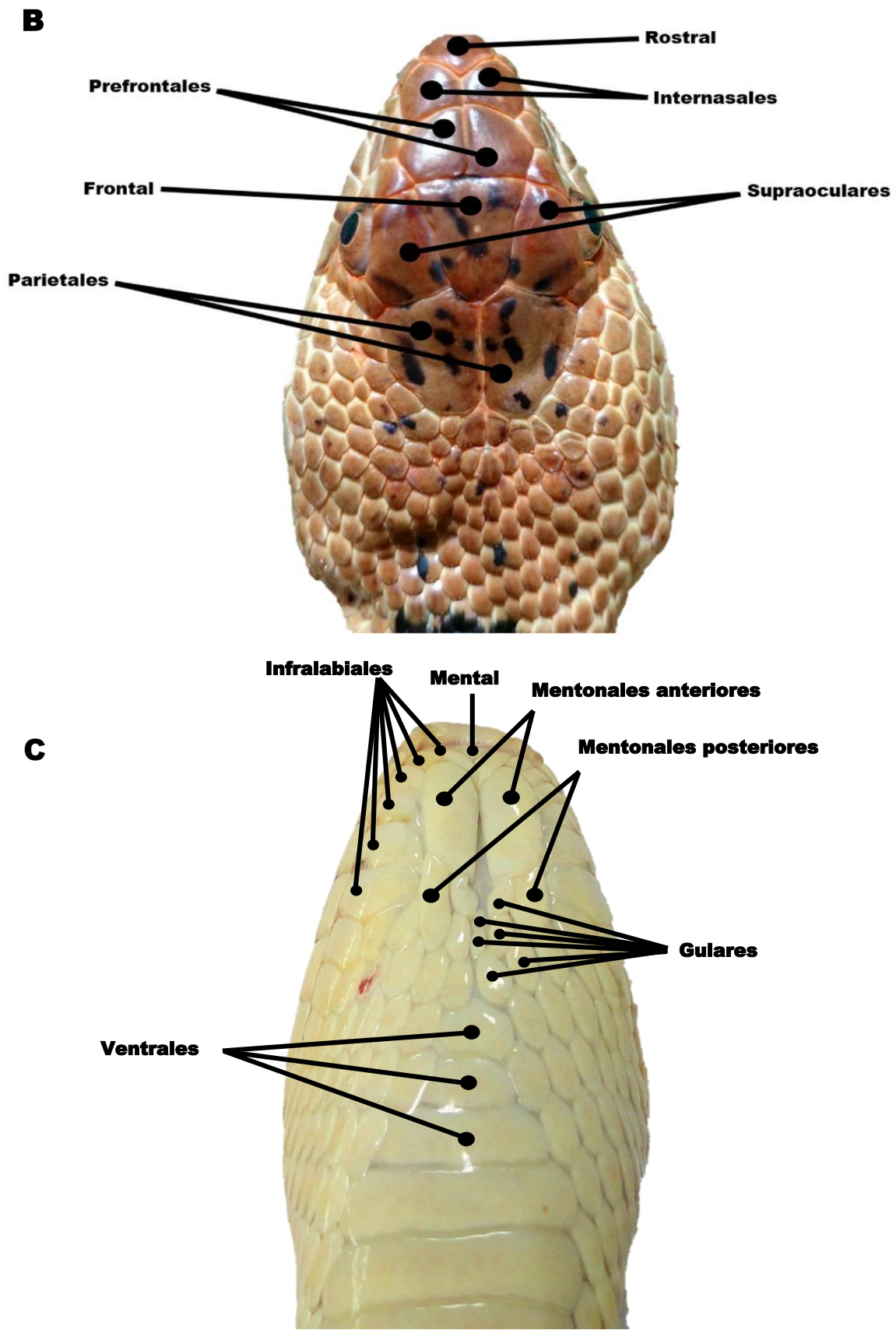
Consistió en la cuantificación y medición de los arreglos de escamas presentes en cada individuo (ej. número de escamas preoculares) (Bookstein, 1997; Rodríguez-Romero *et al.*, 2014). Esta fue evaluada acorde a Heatwole *et al.*, (2005), adaptándola a *Pituophis deppei*, para lo cual se cuantificaron los siguientes caracteres: número de escamas supralabiales (ESULA), número de escamas

infralabiales (ESILA), número de escamas temporales (ETEMP), número de escamas gulares (EGULA), número de escamas que bordean la parietal (EBPAR), número de escamas loreales (ELORE), número de escamas nasales (ENASA), número de escamas postoculares (EPOCU), número de escamas ventrales (EVENT), número de escamas caudales (ECAUD) y número de escamas dorsales (EDORS) (Fig. 5).

La escutelación entre cada una de las provincias biogeográficas fue evaluada mediante modelos lineales generalizados ajustados a una distribución Poisson (McCullagh y Nelder, 1989; Lindenmayer *et al.*, 1991).

**A**





**Figura 5.** Escutelación de la cabeza en vista lateral (A), dorsal (B) y ventral(C)

### *Patrón de manchas negras*

Se analizó mediante la metodología propuesta por Manier (2004) y Mooi *et al.*, (2011). Para lo cual se cuantificaron las siguientes variables: número de manchas dorsales (MADOR), número de bordes supralabiales (BOSL), número de bordes infralabiales (BOIL) y número de manchas caudales (MACAU).

El patrón de manchas negras entre cada una de las provincias biogeográficas fue evaluado mediante modelos lineales generalizados ajustados a una distribución Poisson (McCullagh y Nelder, 1989; Lindenmayer *et al.*, 1991).

### *Ecomorfometría*

Para probar la existencia de algún patrón ecogeográfico en la morfológica de *Pituophis deppei*, se realizaron regresiones lineales simples o regresiones Kernel en el caso de las variables sin distribución normal (Cuadro 3) entre las variables ambientales con las variables morfológicas que presentaron diferencias significativas entre las cuatro provincias (Cuadro 1 y 2). En el caso de las variables relacionadas a la temperatura (Bio1-Bio11) y las variables relacionadas a la precipitación (Bio12-Bio19) se realizó un PCA, con el objetivo de llevar a cabo los consiguientes análisis de regresión utilizando sólo una variable de temperatura y una de precipitación, eligiendo a aquellas que presentaron la mayor cantidad de variación respecto al total (Malhotran y Thorpe, 1997; Calsbeek *et al.*, 2006; Acevedo, 2009; Oufiero *et al.*, 2011)

## Resultados

### *Modelado de nicho ecológico*

Se obtuvieron 789 registros georreferenciados posterior a la limpieza de las bases de datos. Con esta información se generaron los modelos de nicho ecológico (MNE) de cada provincia biogeográfica, de los cuales 418 correspondieron al Altiplano Mexicano, 219 a la Faja Volcánica Transmexicana, 73 a la Sierra Madre Occidental y 79 a la Sierra Madre Oriental.

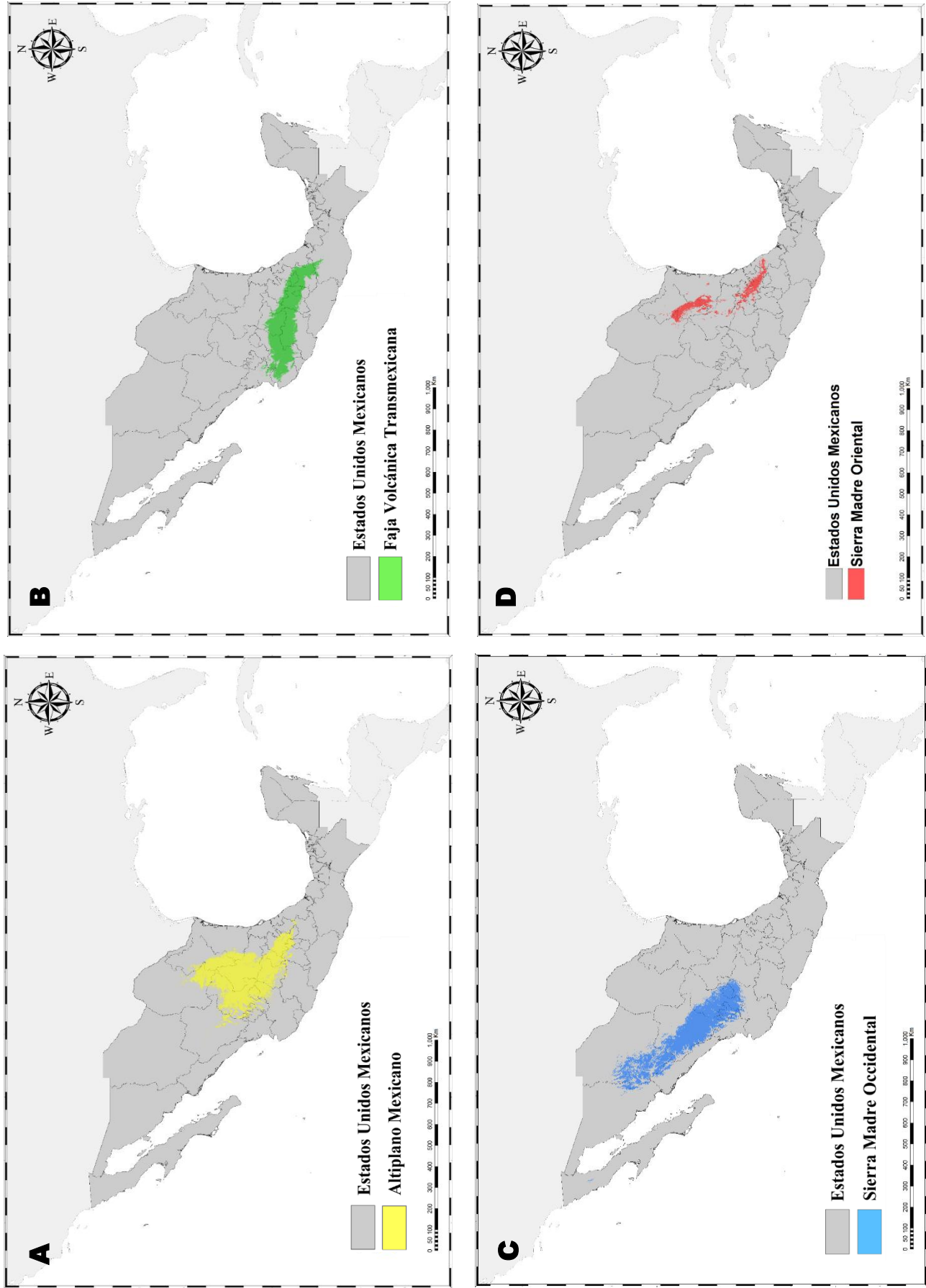
Los MDE fueron generados con 20 variables (Fig. 6; Anexo 1, Cuadro A). De las cuales para la provincia del Altiplano Mexicano las más importantes según su porcentaje de aporte al modelo fueron la altitud (43.2%), estacionalidad de la temperatura (24.5%), radiación (6%) y precipitación del trimestre más seco (5.5%) (Fig. 6a). Para la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana fueron la estacionalidad de la temperatura (41%), altitud (37.6%), rango medio diario (7.1%) y cobertura de árboles de hoja perenne (3.4%) (Fig. 6b). Para la provincia de la Sierra Madre Occidental fueron la altitud (47.4%), estacionalidad de la temperatura (23.1%), cobertura de arbustos (8.9%) y estacionalidad de la precipitación (6.4%) (Fig. 6c). Y para la provincia de la Sierra Madre Oriental fueron la altitud (32.6%), estacionalidad de la temperatura (22.8%), precipitación del trimestre más seco (19.1%), rango medio diario (7.7%) y estacionalidad de la precipitación (3.4%) (Fig. 6d). Los resultados obtenidos mediante el análisis de ROC parcial indican que los modelos generados para cada una de las provincias fueron adecuados, cuyas predicciones fueron exitosas debido a que se obtuvieron valores significativamente mejores a los esperados por el azar en todos los casos ( $P < 0.0001$ ).

Las cuatro provincias biogeográficas mostraron una baja sobre posición ecológica entre sí, en donde el valor más alto registrado fue entre el Altiplano Mexicano y la Sierra Madre Oriental ( $D = 0.29$ ) y el más bajo entre la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre Occidental ( $D = 0.04$ ) (Cuadro 1, Fig.7).

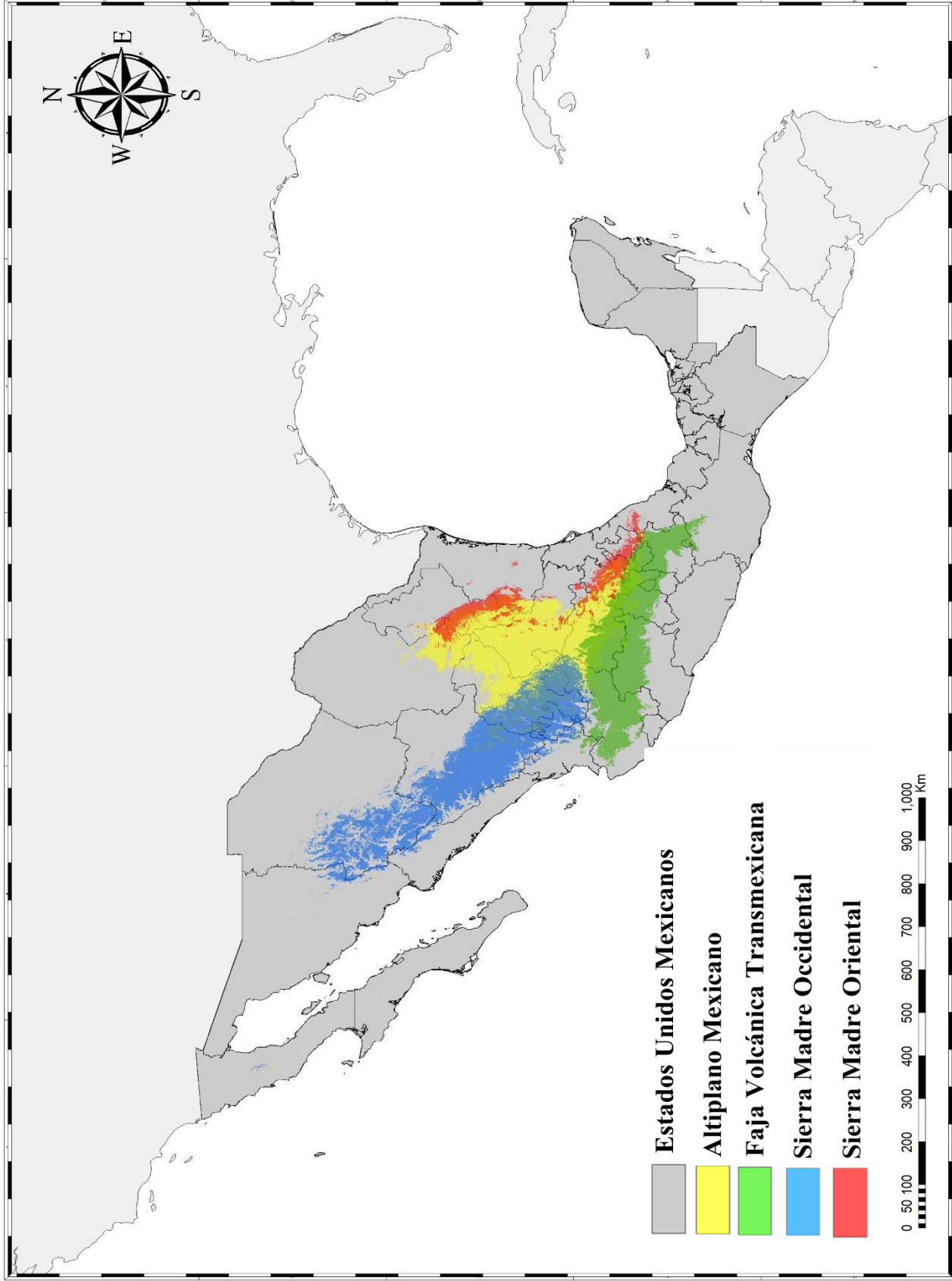
El índice  $D$  de Schoener evidenció diferencias significativas ( $P < 0.0001$ ) (Anexo 1, Fig. B) entre las 4 provincias, al igual que el índice  $I$  basado en Hellinger ( $P < 0.0001$ ) (Anexo 1, Fig. C) al comparar los valores de sobre posición de nicho materializado con los obtenidos por los modelos nulos, indicando que cada provincia se encuentra bajo condiciones ecológicas particulares que la diferencia del resto.

**Cuadro 1.** Resultados del análisis de sobre posición de nicho ecológico mediante el índice  $D$  de Schoener.

Provincias	AM	FVTM	SMOC	SMOR
AM	1	0.21	0.24	0.29
FVTM	x	1	0.09	0.11
SMOC	x	x	1	0.04
SMOR	x	x	x	1



**Figura 6.** Predicción de nicho ecológico para la provincia biogeográfica del Altiplano Mexicano (a), Faja Volcánica Transmexicana (b), Sierra Madre Occidental (c) y Sierra Madre Oriental (d).



**Figura 7.** Sobreposición de las predicciones de nicho ecológico para cada una de las provincias biogeográficas que abarcan la distribución de *Pituophis depei*.

### *Morfometría lineal*

Del total de variables de morfometría lineal analizadas mediante ANCOVA únicamente la longitud de la cola evidenció diferencias significativas entre las cuatro provincias ( $F= 7.57$ ,  $P= 0.001$ ), (Cuadro 2). Los organismos provenientes de la FVTM fueron los que presentaron una cola de menor longitud respecto a los de las demás provincias (Cuadro 3).

**Cuadro 2.** Resultados del análisis ANCOVA entre las cuatro provincias biogeográficas. Los caracteres morfológicos marcados con un \* indican aquellos que presentaron diferencias significativas entre las provincias. La columna SC (Provincia) corresponde a la suma de cuadrados, indicando el porcentaje de variación explicada atribuible a los factores fijos, respecto al porcentaje de variación atribuible a SC (Error) que corresponde a los factores aleatorios.

Caracteres Morfológicos	gl	SC (Provincia)	SC (Error)	Total	F	P
Alto Cabeza	3	5.45 (0.9%)	614.22 (99.1%)	619.67	0.4626	0.7088
Ancho Cabeza	3	6.6 (0.2%)	3423.3 (99.8%)	3429.9	0.1026	0.9584
Ancho Mandíbula	3	14.01 (0.5%)	2813.29 (99.5%)	2827.3	0.2666	0.8494
Diámetro Cuenca Ocular	3	1.343 (1.9%)	67.535 (98.1%)	68.878	1.0604	0.3678
Distancia Internasal	3	3.396 (1.8%)	180.964 (98.2%)	184.36	2.4024	0.0699
Distancia Interocular	3	2.98 (0.8%)	384.77 (99.2%)	387.75	1.3256	0.2682
Distancia Naso-labial	3	0.468 (0.7%)	71.263 (99.3%)	71.731	0.3452	0.7926
Distancia Naso-ocular	3	5.016 (3.3%)	148.594 (96.7%)	153.61	1.7861	0.1522
Largo Cabeza	3	48.9 (1 %)	4825.3 (99%)	4874.2	1.6247	0.1860
Largo Cola*	3	9474(6.26%)	141654(93.73%)	151128	7.5742	0.0001
Largo Mandíbula	3	36.08 (1.3%)	2803.52 (98.7%)	2839.6	0.6816	0.8494
LHC	3	735(1.35%)	53411(98.64%)	54146	0.771	0.512

**Cuadro 3.** Valores de media y desviación estándar (SD) de cada una de las variables analizadas mediante morfometría lineal, escutelación y patrón de manchas negras entre las cuatro provincias biogeográficas. Los caracteres señalados con un \* indican aquellos que presentaron diferencias significativas entre las provincias.

Carácter	AM	FVTM	SMOC	SMOR
	Media ± SD	Media ± SD	Media ± SD	Media ± SD
Alto Cabeza	12.39 ± 1.96	12.64 ± 1.98	12.70 ± 2.42	11.92 ± 1.68
Ancho Cabeza	23.96 ± 4.23	24 ± 5.19	24.29 ± 3.29	24.85 ± 6.07
Ancho Mandibula	21.86 ± 3.69	22.35 ± 4.72	22.37 ± 3.80	22.90 ± 5.38
Bordes Infralabiales*	5.02 ± 2.51	6.45 ± 2.69	4.56 ± 2.58	4.82 ± 1.91
Bordes Supralabiales*	4.32 ± 2.02	5.53 ± 2.17	3.78 ± 2.19	4.35 ± 1.94
Diametro Ocular	5.62 ± 0.62	5.77 ± 0.63	5.91 ± 0.82	5.74 ± 0.79
Distancia Internasal	6.91 ± 0.96	7.17 ± 1.18	6.96 ± 1.12	7.40 ± 1.11
Distancia Interocular	12.17 ± 1.53	12.40 ± 1.61	12.39 ± 1.71	12.67 ± 1.63
Distancia Naso-labial	3.68 ± 0.64	3.77 ± 0.68	3.83 ± 0.77	3.76 ± 0.72
Distancia Naso-ocular	6.50 ± 0.92	6.79 ± 0.93	6.86 ± 1.34	6.21 ± 1.01
Escamas Caudales*	120.83 ± 9.86	117.86 ± 8.76	120.85 ± 6.59	121.07 ± 13.10
Escamas Dorsales*	28.23 ± 2.70	26.70 ± 2.67	27.81 ± 3.01	27.81 ± 3.01
Escamas Gulares*	6.45 ± 2.03	8.03 ± 1.77	6.28 ± 2.16	7.25 ± 2.25
Escamas Infralabiales	11.54 ± 0.07	11.17 ± 1.03	11.77 ± 0.09	11.28 ± 0.61
Escamas Loreales	1.03 ± 0.18	1.08 ± 0.28	1.04 ± 0.21	1.07 ± 0.27
Escamas Nasales	2 ± 0.13	1.98 ± 0.10	2 ± 0.10	2 ± 0.13
Escamas Parietales	14.23 ± 1.51	14.13 ± 1.77	13.95 ± 1.75	13.71 ± 1.72
Escamas Postoculares	2.62 ± 0.55	2.52 ± 0.54	3.14 ± 0.79	2.5 ± 0.51
Escamas Supralabiales	8 ± 0.35	8 ± 0.36	8 ± 0.21	8 ± 0.10
Escamas Temporales	6.43 ± 1.08	6.37 ± 1.32	6.86 ± 1.64	6.21 ± 1.12
Escamas Ventrales*	226.58 ± 10.58	222.4 ± 6.07	227.9 ± 7.48	229.23 ± 12.24
Largo Cabeza	40.14 ± 5.08	39.48 ± 5.96	41.50 ± 6.50	40.30 ± 6.09
Largo Cola*	167.08 ± 30.74	154.98 ± 29.47	178.66 ± 32.97	154.5 ± 34.83
Largo Mandibula	31.24 ± 3.88	31.26 ± 4.19	32.04 ± 5.81	39.51 ± 4.51
LHC	1048.56 ± 164.43	1066.01 ± 187.61	1095 ± 178.48	1116 ± 209.85
Manchas Caudales	12.27 ± 2.01	13.02 ± 2.08	12.68 ± 2.23	12.18 ± 2.27
Manchas Dorsales*	35.16 ± 5.04	37.85 ± 4.8	38.31 ± 5.98	32.92 ± 5.04

### *Morfometría geométrica*

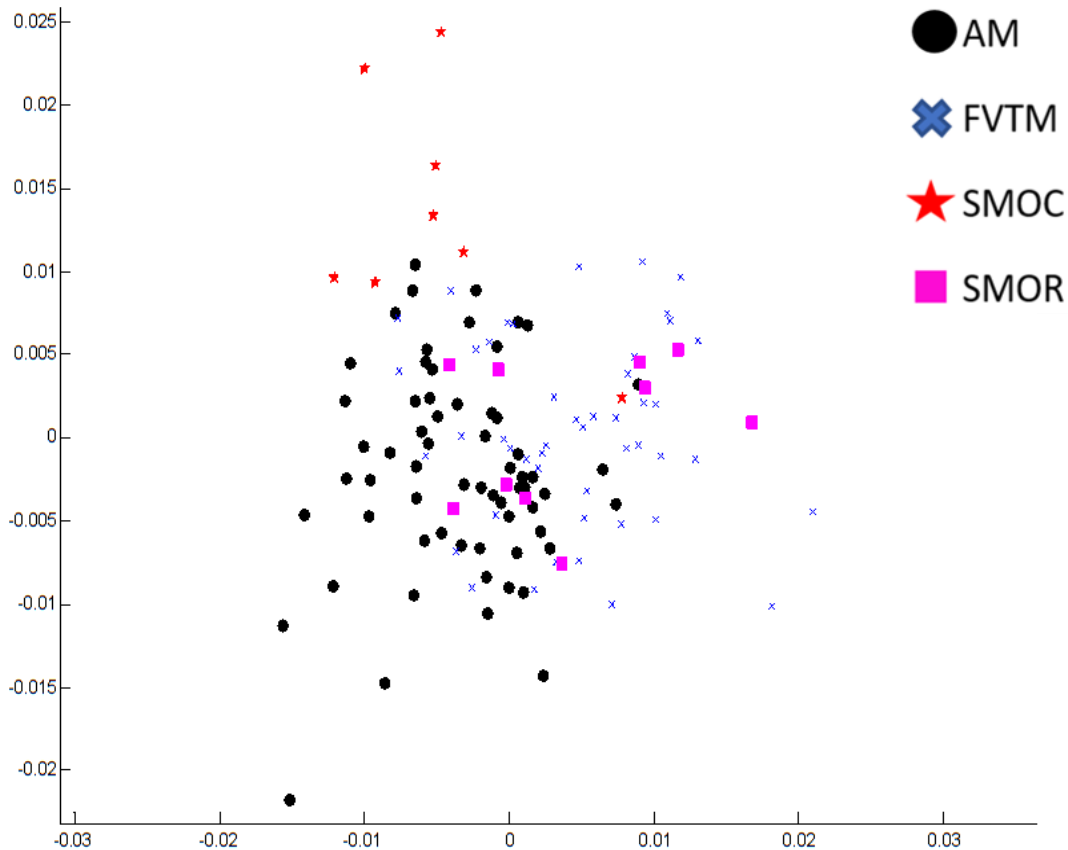
Dada las diferencias en el número de individuos entre las provincias biogeográficas, se utilizó una reducción de PCA buscando disminuir el número de variables a analizar. La variación de la forma de las escamas rostral, prenasal, prefrontal, frontal y parietal, mostraron un patrón de dispersión cuyo 95% de varianza se encontró en los primeros 30 ejes del PCA (Fig. 8). En donde el primer componente explico el 34% de la variación, el segundo el 23% y el tercero 12%. Se evidenciaron diferencias morfológicas entre las cuatro provincias biogeográficas con 3 ejes significativos obtenidos en el MANOVA, donde el primer eje diferenció a la Sierra Madre Occidental de las otras 3 ( $\lambda = 0.5391$ ,  $\chi^2 = 76.0008$ ,  $df=12$ ,  $P= 0.0001$ ), el segundo eje diferencio a la Sierra Madre Oriental de las dos provincias restantes ( $\lambda= 0.7237$ ,  $\chi^2 = 39.7757$ ,  $df=6$ ,  $P= 0.0001$ ) y el tercer eje diferencio al Altiplano Mexicano de la Faja Volcánica Transmexicana ( $\lambda = 0.8911$   $\chi^2 = 14.1806$   $df=2$ ,  $P=0.0008$ ), los cuales son visualizados en el análisis UPGMA (Anexo 2, Fig. A).

El análisis Jackknife indicó que una baja proporción de los grupos fue asignada de una forma correcta y significativa en los que un 35.5% y 0.1% fueron correctos, pero no significativos, lo cual indica que, si bien los organismos provenientes de las cuatro provincias biogeográficas presentaron diferencias en la forma de las escamas, de manera general esas diferencias son marginales.

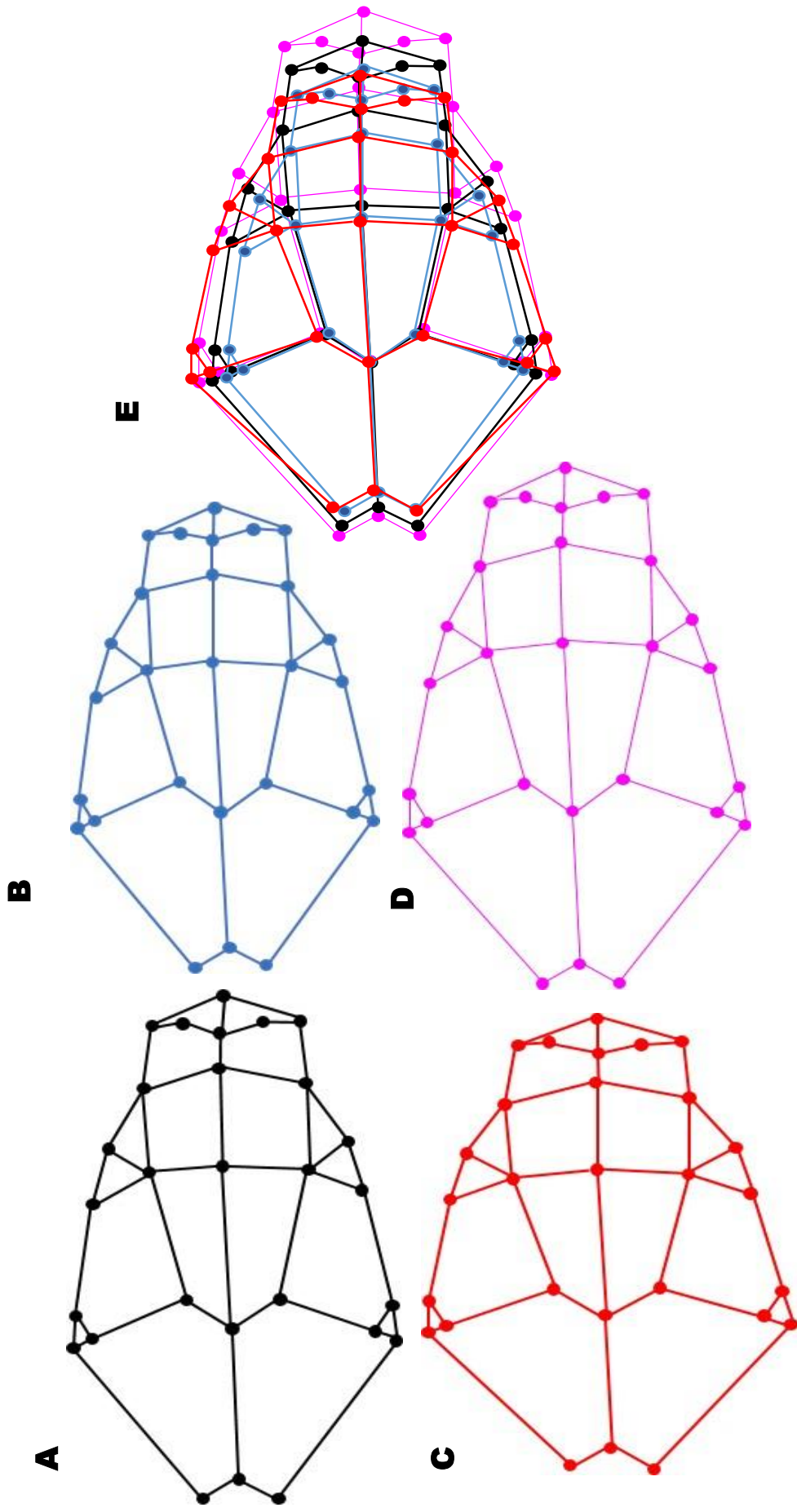
Se visualizó distinción morfológica en las escamas de la cabeza entre las cuatro provincias biogeográficas estudiadas, donde los individuos del Altiplano Mexicano presentan un acortamiento en las escamas prenasales y rostral con un alargamiento en las escamas prefrontales y occipital, dando lugar a cabezas alargadas con hocicos chatos (Fig. 9a). Los individuos de la Faja Volcánica Transmexicana presentaron un alargamiento lateral en las escamas prenasales y rostral y un alargamiento longitudinal en las escamas parietales dando como resultado cabezas alargadas, pequeñas y esbeltas con hocicos anchos (Fig.9b). Los individuos de la Sierra Madre Occidental presentaron escamas prenasales y rostral más esbeltas y alargadas al igual que la escama occipital y las parietales ensanchadas, dando como resultado cabezas más anchas y con hocicos cortos (Fig. 9c). Los individuos

de la Sierra Madre Oriental presentaron escamas prenasales más esbeltas con una escama rostral achatada, una escama occipital más alargada hacia la región posterior y escamas parietales más cortas y anchas, dando como resultado cabezas alargadas y ensanchadas (Fig. 9d).

La variación en la forma de las escamas que presentó cada provincia biogeográfica es visible en las gradillas de deformación, así como la dirección de las mismas mediante los vectores (Anexo 2, Fig. B).



**Figura 8.** PCA para las cuatro provincias biogeográficas, Altiplano Mexicano (AM), Faja Volcánica Transmexicana (FVTM), Sierra Madre Occidental (SMOC) y Sierra Madre Oriental (SMOR).



**Figura 9.** Variación en la forma de las escamas de la cabeza en vista dorsal del Altiplano Mexicano (A), Faja Volcánica Transmexicana (B), Sierra Madre Occidental (C) y Sierra Madre Oriental (D) y la superposición de las mismas (E).

## Escutelación y Patrón de Manchas Negras

De las 15 variables que fueron analizadas mediante estos dos métodos, 7 presentaron diferencias significativas entre las cuatro provincias (Cuadro 3 y 4). En cuanto al patrón de manchas negras, los organismos provenientes de la Faja Volcánica Transmexicana ( $P= 0.0006$ ) y la Sierra Madre Occidental ( $P= 0.0230$ ) difirieron del resto al presentar un mayor número de manchas dorsales sin presentar diferencias significativas entre sí ( $P=0.7497$ ). En el número de bordes supralabiales y bordes infralabiales únicamente la Faja Volcánica Transmexicana se diferenció del resto ( $P= 0.0001$ ), al presentar un mayor número de bordes en ambos casos respecto a las otras provincias. Mientras que en las variables de escutelación únicamente la Faja Volcánica Transmexicana presentó diferencias significativas, distinguiéndose del resto de las provincias al presentar un menor número de escamas caudales ( $P= 0.0385$ ), escamas dorsales ( $P= 0.0005$ ), escamas ventrales ( $P= 0.0011$ ) y un mayor número de escamas gulares ( $P= 0.0004$ ).

**Cuadro 4.** Tabla de devianza donde se muestran los resultados obtenidos mediante los MLG de cada una de las variables de escutelación y patrón de manchas negras entre las cuatro provincias biogeográficas. Los caracteres señalados con un \* indican aquellos que presentaron diferencias significativas. La columna  $\chi^2$  (Provincia) indica el porcentaje de variación explicada por los factores fijos, respecto al porcentaje explicada por  $\chi^2$  (Error) correspondiente a los factores aleatorios.

Caracteres Morfológicos	gl (Provincia)	gl (Error)	gl (Total)	$\chi^2$ (Provincia)	$\chi^2$ (Error)	$\chi^2$ (Total)	P
Bordes Infralabiales*	3	249	252	24.964 (6.4%)	367.1 (93.6%)	392.07	0.0001
Bordes Supralabiales*	3	249	252	21.747 (6.4%)	317.3 (93.6%)	339.12	0.0001
Escamas Caudales*	3	204	207	3.738 (2.4%)	149 (97.6%)	152.81	0.0385
Escamas Dorsales*	3	244	247	4.559 (6.6%)	64.2 (93.4%)	68.85	0.0005
Escamas Gulares*	3	220	223	18.113 (12.8%)	122.8 (87.2%)	140.99	0.0004
Escamas Infralabiales	3	240	243	0.743 (3.7%)	19.4 (96.3%)	20.23	0.8250
Escamas Loreales	3	238	241	0.145 (1.5%)	9.8 (98.5%)	10.02	0.9858
Escamas Nasales	3	238	241	0.003 (0.2%)	1.6 (99.8%)	1.66	0.9999
Escamas Parietales	3	238	241	0.401 (0.9%)	46.1 (99.1%)	46.58	0.9400
Escamas Postoculares	3	238	241	2.420 (7.7%)	29.1 (92.3%)	31.55	0.4898
Escamas Supralabiales	3	238	241	0.004 (0.1%)	3.4 (99.9%)	3.45	0.9999
Escamas Temporales	3	242	245	0.767(1.3%)	57.3 (98.7%)	58.17	0.8573
Escamas Ventrales*	3	237	240	5.695 (6.4%)	83.4 (93.6%)	89.17	0.0011
Manchas Caudales	3	221	224	2.221 (2.9%)	75 (97.1%)	77.25	0.5278
Manchas Dorsales*	3	245	248	17.087 (9.1%)	171.4 (90.9%)	188.49	0.0006

## Ecomorfometría

Las variables de temperatura y precipitación con las cuales se realizaron las regresiones fueron estacionalidad de la temperatura (Bio4) y precipitación anual (Bio12) respectivamente.

Los caracteres morfológicos analizados para esta parte del trabajo mediante regresiones paramétricas y no paramétricas según fuera el caso evidenciaron un patrón ecogeográfico a lo largo del área de distribución de *P. deppei*. En el caso del largo de la cola las variables con las que mostro una relación fueron con la longitud ( $P= 0.0189$ ,  $R^2= 0.0295$ ) y la latitud ( $P= 0.0232$ ,  $R^2= 0.0272$ ) mostrando una tendencia a disminuir el largo de la cola a mayores longitudes y menores latitudes. En el caso de las herbáceas ( $P= 0.0368$ ,  $R^2= 0.0260$ ) y arbustos ( $P= 0.0265$ ,  $R^2= 0.0258$ ) se mostró una tendencia a presentar colas más largas conforme el porcentaje de cobertura de ambos tipos de vegetación incremento (Anexo 3, Fig. A).

En cuanto al patrón de manchas negras en los bordes infralabiales mostraron una tendencia a disminuir su número conforme las variaciones térmicas se hacen más grandes ( $P=0.0001$ ,  $R^2= 0.1996$ ), lo mismo ocurrió a mayores latitudes ( $P=0.0001$ ,  $R^2= 0.1751$ ), aridez ( $P=0.0476$ ,  $R^2= 0.1198$ ). Por otro lado, mostraron una tendencia a incrementar en su número conforme incrementó la altitud ( $P=0.0476$ ,  $R^2= 0.1638$ ), la longitud ( $P=0.0100$ ,  $R^2= 0.1590$ ) y la precipitación ( $P=0.0001$ ,  $R^2= 0.0810$ ) (Anexo 3, Fig.B).

Los bordes supralabiales mostraron una disminución en su número conforme incremento la latitud ( $P=0.0025$ ,  $R^2= 0.1661$ ), la evapotranspiración ( $P=0.0401$ ,  $R^2= 0.1218$ ), aridez ( $P=0.0001$ ,  $R^2= 0.0844$ ) y variación térmica ( $P=0.0001$ ,  $R^2= 0.1655$ ), aunque en esta última hubo un incremento en el número de bordes supralabiales en el extremo superior de la misma. Incrementando también en número con la longitud ( $P=0.0027$ ,  $R^2= 0.1910$ ) y la altitud ( $P= 0.0001$ ,  $R^2= 0.1592$ ) (Anexo 3, Fig. C).

En el caso de las manchas dorsales, incrementaron en número en longitudes bajas y altas, disminuyendo en las intermedias ( $P=0.0001$ ,  $R^2=0.2701$ ). Incrementaron a mayor altitud ( $P=0.0025$ ,  $R^2=0.1413$ ), radiación ( $P=0.0025$ ,  $R^2=0.1548$ ) y evapotranspiración ( $P=0.0100$ ,  $R^2=0.0881$ ). Mientras que mostraron una disminución en su número conforme incremento la latitud ( $P=0.0001$ ,  $R^2=0.1884$ ) y con la variación térmica ( $P=0.0050$ ,  $R^2=0.2389$ ), aunque en esta última en el extremo superior nuevamente incremento el número de manchas dorsales (Anexo 3, Fig. D).

Para las variables de escutelación, las escamas caudales mostraron una disminución en su número relacionado al aumento en la precipitación ( $P=0.0025$ ,  $R^2=0.1248$ ) y la evapotranspiración ( $P=0.0150$ ,  $R^2=0.1486$ ). Mientras que incrementaron en número conforme aumento el porcentaje de cobertura de arbustos ( $P=0.0225$ ,  $R^2=0.0482$ ), la variación térmica ( $P=0.0451$ ,  $R^2=0.0211$ ) y la latitud ( $P=0.0050$ ,  $R^2=0.1456$ ) (Anexo 3, Fig. E).

Las escamas ventrales mostraron una tendencia a disminuir en número conforme incremento la evapotranspiración ( $P=0.0075$ ,  $R^2=0.0776$ ) y la longitud ( $P=0.0426$ ,  $R^2=0.0525$ ). Mientras que su número incremento con la altitud ( $P=0.0050$ ,  $R^2=0.1531$ ) y el porcentaje de cobertura de herbáceas ( $P=0.0589$ ,  $R^2=0.0375$ ) y mostrando fluctuaciones con la variación térmica ( $P=0.0001$ ,  $R^2=0.1891$ ) y la latitud ( $P=0.0050$ ,  $R^2=0.1456$ ) (Anexo 3, Fig. F).

Las escamas dorsales mostraron una tendencia a disminuir su número conforme aumento la longitud ( $P=0.0025$ ,  $R^2=0.1956$ ), la aridez ( $P=0.0125$ ,  $R^2=0.1160$ ) y el porcentaje de cobertura de arbustos ( $P=0.0025$ ,  $R^2=0.1022$ ). Mientras que mostraron una tendencia a incrementar conforme incremento la evapotranspiración ( $P=0.0150$ ,  $R^2=0.1486$ ), la latitud ( $P=0.0025$ ,  $R^2=0.1297$ ) y la variación térmica ( $P=0.0001$ ,  $R^2=0.1290$ ) (Anexo 3, Fig. G).

Las escamas gulares mostraron una tendencia a disminuir su número conforme incremento la latitud ( $P=0.0025$ ,  $R^2=0.1956$ ) y la variación térmica ( $P=0.0300$ ,  $R^2=0.2224$ ). Mientras que incrementaron en número conforme incremento la longitud ( $P=0.0050$ ,  $R^2=0.2729$ ), la altitud ( $P=0.0025$ ,  $R^2=0.2095$ ), la precipitación ( $P=$

0.0001,  $R^2= 0.1444$ ) y la aridez ( $P= 0.0001$ ,  $R^2= 0.1728$ ), no obstante, en el caso de esta última, las escamas gulares mostraron nuevamente una disminución en los límites superiores de aridez (Anexo 3, Fig. H).

## **Discusión**

### *Modelado de nicho ecológico*

Los resultados revelaron un alto grado de distinción ambiental entre las cuatro provincias biogeográficas que componen la distribución de *P. deppei*. Lo cual es atribuible a la compleja estructura ecogeográfica que caracteriza al territorio mexicano, resultado de la interacción de 5 placas tectónicas: la norteamericana, la del Pacífico, la de Cocos, la de Rivera y la del Caribe (Ortega *et al.*, 2000). Esto ha dado origen a diferentes cadenas montañosas, ya sea por plegamiento (Sierra Madre Oriental) o por vulcanismo (Sierra Madre Occidental y Faja Volcánica Transmexicana), que a su vez han generado mesetas como el Altiplano Mexicano o depresiones como la cuenca del Balsas en las extensiones de tierra que quedaron confinadas entre las mismas, lo cual ha contribuido a generar un patrón climático de gran diversidad en todo el país (Ortega *et al.*, 2000; Espinosa *et al.*, 2008; Halffter *et al.*, 2008).

Es por esto que a nivel local las características ambientales dominantes entre cada provincia pueden presentar variación, no sólo en el orden de importancia que tienen sobre cada una, sino en su porcentaje de aporte. Tal es el caso de la provincia del Altiplano Mexicano, donde la altitud, la oscilación estacional en la temperatura y la radiación ejercieron una mayor influencia sobre las zonas habitadas por *P. deppei*, a diferencia de la Faja Volcánica Transmexicana donde se encontraron influenciadas principalmente por la estacionalidad de la temperatura, la altitud y rango medio diurno. Lo cual estaría implicando que las poblaciones de *P. deppei* se encuentren expuestas a condiciones diferenciales, pudiendo estar asociado con la variación intraespecífica a nivel morfológico y molecular (Graham *et al.*, 2004; Bryson *et al.*, 2011a).

Esto ha sido reportado con anterioridad en otros taxones norteamericanos del orden Squamata como *Lampropeltis* (Pyron y Burbrink, 2009) y *Sistrurus* (Wooten y Gibbs, 2012). Lo cual en términos evolutivos implica un primer paso en la adaptación a determinados ambientes, permitiendo que dicha característica se fije dentro una población (Haldane, 1957; Pigliucci, 2001; Pigliucci y Murren, 2003; Whitman y Agrawal, 2009), y consecuentemente producir variación intraespecífica, mediante la cual las poblaciones se hacen más adecuadas a alguna condición propia del ambiente donde habitan, a través del cambio en una característica heredable que provea ventajas para su supervivencia y reproducción (Pigliucci, 2003; Malhotra y Thorpe 1997).

La sobreposición ecológica que presentaron las cuatro provincias biogeografías, si bien es reducida, podría resultar suficiente para permitir el flujo génico entre las provincias y con ello reducir los efectos de la variación interpoblacional (Wooten y Gibbs, 2012). De no ser por las provincias de la Sierra Madre Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana que a pesar de compartir una zona con condiciones ecológicamente viables que permitan el movimiento de sus poblaciones, su continuidad se ve interrumpida en la zona de contacto existente entre ambas por la presencia de afluentes de gran tamaño como el río Lerma, el río San Pedro y el río Grande de Santiago. Ocurriendo lo mismo entre la Sierra Madre Oriental y la Faja Volcánica Transmexicana, separadas por los ríos Panuco, Tuxpan y Cazones (Gómez-Balandra *et al.*, 2012, CONAGUA, 2016).

Bryson *et al.* (2011a) argumentaron que si bien el surgimiento de barreras geográficas como la Faja Volcánica Transmexicana y el levantamiento secundario de la Sierra Madre Occidental han sido eventos importantes durante la historia evolutiva de esta especie, otros eventos como como el desarrollo de ríos de gran tamaño parece ser que también han impulsado su diversificación evolutiva mediante el aislamiento geográfico, puesto que la presencia de estos cuerpos de agua podrían estar representando una barrera física para *P. deppei* que impida el flujo génico interpoblacional, tal como ha ocurrido en *Crotalus triseriatus* (Sullivan *et al.*, 1997; Bryson *et al.*, 2011a), *Neotoma mexicana* (Navarro-Siguenza *et al.*, 2008),

*Dendroctonus mexicanus* (Anducho-Reyes *et al.*, 2008) y *Peromyscus aztecus* (Sullivan *et al.*, 1997).

### *Morfometría lineal*

La variación morfológica dentro de Squamata ha sido reportada en lagartijas como *Gallotia galloti* (Thorpe y Baez, 1987) y *Anolis sagrei* (Calsbeek *et al.*, 2006) y serpientes como *Storeria dekayi* (King, 1977), *Hierophis viridiflavus* (Fornasiero *et al.*, 2007), *Boa constrictor* (Bobak, 2006) y *Crotalus horridus* (Allsteadt *et al.*, 2006). Algunos estudios hacen referencia de su dependencia a factores como la altitud, latitud y longitud (Thorpe y Baez, 1987; Calsbeek *et al.*, 2006; Moreno-Azocar *et al.*, 2015), temperatura (Soulé y Kerfoot, 1972), precipitación (Malhotra y Thorpe 1997; Sanders *et al.*, 2004) y cobertura vegetal (Lister, 1976; Pianka, 2011).

Así mismo, se ha reportado que el número de las escamas caudales en las serpientes se relaciona con la longitud de la cola, donde los machos son los que presentan colas más largas respecto a las hembras, lo cual a su vez se relaciona con la eficiencia locomotora (Voris, 1975; Arnold y Bennett, 1988). Tal como con la termorregulación, donde los tamaños corporales más pequeños tienden a ganar calor de manera más efectiva en zonas templadas (Miles *et al.*, 1987). Por consiguiente, los organismos provenientes de la FVTM, dado que presentaron tamaños de cola más pequeños respecto a las otras provincias, es posible que los factores ambientales que dominan a esta provincia estén involucrados en el desarrollo de un tamaño de cola menor.

### *Morfometría geométrica*

La forma de la cabeza se ha asociado con factores como el uso del microhábitat, generando variaciones intraespecíficas acorde a las condiciones y restricciones mecánicas que puedan presentarse en cada región (Kaliontzopoulou *et al.*, 2007, 2010; Hampton, 2011). Lo cual resulta especialmente importante considerando que las serpientes del género *Pituophis* se caracterizan por ser depredadores activos, que se alimentan principalmente de pequeños mamíferos, donde la presencia de una escama rostral alargada, (rasgo distintivo de este grupo de serpientes) ha sido

considerada como una adaptación a sus hábitos fosoriales (Knight, 1986), al ser de especial importancia durante la búsqueda de alimento dentro de madrigueras, favoreciendo la rápida remoción de sustrato en poco tiempo, esto fue corroborado por Carpenter (1982) en *Pituophis melanoleucus*.

En conjunto con lo anterior, Knight (1986) reporta que la variación en la morfología craneal de *P. melanoleucus* de la región occidental (Arizona) y oriental (Dakota) de Estados Unidos podría encontrarse asociada al tipo de sustrato presente en estas zonas, al exhibir modificaciones premaxilares características a cada una. En ese mismo sentido, los resultados obtenidos mediante los análisis de morfometría geométrica, a través de los cuales se pudieron registrar cuatro morfos característicos, uno para cada provincia, pudieran ser el resultado de las restricciones mecánicas que estén presentes entre las mismas (Ortega *et al.*, 2000; Espinosa *et al.*, 2008). No obstante, se requiere la implementación de estudios biomecánicos y de ecología trófica para corroborarlo.

#### *Escutelación y patrón de manchas negras*

Así mismo, se ha postulado las poblaciones que habitan en regiones con humedad ambiental baja tienden a desarrollar un menor número de escamas pero de gran tamaño y superpuestas entre sí, logrando con esto disminuir la pérdida de agua, respecto a aquellas que habitan en ambientes con humedad ambiental alta, quienes tienden a presentar escamas en mayor número pero de menor tamaño, lisas y con una mayor superficie de piel entre ellas, favoreciendo así la termorregulación mediante evapotranspiración, (Malhotra y Thorpe, 1997; West-Eberhard, 2003; Sanders *et al.*, 2004; Calsbeek *et al.*, 2006; Oufiero *et al.*, 2011; Wegener *et al.*, 2014). Lo cual resulta parcialmente consistente con los patrones observados en el presente trabajo, puesto que se registró una tendencia norte-sur a disminuir el número de escamas dorsales y ventrales conforme incrementaron las condiciones de aridez y evapotranspiración respectivamente, pero estas variables sólo presentaron un porcentaje de explicación del 10% y 7% sobre la variación de estos caracteres morfológicos respectivamente, lo cual se encuentra por debajo de lo reportado en *Anolis* (Calsbeek *et al.*, 2006) y *Sceloporus* (Acevedo, 2009).

Por su parte, la coloración dentro de Squamata ha sido vinculada con la evasión de depredadores mediante el mimetismo (Bechel, 1978; Carrascal *et al.*, 1992) y con la eficiencia termoregulatoria (King, 1988; Bittner *et al.*, 2002). Puesto que la coloración puede actuar como un mecanismo compensatorio, donde la reflectancia de la piel tiene un efecto directo sobre la cantidad de radiación solar absorbida por un organismo (Angilletta *et al.*, 2006).

Lo anterior es congruente con las tendencias observadas en este trabajo, donde los ejemplares de *P. deppei* provenientes de regiones de alta montaña (SMOC y FVTM), presentaron un mayor número de manchas dorsales y bordes labiales, lo cual puede estar asociado a las condiciones ambientales que dominan estas provincias, debido a que a mayor altitud los índices de radiación solar incrementan, la temperatura ambiental disminuye y por consiguiente, los organismos podrían estar pasando más tiempo expuestos al sol para alcanzar una temperatura corporal idónea, lo que consecuentemente los expone a una mayor incidencia de radiación solar, implicando un oscurecimiento en su coloración (Bittner *et al.*, 2002; Trullas *et al.*, 2007; Clusella-Trullas *et al.*, 2009).

#### *Ecomorfometría*

Si bien trabajos anteriores en *Trimeresurus* (Sanders *et al.*, 2004), *Thamnophis* (Arnold y Bennettn, 1988), *Anolis* (Malhotra y Thorpe, 1997; Calsbeek *et al.*, 2006) y *Sceloporus* (Oufiero *et al.*, 2011) son consistentes con los patrones de variación morfológica aquí registrada y con base a las consideraciones anteriores, era de esperar que las variaciones medioambientales tuvieran una influencia mayor sobre la morfología de *P. deppei* tal como ha sido reportado en otros taxa del orden Squamata (Malhotra y Thorpe, 1997; West-Eberhard, 2003; Sanders *et al.*, 2004; Calsbeek *et al.*, 2006; Acevedo, 2009). Lo cual ha sido atribuido a las variaciones en las condiciones ambientales.

No obstante, al considerar que las variables ambientales utilizadas en este trabajo (factores fijos) presentaron un reducido poder explicativo y predictivo sobre la variación en los caracteres morfológicos analizados, influidos por las mismas apenas en un 12.8% en el mayor de los casos, de igual manera los análisis de

ecomorfometría arrojaron un reducido poder explicativo. Este mismo patrón fue reportado por Olalla-Tárraga *et al.* (2006) para distintas especies de serpientes norteamericanas, difiriendo de lo registrado para especies europeas. Lo cual estaría indicando que la variación morfológica que exhibe esta especie a lo largo de su área de distribución está siendo dada y/o mantenida, en mayor medida por factores bióticos y/o abióticos no considerados (factores aleatorios) (Lindell, 1996; Shetty y Shine, 2002; Lourdais *et al.* 2004; Phillips y Shine 2004).

Ante la situación planteada, si bien no se descarta el papel adaptativo de los caracteres morfológicos hacia las condiciones ambientales particulares de cada provincia, es imposible derivar esta condición como una única explicación a los patrones de variación morfológica que presenta *P. deppei*, existiendo la posibilidad de que factores no considerados como un flujo génico limitado, variación no adaptativa o una condición filogenética, estén teniendo un papel más relevante ante la producción y/o mantenimiento de la diferenciación intraespecífica (Olalla-Tárraga *et al.*, 2006; Clemente-Carvalho *et al.*, 2008). Para ello análisis de marcadores moleculares podrían arrojar información relevante sobre la estructura genética y el grado de flujo génico que pueda existir entre las diferentes provincias y así corroborar o desechar esa hipótesis.

Por lo que llegado a este punto es importante hacer un paréntesis y enfatizar en que una característica fenotípica no siempre es producto de la selección natural (Gould y Lewontin, 1979; Ghalambor *et al.*, 2007). Tal como lo postulan Seilancher (1970) y Riedl (1977) la diversidad de patrones de organización corporal o bauplan es tan grande que no siempre se le puede atribuir una explicación meramente adaptativa, muchas de estas expresiones fenotípicas pueden ser consecuencias de la adaptación de estructuras contiguas por correlaciones alométricas y/o pleiotrópicas o por un cambio de uso respecto a la función que le dio origen, como es el caso de las denominadas manifestaciones fenotípicas exaptativas.

La reducida asociación entre un carácter morfológico y la variable ambiental con la que comúnmente se lo asocia ha sido reportado en trabajos anteriores como el de Lich y Bennet (1972) quienes compararon la tasa de pérdida de agua y

transferencia térmica entre un ejemplar de *P. melanoleucus catenifer* (ahora *P. catenifer*) que presentaba una condición congénita caracterizada por la ausencia de escamas en todo el cuerpo respecto a otro con una condición normal, no encontrando diferencias entre los mismos, concluyendo que la evapotranspiración y termorregulación entre ambos ejemplares no dependió de la presencia o ausencia de estas estructuras.

Es bien sabido que el desarrollo embrionario dentro de Squamata depende de las condiciones térmicas tempranas, donde las altas temperaturas se asocian con una disminución en el periodo de incubación (Hubert, 1985). Lo que a su vez también tiene una influencia directa sobre la expresión fenotípica, como puede ser un incremento en el tamaño y variación en la escutelación (Shine *et al.*, 1977; Shine y Elphic, 2001). Esto lo reportan Lourdais *et al.* (2004) en *Vipera aspis* argumentando que la temperatura afecta de manera positiva el número de escamas ventrales que presentaron los neonatos, debido a que en serpientes estas estructuras son el resultado del número de pares de somitas diferenciados durante la embriogénesis, proceso que a su vez se ve positivamente influenciado por la temperatura (Lindell, 1996). Mientras más alta sea esta durante el desarrollo embrionario, mayor será el número de somitas diferenciados durante la embriogénesis que consecuentemente implicara que el individuo presente un mayor número de vertebras y escamas ventrales, lo cual significa que la escutelación y las tallas corporales podrían no ser siempre una adaptación medioambiental, sino una consecuencia indirecta de las fluctuaciones térmicas presentes durante la gestación en determinado tiempo y espacio (Voris, 1975).

Adicionalmente, Aubret *et al.* (2005) han documentado en *Python regius* que factores como el cuidado parental y las condiciones térmicas relacionadas al mismo durante la incubación, influyen directamente sobre su variación morfológica. Reportando que ambos factores estuvieron involucrados positivamente en la absorción de nutrientes por parte del embrión y en el desempeño locomotor de los neonatos, la tasa de crecimiento, masa corporal, longitud hocico-cloaca y longitud de la mandíbula.

Así mismo, Aubret (2012) argumenta que variables como la disponibilidad, tipo y densidad de las presas puede también influir directamente en el tamaño de las serpientes, siendo esta una función del tipo de presas potenciales en cada región, aunado a que el tamaño corporal de los neonatos se encuentra directamente relacionado con la talla corporal de los adultos, reforzando la idea de que el patrón de variación morfológica en serpientes no siempre es un resultado directo de la selección natural sobre determinada característica (Olsson y Madsen 2001; Garant *et al.*, 2007).

Estudios como los publicados por Lich y Bennet (1972), Lourdais *et al.* (2004) Aubret *et al.* (2005) y Aubret (2012), donde se reporta que la variación morfológica en Squamata pueda estar asociada a condiciones no siempre consideradas en trabajos ecomorfológicos como pueden ser aspectos relacionados al desarrollo embrionario, sirven como un precedente para replantear el papel que distintos factores asociados a circunstancias específicas pueden tener sobre la morfología de los organismos. Por lo que resulta importante considerar aspectos que van más allá de un tiempo y espacio determinado, siendo especialmente relevante las condiciones biogeográficas en torno a la especie en cuestión que pudieran haber conducido a los patrones que actualmente podemos observar y cuantificar.

Es bien sabido que las paleo distribuciones de plantas y animales durante el Pleistoceno fueron diferentes a las actuales (Martin y Harrell, 1957; Martínez-Meyer y Peterson, 2006; Waltari *et al.*, 2007; Araujo *et al.*, 2008; Fouquet *et al.*, 2010). Los cambios climáticos que caracterizaron a este periodo provocaron la reducción de las coberturas forestales, generando condiciones climáticas desfavorables para los organismos, al sobrepasar su tolerancia fisiológica, por lo que muchos taxones experimentaron una reducción o fragmentación en sus áreas de distribución generando pequeños relictos o refugios pleistocénicos que limitaron el intercambio génico entre los mismos, lo que a su vez propicio la diferenciación de linajes intraespecíficos, conduciendo a una eventual especiación, como se ha registrado en aves (Puebla-Olivares *et al.*, 2008), reptiles (Barlow *et al.*, 2013) y mamíferos (León-Paniagua *et al.*, 2007).

Por esta razón la mayor riqueza de flora y fauna presente en el país se concentra en las zonas de mayor complejidad geológica y ecológica: las cordilleras, provocando que sean zonas con alta incidencia de endemismos con una marcada tendencia a incrementar la diversidad hacia el sur, siendo especialmente alta en la región norte de Oaxaca, donde convergen la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana, responsables de la gran cantidad de patrones filogeográficos presentes en dicha región (Méndez-Larios *et al.*, 2005; Waltari *et al.*, 2007; Bryson *et al.*, 2011a; Bryson *et al.*, 2011b).

Dicha diferenciación intraespecífica de linajes producto de la fragmentación de las áreas de distribución pudo influir en el surgimiento de los haplotipos que han sido registrados en diferentes taxones (Knowles, 2001). Tal es el caso de *Crotalus triseriatus* (Sullivan *et al.*, 1997), *Crotalus horridus* (Allsteadt *et al.*, 2006) y *Crotalus atrox* (Castoe *et al.*, 2007). Por lo que es probable que *P. deppei* no sea la excepción a este fenómeno, lo cual resultaría congruente con los resultados aquí obtenidos y explicar el porqué de la configuración actual de la red de haplotipos que Bryson *et al.* (2011a) reportan para esta especie, soportando mediante la morfología la existencia de linajes sureños.

Después de las consideraciones anteriores, es muy probable que las variaciones medioambientales en el pasado en conjunto con la presencia de múltiples barreras geográficas a lo largo de su área de distribución hayan dejado una profunda y notoria huella en su historia evolutiva, sobre todo considerando que la FVTM es la barrera de más reciente surgimiento, cuyo estatus como una zona de transición ha hecho que se la considere como una región de gran importancia filogeográfica para los taxones norteamericanos (Villaseñor *et al.*, 2006; Navarro-Sigüenza *et al.*, 2008; Bryson *et al.*, 2011b; Parra-Olea *et al.*, 2012).

La formación de dicha barrera es consistente con el proceso de divergencia ocurrido entre *P. deppei* y *P. lineaticollis* (Bryson *et al.*, 2011a) y es posible que los mismos procesos que provocaron la separación de estos dos linajes también estuvieran involucrados en la diferenciación genética y morfológica registrada para *P. deppei* en este trabajo, donde su presencia representa una potencial barrera

física y/o climática que pueda favorecer la formación de linajes diferenciados a nivel intraespecífico (Wendt, 1993). Los cuales tengan el potencial de amortiguar los efectos negativos de los cambios ambientales (Forsman *et al.*, 2008; Whitman y Agrawal, 2009).

El ejemplo anterior cobra sentido teniendo en cuenta lo amplio de la distribución actual de *P. deppei*, pues los modelos teóricos predicen que las especies con dos o más morfos podrán ocupar nichos más amplios, pudiendo expandir o mantener áreas de distribución de mayor extensión respecto a las especies monomórficas, las cuales consecuentemente serán más susceptibles al cambio ambiental y a una potencial extinción (Knill y Allen, 1995; Agrawal, 2001; Pigliucci, 2001; Thomas *et al.*, 2003; Schlichting, 2004; Forsman *et al.*, 2008; Pizzatto y Dubey, 2012).

Por lo que a lo largo de los planteamientos hechos, es probable que la diferenciación morfológica que presenta *P. deppei* sea un reflejo más de la compleja historia geológica que caracteriza a Norteamérica, producto de las fluctuaciones medioambientales pasadas y de la estructura geográfica de este territorio, donde la presencia de las múltiples cadenas montañosas que abarcan su distribución actual, así como a las variaciones climáticas que las mismas ocasionan, han impactado sobre sus poblaciones, evidenciado a nivel genético y morfológico.

Por esto resulta necesario que futuros trabajos que planteen abordar esta problemática lo hagan mediante la integración de distintas ramas y enfoques que permitan un estudio más amplio y objetivo de los fenómenos evolutivos (Reilly y Wainwright, 1994). Haciendo uso de herramientas como el modelado de nicho ecológico al pasado y diferentes herramientas moleculares como análisis de microsatélites, que permitan corroborar la estructura génica de esta especie y determinar si la distribución de *P. deppei* durante el Pleistoceno era diferente a la actual y si al igual que en *C. atrox*, *Elaphe obsoleta* y *Lampropeltis zonata* (Waltari *et al.*, 2007), sus distribuciones durante este periodo de tiempo se vieron reducidas a pequeños relictos que limitaron su flujo génico interpoblacional, favoreciendo la formación de linajes intraespecíficos genética y morfológicamente diferenciados. Lo

cual es especialmente relevante no solo para comprender la historia evolutiva de los taxa norteamericanos sino también para estimar las posibles consecuencias que pudiera tener sobre la misma el actual escenario del cambio climático y el impacto antrópico sobre la fragmentación del hábitat, diversidad y conservación de los taxa que habitan esta región.

## CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

- Las cuatro provincias biogeográficas que componen la distribución de *Pituophis deppei* fueron ambientalmente diferentes, encontrándose bajo condiciones bioclimáticas particulares.
- *Pituophis deppei* exhibió un patrón de variación morfológica, donde las serpientes que habitan al sur de su distribución, en la Faja Volcánica Transmexicana, concentraron la mayor parte de las diferencias detectadas en su escutelación, patrón de manchas negras y longitud.
- El bajo poder explicativo que tuvieron las variables ambientales sobre la morfología de *Pituophis deppei* sugiere que su variación morfológica puede estar siendo mantenida por factores no considerados, como un flujo génico interpoblacional limitado.
- Los procesos asociados a la formación de la Faja Volcánica Transmexicana y los cambios ambientales pasados, han tenido impacto sobre la historia evolutiva de los taxones norteamericanos, pudiendo también influir en la diferenciación morfológica intraespecífica registrada en *Pituophis deppei*.
- Implementar estudios biomecánicos y de ecología trófica ayudaría a corroborar si la variación en la forma de la cabeza detectada mediante los análisis de morfometría geométrica se asocia a estos factores.
- El uso de técnicas como el modelado de nicho ecológico mediante capas ambientales pasadas, podría ayudar a corroborar si los cambios medioambientales a finales del Pleistoceno, modificaron el área de distribución de *Pituophis deppei*. Mediante la detección de refugios pleistocénicos aislados en las distintas cadenas montañosas que habita y con ello propiciar el surgimiento de diferenciación morfológica y genética intraespecífica, tal como se ha registrado en otros vertebrados norteamericanos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, G. A. (2009). Ecomorphology of the Mexican fence lizards of the *Sceloporus formosus* group (Squamata: Phrynosomatidae) (Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias Biológicas) University of Arlington, Texas.
- Agrawal, A. A. (2001). Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, 294(5541), 321-326.
- Allsteadt, J., Savitzky, A. H., Petersen, C. E. y Naik, D. N. (2006). Geographic variation in the morphology of *Crotalus horridus* (Serpentes: Viperidae). *Herpetological Monographs*, 20(1), 1-63.
- Anducho-Reyes, M. A., Cognato, A. I., Hayes, J. L. y Zúñiga, G. (2008). Phylogeography of the bark beetle *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(3), 930-940.
- Angilletta Jr, M. J., Bennett, A. F., Guderley, H., Navas, C. A., Seebacher, F. y Wilson, R. S. (2006). Coadaptation: a unifying principle in evolutionary thermal biology. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(2), 282-294.
- Araújo, M. B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J. A. F., Haywood, A. M., Valdes, P. J., y Rahbek, C. (2008). Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, 31(1), 8-15.
- Arnold, S. J. y Bennett, A. F. (1988). Behavioural variation in natural populations. V. Morphological correlates of locomotion in the garter snake (*Thamnophis radix*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 34(2), 175-190.
- Arriaga, L., Aguilar, C., Espinosa, D. y Jiménez, R. (1997). Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México, DF.
- Ashton, K. G. y Feldman, C. R. (2003). Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57(5), 1151-1163.

- Ashton, K. G., Burke, R. L. y Layne, J. N. (2007). Geographic variation in body and clutch size of gopher tortoises. *Copeia*, (2), 355-363.
- Aubret, F. (2012). Body-size evolution on islands: are adult size variations in tiger snakes a nonadaptive consequence of selection on birth size? *The American Naturalist*, 179(6), 756-767.
- Aubret, F., Bonnet, X., Shine, R. y Maumelat, S. (2005). Why do female ball pythons (*Python regius*) coil so tightly around their eggs?. *Evolutionary Ecology Research*, 7(5), 743-758.
- Barlow, A., Baker, K., Hendry, C. R., Peppin, L., Phelps, T., Tolley, K. A. y Wüster, W. (2013). Phylogeography of the widespread African puff adder (*Bitis arietans*) reveals multiple Pleistocene refugia in southern Africa. *Molecular Ecology*, 22(4), 1134-1157.
- Barton, H. D. y Wisely, S. M. (2012). Phylogeography of striped skunks (*Mephitis mephitis*) in North America: Pleistocene dispersal and contemporary population structure. *Journal of Mammalogy*, 93(1), 38-51.
- Baxley, D. L. y Qualls, C. P. (2009). Black pine snake (*Pituophis melanoleucus lodingi*): spatial ecology and associations between habitat use and prey dynamics. *Journal of Herpetology*, 43(2), 284-293.
- Bechtel, H.B. (1978). Color and pattern in snakes (Reptilia, Serpentes). *Journal of Herpetology*, 12: 521-532.
- Betz, O. (2006). Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 15: 409-416.
- Bittner, T. D., King, R. B. y Kerfin, J. M. (2002). Effects of body size and melanism on the thermal biology of garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Copeia*, 2002(2), 477-482.
- Boback, S. M. (2006). A morphometric comparison of island and mainland boas (*Boa constrictor*) in Belize. *Copeia*, 2006(2), 261-267.

- Bock, W. J. (1994). Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences*, 19(4), 403-413.
- Bookstein, F. L. (1997). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*: Cambridge University Press.
- Brodie, E. D. (1992). Correlational selection for color pattern and antipredator behavior in the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Evolution*, 46(5), 1284-1298.
- Bryson Jr, R. W., García-Vázquez, U. O. y Riddle, B. R. (2012). Relative roles of Neogene vicariance and Quaternary climate change on the historical diversification of bunchgrass lizards (*Sceloporus scalaris* group) in Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(1), 447-457.
- Bryson Jr, R. W., Murphy, R. W., Lathrop, A. y Lazcano-Villareal, D. (2011b). Evolutionary drivers of phylogeographical diversity in the highlands of Mexico: a case study of the *Crotalus triseriatus* species group of montane rattlesnakes. *Journal of Biogeography*, 38(4), 697-710.
- Bryson, Jr, R. W., De Oca, A. N. M., Jaeger, J. R. y Riddle, B. R. (2010). Elucidation of cryptic diversity in a widespread Nearctic treefrog reveals episodes of mitochondrial gene capture as frogs diversified across a dynamic landscape. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(8), 2315-2330.
- Bryson, R. W., García-Vázquez, U. O. y Riddle, B. R. (2011a). Phylogeography of Middle American gophersnakes: mixed responses to biogeographical barriers across the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 38(8), 1570-1584.
- Calsbeek, R., Knouft, J. H. y Smith, T. B. (2006). Variation in scale numbers is consistent with ecologically based natural selection acting within and between lizard species. *Evolutionary Ecology*, 20(4), 377-394.

- Camilleri, C. y Shine, R. (1990). Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. *Copeia*, 649-658.
- Canseco-Márquez, L. y Gutiérrez-Mayén, M. G. (2010). Anfibios y Reptiles del Valle de Tehuacán–Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán AC.
- Carpenter, C. C. (1982). The bullsnake as an excavator. *Journal of Herpetology* 16:394-401.
- Carrascal, L. M., López, P., Martín, J. y Salvador, A. (1992). Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: implications of heat-exchange rate. *Ethology*, 92(2), 143-154.
- Castoe, T. A., Spencer, C. L. y Parkinson, C. L. (2007). Phylogeographic structure and historical demography of the western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*): a perspective on North American desert biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42(1), 193-212.
- Cianfrani, C., Lay, G. L., Hirzel, A. H. y Loy, A. (2010). Do habitat suitability models reliably predict the recovery areas of threatened species? *Journal of Applied Ecology*, 47, 421–430.
- Clemente-Carvalho, R. B. G., Monteiro, L. R., Bonato, V., Rocha, H. S., Pereira, G. R., Oliveira, D. F. y Dos Reis, S. F. (2008). Geographic variation in cranial shape in the pumpkin toadlet (*Brachycephalus ephippium*): a geometric analysis. *Journal of Herpetology*, 42(1), 176-186.
- Clusella-Trullas, S., Wyk, J. H. y Spotila, J. R. (2009). Thermal benefits of melanism in cordylid lizards: a theoretical and field test. *Ecology*, 90(8), 2297-2312.
- CONAGUA . (2016). Ciclo hidrológico. Atlas del Agua en México (20-66). México, D.F: CONAGUA.
- Dixon, J. R., Sabbath, M. y Worthington, R. (1962). Comments on snakes from central and western México. *Herpetologica*, 91-100.

- Duellman, W. E. (1960). A taxonomic study of the Middle American snake, *Pituophis deppei*. University of Kansas publications, Museum of Natural History 10: 601–610.
- Enciclovida (2018) Enciclovida Portal Search. <http://enciclovida.mx/portal> Accessed on: 2018-9-23.
- Eshel, I. y Matessi, C. (1998). Canalization, genetic assimilation and preadaptation: a quantitative genetic model. *Genetics*, 149(4), 2119-2133.
- Espinosa, D., Ocegueda, S., Aguilar, C., Flores, O., Llorente-Bousquets, J. y Vázquez, B. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *Capital Natural de México*, 1, 33-65.
- Fearn, S., Dowde, J. y Trembath, D. F. (2012). Body size and trophic divergence of two large sympatric elapid snakes (*Notechis scutatus* and *Austrelaps superbis*) (Serpentes: Elapidae) in Tasmania. *Australian Journal of Zoology*, 60(3), 159-165.
- Fick, S. E. y Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315.
- Fitch, H. S. (1999). A Kansas snake community: composition and changes over 50 years (No. Sirsi) i9780894649967).
- Ford, E.B. (1940). Polymorphism and taxonomy. In: *The New Systematics* (ed. J. Huxley), pp. 493-528. Oxford University Press, London.
- Fornasiero, S., Corti, C., Luiselli, L. y Zuffi, M. A. (2007). Sexual size dimorphism, morphometry and phenotypic variation in the Whip snake *Hierophis viridiflavus* from a central Mediterranean area. *Revue d'écologie*.
- Forsman, A., Ahnesjö, J., Caesar, S. y Karlsson, M. (2008). A model of ecological and evolutionary consequences of color polymorphism. *Ecology*, 89(1), 34-40.

- Fouquet, A., Ficetola, G. F., Haigh, A., y Gemmell, N. (2010). Using ecological niche modelling to infer past, present and future environmental suitability for *Leiopelma hochstetteri*, an endangered New Zealand native frog. *Biological Conservation*, 143(6), 1375-1384.
- França, F. G., Mesquita, D. O., Nogueira, C. C., y Araújo, A. F. (2008). Phylogeny and ecology determine morphological structure in a snake assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia*, 2008(1), 23-38
- Fusco, G. y Minelli, A. (2010). Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *The Royal Society* 365, 547–556.
- Gamble, T., Berendzen, P. B., Shaffer, H. B., Starkey, D. E. y Simons, A. M. (2008). Species limits and phylogeography of North American cricket frogs (*Acris*: Hylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48(1), 112-125.
- Garant, D., Kruuk, L. E., McCleery, R. H. y Sheldon, B. C. (2007). The effects of environmental heterogeneity on multivariate selection on reproductive traits in female great tits. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(7), 1546-1559.
- GBIF.org (2018). GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org/species/9208361>
- Gerald, G. W., Bailey, M. A. y Holmes, J. N. (2006). Movements and activity range sizes of northern pinesnakes (*Pituophis melanoleucus melanoleucus*) in middle Tennessee. *Journal of Herpetology*, 40(4), 503-510.
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P. y Reznick, D. N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21(3), 394-407.
- Gómez-Balandra, M. A., Díaz-Pardo, E. y Gutiérrez-Hernández, A. (2012). Composición de la comunidad íctica de la Cuenca del Río Santiago, México, durante su desarrollo hidráulico. *Hidrobiológica*, 22(1), 62-78.

- Gotthard, K. y Nylin, S. (1995). Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos*, 3-17.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 205(1161), 581-598.
- Graham, C. H., Ron, S. R., Santos, J. C., Schneider, C. J. y Moritz, C. (2004). Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58(8), 1781-1793.
- Grbic, D., Saenko, S. V., Randriamoria, T. M., Debry, A., Raselimanana, A. P., y Milinkovitch, M. C. (2015). Phylogeography and support vector machine classification of colour variation in panther chameleons. *Molecular ecology*, 24(13), 3455-3466.
- Hafner, D. J. y Riddle, B. R. (2005). Mammalian phylogeography and evolutionary history of northern México's deserts. *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern México*, 225-245.
- Haldane, J. B. S. (1957). The cost of natural selection. *Journal of Genetics*, 55(3), 511.
- Halffter, G., Llorente-Bousquets, J. y Morrone, J. J. (2008). La perspectiva biogeográfica histórica. *Capital Natural de México*, 1, 67-86.
- Hammerson, G.A., Vazquez Díaz, J., Quintero Díaz, G.E. y Flores-Villela, O. 2007. *Pituophis deppei*. The IUCN Red List of Threatened Species 2007: e.T63870A12723360.
- Hampton, P. M. (2011). Comparison of cranial form and function in association with diet in natricine snakes. *Journal of Morphology*, 272(12), 1435-1443.

- Heatwole, H., Busack, S. y Cogger, H. (2005). Geographic variation in sea kraits of the *Laticauda colubrina* complex (Serpentes: Elapidae: Hydrophiinae: Laticaudini). *Herpetological Monographs*, 19(1), 1-136.
- Hubert, J. (1985). Embryology of the Squamata. In "Biology of the Reptilia, Vol. 15" Ed. Gans, C. and Billet, F (eds), *Biology of the Reptilia 15*. Wiley and Sons, pp. 1-55..
- Hughes, D. F., Meshaka, W. E., Lieb, C. S. y Pechmann, J. H. (2018). Latitudinal Variation in Life History Reveals a Reproductive Disadvantage in the Texas Horned Lizard (*Phrynosoma cornutum*). *bioRxiv*, 364091.
- iDigBio (2018) iDigBio Portal Search. <https://www.idigbio.org/> portal Accessed on: 2018-9-23.
- iNaturalist (2018) iNaturalist Portal Search. <https://www.inaturalist.org/> portal Accessed on: 2018-9-23.
- IUCN 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-2. <http://www.iucnredlist.org>.
- Iverson, J. B. young, C. A., Akre, T. S. B. y Griffiths, C. M. (2012). Reproduction by Female Bullsnares (*Pituophis catenifer sayi*) in the Nebraska Sandhills. *The Southwestern Naturalist*, 57(1), 58-73.
- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A. y Llorente, G. A. (2007). Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(1), 111-124.
- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A. y Llorente, G. A. (2010). Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal hábitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(6), 1234-1244.

- Kapfer, J. M., Coggins, J. R. y Hay, R. (2008). Spatial ecology and hábitat selection of bullsnakes (*Pituophis catenifer sayi*) at the northern periphery of their geographic range. *Copeia*, 2008(4), 815-826.
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W. y Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4, 170122.
- King, R. B. (1988). Polymorphic populations of the garter snake *Thamnophis sirtalis* near Lake Erie. *Herpetologica*, 451-458.
- King, R. B. (1997). Variation in brown snake (*Storeria dekayi*) morphology and scalation: sex, family, and microgeographic differences. *Journal of Herpetology*, 335-346.
- Knight, J. L. (1986). Variation in snout morphology in the North American snake *Pituophis melanoleucus* (Serpentes: Colubridae). *Journal of Herpetology*, 20(1), 77-79.
- Knill, R. y Allen, J. A. (1995). Does polymorphism protect? An experiment with human 'predators'. *Ethology*, 99(1-2), 127-138.
- Knowles, L. L. (2001). Did the Pleistocene glaciations promote divergence? Tests of explicit refugial models in montane grasshoppers. *Molecular Ecology*, 10(3), 691-701.
- Leggett, W. C. y Carscadden, J. E. (1978). Latitudinal variation in reproductive characteristics of American shad (*Alosa sapidissima*): evidence for population specific life history strategies in fish. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 35(11), 1469-1478.
- Lehner, B., Verdin, K. y Jarvis, A. (2006). HydroSHEDS technical documentation, version 1.0. World Wildlife Fund US, Washington, DC, 1-27.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, H. M., Dixon, J. R. y Cruz, A. (2015). Anfibios y reptiles de Sonora, Chihuahua y Coahuila, México/Amphibians and reptiles of Sonora, Chihuahua, and Coahuila. México. CONABIO. Tomo, 1, 714.

- León-Paniagua, L., Navarro-Sigüenza, A. G., Hernández-Baños, B. E. y Morales, J. C. (2007). Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42(3), 653-664.
- Licht, P. y Bennett, A. F. (1972). A scaleless snake: tests of the role of reptilian scales in water loss and heat transfer. *Copeia*, 702-707.
- Lindell, L. E. (1996). Vertebral number in adders, *Vipera berus*: direct and indirect effects on growth. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59(1), 69-85.
- Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Tanton, M. T. y Smith, A. P. (1990). The conservation of arboreal marsupials in the montane ash forests of the Central Highlands of Victoria, south-east Australia: II. The loss of trees with hollows and its implications for the conservation of Leadbeater's Possum *Gymnobelideus leadbeateri* McCoy (Marsupialia: Petauridae). *Biological Conservation*, 54(2), 133-145.
- Lister, B. C. (1976). The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards I: ecological consequences of reduced competition. *Evolution*, 30(4), 659-676.
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A. y Real, R. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), 145-151.
- Lourdais, O., Shine, R., Bonnet, X., Guillon, M. y Naulleau, G. (2004). Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 104(3), 551-560.
- Malhotra, A. y Thorpe, R. S. (1997). Microgeographic variation in scalation of *Anolis oculatus* (Dominica, West Indies): a multivariate analysis. *Herpetologica*, 49-62.
- Manier, M. K. (2004). Geographic variation in the long-nosed snake, *Rhinocheilus lecontei* (Colubridae): beyond the subspecies debate. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83(1), 65-85.

- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R. K., y Thuiller, W. (2009). Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 15(1), 59-69.
- Martin, P. S. y Harrell, B. E. (1957). The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology*, 38(3), 468-480.
- Martínez-Meyer, E., y Peterson, A. T. (2006). Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1779-1789
- Martins, M., Araujo, M. S., Sawaya, R. J. y Nunes, R. (2001). Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). *Journal of Zoology*, 254(4), 529-538.
- Mayr, E. (1982). Of what use are subspecies? *The Auk*, 99(3), 593-595.
- McCormack, J. E., Peterson, A. T., Bonaccorso, E. y Smith, T. B. (2008). Speciation in the highlands of Mexico: genetic and phenotypic divergence in the Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*). *Molecular Ecology*, 17(10), 2505-2521.
- McCullagh, P. y Nelder, J.A. (1989) *Generalized Linear Models*, 2nd edn. Chapman and Hall, London
- McDonald, J. A. (1993). Phytogeography and history of the alpine-subalpine flora of northeastern Mexico. *Biological Diversity of México*, 681-703.
- McGarigal, K., Cushman, S. A., y Stafford, S. (2013). *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer Science & Business Media.
- Méndez-Larios, I., Villaseñor, J. L., Lira, R., Morrone, J. J., DÁvila, P. y Ortiz, E. (2005). Toward the identification of a core zone in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico, based on parsimony analysis of endemism of flowering plant species. *Interciencia*, 30(5), 267-274.

- Merow, C., Smith, M. J. y Silander Jr, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069.
- Miles, D. B., Ricklefs, R. E. y Travis, J. (1987). Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds. *The American Naturalist*, 129(3), 347-364.
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J. y da Fonseca, G.A.B. (2005) Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Conservation International, Washington, DC.
- Monteiro, C., Montgomery, C. E., Spina, F., Sawaya, R. J., y Martins, M. (2006). Feeding, reproduction, and morphology of *Bothrops mattogrossensis* (Serpentes, Viperidae, Crotalinae) in the Brazilian Pantanal. *Journal of Herpetology*, 40(3), 408-413.
- Mooi, R. D., Wiens, J. P. y Casper, G. S. (2011). Extreme color variation within populations of the Common Gartersnake, *Thamnophis sirtalis*, in central North America, with implications for subspecies status. *Copeia*, 2011(2), 187-200.
- Moreno Azócar, D. L., Perotti, M. G., Bonino, M. F., Schulte, J. A., Abdala, C. S. y Cruz, F. B. (2015). Variation in body size and degree of melanism within a lizards clade: is it driven by latitudinal and climatic gradients? *Journal of Zoology*, 295(4), 243-253.
- Mulcahy, D. G. y Mendelson III, J. R. (2000). Phylogeography and speciation of the morphologically variable, widespread species *Bufo valliceps*, based on molecular evidence from mtDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17(2), 173-189.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T., Nyari, A., García-Deras, G. M. y García-Moreno, J. (2008). Phylogeography of the Buarremon brush-finch complex

- (Aves, Emberizidae) in Mesoamerica. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(1), 21-35.
- Nice, C. C. y Shapiro, A. M. (1999). Molecular and morphological divergence in the butterfly genus *Lycaeides* (Lepidoptera: Lycaenidae) in North America: evidence of recent speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, 12(5), 936-950.
- Nijhout, H. F. (2003). Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evolution y Development*, 5(1), 9-18.
- Norris, K. S. (1967). Color adaptation in desert reptiles and its thermal relationships. In *Lizard ecology: a symposium* (pp. 162-229). Columbia: University of Missouri Press.
- Olalla-Tárraga, M. Á., Rodríguez, M. Á. y Hawkins, B. A. (2006). Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *Journal of Biogeography*, 33(5), 781-793.
- Olsson, M. y Madsen, T. (2001). Between-year variation in determinants of offspring survival in the Sand Lizard, *Lacerta agilis*. *Functional Ecology*, 15(4), 443-450.
- Ortega, F., Sedlock, R. L. y Speed, R. (2000). Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, 2, 3-59.
- Osorio-Olvera L., Vijay Barve, Narayani Barve, Jorge Soberón and Manuel Falconi (2018). ntbox: From getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment. R package version 0.2.5.4. <https://github.com/luismurao/ntbox>
- Oufiero, C. E., Gartner, G. E. A., Adolph, S. C. y Garland, T. (2011). Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus* lizards: a phylogenetic perspective. *Evolution*, 65(12), 3590-3607.

- Palmer, J. O. (1985). Life-history consequences of body-size variation in the milkweed leaf beetle, *Labidomera clivicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 78(5), 603-608.
- Parra-Olea, G., Windfield, J. C., Velo-Antón, G., y Zamudio, K. R. (2012). Isolation in habitat refugia promotes rapid diversification in a montane tropical salamander. *Journal of Biogeography*, 39(2), 353-370.
- Patchell, F. C. y Shine, R. (1986). Hinged teeth for hard-bodied prey: a case of convergent evolution between snakes and legless lizards. *Journal of Zoology*, 208(2), 269-275.
- Peterson, A. T., Papeş, M. y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213(1), 63-72.
- Phillips, B. L. y Shine, R. (2004). Adapting to an invasive species: toxic cane toads induce morphological change in Australian snakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(49), 17150-17155.
- Phillips, S. J., Dudík, M. y Schapire, R. E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning* (p. 83). ACM.
- Pianka, E. R. (2011). *Climate and Vegetation. Evolutionary Ecology* (48-65). Harper, Nueva York, H. Y.
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*: JHU Press.
- Pigliucci, M. (2003). Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters*, 6(3), 265-272.
- Pigliucci, M. y Murren, C. J. (2003). Perspective: Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? *Evolution*, 57(7), 1455-1464.

- Pizzatto, L. y Dubey, S. (2012). Colour-polymorphic snake species are older. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(1), 210-218.
- Platt, D. R. (1984). Growth of bullsnakes (*Pituophis melanoleucus sayi*) on a sand prairie in south central Kansas. *Vertebrate ecology and systematics a tribute to Henry S. Fitch*. Lawrence: Museum of Natural History, University of Kansas, 41-55.
- Pook, C. E., Wüster, W. y Thorpe, R. S. (2000). Historical biogeography of the western rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus viridis*), inferred from mitochondrial DNA sequence information. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15(2), 269-282.
- Puebla-Olivares, F., Bonaccorso, E., De Los Monteros, A. E., Omland, K. E., Llorente-Bousquets, J. E., Peterson, A. T. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2008). Speciation in the emerald toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*) complex. *The Auk*, 125(1), 39-50.
- Pyron, R.A. y Burbrink, F.T. (2009) Neogene diversification and taxonomic stability in the snake tribe Lampropeltini (Serpentes: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52, 524–529.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from: <http://www.R-project.org/>.
- Raxworthy, C. J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-Huerta, M. A. y Peterson, A. T. (2003). Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, 426(6968), 837.
- Reilly, S. M. y Wainwright, P. C. (1994). Conclusion: ecological morphology and the power of integration. *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*, 339-354.
- Ricklefs, R. E. y Travis, J. (1980). A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk*, 321-338.

- Riedl, R. (1977). A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena. *The Quarterly Review of Biology*, 52(4), 351-370.
- Rissler, L. J. y Apodaca, J. J. (2007). Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology*, 56(6), 924-942.
- Rodríguez-Robles, J. A. (2003). Home ranges of gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae) in central California. *Copeia*, 2003(2), 391-396.
- Rodríguez-Robles, J. A., Denardo, D. F. y Staub, R. E. (1999). Phylogeography of the California mountain kingsnake, *Lampropeltis zonata* (Colubridae). *Molecular Ecology*, 8(11), 1923-1934.
- Rodríguez-Romero, F., Moreno Barajas, R. y S. Velázquez Rodríguez y Petra Sánchez Nava, A. (2014). ANÁLISIS ECOMORFOLÓGICOS Y ESTUDIOS DE CASO EN MÉXICO. Toluca, Estado de México: UAEM.
- Roe, J. H., Frank, M. R., Gibson, S. E., Attum, O. y Kingsbury, B. A. (2010). No place like home: an experimental comparison of reintroduction strategies using snakes. *Journal of Applied Ecology*, 47(6), 1253-1261
- Rohlf, F. J. (2000). Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 111(4), 463-478.
- Rohlf, F. J. y Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*, 39(1), 40-59.
- Rull, V. (2008). Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, 17(11), 2722-2729.
- Sanders, K. L., Malhotra, A. y Thorpe, R. S. (2004). Ecological diversification in a group of Indomalayan pitvipers (*Trimeresurus*): convergence in taxonomically

- important traits has implications for species identification. *Journal of Evolutionary Biology*, 17(4), 721-731.
- Schlichting, C.D. (2004) The role of phenotypic plasticity in diversification. *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches* (eds T.J. DeWitt & S.M. Scheiner), pp. 191–200. Oxford University Press, Oxford.
- Schluter, D. (2009). Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*, 323(5915), 737-741.
- Schoener, T. W. (1968). The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49(4), 704-726.
- Seilacher, A. (1970). Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia*, 3(4), 393-396.
- SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. SEMARNAT. Diario Oficial de la Federación.
- Sheets DH. (2014a). CoordGen8. IMP8. Canisius College, Buffalo, USA.
- Sheets DH. (2014b). TwoGroup8. IMP8. Canisius College, Buffalo, USA.
- Sheets DH. (2014c). CVAGen8. IMP8. Canisius College, Buffalo, USA
- Shetty, S. y Shine, R. (2002). Sexual divergence in diets and morphology in Fijian sea snakes *Laticauda colubrina* (Laticaudinae). *Austral Ecology*, 27(1), 77-84.
- Shine, R. y Elphick, M. J. (2001). The effect of short-term weather fluctuations on temperatures inside lizard nests, and on the phenotypic traits of hatchling lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72(4), 555-565.
- Shine, R., Madsen, T. R., Elphick, M. J. y Harlow, P. S. (1997). The influence of nest temperatures and maternal brooding on hatchling phenotypes in water pythons. *Ecology*, 78(6), 1713-1721.

- Smith, H., Taylor, E.H., 1966. Herpetology of Mexico. Annotated Checklists and Keys to the Amphibians and Reptiles. Eric Lundberg, Ashton,
- Soberón, J. y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Soltis, D. E., Gitzendanner, M. A., Strenge, D. D. y Soltis, P. S. (1997). Chloroplast DNA intraspecific phylogeography of plants from the Pacific Northwest of North America. *Plant Systematics and Evolution*, 206(1-4), 353-373.
- Soulé, M. y Kerfoot, W. C. (1972). On the climatic determination of scale size in a lizard. *Systematic Biology*, 21(1), 97-105.
- Strange, R. M. y Burr, B. M. (1997). Intraspecific phylogeography of North American highland fishes: a test of the Pleistocene vicariance hypothesis. *Evolution*, 51(3), 885-897.
- Sullivan, J., Markert, J. A. y Kilpatrick, C. W. (1997). Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology*, 46(3), 426-440.
- Thomas, R. J., Marples, N. M., Cuthill, I. C., Takahashi, M. y Gibson, E. A. (2003). Dietary conservatism may facilitate the initial evolution of aposematism. *Oikos*, 101(3), 458-466.
- Thorpe, R. S. y Baez, M. (1987). Geographic variation within an island: univariate and multivariate contouring of scalation, size, and shape of the lizard *Gallotia galloti*. *Evolution*, 41(2), 256-268.
- Trabucco, A. y Zomer, R. J. (2009). Global aridity index (global-aridity) and global potential evapo-transpiration (global-PET) geospatial database. CGIAR Consortium for Spatial Information.
- Trullas, S. C., van Wyk, J. H. y Spotila, J. R. (2007). Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 32(5), 235-245.

- Tuanmu, M. N. y Jetz, W. (2014). A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 23(9), 1031-1045.
- Uribe-Peña, Z., Ramírez-Bautista, A. y Casas-Andreu, G. (1999). Anfibios y reptiles de las Serranías del DF, México. Instituto de Biología, UNAM. México, DF.
- Vercken, E., Massot, M., Sinervo, B. y Clobert, J. (2007). Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(1), 221-232.
- VertNet (2018) VertNet Portal Search. <http://vertnet.org/>. Accessed on: 2018-9-23.
- Vidal-Zepeda R. (2005). Las regiones climáticas de México, I. 2.2. México DF: Instituto de Geografía, UNAM.
- Villaseñor, J. L., Delgadillo, C. y Ortiz, E. (2006). Biodiversity hotspots from a multigroup perspective: Mosses and Senecios in the Transmexican Volcanic Belt. *Biodiversity y Conservation*, 15(13), 4045-4058.
- Voris, H. K. (1975). Dermal scale-vertebra relationships in sea snakes (Hydrophiidae). *Copeia*, 746-757.
- Waltari, E., Hijmans, R. J., Peterson, A. T., Nyári, Á. S., Perkins, S. L. y Guralnick, R. P. (2007). Locating Pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *Plos One*, 2(7), e563.
- Warren, D. L., Glor, R. E., y Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(11), 2868-2883.
- Warren, D. L., Glor, R. E., y Turelli, M. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3), 607-61
- Wegener, J. E., Gartner, G. E. A. y Losos, J. B. (2014). Lizard scales in an adaptive radiation: variation in scale number follows climatic and structural hábitat

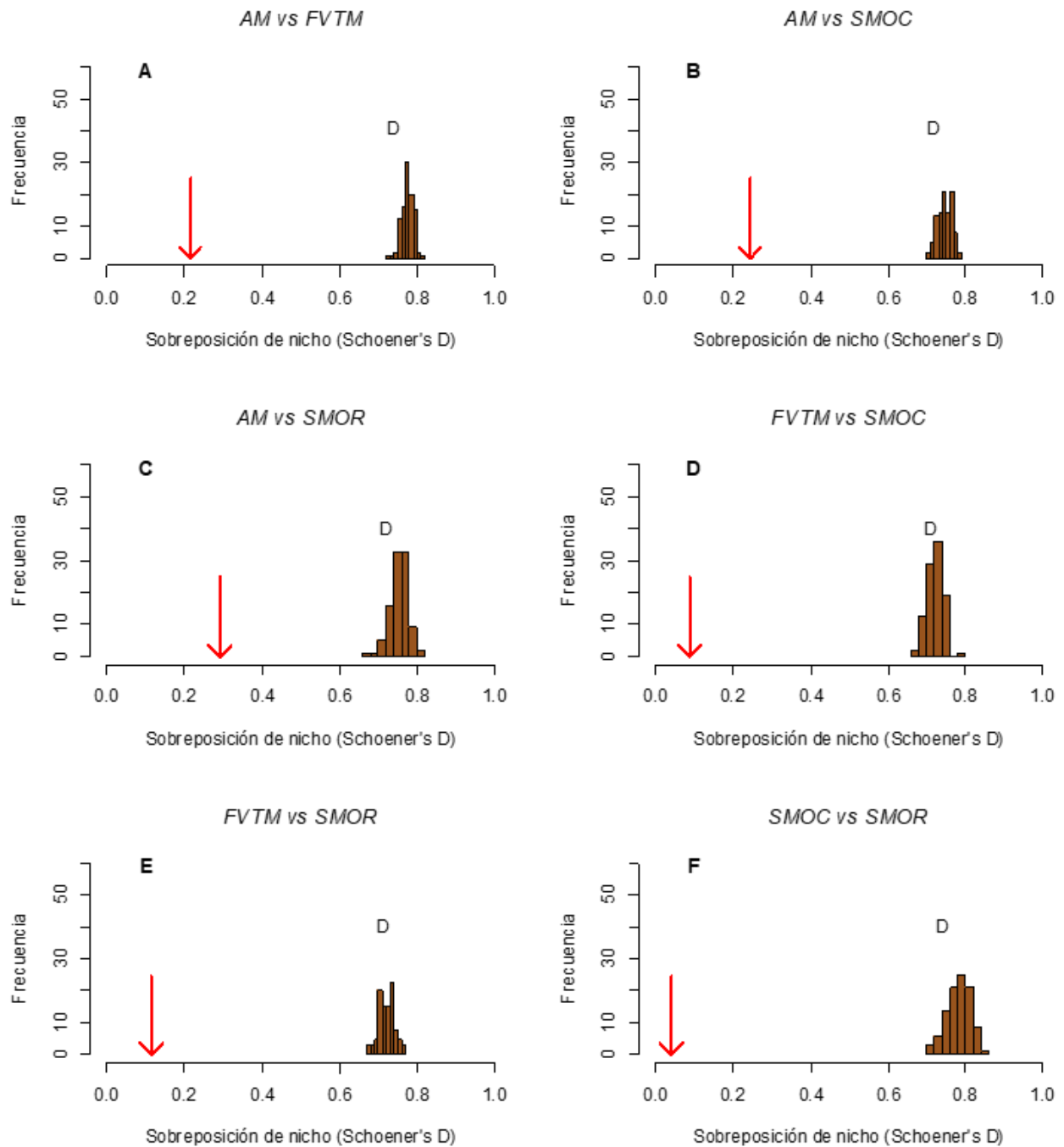
- diversity in *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(2), 570-579.
- Wendt, T. (1993) Composition, floristic affinities and origins of the Mexican Atlantic slope rain forests. In *Biological diversity of Mexico, origins and distribution* (ed. T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa), pp. 595–680. Oxford University Press
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*: Oxford University Press.
- Whitman, D. W. y Agrawal, A. A. (2009). What is phenotypic plasticity and why is it important. *Phenotypic plasticity of insects: Mechanisms and consequences*, 1-63.
- Wiens, J. J. y Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36, 519-539.
- Wooten, J. A. y Gibbs, H. L. (2012). Niche divergence and lineage diversification among closely related *Sistrurus* rattlesnakes. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(2), 317-328.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical analysis*. Tercera edición. Prentice Hall. New Jersey.
- Zelditch , M. L. , D. L. Swiderski , D. H. Sheets y W. L. Fink. (2004) *Geometric Morphometrics for Biologists* . Elsevier , San Diego .
- Zunino, M. y A. Zullini (2003) *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica. México D. F., México. pp. 45-64.

## Anexos

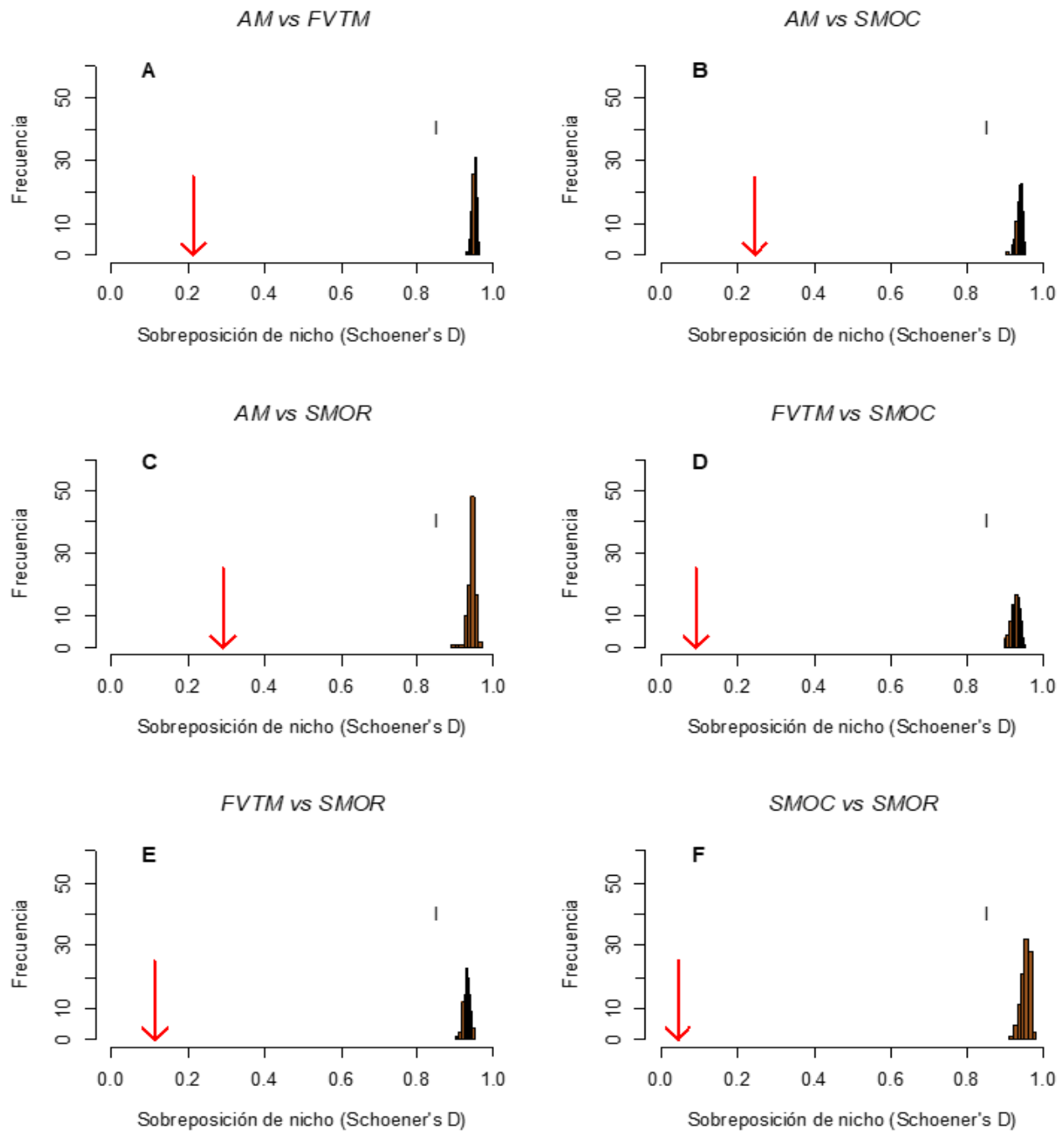
### Anexo 1

**Cuadro A.** Listado de las 28 variables bioclimáticas consideradas para este trabajo. Las variables señaladas con un \* son las que se emplearon para la elaboración de los modelos de nicho ecológico de cada una de las provincias biogeográficas.

Variabes	Descripción
Altitud*	Elevación sobre el nivel medio del mar
Arboles hoja aguja*	Superficie cubierta por coníferas
Arboles hoja perenne*	Superficie cubierta por árboles perennifolios
Arboles hoja caduca*	Superficie cubierta por árboles caducifolios
Arbustos*	Superficie cubierta por arbustos
Aridez*	Grado de déficit o suficiencia de agua
Bio1	Temperatura media anual
Bio2*	Rango de temperatura media diurna
Bio3*	Isotermalidad
Bio4*	Temperatura estacional
Bio5*	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio6*	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango de la temperatura anual
Bio8	Temperatura media del trimestre más húmedo
Bio9	Temperatura media del trimestre más seco
Bio10*	Temperatura media del trimestre más cálido
Bio11*	Temperatura media del trimestre más frío
Bio12*	Precipitación anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15*	Precipitación estacional
Bio16*	Precipitación del trimestre más húmedo
Bio17*	Precipitación del trimestre más seco
Bio18	Precipitación del trimestre más cálido
Bio19	Precipitación del trimestre más frío
Evapotranspiración*	Pérdida de humedad por evaporación directa
Herbáceas*	Superficie cubierta por herbáceas
Radiación*	Cantidad de energía solar que recibe la superficie terrestre

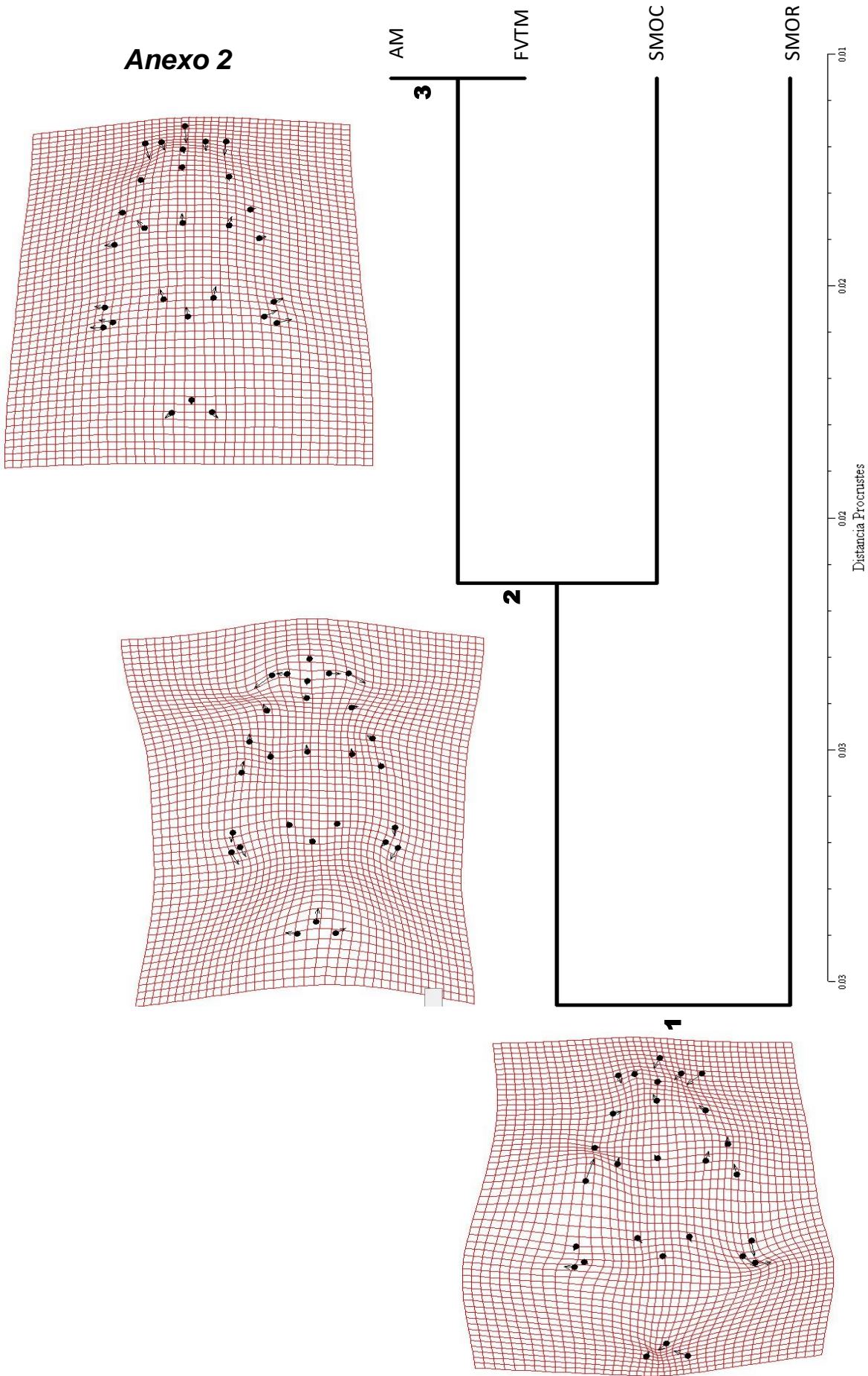


**Figura B.** Pruebas de similitud de nicho ecológico entre provincia biogeográfica. Valores de sobre posición de nicho (flecha roja) en comparación con los modelos nullos (D).

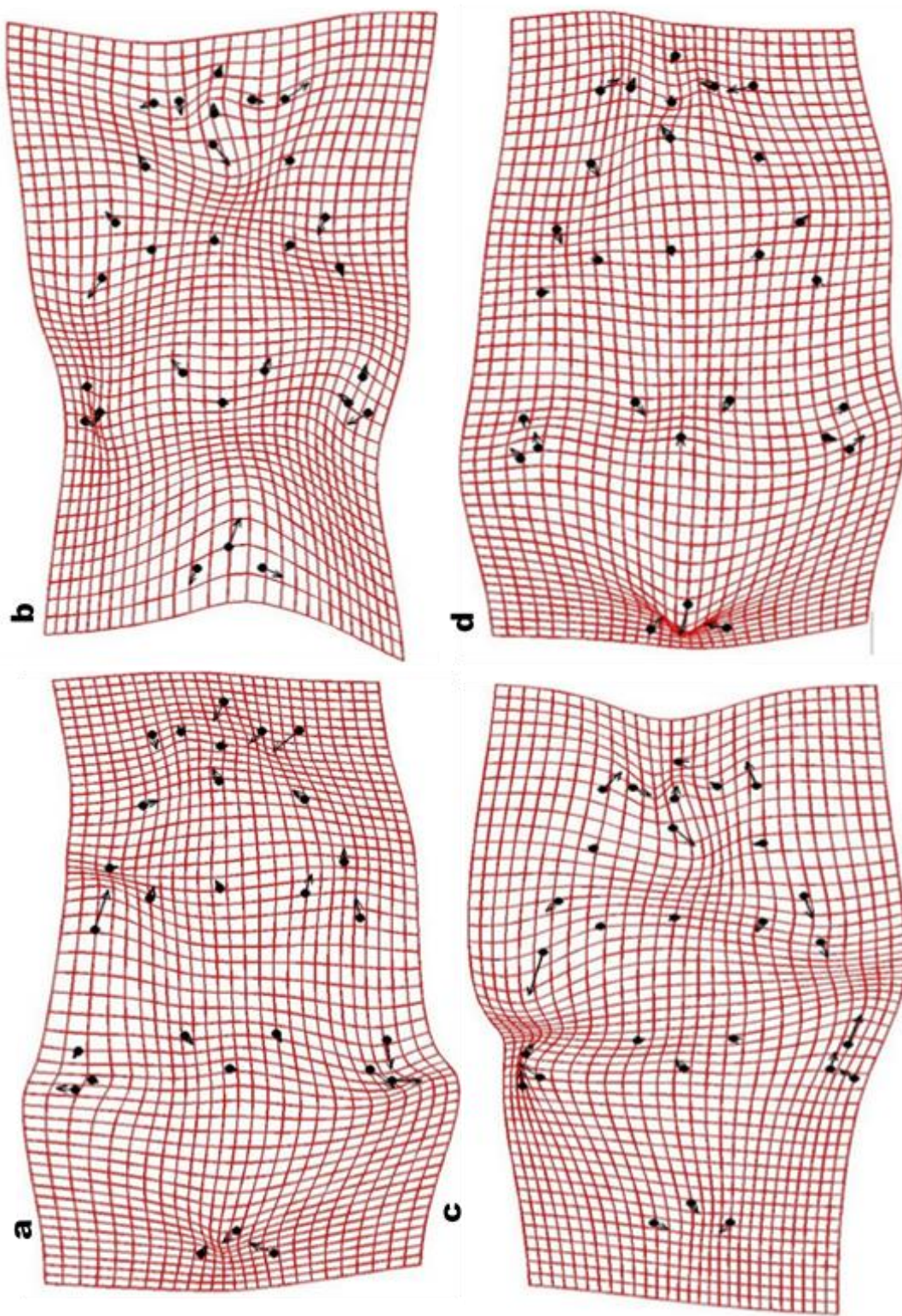


**Figura B.** Pruebas de similitud de nicho ecológico entre provincia biogeográfica. Valores de sobre posición de nicho (flecha roja) en comparación con los modelos nulos (I).

## Anexo 2



**Figura A.** Dendrograma donde se muestran las diferencias morfológicas evidenciadas en los tres ejes del CVA. Donde los vectores presentes en las gradillas de deformación indican la dirección de los cambios en la forma para cada una de estas.

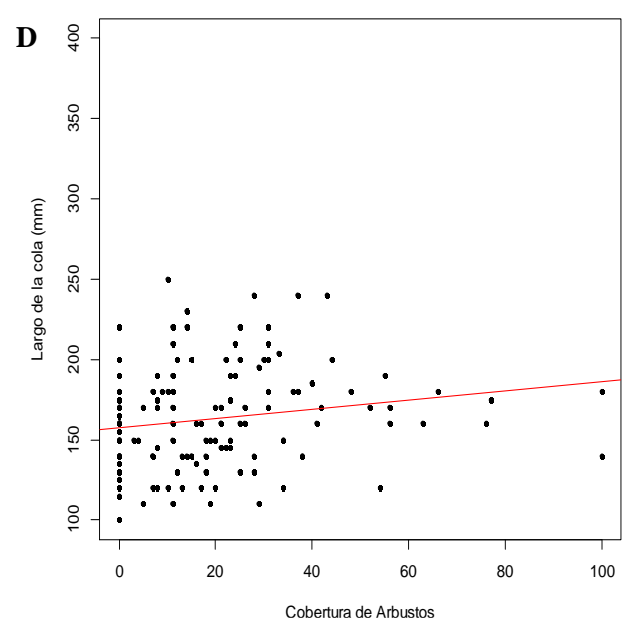
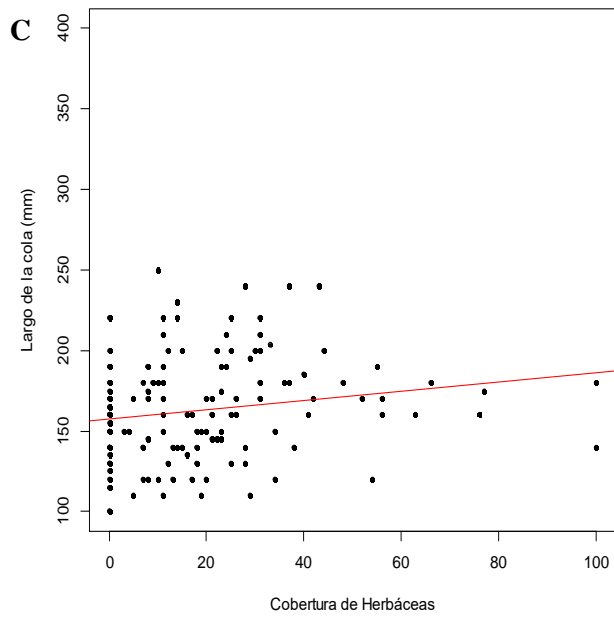
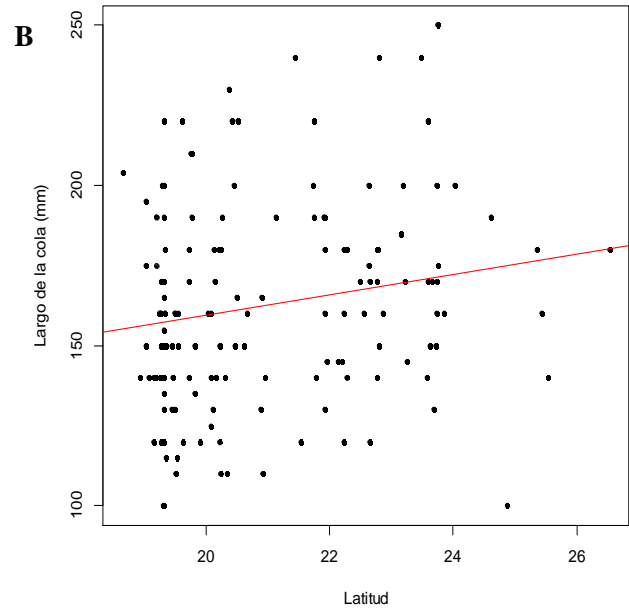
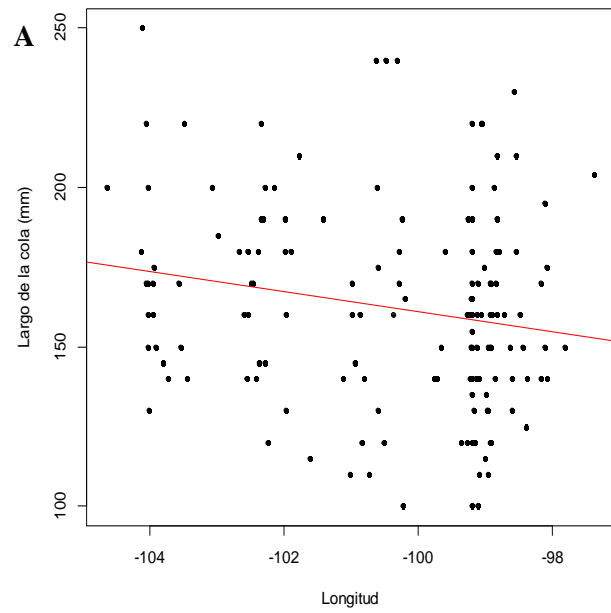


**Figura B.** Gradillas de deformación para las escamas de la cabeza en vista dorsal del Altiplano Mexicano (a), la Faja Volcánica Transmexicana (b), La Sierra Madre Occidental (c) y la Sierra Madre Oriental (d), donde los vectores indican las direcciones en los cambios de forma para cada una de ellas.

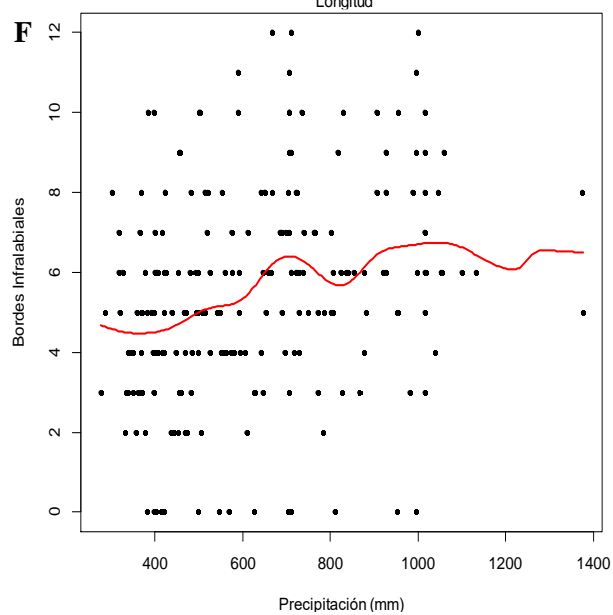
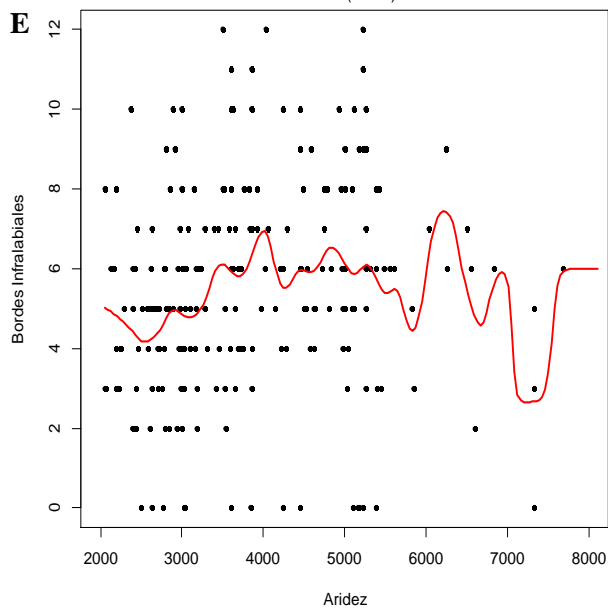
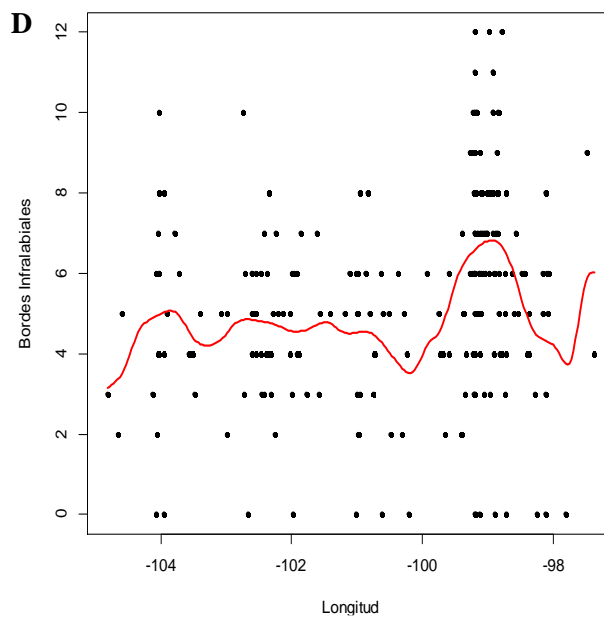
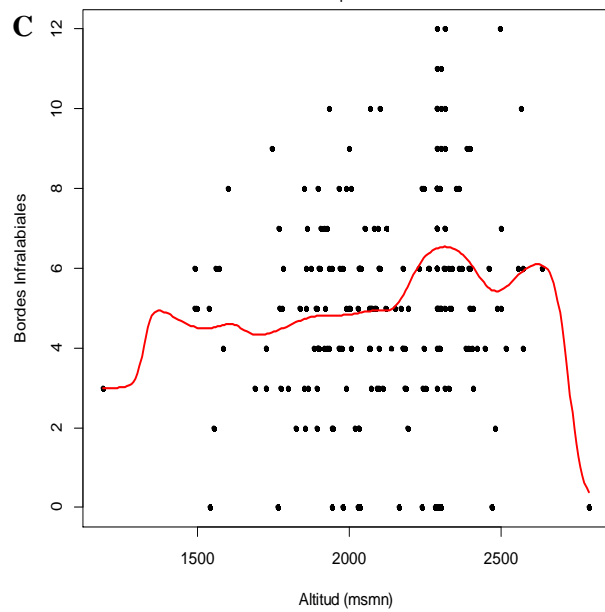
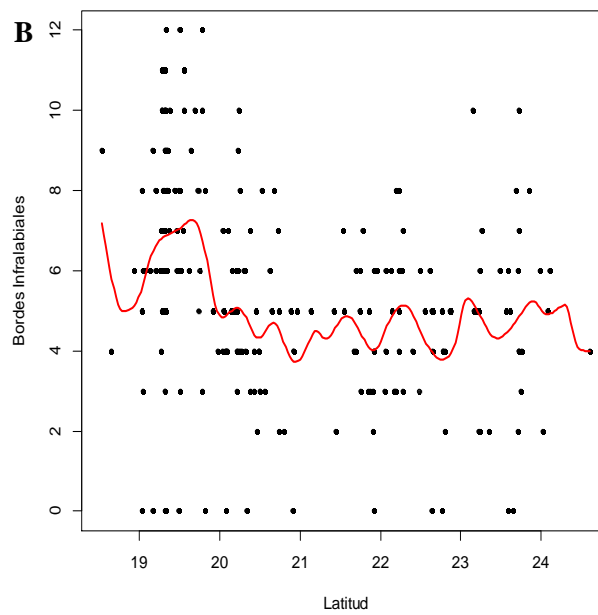
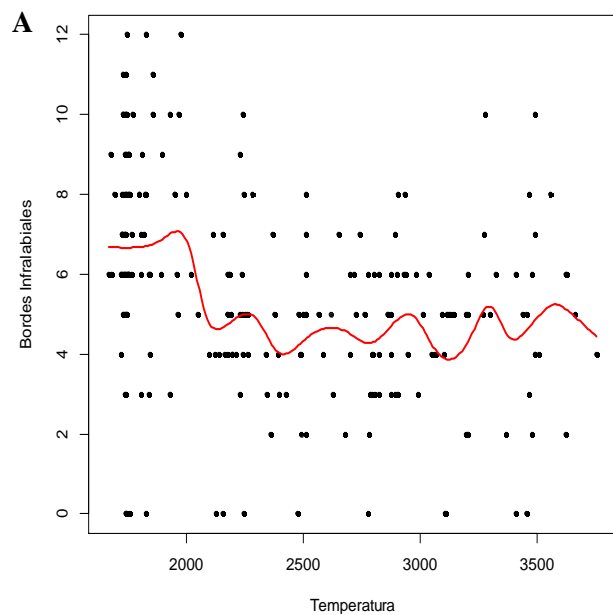
## Anexo 3

**Cuadro A.** Resultados de las regresiones lineales y regresiones de Kernel para cada una de las variables morfológicas. Las variables señaladas con un \*, indican aquellas que presentaron una relación significativa con respecto a las variables ambientales.

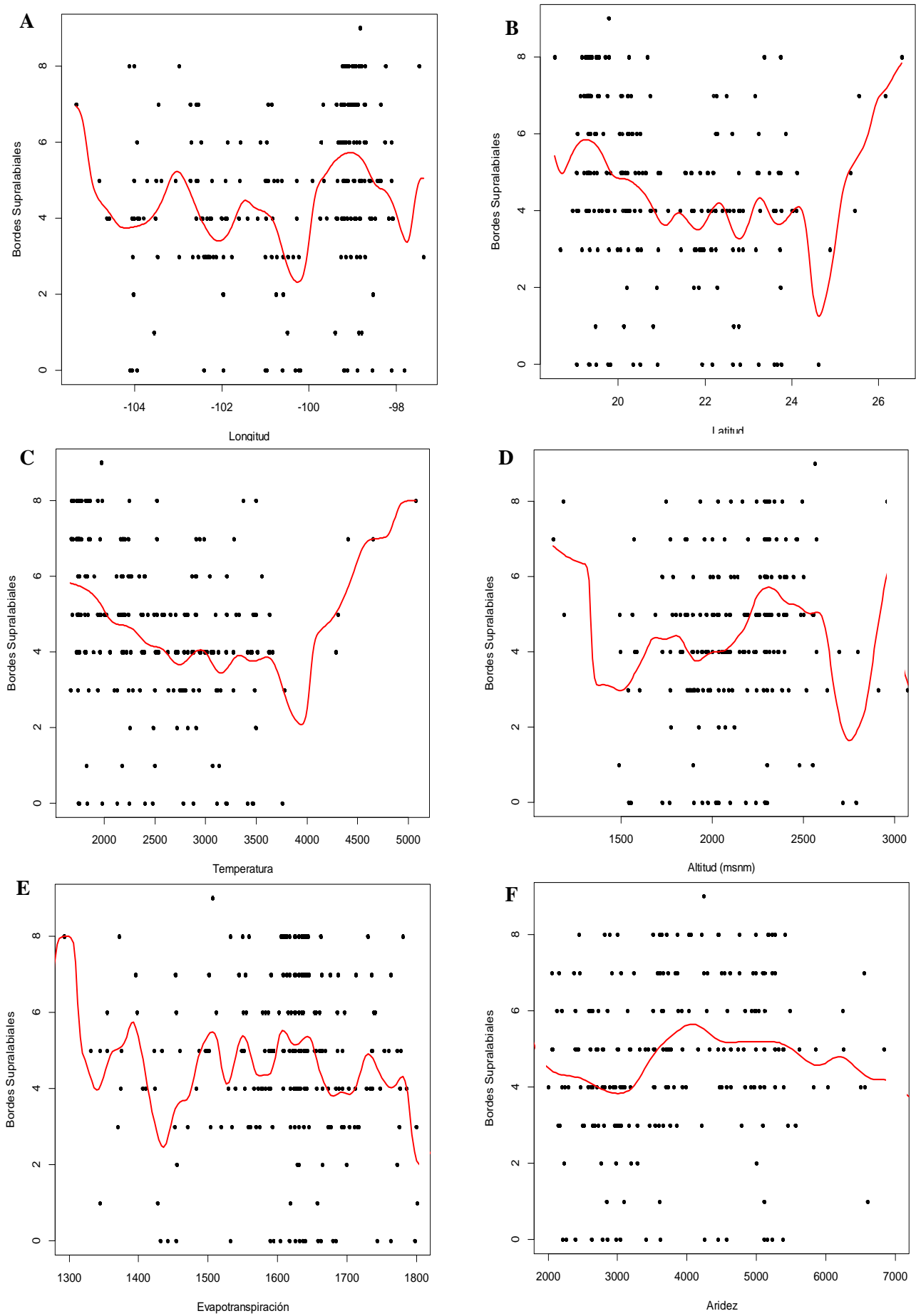
Variables Ambientales	BOIL		BOSL		ECAUD		EDORS		EGULA		EVENT		LONCO		MADOR	
	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>
Altitud	*0.0476	0.1638	*0.0001	0.1592	0.8897	0.0212	*0.0001	0.0961	*0.0025	0.2095	*0.005	0.1531	0.3277	-0.0002	*0.0025	0.1413
Árboles hoja caduca	0.8271	0.0007	0.5414	0.0005	0.3183	0.0271	0.8672	0.0001	0.4486	0.0015	0.3935	0.0013	0.7038	-0.0057	*0.0075	0.0396
Árboles hoja de aguja	0.3308	0.0354	0.3634	0.0476	0.5714	0.0001	0.5764	0.0001	0.3208	0.0087	0.7970	0.0028	0.7109	-0.0057	*0.0075	0.0639
Árboles hoja perenne	0.6115	0.0190	0.4536	0.0141	0.7394	0.0310	0.2280	0.0001	0.4887	0.0003	0.9449	0.0001	0.0830	0.0133	0.0601	0.0135
Arbustos	*0.0075	0.0678	*0.0150	0.0689	*0.0225	0.0482	*0.0025	0.1022	0.0902	0.0251	*0.0075	0.0299	*0.0265	0.0258	0.2782	0.0033
Aridez	*0.0476	0.1198	*0.0001	0.0844	0.2782	0.0940	*0.0125	0.1160	*0.0001	0.1728	0.0652	0.0232	0.4627	-0.0030	*0.0350	0.0881
Temperatura	*0.0001	0.1996	*0.0001	0.1655	*0.0451	0.0211	*0.0001	0.1290	*0.0300	0.2224	*0.0001	0.1891	0.1392	0.0079	*0.0050	0.2389
Precipitación (mm)	*0.0001	0.0810	*0.0025	0.0752	*0.0025	0.1248	*0.0025	0.0924	*0.0001	0.1444	0.0952	0.0292	0.6144	-0.0049	*0.0125	0.0509
Evapotranspiración	*0.0025	0.0499	*0.0401	0.1218	*0.0375	0.0932	*0.0150	0.1486	*0.0025	0.0645	*0.0075	0.0776	0.9049	-0.0065	*0.0100	0.0881
Herbáceas	*0.0283	0.0698	*0.0210	0.0690	0.0235	0.0492	0.1955	0.0057	0.0902	0.0251	*0.0589	0.0375	*0.0368	0.0260	0.3782	0.0056
Latitud	*0.0001	0.1751	*0.0025	0.1661	*0.0551	0.0208	*0.0025	0.1297	*0.0001	0.2426	*0.005	0.1456	*0.0232	0.0272	*0.0001	0.1844
Longitud	*0.0100	0.1590	*0.0027	0.1910	0.9749	0.0008	*0.0025	0.1956	*0.005	0.2729	*0.0426	0.0525	*0.0189	0.0295	*0.0001	0.2701
Radiación	0.1278	0.0428	0.7193	0.0068	0.1053	0.0871	0.2005	0.0168	*0.0001	0.1090	*0.0125	0.0369	0.1072	0.0106	*0.0025	0.1548



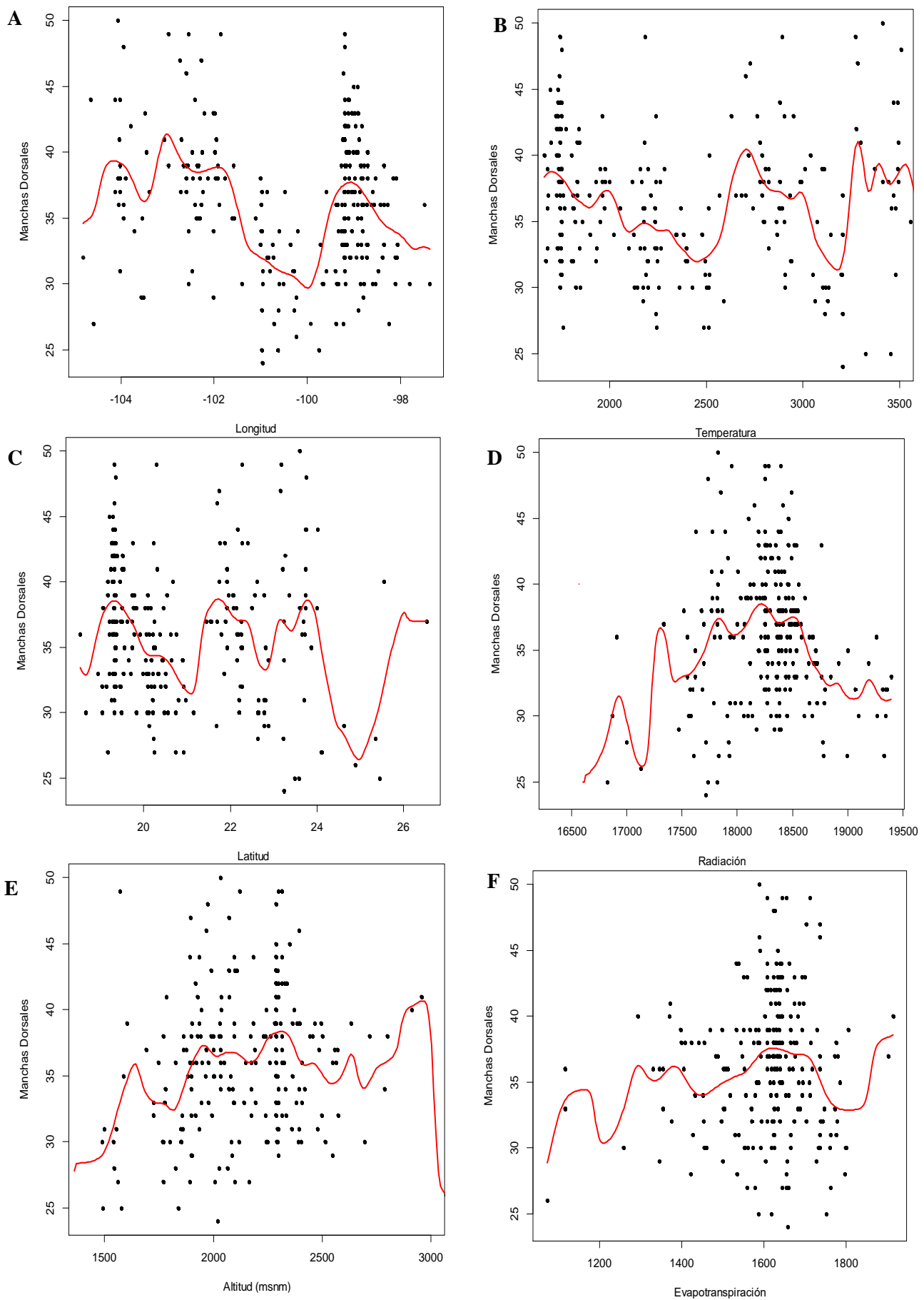
**Figura A.** Regresiones lineales entre el largo de la cola y las variables de longitud (A), latitud (B), cobertura de herbáceas (C) y cobertura de arbustos (D).



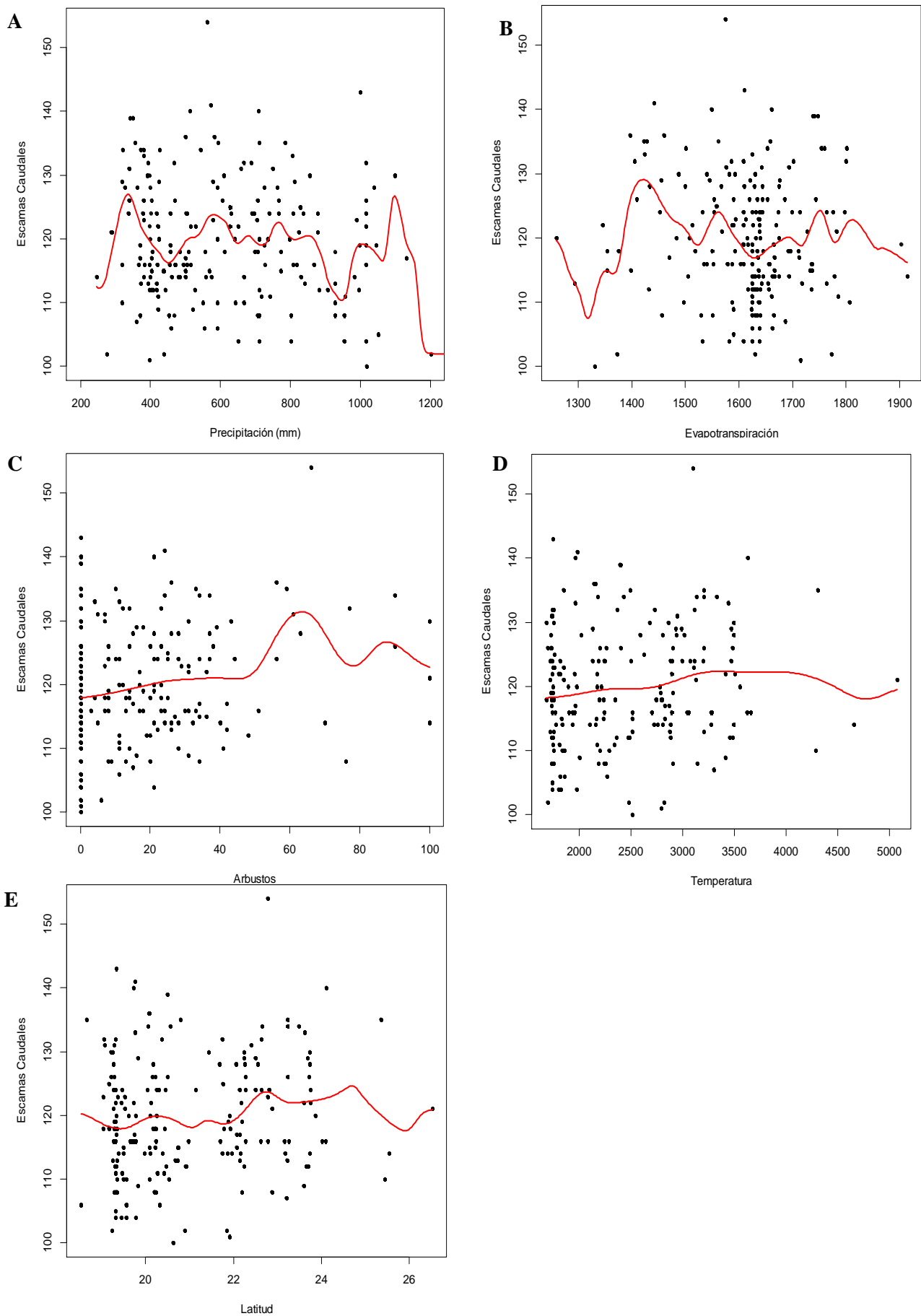
**Figura B.** Regresiones de Kernel entre los bordes infralabiales y las variables de temperatura (A), latitud (B), altitud (C), longitud (D), aridez (E) y precipitación (F).



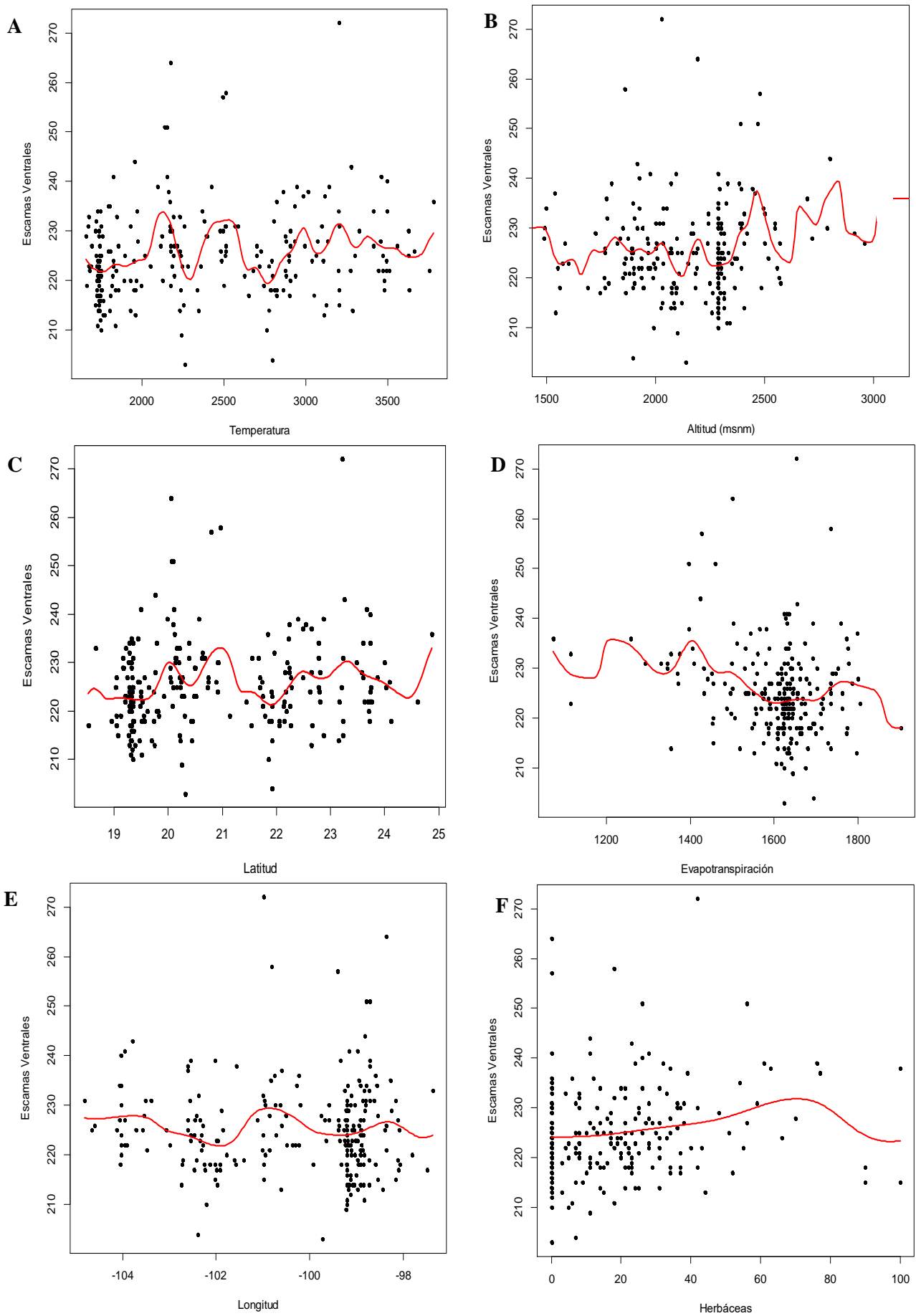
**Figura C.** Regresiones de Kernel entre los bordes supralabiales y las variables de longitud (A), latitud (B), temperatura (C), altitud (D), evapotranspiración (E) y aridez (F).



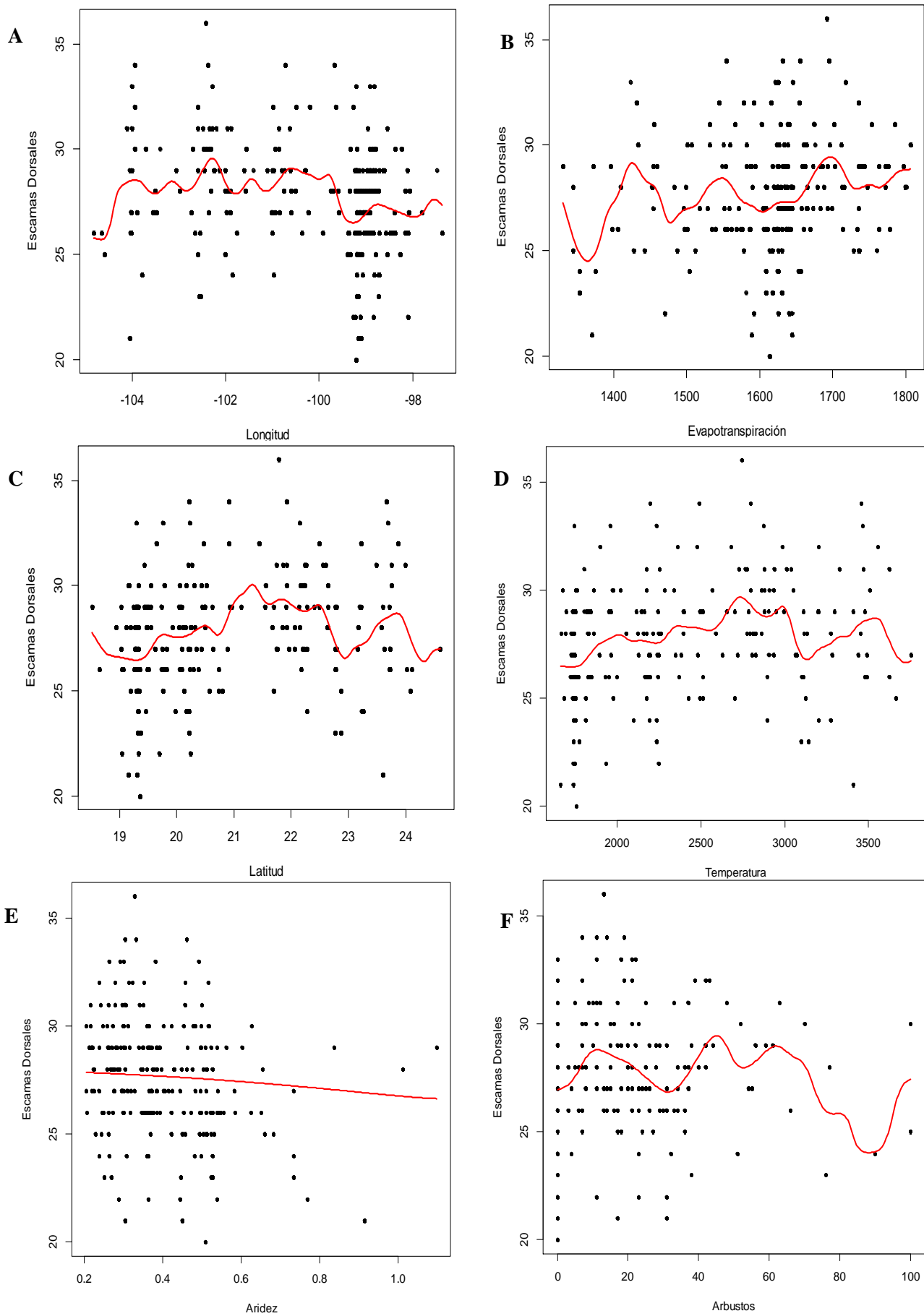
**Figura D.** Regresiones de Kernel entre las manchas dorsales y las variables de longitud (A), temperatura (B), latitud (C), radiación (D), altitud (E) y evapotranspiración (F).



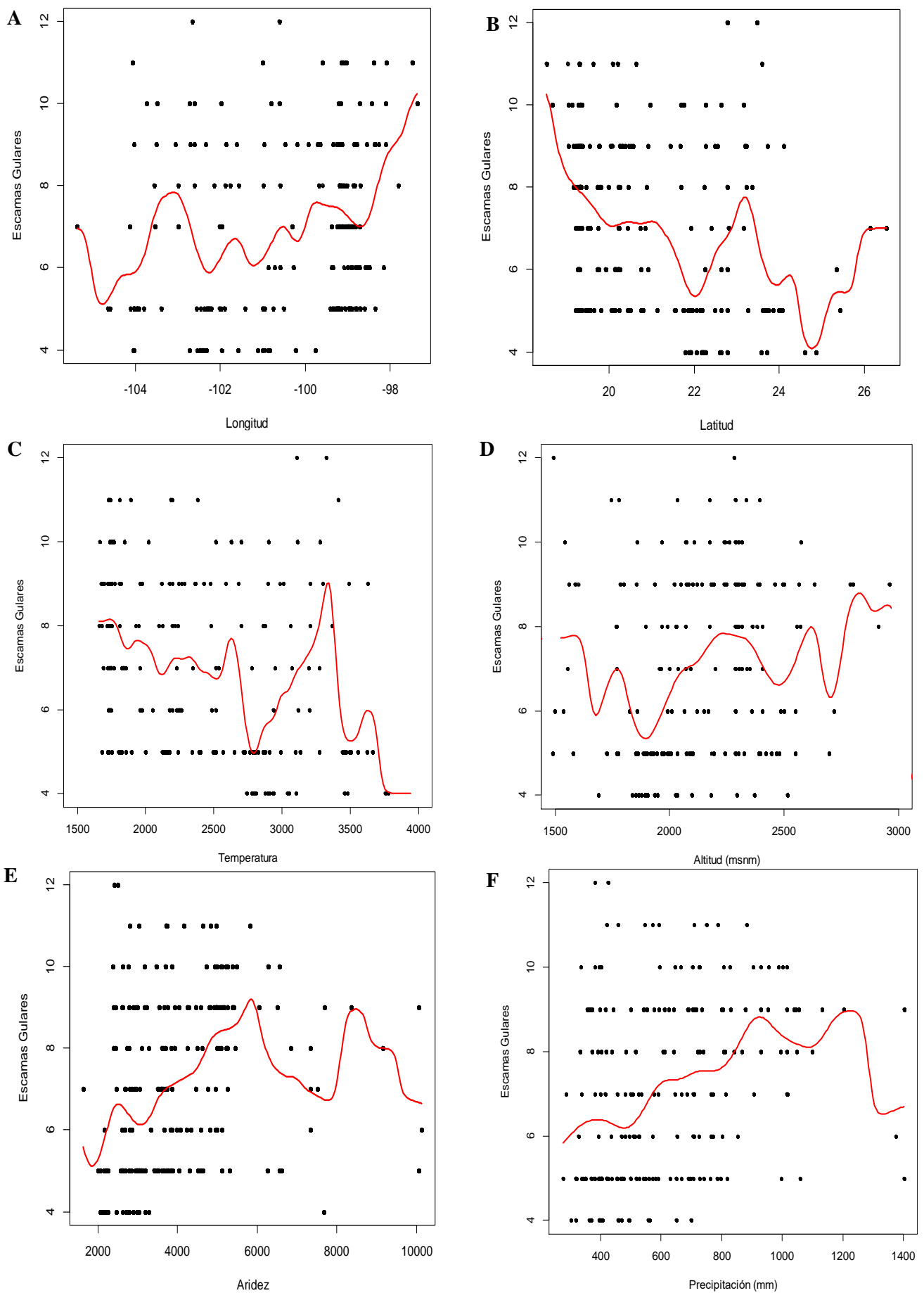
**Figura E.** Regresiones de Kernel entre las escamas caudales y las variables de precipitación (A), evapotranspiración (B), arbustos (C), temperatura (D) y latitud (E).



**Figura F.** Regresiones de Kernel entre las escamas ventrales y las variables de temperatura (A), altitud (B), latitud (C), evapotranspiración (D), longitud (E) y herbáceas (F).



**Figura G.** Regresiones de Kernel entre las escamas dorsales y las variables de longitud (A), evapotranspiración (B), latitud (C), temperatura (D), aridez (E) y arbustos (F).



**Figura H.** Regresiones de Kernel entre las escamas gulares y las variables de longitud (A), latitud (B), temperatura (C), altitud (D), aridez (E) y precipitación (F).