



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

ESCUELA DE BIOLOGÍA

LÍMITES DE ESPECIE DE LA SERPIENTE MEXICANA  
*Salvadora bairdi* Jan, 1860 (Colubridae)

Tesis que para obtener el título de  
LICENCIADA EN BIÓLOGIA

PRESENTA:  
MARÍA FERNANDA MALDONADO BUSTAMANTE

DIRECTOR:  
DR. CARLOS ALBERTO HERNÁNDEZ JIMÉNEZ

AGOSTO 2023



## **AGRADECIMIENTOS**

A mi director, guía y amigo Carlos Alberto Hernández Jiménez, por brindarme su apoyo incondicional en cada paso que dí en la carrera, por considerarme para este proyecto y darme la oportunidad de desarrollarme en distintas áreas. Además de su comprensión en los momentos difíciles, su compromiso con sus alumnos y la pasión por la biología que tanto he admirado desde que lo conozco.

A mis padres Andrea Bustamante, José Maldonado y a mi hermano Eduardo, por su amor y apoyo en cada etapa de mi vida, son mi regalo más grande.

Agradezco al Dr. Oscar Alberto Flores Villela por el apoyo brindado a este proyecto y por permitirme el acceso a la colección del Museo de Zoología de la UNAM. A los curadores de las colecciones científicas, AMNH, CAS, CM, FMNH, KU, MMC, MZFC, TCWC, UIMNH, UMMZ, UTA; en especial al Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, por recibirnos en la Colección Herpetológica (CHUM).

Por su apoyo valioso apoyo en campo, al Municipio de Acámbaro, Guanajuato; Raúl Hernández Arciaga; Adriana Romero y Edgar Cabrera Acatitla.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	3
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	4
Historia taxonómica del Género <i>Salvadora</i> .....	4
Especies y límites de especie.....	9
<b>MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	12
CODIFICACIÓN DE LOS CARACTERES.....	17
ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	18
ECOREGIONES.....	18
ANÁLISIS MOLECULAR.....	18
ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	20
DELIMITACIÓN DE ESPECIES.....	21
<b>RESULTADOS</b> .....	23
ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA DENTRO DE <i>Salvadora bairdi</i> .....	24
HIPÓTESIS FILOGENÉTICA CON EVIDENCIA MORFOLÓGICA.....	25
HIPÓTESIS FILOGENÉTICA CON EVIDENCIA MOLECULAR, GEN ND4.....	27
HIPÓTESIS FILOGENÉTICA CON EVIDENCIA MORFOLÓGICA Y MOLECULAR ..	29
ECOREGIONES.....	31
DELIMITACIÓN DE ESPECIE DENTRO DE <i>Salvadora bairdi</i> .....	33
FICHAS TAXONÓMICAS.....	34
<b>DISCUSIÓN</b> .....	43
<b>CONCLUSIÓN</b> .....	46
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	47
<b>APÉNDICE 1. Material examinado</b> .....	50

## RESUMEN

Desde su descripción en 1860, el género *Salvadora*, ha sufrido diversas modificaciones, lo que refleja una complicada historia taxonómica. Actualmente el género, cuenta con 12 taxones descritos, dentro de los cuales se encuentra *Salvadora bairdi*, especie endémica de México que se distribuye a lo largo de distintos gradientes altitudinales y tipos de vegetación en los estados de Veracruz, Puebla, Estado de México, Oaxaca, Guerrero, Hidalgo, Zacatecas, Guanajuato, Querétaro, Jalisco, Sinaloa, Sonora y Chihuahua. Se considera la especie con mayor variación dentro del género, por lo que el presente trabajo tiene como objetivo analizar la taxonomía de este grupo y aclarar los límites de especie. Para esto se revisaron un total de 63 caracteres morfológicos de más de 80 ejemplares a lo largo de toda la distribución conocida, pertenecientes a 12 colecciones nacionales y extranjeras, además de secuencias del gen mitocondrial ND4. Con base a la evidencia a partir de la revisión morfológica, estadística descriptiva, ecoregiones y las hipótesis filogenéticas generadas a partir de una búsqueda heurística, los resultados sugieren que las poblaciones de *S. bairdi* de la región norte de México, se tratan de una especie diferente a *S. bairdi*. Entre los caracteres morfológicos en los que difiere a *S. bairdi* son el patrón de coloración del primer y segundo tercio del cuerpo, interrumpido por manchas que abarcan la línea dorsal y dorsolateral, la segunda escama supralabial en contacto con la preocular y porcentaje del tamaño de la cola con respecto al tamaño del cuerpo.

Palabras clave: Colubridae, *Salvadora*, taxonomía, especie

## INTRODUCCIÓN

Las serpientes “nariz de parche” del género *Salvadora*, comprenden un grupo relativamente pequeño de especies (Bogert, 1939a), el cual actualmente cuenta con 12 taxones descritos (Hernández-Jiménez et al., 2019; Hernández-Jiménez et al., 2021), estos se incluyen dentro de las 331 especies de la familia Colubridae en México, la familia más diversa a nivel mundial, con 2104 especies (Uetz et al, 2023).

Entre las características morfológicas que determinan al género se encuentra una pronunciada escama rostral, cabeza elíptica separada del cuerpo por un cuello contraído, ojos bastante grandes, dos pares de escudos geniales, cola delgada, cuerpo cubierto de escamas lisas y un color diversificado en líneas longitudinales (Baird y Girard, 1853).

*Salvadora* ha sufrido diversas modificaciones, las cuales reflejan una complicada historia taxonómica desde su descripción en 1853.

### Historia taxonómica del Género *Salvadora*

El género fue descrito en 1853 por Baird y Girard, con la especie tipo *Salvadora grahamiae*, colectada en el estado de Sonora, México (ahora se conoce que el ejemplar tipo en realidad era originario del sur de Arizona) (Schmidt, 1940).

La segunda especie descrita fue *Salvadora bairdi* Jan (1860) de Acámbaro, Guanajuato. Subsecuentemente, esta especie fue reconocida como sinonimia de *S. grahamiae* por Günther (1863). Más tarde, Smith (1938) reevaluó el estado de *S. grahamiae* y *S. bairdi*, determinando que son especies distintas.

Cope en 1860 propuso cambiar el nombre del género a *Phimothyra* debido a que “*Salvadora*” ya había sido aplicado a un género de plantas por Linneo, pero más tarde, se volvió al uso del nombre original, ya que no se consideraba necesario mantener diferencias uniformes entre nombres genéricos de plantas y animales (Bogert, 1939a). Bajo el nombre *Phimothyra*, Cope describe en 1867 a *Phimothyra hexalepis*, ahora *Salvadora hexalepis*, como una nueva especie, con espécimen tipo recolectado en Fort Whipple, al norte de Prescott, Arizona. Posteriormente, en 1875, diversos autores consideran a *S. hexalepis* subespecie de *S. grahamiae*, algunos, pensando en una

posible sinonimia, generando cierta confusión, hasta 1902, cuando Stejneger notó diferencias y revivió el uso del nombre *S. hexalepis* como una especie distinta. Esta nomenclatura fue aceptada hasta 1925 cuando Blanchard, en su clave, lo redujo nuevamente al rango de una subespecie de *S. grahamiae* (Bogert, 1939a). Finalmente, Schmidt (1940) las determina especies distintas.

También se han incluido, especies, que estaban clasificadas en otros grupos taxonómicos, pero se encontraron afines a *Salvadora*, como es el caso de *Zamenis mexicanus* (Duméril y Bibron, 1854) ahora *Salvadora mexicana* (Gunter, 1863). Así como *Masticophis pulcherrimus*, ahora *Salvadora pulcherrima* (Stuart, 1933) (Bogert, 1939a).

Siguiendo el trabajo con este grupo, Bogert (1939b) concluyó que, *S. pulcherrima* se limitaba a Centroamérica y que los individuos mexicanos antes referidos como *S. pulcherrima* deberían ser reconocidos como *Salvadora lemniscata*, debido a las diferencias en el patrón de escamación, coloración y el número de dientes maxilares. Actualmente, *S. pulcherrima* se considera sinónimo de *Leptodrymus pulcherrimus*, ya que Bogert (1947) argumentó, con base en una revisión morfológica detallada, que había suficientes diferencias a nivel de género y que *S. pulcherrima* debería incluirse en el género *Leptodrymus* propuesto por Amaral (1927).

A lo largo de los años, se continúan reportando nuevas especies para el género, Schmidt (1940) describió a *Salvadora lineata* y una nueva subespecie de *S. hexalepis*, *S. h. deserticola*. Smith (1941) describió una nueva especie, *S. bogerti*, más tarde reconocida como sinonimia de *S. bairdi* (Hernández-Jiménez et al., 2021), dos subespecies de taxones existentes, *S. intermedia richardi* y *S. hexalepis celeris*. Posteriormente, Bogert (1945) describió dos nuevas subespecies de *Salvadora hexalepis*, *S. h. klauberi* y *S. h. mojavensis*, además de reconocer *S. hexalepis virgultea* y sinonimizar *S. h. celeris* con *S. h. deserticola*.

Con base a las características generales de las serpientes del género *Salvadora*, Smith (1938), sugirió que existen dos grupos dentro del género, *grahamiae* y *mexicana* (Smith 1938, 1941).

Desde 1945 no se presentaban trabajos publicados para actualizar la taxonomía del grupo, hasta el de Hernández-Jiménez et al (2019) en el cual se describe una nueva especie, *Salvadora gymnorhachis*, posteriormente, publica las relaciones filogenéticas de las especies del género (Hernández-Jiménez et al., 2019), en donde considera a *S. bogerti* un sinónimo de *S. bairdi*; a *S. i. richardi*, un sinónimo menor de *S. intermedia*; y diferencian a *S. lineata* de *S. grahamiae*.

En dicho trabajo, se menciona que la monofilia del género se sustenta en que todas las especies tienen una escama rostral agrandada que se inserta entre las internasales mostrando a veces los bordes libres. Diagnostica en base a la diferencia del número de escamas subcaudales, número de dientes maxilares y la forma de la escama preocular. a los dos grandes grupos propuestos por Smith (1938). El primer grupo es *mexicana*, el cual incluye a las dos especies más grandes del género *Salvadora*: *S. lemniscata* y *S. mexicana*; mientras que el segundo grupo, *grahamiae*, incluye todas las demás especies del género.

Así, actualmente, se reconocen 12 taxones, nueve a nivel especie y cuatro a nivel subespecífico.

*Salvadora grahamiae* Baird & Girard, 1853.

*Salvadora bairdi* Jan 1860

*Salvadora deserticola* Schmidt 1940

*Salvadora lineata* Schmidt, 1940

*Salvadora intermedia* Hartweg, 1940

*Salvadora hexalepis hexalepis* (Cope, 1866)

*Salvadora hexalepis virgultea* (Bogert, 1935)

*Salvadora hexalepis mojavensis* Bogert, 1935

*Salvadora hexalepis klauberi* Bogert, 1945

*Salvadora gymnorhachis* Hernández, Flores & Campbell, 2019

*Salvadora lemniscata* (Cope, 1895)

*Salvadora mexicana* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)

### ***Salvadora bairdi***

Esta especie es endémica de México y se distribuye desde el norte del país, en los estados de Sonora y Chihuahua, atravesando Sinaloa, Durango, Zacatecas, Nayarit, Jalisco; en el centro de México a través del eje volcánico transversal en los estados de Querétaro, Guanajuato, Michoacán, Guerrero, Estado de México, Hidalgo, Morelos, Puebla, y Veracruz (Hernández-Jiménez et al., 2021). Habita entre los 1600 y 2700 metros sobre el nivel del mar en una gran variedad de ecosistemas como es el matorral xerófilo, bosque mixto, bosque de encino, bosque tropical caducifolio, incluyendo zonas agrícolas asociadas a pastizales (Tinoco,2005).

Dentro del grupo, es la que más varía en patrones de escamación y coloración, distinguida de sus congéneres, generalmente por el patrón de color de las líneas que posee, el cual consiste en una línea vertebral pálida que comienza en el cuello abarcando tres escamas y se extiende hasta el último tercio del cuerpo reduciéndose a una escama; dos pares de líneas longitudinales oscuras, líneas dorsolaterales de dos a cuatro escamas de ancho que no tocan la región temporal y se fusionan la parte anterior de la cabeza, formando un parche que los separa de la región parietal; dos líneas laterales, que involucran la tercera fila de escamas dorsales (Hernández-Jiménez et al, 2021).

Al igual que el género, ha sufrido de diversos cambios taxonómicos a lo largo de su historia.

### ***Historia taxonómica de Salvadora bairdi***

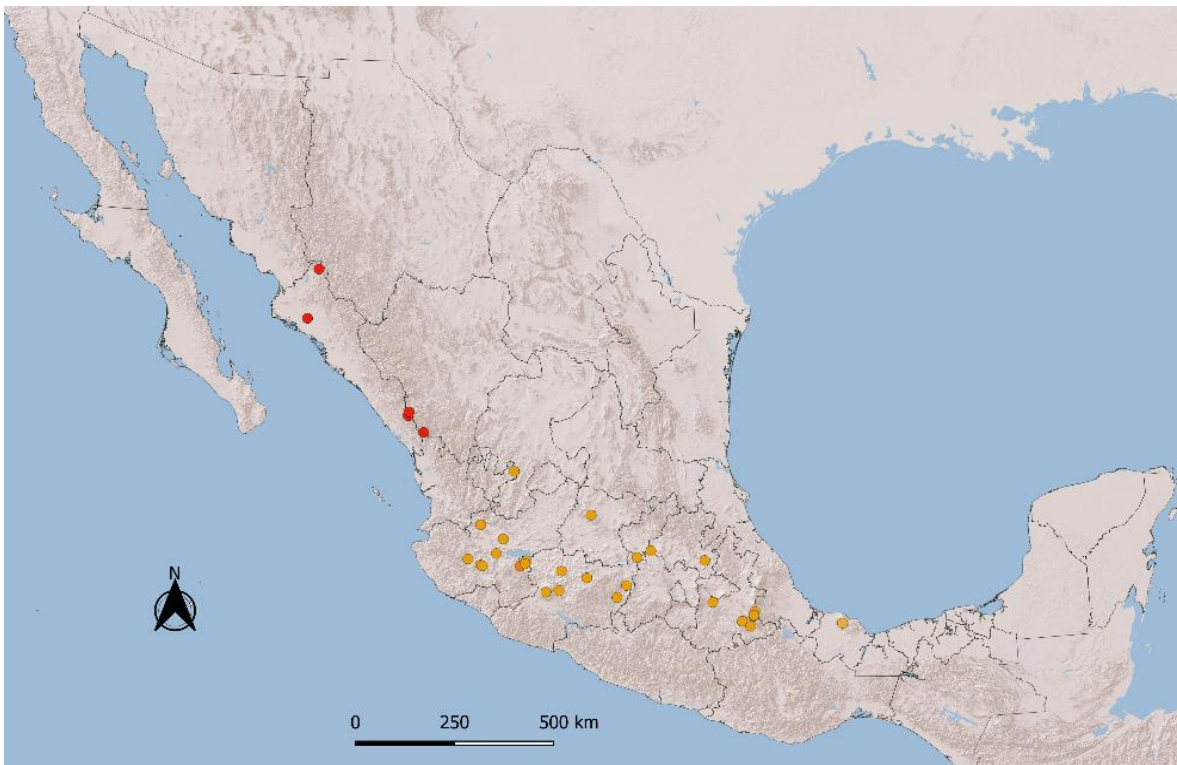
*Salvadora bairdi* fue descrita por Jan en 1860, basándose en un ejemplar (Milan Mus. (destroyed) and Westpahl Coll.) de Acámbaro, Guanajuato. Posteriormente, esta especie fue reconocida como sinonimia de *S. grahamiae* por Günther en 1863 y nuevamente por Stejneger en 1902 (Bogert, 1939a).

Más tarde, Smith (1938) reevaluó el estado de *S. grahamiae* y *S. bairdi*, indicando que *S. grahamiae* se distribuía en el norte incluyendo Nuevo León, Texas, Nuevo México y Arizona, mientras que *S. bairdi* se distribuía en Puebla, Veracruz, Guanajuato y Michoacán, con caracteres diferenciadores como la escama prenasal separada de la segunda supralabial en *S. bairdi*, escudos rostrales no tan alargados y geniales posteriores separados por todas partes, con diferente patrón de líneas dorsolaterales. Davis y Smith (1953) encuentran la misma condición de la segunda escama supralabial separada de la prenasal, en ejemplares de *S. bairdi* del estado de Morelos. Mientras que Hardy y McDiarmid (1969) en su trabajo sobre la diversidad de reptiles de Sinaloa, mencionan que algunos ejemplares de *S. bairdi* de esa región tienen la escama nasal anterior y la segunda en contacto, siendo que dicha característica había sido un carácter diferenciador y reportado para *S. grahamiae* en la descripción de Smith(1938), sin embargo, de acuerdo a Hardy y McDiarmid (1969) este carácter es considerado por Charles M. Bogert (por comunicación personal) de menor importancia taxonómica para diferenciar entre *S. bairdi* y *S. grahamiae*.

Recientemente, Hernández-Jiménez et al (2019) obtuvieron una filogenia molecular, en la cual *S. bairdi* se muestra como una especie distinta de *S. grahamiae*, siendo este su grupo hermano. Pero, de acuerdo a la última actualización del género, Hernández-Jiménez et al (2021), separa a *S. grahamiae* de *S. lineata*, quedando este último, como el grupo hermano de *S. bairdi*

También determinan que *S. bogerti* descrita por Smith (1941), a partir de un ejemplar hembra (U.S.N.M No.30296) colectado en “Tehuantepec” por Francois Sumichrast, cuya diagnosis coincide con las características de *S. bairdi*, se trata de una sinonimia. Esto, después de una extensa revisión de literatura, sobre las colectas de Francois Sumichrat y no encontrar otro reporte en la zona, como el caso del trabajo de Pérez et al (2007) en el cual no incluyen a esta especie como parte de la ofidiofauna de la región. Por lo que infieren que la localidad tipo de *S. bogerti*, conocida como “Tehuantepec” no corresponde al estado de Oaxaca, sino a una comunidad en San Andrés Tuxtla, Veracruz, llamada Paso de Tehuantepec, la cual concuerda con el tiempo que el colector vivió cerca de la zona y los reportes de colectas que realizó.

En ese mismo trabajo exponen que algunos individuos de *S. bairdi* del norte de Sinaloa, sur de Sonora y Chihuahua presentan una serie de manchas o parches transversales en el primer tercio del cuerpo; sin embargo, a pesar de ser una población aislada, este carácter no es constante en los ejemplares que examinaron (Figura 1).



**Figura 1.** Mapa de los ejemplares de *Salvadora bairdi* revisados por Hernández-Jiménez et al (2021), en el cual los puntos rojos representan los ejemplares de la zona norte de México, con diferencias en coloración a los ejemplares de la zona centro (en color amarillo).

## Especies y límites de especie

Tradicionalmente, los rangos en la jerarquía de categorías taxonómicas, se consideraban que eran más o menos el mismo tipo de entidades, grupos de organismos compartiendo características particulares. Para Darwin, la categoría de especie era simplemente otro rango categórico, uno que se aplicaba a grupos de organismos que difieren más, dentro de un grupo más pequeño (De Queiroz, 2005).

Tiempo después, ocurrió un cambio fundamental en la forma en que los biólogos verían la categoría de especie, pasando a primer plano durante el período de la Síntesis

Moderna o Evolutiva a mediados del siglo XX y formó la base de lo que entonces se llamó la Nueva Sistemática. Durante este tiempo, surgió un nuevo concepto general de especie que resultó en un desacoplamiento de la categoría especie del resto de la jerarquía taxonómica (De Queiroz 1997). Bajo esta nueva visión, las especies fueron conceptualizadas como poblaciones inclusivas, o como linajes ancestro-descendientes de dichas poblaciones (De Queiroz, 2005).

De Queiroz (2005) menciona que los conceptos contemporáneos de especies son diversos, incluyendo al menos 12 conceptos aplicados en la biología, no obstante, todos comparten el principio fundamental, la idea de que las especies son segmentos de linajes a nivel poblacional de organización biológica. Estos conceptos difieren en las propiedades secundarias que son tratadas por algunos autores como necesarias para considerar linajes como una especie.

Él considera que se puede lograr un concepto de especie unificado interpretando el concepto común, la idea fundamental de ser un segmento de linaje que evoluciona por separado como única propiedad de las especies y viendo las diversas propiedades secundarias como líneas de evidencia relevantes, para evaluar la separación de linajes o como propiedades que definen diferentes subcategorías de la categoría especie.

Así, propone un concepto unificador en el cual, las propiedades que crearon las incompatibilidades entre conceptos alternativos de especies se reinterpretan, ya no siendo propiedades definitorias (necesarias) de la categoría especie, sino propiedades contingentes (propiedades que las especies pueden o no adquirir durante el curso de su existencia).

La importancia de la delimitación radica en que las especies son unidades fundamentales en los estudios de evolución, ecología, filogenia y conservación biológica (Wiens, 1999); por lo que la delimitación podría brindar mayor certeza a estudios posteriores.

El área encargada de esta actividad es la Sistemática, la cual de acuerdo a Wiens (2007), tiene dos objetivos principales: (1) descubrir y describir especies y, (2) determinar las relaciones filogenéticas de estas especies.

En un inicio, “los sistemáticos estaban dedicados principalmente a describir la variación fenotípica obvia, pero, ahora se emplean diversas técnicas morfológicas, bioquímicas, estadísticas multivariadas y otras técnicas sofisticadas para evaluar muestras de toda la distribución geográfica de los organismos” (Greene, 1994).

Un ejemplo es la obtención de filogenias de haplotipos basadas en datos de secuencias de ADN, las cuales se utilizan cada vez más para probar taxonomías tradicionales a nivel de especie basadas en la morfología, con la finalidad de tener más datos que puedan revelar relaciones más certeras entre los organismos (Wiens y Penkrot, 2002).

Wiens (2007) resalta que se han hecho propuestas ambiciosas, con el objetivo de acelerar el ritmo al que nuevas especies se descubren y describen, como el código de barras de ADN, pero al omitir otros aspectos de la biología, se ha generado división en la comunidad científica. Destaca el caso de la falta de documentos sobre métodos para delimitar especies usando morfología, un criterio muy tradicional, pero con sentido biológico, ya que, a pesar de los nuevos métodos, la morfología sigue jugando un papel fundamental para la descripción de especies; y si bien, su evaluación, usualmente implica un grado importante de subjetividad, se han hecho importantes esfuerzos para la estandarización o la descripción automatizada (Morrone, 2013).

Greene (1994) señala que la sistemática filogenética, en particular, se esfuerza por inferir las historias evolutivas de linajes independientes (especies y taxones superiores) y determinar las relaciones entre la geografía y la divergencia de organismos. En este sentido, una característica que puede ser útil es la distribución geográfica, ya que estos patrones podrían ayudar para clarificar problemas sistemáticos, formular y contrastar hipótesis de especiación (Morrone, 2013).

En el caso de *Salvadora bairdi* las diferencias morfológicas reportadas en ejemplares de la zona norte (Hardy y McDiarmid, 1969; Hernández-Jiménez et al, 2021) son relevantes, debido a la ubicación geográfica y a las modificaciones taxonómicas que ha sufrido a lo largo de la historia. Por lo que el presente trabajo consiste en revisar la variación dentro de este taxón, contando con distintas líneas de evidencia, para definir los límites de especie.

## OBJETIVO GENERAL

Delimitación de especies al interior de *Salvadora bairdi* con base en evidencia morfológica y molecular desde la perspectiva filogenética.

### Objetivos particulares:

- Revisión del estatus del taxón
- Contraste de hipótesis con distintas líneas de evidencia
- Identificación de los caracteres morfológicos que distinguen al taxón *Salvadora bairdi* del resto del género

## MATERIAL Y MÉTODOS

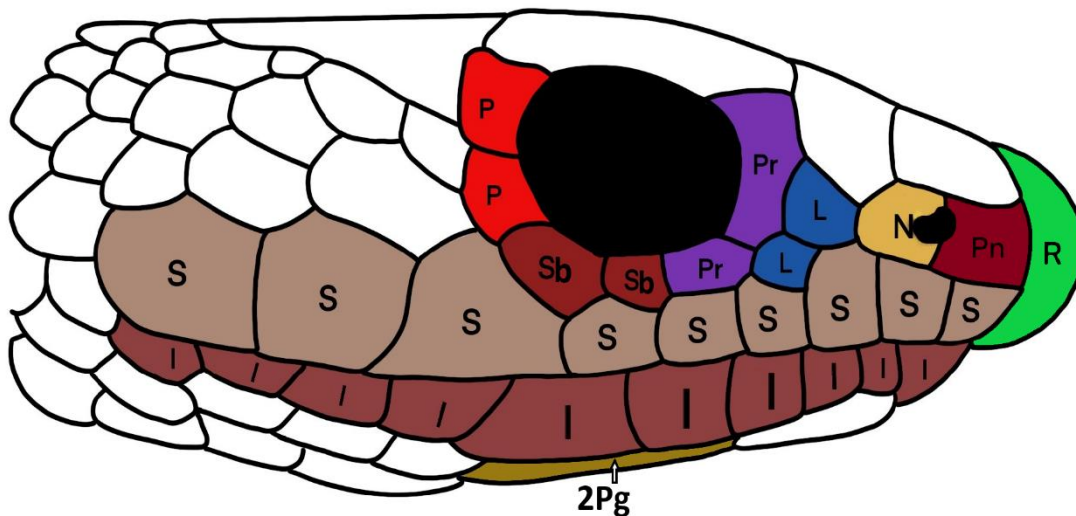
Se utilizaron ejemplares de colectas en campo, ejemplares preservados e imágenes digitalizadas, con las cuales se elaboró un archivo fotográfico de cada ejemplar.

Se obtuvieron 85 especímenes (Apéndice 1) de las siguientes colecciones: American Museum of Natural History (AMNH), California Academy of Sciences (CAS), Field Museum of Natural History (FMNH), University of Kansas Biodiversity Institute (KU), Mayborn Museum Baylor University (MMC), Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC), Texas A&M University Biodiversity Research and Teaching Collections (TCWC), University Of Illinois Museum Of Natural History Amphibian And Reptile Collection (UIMNH), University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ), University of Texas at Arlington Amphibian and Reptile Diversity Research Center (UTA) y Colección Herpetológica de la Universidad Michoacana (CHUM). Con los cuales se realizó una revisión detallada de 63 caracteres cualitativos y cuantitativos, morfométricos, de escamación y coloración. Para el caso de los caracteres morfométricos de los ejemplares digitalizados, las mediciones se realizaron con el programa ImageJ (Versión 1.8.0), mientras que, para ejemplares físicos, se utilizó cinta métrica (Fiber glass) y vernier (Mitutoyo 505-681); además un microscopio estereoscópico (Velab VE-S1) para su examinación.

Se incluyeron datos de los 325 ejemplares analizados por Hernández-Jiménez et al (2019) (Apéndice 1) correspondientes a las especies restantes del género *Salvadora*. Teniendo como grupo externo a 22 ejemplares pertenecientes a las especies: *Masticophis mentovarius*, *Drymarchon corais*, *Drymobius margaritiferus*, *Leptophis depressirostris* y *Leptodrymus pulcherrimus*.

## ANÁLISIS MORFOLÓGICO. Caracteres examinados

### Región cefálica



**Figura 2.** Diagrama de la región cefálica vista lateral, en donde se indican las escamas consideradas para el análisis: rostral (R), prenasal (N), postnasal (Pn), loreal (L), preocular (Pr), postocular (P), suboculares (Sb), supralabiales (S), infralabiales (I), Segundo par de escudos geniales (2Pg).

### Caracteres cuantitativos: Merísticos

- Número de escamas postoculares
- Número de escamas supralabiales
- Número de escamas infralabiales
- Número de escamas supralabiales en contacto con la segunda escama prenasal

**Caracteres cualitativos: Escamación**

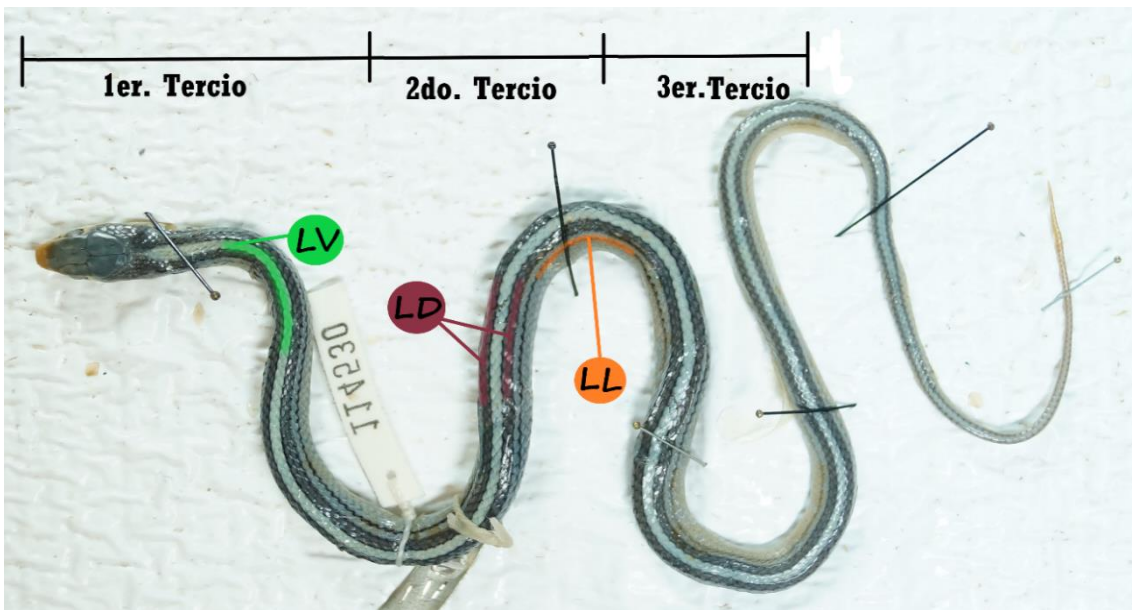
- Estado de la escama preocular: única o dividida
- Estado de la escama loreal: única o dividida
- Escamas suboculares: ausencia/ presencia
- Estado de las supralabiales respecto al ojo: en contacto o separadas por escamas suboculares
- Escamas supralabiales en contacto con el ojo: número de escamas en contacto
- Estado de la prenasal con la segunda supralabial: En contacto o separada
- Inserción de la escama rostral. Ausencia / Presencia
- Bordes de la escama rostral libres. Ausencia / Presencia
- Estado del segundo par de escudos geniales: en contacto o separados por una línea de escamas / separados por dos o más hileras de escamas

**Región corporal****Caracteres cuantitativos: Merísticos**

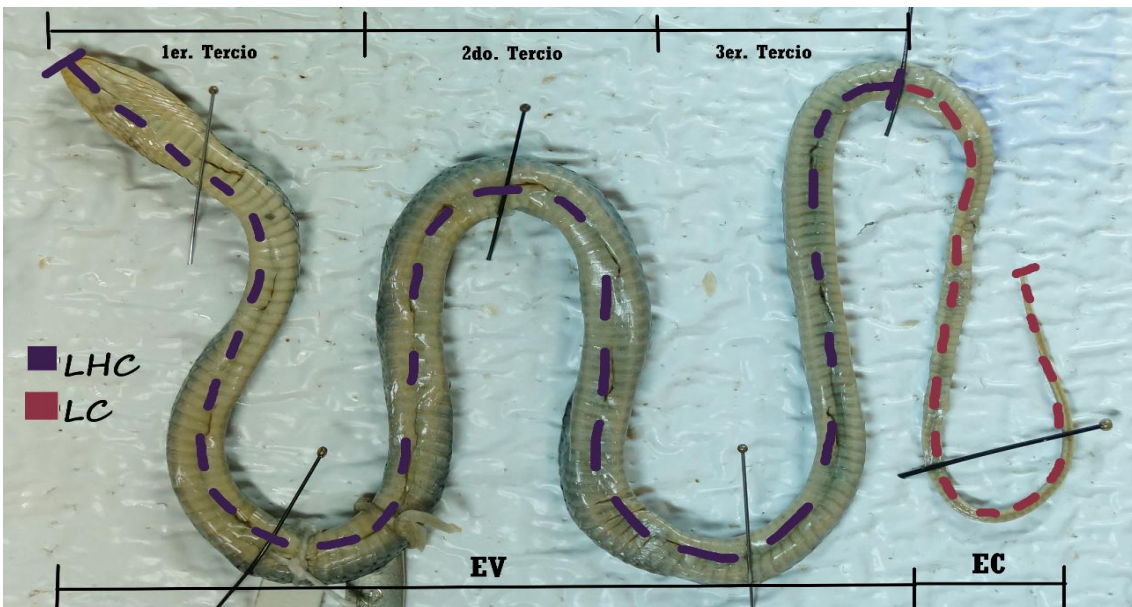
- Condición de las escamas caudales: a) menos de 120 b) 120-150 c) Más de 150

**Caracteres cuantitativos**

- Número de escamas ventrales
- Número de escamas caudales
- Número de escamas dorsales en el primer, segundo y tercer tercio del cuerpo
- Número de escamas dorsales que abarcan la línea vertebral en el primer, segundo y tercer tercio del cuerpo
- Número de hileras de escamas que conforman la línea dorsolateral en el primer, segundo y tercer tercio del cuerpo
- Número de hileras de escamas de la línea lateral en el primer, segundo y tercer tercio del cuerpo



**Figura 3.** Esquema donde se presentan las líneas dorsales: vertebral (LV), dorsolaterales (LD), laterales (LL) y división de los tres tercios del cuerpo.



**Figura 4.** Se muestran los caracteres longitudinales de hocico a cloaca (LHC), longitud de la cola (LC), la porción correspondiente a la primera, segunda y tercera parte del cuerpo así las escamas ventrales (EV) y las escamas caudales (EC).

### Caracteres cuantitativos: Morfométricos

- Longitud ocico-cloaca (LHC) Distancia de la punta del hocico hasta la abertura de la cloaca.
- Longitud de la cola (LC) Distancia a partir de la abertura cloacal hasta la punta de la cola

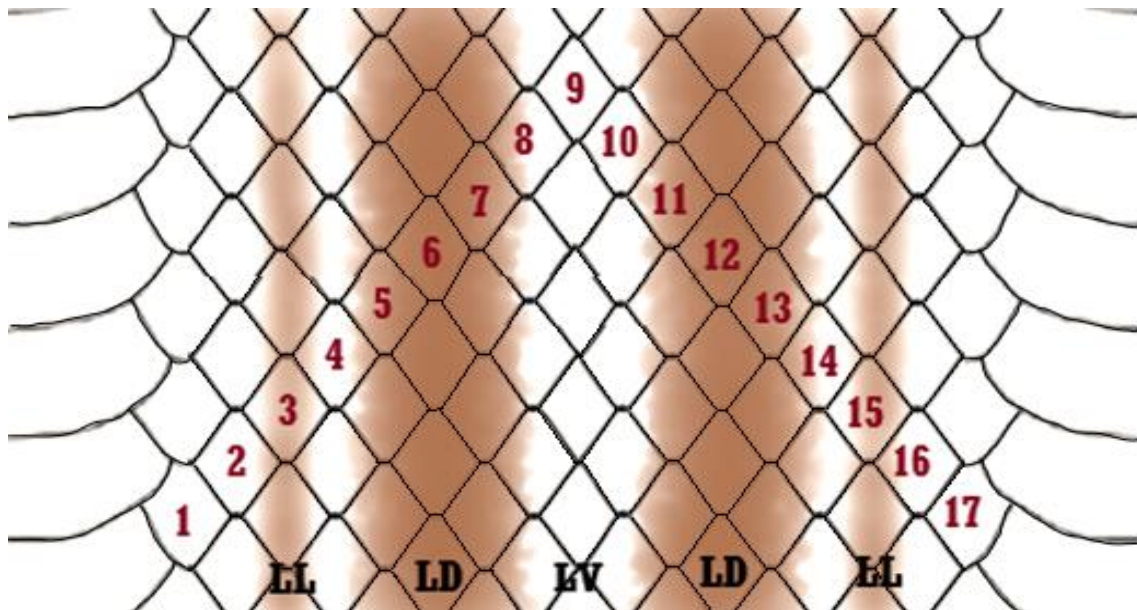
- Porcentaje del tamaño de la cola con respecto a la longitud total

### Caracteres cualitativos: Porcentaje de la longitud de la cola

- Porcentaje de la longitud de la cola con respecto a la longitud total, menor a 28%=0; igual o mayor a 28%=1
- Porcentaje de la longitud de la cola con respecto a la longitud total, menor a 29%=0; igual o mayor a 29%=1

### Caracteres cualitativos: Coloración

- Coloración de las líneas o manchas transversales en el primer, segundo y tercer tercio del cuerpo



**Figura 5.** Esquema representativo para el conteo de escamas dorsales. LL (línea lateral), LV (línea ventral), LD (Línea dorsolateral) y la coloración de las líneas laterales y dorsolaterales.

Se realizaron tablas comparativas de caracteres morfológicos (merísticos y morfométricos) entre las especies del género.

Los caracteres y estados de carácter obtenidos de las revisiones, fueron vaciados en una base de datos en el programa Excel (versión 2016) con la cual se realizaron los análisis posteriores.

## CODIFICACIÓN DE LOS CARACTERES

Para el caso de caracteres cualitativos, se codificaron como caracteres binarios de ausencia-presencia, por el método de codificación reduccionista (Wilkinson, 1995). En el caso de estados polimórficos, de caracteres morfométricos y merísticos, se estandarizaron con el método “gap-weighting” propuesto por Thiele (1993). El cual codifica potencialmente a todos los estados reconocibles ya que toma en cuenta todas las diferencias discernibles entre los taxones, incluso si la brecha no es estadísticamente significativa.

1. Expresa los datos en crudo como conjuntos de estados, arreglados de acuerdo a los valores de sus medias. Si las varianzas no son iguales, los datos, deben ser estandarizados usando una transformación apropiada, usualmente  $\log(x + 1)$ .

2. Se aplicó la fórmula propuesta para el “rango-estandarización de los datos”:

$$x_s = \left( \frac{x - \min}{\max - \min} \right) \times n$$

Donde:

y = valor de codificación

x = promedio por unidad taxonómica

min = valor mínimo para cada carácter

max = valor máximo para cada carácter

n = número de caracteres permitidos en el análisis, en este caso se multiplicó por 32 para el programa PAUP.

3. Se codificó los valores al entero redondeado de sus valores estandarizados.

4. Se trató a los caracteres como multiestados ordenados para el análisis.

## ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para evaluar diferencias dentro de las poblaciones norte y centro de México, se realizaron análisis estadísticos de varianza univariados (ANOVAs) con el programa Past 4.04 (2020).

Con los datos de colecta geo-posicionados y depurados, se construyeron mapas de distribución con el programa Quantum GIS 3.4 (2019).

## ECOREGIONES

Las ecoregiones son unidades geográficas las cuales reflejan ecosistemas característicos (CONABIO, 2021), estas “sirven como marco espacial para la investigación, evaluación, manejo y monitoreo de los ecosistemas y de los elementos que los componen” (Comisión para la Cooperación Ambiental, s.f), para este análisis se utilizó la división por ecoregiones de la Comisión para la Cooperación Ambiental (2021), La división consiste en tres niveles jerárquicos, el nivel I, cuenta con 15 extensas regiones de América del Norte proporciona elementos generales; el nivel II incluye 50 regiones, brindando una descripción más detallada y de utilidad para el estudio general de patrones ecológicos; el nivel III, lo conforman 182 regiones, y es más útil para un estudio a nivel local como el monitoreo.

En el caso de este proyecto, se seleccionó el nivel II, dada las características de distribución del taxón.

## ANÁLISIS MOLECULAR

Se utilizaron 25 secuencias del gen mitocondrial ND4 para el grupo externo se descargaron secuencias de la plataforma GenBank; para especies del género *Salvadora*, se obtuvieron a partir de 21 tejidos (Tabla 1) como resultado del trabajo en campo, préstamo de colecciones científicas y donaciones personales. Se tomaron muestras de hígado, corazón, sangre, muda o escamas, las cuales posteriormente se preservaron en alcohol (96°), y se llevaron a un ultracongelador (-80°C) hasta su procesamiento en

laboratorio, el cual consistió en la extracción de ADN genómico mediante el Kit Dneasy de Quiagen (Quiagen, Valencia, CA), siguiendo el protocolo sugerido por el fabricante.

*Tabla 1. Se presentan los tejidos obtenidos a partir de los ejemplares de los taxones del género *Salvadora*.*

<b>ID</b>	<b>TAXON</b>	<b>ACRÓNIMO</b>	<b>PAÍS</b>	<b>ESTADO</b>
<b>CHJ1188</b>	<i>Salvadora lemniscata</i>	CHJ 1188	México	Oaxaca
<b>23</b>	<i>Salvadora mexicana</i>	JAC 22195	México	Guerrero
<b>12</b>	<i>Salvadora mexicana</i>	ENS 11644	México	Jalisco
<b>39</b>	<i>Salvadora mexicana</i>	UOGV 1474	México	Puebla
<b>T27</b>	<i>Salvadora intermedia</i>	CHJ 982	México	Guerrero
<b>62</b>	<i>Salvadora intermedia</i>	CHJ 795	México	Puebla
<b>T23</b>	<i>Salvadora gymnorhachis</i>	CHJ 1041	México	Oaxaca
<b>41</b>	<i>Salvadora bairdi</i>	AJRM 95	México	Hidalgo
<b>8</b>	<i>Salvadora bairdi</i>	JCBH 226	México	Sonora
<b>T20</b>	<i>Salvadora iineata</i>	UOGV 2375	México	Coahuila
<b>T11</b>	<i>Salvadora grahamiae</i>	JWS 402	Estados Unidos	Texas
<b>34</b>	<i>Salvadora grahamiae</i>	KWS S3-003	México	Sonora
<b>T12</b>	<i>Salvadora hexalepis virgultea</i>	T-UABC 033	México	Baja California
<b>T15</b>	<i>Salvadora hexalepis virgultea</i>	T-UABC 142	México	Baja California
<b>T2</b>	<i>Salvadora deserticola</i>	MVZ 206229	Estados Unidos	Arizona
<b>36</b>	<i>Salvadora deserticola</i>	UOGV 1307	México	Sinaloa
<b>T5</b>	<i>Salvadora hexalepis klauberi</i>	MVZ 161436	México	Baja California Sur
<b>T1</b>	<i>Salvadora hexalepis klauberi</i>	MVZ 161437	México	Baja California Sur
<b>SDF2721</b>	<i>Salvadora hexalepis hexalepis</i>	Sdfield 2721	Estados Unidos	California
<b>T4</b>	<i>Salvadora mohavensis</i>	MVZ 249157	Estados Unidos	California
<b>T6</b>	<i>Salvadora mohavensis</i>	MVZ233708	Estados Unidos	California

Para conocer la pureza y el grado de concentración de DNA, se midió la absorbancia (Hillis et al. 1996).

Se procedió a la amplificación del fragmento correspondiente a parte del gen “NADH deshidrogenasa subunidad 4” (ND4) el cual está formado por aproximadamente 840 pb, incluyendo tRNAHis y parte de tRNASer. Se utilizaron los primers ND4F y Leu R (Tabla 2).

*Tabla 2. Primers utilizados para la amplificación del fragmento ND4*

<b>NOMBRE DEL PRIMER</b>	<b>SECUENCIA (5´-3´)</b>
<b>ND4F</b>	CAC CTA TGA CTA CCA AAA CCT CAT GT
<b>Leu R</b>	CAT TAC TTT TAC TTG GAT TTG CAC CA

Para la realización de la PCR se usó un kit PCR Master Mix (2X) Fermentas (Thermo Scientific), en un volumen de 25 µl y utilizando una concentración de DNA genómico de 10 a 30 µM. (dependiendo la pureza y concentración de cada una de las muestras). Las condiciones para el procedimiento fueron: 94° por 3 minutos para la desnaturalización inicial, seguida de 35 ciclos con una temperatura de desnaturalización de 94° por 30 segundos, una temperatura de alineamiento de 55° por 45 segundos y una temperatura de extensión de 72° por 90 segundos, seguidos de una extensión final de 72° por 10 minutos.

Los productos amplificados fueron purificados y secuenciados mediante la técnica de secuenciación SANGER en el High Throughput Genomics Center en Seattle WA y en Macrogen, Corea.

## **ANÁLISIS FILOGENÉTICO**

Los ejemplares examinados se agruparon en unidades taxonómicas terminales (OTUS) para definir límites de especie. A las poblaciones de las especies y subespecies, se les asignó una OTU por relación a la ecoregión perteneciente, y cercanía, de acuerdo a la clasificación de Comisión para la Cooperación Ambiental (2021), obteniendo 33 OTUS finales: 28 para *Salvadora* y 5 para el grupo externo.

La matriz de datos morfológicos, con los caracteres ya codificados, se procesó en el programa Fast Morphology 1.0 (Chang y Smith, 2001), el cual utiliza la técnica de

codificación de frecuencia generalizada (Smith y Gutberlet, 2001) para transformar los estados de los caracteres en una codificación "amigable con la parsimonia".

A partir de esta información obtenida, e incluyendo las secuencias del gen ND4, se realizaron los análisis filogenéticos, utilizando el programa PAUP versión 4.0a169 (Swofford y Bell, 2017) bajo el criterio de máxima parsimonia mediante una búsqueda heurística, utilizando el algoritmo de intercambio de ramas TBR (Tree Bisection and Reconnection) con 1000 réplicas de adición de taxones al azar. Seguido de un análisis Bootstrap de 1000 pseudoréplicas, en el cual, cada pseudoréplica consistió en una búsqueda heurística con 1000 réplicas de adición de secuencias al azar y TBR.

## **DELIMITACIÓN DE ESPECIES**

Método propuesto por Wiens y Penkrot (2002) (Figura 18 y 19) con un enfoque facilitado por métodos que permiten caracteres cuantitativos continuos y caracteres polimórficos a incluir en análisis filogenéticos con poca pérdida de información. En donde se usan poblaciones en lugar de individuos como unidades terminales (siguiendo Hollingsworth, 1998) (Wiens y Penkrot, 2002).

Considera conjuntos de poblaciones que son fuertemente apoyadas como exclusivas y son geográficamente coherentes para ser especies potencialmente distintas. Destaca los clados que son fuertemente compatibles; se presenta como una clave dicotómica y utiliza el término "exclusivo" en lugar de monofilético, ya que los autores consideran lo expuesto por De Queiroz y Donogue (1990) en relación a que el término monofilia puede no ser aplicable por debajo del nivel de especie.

Con la información obtenida a través de estos métodos mencionados, se construyeron hipótesis filogenéticas a partir de los datos morfológicos y moleculares por separado y datos concatenados.

En este trabajo, también se incluyen fichas taxonómicas de los taxones resultantes de acuerdo a la delimitación de especie propuesta, incluyendo descripción y distribución geográfica.

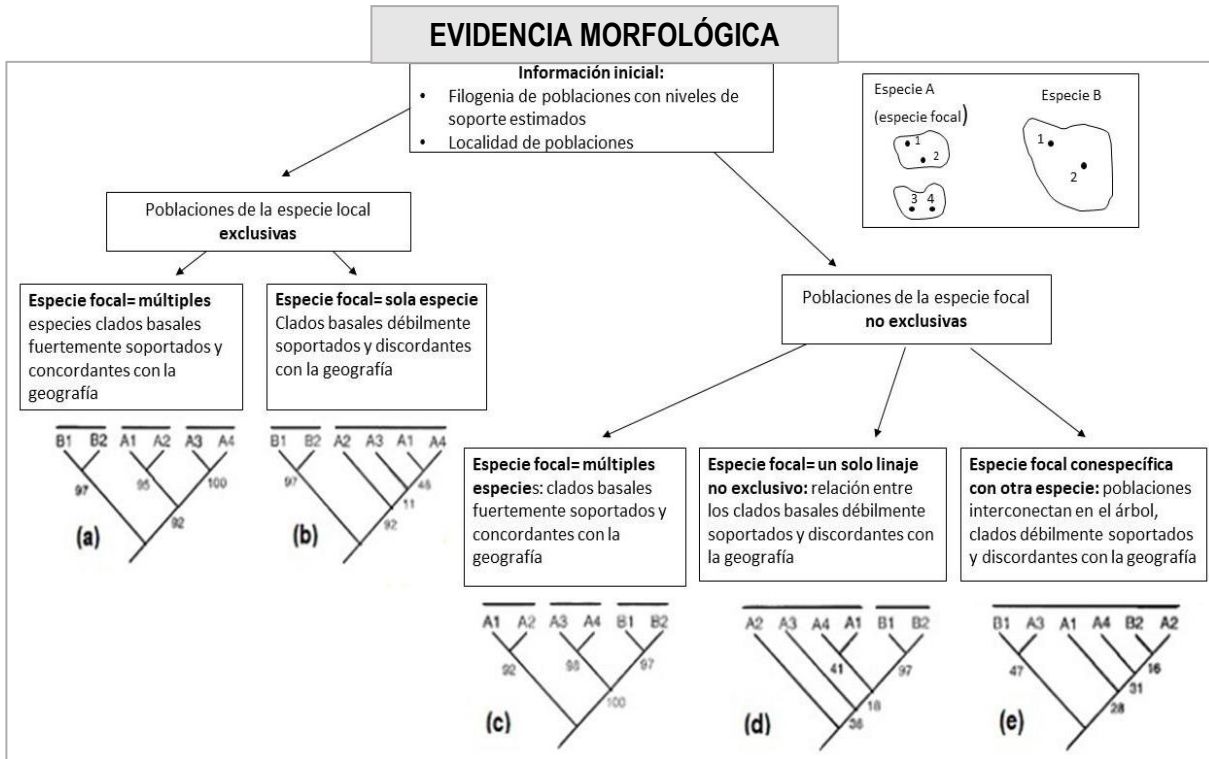


Figura 6. Diagrama modificado del método de delimitación de especies por morfología, propuesto por Wiens y Penkrot (2002).

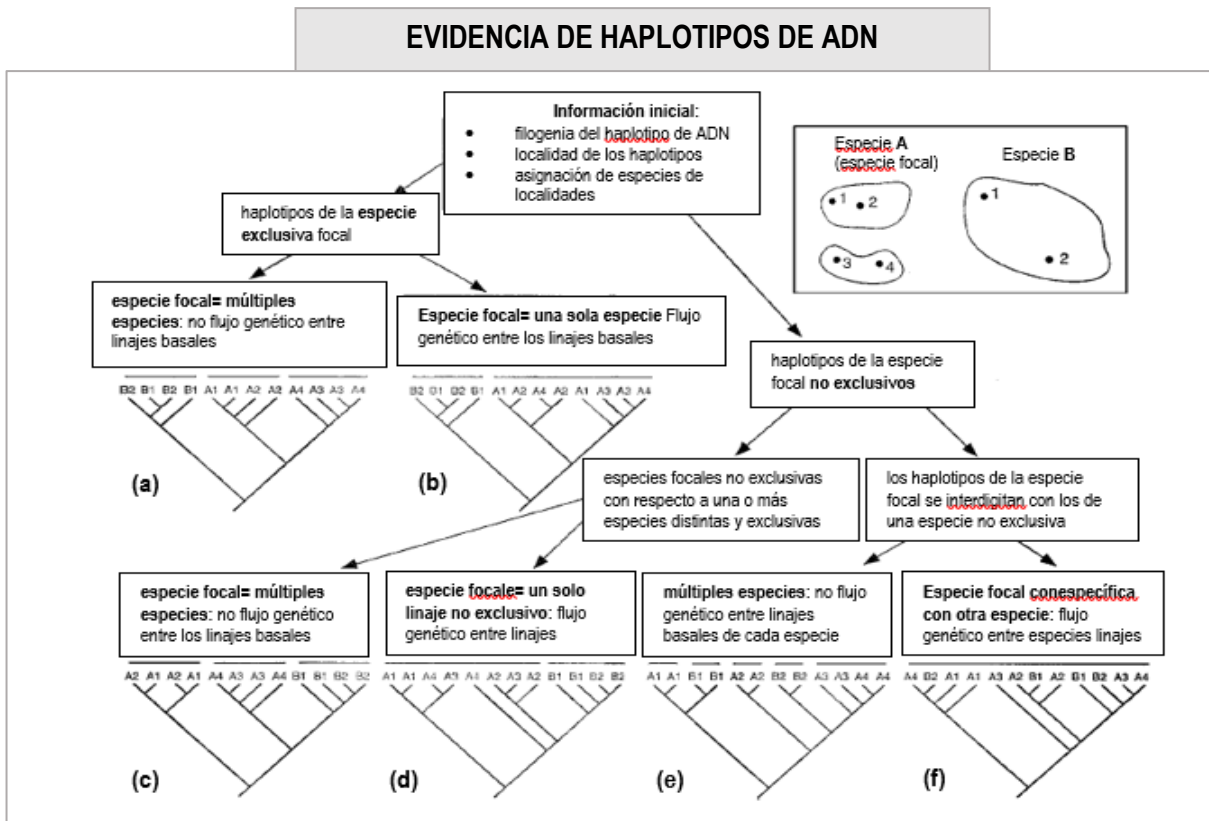


Figura 7. Diagrama modificado del método de delimitación de especies por DNA, propuesto por Wiens y Penkrot (2002).

## RESULTADOS

### DIFERENCIAS EN ESCAMACIÓN Y COLORACIÓN

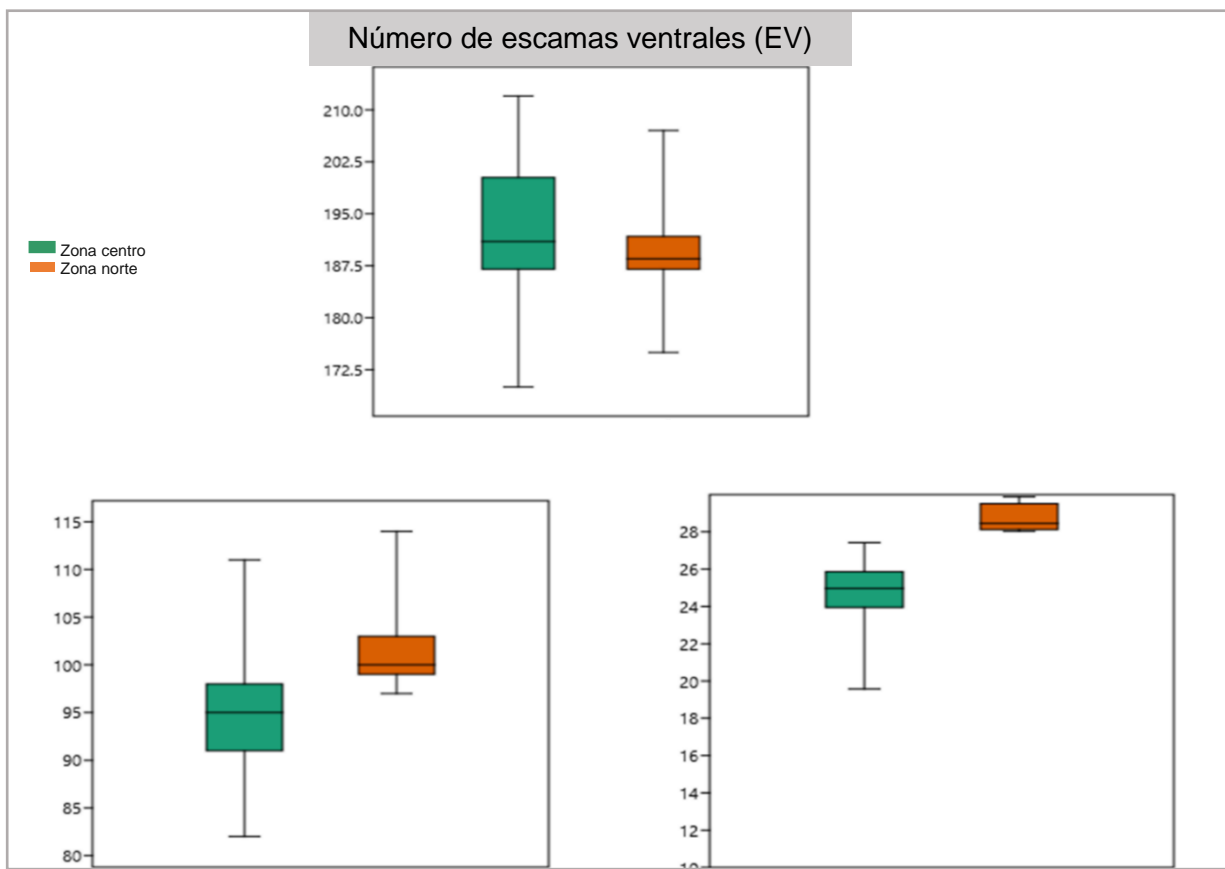


**Figura 8.** Diferencias en coloración y escamación: Presencia de manchas de la línea lateral hacia la dorsolateral, sin clara delimitación en el primer y segundo tercio del cuerpo en ejemplares de la zona norte, en contraste con ejemplares del centro, los cuales poseen una línea lateral y dorsolateral definidas. Segunda escama supralabial en contacto con prenasal.

- 1) **Estado de la escama prenasal respecto a la segunda supralabial:** Estas escamas se encuentran en contacto en ambos lados, en todos los ejemplares de la zona norte, a diferencia de los ejemplares de la zona centro los cuales no presentan este estado. Solo dos ejemplares presentaron contacto en un lado.
- 2) **Coloración del primer y tercer tercio del cuerpo:** Presencia de manchas desde el primer al segundo tercio del cuerpo que se extienden de la línea lateral hacia la dorsolateral, e impiden delimitar a estas dos líneas, llegando a fusionarse en algunos segmentos, en ejemplares de la zona norte, mientras que en zona centro, no se encuentran estas manchas, la línea lateral y dorsolateral están bien delimitadas. Algunos ejemplares de la zona centro presentan pequeñas manchas en la región ventral hacia la línea dorsolateral del primer tercio del cuerpo que no impiden la delimitación entre las líneas.

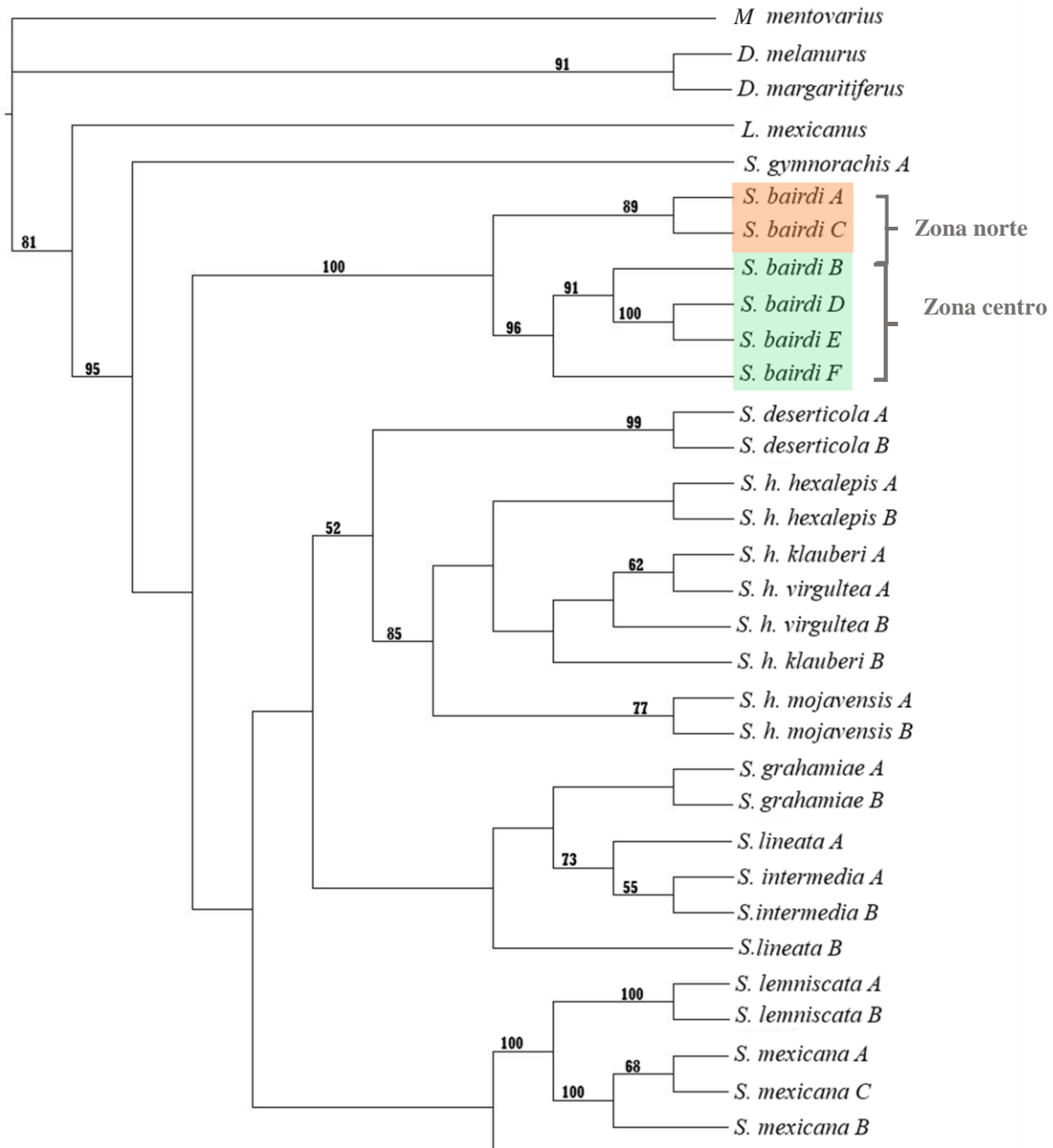
## ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA DENTRO DE *Salvadora bairdi*

A partir de la revisión morfológica se obtuvieron 3 caracteres a considerar para un análisis estadístico, el número de escamas ventrales (EV), número de escamas caudales (EC) y el porcentaje de la cola respecto a la longitud total del cuerpo, el resultado de la prueba ANOVA no muestra una diferencia significativa en el número de escamas ventrales ( $P=0.36$ ). Las diferencias significativas se presentan en el número de escamas caudales ( $P=0.007$ ) y el porcentaje de la cola ( $P=3.90E$ ), los cuales podrían estar relacionados, teniendo mayores valores en los ejemplares de la zona norte, con un porcentaje de la cola del 28%-29.88%, en contraste con el porcentaje menor al 28% en los ejemplares de la zona centro.



**Figura 9.** ANOVA correspondiente al número de escamas ventrales (EV)  $F=0.82$   $P=0.36$ , escamas caudales (EC)  $F=7.80$   $P=0.007$  y porcentaje de la cola (%TAL)  $F=45.26$   $P=3.90E-09$ , en ejemplares de zona centro y zona norte.

## HIPÓTESIS FILOGENÉTICA CON EVIDENCIA MORFOLÓGICA

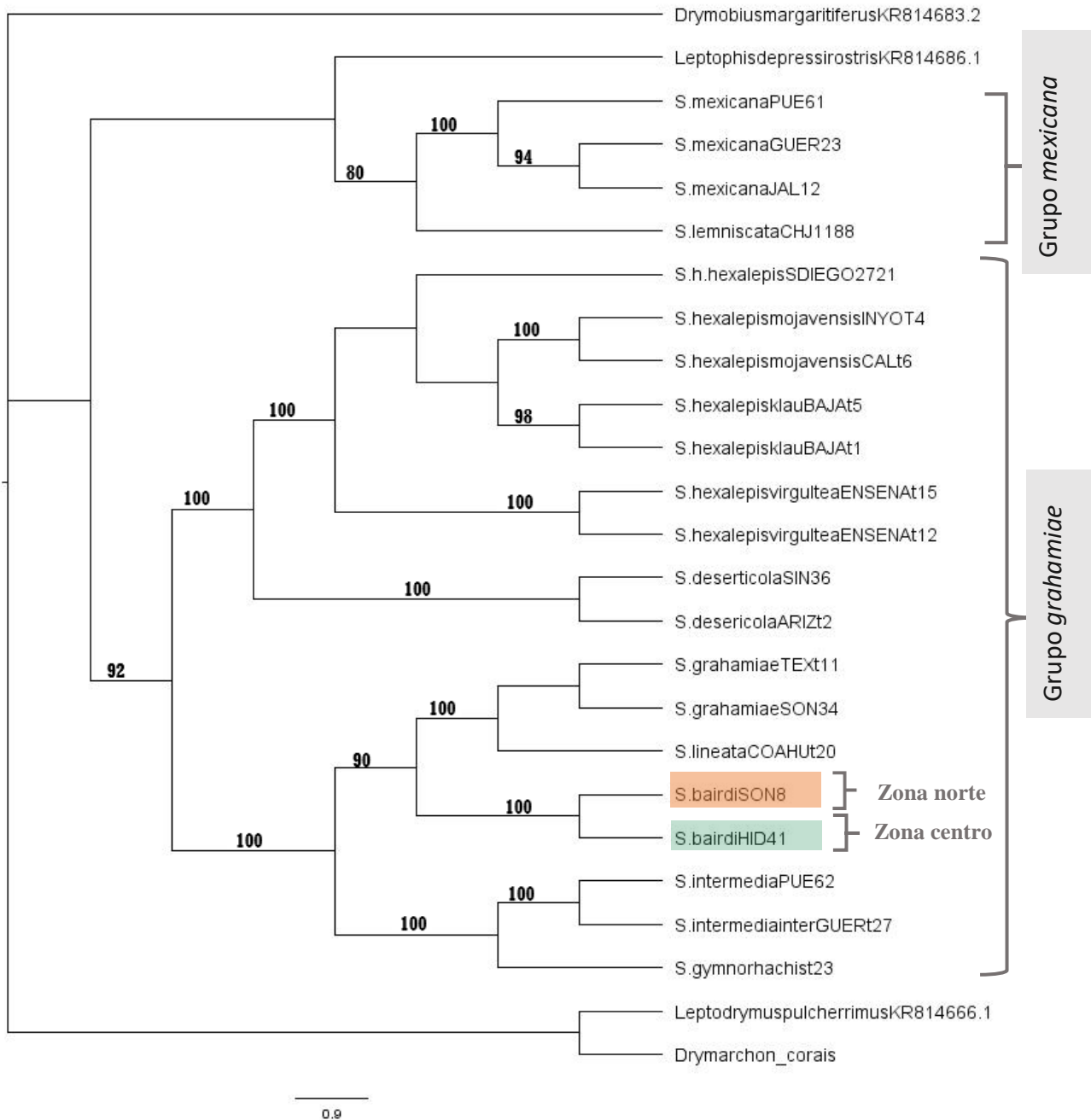


**Figura 10.** Árbol con evidencia morfológico obtenido a partir del consenso estricto con una longitud de 1247 número de pasos, índice de consistencia (IC) de 0.69, y un índice de retención (IR) de 0.63 y un índice de homoplasia de 0.30. Los números bajo los nodos indican los valores de Bootstrap.

Se obtuvieron 11 árboles, de los cuales se realizó un consenso estricto, resultando un árbol (Figura 23), con un número de pasos de 1247, índice de consistencia (IC) de 0.69, un índice de retención (IR) de 0.63 y un índice de homoplasia de 0.30.

Muestra al grupo *Salvadora* como un grupo parafilético, incluye a todos los taxones de *Salvadora* y a *Leptodrymus pulcherrimus* con valor de soporte de ramas Bootstrap de 95. El grupo hermano de este clado (*Salvadora+Leptodrymus*) es *Leptophis depressirostris*, el clado conformado entre estos grupos tiene un valor de 81. El resto de los grupos externos aparece como una politomía en la base del clado. El grupo *Salvadora* se divide en 4 ramas, la primera presenta a *S. gymnorachis* separada del resto. Las poblaciones de *Salvadora bairdi* están agrupadas en un clado con valor de 100, dentro de este, existen dos divisiones, el clado conformado por *S. bairdi* A y C, correspondientes a las poblaciones de la zona norte con un valor de 89, mientras que las poblaciones de *S. bairdi* B, D, E y F, correspondientes a la zona centro, se encuentran en otro clado con valor de 96. El siguiente clado incluye a algunas de las especies del grupo *grahamiae*, todas las poblaciones correspondientes a las especies *S. desertícola*, *S. h. hexalepis*, correspondientes al grupo *grahamiae* del norte, forman grupos exclusivos presentan con valores altos de soporte de ramas. Del grupo *grahamiae* centro, *S. h. mojavnensis* y *S. intermedia* se presentan con valores altos de soporte de ramas, presentándose como grupo exclusivos. Mientras que *S. g. grahamiae* posee un valor menor al 50, *S. h. virgultea* y *S. h. klauberi* forman un clado con un soporte débil, se presentan como grupos parafiléticos, al igual que las poblaciones de *S. g. lineata*, del cual la población A, aparece más cercana a *S. intermedia* con un valor de 73. El último grupo incluye al clado conformado por *S. lemniscata*, *S. mexicana* y *L. pulcherrimus*, con un soporte de ramas con valor menor al 50, por lo que su agrupamiento es débil. Mientras que el clado conformado por *S. lemniscata* y *S. mexicana* tiene un valor de 100, estos taxones corresponden al grupo llamado *mexicana*.

## HIPÓTESIS FILOGENÉTICA CON EVIDENCIA MOLECULAR, GEN ND4



**Figura 11.** Árbol con evidencia molecular obtenido a partir del consenso estricto con una longitud de 742 pasos, un índice de consistencia (IC) de 0.59, un índice de retención (IR) de 0.74 y un índice de homoplasia de 0.40. Los números bajo los nodos indican los valores de Bootstrap.

Se obtuvieron cuatro árboles a partir de la búsqueda heurística con el criterio de parsimonia, de los cuales se realizó un consenso estricto obteniendo el árbol final (Figura 24), con una longitud de 742 pasos, un índice de consistencia (IC) de 0.59, un índice de retención (IR) de 0.74 y un índice de homoplasia de 0.40.

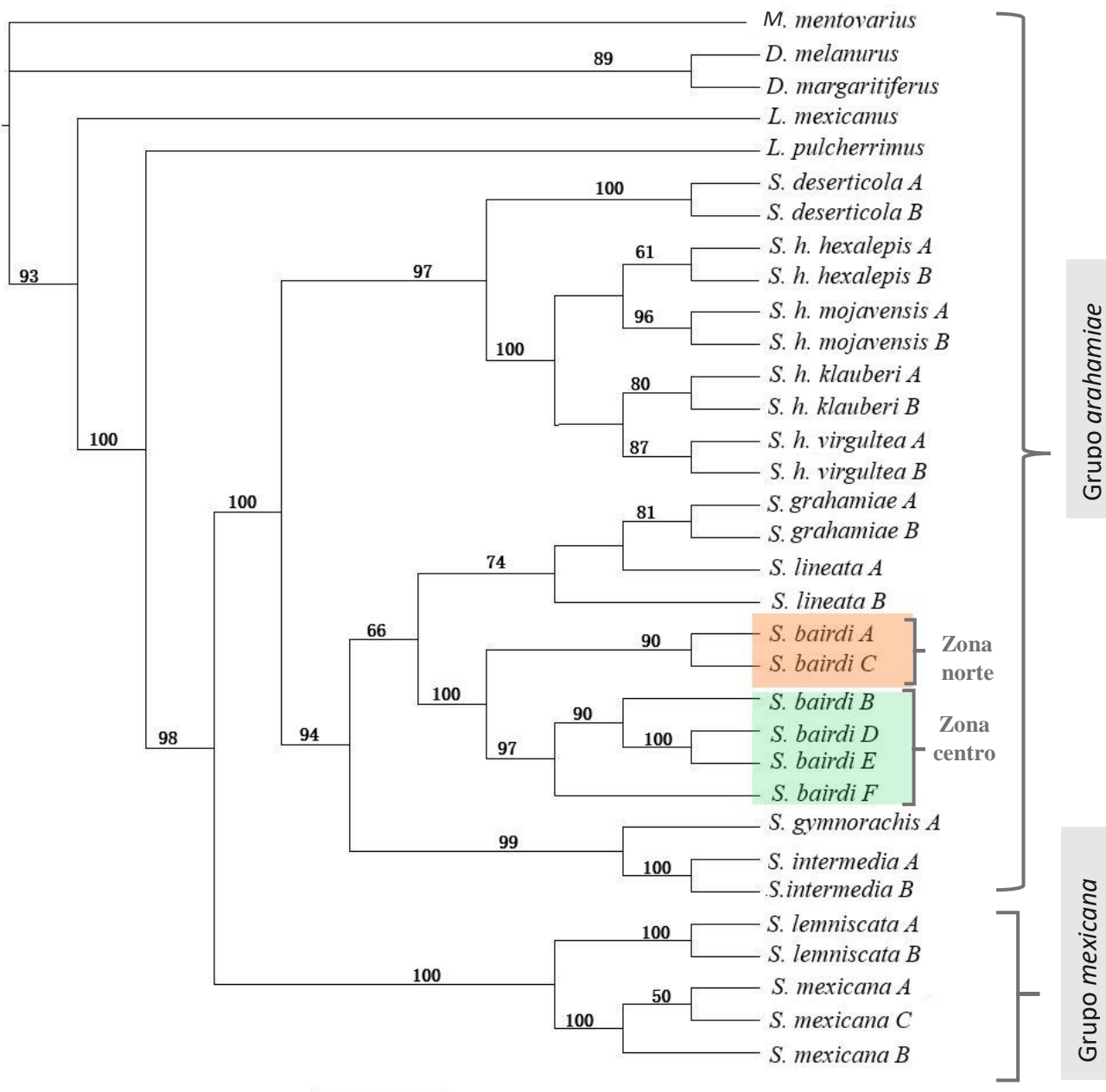
El árbol obtenido a partir del gen ND4 muestra a las especies de los géneros *Leptodrymus pulcherrimus*, *Masticophis*, *Drymarchon*, y *Drymobius* como grupo externo formando una politomía. El grupo *Salvadora* se encuentra formando un clado con *Leptophis pressioristris*, con un soporte de ramas Bootstrap menor a 50. Dentro de este clado hay dos divisiones, la primera consiste en el clado formado por *L. pressioristris*, *S. lemniscata* y *S. mexicana*, con un soporte de ramas con valor menor al 50. El clado conformado por *S. lemniscata* y *S. mexicana* tiene un valor de 80, siendo grupos exclusivos, estos taxones corresponden al grupo llamado mexicana.

La siguiente división incluye todos los taxones del grupo *grahamiae*.

*S. h. mojavenensis*, *S. h. klauberi*, *S. h. virgultea*, *S. deserticola*, *S. grahamiae*, *S. lineata*, *S. gymnorachis* y *S. intermedia* se presentan como grupos monofiléticos con valores altos de Bootstrap. *S. h. hexalepis* se presenta como grupo hermano de *S. h. mojavenensis* con valor menor a 50.

El grupo hermano de *Salvadora bairdi* con un valor de soporte de 90, es el clado conformado por *S. grahamiae* y *S. lineata*, el cual tiene un soporte de 100. En el caso de *S. bairdi* (con base a las OTUS determinadas), por lo que estas se encuentran formando un clado, el cual presenta un valor de 100.

## HIPÓTESIS FILOGENÉTICA CON EVIDENCIA MORFOLÓGICA Y MOLECULAR



**Figura 12.** Árbol con evidencia molecular obtenido a partir de la búsqueda heurística con una longitud de 1996 pasos, un índice de consistencia (IC) de 0.65, un índice de retención (IR) de 0.69 y un índice de homoplasia de 0.34. Los números bajo los nodos indican los valores de Bootstrap.

Se obtuvieron cuatro árboles, como resultado de la búsqueda heurística bajo el criterio de parsimonia de los caracteres morfológicos y gen ND4 concatenados, de los cuales se realizó un consenso estricto, obteniendo el árbol final (Figura 25), con un número de pasos de 1996, un índice de consistencia (IC) de 0.65, un índice de retención (IR) de 0.69 y un índice de homoplasia de 0.34. El cual muestra valores altos de soporte de ramas.

Las especies *Masticophis mentovarius*, *Drymarchon melanurus*, *Drymobius margaritiferus*, *Leptophis mexicanus* y *Leptodrymus pulcherrimus* se encuentran como grupo externo. Los taxones de *Salvadora* se presentan como un grupo monofilético, con un valor de Bootstrap de 98. Al interior de este grupo, se forman dos grupos claramente definidos, el primero está formado por las especies correspondientes a los grupos diagnosticados por Hernández-Jiménez et al (2021), *grahamiae* y *mexicana*, ambos con valor de Bootstrap de 100.

Dentro del grupo *grahamiae* se presenta una división en dos clados, el primero con valor de 97, en el cual se presentan como grupos monofiléticos a los taxones *S. desertícola* con valor de 100, *S. h. hexalepis* con valor de 61, *S. h. mojaviensis* con valor de 96, *S. h. klauberi* con valor de 80, *S. h. virgultea* con valor de 87. En el segundo clado, se presenta a *S. g. grahamiae* como grupo monofilético con valor de 81, como grupo hermano tiene a *S. g. lineata*, el cual se muestra como parafilético.

*Salvadora bairdi* aparece como grupo hermano de *S. grahamiae* y *S. lineata* con un valor de Bootstrap de 66. Divide a *S. bairdi* en dos clados, el primero conformado por *S. bairdi A* y *S. bairdi C* correspondientes a las poblaciones del norte del país, con un valor de Bootstrap de 90, el segundo clado agrupa a *S. bairdi B*, *S. bairdi D* y *S. bairdi E*, correspondientes a las poblaciones del centro del país, con un valor de Bootstrap de 90.

*S. gymnorachis* se encuentra como grupo hermano de *S. intermedia* con valor de 99.

## ECOREGIONES

De acuerdo a las ecoregiones Nivel II (Comisión para la Cooperación Ambiental, 2021), los registros se ubican en 11 ecoregiones, (figura 21) de las cuales, los ejemplares de *S. bairdi* norte, ocuparon tres (1.2 Desiertos cálidos, 12.1 Pie de monte de la Sierra madre occidental y 13.2 Sierra Madre Occidental), mientras que los ejemplares de *S. bairdi* centro, ocupan nueve (12.2 Altiplanicie mexicana, 13.2 Sierra madre occidental, 13.3 Sierra madre oriental, 13.4 Sistema neovolcánico transversal, 13.5 Sierra Madre del sur, 14.3 Planicie, lomeríos y cañones costeros del Pacífico occidental, 14.4 Depresiones intermontanas, 14.5 Planicies costeras y lomeríos del Pacífico Sur y 15.3 Sierra de los Tuxtlas).

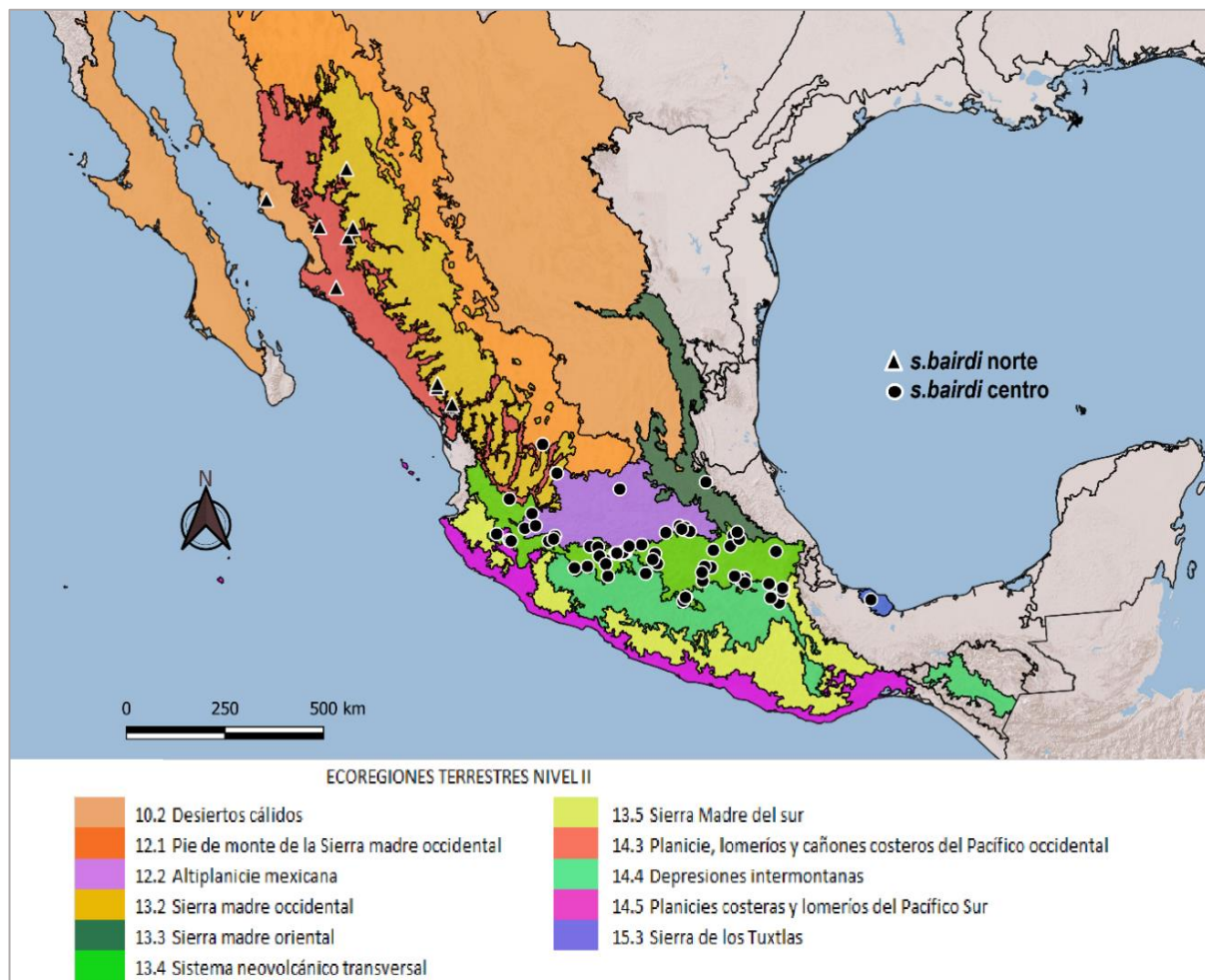


Figura 13. Mapa de ejemplares de zona norte y zona centro ubicados respecto a la ecoregión nivel III correspondiente.

En el caso de la altitud, existe diferencia entre el rango de distribución, los ejemplares de la zona centro tienen un rango mayor (Figura 22), de 336 m s. n. m. a 3898 m s. n. m., mientras que los ejemplares de la zona norte tienen un rango entre 9 m s. n. m. a 1976 m s. n. m.

Por tanto, *S. bairdi* centro, abarcaría mayores ecosistemas, con climas tropicales y templados, en tipos de vegetación como bosque tropical, bosque templado, matorral desértico, matorral submontano, chaparral, pastizal y áreas de agricultura.

*S. bairdi* norte, se ubica en ecosistemas con climas desde cálido muy seco a templado subhúmedo, como selva baja caducifolia, selva espinosa, matorral perennifolio, pastizal y matorral xerófilo, bosque de pino, bosque de pino-encino.

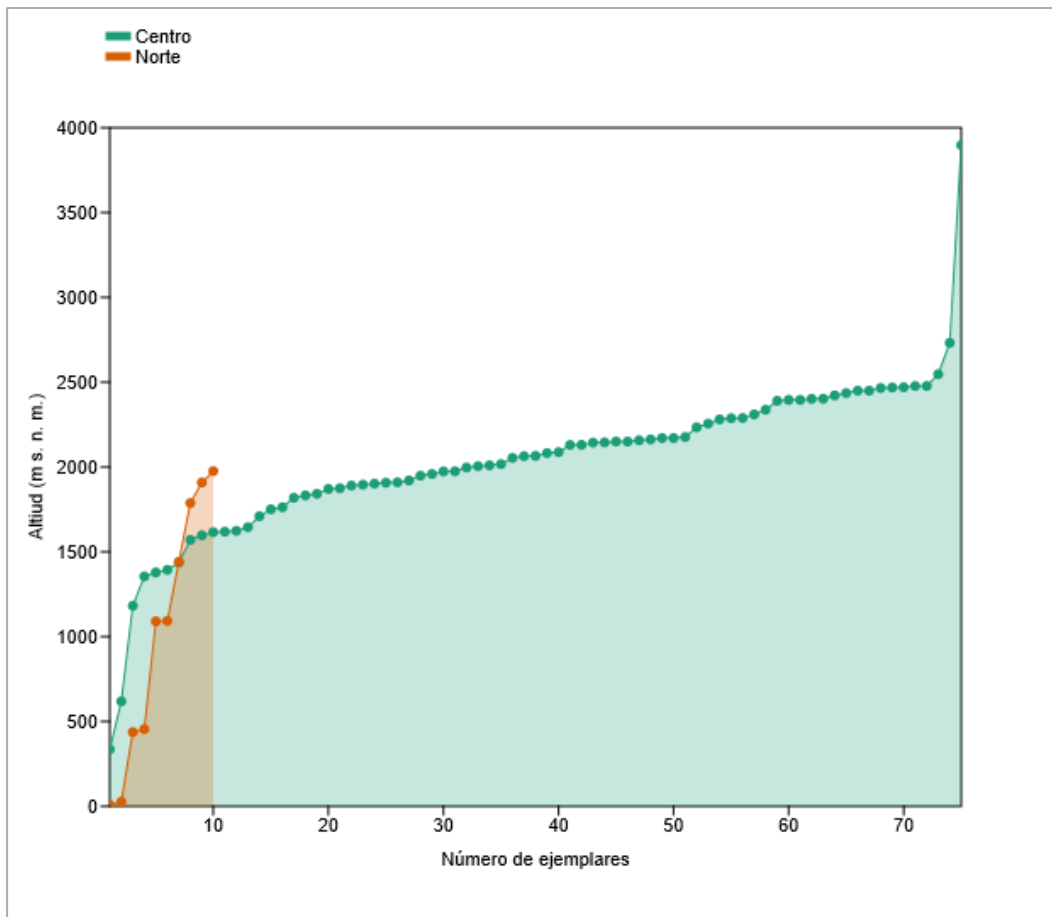


Figura 14. Gráfica de la altitud correspondiente a los ejemplares de *S. bairdi*

## DELIMITACIÓN DE ESPECIE DENTRO DE *Salvadora bairdi*

De acuerdo al método propuesto por Wiens y Penkrot (2002), por evidencia morfológica, se considera que dentro del taxón *Salvadora bairdi*, se encuentran dos especies. Ya que las poblaciones de la especie focal, se presentan como múltiples especies y forman clados basales fuertemente soportados y con concordancia geográfica.

La evidencia molecular, muestra a *Salvadora bairdi* centro y *Salvadora bairdi* norte formando un clado, lo cual se interpretaría como una misma especie. Sin embargo, se tiene que considerar, que, de acuerdo Slatkin y Maddison (1989) un aspecto crítico del diseño de muestreo es incluir dos o más individuos de tantas localidades como posible, para evaluar el flujo de genes entre poblaciones. Si no se pueden obtener varios individuos de cada población, la delimitación de especie dependerá de la relación (es decir, exclusividad) de las poblaciones de la especie zona focal a otra especie y en general concordancia entre filogenia y geografía dentro de la especie focal (Wiens y Penkrot, 2002).

La evidencia concatenada, indica que las cuatro poblaciones (OTUS) en las que se dividió *Salvadora bairdi* de la zona centro de México, se presentan como un grupo exclusivo, agrupados dentro de un solo clado, con un valor alto de soporte de ramas de Bootstrap (97), mientras que las poblaciones de *Salvadora bairdi* de la zona norte, se encuentran formando otro clado, siendo también un grupo exclusivo con un valor alto de soporte de ramas (90). Por lo que, con base a la información obtenida de morfología y ADN, además de la concordancia geográfica, se trata dos especies distintas.

## FICHAS TAXONÓMICAS

***Salvadora bairdi*** Jan en Jan & Sordelli 1860

*Salvadora bairdi* Jan en Jan & Sordelli, 1860: pl.3 fig. 2

*Salvadora bogerti* Smith, 1941: 2-6



*Figura 15. Salvadora bairdi. Fotografía de Carlos Albero Hernández Jiménez.*

**Diagnosis:** Escama rostral con bordes laterales no libres, alargada hacia atrás, insertándose entre las internasales; dientes maxilares 9+3; 8 supralabiales, cuarta y quinta tocando el borde inferior del ojo; 10 infralabiales; escama preocular y postocular divididas; escama loreal única; la escama prenasal separada de la segunda supralabial por lo regular en ambos lados; segundo par de escudos separados por una hilera de escamas; 175-209 escamas ventrales; 82-108 escamas caudales;

Longitud promedio total de 484 mm; SVL 338mm; TAL 146 mm, la cola representa entre el 24.0 % y 27.5 % de la longitud total. El patrón de coloración, consiste en una línea vertebral tono amarillo-beige claro de tres escamas de ancho, se reduce a una escama en el tercer tercio del cuerpo; dos pares de líneas longitudinales oscuras, un par de líneas dorsolaterales continuas, de dos a cuatro escamas de ancho que no tocan la región temporal y se unen en la parte anterior formando una mancha, la cual separa a la

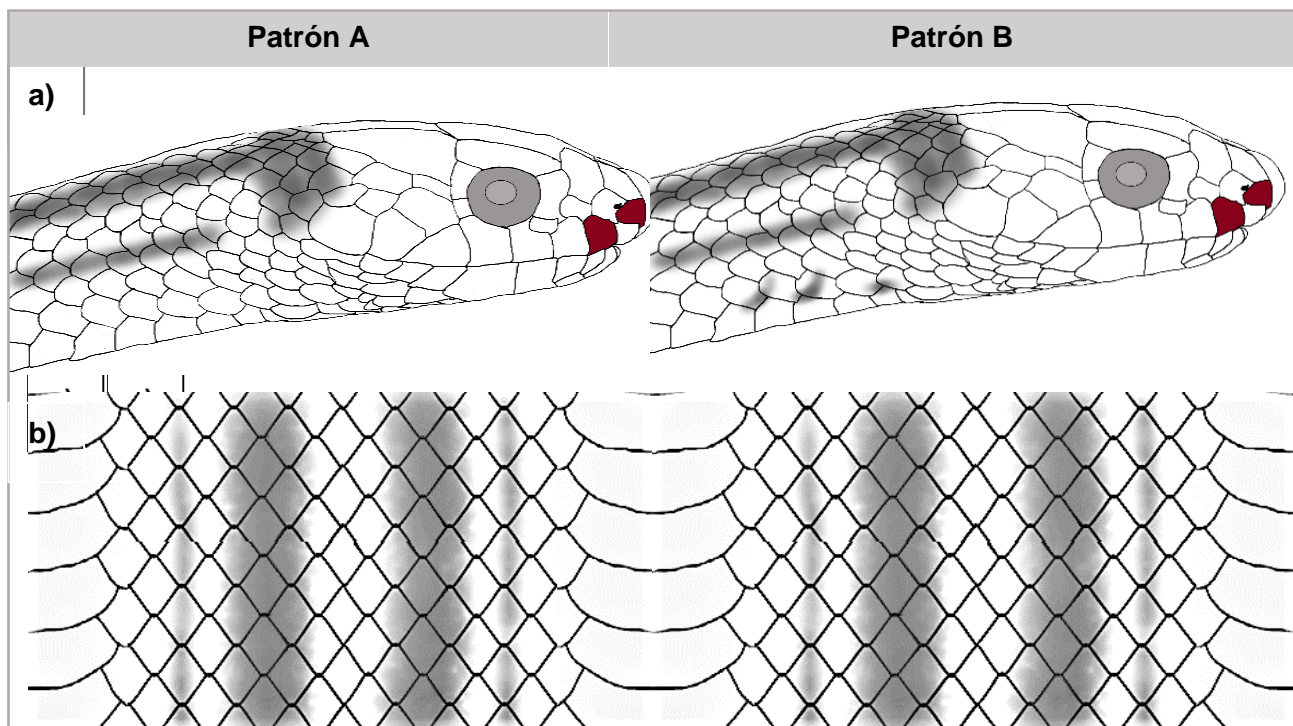
línea vertebral de la región parietal, en ocasiones línea vertebral en contacto con región parietal. Las líneas dorsolaterales y laterales se presentan al término de la región parietal y se extienden continuamente sin interrupciones a lo largo de todo el cuerpo. En algunos ejemplares se registra en el primer tercio la presencia de pequeñas manchas entre la región ventral y línea lateral, que no abarcan más de una escama.

**Etimología:** Nombre en honor a Spencer Fullerton Baird.

**Material tipo:**

MÉXICO. Holotipo de *Salvadora bogerti*; “Tehuantepec”, México, localidad incierta; USNM 30296.

MÉXICO. Holotipo de *Salvadora bairdi*; “Méxique”; restringida a Acámbaro, Guanajuato por Smith y Taylor (1945); Museo Civico di Storia Naturale di Milano, Westphal coll.; MSNM (destruido).



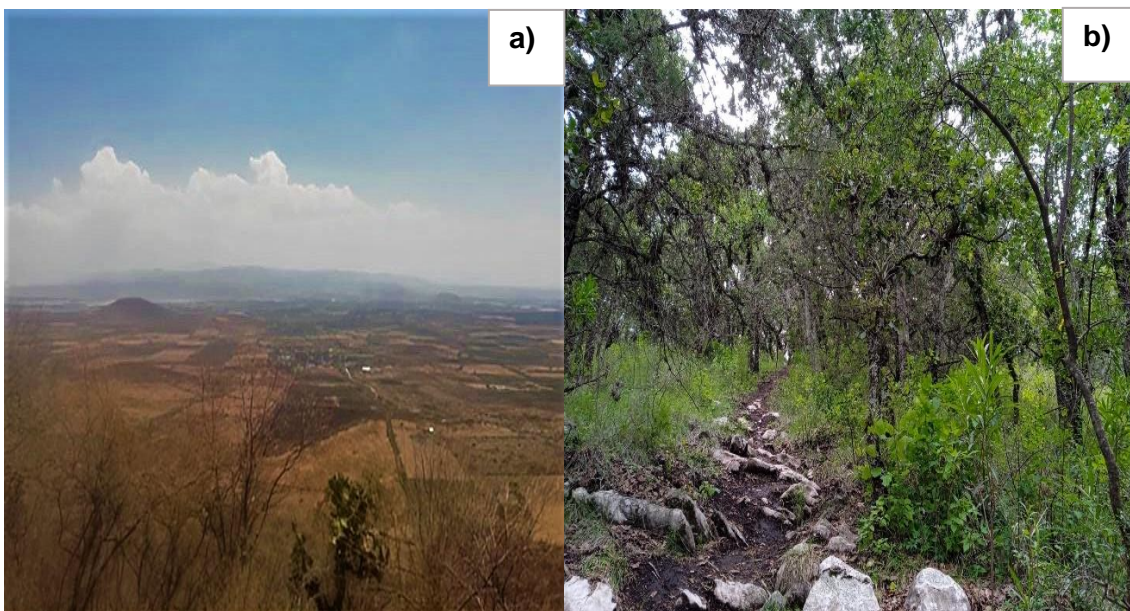
**Figura 16.** Dos patrones de coloración en el primer (a) y segundo tercio del cuerpo (b), con base a Bogert (1939a); Hernández-Jiménez et al (2021) y ejemplares colectados. Las escamas prenasal y segunda supralabial se encuentran marcadas en color rojo.

**Hábitat y conservación:**

Habita en ecosistemas con climas tropicales y templados, en tipos de vegetación como bosque tropical, bosque templado, matorral desértico, matorral submontano, chaparral, pastizal y áreas de agricultura.

Se distribuye en los estados de Sonora y Chihuahua, atravesando Sinaloa, Durango, Zacatecas, Nayarit, Jalisco; en el centro de México a través del eje volcánico transversal en los estados de Querétaro, Guanajuato, Michoacán, Guerrero, Estado de México, Hidalgo, Morelos, Puebla, y Veracruz (Hernández-Jiménez et al., 2021). De los 336 m s. n. m. a los 3898 m s. n. m.

**Conservación:** Se encuentra en la categoría de sujeta a protección especial (Pr) de la NOM-059-SEMARNAT-2010.



**Figura 17.** a) Vegetación de matorral y pastizal, Acámbaro, Guanajuato, en altitudes entre 1100 m s. n. m. a 2500 m s. n. m.; b) Vegetación Bosque de Encino, Amozoc, Puebla a 2300 m s. n. m.

***Salvadora* sp. nov.**

**Holotipo:** MZFC 22900 (Macho adulto). Álamos, Sonora, México (27.607416° N, -- 110.406366° W; dato = WGS84), 9 m s. n. m.

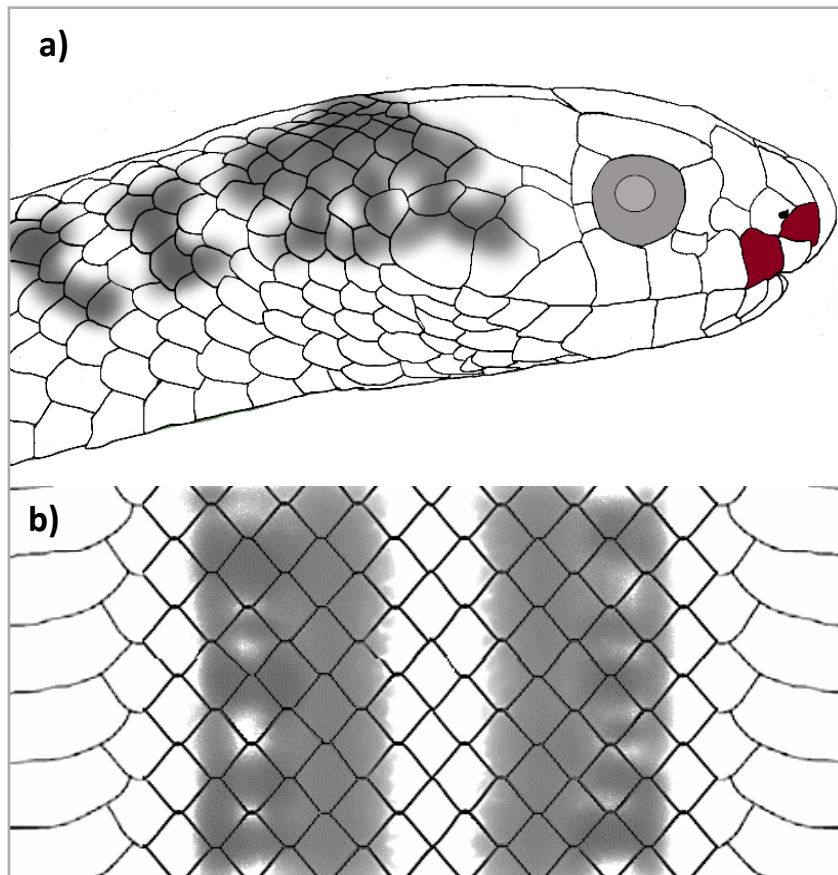


*Figura 18. Paratipo AMNH-R 102194*

**Paratipos:** Seis del estado de Sinaloa, México. Un macho adulto (AMNH103126) de Loberas, 78 km cerca al Este de Villa Unión, 1909m. Un adulto (CAS159227) de Sierra Surutuato, 27m. Una hembra adulta (KU 68753) de Choix, 437m. Un macho adulto (KU78917) de Santa Lucia (sobre carretera), 1441m. Un macho adulto (KU78918) de Santa Lucia, 19.2 km NE (sobre carretera) 1976m. Y una hembra adulta (UTA5966) de Plomosas, 1093m. Un ejemplar de Chihuahua, México, adulto (MZFC 26508) de Masaribo-El Rancho, 1090 m. Un ejemplar de Sonora, México (AMNH-R 102194) de Álamos, 455m.

**Diagnosis:** *Salvadora* sp. nov., se diferencia de sus congéneres por presentar una serie de manchas o parches transversales entre línea dorsolateral y línea lateral, en el primer y segundo tercio del cuerpo, llegando a fusionarse de manera completa o parcial en el

segundo tercio. Se diferencia de *S. bairdi* por un porcentaje mayor de la cola respecto al cuerpo del 28.0% - 29.88 % (contra 24.0 %- 27.5 %), un mayor número de escamas caudales 97-114 (contra 82-108), y la escama preocular en contacto con la segunda supralabial en ambos lados de la cabeza, como en el caso de las especies *Salvadora desertícola*, *Salvadora gymnorhachis*, *Salvadora grahamiae*, *Salvadora hexalepis* y *Salvadora intermedia*, difiriendo con ellas en el número de escamas vertebrales (175-192) y caudales (97-114).



**Figura 19.** Patrón general de coloración de *Salvadora* sp. nov. de acuerdo a Hernández-Jiménez, et al (2021), Hardy y McDiarmid (1969), y revisiones de ejemplares. a) Vista lateral en dónde se observa la escama prenasal en contacto con la segunda supralabial, manchas del inicio de la cabeza hacia el primer tercio del cuerpo que unen a la línea lateral y dorsolateral de forma interrumpida. b) Coloración del segundo tercio del cuerpo en el cual las líneas lateral y dorsolateral están fusionadas parcial o completamente.

**Tabla 3.** Caracteres morfológicos en las especies de *Salvadora*. MT = número de dientes maxilares, VS= número de escamas ventrales, EG=escudos geniales separados, CS=escamas caudales, %TL-TaL = porcentaje de la cola respecto al cuerpo, PS= escama preocular (U=única, D=dividida), TS= líneas transversales en el primer tercio del cuerpo, VST= línea vertebral a lo largo del cuerpo bordeada por líneas dorsolaterales, L=Escama loreal (S=simple, D=dividida), S= número de supralabiales, I=número de infralabiales, P2S= Segunda supralabial en contacto con prenasal en ambos lados izquierdo y derecho, MLD=Serie de parches o manchas que unen a la línea lateral con línea dorsolateral en el primer y segundo tercio del cuerpo (A= ausente, P=presente).

Taxón	MT	VS	CS	%TL-TaL	PS	TS
<i>Salvadora bardi centro</i>	9-10+3	175-209	82-108	<28%	D	A
<i>salvadora sp. nov.</i>	9-10+3	175-192	97-114	≥28%	D	A
<i>Salvadora deserticola</i>	11+3	180-205	66-87	< 28%	D	A
<i>Salvadora gymnorhachis</i>	11+3	176-186	92-103	≤ 28%	D	A
<i>Salvadora grahamiae</i>	10+3	178-200	89-106	≤ 28%	D	A
<i>Salvadora hexalepis</i>	11-13-3	180-213	75-103	≤ 28%	D	A
<i>Salvadora intermedia</i>	11+3	173-190	84-114	≤ 28%	D	A
<i>Salvadora lemniscata</i>	14+3	194-205	128-141	≥30%	U	A
<i>Salvadora lineata</i>	10 + 3	179-202	81-107	≤ 28%	D	A
<i>Salvadora mexicana</i>	15+3	182-197	124-145	≥30%	U	P

Taxón	VST	EG	L	S	I	P2S	MLD
<i>Salvadora bardi centro</i>	P	A	S	7-8	9-10	A	A
<i>Salvadora sp. nov.</i>	P	A	S	8-9	10	P	P
<i>Salvadora deserticola</i>	P	P	S	9-10	10-2	P	A
<i>Salvadora gymnorhachis</i>	A	P	S	8-9	8-10	P/A	A
<i>Salvadora grahamiae</i>	P/A	A	S	7-9	9-12	P	A
<i>Salvadora hexalepis</i>	P	P	D	10-12	8-11	P	A
<i>Salvadora intermedia</i>	P	P	S	8-10	9-12	P/A	A
<i>Salvadora lemniscata</i>	P	A	S	9-10	11-13	A	A
<i>Salvadora lineata</i>	P	P/A	S	8-9	9-11	P/A	A
<i>Salvadora mexicana</i>	P	A	S	9	11-12	A	A

### Descripción del holotipo

Escama rostral con bordes laterales no libres, alargada hacia atrás, insertándose entre las internasales; dientes maxilares 9+3; 8 supralabiales, cuarta y quinta tocando el borde inferior del ojo; 10 infralabiales; escama preocular y postocular divididas; escama loreal única; la escama prenasal en contacto con la segunda supralabial en ambos lados; segundo par de escudos separados por una hilera de escamas; 175-191 escamas ventrales; 97-103 escamas caudales.

**Medidas:** Longitud total de 729 mm; SVL 524mm; TAL 205 mm, representando el 28.12% de la longitud total.

**Coloración:** El patrón de coloración, consiste en una línea vertebral tono amarillo-beige claro de tres escamas de ancho, se reduce a una escama en el tercer tercio del cuerpo; dos pares de líneas longitudinales oscuras, un par de líneas dorsolaterales de dos a cuatro escamas de ancho que no tocan la región temporal y se unen en la parte anterior formando una mancha, la cual separa a la línea vertebral de la región parietal; las líneas laterales que envuelvan la tercera hilera de escamas dorsales se interrumpen por un patrón irregular de manchas en la región posterior a la cabeza, y se extiende por el primer y segundo tercio del cuerpo, impidiendo ver la diferencia entre línea lateral y dorsolateral.

**Variación entre paratipos:** Se presenta variación entre escamas ventrales, oscilando entre 187-191 en la mayoría de ejemplares, excepto en el KU78918 con 175, las escamas caudales no presentan variación significativa, en relación al SVL, el ejemplar MZFC22900 posee 524 mm, siendo el ejemplar más largo. La condición de la línea vertebral respecto a la región parietal difiere en KU68753 debido a que entre la mancha que se forma a partir de las líneas dorsolaterales, es separada por una hilera de escamas transversales; mientras que en el resto se encuentra una mancha sin interrupción.

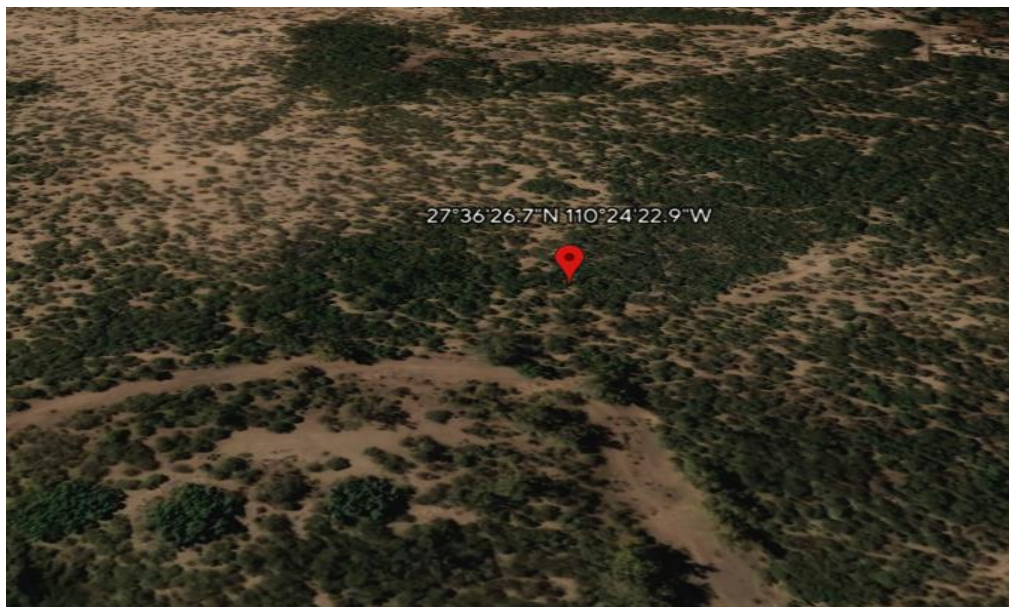
**Tabla 4.** Caracteres morfológicos en los paratipos de *Salvadora* sp. nov.. VS= número de escamas ventrales, CS= número de escamas caudales, TL= longitud total, TAL= Longitud de la cola, %TL-TaL= porcentaje de la cola respecto al cuerpo, 2SLP= Segunda supralabial en contacto con prenasal en ambos lados izquierdo y derecho, MLD= Serie de parches o manchas que unen a la línea lateral con línea dorsolateral en el primer y segundo tercio del cuerpo (A= ausente, P=presente), LV-RP= Línea vertebral en contacto con región parietal.

EJEMPLAR	VS	CS	TL(m m)	TALm m)	%TL- TaL	P2S	PLD	LV- RP
MZFC 22900 (Holotipo)	187	100	524	205	28.12	P	P	A
AMNH R-103126	?	?	?	?	?	P	P	A
AMNH-R 102194	207	114	594	234	28.26	P	P	A
CAS 159227	?	?	?	?	?	P	P	A
KU 68753	191	99	492.2	191.8	28.04	P	P	P
KU 78917	187	100	421.1	176.3	29.51	P	P	A
KU78918	175	97	486.3	207.2	29.88	P	P	A
MZFC 26508	192	?	523.3	?	?	P	P	A
UTA 5966	187	103	445.5	182.4	29.05	P	P	A

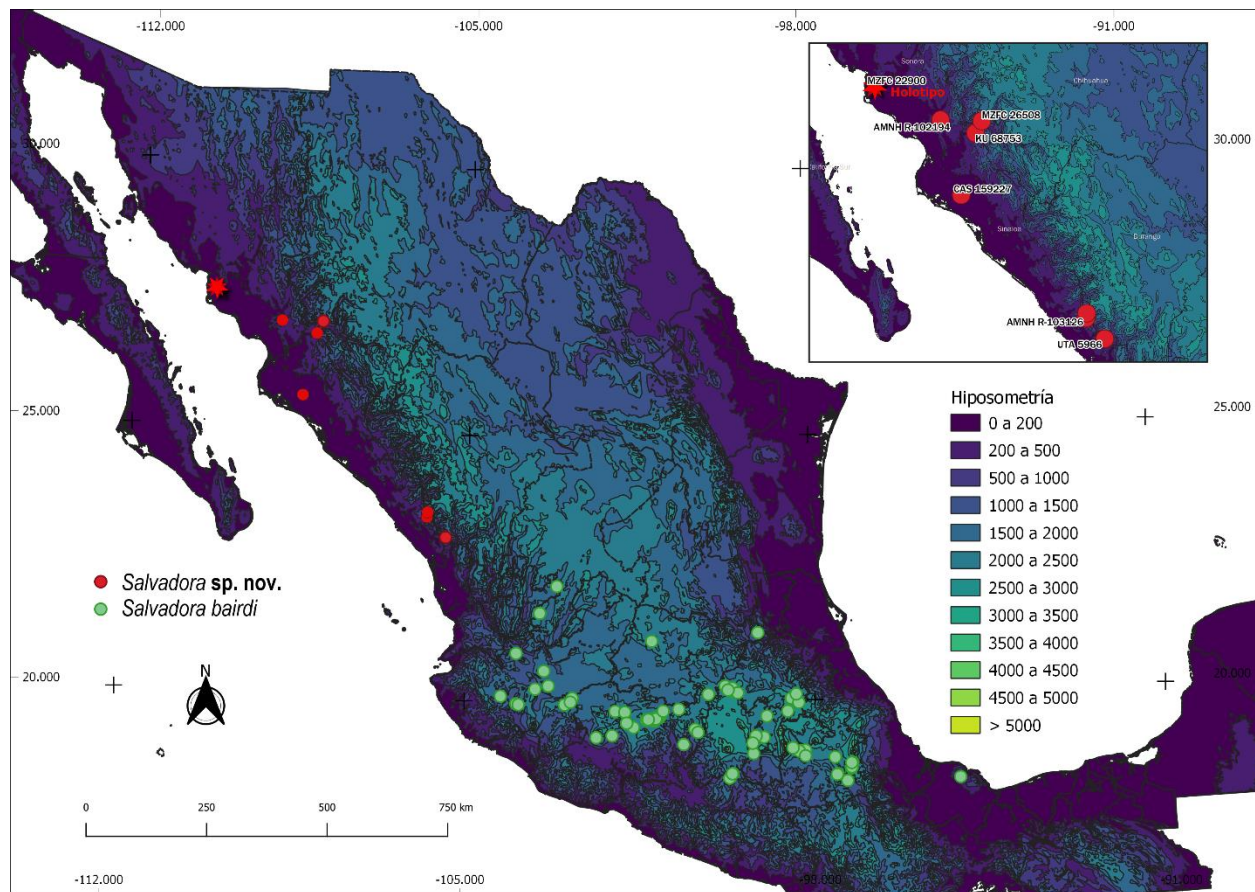
**Hábitat y distribución:** El holotipo se encontró en vegetación de Mezquital tropical. De acuerdo a los ejemplares revisados, la distribución se presenta al norte del país, en los estados de Chihuahua, Sinaloa y Sonora, en vegetación de selva baja caducifolia, selva

espinosa, matorral perennifolio, pastizal y matorral xerófilo, también se presenta en el bosque de pino y bosque de pino-encino. Con climas desde cálido muy seco a templado subhúmedo, en altitudes desde los 9 m s. n. m. hasta los 1976 m s. n. m.

**Figura 20.** Vegetación Mezquital tropical, Álamos, Sonora, 9 m s. n. m. Imagen de Google earth pro (2023), ubicando al Holotipo.



### MAPA DE DISTRIBUCIÓN



**Figura 21.** Mapa realizado en el programa QGIS (2019), en el cual se observa la distribución de ejemplares y el rango hipsométrico (CONABIO, 2008) en el que se encuentran. Se muestra la localización del holotipo y paratipos correspondientes a *Salvadora sp. nov.*

## DISCUSIÓN

### Análisis morfológico

El género *Salvadora* se caracteriza por una escama rostral agrandada y un patrón de color dorsal de una franja vertebral pálida bordeada por franjas dorsolaterales más oscuras (Bogert, 1939a; Hernández-Jiménez, 2021), estas características se mantienen en *Salvadora sp. nov.*, teniendo un patrón de color característico al de las demás especies del género, si bien, parece similar al patrón de *S. bairdi* centro, la especie reportada con la mayor variación en cuanto a este carácter (Hernández-Jiménez, 2021), las pequeñas manchas que presentan en la región ventral, pueden extenderse hasta la línea lateral, mientras que, en los ejemplares de *Salvadora sp. nov.*, presentan una serie de parches entre la línea dorsolateral y lateral, teniendo forma circular o de líneas transversales, las cuales se extienden desde el primer tercio del cuerpo, hasta el segundo tercio, en donde causan que las líneas laterales y dorsolaterales se fusionen de forma parcial o completa.

En caso de la escamación, el carácter diferenciador es la escama prenasal en contacto con la segunda supralabial en ambos lados de la cabeza, presente únicamente en ejemplares de la zona norte. Este carácter es relevante, ya que fue considerado por Smith (1938) un carácter diagnóstico para separar a *S. bairdi* de *S. grahamiae*; y más tarde, fue observado en ejemplares de *S. bairdi* del estado de Sinaloa por Hardy y McDiarmid (1969), sin embargo, fue considerado de menor importancia por Bogert (por comunicación personal).

Actualmente, con la gran cantidad de ejemplares a los que se tiene acceso, se observa que es un estado constante en ejemplares de la zona norte, por lo que debe considerarse un carácter determinante para diferenciar a *Salvadora bairdi* y *Salvadora sp. nov.* Esta característica es compartida tres especies del género, con las cuales concuerda en tener una distribución al noreste del país, *S. grahamiae* (Chihuahua y Sonora), *S. desertícola* (Sinaloa, Sonora y Chihuahua) y *S. hexalepis* (Sonora), en caso de las especies *S. gymnorachis*, *S. intermedia* y *S. lineata*, puede estar presente o ausente.

En relación al número de escamas caudales, existen diferencias significativas, siendo mayor en ejemplares de *Salvadora sp. nov.* y teniendo relación con el porcentaje de la cola respecto al tamaño del cuerpo, el cual también es mayor.

### Hipótesis filogenética

El árbol concatenado, refleja relaciones acordes al análisis obtenido por Hernández-Jiménez (2021). Se observan dos grupos claramente definidos al interior del género *Salvadora*, el grupo *mexicana* y el grupo *grahamiae*, con valores altos de Bootstrap, con la diferencia de que el porcentaje determinante de la cola en este análisis, es de 30% (29% en Hernández-Jiménez, 2021), siendo menor a 30% en el grupo *grahamiae*, y mayor al 30% en el grupo *mexicana*.

En cuanto a la relación entre *Salvadora bairdi* y *Salvadora sp. nov.*, el árbol las presenta como taxones distintos, guardando relación como grupos hermanos.

El árbol de consenso basado en la morfología mostró varias de las mismas agrupaciones que en el árbol concatenado, pero, no se resolvieron las relaciones de todas las especies del género en los árboles obtenidos, observándose politomías.

Zhang et al (2011) sugieren que un solo locus de genes puede contener información suficiente para delimitar especies, 15 o más individuos de cada especie parecen necesarios si la divergencia de especies es reciente, mientras que cinco individuos pueden ser suficientes para identificar especies divergentes, y en caso de no ser factible muestrear múltiples individuos, como con especies raras o protegidas, se deben usar múltiples loci para una delimitación efectiva de las especies; por lo que, en el caso particular de *S. bairdi*, es necesario agregar más evidencia molecular para resolver las relaciones entre especies del género, como en Hernández-Jiménez (2022), el cual presenta una hipótesis filogenética a partir de tres fragmentos de DNA concatenados, (cyt-b, c-mos y ND4), con correspondencia en la mayoría de los agrupamientos de la hipótesis filogenética de Hernández-Jiménez (2021).

Más evidencia brindará una mayor robustez a la hipótesis de *Salvadora bairdi* y *Salvadora sp. nov.* como especies distintas.

## Distribución geográfica

*S. bairdi* se distribuye en regiones de climas cálidos, con ecosistemas tropicales en la base, hasta en climas más fríos con ecosistemas alpinos, coincidiendo con Tinoco (2005), ya que se encuentra en ecosistemas como matorral xerófilo, bosque mixto, bosque de encino, bosque tropical caducifolio, incluyendo zonas agrícolas asociadas a pastizales.

La mayor parte de ejemplares se encuentra en el rango reportado por Tinoco (2005) que va de 1600 m s. n. m. a 2700 m s. n. m. Algunos ejemplares se encuentran a mayor altitud (3898 m s. n. m), de acuerdo a los datos de colecta.

*Salvadora sp. nov.*, abarca regiones con menor altitud, desérticas, relieves casi planos, formados por grandes llanuras de inundación, lomeríos, hasta abarcar parte de la Sierra Madre Occidental. Coincide con la distribución de las especies *S. desertícola* (en Sonora, Chihuahua, Sinaloa), *S. lineata* (en Sonora), *Salvadora hexalepis hexalepis* (en Sonora).

## Delimitación de especies

De acuerdo al método propuesto por Wiens y Penkrot (2002), el taxón *Salvadora bairdi*, son dos especies distintas, hipótesis apoyada por la filogenia con los datos morfológicos y moleculares concatenados, la cual presenta valores altos de soporte de ramas, además, de relaciones concordantes con la geografía.

## CONCLUSIÓN

Acorde a la definición de especie considerada (DeQueiroz,2007), este trabajo muestra que la evidencia por una sola línea, no es suficiente para delimitar especies, ya que las propiedades secundarias, brindan información valiosa para resolver el conflicto de los límites entre especies.

De acuerdo al método de delimitación de especies utilizado en este trabajo, para *Salvadora bairdi*, se cuenta con evidencia para reconocer a los ejemplares de la zona norte como una especie diferente a *Salvadora bairdi* descrita originalmente, debido a las diferencias morfológicas, moleculares y biogeográficas que presentan.

Se cuenta con un número de ejemplares amplio, esperando añadir más muestras de *Salvadora* **sp. nov.** que proporcionen evidencia molecular para brindar mayor robustez a la hipótesis. Así como la información de más genes para delimitar certeramente a todas las especies del género.

Dado que *Salvadora bairdi* es una especie endémica, con poco estudio de su biología, la delimitación de esta especie es importante para los futuros trabajos que se desarrollen con ella.

El resultado de este trabajo genera un aporte valioso para el conocimiento de la diversidad de México, ya que, a pesar de ser el país con mayor diversidad de serpientes, aún no se ha resuelto la historia taxonómica de muchos grupos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Amaral A.D. (1927). Studies of Neotropical ophidian. VI. A new genus of snakes from Honduras. *Bulletin of the Antivenin Institute of America* 1, 28–29. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.117755>
- Baird, S.F. y Girard, C. (1853). Catalogue of North American Reptiles in the Museum of Smithsonian Institution. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 2(5), 1-172.
- Bogert, C.M. (1939a). A Study of the Genus *Salvadora*, the Patch-nosed Snakes. *University of California*, 1, 177–236.
- Bogert C.M. (1939b). Notes on snakes of the genus *Salvadora* with a redescription of a neglected Mexican species. *Copeia* 1939 (3): 140–147. <https://doi.org/10.2307/1436808>
- Bogert C.M. (1945). Two additional races of the patch-nosed snake *Salvadora hexalepis*. *American Museum Novitates* 1285: 1–14.
- Bogert C.M. (1947). The status of the genus *Leptodymus* Amaral, with comments on modifications of colubrid premaxillae. *American Museum Novitates* 1352: 1–14.
- Chang, V., y Smith, E. N. (2001). FastMorphologyGFC (1.0) [Software]. <http://www3.uta.edu/faculty/ensmith>
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (2020, 23 junio). *¿Qué es una ecorregión?* Biodiversidad Mexicana. Recuperado 20 de mayo de 2023, de <https://www.biodiversidad.gob.mx/region/quees>
- Commission for Environmental Cooperation. (2021). CEC North American Atlas: Commission for Environmental Cooperation. Recuperado 18 de junio de 2022, de <http://www.cec.org/files/atlas/?z=6&px=100.2832&py=21.3610&mp;lang=en&layers=polbounds%2Cterecoreq3&opacities=100%2C100&labels=true>
- Commission for Environmental Cooperation I. (s. f). Ecorregiones terrestres: nivel III. Recuperado 27 de abril de 2023, de <http://www.cec.org/es/atlas-ambiental-de-america-del-norte/ecorregiones-terrestres-nivel-ii/>
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (2008, 6 marzo). Hipsometría y batimetría. Recuperado 24 de junio de 2023, de <http://geoportal.conabio.gob.mx/metadatos/doc/html/hipsb4mgw.html>
- Davis, W. B., y Smith, H. M. (1953). Snakes of the Mexican State of Morelos. *Herpetologica*, 8 (4), 133-143.
- De Queiroz, K., y Donoghue, M. J. (1990). Phylogenetic systematics and species revisited. *Cladistics*, 6 (1990). 83-90.

- De Queiroz, K. (1997). The Linnaean hierarchy and the evolutionization of taxonomy, with emphasis on the problem of nomenclature. *Aliso*, 15(2):125–144. <https://doi.org/10.5642/aliso.19961502.07>
- De Queiroz, K. (2005). A Unified Concept of Species and Its Consequences for the Future of Taxonomy. *Proceedings of The California Academy of Sciences*, 56 (18), 196–215.
- Duméril, A. M. C., Bibron, G. y Duméril, H. A. (1854). *Erpétologie générale ou Histoire Naturelle complète des Reptiles*. Paris, 7 (1).
- GOOGLE. (2023). Google Earth Pro (7.3) [Software]. [https://www.google.com/intl/es\\_ALL/earth/about/versions/#download-pro](https://www.google.com/intl/es_ALL/earth/about/versions/#download-pro)
- Greene, H. W. (1994). Systematics and Natural History, Foundations for Understanding and Conserving Biodiversity. *American Zoologist*, 34(1), 48-56.
- Günther, A.C.L.G. (1863). Third account of new species of snake in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, 3(12), 348-365.
- Hardy, L.M., y McDiarmid, R.W. (1969). The amphibians and reptiles of Sinaloa, Mexico. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 18 (3), 196-198.
- Hernández-Jiménez, C.A., Flores-Villela, O., y campbel, J.A. (2019). A new species of patch-nosed snake (Colubridae: *Salvadora* Baird and Girard, 1853) from Oaxaca, Mexico. *Zootaxa*, 4564 (2), 588–600. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4564.2.14>
- Hernández-Jiménez, C.A., Flores-Villela, O., y Aguilar-Bremauntz, A. (2021). Phylogenetic relationships based on morphological data and taxonomy of the genus *Salvadora* Baird & Girard, 1853 (Reptilia, Colubridae). *European Journal of Taxonomy*, 764, 85–118. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.764.1473>
- Hernández-Jiménez, C. A. (2022). Estudio de las Relaciones Filogenéticas y Taxonomía de las Serpientes del Género *Salvadora* [Tesis de doctorado]. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma De México.
- Hills, D. M., Davis, S. K., & Zimmer, E. A. (1996). *Nucleic acids IV: sequencing and cloning*. En *Molecular Systematics* (2.a ed., pp. 321-381). Sinauer Associates.
- Hollingsworth, B. D. (1998). The systematics of chuckwalla (*Sauromalus*) with a phylogenetic analysis of other iguanid lizards. *Herpetology Monography*, 12, 38–191.
- Jan, G. (1860). *Iconographie générale des ophidiens* (1.a ed.). Livraison. J.B. Baillière et Fils, Paris. 17.
- Morrone, J. J. (2013). *Sistemática. Fundamentos, métodos y aplicaciones*. (1.a ed.). Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Past (PAleontological STatistics). (2020). [Software]. En Natural History Museum (4.04). <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/>

- Pérez-Higareda, G., López-Luna, M. A., y Smith, H. M. (2007). *Serpientes de la Región de Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Guía de Identificación Ilustrada* (1.a ed.). Instituto de Biología.
- QGIS Development Team. (2019) QGIS. [Software]. En Open Source Geospatial Foundation Project. (3.4.11). <https://timdocs.qgis.org/en/site/forusers/download.html>
- Schmidt, K.P. (1940). Notes on Texan snakes of the genus *Salvadora*. *Zoological Series. Field Museum of Natural History*, 24(12), 143-150. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3249>
- Smith, H. M. (1938). Notes of the snakes of the genus *Salvadora*. *The University of Kansas, Science Bulletin*. 25, 229-237.
- Smith, H. M. (1941). Further Notes On Mexican Snakes of the Genus *Salvadora*. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 99(20), 1-2.
- Smith E. N. & Gutberlet R. L. (2001). Generalized frequency coding: a method of preparing polymorphic multistate characters for phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 50, 156–169. <https://doi.org/10.1080/10635150151125815>
- Stuart, L.C. (1933). Studies on neotropical Colubrinae III. The taxonomic status of certain neotropical racers. *Copeia* (1), 1-10.
- Tinoco, C. M. (2005). *Serpientes del Estado de Querétaro* [Tesis de Licenciatura]. Universidad Autónoma de Querétaro. <https://docplayer.es/38836341-Serpientes-del-estado-de-queretaro-b-i-o-l-o-g-o-p-r-e-s-e-n-t-a-clara-margarita-tinoco-navarro-director-de-tesis-biol-ulises-padilla-garcia.html>
- Slatkin, M., y Maddison, W. P. (1989). A cladistic measure of gene flow inferred from the phylogenies of alleles. *Genetics*, 123(3), 603–613. <https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.603>
- Swofford, L., y Bell, C. (2017). PAUP\* (\* Phylogenetic Analysis Using PAUP). [Software]. <https://paup.phylosolutions.com/>
- Thiele K. (1993). The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* 9(3): 275–304. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00226.x>
- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R., Reyes, F., y Hošek, J. (eds.) (2023, mayo). *The Reptile Database*. The Reptile Database. Recuperado 10 de agosto de 2023, de <http://www.reptile-database.org/>
- Wiens, J. J. (1999). Polymorphism in Systematics and Comparative Biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30(1999), 327–362.
- Wiens, J.J., y Penkrot, T. A. (2002). Delimiting Species Using DNA and Morphological Variation and Discordant Species Limits in Spiny Lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology*, 51(1):69–91. <https://doi.org/10.1080/106351502753475880>

- Wiens, J. J. (2007). Species Delimitation: New Approaches for Discovering Diversity. *Systematic Biology*, 56(6), 875-878. <https://doi.org/10.1080/10635150701748506>
- Zhang C., Zhang D. X., Zhu T., y Yang Z. (2011). Evaluation of a Bayesian coalescent method of species delimitation. *Systematic biology*, 60(6), 747- 761. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr071>

## APÉNDICE 1. Material examinado

**Salvadora bairdi**: MEXICO: CHIHUAHUA: Masaribo, El Rancho: MZFC 26508; CIUDAD DE MEXICO: Coyoacán: MZFC 48; Pedregal de San Angel, Alvaro Obregón: MZFC 2304; Sierra del Ajusco, Tlalpan : MZFC 631; Sierra de Santa Catarina: MZFC 27330, MZFC 27331; Tecamac: MZFC 49; GUANAJUATO: 3 km al sur de El Tejamanil : MZFC 11654; Guanajuato City: CAS 4413; GUERRERO: Taxco De Alarcon: MZFC 1914, MZFC 3820, MZFC 3821; HIDALGO: 2 km E El Aserradero : MZFC 21091; Cerro Maravillas : MZFC 32359; E de Piedras Negras, orilla N de Tepeapulco: MZFC 26375; El Borbollón: MZFC 32319; Huapalcalco: MZFC 17728; Huichapan: AMNH 88826; Las Palmas: MZFC 32355; Nopala de Villagrán: MZFC 32366; San Juan del Río -Morelia: MZFC 32233; San Sebastián de Juarez: MZFC 32343; Tulancingo: MMC R16522; JALISCO: Chamela: MZFC 324; La Mesa Maria Leon: KU 102972; Magdalena: FMNH 114529; Mazamitla: KU 29510; San Clemente: TCWC 54524; Sayula: MMC R16525; SIERRA DE CUALE: KU 76632; SIERRA SAN JUAN, Cosalá-tlajomulco de zúñiga: CHUM 1898; Tapala 1.5 mi NW , ca. 40.0 mi NW Ciudad Guzman: UTA 4380; Tapala, 2.4 km NW: UTA 4382; MICHOACAN : Carapan, 4 mi S: UTA 4563; Coatepec de Morelos: MZFC 3274; Cojumatlan: FMNH 114531; Entre Zitacuaro y Rio Tuxpan: FMNH 114533; Jiquilpan 12 mi W: UTA 6046; Morelia: CHUM 639, CHUM 848, CHUM1508; Patzcuaro: MZFC 47; Puerto del Ovispo, Tuxpan: CHUM F358; Puruarán-Los Hacheros: CHUM F303; San Jose del Cerrito, Morelia: CHUM 134; San juanito Itzicuaro, Morelia: CHUM 677; Tacicuaro: FMNH 114535, FMNH 114538, FMNH 37051; Tres Marias: CHUM 715; Tuzantla, Zitacuaro 45.8 mi W on Hwy 15 Michoacan: CM 67072; Uruapan: FMNH 114527; ZACAPU: CHUM 753; Zinapécuaro: CHUM 1010; MORELOS: 3 km SE Huitzilac: MZFC 26341; PUEBLA: Cacaloapan: FMNH 114530; Cacaloapan 1.01 mi W: UTA R 4903; Calpan: MZFC 326; Cholula: AMNH 19629; Cholula: AMNH 19629; Puebla: MZFC 50; San Pedro los Héroes Puebla 1 era sección: MFMB 01; San Luis Tehuiloyocan: MFMB 02; Tlacotepec 7 mi SE: UMMZ 126543; QUERÉTARO: Amealco: TCWC 53064; El Madrono, Landa De Matamoros: MZFC 7529; SINALOA: Choix: KU 68753; Sierra Surutato: CAS 159227; Plomosas 1.0 mi E: KU 5966; Santa Lucia Via Hwy: KU 78917, KU 78918; Villa Unión: AMNH 103126; SONORA: Alamos: MZFC 22900, AMNH 102194; VERACRUZ: Aquila: MZFC 27676; Acultzingo: UIMNH 18744, FMNH 114526, UMMZ 88707; Cumbres: MMC R 16516; Km 155 Carretera: MZFC 7114; 500 m al sur del Puerto de la Zarzamora: MZFC 12112; 3 km oeste Puerto La Zarzamora: MZFC 12368; Paso De Tehuantepec San Andres Tuxtla; SMITH1941 *Salvadora bairdi* ZACATECAS: La Ciénega: MZFC 24866; 2 km E La Ciénega: MZFC 24851.

**Salvadora deserticola**: MEXICO: CHIHUAHUA: 14 miles N of Colonia Dublan: BYU 13978; 2 miles N of Colonia Juarez: BYU 13351; 5 mi N Cerro Campana: MVZ 71001; Ahumada: CM 60072, CM 60073; Belleza: AMNH 68954; Camargo: UTEP 1318; Chihuahua: AMNH 68436; El Sueco: CAS 169814; Gallegos 24 mi ( By road) S: UTEP 7782; Rio Santa Clara: MVZ 75877; Villa Ahumada: UTEP 7781; SINALOA: Culiacan: MVZ 70273; El Coyote: MVZ 136784; Los Mochis: MMC R 16349; Mazatlán: MVZ 059287; Rosario: KU 73626; Vaca: KU 83411; SONORA: Alamos: AMNH 64151, AMNH 64152; Guaymas: AMNH 75894, MVZ 56520, MVZ 72427; Guirocoba: AMNH 63725; Vicinity of Navojoa: BYU 41125; Nuevo Casa Grandes: UIMNH 46017; **UNITED STATES**: NEW MEXICO: Doña Ana: UTEP 16021; TEXAS: Chisos Mountains 5 mi E Government Spring: FMNH 26615.

***Salvadora grahamiae***: MEXICO: CHIHUAHUA: Arroyo El Mesteño: MVZ 71002, MVZ 73015; Cañón del arroyo Del Alamo: MVZ 68872; Sierra del Nido Arroyo Mesteño: UTA R17802; SONORA: Canyon N of Cano Diablo, Sierra San Luis: UTA R 17803; **UNITED STATES**: ARIZONA: Cave Creek Canyon: AMNH 107359; Graham: AMNH 126739; Painted Canyon Chiricahua: AMNH 75120; Pinal Co: ANSP 28079; NEW MEXICO: Bernalillo: UNM 43356; Catron Co: UTEP 2535; Chaves: UNM 72019; Cibola: UNM 61195; Doña Ana: LACM 2679; Eddy: UNM 48567; Grant: UTA R54090; Grant Co: UTEP 2034; Harding: UNM 61480; Lincoln: UNM 151; Otero Country: UTEP 6270, MVZ 139385; Rio Arriba: UNM 30876; San Miguel: UNM 4147; Sandoval: UNM 48784; Santa Fe: UNM 61455; Sierra: UTEP 18940; Torrance: UNM 60991; TEXAS: Brewster: ROM 9958, UTA 10288; Culberson: UTEP 12337; Gillespie: TCW 64017; Hudspeth: UTEP 33524; Hueco Gas Road, El paso Country: UTEP 968; Jeff Davis Co Davis Mountans, Mt Locke: FMNH 29497; Pecos: TCW 66893; Presidio: TCW 52084; Tal Verde: TCW 38886; Terrell: UTEP 9052.

***Salvadora lineata***: MEXICO: CHIHUAHUA: Santa Bárbara: AMNH 68199; COAHUILA: 8 mi S Fuentes on road 10 May 1938: FMNH 28793; General Cepeda: KU 35058; Jaral: FMNH 1539; La Gacha: KU 33585; Pico de Jimuelo: KU35059; Saltillo: MMC R 16348; DURANGO: El Salto: AMNH 68362; Llano Grande: KU 182703; Rodio: AMNH 85260; Villa de Madera: KU 37790; HIDALGO: 5 mi S Jacala: TCW 4121; E Pachuca on Hwy 105, 2.4 mi (winding Rd.) from Rd. N to El Chico Nat. Pk.: LACM 68954; San Miguel: MCZ 11433; MICHOACÁN: Morelia: AMNH 62276; NUEVO LEÓN: Galeana: AMNH 85259; Real: UF 7617; QUERÉTARO: Pena Blanca: TCW 54836; Pinal Amoles: UTA R 16138; San Joaquín: TCW 41019, TCW 41018; TAMAULIPAS: Nuevo Laredo: AMNH 69944; Rancho Carricitos: TCW 49937; ZACATECAS: Juan Aldama: UTEP 7789; Morelos: AMNH 118018; Saltillo ( Coahuila) 51 mi S Hwy 54: CM 60076; **UNITED STATES**: TEXAS: Aransa Rockport: KU 61119; Atascosa: SDSNH 30736; Austin: LACM 67030; Bastrop: TCW 14066; Beeville: MVZ 52384, UTA R59352; Bell: TCW 27455; Bexar: ROM 4191; Brady: AMNH 64405; Burleson: TCW 52080; Caldwell: TCW 20274; Cameron: UTA 54066; Corpus: FMNH 45789; Coryell: FMNH 37211; Crockett: UTEP 15636; Edwards: KU 83167; Frio: TCW 64017; Gillespie: KU 63887; Hamilton: KU 221254; Hays: TCW 18309; Hidalgo: TCW 33951; Hood: UNM 33524; Kendall: TCW 42873; Kenedy: AMNH 160238; Kleberg Kingsville: FMNH 28605; Loyosa: ROM 4196; Schleicher: KU 83166; Somervell: TCW 57008; Starr: KU 145920, UTEP 13896; Terrell: TCW 623; Travis: UTEP 18346; Weatherford Parker: MVZ 12706.

***Salvadora hexalepis***: MEXICO: BAJA CALIFORNIA: Bahía de los Ángeles: MVZ 161558; Bahía de los Ángeles Beach Flats: MVZ 161434; Catarina: MVZ 45397; Ensenada: CM 6123; La Paz: LACM 51850; Rosarito: MVZ 161435; San Luis: CAS 84140; San Matías: FMNH 1164; Sierra San Pedro: MVZ 140866; Tijuana: SDSNH 29111; BAJA CALIFORNIA NORTE: 31 mi Se Rancho Santa Ynez NR Santa María Mission: CAS 135199; 36 mi Sur Tijuana: CAS 16298; Arroyo San Telmo: CAS 182411; Bahía de los Ángeles: ROM 13548; El Rosario: ROM 13519, SDSNH 45955; Ensenada: SDSNH 18938; Mina Onix San Quintín: SDSNH 1068; Punta Cabras: SDSNH 19694; Punta de San Quitin: CAS 182410; Rancho San José Tecate: SDSNH 58575; Rosario: SDSNH 42805; San Antonio: SDSNH 8855; San Jose: SDSNH 5131; San Quitin: SDSNH 32622; Santa Catarina: SDSNH 18166; Santo Tomas: SDSNH 16713, SDSNH 42946, SDSNH 52921; Sierra San Pedro: CAS 1723; BAJA CALIFORNIA SUR: 17 M W Santa Rosalía: LACM 103090; 29 Mi SW Santiago City Hall on Mexico Hwy 1: LACM 21537; Bahía Asunción: FMNH 130668; Espíritu Santo: CAS 146563; La Paz: AMNH 87610, MCZ 37228; Loreto: SDSNH 30387; Mulege: KU 185655; Rancho El Rodeo: CAS 147705; San Antonio: KU 78919; San Ignacio: KU 185656, ROM 13663, SDSNH 3827; San Isidro: SDSNH 6232; San José del Cabo: CAS 182413; San Pedro La Presa: CAS 147726; Todos Santos: KU 185654, CAS 45957; GOLFO DE CALIFORNIA: Isla San Jose: CAS 14016; Isla Tiburón: CAS 53246; SONORA: Desemboque: AMNH 74723; Isla Tiburón: SDSNH 52913; **UNITED STATES**: ARIZONA: Coconino: SDSNH 34439; Coconino Country: MVZ 193329; La Paz 4 mi S Quartzite: MVZ 71995; Maricopa: SDSNH 39081, LACM 115913; Mohave: LACM 126009, MVZ 180263; No Determinado: ROM 23325, UTA R 50703, UTA R 51340, UTA R 51341, UTA R 44903; Pima: ROM 23351; Yuma: SDSNH 13734, MVZ 59288, Yuna: CAS 33810; CALIFORNIA: Bernardino Country: MVZ 64120;

Dixon Johnson Inyo: MVZ 6689; Inyo: LACM 103009; Kem Country: MVZ 175842; La Arroyo Seco Canyon: MVZ 794; Riverside: LACM 21523; Riverside Pinto Basin: MVZ 43028; San Bernardino: ROM 19755; San Diego: MVZ 27018; San Diego Tecate: SDSNH 23483; NEVADA: Clark: CM 66186; Clark Country: MVZ 52444; Esmeralda Country: MVZ 182612, MVZ 228582; Lincoln Pahrnagat Valley: MVZ 111401; Lyon Country: MVZ 42088; Mineral Country, Walter Lake: MVZ 20396; Nevada: UTA R 45163, UTA R50716; Rock Valley: MVZ 97087.

***Salvadora intermedia***: MÉXICO: GUERRERO: 2.5 mi S Almolonga: TCW 11597; Chilpancingo: FMNH 103531, FMNH 38305, FMNH 3807, MCZ 3363, MCZ 33642, FMNH 109866; Chilpancingo de los Bravos: MZFC 23201, MZFC 02878, MVZ 45190, MVZ 45191; Mazatlan Cuahutemoc Chilpancingo: KU 61121; Omiltemi Chilpancingo de los Bravos: MZFC 02876; OAXACA: 3.8 mi ( By Mex HWY 190) Puebla Oaxaca Border: BYW 41315; Cerro San Felipe: UCM 44519, UIMNH 56849, UIMNH 62412; Chicahuaxtla: MZFC 04059; El Moral: AMNH 94693; El Tejocote: MZFC 07483, MZFC 21280, MZFC 08577; La Carbonera: AMNH 97843; San Juan Bautista: MZFC 08578; Santa Maria Yavesia: MZFC 23865, MZFC 23857, MZFC 23871; Santiago Comaltepec: MZFC 06523; Santiago Tamazola: MZFC 18272; El Tejocote Estación de Microondas, km 141: MZFC 06011; Tejocotes: AMNH 106969, UTA(CV) 6621, UTA R 25837; PUEBLA: NO DETERMINADO : UTA R52602; Tepanco de López: MZFC 25258, MZFC 14384; Zapotitlán: MZFC 00819.

***Salvadora lemniscata***: MÉXICO: CHIAPAS: 11.8 mi SW Las Cruces: LACM 59035; 2.5mi SE Arriaga: LACM 38202, Amiaga: TCWC 21545; Cintalapa: CAS 163495, TCWC 21544; Escuintla: FMNH 102681; N side of Tuxtla Gutierrez: UF 117789; Trinitana: TCWC 21910; Tuxtla Gutierrez: UMMZ 12153, UMMZ 121532; GUERRERO: Acapulco: AMNH 19627; OAXACA: Huatulco: AMNH 61755; NW Ciudad de Oaxaca: TCWC 56841; NW Totoloapan: UCM 49244; Tehuantepec: AMNH 65142; NW Zanatepec: UCM 41196; Pozo Rio: AMNH 66806; Puente de Vaca: KU 95783; Quiengola: AMNH 66814; Rincon Barba: UIMNH 18731; UIMNH 18732; San Jose Lachanguini Miahuatlan: UCM 41195; Tapanatepec, 20 mi W on Mex Hwy 190: LACM 103698; Tehuantepec: AMNH 64588; Ventosa: CAS 114078,

***Salvadora mexicana***: MEXICO: COLIMA: Colima: AMNH 126418; Manzanillo: CAS 132121; Paso del Rio: AMNH 12782; GUERRERO: 1 mi SW Tierra Colorada: TCWC 7491; 2 mi S of Mexcala 1500 ft: UMMZ 114428; Acahuizotla: TCWC 11596, TCWC 11633; Acapulco: SDSNH 36280, SDSNH 36288; Agua de Obispo: KU 87465; Chilpancingo: UMMZ 84762, AMNH 72509, FMNH 38295; Chilpancingo de los Bravos: MVZ 45034; Mexcala: TCWC 11627, TCWC 11628 Omilteme: MCZ 42664; Petacalco: TCWC 55530; Tierra Colorada: KU 67715; JALISCO: Melanque: KU 95784; Puerto Vallarta: UIMNH 41441, CAS 132119; Union de Tula 5 mi SW: KU 67716; MICHOACAN: 12 mi SW of La Placita sea level: UMMZ 101474; Apatzingan: FMNH 39021, FMNH 39023; Capirio 600 ft: UMMZ 119449; El Sabino: FMNH 102864; El Sabino Uruapan: FMNH 102858; La Puerta de la Playa: UMMZ 105157; Santa Ana 2000 ft: UMMZ 119448; Trail El Tequiz to Ojos de Agua de San Telmo 10 mi S of Coahuayana 100 ft: UMMZ 101473; MORELOS: 12 Km NW Axochiapan: TCWC 7318, TCWC 7320; 2 Km S Jonacatepec: TCWC 7319; Laguna El Rodeo: TCWC 4120; Tequesquitengo: AMNH 65718; NAYARIT: San Blas: UIMNH 84203, UIMNH 84204, UIMNH 84202; PUEBLA: Acatlan: MVZ 164372; Matamoros: KU 39560, KU 050674; Tehuiztingo: AMNH 93347.

***Salvadora gymnorachis*** near to Santa Catarina Quieri, Distrito de Yautepec; UIMNH 56849; San Pablo Mitla, distrito Tlacolula; AMNH 82992; San pedro y San Pablo Ayutla, Distrito Mixe: MZFC 28775; 2 km west of san orenzo Albarradas, distrito Tlacolula: AMNH 100910; 8.3 km north of Mitla, Distrito Tlacolula: AMNH 91090; 12 km via road suthwest of Ayutla Distrito Mixe: AMNH 100909.