

Informe final* del Proyecto H245
Sistemática y biogeografía del género *Xenosaurus* (Squamata: xenosauridae)

Responsable: Dr. Adrián Nieto Montes de Oca
Institución: Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología
Museo de Zoología "Alfonso L Herrera"
Dirección: Av Universidad # 3000, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México, DF,
04510 , México
Correo electrónico: anmo@hp.fciencias.unam.mx
Teléfono/Fax: Tel: 5622 4825, 5622 4832 Fax: 5622 4828
Fecha de inicio: Agosto 30, 1996
Fecha de término: Agosto 14, 1998
Principales resultados: Base de datos, Informe final
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Nieto Montes de Oca, A. 1999. Sistemática y biogeografía del género *Xenosaurus* (Squamata: xenosauridae). Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. H245.** México, D.F.

Resumen:

Actualmente se reconocen cinco especies en el género *Xenosaurus*: *X. plas*, *X. newmanorum*, *X. rectocollaris* y *X. grandis*. Asimismo, se reconocen cinco subespecies en esta última especie: *X. grandis grandis*, *X. grandis sanmartinensis*, *X. grandis agrenon*, *X. grandis arboreus* y *X. granis rackhami*. Todas estas formas ocurren en México, aunque la localidad tipo de *X. grandis rackhami* se encuentran en Guatemala. La última revisión taxonómica del género *Xenosaurus* fue realizada hace 3 años por King y Thompson. Ahora se ha hecho evidente que varias de las subespecies de *X. grandis* merecen status de especie más que de subespecie. Asimismo, se han identificado recientemente varias poblaciones en México que representan especies no descritas en este género. Por último, no existe ninguna filogenia propuesta para el mismo. En este proyecto se realiza una revisión taxonómica y un análisis filogenético del género *Xenosaurus*. Para ello, se han colectado ejemplares y tejidos de la mayoría de las formas descritas (así como varias por describir) durante los últimos años. Se está realizando un análisis de caracteres de la morfología externa y se ha realizado ya un análisis de caracteres moleculares (electroforesis de aloenzimas). Asimismo, se está realizando la secuenciación del gen ND4 para incrementar el número de caracteres empleados en el análisis. De esta manera, se espera producir la descripción de varias especies nuevas de *Xenosaurus* (tentativamente cinco), una revisión taxonómica del género que reevalúe el status de las subespecies de *X. grandis*, una propuesta de filogenia del género basada en varios tipos de caracteres y una base de datos de todos los registros de *Xenosaurus* tanto en colecciones nacionales como en el extranjero (incluyendo ejemplares recolectados en este proyecto).

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

SISTEMATICA Y BIOGEOGRAFIA DEL GÉNERO XENOSAURUS
(SQUAMATA: XENOSAURIDAE)

INFORME FINAL

INTRODUCCION

La familia de lagartijas Xenosauridae comprende sólo dos géneros actualmente: Shinisaurus, de los bosques húmedos de China, y Xenosaurus, endémico a México excepto por una población en Guatemala.

Hasta finales de la década de los 40's, sólo tres especies de Xenosaurus habían sido descritas: X. grandis (Gray), X. rackhami Stuart, y X. newmanorum Taylor, de las regiones de Córdoba, Veracruz, Alta Verapaz, Guatemala, y Xilitla, San Luis Potosí, respectivamente.

En la década de los 60's, Werler y Shannon (1961) describieron una nueva subespecie de Xenosaurus rackhami del Volcán San Martín en la Sierra de Los Tuxtlas. De esta manera, X. rackhami pasó a incluir a la subespecie nominal (X. rackhami rackhami.) en Guatemala y a X. rackhami sanmartinensis en la Sierra de Los Tuxtlas.

Lynch y Smith (1965) consideraron, con base en sólo dos ejemplares de rackhami, 32 de grandis, y ninguno de sanmartinensis ni de newmanorum, que los tres primeros taxa eran conespecíficos. Ya que grandis era el más antiguo de los tres, dichos taxa pasaron a ser subespecies de X. grandis. Además, Lynch y Smith (1965) describieron una nueva especie, X. arboreus, de la Sierra Madre en el extremo oriental de Oaxaca, al norte de Zanatepec. De esta manera, estos autores reconocieron tres especies en el género: X. newmanorum, X. arboreus, y X. grandis; ésta última con tres subespecies: X. g. grandis, X. g. rackhami, y X. g. sanmartinensis.

La mayor parte de estas formas (i.e., especies y subespecies) fueron descritas en trabajos breves y aislados. En estos trabajos, no se realizaron comparaciones detalladas con

formas previamente descritas, debido principalmente al pequeño número de ejemplares en museos y colecciones disponibles en el momento (King y Thompson, 1968).

Como consecuencia de lo anterior, la variación morfológica intraespecífica y las relaciones entre las especies del género permanecieron pobremente entendidas, hasta que se acumularon ejemplares suficientes en las colecciones científicas que permitieron la realización de una revisión taxonómica del género por King y Thompson (1968).

En dicha revisión, King y Thompson (1968) describieron dos formas más de Xenosaurus: X. platyceps de Tamaulipas (de la región entre Ciudad Victoria y Jaumave) y X. grandis agrenon, de la Sierra Madre del Sur en Oaxaca. Además, consideraron a X. arboreus como una subespecie más de X. grandis. De esta forma, King y Thompson reconocieron tres especies en el género: X. newmanorum, X. platyceps, y X. grandis; la última con cinco subespecies: X. g. grandis, X. g. rackhami, X. S. sanmartinensis, X. g. arboreus, X. g. agrenon.

El único trabajo taxonómico posterior a la revisión de King y Thompson (1968) es la descripción de X. rectocollaris (Smith y Iverson, 1993) de la región de Chapulco en el sureste de Puebla. En este trabajo, Smith y Iverson consideraron que las poblaciones de Xenosaurus en las Sierras de Juárez y Mixe en Oaxaca representaban intergrados entre X. grandis y X. rackhami, y también sugirieron que otra población de Xenosaurus en Acaltepec, Oaxaca, representaba una nueva especie, pero no la describieron formalmente.

Numerosos ejemplares colectados por herpetólogos asociados al Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM (MZFC), así como material depositado en otras colecciones nacionales, han hecho evidente la existencia de varias especies aún no descritas de Xenosaurus en varios estados de la República, incluyendo Querétaro, Hidalgo, Guerrero y Oaxaca.

Por otra parte, la aparición de nuevos conceptos de especie en la teoría sistemática (Wiley, 1981; Donoghue, 1985; Ereschefsky, 1989; Ridley, 1989, entre otros), y en general una tendencia marcada al rechazo del uso de la categoría de subespecie (Frost y Hillis, 1989), han hecho necesario el reevaluar el estado taxonómico de los taxa reconocidos a nivel de subespecie (más de la mitad del total) en el género Xenosaurus. De manera

preliminar, tanto la morfología externa como la distribución geográfica de estas taxa hacen suponer que al menos algunos de ellos merecen reconocimiento a nivel de especie.

Así pues, tanto el estatus taxonómico incierto de las subespecies de X. grandis como la existencia de varias presuntas nuevas especies en el género hacen necesaria una revisión taxonómica del mismo. Por otra parte, las relaciones filogenéticas entre las especies y formas actualmente reconocidas en el género son desconocidas, y ni siquiera se han propuesto hipótesis a nivel narrativo al respecto.

Por todo lo anterior, se ha hecho evidente la necesidad de revisar la taxonomía del género Xenosaurus, además de investigar su filogenia e historia biogeográfica.

Esta tarea puede calificarse de urgente. El género Xenosaurus presenta una distribución fragmentada habitando diversos tipos de bosques tropicales (perennifolios, subperennifolios, subcaducifolios), bosque mesófilo de montaña, chaparrales de encinos y matorrales xerófilos. Observaciones de campo realizadas durante los últimos cuatro años en la mayor parte de la distribución del género han hecho evidente que serias alteraciones en el hábitat y consecuentemente microhábitat de estos organismos ejercen una fuerte presión sobre sus poblaciones. Considerando esta reducción y modificación del hábitat natural por actividades antropogénicas, se hacen necesarias acciones concretas para la conservación de estas lagartijas a partir de *evaluaciones* de sus distintas poblaciones (Schmidt et al., 1994).

Es importante señalar que una de las particularidades de la herpetofauna mexicana especialmente valiosa dentro de los ámbitos de la biogeografía y la conservación, es que contiene una gran riqueza de endemismos, que son uno de los principales criterios biológicos empleados en la detección de áreas con valor de conservación y son además de gran utilidad para develar patrones biogeográficos y postular relaciones entre áreas (Myers y Giller, 1988; Espinosa y Llorente, 1993).

OBJETIVOS

Realizar una revisión taxonómica del género Xenosaurus. 2.
Elaborar una clave para las especies del género. Obtener una filogenia del género.

4. Proponer una hipótesis de la historia biogeográfica del género basada en la filogenia del punto anterior.
5. Realizar observaciones sobre el estado de conservación que guardan las poblaciones de los diferentes Laxa del género.

MÉTODOS

1. Trabajo de campo.

Se realizaron varios viajes de campo con el fin de recolectar muestras de todas las especies reconocidas de Xenosaurus (así como de otras poblaciones, de estado taxonómico incierto) para las cuales: (a) no existían muestras adecuadas en *colecciones* científicas (especialmente en el MZFC) y (b) no existían tejidos para análisis moleculares.

Los ejemplares recolectados fueron sacrificados con anestésico y fijados en formol buffer al 10%. Posteriormente, *los ejemplares se* transportaron al laboratorio para su preservación final en alcohol al 70% y su catalogación en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM (MZFC).

Al momento de su colecta, se tomaron todos los datos pertinentes de cada ejemplar (especie, localidad, fecha, hábitat, microhábitat, etc.) Asimismo, inmediatamente después de su sacrificio, se obtuvieron muestras de tejidos frescos de varios ejemplares de cada población, incluyendo hígado, estómago y músculo esquelético. Estos tejidos se almacenaron en nitrógeno líquido en el campo y se transfirieron a un ultracongelador en el laboratorio, donde se mantuvieron hasta su análisis en el laboratorio. Se consideró que un número adecuado de muestras de tejido por población fue de 3-6 y de 1 para análisis de aloenzimas y DNAm, respectivamente.

2. Análisis de caracteres morfológicos.

Ejemplares examinados.-Además de los ejemplares recolectados por nosotros, se examinaron ejemplares depositados en otras colecciones científicas. No se examinó todo el material existente de cada taxón (cientos de ejemplares en algunos casos), sino muestras suficientemente grandes de cada taxón reconocido y de las poblaciones que se sospechaba

representaban especies por describir, hasta tener confiabilidad en la determinación de los caracteres usados en el análisis. Para algunas poblaciones, el número de ejemplares disponibles fue pequeño (v. gr., de X. arboreus, de las poblaciones del Cerro Pico del Águila en Guerrero, Huehuetla, Puebla, y Guatemala). En estos casos, se trató de examinar todos los ejemplares posibles. Los ejemplares examinados fueron principalmente los depositados en las siguientes colecciones: Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC); Instituto de Biología, UNAM (IBH); University of Colorado Museum (UCM); University of Illinois Museum of Natural History (UIMNH); University of Texas at Arlington (UTA), y Estación de Biología "Los Tuxtlas," Instituto de Biología, UNAM (IBH-LT).

Caracteres examinados.----Se revisaron diversos caracteres morfológicos (merísticos, morfométricos, y del patrón de coloración), incluyendo tanto caracteres usados tradicionalmente (King y Thompson, 1968) como otros novedosos observados por mis colaboradores y yo. Estos caracteres se enlistan en el Apéndice 1. Las observaciones y recuentos de escamas se realizaron con ayuda de un microscopio estereoscópico, y las medidas se tomaron con un vernier con una precisión de 0.1 mm. Con base en este análisis, se definieron las entidades a incluir en el análisis filogenético.

3. Análisis de caracteres moleculares.

3.1. Electroforesis de aloenzimas.

El análisis de aloenzimas se efectuó en geles de almidón siguiendo los métodos generales estándar descritos en Hillis et al. (1996). Se incluyeron 14 poblaciones diferentes de Xenosaurus y tres grupos externos: Shinisaurus (familia Xenosauridae), Barisia (familia Anguidae) y Eumeces (familia Scincidae). Las poblaciones de Xenosaurus incluidas fueron las siguientes:

1 Oax 1: X "*Juárez*" Noreste de Oaxaca (Sierra de Huautla): San Martín Caballero,
Puente de Fierro y La Joya

2 X "*Querétaro*"

3 X "*Hualalgo*"

4 Oax 2: *X rackhami*. Los Chimalapas: Chalchijapa 5
Oax 3: *X "Acaltepec"* Cerro Acaltepec. 6 *X. agrenon*.
Guerrero.

7 *X newmanorum*. San Luis Potosí. 8 *X*,
agrenon. Oaxaca. 9 *X*, *rackhami*. Chiapas.
10 *X. rectocollaris*. Puebla: Chapulco. 11
X. platyceps. Tamaulipas. 12 *X. grandis*.
Veracruz. 13 *X. sp.* Puebla: Huehuetla.
14 *X. rackhami*. Guatemala.

Dado que en el momento no se contaba con el equipo necesario para realizar estos análisis en el MZFC, fueron realizados en el laboratorio del Dr. Jack W, Sites de la Brigham Young University en Provo, Utah, Estados Unidos. Los análisis fueron realizados por el Dr. Oscar Flores Villela (colaborador del proyecto) y la M. en C. Irene Goyenechea Mayer. Los resultados se analizaron con los programas de computadora FREQPARS (Mabee y Humphries, 1993) y PAUP (Swofford, 1993).

Se ensayaron numerosas enzimas a partir de tejidos de hígado, músculo, e intestino, y se encontró un total de 23 enzimas informativas, que se enlistan a continuación junto con el sistema buffer empleado con cada una de ellas:

1. Pep A, Tris Borate
2. Pep B. Tris Borate
- 3..Pep C. Tris Citrate II
4. Pep D. Tris Borate EDTA II 5.
- Pep F. Tris Borate EDTA II 6.
- CK. Borate
7. ICDH. Tris Citrate 11 8.
- GPI. Tris Citrate 11

- 9. G3PDH. Tris Citrate II
- 10. SOD, Tris Citrate EDTA I
- 11. GCDH. Tris Citrate II
- 12. Ldh 1, Tris Borate EDTA
- II 13. Ldh 2. Tris Citrate II 14,
- AATI. Tris Citrate II 15.
- AAT2. Tris Citrate 11 16, MPI.
- Tris Citrate II
- 17. MDH1. Tris Citrate EDTA I
- 18. MDH2. Tris Citrate EDTA I
- 19. PNP. Tris Borate EDTA II
- 20. A MAN. Tris Borate EDTA II
- 21. PGM. Tris Citrate II 22.
- ACOH1, Tris Citrate II 23.
- ACOH2. Tris Citrate II

3.2. ADN mitocondrial.

Selección del marcador genético.-Dado que se ha encontrado que el gen ND4 es altamente variable e informativo en estudios filogenéticos a nivel de especies y taxa estrechamente relacionados en varias familias de lagartijas como Phrynosomatidae (J. Wiens y T. Reeder, com. pers., O. Flores-Villela, manuscrito) y Gymnophthalmidae (D. Kizirian, com. pers.), entre otras, se decidió secuenciar parcialmente este gen para investigar la filogenia del género Xenosaurus. Los grupos externos empleados fueron el género Gerrhonotus (familia Anguillidae), el género Shinisaurus, supuesto grupo hermano de Xenosaunis (Estes et al., 1988), y el género Sceloporus (familia Phrynosomatidae). El procedimiento consistió de los siguientes pasos:

I. Extracción del ADN.-Las muestras de tejido almacenadas en el ultracongelador fueron congeladas con nitrógeno líquido y maceradas en un mortero esterilizado. En seguida se usó el kit de fabricación comercial de la marca Qiagen Inc. (Qiagen Blood and Cell

Culture DNA Mini Kit, Cat. No, 13323) para la extracción de ADN en solución acuosa. El procedimiento a seguir es detallado en el protocolo que acompaña al kit. En otros casos, la extracción se realizó con el protocolo de fenolcloroformo detallado en Hillis et al. (1996).

2. Amplificación del ADN.-Para amplificar (I-e., producir múltiples copias) de la región de ADN mitocondrial a secuenciar, se usó el método de la reacción de la ADN-polimerasa (Polymerase Chain Reaction o PCR) descrito en detalle en Hillis et al, (1996). En esta técnica, el ADN extraído se pone en una solución acuosa ajustada al pH adecuado con una mezcla de dioxinucleótidos libres (adenina, citosina, guanina, y timina o A, C, G, y T), cada uno de los oligonucleótidos ("primers") que señalarán el inicio y el final del fragmento de ADN a amplificar, y la enzima ADN-polimerasa. La mezcla se pone en una máquina termocicladora, que la calienta y enfría en numerosos ciclos consecutivos.

En la termocicladora, la mezcla se calienta primero a altas temperaturas, con lo cual el ADN se desnaturaliza. Al enfriarse la mezcla, los oligonucleótidos se unen a la región complementaria de las hebras sencillas del ADN desnaturalizado y la enzima ADN-polimerasa usa la porción del ADN entre dichos oligonucleótidos como plantilla para añadir los nucleótidos complementarios a la misma. Este proceso se repite muchas veces (entre 30 y 40). El resultado es la producción de múltiples copias del fragmento deseado de ADN mitocondrial. En este caso, se usaron los "primers" ND4 y Leu (Arévalo et al., 199x) para amplificar el gen ND4, principalmente,

3. Purificación del ADN.-El producto de la PCR se corre en un gel de purificación (TAE al 1%). Con la ayuda de una lámpara de luz ultravioleta, se identifica en el gel la banda de ADN correspondiente al fragmento del peso molecular deseado. La zona del gel con la banda de ADN deseada se corta con una navaja de rasurar y así se separa de otros fragmentos de ADN no deseados.

Posteriormente, el ADN se separa de los restos del gel con la ayuda de un kit de purificación comercial de la marca Promega (Wizard PCR Preps. DNA purification system, Cat, No. A7170).

4. Reacción de secuenciación.-Para poder *leer la* secuencia del ADN aislado y purificado se usó la secuenciación cíclica basada en el método de terminación de cadena por dideoxinucleótidos de Sanger y colaboradores (Sanger et al., 1977), el cual usa la

interrupción controlada de la replicación enzimática del ADN (mediante dideoxinucleótidos análogos en la extensión del ADN dirigida por primers) para producir fragmentos discretos de ADN. Se usó la enzima "Thermosequenase" producida comercialmente por la marca Amersham Life Science, Inc. (Thermo Sequenase cycle sequencing kit, Product number US 78500, 1995), Posteriormente, el producto de la reacción *de* secuenciación se corrió en geles de secuenciación (acrilamida al 6%), y se tomaron placas fotográficas del gel para leer las secuencias. El método de secuenciación cíclica basado en el método de Sanger se describe en detalle en Hillis et al. (1996).

4. Análisis *de resultados*

Con los datos obtenidos de la morfología externa, aloenzimas, y ADN mitocondrial se realizó un análisis filogenético usando los métodos cladistas estándar (Hennig, 1966; Wiley, 1981). La metodología a seguir para formular hipótesis filogenéticas fue el análisis de parsimonia (Kluge, 1984; Farris y Kluge, 1985, 1986; Churchill et al., 1985). La comparación de grupos externos es el método más general para polarizar hipótesis *de* transformación de caracteres (Kluge, 1984, 1985; Brooks y Wiley, 1985). Para el análisis de los datos se usó el algoritmo de computadora PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony), versión 3.1 (Swofford, 1993). En el caso de las secuencias de ADN mitocondrial, las secuencias individuales se alinearon con ayuda del programa DNAMAN (DNAMAN for Windows, version 2.6; Lynnon BioSoft 1994--96) y también visualmente. Finalmente, se realizó un análisis biogeográfico con base en la filogenia obtenida, de acuerdo a la metodología cladista (Humphries y Parenti, 1988; Myers y Giller, 1988 y citas allí).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

I. Revisión taxonómica.

El análisis de caracteres morfológicos externos permitió encontrar caracteres únicos para cada uno de las formas actualmente reconocidas en el género Xenosaurus (autapomorfias), y definir así las unidades para el análisis filogenético.

De esta forma, se hizo evidente que todos los taxa actualmente reconocidos a nivel de especie son taxa válidos (Xenosaurus grandis, X. platyceps, X. newmanorum, y X. rectocollaris). Además, se confirmó que todas las formas propuestas como subespecies de X. grandis están diferenciadas morfológicamente, y que sus distribuciones geográficas son alopátricas.

De acuerdo con el concepto filogenético de especie (Frost y Hillis, 1990), estas formas son diagnosticables y además representan linajes aislados geográficamente, que se encuentran evolucionando independientemente unos de otros, y que por tanto poseen un destino histórico propio cada una. Por ello, deben reconocerse a nivel de especie, y no de subespecie.

Por consiguiente, en el género Xenosaurus deben reconocerse, además de las especies mencionadas arriba, X. sanmartinensis, X. rackhami, X. arboreus, y X. agrenon, con lo que el número de especies en el género se eleva a ocho.

Lo anterior fue confirmado por el análisis filogenético basado en caracteres moleculares (ver abajo). La especie politípica X. grandis, como ha sido reconocida desde la revisión de King y Thompson (1968), representa en realidad un taxón parafilético. Si bien X. platyceps y X. newmanorum forman un clado (junto con la población de Querétaro) separado de todas las demás formas del género, el clado que contiene a todas las "subespecies" de X. grandis contiene también a X. rectocollaris y, de hecho, X. agrenon está más relacionado con ésta, que con las demás formas incluidas en el taxón politípico X. grandis. Desafortunadamente, no se consiguió coleccionar tejidos de X. arboreus para incluir esta especie en el análisis filogenético, pero sus caracteres morfológicos la señalan también como una especie distinta de las demás del género.

Aunque sería todavía posible reconocer a un taxón politípico (X. grandis) compuesto por todas las poblaciones de Xenosaurus desde el centro de Veracruz hasta Guatemala, las diferencias entre estas poblaciones son obvias y suficientemente grandes y constantes como para reconocer varias especies (X. grandis, X. sanmartinensis y X. rackhami) y no una sola especie compuesta por varias subespecies.

Por otra parte, el análisis morfológico permitió el reconocimiento de varias especies nuevas en *el género*. Estas especies, en proceso de descripción, ocurren en (1) el Estado de

Querétaro; (2) el Estado de Hidalgo; (3) la Sierra de Juárez; (4) El Tejocote, en Oaxaca; y (5) Cerro Acaltepec, también en Oaxaca. Las características diagnósticas de estas especies incluyen las siguientes:

1. *X. "Querétaro."* Esta especie es más similar a *X. platyceps*, pero difiere de ésta (condición entre paréntesis) en poseer 3 supranasales, la más anterior alargada, en contacto con la postrostral lateral (2 supranasales); hilera sublabial extendida hasta el segundo o tercer escudo genial (hilera extendida hasta el primer escudo genial); y 2 hileras de gránulos circumorbitales (1 hilera).

2. *X. "Hidalgo."* Esta especie es más similar a *X. grandis*, pero difiere de ésta (condición entre paréntesis) en poseer un surco postorbital estrecho, formado por dos hileras de escamas (surco amplio, formado por 3 hileras de escamas), hilera sublabial completa, continua (usualmente restringida a pocas escamas aisladas); marcas postparietales extendidas posteriormente hasta el nivel de la inserción de las extremidades anteriores, bordeadas de negro anterior y posteriormente, con vértices truncos (marcas moderadamente definidas, interrumpidas en la línea media, extendidas posteriormente hasta aproximadamente la mitad del cuello).

X. "juárez" Esta especie es más similar a las especies de la vertiente del Atlántico (*grandis*, *sanmartinensis*, y *rackhami*) en poseer las siguientes características (condición en las otras especies entre paréntesis): 2 hileras de gránulos circumorbitales (1 hilera), tubérculos dorsales distribuidos más o menos uniformemente (tubérculos arreglados en hileras paravertebrales bien definidas, área entre las hileras cubierta por gránulos pequeños, planos, poco desarrollados); y marcas oscuras en la región parietal ausentes (marcas presentes).

4. *X. "Tejocote."* Esta especie ha sido considerada como conespecífica con *X. agrenon*, pero en realidad difiere de ésta especie (condición entre paréntesis) en poseer semicírculos supraorbitales en contacto (separados por una hilera de escamas); área supraocular negra (mismo color que el resto de la cabeza); primer escudo genial mayor que el segundo (primer escudo genial menor que el segundo), y bolsas gulares presentes (ausentes).

5 *X. "Acaltepec."* Especie más similar a *X. agrenon* pero distinta de ésta (condición entre paréntesis) por poseer una escama postrostral media (dos postrostrales medias), marcas infralabiales pálidas (marcas infralabiales pálidas ausentes); y vientre immaculado (vientre con manchas irregulares oscuras).

Con la adición de estas especies, el total de especies en el género se *eleva a 13*, en contraste con las 4 que se reconocen actualmente.

La filogenia obtenida (ver abajo) brinda evidencia adicional para el reconocimiento de estas nuevas especies. La especie nueva de Querétaro, por *ejemplo, es geográficamente más cercana a X. newmanorum*, por lo que podría pensarse que se trata de una variante geográfica de ésta última especie; sin embargo, en el cladograma la población de Querétaro resulta ser la población hermana de *X. platyceps*, de la cual está claramente diferenciada. De manera similar, la población de Hidalgo, geográficamente muy cercana a *X. grandis*, resulta estar muy lejana de esta especie en el cladograma.

Por otra parte, existen otras poblaciones que presentan cierta diferenciación morfológica con respecto a las demás poblaciones examinadas. Una de estas poblaciones es la población de Guerrero, que se distingue ligeramente de *X. agrenon* de Oaxaca en algunos caracteres. En este momento, se decidió considerarla como conespecífica con esta última; sin embargo, se requieren ejemplares adicionales para verificar (o corregir) esta decisión, De manera similar, un ejemplar de Huehuetla, Puebla, es ligeramente diferente de los ejemplares de Hidalgo, pero dado que se trata de un *sólo ejemplar*, se decidió considerarla como conespecífico con la población de dicho estado.

II. Clave para las especies del género.

Con el reconocimiento de las especies mencionadas arriba, se pueden modificar las claves de King y Thompson (1968) para incluir todas las especies del género:

IA. Escamas agrandadas de los discos supraoculares negras; extremidades y dígitos cortos (tibia más corta que la cabeza), robustos; escamas postrostrales pareadas

- 1B, Escamas agrandadas de los discos supraoculares del mismo color que el resto de la cabeza o con marcas oscuras pero nunca totalmente negras; extremidades y dígitos más largos (tibia tan larga como, o más larga que, la cabeza), escamas postrostrales pareadas o una escama postrostral azyga 2
- 2A. Con marcas claras en las escamas infralabiales; una postrostral azyga, vientre immaculado *X. Acaltepec'*
- 2B. infralabiales sin marcas claras; una postrostral medial, azyga o postrostrales mediales; vientre immaculado o con marcas oscuras 3
- 3A. Hilera sublabial fragmentada, restringida a pocas escamas aisladas; surco postocular angosto, formado por dos hileras de escamas, escama interparietal agrandada, blanca; semicírculos supraorbitales en contacto "*X. Hidalgo*"
- 3B. Hilera sublabial no fragmentada, continua, se extiende anteriormente hasta tocar el primer o segundo escudo genial; surco postocular ancho, formado por tres hileras de escamas; escama interparietal no agrandada, blanca o del mismo color que el resto de la cabeza; semicírculos supraorbitales en contacto o separados por una hilera medial de escamas 4
- 4A. Canthus temporalis presente, consistente de una serie longitudinal de escamas agrandadas que se distinguen de las escamas más pequeñas, granulares, de la región temporal; hileras paravertebrales de tubérculos agrandados presentes; una hilera longitudinal de 3--5 supraoculares agrandadas hexagonales más anchas que largas; vientre usualmente con puntos o marcas oscuras, que pueden ser indistintos o ausentes

- 4B. Canthus temporalis ausente; hileras paravertebrales de tubérculos agrandados no bien definidas; usualmente 2--3 supraoculares agrandadas redondeadas formando una hilera longitudinal; *ventre* uniforme, de color gris claro a blanco 10
- 5A, Cabeza ampliamente triangular, ancho 0.79--0.96 x largo 6
- 5B. Cabeza estrechamente triangular, ancho 0.73--0.83 x largo 9
- 6A. Largo de la cola (0.86--1-10) x longitud hocico-cloaca; patrón de tubérculos laterales oscurecido por pequeñas grietas y pliegues en la piel que se distribuyen radialmente desde el pliegue lateral; escamas del pecho dispuestas en una serie reticulada de hileras cortas o arregladas al azar; vientre claro con puntos oscuros que pueden formar barras ventrolaterales distintivas 7
- 6B. Largo de la cola (0.79--0.97) x longitud hocico-cloaca; tubérculos laterales dispuestos en series longitudinales oblicuos; escamas del pecho dispuestas en series transversales oblicuas; vientre uniforme de color gris claro o con barras oscuras 8
- 7A. Postrostral medial agrandada bordeada posteriormente por una escama azyga, vientre con manchas oscuras fuertemente marcadas; escamas gulares agrandadas adyacentes al pliegue gular rodeadas de gránulos diminutos *X. grandis*
- 7B. Postrostral medial agrandada bordeada posteriormente por dos escamas pareas; vientre con manchas oscuras débilmente marcadas; escamas gulares agrandadas adyacentes al pliegue gular pavimentadas, no rodeadas de gránulos diminutos *X "Juárez"*
- 8A. Color de fondo dorsal muy oscuro, bandas claras transversales reducidas aún a puntos claros paravertebrales obsoletos, y con tubérculos claros dispuestos en series transversales; marca oscura del cuello oscurecida por el color oscuro general, pero en

forma de V y puntiaguda posteriormente; vientre uniforme, de color gris claro

X arboreus

SB. Color de fondo dorsal café medio a oscuro, bandas claras transversales usualmente presentes, pero pueden estar reducidas a una hilera de puntos; marca oscura del cuello en forma de W y redondeada posteriormente; vientre usualmente con barras oscuras, que pueden estar reducidas o ausentes *X. agrenon*

9A. Bandas claras transversales sobre el *cuervo* frecuentemente no más claras que el color de fondo; marcas oscuras reducidas a puntos y manchas *X. rackhami*

9B. Bandas claras transversales sobre el cuerpo siempre más claras que el color de fondo; bandas oscuras irregulares, pero continuas a través de la superficie dorsal

X. sanniartrnensis

10A. Cabeza estrechamente triangular, ancho (0.75--0.83) x largo, gruesa, profundidad (0.63--0.68) x ancho; hileras transversales de escamas entre la axila y la ingle 33--37; semicírculos supraorbitales en contacto, no separados por una hilera de escamas mediodorsal; tímpano desnudo, sin una membrana delgada, escamosa; tubérculos laterales predominantemente dispuestos en series longitudinales oblicuas, y secundariamente pueden tender a *alinearse con las* hileras de escamas ventrales; tubérculos agrandados sobre la superficie dorsal del brazo en contacto unos con otros; bandas transversales claras sobre *el cuerpo no* continuas a través de la línea mediodorsal; marca oscura sobre el cuello en forma de V, atenuada y puntiaguda posteriormente *X. newmanonim*

1 OB. Cabeza ampliamente triangular, ancho (0.86--0.97) x largo; aplanada, profundidad (0.47--0.54) x ancho, hileras transversales de escamas entre la axila y la ingle 40--42; semicírculos supraorbitales separados por una hilera media de escamas, tímpano cubierto por una membrana delgada, escamosa; tubérculos laterales dispuestos en hileras

verticales distintivas que son continuas con las hileras de escamas vertebrales; tubérculos agrandados sobre la superficie dorsal del brazo separados unos de los otros por 1--2 hileras de gránulos diminutos; bandas transversales claras sobre el cuerpo consistentes del color de fondo, continuas dorsalmente, y acentuadas por tubérculos color esmalteblanco; no continuas a través de la línea mediodorsal; marca oscura sobre el cuello en forma de W, trunca posteriormente 11

11A. Dos hileras de gránulos circumorbitales; hilera sublabial se extiende hasta el segundo o tercer escudo genial; 3 supranasales, la más anterior alargada, en contacto con la

postrostral lateral (2 supranasales)X. "Querétaro"

1 1B. Una hilera circumorbital; hilera sublabial se extiende hasta el primer escudo genial; 2 supranasales X plalyceps

111. Análisis filogenético.

Aloenzimas.

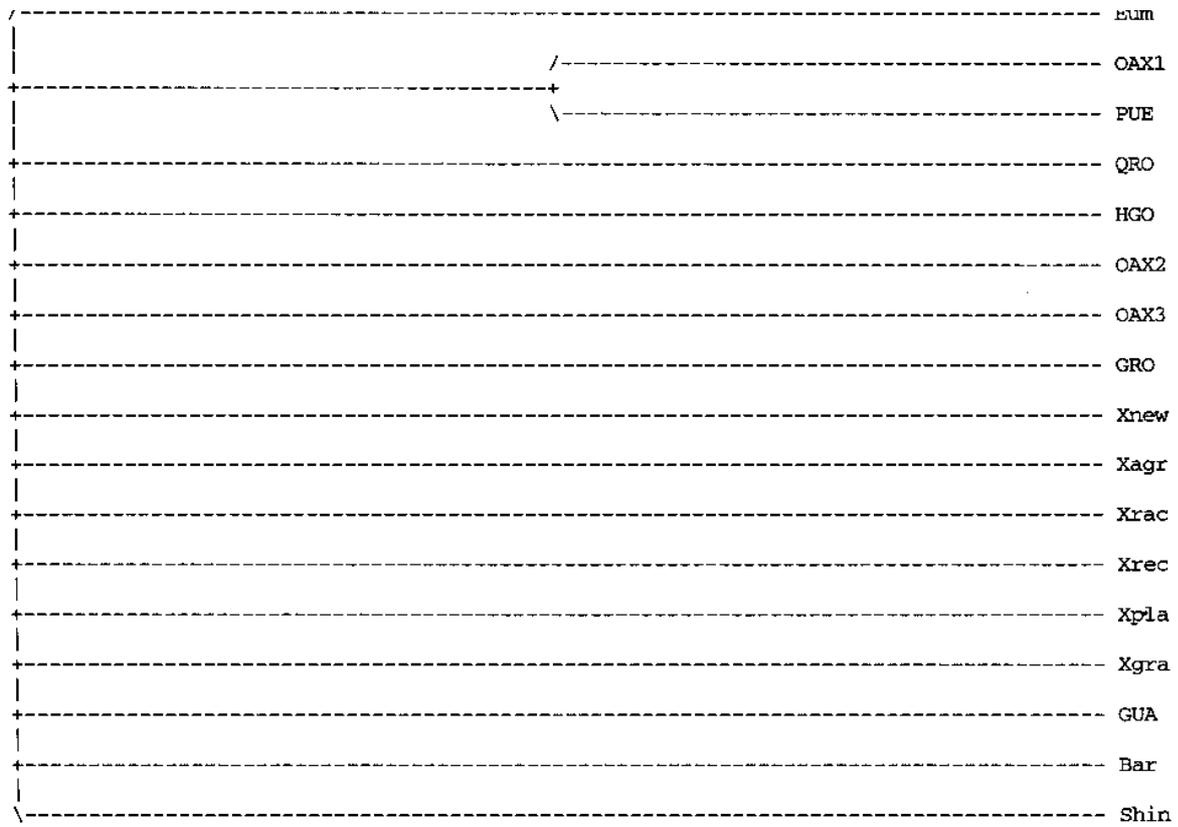
Se obtuvieron resultados para 23 enzimas informativas: 5 de intestino, 1 de músculo y 17 de hígado. Se encontraron polimorfismos para todas las enzimas y por lo tanto un gran número de alelos en diferentes combinaciones, por lo que los resultados obtenidos (Apéndice 2, matriz de caracteres) se pasaron por una matriz de paso de 6, además se excluyeron las autapomorfias ya que estas no son informativas.

Se realizó una búsqueda heurística con 50 réplicas y se encontraron 34 árboles más cortos igualmente parsimoniosos (138 pasos). Se elaboró un árbol de consenso estricto de estos árboles, pero ya que este árbol la resolución fue casi nula, se elaboró un árbol de consenso de mayoría (50%) (ver figuras).

El árbol de consenso estricto sólo resolvió un pequeño clado formado por las poblaciones de *Xenosaurus* de la Sierra de Huautla, en Oaxaca (San Juan Caballero, Puente de Fierro y La Joya) y la población de Huehuetla. Asimismo, señaló a *Eumeces* como el

Árboles de Consenso de Mayoría y de Consenso Estricto para datos electroforéticos

Strict consensus of 34 trees:



taxón más alejado filogenéticamente de Xenosaurus, y ubicó tanto a Shinisaurus como a Barisia dentro del grupo interno,

En el árbol de consenso de mayoría, los géneros Barisia, Shinisaurus y Eumeces están secuencialmente menos relacionados con Xenosaurus, en ese orden. Xenosaurus rackhami aparece como la población hermana de todas las demás, y se distinguen dos clados principales en el cladograma. Un clado contiene a las poblaciones de (Querétaro + Hidalgo), (X. rackhami de Chiapas + Oaxaca), y (Acaltepec + X. agrenon de Guerrero); el segundo clado tiene como ramas basales a X. newmanorum seguida de X. grandis, y un clado con las poblaciones ((X. "Juarez" de San Martín Caballero + X. sp. de Huehuetla) + X. agrenon de Oaxaca) y (X. rectocollaris + X. platyceps).

Algunos de los grupos en el árbol de consenso de mayoría parecen tener congruencia con las distribuciones geográficas de los taxa y con sus caracteres morfológicos. Este es el caso del clado X. rackhami de Oaxaca (Chalchijapa) + X. rackhami de Chiapas y, probablemente, X. agrenon de Oaxaca + X. "Acaltepec." Sin embargo, muchos otros grupos no parecen tener mucho sentido desde el punto de vista biogeográfico o de las similitudes morfológicas entre las especies. Por ejemplo, las poblaciones de X. agrenon de Guerrero y de Oaxaca aparecen en distintos clados; la nueva especie de Querétaro y X. platyceps aparecen también en diferentes clados; y la población de X. rackhami de Guatemala aparece lejos en el cladograma de las poblaciones de *esta misma especie* de Chiapas y Oaxaca. Esto no es decir que el cladograma no *podiera ser real*, sino simplemente que no concuerda con las predicciones que podrían generarse por las distribuciones geográficas de los taxa y sus caracteres morfológicos.

ADN mitocondrial.

La mayor parte de las secuencias obtenidas variaron en longitud desde unos 300 hasta unos 400 pares de bases, aunque algunas de ellas fueron más cortas por problemas con los geles de secuenciación. Se decidió, después de alinear las secuencias, utilizar 350 posiciones nucleotídicas como caracteres, codificando como "desconocido" (7) las posiciones nucleotídicas que *no se* pudieron determinar. Las secuencias utilizadas para la reconstrucción filogenética se ofrecen en el Apéndice 3.

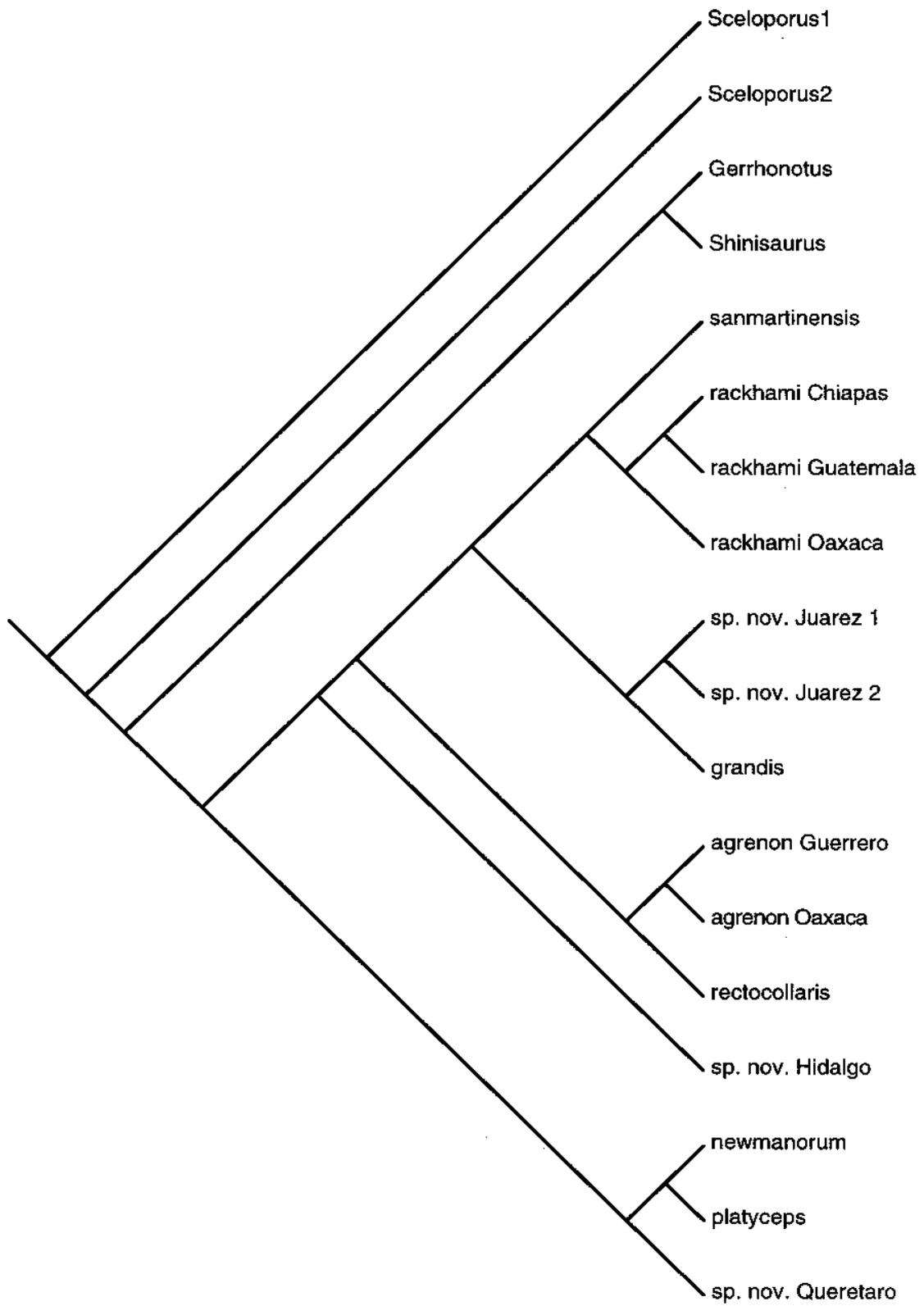
Con estos datos, se realizó una búsqueda heurística (500 réplicas) en el programa PAUP, versión 3.1 (Swofford, 1993) y se encontró un sólo árbol más corto (847 pasos), completamente resuelto (índice de consistencia = 0.558; índice de retención = 0.435; índice de consistencia rescalado = 0.243; índice de homoplasia = 0.442). Se intentaron diversas modalidades de adición de taxa y de rearrreglos de los árboles, y se encontró siempre el mismo árbol (ver figura).

El árbol presenta una dicotomía basal que da origen a dos clados: uno que contiene las especies más norteñas del género, y que se distribuye en Querétaro, San Luis Potosí, y Tamaulipas (X. platyceps, X. newmanorum, y X. "Querétaro"), y otro que contiene a todas las demás poblaciones. En el primer clado, la población de Querétaro (X. "Querétaro") resultó ser especie hermana no de X. newmanorum, a la cual se encuentra más próxima geográficamente, sino de X. platyceps, de la cual se encuentra separada geográficamente por una distancia de alrededor de 200 kms. Esto apoya el reconocimiento de la población de Querétaro como una nueva especie y no sólo un registro adicional de X. newmanorum, como se podría pensar por su procedencia geográfica.

El segundo clado incluye dos clados menores principales: (1) uno que *contiene a las* poblaciones de X. agrenon en Guerrero y Oaxaca y a X. rectocollaris en el centro de Puebla; y (2) otro clado que contiene a todas las poblaciones de la vertiente del Atlántico desde Hidalgo y el norte de Puebla hasta Guatemala. La población de Hidalgo es el tazon hermano de estos dos clados menores. En el primero de los clados menores, las poblaciones de Oaxaca y de Guerrero resultaron ser hermanas, lo cual apoya su reconocimiento como poblaciones conespecíficas (X. agrenon), a pesar de exhibir algunas diferencias entre ellas. Evidentemente, el taxón hermano de X. agrenon es X. rectocollaris.

El segundo de los clados menores mencionados arriba contiene a las poblaciones de la vertiente del Atlántico, y es el mayor de todos. Una dicotomía basal en este clado lo subdivide a su vez en dos clados más pequeños: (1) uno que agrupa a las poblaciones al norte y al oeste del Istmo de Tehuantepec y (2) otro que agrupa a las población en Los Tuxtlas y a las poblaciones al sur y al este del Istmo de Tehuantepec. El primero de estos clados incluye a las poblaciones en la Sierra de Juárez y la Sierra de Huautla, que resultan ser hermanas y son consideradas aquí como una *especie no descrita* (X. "Juárez"), y a X.

Cladograma más parsimonioso para las poblaciones de Xenosaurus



grandis, de la parte central de la Sierra Madre Oriental y que aparece como la especie hermana de X. "Juárez".

El segundo de estos últimos clados incluye a X. sanmartinensis, de la Sierra de Los Tuxtlas, como especie hermana de un pequeño grupo formado por tres poblaciones: la población en Los Chimalapas, otra en el noroeste de Chiapas (Selva el Ocote), y una última en Guatemala. Estas tres poblaciones son consideradas aquí como X. rackhami.

Es notable la correspondencia entre el cladograma obtenido y las distribuciones geográficas de los taxa. Evidentemente, los clados terminales en el cladograma reflejan la proximidad geográfica entre los taxa. En decir, dentro de cada clado, en general los taxa más cercanos geográficamente (y más similares morfológicamente) son también los más relacionados filogenéticamente. Esto se cumple en el caso de las poblaciones en la vertiente del Atlántico: X. sanmartinensis y X. rackhami y X. grandis y X. "Juárez"; y también en el caso de las poblaciones de la vertiente del Pacífico (X. agrenon). Las poblaciones más norteñas (X. platyceps, X. newmanorum, y X. "Querétaro") también se encuentran cercanas geográficamente, aunque en este caso las dos poblaciones más cercanas en el espacio (las dos últimas) no son las más cercanas filogenéticamente.

Por otra parte, X. rectocollaris, una de las especies más divergentes morfológicamente en el género, resultó estar más emparentado con X. agrenon en la Sierra Madre del Sur, aunque geográficamente está más cercano a las poblaciones de la Sierra Madre Oriental. Finalmente, la población de Hidalgo, que morfológicamente no es muy diferente de X. grandis ni se encuentra lejana geográficamente, resultó ser la especie hermana de todas las demás especies de la vertiente del Atlántico. Próximamente se añadirá la población de Acaltepec a esta filogenia, y se intentará todavía en el futuro cercano el coleccionar ejemplares de las poblaciones de X. "Tejocote" y X. arboreus.

Hay varias razones para considerar que el árbol obtenido no es producto del azar, y que refleja verdaderamente las relaciones filogenéticas entre las especies del género. Es significativo que este árbol haya sido el único de longitud mínima encontrado. Los árboles subóptimos encontrados fueron cuatro pasos más largos, y se encontraron sólo 6 de ellos. Por otra parte, la gran congruencia del cladograma con las distribuciones geográficas de los taxa y su similitud morfológica difícilmente pueden ser explicados por azar simplemente.

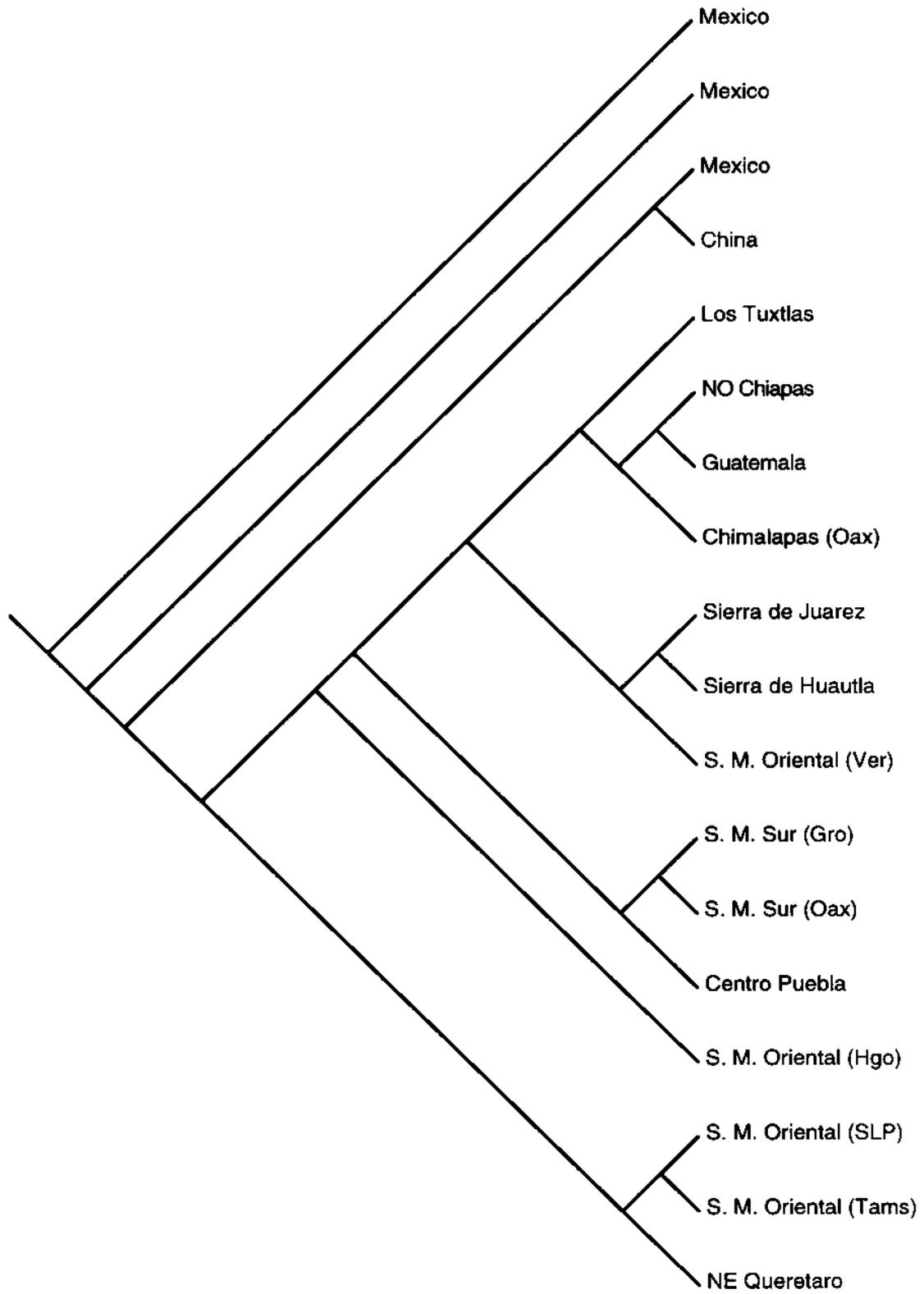
IV. Análisis Biogeográfico.

Cuando los taxa utilizados en el análisis filogenético se sustituyen en el cladograma más parsimonioso encontrado por las áreas de distribución de cada taxón, el cladograma de áreas que se obtiene presenta una dicotomía basal que da origen a dos clados: (1) uno que corresponde a la parte norte de la Sierra Madre Oriental (Querétaro, sur de San Luis Potosí y Tamaulipas), y que llamaremos "Clado Norte" aquí, por una parte, y (2) otro que corresponde a las partes centro y sur de la Sierra Madre Oriental desde Hidalgo, Puebla y Veracruz hacia el sur hasta Oaxaca, la Sierra Madre del Sur en Guerrero y Oaxaca, la Sierra Madre en el extremo oriental de Oaxaca, la región de Los Chimalapas, la Selva del Ocote y Cañón del Sumidero en Chiapas, y Alta Verapaz y la Sierra de Los Cuchumatanes en Guatemala, por otra.

No existe ninguna barrera geográfica evidente que separe estas dos áreas. De hecho, la Sierra Madre Oriental es esencialmente continua desde su parte norte, donde ocurren Xenosaurus platyceps y X. newmanorum, hasta la Sierra de Huautla, que se encuentra separada de las Sierras de Juárez y Mixe más al sur por el valle del Río Santo Domingo. Es por ello interesante que la división basal en el cladograma de áreas separe la parte norte de la Sierra Madre Oriental del resto de la distribución del género. De hecho, otros grupos señalan que la región central de Veracruz (y de la Sierra Madre Oriental) está más relacionada con la parte centro-norte de la Sierra que con la parte sur. En el género Anolis, se ha postulado que A. naufragus y A. schiedii son especies hermanas; la primera ocurre en el noreste de Hidalgo (muy cerca de la área de distribución de Xenosaurus newmanorum) y la Sierra Norte de Puebla, mientras que la segunda ocurre en el centro de Veracruz, en el área cercana a Jalapa y Coscomatepec (Nieto-Montes de Oca, 1994). En el género Rhadinaea, la misma relación parece existir entre R. marcellae y R. forbesi (Nieto-Montes de Oca y Mendelson, 1997).

Dentro del clado que comprende toda la distribución del género excepto por la parte norte de la Sierra Madre Oriental (llamado "Clado Sureste" aquí), hay una dicotomía basal entre la Sierra Madre Oriental en el norte de Puebla e Hidalgo, por una parte, y las partes

Cladograma de áreas más parsimonioso para el género Xenosaurus



centro y sur de la Sierra Madre Oriental y demás áreas en el sureste *de México y Guatemala*, por otra. De nuevo, no existe ninguna barrera geográfica evidente que separe estas áreas. Sin embargo, esto es coherente con un escenario donde el ancestro común de las especies actuales del género ocupó lo que hoy es la parte centro y norte de la Sierra Madre Oriental, y después sufrió especiación (posiblemente en parapatría) para dar origen a un clado en la parte norte de la Sierra y otro en la parte centro-sur, que después se extendió en el sureste de México y Guatemala. Debe recordarse aquí que se conocen especies fósiles de Xenosaurus en Norteamérica, lo cual indica que el género es de filiación neártica y que las especies más derivadas son las sureñas.

El siguiente subclado desde la base del Clado Sureste señala otra clara dicotomía. Separa, por un lado, a un clado con las áreas en Guerrero y Oaxaca de la Sierra Madre del Sur y al Valle central de Puebla, y por otro, a un segundo clado que incluye todas las demás áreas desde el centro de la Sierra Madre Oriental hacia el sur y el este hasta Guatemala, áreas todas que pertenecen a la vertiente del Atlántico. Esta dicotomía se presenta recurrentemente al considerar diferentes grupos. En Anolis, por ejemplo, las especies de la vertiente del Atlántico (v. gr., las especies del grupo A. schiedii) están más relacionadas entre sí que con las de la vertiente del Pacífico (las especies de los grupos A. nebulosus, A. nebuloides, A. gadovi y A. subocularis), y las especies de los valles centrales de Oaxaca y Puebla (A. quercorum y A. forbesi) están más relacionadas con las especies del Pacífico que con las del Atlántico. Este parece ser también el caso con especies de Sceloporus (p. ej., S. spinosus). En el clado que agrupa las áreas en Guerrero y Oaxaca de la Sierra Madre del Sur y el Valle Central de Puebla, las áreas en Guerrero y Oaxaca resultan ser áreas hermanas, lo cual era de esperarse e indica que la Sierra Madre del Sur es una sola unidad, estrechamente relacionada con el Valle central de Puebla.

En el clado de la vertiente del Atlántico, se distinguen dos subgrupos. Un grupo más norteño agrupa las áreas a lo largo de la Sierra Madre Oriental desde el centro de Hidalgo y Veracruz (Xenosaurus grandis) hacia el sur hasta la Sierra de Juárez (X. "Juárez"). Este grupo se encuentra al oeste del Istmo de Tehuantepec. El segundo grupo incluye a la Sierra de Los Tuxtlas como área hermana de un subgrupo que incluye a la región de Los Chimalapas, la Selva del Ocote y áreas adyacentes en Chiapas, y Alta Verapaz en

Guatemala. Los dos grupos se encuentran separados por el Istmo de Tehuantepec, aunque la Sierra de Los Tuxtlas no se encuentra realmente a ningún lado (este u oeste) del Istmo. El papel del Istmo de Tehuantepec como *barrera geográfica* que ha separado las áreas al este y al oeste, promoviendo la especiación de numerosos grupos taxonómicos, es bien conocido.

Es sumamente interesante que la Sierra de Los Tuxtlas se agrupe con el clado del Atlántico Sur y no con el clado del Atlántico Norte o Sierra Madre Oriental. En realidad, la Sierra de Los Tuxtlas es una área complicada que está relacionada tanto con la región de Los Chimalapas al este del Istmo de Tehuantepec, como con las Sierras de Juárez y Mixe al oeste del mismo. Mientras algunos taxa señalan que Los Tuxtlas está más relacionada con la Sierra de Juárez (v. gr., Lineatriton, Anothesca spinosa, Bolitoglossa occidentales) que con la región de Los Chimalapas, otros taxa sugieren la relación opuesta (v. gr., Abronia, Anolis duellmani y A. pygmaeus, entre otros).

Dentro del clado del Atlántico norte, la región del centro de la Sierra Madre Oriental (Cuaulapan) es la área hermana del clado formado por las Sierras de Huautla y de Juárez. Esto es congruente con la distancia entre estas regiones, ya que las últimas sierras se encuentran separadas solamente por el valle del Río Santiago, un tributario menor del Papaloapan; es decir, son vecinas.

Dentro del clado del Atlántico sur, la Sierra de Los Tuxtlas es la área hermana del grupo formado por las regiones de Los Chimalapas y la Selva del Ocote, áreas vecinas y hermanas, y la región de Alta Verapaz en Guatemala. Las relaciones *entre estas áreas reflejan sus* relaciones de proximidad geográfica, es decir, las áreas más cercanas geográficamente fueron las más relacionadas históricamente.

De esta forma, la historia biogeográfica del género puede hipotetizarse como sigue: La especie ancestral del género probablemente se distribuyó en lo que hoy es la parte centro-norte de la Sierra Madre Oriental primariamente, aunque probablemente se distribuyó también mucho más al sur por la vertiente del Atlántico y posiblemente también por la vertiente del Pacífico. Dos eventos sucesivos de especiación en la parte centro-norte de la Sierra Madre Oriental dieron origen, primero, a la especie ancestral del clado más norteño, que incluye a X. newmanorum, X. platyceps, y X. "Querétaro." y a la especie ancestral del *Clado Sureste*, que comprende a todas las demás especies del género; y segundo, a X.

"Hidalgo" y a la especie ancestral de todas las demás especies del Clado Sureste, especie distribuida en desde Guerrero por la vertiente del Pacífico y desde el centro de Veracruz por la vertiente del Atlántico hacia el sureste hasta Guatemala.

Esta especie ancestral sufrió *un evento de especiación* que dio origen a las especies ancestrales del clado del Pacífico (X. agrenon y X. rectocollaris) y del clado del Atlántico (todas las especies restantes del género). Posteriormente, la especie ancestral del clado del Pacífico se dividió en la especie en la Sierra Madre del Sur (X. agrenon) y la del Valle de Puebla (X. rectocollaris), evento presumiblemente ligado a la formación de la Sierra por un lado y el valle árido de Puebla por otro.

La especie ancestral del clado del Atlántico, por su parte, fue dividida por el Istmo de Tehuantepec en dos especies, al oeste y al este del mismo, respectivamente. La primera especie, en la Sierra Madre Oriental, sufrió otro evento de especiación para dar origen a X. grandis, al norte, y X. Juárez, al sur. Es posible que *este evento* haya estado ligado a la separación de la Sierra de Juárez del resto de la Sierra Madre Oriental por el río Santiago. Finalmente, la especie ancestral al este del Istmo de Tehuantepec y en la Sierra de Los Tuxtlas especió para dar origen a X. sanmartinensis en esta sierra y a X. rackhami que se distribuyó desde el extremo oriental de Oaxaca (Los Chimalapas) hacia el este hasta Guatemala. Esta distribución, presumiblemente antigua en algún tiempo, parece estar relativamente fragmentada actualmente, aunque existen registros en el Cañón del Sumidero, alrededores de Laguna Bélgica, Selva del Ocote, y Santa Rosa Comitán en Chiapas, y la Sierra de los Cuchumatanes y Alta Verapaz en Guatemala.

V. Estado de conservación de las especies del género.

El presente proyecto tuvo un enfoque netamente taxonómico y no ecológico. Sin embargo, el trabajo de campo realizado permitió realizar algunas observaciones sobre el estado actual de las poblaciones de Xenosaurus.

Las lagartijas del género Xenosaurus habitan exclusivamente en grietas de rocas, árboles, o paredes de tierra. Es muy difícil observarlas fuera de las grietas, pues pasan virtualmente todo el día en ellas. Como consecuencia, la gente que habita en las localidades

donde *existen estas lagartijas* no tiene conocimiento de su existencia o las ignora completamente. Esto ha sido benéfico para estas lagartijas, ya que la gente no altera sus poblaciones intencionalmente ni directamente.

Desde luego, la destrucción de su hábitat (selvas, bosques, etc.) ha tenido un efecto negativo sobre sus poblaciones (Schmidt et al., 1994), pues las rocas o árboles en cuyas grietas habitan forman parte de ecosistemas complejos y no pueden por sí solas satisfacer todas las necesidades de las lagartijas. Por ejemplo, en muchas localidades los afloramientos rocosos donde habitan las lagartijas se encuentran originalmente en el piso de bosques umbríos o en laderas también sombreadas; esta sombra es importante para que las rocas conserven una temperatura y humedad adecuadas para las lagartijas, y desde luego la presencia de la vegetación es fundamental para que puedan prosperar los organismos que sirven de alimento a las mismas. Cuando la cubierta vegetal es destruida o removida, las condiciones de temperatura y humedad de las rocas se alteran necesariamente, y también la cantidad de alimento presente en sus alrededores,

En algunos sitios (p. ej., en Cuautlapan, Veracruz), la vegetación original ha sido modificada considerablemente y muchos de los afloramientos rocosos en los que habitan las lagartijas están ahora dentro de predios donde hay cultivos o cercanos a casas-habitación, y sin embargo, las lagartijas han sido capaces de sobrevivir en ellos. También, algunos ejemplares de Xenosaurus han sido colectados en paredes de roca y tierra a los lados de caminos de terracería, lo cual demuestra que estos organismos son capaces de soportar cierta modificación de su hábitat.

Hasta donde se pudo apreciar, las poblaciones visitadas en los últimos años que no parecen presentar problemas graves, a juzgar por las apariencias (es decir, se pudieron encontrar las lagartijas con cierta facilidad), incluyen a X. platyceps (varias localidades en el sur de Tamaulipas), X. newmanorum (vecindad de Xilitla en San Luis Potosí), X. "Querétaro" (Querétaro), X. grandis (Cuautlapan, Veracruz), X. "Juárez" (Sierras de Huautla y de Juárez), X. agrenon (varias localidades en Guerrero y Oaxaca), X. rectocollaris (cercanías de Chapulco y otras localidades en Puebla), X. sanmartinensis (Volcán San Martín), X. "Hidalgo" (La Mojonera, Hidalgo), X. "Acaltepec" (Cerro Acaltepec, Oaxaca),

y X. rackhami (Los Chimalapas, Oaxaca, Selva del Ocote, cercanías de Laguna Bélgica, Chiapas).

Desafortunadamente, es posible que otras poblaciones de Xenosaurus tengan problemas de conservación. Estas son las poblaciones de El Bastonal en la Sierra de Los Tuxtlas, El Tejocote, San Lucas Camotlán, y la Sierra Madre al norte de Zanatepec, Oaxaca. La primera de estas poblaciones representa una especie nueva (X. "Tejocote"), y la última es la única población conocida de X. arboreus. Tanto El Tejocote como la Sierra Madre al norte de Zanatepec fueron visitados varias veces, pero no se consiguió encontrar ni un sólo ejemplar de Xenosaurus. El Tejocote ha sido visitado en el pasado por varios investigadores norteamericanos, y algunos de ellos nos han comunicado que X. "Tejocote" pareció ser abundante durante sus visitas. Estos investigadores recibieron ayuda de colectores locales para coleccionar ejemplares; esto también fue intentado por nosotros, pero sin éxito, a pesar de que los colectores locales con que se habló fueron los mismos que ayudaron a los norteamericanos en el pasado. La vegetación del lugar está completamente alterada y en un status muy pobre de conservación.

En el caso de El Bastonal, se realizaron búsquedas intensivas de estas lagartijas en tres ocasiones, y resultó difícil en extremo encontrarlas. Sólo se encontraron dos de ellas después de muchas horas de búsqueda. En las localidades de Vista Hermosa, en la Sierra de Juárez, Oaxaca, y en el Río Sal, en la Sierra Madre del Sur, también en Oaxaca, y en las cercanías de Laguna Bélgica, en el noroeste de Chiapas, fue también necesario realizar una búsqueda intensiva de varias horas para localizar sólo un número pequeño de ejemplares (5 a 7). En estas localidades, las lagartijas no parecen ser muy abundantes, y es por tanto preocupante que su hábitat esté siendo destruido rápidamente.

En el caso de X. arboreus, el problema radica en que la localidad tipo es imprecisa, y no ha sido posible dar con ella. Se han explorado los hábitats más plausibles para su ocurrencia, pero sin éxito. La gente de la localidad no conoce estas lagartijas, al parecer. También han hablado de incendios que podrían haber quemado los bosques de encinos pequeños donde habitan estas lagartijas. La vegetación del lugar se encuentra alterada, pero en muchos sitios parece estar en buen estado. Se espera que esta especie pueda ser

redescubierta en el futuro; aunque también podría pensarse que no se ha encontrado ya porque simplemente se ha extinguido.

La localidad de San Lucas Camotlán fue visitada en dos ocasiones sin éxito. En este caso, fue evidente que la vegetación original de la Sierra Mixe ha sido arrasada en gran medida. Sin embargo, no es posible afirmar que las lagartijas no se encuentren más en la región, pues no ha sido posible realizar una búsqueda exhaustiva de ellas. Estas lagartijas tienen distribuciones puntuales y no es siempre fácil encontrar sus poblaciones a menos que uno sepa exactamente dónde buscar de antemano. El registro de San Lucas Camotlán es un registro antiguo y desde que se consiguió se puede presumir que la vegetación de la Sierra Mixe ha cambiado drásticamente.

Finalmente, existen registros de Xenosaurus en la localidad de Santa Rosa Comitán, Chiapas, pero se desistió de intentar la colecta en ese sitio por la conflictiva situación social y política en el estado y porque los registros fueron realizados por Mario del Toro Avilés, y es bien conocido que los registros de este colector no son del todo confiables (Nieto-Montes de Oca. y Peterson, 1996).

CONCLUSIONES

1. Las subespecies de X. grandis deben ser elevadas a nivel de especie, ya que se trata de poblaciones que están diferenciadas morfológicamente (así como a nivel molecular) y tienen además distribuciones alopátricas. De esta forma, constituyen linajes diagnosticables, con tendencias evolutivas independientes y destinos históricos propios.
2. Existen en el género al menos cinco especies nuevas (actualmente en proceso de descripción), con lo cual el número de especies en el género se eleva a 13.

La filogenia del género muestra varios clados: uno [(X. platyceps + "X. Querétaro") - X. newinanorum] en la parte norte de la Sierra Madre Oriental, y que es el grupo hermano de un segundo clado que agrupa a todas las demás poblaciones examinadas, y que contiene a X. "Hidalgo" como rama basal y taxón hermano de un clado que contiene *a su vez dos clados* hermanos menores: [(X. grandis + X. "juárez") + (X. sanmartinensis]

+ X. rackhami)] en la vertiente del Atlántico, y (X. agrenon + X. rectocollaris) en la vertiente del Pacífico y valle central de Puebla.

4. La filogenia obtenida también demuestra que X. grandis como el taxón politípico concebido por King y Thompson no es un taxón monofilético.
5. La filogenia demuestra que las especies en la parte sur de la distribución del género han evolucionado más recientemente que las del norte. Esto concuerda con la historia fósil conocida de la familia. En general, las especies más cercanas geográficamente están también más estrechamente emparentadas, aunque existen excepciones.
6. La historia biogeográfica y de especiación en el género parece haber sido afectada por eventos geológicos y orográficos como el surgimiento de las Sierras Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre en Oaxaca al este del Istmo de Tehuantepec, y la Sierra de Los Tuxtlas, así como por la aparición del Istmo mismo. La relación entre los eventos de cladogénesis y la aparición de estos rasgos geológico-geográficos parece ser clara. Eventos de especiación más recientes (p. ej., entre X. grandis y X. "Juárez") podrían haber sido causados por modificaciones en la vegetación y en el clima más recientes, asociados con las glaciaciones.

En general, la destrucción del hábitat parece ser el factor que puede afectar de manera más drástica y negativa las poblaciones de Xenosaurus. Sin embargo, es difícil evaluar el estado de conservación de la mayoría de sus poblaciones porque no existen datos históricos para comparación. Es muy importante que se realicen estudios de tipo ecológico enfocados específicamente a evaluar el estado de dichas poblaciones.

LITERATURA CITADA

- Brooks, D. R., y E. O. Wiley. 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. *Cladistics* 1:1--12.
- Churchill, S. P., E. O. Wiley, y L. A. Hauser. 1985. Biological realities and the proper methodology: a reply to Duncan. *Taxon* 34:124--130.
- Donoghue, M. J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88:172-181.

- Ereschfsky, M. 1989. Where is the species? Comments on the phylogenetic species concepts. *Biology and philosophy* 4:89-96.
- Espinosa, D., y J. Llorente. 1993. Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Estes, R., K. de Queiroz, y J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. Pp. 119--281 in R. Estes y G. Pregill (Eds.) Phylogenetic Relationships of the Lizard Families. Stanford University Press, Stanford, California.
- Farris, J. S., y A. G. Kluge. 1985. Parsimony, synapomorphy, and explanatory power: a reply to Duncan. *Taxon* 34:124--130.
- Farris, J. S., y A. G. Kluge. 1986. Synapomorphy, parsimony, and evidence. *Taxon* 35:298--306,
- Frost, D. R., y D. M. Hillis. 1990. Species in concept and practice: Herpetological applications. *Herpetologica* 46:87-104.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, Illinois. Hillis, D. M., C. Moritz, y B. K. Mable (Eds.). 1996. Molecular Systematics. Sinauer Associates, Inc. Segunda Edición. Sunderland, Massachusetts.
- Humphries, C. J., y L. Parent]. 1986. Cladistic Biogeography. Clarendon Press, Oxford. King, W., y F. G. Thompson. 1968. A review of the American lizards of the genus Xenosaurus Peters. *Bull. Florida State Mus.* 12:93-123.
- Kluge, A. G. 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. Pp. 24--38 in T. Duncan y T. F. Stuessy (Eds.) Cladistics: Perspectives on the Reconstruction of Evolutionary History. Columbia Univ. Press, New York.
- Kluge, A. G. 1985. Ontogeny and phylogenetic systematics. *Cladistics* 1:13--28.
- Lynch, J. D., y H. M. Smith. 1965. A new species of Xenosaurus (Reptilia: Xenosauridae) from the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 68:163--172. Mabee, P. M., y J. Humphries. 1993. Coding polymorphic data: Examples from allozymes and ontogeny. *Syst. Biol.* 42:166--181.
- Myers, A. A.; y P. S. Giller. 1988. Analytical Biogeography. Chapman and Hall, New York.

- Nieto-Montes de Oca, A. 1994. Rediscovery and redescription of Anolis schiedii (Wiegmann) (Squamata: Polychridae) from central Veracruz, México. *Herpetologica*, 50 (3):325--335.
- Peterson, T., y A. Nieto-Montes de Oca. 1996. Sympatry in Abronia (Squamata: Anguidae) and the problem of Mario del Toro Avilés' specimens. *Journal of Herpetology* 30 (2):260--262.
- Nieto-Montes de Oca, A., y J. R. Mendelson. 1997. Variation in Rhadinaea marcellae (Squamata: Colubridae), a poorly known species from the Sierra Madre Oriental of México. *Journal of Herpetology* 31:124--127.
- Ridley, M. 1989. The cladistic solution to the *species problem*. *Biology and phylosophy* 4:1-16.
- Sanger, F., S. Nicklen, y A. R. Coulson. 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74:5463--5467.
- Schmidt-Ballardo, W., F. Mendoza-Quijano, y A. Delgadillo-Espinosa. 1994. Observaciones acerca de la perturbación del hábitat en poblaciones de Xenosaurus (Sauria: Xenosauridae). Resúmenes del III Congreso de la Sociedad Herpetologica Mexicana, San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- Smith, H. M., y J. B. Iverson. 1993, A new species of knobscale lizard (Reptilia: Xenosauridae) from Mexico. *Bull. Maryland Herp. Soc.* 29:51-66.
- Swofford, D. L. 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 3.1. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Werler, J. E. y F. A. Shannon. 1961. Two new lizards (genera Abronia y Xenosaurus) from the Los Tuxtlas range in Veracruz, Mexico. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 64.123--132.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. Wiley Interscience, New York.

Apéndice I
Caracteres morfológicos examinados

CARACTERES

A. ESCUTELACION

Cabeza: Superficie dorsal

--Mental

- A. Con proyección medial posterior
- B. Sin proyección medial posterior

---Postrostrales mediales

- A. Pareadas
- B. Impar

---Escamas internasales agrandadas, pareadas, en forma de

- A. Presentes
- B. Ausente

---Escamas inmediatamente anteriores a las supraoculares agrandadas

- A. Pocas, agrandadas (máximo 6), aprox. ? 60% tamaño de las supraoculares más grandes
- B. Numerosas, pequeñas (mínimo 10); aprox. 30% tamaño de las supraoculares más grandes

---Escamas supraoculares más grandes

- A. Globulares, protuberantes, con lados redondeados
- B. Planas, con lados rectos (aprox, hexagonales)

---Escamas supraoculares agrandadas

- A. En varias hileras; tamaño disminuye gradualmente de la hilera medial hacia las adyacentes
- B. En varias hileras, pero la hilera medial con escamas mucho más grandes que las adyacentes

---Tamaño escamas superciliares

- A. Mucho más pequeñas que las escamas en los semicírculos supraorbitales o supraoculares adyacentes
- B. Sólo ligeramente más pequeñas que las escamas en los semicírculos supraorbitales o supraoculares adyacentes

---Semicírculos supraorbitales

- A Separados por una hilera completa de escamas
- B En contacto

---Escama interparietal

- A. Pequeña (aprox. >_ escamas alrededor)
- B. Agrandada, cóncava

C. No visible

- Número de escamas en la hilera de supraoculares más grandes
- Número de escamas supraoculares entre los semicírculos supraorbitales y las superciliares
- Número de hileras de escamas entre las supraoculares agrandadas y los semicírculos supraorbitales
- Número de escamas superciliares
- Número de escamas entre la escama interpanetal y los semicírculos supraorbitales
- Número de escamas a lo ancho de la área parietal

Cabeza: Superficie lateral

---Nasales

- A. Fusionadas con postrostrales laterales
- B. No fusionadas

---Nasales

- A. Separadas de la mental por dos escamas
- B. Separadas de la mental por una escama
- C. En contacto con la mental

---Región loreal

- A. Una escama loreal; 2 escamas entre la preocular y la nasal: postnasal y loreal
- B. Dos escamas loreales; 3 escamas entre la preocular y la nasal: postnasal y 2 loreales; de las dos loreales sólo una llega al canthus rostralis

---Región loreal

- A. Una hilera de escamas entre las supralabiales y el canthus rostralis
- B. Dos hileras de escamas entre las supralabiales y el canthus rostralis

---Infralabiales

- A. Fuertemente aquilladas
- B. Ligeramente aquilladas

---Escama supralabial más posterior

- A. Agrandada (más alta que las adyacentes)
- B. No agrandada (tan alta como las adyacentes)

- Tubérculos sublabiales bien desarrollados, cónicos, ventrales al nivel de la abertura del hocico
- A. Presentes

B. Ausentes

---Surco zigomático postorbital

A. Formado por dos hileras de escamas

B. Formado por tres hileras de escamas

---Canthus temporalis

A. Bien definido; tubérculos del canthus bordeados por escamas granulares a todo lo largo del mismo

B. Poco desarrollado; tubérculos parietales continuos (no separadas por gránulos) con los temporales anteriormente; separados por gránulos posteriormente, pero sin formar cresta

---Tímpano

A Semitransparente, delgada, no cubierta por escamas B Opaca, gruesa, cubierta por escamas

---Número de escamas supralabiales agrandadas

Cabeza: Superficie ventral

---Tamaño escudos geniales anteriores en relación tamaño escudos posteriores

A. Mayores

B. Aprox. mismo

tamaño C. Menores

---Escudos geniales posteriores

A. En contacto

B. Separados por una escama C. Separados por dos escamas

---Hilera sublabial I

A. Ausente, o restringida a algunas escamas aisladas B. Presente

---Hilera sublabial II (extensión anterior)

A. En contacto con el escudo genial anterior B. En contacto con el escudo genial posterior

Cuerpo

---Región gular

A. Engrosada en adultos B. No engrosada

---Tubérculos en las superficies supra-antebraquiales postantebraquiales, y suprafemorales A En contacto o muy próximos
B Ampliamente separados

---Tubérculos dorsales I
A. Distribuidos uniformemente sobre el dorso
B. En hileras paravertebrales bien definidas, área entre hileras cubierta por gránulos pequeños, planos, poco desarrollados

---Tubérculos dorsales II: forma (cuerpo y extremidades)
A *Cónicos, elevados*, protuberantes
B Globulares, romos

---Número de hileras longitudinales de escamas dorsales a nivel de medio cuerpo

---Número de hileras transversales de escamas ventrales entre los niveles de la axila y la

ingle -- Número de hileras longitudinales de escamas ventrales a nivel de medio cuerpo ---

Número de escamas en la superficie ventral del 4o dedo de la extremidad posterior

B. PATRON DE COLORACION

Cabeza

---Región supraocular
A. Negra
B. Color de fondo, o sólo con manchitas oscuras aisladas

---Región infralabial
A. Marcas claras en las infralabiales y sublabiales B. Sin marcas

---Región temporal
A. Marca postocular oscura, ancha; se extiende sobre el canthus temporalis y ventralmente
sobre la parte dorsal de la cresta postocular; forma variable (triángulo, L, etc) B. Marca postocular oscura, ancha, limitada al canthus temporalis
C. Línea oscura extendida a todo lo largo del canthus temporalis; generalmente angosta
[más ancha anteriormente (2-3 tubérculos, usualmente 2) que posteriormente (1-2 tubérculos; usualmente 2); máximo ancho (3-4 tubérculos) sobre la parte dorsal de la cresta zigomática postocular, donde tiene una extensión ventral].

D. Marca postocular oscura, corta, restringida a la mitad interior del canthus temporalis E. Algunos tubérculos más oscuros, negros, sin formar líneas claramente definidas F. Sin marcas de ningún tipo

---Región parietal

A. Dos marcas parietales oscuras, sólidas, a los lados de la interparietal B. *Marca parietal* oscura, ocupa toda la zona parietal C. Marcas parietales oscuras ausentes o sin formar un patrón definido D. Ocelos con margen oscuro, centro claro E. Sin marcas de ningún tipo

Cuello

---Marcas postparietales claras I

A. Bien definidas, separadas a lo largo de la línea media

B. Bien definidas, se unen en la línea media formando una W

---Marcas postparietales claras II

A. Bien definidas en toda su longitud; se extienden posteriormente sólo hasta el nivel de medio cuello o un nivel anterior a éste

B. Bien definidas anteriormente; se extienden posteriormente hasta aprox. el nivel de la inserción anterior del brazo (casi o más allá), a veces fragmentándose, angostándose posteriormente

---Collar: margen posterior

A. Ausente

B. En forma de punta de flecha invertida

(newmanorum) C. En forma de "U", continuo en la línea vertebral

D. En forma de "U", discontinuo en la línea vertebral

E. En forma de "V", discontinuo en la línea vertebral

F. Corto, recto, no se extiende hasta la inserción de las extremidades anteriores ni sobre los lados (restringido a la región dorsal)

---Collar nupal: extensión posterior

A. Margen posterior al nivel de la inserción anterior de las extremidades anteriores o anterior a este nivel

B. Margen posterior entre o en los niveles de las inserciones anterior y posterior de los brazos

C. Margen posterior en un nivel posterior a aquél de la inserción anterior de las extremidades anteriores

---Marcas en el collar (= marca oscura sobre el cuello)

A. Sin marcas pálidas, collar completo

B. Usualmente una línea angosta pálida mediodorsal

- C. Usualmente 3 puntos arreglados en triángulo
- D. Usualmente una línea pálida mediodorsal que se extiende desde la parte posterior de la región parietal hasta el borde posterior del collar o casi (bordeada anteriormente por los ocelos negros postoccipitales, interrumpida después (usualmente) donde las marcas postparietales se unen medialmente formando una "W", y extendida posteriormente cruzando el collar, continua o fragmentada
- E. Un sólo punto claro mediodorsal
- F. Línea clara mediodorsal divide al collar en dos; área anterior al collar es blanca, por lo que no se puede decir si la línea continua anteriormente o no

---Collar nuca[: extensión lateral

- A. Marca oscura llega hasta el tímpano
- B. Marca oscura no llega hasta el tímpano

Dorso

---Número de bandas transversales oscuras entre axila e

ingle. ---Márgenes de las bandas transversales oscuras

- A. No más oscuras que el resto de la banda
- B. Márgenes más oscuros que el resto

---Bandas transversales oscuras I

- A. Continuas de lado a lado
- B. Interrumpidas en la línea media

---Bandas transversales oscuras II

- A. fragmentadas, color de fondo pálido con puntos y reticulaciones oscuras
- B. No fragmentadas

---Bandas transversales claras I

- A. Interrumpidas en la línea media (excepto posteriores)
- B. Continuas de lado a lado
- C. No hay bandas reconocibles
- D. Continuas de lado a lado, pero algunas veces con una extensión mediodorsal anterior que invade la banda oscura anterior

---Bandas transversales claras II

- A. Fragmentadas en varios puntos, no hay bandas reconocibles como tales o sólo las posteriores
- B. Fragmentadas, pero bandas más o menos definidas lateralmente
- C. No fragmentadas

---Bandas transversales claras III

- A. Extendidas sobre los flancos hasta la región ventral; bordeadas de

negro B. No se extienden hasta la región ventral

---Tubérculos blancos en bandas transversales

pálidas A, brillantes, numerosos

B. brillantes, escasos, los mediales están sobre un fondo negro C. opacos, poco numerosos, en 1 hilera D.

ausentes

---Línea vertebral pálida

A. se extiende a lo largo del cuello hasta aprox. 1/3 largo del cuerpo, y en ocasiones hasta inserción extremidades posteriores

B- ausente

---Puntos claros mediodorsales

A. Presentes en cada banda oscura, sobre todo en las posteriores y primera banda caudal B. Ausentes

Ventre

---Ventre

A. Inmaculado

B. Pigmento negro irregular, difuso, desvaído en los lados C. Fuertemente "speckled" o "checkered"

Cola

---Número de anillos caudales oscuros

---Superficie dorsal I

A. Márgenes de cada anillo más oscuros que la parte media B. Anillos oscuros mas o menos uniformes

---*Superficie dorsal II*

A. Anillos de color oscuro uniforme

B. Márgenes oscuros más angostos que la parte pálida media C. Márgenes oscuros más anchos que la parte pálida media

---Superficie ventral

A. Anillos oscuros con marca irregular clara en el centro, restringida a la región ventral B. Anillos oscuros con marca irregular clara en el centro_ que se extiende dorsalmente sobre los flancos

C. Anillos oscuros muy pálidos, escasamente discernibles; sin marcas claras apreciables o evidentes

C. MORFOMETRIA

---Ancho de la cabeza ---

Longitud de la cabeza --

-Longitud de la tibia ---

Longitud de la cola ---

Longitud hocico-cloaca

Apéndice 11

Matriz de caracteres para datos electroforéticos

```
#nexus begin data [Xenosaurus];  
dimensions ntax=17 nchar=23;  
format RESPECTCASE missing=? symbols="1~9 A~Z a~z & *";
```

MATRIX

```
{TAXA 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22  
23}
```

```
ORX1 1 8 1 1 7 1 1 1 1 1 7 8 1 1 1 1 1 D 1 1 1 2 1  
OR0 1 2 1 9 6 1 2 2 2 3 1 1 1 1 2 2 1 2 J E 1 2 1  
HGO 8 2 8 9 6 1 N 2 6 5 1 2 1 7 C 1 ? 3 E 5 8 2 1  
ORX2 1 1 1 3 3 8 1 2 M D 1 7 C 2 2 2 6 C 5 5 8 2 6  
ORX3 1 3 1 2 2 1 1 1 A 4 C 7 1 1 2 2 2 C 5 5 4 2 2  
GR0 1 3 1 2 2 1 1 1 2 6 7 2 1 4 1 2 3 C 5 5 3 2 6  
Xnew 1 3 1 2 2 1 2 2 6 1 1 2 1 5 7 4 1 L 6 H 3 1 2  
Xagr ? ? ? ? ? 1 1 7 A 1 C 2 1 3 2 2 3 D H 3 3 1 5  
Xrac 1 3 1 3 2 1 1 2 3 4 2 2 3 8 2 3 6 2 5 3 8 2 2  
Xrec 1 C 1 1 3 1 3 1 5 1 1 2 1 8 2 3 4 3 5 3 4 2 E  
Xpla ? ? ? ? ? 1 3 7 5 1 J 7 1 5 2 4 1 3 5 3 3 2 5  
Xgra 1 3 1 2 1 1 1 7 M N 1 2 1 3 1 2 1 3 5 3 7 2 5  
PUE 1 C 1 1 5 1 1 1 4 5 1 1 1 3 2 2 5 J 3 1 1 2 5  
GUA ? ? ? ? ? 1 3 2 ? 6 1 1 1 2 1 2 1 3 5 3 2 2 3  
Eum ? ? ? ? ? 3 4 2 6 4 ? 4 4 3 4 5 ? 5 ? 4 3 2 4  
Bar 2 4 2 3 2 2 2 2 2 ? ? 3 2 2 1 ? 1 1 4 3 7 3 4  
Shin 1 C 1 2 2 1 2 3 3 4 ? 1 5 3 5 6 1 1 3 2 3 2 ?  
;  
endblock;
```

```
begin assumptions;  
usertype threepius1=63
```

```
{1=Pep-A, 2=Pep-B, 3=Pep-C, 4=Pep-D, 5=Pep-F, 6=Ck, 7=Icdh, 8=Gpi,  
9=G3pdh,  
10=Sod, 11=Gcdh, 12=Ldh-1, 13=Ldh-2, 14=Aat-1, 15=Aat-2, 16=Mpi,  
17=Mdh-  
1, 18=Mdh-2, 19=Pnp, 20=-Man, 21=Pgm, 22=Acoh-1, 23=Acoh-2}
```

```
1 2 3 4 5 6 7 8 9 A B C D E F G H I J K L M N O P Q  
[a] X 2 2 2 2 2 1 1 1 1 1 3 3 3 3 3 3 3 3 3 3 3 3 2 2 2 2 2  
[b] 2 X 2 2 2 2 1 3 3 3 3 1 1 1 1 3 3 3 3 3 3 3 3 2 2 2 2 4  
[c] 2 2 X 2 2 2 3 1 3 3 3 1 3 3 3 1 1 1 3 3 3 3 2 4 4 4 2  
[d] 2 2 2 X 2 2 3 3 1 3 3 3 1 3 3 1 3 3 1 3 3 1 3 4 2 4 4 2  
[e] 2 2 2 2 X 2 3 3 3 1 3 3 3 1 3 3 1 3 3 1 3 1 3 1 4 4 2 4 4  
[f] 2 2 2 2 2 X 3 3 3 3 1 3 3 3 1 3 3 1 3 3 1 3 1 1 4 4 4 2 4  
[ab] 1 1 3 3 3 3 X 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 4 4 4 4 4 4 4 1 1 1 1 3  
[ac] 1 3 1 3 3 3 2 X 2 2 2 2 2 4 4 4 2 2 2 4 4 4 4 1 3 3 3 1  
[ad] 1 3 3 1 3 3 2 2 X 2 2 4 2 4 4 4 2 4 4 4 2 2 4 3 1 3 3 1  
[ae] 1 3 3 3 1 3 2 2 2 X 2 4 4 2 4 4 2 4 4 2 4 2 4 2 3 3 1 3 3  
[af] 1 3 3 3 3 1 2 2 2 2 X 4 4 4 2 4 4 2 4 2 4 2 2 3 3 3 1 3  
[bc] 3 1 1 3 3 3 2 2 4 4 4 X 2 2 2 2 2 2 2 4 4 4 4 1 3 3 3 3  
[bd] 3 1 3 1 3 3 2 4 2 4 4 2 X 2 2 2 2 4 4 2 2 4 3 1 3 3 3  
[be] 3 1 3 3 1 3 2 4 4 2 4 2 2 X 2 2 4 2 4 2 4 2 2 3 3 1 3 5  
[bf] 3 1 3 3 3 1 2 4 4 4 2 2 2 2 X 4 4 2 4 2 4 2 2 3 3 3 1 5  
[cd] 3 3 1 1 3 3 4 2 2 4 4 2 2 4 4 X 2 2 2 2 4 3 3 5 5 1  
[ce] 3 3 1 3 1 3 4 2 4 2 4 2 4 2 4 2 X 2 2 4 2 3 5 3 5 3  
[cf] 3 3 1 3 3 1 4 2 4 4 2 2 4 4 2 2 2 X 4 2 2 3 5 5 3 3  
[de] 3 3 3 1 1 3 4 4 2 2 4 4 2 2 4 2 2 4 X 2 2 5 3 3 5 3  
[df] 3 3 3 1 3 1 4 4 2 4 2 4 2 4 2 4 2 2 4 2 2 X 2 5 3 5 3  
...
```

[abc]	2	2	2	4	4	4	1	1	3	3	3	1	3	3	3	3	3	5	5	5	X	2	2	2	2				
[abd]	2	2	4	2	4	4	1	3	1	3	3	3	1	3	3	3	3	5	5	3	3	5	2	X	2	2	2		
[abe]	2	2	4	4	2	4	1	3	3	1	3	3	3	1	3	5	3	5	3	5	3	3	2	2	X	2	4		
[abf]	2	2	4	4	2	1	3	3	3	3	3	3	3	1	5	5	3	5	3	5	3	3	2	2	2	X	4		
[acd]	2	4	2	2	4	4	3	1	1	3	3	3	3	5	5	1	3	3	3	3	5	2	2	2	4	4	X		
[ace]	2	4	2	4	2	4	3	1	3	1	3	3	5	3	5	3	1	3	3	5	3	2	4	2	4	2	2		
[acf]	2	4	2	4	4	2	3	1	3	3	1	3	5	5	3	3	3	1	5	3	3	2	4	4	2	2	2		
[ade]	2	4	4	2	2	4	3	3	1	1	3	5	3	3	5	3	3	5	1	3	3	4	2	2	4	2	2		
[adf]	2	4	4	2	4	2	3	3	1	3	1	5	3	5	3	3	5	3	3	1	3	4	2	4	2	2	2		
[aef]	2	4	4	4	2	2	3	3	3	1	1	5	5	3	3	5	3	3	3	3	1	4	4	2	2	2	4		
[bcd]	4	2	2	2	4	4	3	3	3	5	5	1	1	3	3	1	3	3	3	3	3	5	2	2	4	4	2		
[bce]	4	2	2	4	2	4	3	3	5	5	3	5	1	3	1	3	3	1	3	3	5	2	4	2	4	4	4		
[bcf]	4	2	2	4	4	2	3	3	5	5	3	1	3	3	3	3	3	1	5	3	3	2	4	4	2	4	4		
[bde]	4	2	4	2	2	4	3	5	3	3	5	3	1	1	3	3	3	5	1	3	3	4	2	2	4	4	4		
[bdf]	4	2	4	2	4	2	3	5	3	5	3	3	1	3	1	3	5	3	3	1	3	4	2	4	2	4	4		
[bef]	4	2	4	4	2	2	3	5	5	3	3	3	3	1	1	5	3	3	3	3	1	4	4	2	2	6	6		
[cde]	4	4	2	2	2	4	5	3	3	3	5	3	3	3	5	1	1	3	1	3	3	4	4	4	6	2	2		
[cdf]	4	4	2	2	4	2	5	3	3	5	3	3	3	5	3	1	3	1	3	1	3	4	4	6	4	4	2		
[cef]	4	4	2	4	2	2	5	3	5	3	3	3	5	3	3	3	3	1	1	3	3	1	4	6	4	4	4		
[def]	4	4	4	2	2	2	5	5	3	3	3	5	3	3	3	3	3	3	1	1	1	6	4	4	4	4	4		
[abcd]	3	3	3	3	5	5	2	2	2	4	4	2	2	4	4	2	4	4	4	4	4	6	1	1	3	3	1	1	
[abce]	3	3	3	5	3	5	2	2	4	2	4	2	4	2	4	4	2	4	4	4	6	4	1	3	1	3	3	3	
[abcf]	3	3	3	5	5	3	2	2	4	4	2	2	4	4	2	4	4	2	6	4	4	1	3	3	1	3	3	3	
[abde]	3	3	5	3	3	5	2	4	2	2	4	4	2	2	4	4	4	6	2	4	4	3	1	1	3	3	3	3	
[abdf]	3	3	5	3	5	3	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4	6	4	4	4	2	4	3	1	3	1	3	3	
[abef]	3	3	5	5	3	3	2	4	4	2	2	4	4	2	2	6	4	4	4	4	4	2	3	3	1	1	5	5	
[acde]	3	5	3	3	3	5	4	2	2	2	4	4	4	4	6	2	2	4	2	4	2	4	3	3	3	5	1	1	
[acdf]	3	5	3	3	5	3	4	2	2	4	2	4	4	4	6	4	2	4	2	4	2	4	3	3	5	3	1	1	
[acef]	3	5	3	5	3	3	4	2	4	2	2	4	6	4	4	4	4	2	2	4	4	2	3	5	3	3	3	3	
[adef]	3	5	5	3	3	3	4	4	2	2	2	6	4	4	4	4	4	4	4	2	2	2	5	3	3	3	3	3	
[bcde]	5	3	3	3	3	5	4	4	4	4	6	2	2	2	4	2	2	4	2	2	4	4	3	3	3	5	3	3	
[bcdf]	5	3	3	3	5	3	4	4	4	6	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	4	3	3	5	3	3	3	
[bcef]	5	3	3	5	3	3	4	4	6	4	4	2	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	3	5	3	3	5	
[bdef]	5	3	5	3	3	3	4	6	4	4	4	4	2	2	2	4	4	4	4	2	2	2	5	3	3	3	5	5	
[cdef]	5	5	3	3	3	3	6	4	4	4	4	4	4	4	4	2	2	2	2	2	2	2	5	5	5	5	3	3	
[abcde]	4	4	4	4	4	6	3	3	3	3	5	3	3	3	5	3	3	5	3	3	5	5	2	2	2	4	2	2	
[abcdf]	4	4	4	4	6	4	3	3	3	5	3	3	3	5	3	3	5	3	3	5	3	5	2	2	4	2	2	2	
[abcef]	4	4	4	6	4	4	3	3	5	3	3	3	5	3	3	5	3	3	5	5	3	2	4	2	2	2	4	4	
[abdef]	4	4	6	4	4	4	3	5	3	3	3	5	3	3	3	5	5	5	3	3	3	4	2	2	2	2	4	4	
[acdef]	4	6	4	4	4	4	5	3	3	3	3	5	5	5	5	5	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	2	
[bcdef]	6	4	4	4	4	4	5	5	5	5	5	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	
[abcdef]	5	5	5	5	5	5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3

end;

set root=outgroup;
OUTGROUP Eum

Apéndice 111

Matriz de caracteres para datos de DNA mitocondrial

pruebaxenos		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1	Sceloporus1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	C
2	Sceloporus2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	C
3	Gerrhonotus	?	?	?	?	?	?	?	G	C	A	G	G	C	T	C	A	A	T	A	G	T	C	C
4	Shinisaurus	?	?	?	?	?	?	?	G	C	T	G	G	C	T	C	T	A	T	A	G	T	A	C
5	sanmartinensis	?	?	?	?	C	T	C	G	C	C	G	G	A	T	C	A	A	T	A	G	T	C	C
6	newmanorum	?	?	?	?	?	?	?	?	C	C	G	G	A	T	C	A	A	T	A	G	T	C	C
7	rackhami Chiapas	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	T	C	A	A	T	A	G	T	C	C
8	agrenon Guerrero	?	?	?	?	?	?	C	G	C	C	G	G	G	T	C	C	A	T	A	G	T	C	C
9	sp. nov. Queretaro	?	?	?	?	?	?	?	C	C	T	G	G	T	T	C	A	A	T	A	G	T	C	C
10	sp. nov. Juarez 1	?	?	?	?	?	?	?	?	C	C	G	G	A	T	C	A	A	T	G	G	T	C	C
11	rackhami Guatemala	?	?	?	?	?	T	C	G	C	C	G	G	A	T	C	A	A	T	A	G	T	C	C
12	rectocollaris	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	T	C	C	A	T	G	G	T	C	C
13	sp. nov. Juarez 2	?	?	?	?	?	T	T	G	C	T	G	G	A	T	C	G	A	T	G	G	T	C	C
14	rackhami Oaxaca	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	T	C	A	A	T	A	G	T	C	C
15	agrenon Oaxaca	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	C	C	A	T	A	G	T	C	C
16	grandis	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	T	C	A	A	T	G	G	T	C	C
17	sp. nov. Hidalgo	?	?	?	?	?	T	T	G	C	C	G	G	G	T	C	A	A	T	A	G	T	C	C
18	platyceps	?	?	?	?	?	?	?	G	C	T	G	G	G	T	C	A	A	T	A	G	T	C	C

pruebaxenos		3	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69
1	Sceloporus1		G	G	A	G	G	A	T	A	C	G	G	C	A	T	T	A	T	T	C	G	A	A	T
2	Sceloporus2		G	G	G	G	G	C	T	A	C	G	G	C	A	T	T	A	T	A	C	G	A	A	T
3	Gerrhonotus		G	G	C	G	G	A	T	A	C	G	G	A	G	T	A	A	T	T	C	G	A	A	T
4	Shinisaurus		G	G	C	G	G	C	T	A	T	G	G	A	A	T	C	A	T	C	C	G	C	G	T
5	sanmartinensis		G	G	G	G	G	A	T	A	T	G	G	C	A	T	T	C	T	G	C	G	A	G	T
6	newmanorum		G	G	A	G	G	A	T	A	C	G	G	C	A	T	T	C	T	G	C	G	A	A	T
7	rackhami Chiapas		G	G	G	G	G	A	T	A	T	G	G	C	A	T	T	C	T	G	C	G	A	G	T
8	agrenon Guerrero		G	G	C	G	G	A	T	A	T	G	G	C	A	T	C	C	T	T	C	G	A	G	T
9	sp. nov. Queretaro		G	G	A	G	G	A	T	A	C	G	G	C	A	T	T	C	T	A	C	G	A	A	T
10	sp. nov. Juarez 1		G	G	A	G	G	A	T	A	C	G	G	C	A	T	C	C	T	A	C	G	C	G	?
11	rackhami Guatemala		G	G	G	G	G	A	T	A	C	G	G	C	A	T	T	C	T	G	C	G	A	G	T
12	rectocollaris		G	G	A	G	G	A	T	A	C	G	G	C	A	T	C	C	T	C	C	G	A	G	T
13	sp. nov. Juarez 2		G	G	A	G	G	A	T	A	C	G	G	C	A	T	C	C	T	A	C	G	C	G	T
14	rackhami Oaxaca		G	G	G	G	G	A	T	A	T	G	G	C	A	T	T	C	T	G	C	G	G	G	T
15	agrenon Oaxaca		G	G	T	G	G	A	T	A	C	G	G	C	A	T	C	C	T	C	C	G	A	G	T
16	grandis		G	G	G	G	G	A	T	A	C	G	G	C	A	T	C	C	T	G	C	G	C	A	T
17	sp. nov. Hidalgo		G	G	A	G	G	A	T	A	C	G	G	C	A	T	C	C	T	G	C	G	A	A	T
18	platyceps		G	G	A	G	G	T	A	C	G	G	C	A	T	T	C	T	A	C	G	G	A	T	

pruebaxenos		2	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
1	Sceloporus1		T	A	G	C	C	G	C	?	A	T	C	C	T	A	C	T	A	A	A	A	C	T	T
2	Sceloporus2		T	A	G	C	T	G	C	T	A	T	T	C	T	C	T	T	A	A	A	A	C	T	A
3	Gerrhonotus		T	G	G	C	A	G	C	A	A	T	T	C	T	A	T	T	A	A	A	G	C	T	T
4	Shinisaurus		T	A	G	C	A	G	C	G	A	T	T	T	T	A	C	T	A	A	A	A	C	T	T
5	sanmartinensis		T	A	G	C	A	G	C	G	A	T	C	C	T	A	C	T	G	A	A	A	C	T	A
6	newmanorum		T	G	G	C	T	G	C	C	A	T	T	T	T	A	C	T	A	A	A	A	C	T	C
7	rackhami Chiapas		T	A	G	C	G	G	C	G	A	T	C	C	T	A	C	T	G	A	A	A	C	T	A
8	agrenon Guerrero		T	G	G	C	A	G	C	A	A	T	T	T	T	A	C	T	A	A	A	G	C	T	G
9	sp. nov. Queretaro		T	A	G	C	T	G	C	C	A	T	T	T	T	A	T	T	A	A	A	G	C	T	C
10	sp. nov. Juarez 1		T	A	G	C	A	G	C	A	A	T	T	C	T	A	C	T	A	A	A	A	C	T	C
11	rackhami Guatemala		T	A	G	C	G	G	C	G	A	T	C	C	T	A	C	T	G	A	A	A	C	T	A
12	rectocollaris		T	A	G	C	A	G	C	A	A	T	T	C	T	A	C	T	A	A	A	A	C	T	A
13	sp. nov. Juarez 2		T	A	G	C	A	G	C	A	A	T	T	C	T	A	C	T	A	A	A	A	C	T	C
14	rackhami Oaxaca		T	A	G	C	G	G	C	G	A	T	C	C	T	A	C	T	G	A	A	A	C	T	G
15	agrenon Oaxaca		T	A	G	C	A	G	C	G	G	T	T	C	T	A	?	T	A	A	A	A	C	T	T
16	grandis		T	A	G	C	A	G	C	A	A	T	T	C	T	A	C	T	A	A	A	A	C	T	C
17	sp. nov. Hidalgo		T	A	G	C	A	G	C	A	A	T	C	T	T	A	T	T	A	A	A	A	C	T	C
18	platyceps		T	A	G	C	T	G	C	C	A	T	T	T	T	A	C	T	T	A	A	G	C	T	C

pruebaxenos		4	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92
1	Sceloporus1		C	A	C	A	G	T	A	T	T	A	C	T	A	A	G	C	C	C	A	A	T	C	A
2	Sceloporus2		T	A	C	C	A	T	A	G	C	A	C	T	C	A	C	C	C	C	A	C	T	C	A
3	Gerrhonotus		A	T	C	A	A	C	A	A	C	A	C	T	T	A	C	A	C	C	A	C	T	C	A
4	Shinisaurus		A	T	C	A	T	T	A	A	C	T	C	T	T	A	A	C	C	C	C	C	T	T	A
5	sanmartinensis		A	T	C	A	A	T	A	A	T	T	C	T	A	G	G	C	C	C	T	C	T	A	A
6	newmanorum		A	T	C	A	C	T	A	A	T	T	C	T	T	A	G	C	C	C	A	T	T	A	A
7	rackhami Chiapas		A	T	C	A	A	T	A	A	T	T	C	T	A	A	A	C	C	C	T	C	T	A	A
8	agrenon Guerrero		G	T	C	C	A	T	A	A	T	T	C	T	A	G	C	C	C	C	A	C	T	A	A
9	sp. nov. Queretaro		A	T	C	C	A	C	A	A	T	T	C	T	C	C	A	C	C	C	A	C	T	A	T
10	sp. nov. Juarez 1		C	T	C	C	T	T	A	A	T	T	T	T	A	A	A	C	C	C	C	A	?	T	A
11	rackhami Guatemala		A	T	C	A	A	T	A	A	T	T	C	T	A	G	G	C	C	C	C	C	T	A	A
12	rectocollaris		A	T	C	A	T	T	A	G	T	T	C	T	A	A	G	C	C	C	T	T	T	A	A
13	sp. nov. Juarez 2		C	T	C	C	T	T	A	A	T	T	T	T	A	A	A	C	C	C	T	A	T	A	A
14	rackhami Oaxaca		A	T	C	A	A	T	A	A	T	T	C	T	A	G	G	C	C	C	T	C	T	A	A
15	agrenon Oaxaca		A	T	C	C	C	T	A	A	T	T	C	T	G	A	C	C	C	C	C	C	T	A	A
16	grandis		C	T	C	C	T	T	A	A	T	T	T	T	A	A	G	C	C	T	G	T	A	A	C
17	sp. nov. Hidalgo		A	A	C	A	G	C	C	A	T	T	C	T	A	A	G	C	C	C	C	C	T	A	A
18	platyceps		A	T	C	A	C	T	A	A	T	T	C	T	T	A	A	T	C	C	C	C	T	G	A

pruebaxenos		5	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115
1	Sceloporus1		A	T	C	A	T	A	A	A	C	T	A	T	A	C	T	A	C	C	C	A	T	T	T
2	Sceloporus2		C	C	C	A	A	A	A	A	C	T	T	C	A	C	T	A	C	C	C	T	T	T	C
3	Gerrhonotus		C	A	A	A	A	A	C	C	C	T	A	G	C	T	T	A	C	C	C	A	T	T	C
4	Shinisaurus		C	A	C	A	C	A	C	A	T	T	A	T	C	C	T	A	C	C	C	A	T	T	T
5	sanmartinensis		C	A	T	C	T	A	C	A	C	T	A	T	T	T	T	A	C	C	C	G	T	T	C
6	newmanorum		C	A	A	C	G	A	C	A	C	T	T	T	G	C	T	A	C	C	C	A	T	T	T
7	rackhami Chiapas		C	A	T	C	T	A	C	A	C	T	A	T	T	T	T	A	C	C	C	G	T	T	C
8	agrenon Guerrero		C	C	G	C	C	A	C	C	C	T	G	T	C	T	T	A	C	C	C	A	C	T	A
9	sp. nov. Queretaro		C	A	A	C	A	A	C	A	C	T	G	T	A	C	T	A	C	C	C	A	T	T	T
10	sp. nov. Juarez 1		A	C	A	A	C	C	A	C	A	C	A	T	A	C	T	A	C	C	C	G	T	T	T
11	rackhami Guatemala		C	A	T	C	T	A	C	A	C	T	A	T	T	T	T	A	C	C	C	A	T	T	C
12	rectocollaris		C	A	A	C	C	G	C	A	C	T	A	T	T	T	T	A	C	C	C	A	T	T	C
13	sp. nov. Juarez 2		C	A	A	C	C	A	C	A	C	T	A	T	T	C	T	A	C	C	C	G	T	T	T
14	rackhami Oaxaca		C	A	T	C	T	A	C	A	C	T	A	T	T	T	T	A	C	C	C	G	T	T	C
15	agrenon Oaxaca		C	A	A	G	C	A	C	C	C	T	A	T	T	C	T	A	C	C	C	A	T	T	C
16	grandis		A	A	C	C	A	C	A	T	T	A	T	A	T	T	A	C	C	C	G	T	T	T	T
17	sp. nov. Hidalgo		C	A	A	C	C	A	C	A	C	T	A	T	C	A	T	A	C	C	C	C	T	T	C
18	platyceps		C	A	A	C	G	G	C	A	C	T	G	T	G	C	T	A	T	C	C	A	T	T	T

pruebaxenos		6	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138
1	Sceloporus1	A	T	T	A	T	C	C	T	T	G	C	A	C	T	A	T	G	A	G	G	T	A	T	
2	Sceloporus2	A	T	A	A	T	T	C	T	T	G	C	T	C	T	A	T	G	G	G	G	C	A	T	
3	Gerrhonotus	C	T	C	A	T	C	C	T	A	G	C	T	C	T	A	T	G	G	G	G	C	A	T	
4	Shinisaurus	A	T	A	A	C	C	C	T	C	G	C	A	C	T	A	T	G	A	G	G	G	A	T	
5	sanmartinensis	T	T	A	A	T	T	T	T	A	G	C	C	C	T	G	T	G	G	G	G	C	A	T	
6	newmanorum	C	T	A	A	C	C	C	T	G	G	C	C	C	T	A	T	G	A	G	G	C	A	T	
7	rackhami Chiapas	T	T	A	A	T	T	T	T	A	G	C	C	C	T	G	T	G	G	G	G	C	A	T	
8	agrenon Guerrero	T	T	A	A	T	T	C	T	C	G	C	C	C	T	A	T	G	G	G	G	T	A	T	
9	sp. nov. Queretaro	T	T	A	A	T	C	C	T	G	G	C	A	C	T	C	T	G	G	G	G	A	A	T	
10	sp. nov. Juarez 1	T	T	A	A	T	T	C	T	A	G	C	C	C	T	G	T	G	G	G	G	C	A	T	
11	rackhami Guatemala	T	T	A	A	T	T	T	T	A	G	C	C	C	T	G	T	G	G	G	G	C	A	T	
12	rectocollaris	C	T	A	A	T	C	C	T	T	G	C	C	C	T	A	T	G	A	G	G	C	A	T	
13	sp. nov. Juarez 2	T	T	A	A	T	T	T	T	A	G	C	C	C	T	G	T	G	G	G	G	C	A	T	
14	rackhami Oaxaca	T	T	A	A	T	T	T	T	A	G	C	C	C	T	G	T	G	G	G	G	T	A	T	
15	agrenon Oaxaca	C	T	A	A	T	T	C	T	C	G	C	C	T	T	A	T	G	G	G	G	G	A	T	
16	grandis	T	A	A	T	T	C	T	A	G	C	C	C	T	A	T	G	G	G	G	A	A	T	C	
17	sp. nov. Hidalgo	C	T	A	A	C	G	C	T	C	G	C	C	T	T	A	T	G	G	G	G	T	A	T	
18	platyceps	T	T	A	A	C	T	T	T	G	G	C	T	C	T	A	T	G	A	G	G	C	A	T	

pruebaxenos		7	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161
1	Sceloporus1		T	G	T	A	A	T	A	A	C	C	A	G	C	T	C	T	A	T	C	T	G	C	T
2	Sceloporus2		T	G	T	T	A	T	A	A	C	A	A	G	T	T	C	T	A	T	C	T	G	T	A
3	Gerrhonotus		A	C	T	A	A	T	A	G	C	C	A	G	C	T	C	A	A	T	C	T	G	C	C
4	Shinisaurus		T	A	T	T	A	T	A	A	C	C	A	G	C	A	C	A	A	T	C	T	G	C	C
5	sanmartinensis		C	C	T	A	A	T	A	A	C	C	A	G	C	T	C	T	A	T	T	T	G	C	C
6	newmanorum		T	C	T	C	A	T	G	A	C	C	A	G	C	T	C	A	A	T	C	T	G	T	C
7	rackhami Chiapas		C	C	T	A	A	T	A	A	C	C	A	G	C	T	C	T	A	T	T	T	G	C	C
8	agrenon Guerrero		C	C	T	T	A	T	G	A	C	C	A	G	C	T	C	C	A	T	T	T	G	C	C
9	sp. nov. Queretaro		C	A	T	C	A	T	G	A	C	C	A	G	C	T	C	A	A	T	C	T	G	C	C
10	sp. nov. Juarez 1		C	C	T	C	A	T	G	A	C	C	A	G	C	T	C	C	A	T	T	T	G	C	C
11	rackhami Guatemala		C	C	T	A	A	T	A	A	C	C	A	G	C	T	C	T	A	T	T	T	G	C	C
12	rectocollaris		C	C	T	C	A	T	A	G	C	C	A	G	C	T	C	C	A	T	T	T	G	C	C
13	sp. nov. Juarez 2		C	C	T	C	A	T	G	A	C	C	A	G	C	T	C	C	A	T	T	T	G	C	C
14	rackhami Oaxaca		C	C	T	A	A	T	A	A	C	C	A	G	C	T	C	T	A	T	T	T	G	C	C
15	agrenon Oaxaca		C	C	T	T	G	T	G	A	C	C	A	G	C	T	C	A	A	T	T	T	G	C	T
16	grandis		C	T	C	A	T	G	A	C	C	A	G	C	T	C	C	A	T	T	T	G	C	C	T
17	sp. nov. Hidalgo		C	C	T	C	A	T	A	A	C	C	A	G	C	T	C	T	A	T	T	T	G	C	C
18	platyceps		C	C	T	C	A	T	A	A	C	C	A	G	C	T	C	A	A	T	C	T	G	C	C

pruebaxenos		8	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182	183	184
1	Sceloporus1		T	A	C	G	A	C	A	A	A	C	T	G	A	C	C	T	A	A	A	G	T	C	T
2	Sceloporus2		T	A	C	G	A	C	A	A	A	C	A	G	A	C	C	T	A	A	A	A	T	C	A
3	Gerrhonotus		T	A	C	G	A	C	A	A	A	C	A	G	A	T	C	T	A	A	A	A	G	C	A
4	Shinisaurus		T	T	C	G	A	C	G	A	A	A	C	A	G	A	C	C	T	T	A	A	A	T	C
5	sanmartinensis		T	A	C	G	A	C	A	A	A	C	A	G	A	C	C	?	?	?	?	?	?	?	?
6	newmanorum		T	A	C	G	A	C	A	A	A	C	T	G	A	C	C	T	A	A	A	A	G	C	C
7	rackhami Chiapas		T	A	C	G	A	C	A	A	A	C	A	G	A	C	C	T	A	A	A	A	G	C	T
8	agrenon Guerrero		T	A	C	G	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
9	sp. nov. Queretaro		T	A	C	G	G	C	A	G	A	C	A	G	A	T	T	T	A	A	A	G	G	C	C
10	sp. nov. Juarez 1		T	A	C	G	G	C	A	A	A	C	A	G	A	C	C	T	A	A	A	A	G	C	C
11	rackhami Guatemala		T	A	C	G	A	C	A	A	A	C	A	G	A	C	C	T	A	A	A	A	G	C	T
12	rectocollaris		T	A	C	G	A	C	A	A	A	C	A	G	A	C	C	T	A	A	A	A	G	C	C
13	sp. nov. Juarez 2		T	A	C	G	G	C	A	A	A	C	A	G	A	C	C	T	A	A	A	A	G	C	C
14	rackhami Oaxaca		T	A	C	G	A	C	A	A	A	C	A	G	A	C	C	T	A	A	A	A	G	C	T
15	agrenon Oaxaca		T	A	C	G	A	C	A	A	A	C	A	G	A	C	T	T	A	A	A	G	G	C	C
16	grandis		A	C	G	G	C	A	A	A	C	A	G	A	T	C	T	A	A	A	A	G	C	C	C
17	sp. nov. Hidalgo		T	A	C	G	G	C	A	A	A	C	A	G	A	C	C	T	G	A	A	A	G	C	C
18	platyceps		T	A	C	G	A	C	A	G	A	C	A	G	A	C	C	T	?	?	?	?	G	C	C

pruebaxenos		9	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200	201	202	203	204	205	206	207
1	Sceloporus1		T	T	A	A	T	C	G	C	T	T	A	T	?	C	T	T	C	A	G	T	A	A	G
2	Sceloporus2		C	T	C	A	T	T	G	C	C	T	A	T	T	C	A	T	C	G	G	T	C	A	G
3	Gerrhonotus		A	T	A	A	T	T	G	C	C	T	A	C	T	C	T	T	C	C	G	T	A	A	G
4	Shinisaurus		C	T	T	A	A	T	C	G	C	C	T	A	C	T	C	C	T	C	T	G	T	A	G
5	sanmartinensis		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
6	newmanorum		A	T	A	A	T	C	G	C	C	T	A	C	T	C	T	T	C	A	A	T	C	A	G
7	rackhami Chiapas		A	T	A	A	T	C	G	C	C	T	A	C	T	C	A	T	C	A	G	T	T	A	G
8	agrenon Guerrero		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
9	sp. nov. Queretaro		A	T	A	A	T	C	G	C	C	T	A	C	T	C	A	T	C	A	G	T	C	A	G
10	sp. nov. Juarez 1		C	T	A	A	T	C	G	C	T	T	A	C	T	C	C	T	C	C	G	T	T	A	G
11	rackhami Guatemala		A	T	A	A	T	C	G	C	C	T	A	C	T	C	A	T	C	A	G	T	T	A	G
12	rectocollaris		C	T	A	A	T	C	G	C	C	T	A	C	T	C	A	T	C	A	G	T	C	A	G
13	sp. nov. Juarez 2		C	T	A	A	T	C	G	C	T	T	A	C	T	C	C	T	C	C	G	T	T	A	G
14	rackhami Oaxaca		A	T	A	A	T	C	G	C	C	T	A	C	T	C	A	T	C	A	G	T	T	A	G
15	agrenon Oaxaca		C	T	A	A	T	C	G	C	C	T	A	C	T	C	A	T	C	A	G	T	T	A	G
16	grandis		T	A	A	T	C	G	C	T	T	A	C	T	C	C	T	C	C	A	T	T	A	G	C
17	sp. nov. Hidalgo		A	T	A	A	T	C	G	C	C	T	A	C	T	C	A	T	C	C	A	T	T	A	G
18	platyceps		A	T	A	A	T	C	G	C	C	T	A	C	T	C	A	T	C	A	G	T	A	A	G

