



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Taxonomía integrativa para delimitar especies
dentro del eslizón rojo, *Scincella assata*
(Squamata: Scincidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Antonio Esaú Valdenegro Brito

Codirectores: Dr. Uri Omar García Vázquez
Dr. Anibal Helios Díaz de la Vega Pérez

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2021



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Taxonomía integrativa para delimitar especies
dentro del eslizón rojo, *Scincella assata*
(Squamata: Scincidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Antonio Esaú Valdenegro Brito

Comité Tutorial

Codirectores: Dr. Uri Omar García Vázquez,
Dr. Anibal Helios Díaz de la Vega Pérez
Tutores: Dra. Itzel Arias del Razo,
Dr. Andrés Ramírez Ponce

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2021

FINANCIAMIENTO

- El trabajo de tesis se realizó en el Laboratorio de Sistemática Molecular, Laboratorio 9, 2do piso, Unidad Multidisciplinaria de Investigación Experimental Zaragoza (UMIEZ), Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México y en el Laboratorio de Ecofisiología y Diversidad de Reptiles y Anfibios, Centro Tlaxcala Biología de la Conducta (CTBC), Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Los recursos para la elaboración de este trabajo provinieron de los fondos de los proyectos:

- Proyecto PAPIIT IN-216619, otorgado por la Dirección General de Apoyo al Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México a Uri Omar García Vázquez.
- Proyecto CONACYT A1-S-37838, otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a Uri Omar García Vázquez.
- Proyecto de Cátedras CONACYT 883. Aproximación ecofisiológica para la conservación del Parque Nacional La Malinche, otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a Anibal H. Díaz de la Vega Pérez.
- Beca de investigación “Theodore Roosevelt Memorial Fund” otorgado por Richard Gilder Graduate School, American Museum Natural of History (AMNH) a Antonio Esaú Valdenegro Brito.
- Beca nacional de maestría CONACYT 962599, otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a Antonio Esaú Valdenegro Brito.

La Maestría en Ciencias Biológicas está registrada en el Programa para el Fortalecimiento del Posgrado Nacional. Padrón Nacional de Posgrado (PNP).



**COORDINACIÓN POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E**

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Antonio Esaú Valdenegro Brito** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: **“Taxonomía integrativa para delimitar especies dentro del eslizón rojo *Scincella assata*, (Squamata Scincidae)”**.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., DICIEMBRE 11 DE 2020

DR. ITZEL ARIAS DEL RAZO

DR. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ

DR. ALEJANDRO VALDEZ
MONDRAGÓN

DR. URI OMAR GARCÍA VÁZQUEZ

DR. MANUEL FERIA ORTIZ





Ciudad de México a 14 de enero de 2021

Comité Académico

Posgrado en Ciencias Biológicas.
Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Por medio de la presente hago constar que la tesis del alumno Antonio Esaú Valdenegro Brito con nombre: "Taxonomía integrativa para delimitar especies dentro del eslizón rojo, *Scincella assata* (Squamata: Scincidae)" fue revisada con el programa Turnitin para detectar similitud con textos previamente publicados. Después del análisis de similitud se detectó 0% de coincidencias.

Sin más por el momento, agradezco a usted su atención.

Atentamente

Por mi raza Hablará el Espíritu

Dr. Uri Omar García Vázquez
Profesor de Carrera Titular "A" de Tiempo Completo

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT por la beca de posgrado (962599) otorgada durante la realización de este trabajo. A Richard Gilder Graduate School, American Museum Natural of History (AMNH) por la beca de investigación “Theodore Roosevelt Memorial Fund” otorgada para realizar parte del trabajo de campo.

Agradezco a mis codirectores, Dr. Uri Omar García Vázquez y Dr. Anibal Helios Díaz de la Vega Pérez, y a mi Comité Tutor, integrado por el Dr. Andrés Ramírez Ponce y la Dra. Itzel Arias del Razo por los comentarios, aportes y orientación brindados durante la realización de este trabajo.

Agradezco a mi jurado, Dr. Uri Omar García Vázquez, Dr. Anibal Helios Díaz de la Vega Pérez, Dra. Itzel Arias del Razo, Dr. Alejandro Valdez Mondragón y Dr. Manuel Feria Ortiz por la revisión, los comentarios y aportes realizados a este trabajo.

A Daniel Lara y todos los compañeros del laboratorio por las revisiones y comentarios constructivos a este trabajo.

Un agradecimiento a Jonathan A. Campbell y Eric N. Smith (University Texas or Arlington), Gunter Köhler (Forschungsinstitut und Natur-Mueum Senckenberg), Cristopher Raxworthy (American Museum of Natural History), Craigt Moritz y David B. Wake (University of California Museum of Vertebrate), Eunice E. Echeverría y Raquel Alvarado Larios (Museo de Historia Natural de El Salvador), Adrián Nieto y Edmundo Pérez (Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM) y Manuel Feria (Museo de Zoología, Facultad de estudios superiores Zaragoza, UNAM). Por haberme permitido revisar los ejemplares de las colecciones a su cargo.

Agradezco a Daniel Lara Tufiño, Raquel Hernández Austria y Ricardo Palacios Aguilar por las muestras de tejido y fotografías facilitadas.

A Jonathan A. Campbell, Enrique Vázquez Arrollo y Gabriela Escobedo por facilitarme y permitirme usar sus fotografías.

Agradezco a Uri García, Néstor Herrera, Rodrigo Gabriel Martínez, Uriel García, Aarón Vite, Gabriela Escobedo, Juan Carlos Sánchez, Diego García, Romina Cervantes y Jorge Villagómez por el apoyo brindado en el trabajo de campo.

A Néstor Herrera por el buen recibimiento, hospitalidad y apoyo brindado en El Salvador. Y a Maria Luisa Reina y Rhina Rehmman por el apoyo.

Agradezco a Romina Cervantes, Rodrigo Gabriel Martínez, Uriel García, Juan Carlos Sánchez, Jorge Villagómez, Aarón Vite, Lesly Barragán, Gabriela Escobedo, Andrés Perea, Norberto Leal, Daniel Lara y Uri García por apoyar de manera directa o indirectamente en el trabajo de laboratorio.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco infinitamente y de manera especial al Dr. Uri O. García Vázquez por permitirme nuevamente ser parte del laboratorio, por seguir con las enseñanzas, orientación, mucha paciencia, por compartir todos sus conocimientos tanto en campo como en el laboratorio y hacerme crecer, además del apoyo y brindarme su amistad.

A los “herpetólogos sens...” Romina y Diego, ya muchos años de amistad y que mejor que trabajar juntos en este campo, por todos los buenos momentos dentro y fuera de lo académico.

A los “chamucos” Diego y Charly, por que “ahí están mis quince..”, y “según el GPS ya casi llegamos...” excelentes herpetólogos y un placer tenerlos como amigos.

A mis buenos (y ya viejos jaja) amigos de la FES-Z, Jessica, Eli, Yael, Fany, Ricardo, Romina, Diego y Alan por su amistad y buenos momentos. Y también a muy buenos amigos que conocí en el CTBC en Tlaxcala, Jocelyn y Mario, por los pocos, pero buenos momentos.

Agradezco a Gabo y Uriel por su muy buena amistad y enseñanzas. Andrés, Jorch, Gaby, son geniales, y a todos los compañeros del Lab. (Norberto, Carlos, Isabel, Max, Mabel, Lesly, Paulina, Laura, Oyuki) por los momentos tan agradables en el laboratorio y en las salidas a campo.

A Dani y Raque, por su hospitalidad y sobre todo muy buen trato en cada una de las salidas a campo, por el apoyo, las enseñanzas y sobre todo su amistad incondicional que me han brindado, y por todos aquellos muy buenos momentos en esas salidas tan largas a herpear.

Un agradecimiento a Doña Marisol, Don José, Abril y Diego por la hospitalidad y recibirme en su hogar durante los dos años de la maestría en Tlaxcala.

Especial e infinitamente a mi familia, mis padres Marco A. Valdenegro y Guadalupe Brito, a mis hermanos Gis, Néstor y Rodrigo y a mi compañera de vida Diana Stephany por el apoyo, confianza, paciencia y amor recibido incondicionalmente que sin el no hubiera llegado hasta aquí y lograr estas metas, los amo. A mi abuela Cándida Flores y a mis sobrinos, tíos y primos por el apoyo incondicional.

RESUMEN

Se planteó una hipótesis de límites de especie en *Scincella assata* con base en evidencia morfológica y evidencia molecular. Se revisaron caracteres merísticos cualitativos y morfométricos de 222 ejemplares de *S. assata* y otras especies que conforman el grupo lygosoma del género *Scincella*. Las hipótesis de las relaciones filogenéticas en *S. assata* se obtuvieron mediante dos análisis filogenéticos, uno de Máxima Verosimilitud (ML) y un análisis de Inferencia Bayesiana (IB) para los cuales se utilizaron secuencias mitocondriales del gen NADH deshidrogenasa 1 (ND1) y tRNAs asociados. Finalmente se evaluaron los límites de especie en *S. assata* con tres métodos de delimitación molecular de especies (WP, GMYC y PTP) y morfología. Existen diferencias morfológicas que permiten distinguir cinco entidades dentro de *S. assata*. Por su parte, las hipótesis filogenéticas son congruentes con los resultados de estudios previos, ya que no se recupera la monofilia de *Scincella assata*, y *Scincella cherriei* aparece como grupo hermano, por su parte los métodos de límites de especies sugieren que dentro de *S. assata* existen desde cinco hasta 17 especies potenciales. A pesar de ser un grupo poco variable morfológicamente, la revisión exhaustiva de los caracteres aportó evidencia importante para reconocer diferentes entidades, los cuales son congruentes a los clados obtenidos en los análisis filogenéticos. Finalmente, los análisis de límites de especie no se observa congruencia total en el número de especies propuestas, sin embargo, todos los métodos concuerdan en sugerir que *Scincella assata* se conforma por un mayor número de taxones que los reconocidos actualmente. Bajo un enfoque integrador de los resultados, la hipótesis de límites de especies de *Scincella assata* presenta mayor robustez ya que cada conjunto de datos utilizados aporta evidencias de diferentes fuentes, es comparable y complementario, además de que se consideraron aspectos de historia natural y conocimiento de la especie. Por lo que en este estudio se sugiere la presencia de cinco linajes evolutivos independientes dentro del complejo *S. assata*: *Scincella* sp. OAX-CHIS, *Scincella* sp. GRO-OAX y *Scincella* sp. SMS que representan linajes no descritos, además de las subespecies *S. a. assata* y *S. a. taylori* que se elevan a nivel de especie. Finalmente, en este estudio se realizó la caracterización de tres nuevas especies de *Scincella* y una redescrición de *S. assata* y *S. taylori*, elevando de categoría taxonómica a nivel de especie, además se describe la variación morfológica y se muestra la distribución geográfica de cada una de ellas.

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| 1.- INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| 1.1.- Marcadores moleculares..... | 1 |
| 1.2.- Concepto de especie..... | 2 |
| 1.3.- Límites de especie..... | 3 |
| 1.4.- Taxonomía integradora..... | 5 |
| 1.5.- El género <i>Scincella</i> | 6 |
| 1.6.- <i>Scincella assata</i> | 8 |
| 2.- JUSTIFICACIÓN..... | 10 |
| 3.- HIPÓTESIS..... | 10 |
| 4.- OBJETIVOS..... | 10 |
| 4.1.- Objetivo general..... | 10 |
| 4.2.- Objetivos particulares..... | 10 |
| 5.- METODOLOGÍA..... | 11 |
| 5.1.- Muestreo de taxones..... | 11 |
| 5.1.1.- Trabajo de campo..... | 11 |
| 5.1.2.- Muestreo molecular..... | 12 |
| 5.1.3.- Muestreo morfológico..... | 13 |
| 5.2.- Morfología..... | 14 |
| 5.2.1.- Caracteres morfológicos..... | 14 |
| 5.2.2.- Análisis de Componentes Principales (ACP)..... | 14 |
| 5.2.3.- Análisis de Funciones Discriminantes (AFD)..... | 14 |
| 5.3.- Caracteres moleculares..... | 15 |
| 5.3.1.- Generación de secuencias..... | 15 |
| 5.3.2.- Análisis filogenéticos..... | 16 |
| 5.4.- Métodos moleculares de delimitación de especies..... | 17 |
| 5.4.1.- Delimitación mediante WP..... | 17 |
| 5.4.2.- Delimitación mediante GMYC..... | 17 |
| 5.4.3.- Delimitación mediante PTP..... | 18 |
| 5.5.- Árbol de especies..... | 18 |
| 5.6.- Marco integrador y reconocimiento de especies..... | 19 |
| 6.- RESULTADOS..... | 20 |
| 6.1.- Morfología..... | 20 |

| | |
|---|----|
| 6.1.1.- Caracteres merísticos y cualitativos | 20 |
| 6.1.2.- Caracteres merísticos y morfométricos | 25 |
| 6.2.- Análisis filogenéticos | 26 |
| 6.3.- Delimitación de especies | 31 |
| 6.3.1.- Wiens y Penkrot (WP)..... | 31 |
| 6.3.2.- General Mixed Yule Coalescent (GMYC)..... | 32 |
| 6.3.3.- Poisson tree processes (PTP) | 33 |
| 6.4- Árbol de especies | 35 |
| 6.5.- Resumen taxonómico | 36 |
| 7.- DISCUSIÓN..... | 37 |
| 7.1.- Morfología de <i>S. assata</i> | 37 |
| 7.2.- Sistemática de <i>S. assata</i> | 39 |
| 7.3.- Límites de especie en <i>S. assata</i> | 40 |
| 8.- CONCLUSIONES | 43 |
| 9.- SISTEMÁTICA DEL COMPLEJO <i>SCINCELLA ASSATA</i> Y CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS | 44 |
| 9.1.- Caracterización de las especies propuestas:..... | 44 |
| 9.1.1.- <i>Scincella assata</i> (Cope 1864) stat. nov. | 44 |
| 9.1.2.- <i>Scincella taylori</i> (Oliver 1937) stat. nov. | 48 |
| 9.1.3.- <i>Scincella</i> sp. nov. (GRO-OAX)..... | 50 |
| 9.1.4.- <i>Scincella</i> sp. nov. (OAX-CHIS)..... | 53 |
| 9.1.5.- <i>Scincella</i> sp. nov. (SMS) | 56 |
| 10.- PERSPECTIVAS..... | 59 |
| 11.- REFERENCIAS | 60 |
| 12.- APÉNDICES | 73 |
| 12.2.- Apéndice I. Taxones correspondientes a las secuencias de <i>Scincella</i> incluidos en los análisis filogenéticos. | 73 |
| 12.2.- Apéndice II. Material examinado morfológicamente | 74 |
| 12.3.- Apéndice III. Caracteres examinados en este estudio | 77 |

1.- INTRODUCCIÓN

La taxonomía, de acuerdo con Mayr (1953) es la disciplina científica que lleva por objetivo el clasificar, nombrar y describir a los organismos. Por su parte la sistemática es la ciencia encargada de estudiar la biodiversidad a partir de sistemas de clasificación, que son el resultado del estudio de similitudes entre los organismos y la interpretación de sus relaciones genealógicas (Mishler y De luna 1997; Goyenechea 2007). Dentro de la historia de la sistemática se han desarrollado diversos métodos de clasificación, de los que destacan la taxonomía evolucionista, taxonomía fenética y la cladística o sistemática filogenética (Morrone 2000). Con el surgimiento del concepto de monofilia como fundamento de la sistemática filogenética, se considera actualmente a esta escuela de clasificación como el paradigma actual de la taxonomía, y se ha posicionado como el único método para realizar reconstrucciones filogenéticas de grupos biológicos (Contreras-Ramos y Goyenechea 2007). El objetivo principal de una filogenia es proponer una hipótesis que muestre la historia evolutiva del grupo taxonómico en estudio, adicionalmente constituyen la base de la clasificación, ya que ayudan a reconocer los límites de cada grupo taxonómico, e incluso en el descubrimiento de nuevas especies (Morrone 2000; Peña 2011).

En particular, la sistemática molecular surge a inicios de los años setenta con el uso de datos moleculares (proteínas) para inferir filogenias, ya que anteriormente se utilizaban únicamente datos morfológicos (Carranza 2002). Actualmente con las nuevas técnicas de secuenciación de DNA se ha acelerado la exploración de la biodiversidad mundial mediante la secuenciación masiva de los genes en los organismos, en el campo de la herpetología cada vez es más común la utilización de datos genómicos para inferir hipótesis filogenéticas (Talavera y cols. 2013; Nieto-Montes de Oca y cols. 2017; Sturaro y cols. 2018).

1.1.- Marcadores moleculares

Los marcadores moleculares son esenciales en cualquier proyecto de sistemática molecular además son una herramienta necesaria en otros campos de la biología (Rentarúa 2007; Kling y cols. 2018). Existen diversos tipos de marcadores moleculares, como son el DNA mitocondrial (mtDNA), DNA nuclear (nDNA), DNA ribosomal (rDNA), isoenzimas y aloenzimas, microsatélites y minisatélites, polimorfismos de DNA amplificados al azar

(RAPDs), secuencias repetidas intersimples (ISSRs) entre otros, y se pueden diferenciar de acuerdo con el origen, si es nuclear o mitocondrial y si son o no codificantes para proteínas (Carranza 2002; Rentaría 2007). Los marcadores varían en su capacidad de detectar diferencias entre los organismos, costos, facilidad de aplicación y capacidad (evaluar un solo locus o diferentes loci simultáneamente) (Simpson 1997; Carranza 2002; Rentaría 2007; Vázquez-Domínguez y cols. 2009).

Los marcadores moleculares más utilizados para inferir filogenias en animales son el mtDNA y el nDNA, y la elección de uno u otro incluso la utilización de ambos depende del objetivo del estudio (Carranza 2002; Rentaría 2007). El mtDNA se encuentra en las mitocondrias de las células eucariotas, y es especialmente importante para trazar historias filogeográficas y de estructura genética poblacional, esto debido a características como una tasa de mutación elevada, es uniparental y por lo tanto no hay recombinación genética (Carranza 2002). Por otra parte, el nDNA se encuentra empaquetado en los cromosomas y es de mayor tamaño que el mitocondrial, es diploide y en gran parte no codificante; en los vertebrados la tasa de evolución del genoma nuclear no codificante es más elevada que los codificantes (Rentaría 2007). En general, el uso exclusivo de un solo marcador molecular puede resultar arriesgado, debido a que este puede estar ligado a fenómenos genéticos como retención de polimorfismos ancestrales, introgresión, separación incompleta de linajes o transferencia horizontal de genes, por ello realizar un análisis filogenético por separado y combinando diferentes marcadores moleculares ayuda a detectar esos problemas (Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez 2009).

1.2.- Concepto de especie

La identificación de las especies es fundamental en Biología y se han propuesto diversos conceptos de especie que históricamente fueron objeto de debate, actualmente la elección de uno u otro suele depender del criterio del autor, con base en la pregunta que desea contestar (Templeton 1989). Existe cierta incompatibilidad entre los diferentes conceptos de especie, por lo que De Queiroz (2007) propone un concepto unificado en el que conserva un elemento en común y elimina los conflictos, la única propiedad a tomar en cuenta es que son linajes de metapoblaciones que evolucionan por separado, y elimina de la conceptualización todas las propiedades que eran consideradas necesarias para cada concepto y que crearon

incompatibilidad. Es decir, los linajes no deben ser diagnosticables, distinguibles fenéticamente, monofiléticos, aislados en la reproducción, ecológicamente divergentes o cualquier otra propiedad para ser considerados especies, únicamente deben evolucionar independientemente. Las propiedades que ya no se consideran dentro de la conceptualización representan los criterios operacionales para evaluar la separación de los linajes, ya que son propiedades (evidencias) que fueron adquiriendo en el proceso de especiación y esta aplicación es la base de la taxonomía integrativa (De Queiroz 2007; Padial y De la Riva 2010).

1.3.- Límites de especie

La delimitación de especies es el proceso en el que se reconocen los límites entre especies al respaldar o rechazar una hipótesis y como consecuencia en ciertos casos se descubren nuevos taxones, además es de importancia crítica en diversas áreas en la biología, como en la conservación, para designación de especies en peligro de extinción, en epidemiología para detectar nuevos patógenos, en biología evolutiva para inferir hipótesis acerca de los patrones de diversificación, entre otros (De Queiroz 2007; Wiens 2007; Yang y Rannala 2010).

Tradicionalmente el reconocimiento de las especies se realiza por medio de las diferencias morfológicas encontradas, sin embargo, la divergencia genética puede no estar acompañada de diferenciación morfológica, lo cual puede ocurrir cuando los eventos de especiación son recientes o cuando existe evolución convergente, es decir cuando los caracteres morfológicos están bajo presión selectiva similar (Yang y Rannala 2010; Pavón-Vázquez y cols. 2018). Cuando dos especies son morfológicamente similares (especies crípticas) se han empleado diferentes criterios para evaluar los límites entre las especies (Wiens 2007; Padial y cols. 2010; Miralles y Vences 2013; Pavón-Vázquez y cols. 2018). Actualmente, se han desarrollado nuevos métodos moleculares para las delimitaciones de especies, entre los que destacan Bayes Factor Delimitation (BFD), Bayesian Phylogenetics and Phylogeography (BPP), General Mixed Yule Coalescent (GMYC), Poisson Tree Process (PTP), Wiens y Penkrot (WP) entre otros, los cuales han mostrado ser eficientes y pueden ser comparables entre si y con otras fuentes de evidencia (Wiens y Penkrot 2002; Pons y cols. 2006; Brower 2006; Hickerson y cols. 2006; Meier y cols. 2006; Wiens 2007; Zhang y cols. 2013; Grummer y cols. 2014).

Wiens y Penkrot (2002) propusieron el método WP para delimitar especies que se basa en un árbol filogenético de mtDNA y la procedencia geográfica de los ejemplares, este método considera un grupo de interés el cual se denomina “especie focal”. El método de WP reconoce especies con base en la ausencia o presencia de flujo génico y la concordancia geográfica. Para ello, se toman en cuenta las poblaciones de la especie de interés (especie focal) y las que están estrechamente relacionadas, y esta puede ser exclusiva (monofilética) o no. Si los haplotipos de la especie focal son exclusivos, la presencia de múltiples especies es sugerida por linajes basales exclusivos que son concordantes con la geografía. Sin embargo, la especie focal puede representar una sola especie si existe flujo génico entre los linajes basales, es decir cuando los haplotipos de una misma localidad aparecen en diferentes linajes basales o no existe congruencia de los haplotipos y la geografía (Wiens y Penkrot 2002).

Por otra parte, existen otros métodos, como los que se basan en la teoría de la coalescencia, la cual es un modelo que busca en la historia genealógica de los linajes hasta encontrar el punto en que coalescen hacia el ancestro común más reciente (ACMR); estos se dividen en métodos de descubrimiento y de validación y se diferencian en si requieren o no una hipótesis *a priori*. Entre los métodos de descubrimiento destacan el de General Mixed Yule Coalescent (GMYC) (Pons y cols. 2006) y Poisson Tree Processes (PTP) (Zhang y cols. 2013) y son recomendados para filogenias de un solo locus (Talavera y cols. 2013; Zhang y cols. 2013). El método GMYC toma un árbol filogenético construido a partir de mtDNA y supone que los puntos de ramificación del árbol corresponden a uno de dos eventos: 1) eventos de divergencia entre taxones a nivel de especie determinado por un proceso Yule, el cual es un modelo estocástico que no considera la extinción (Aldous 2001), o 2) eventos coalescentes entre linajes muestreados dentro de las especies, determinado por la coalescencia (Reid y Carstens 2012). En este método se recomienda incluir en el análisis al menos cinco especies externas estrechamente relacionadas al grupo de interés para que el proceso de Yule esté bien representado (Talavera y cols. 2013). Por su parte el método PTP en lugar del tiempo, considera las sustituciones de las ramas de un árbol, el modelo supone que cada sustitución tiene una pequeña probabilidad de generar un evento de especiación, por lo tanto se espera una diferencia significativa en el número de sustituciones entre especies (mayor) que dentro de las especies (menor), posteriormente, el modelo busca puntos de

transición entre los patrones de ramificación, el cual permite detectar especies moleculares que pueden utilizarse como evidencia potencial dentro de un marco de taxonomía integradora (Zhang y cols. 2013; Le Ru y cols. 2014).

1.4.- Taxonomía integradora

Con el surgimiento de nuevas tecnologías y la dificultad para diferenciar entre especies con morfología similar, se han comenzado a utilizar nuevas fuentes de evidencia, que representan las bases de la taxonomía integradora. DeSalle y cols. (2005) denominan "círculo taxonómico" a un diagrama que simplifica el trabajo y los problemas que enfrentan los taxónomos, el cual es una representación de la taxonomía moderna. El círculo taxonómico se compone de diferentes puntos o salidas donde el taxónomo busca la salida, estos puntos se refieren a los diferentes conjuntos de datos o evidencias como son: ecológicos, geográficos, etológicos, morfológicos o genéticos, que proporcionan evidencia que permiten la distinción entre entidades (Dayrat 2005; DeSalle y cols. 2005; Padial y cols. 2010) (Fig. 1). Actualmente ha quedado demostrado que es necesario un enfoque integrador dentro de la taxonomía debido a que la biología de las especies es compleja, por lo que las delimitaciones de especies deben realizarse desde diferentes perspectivas, comparables y complementarias (Dayrat 2005). Una hipótesis de delimitación de especies sólida debe basarse en múltiples y confiables fuentes de evidencia como la morfología, los caracteres moleculares y la ecología entre otros (Dayrat 2005; Raxworthy y cols. 2007; Padial y cols. 2010; Rivera y cols. 2011; Chesters y cols 2012; Pavón-Vázquez y cols. 2018; Valdez-Mondragón y cols. 2019; Carbajal-Márquez y cols. 2020). La taxonomía integradora recopila evidencia de diferentes fuentes para apoyar la hipótesis. Si varios tipos de rasgos y métodos respaldan la distinción entre linajes, entonces se espera que la taxonomía que la acompaña sea sólida (Pavón-Vázquez y cols. 2018).

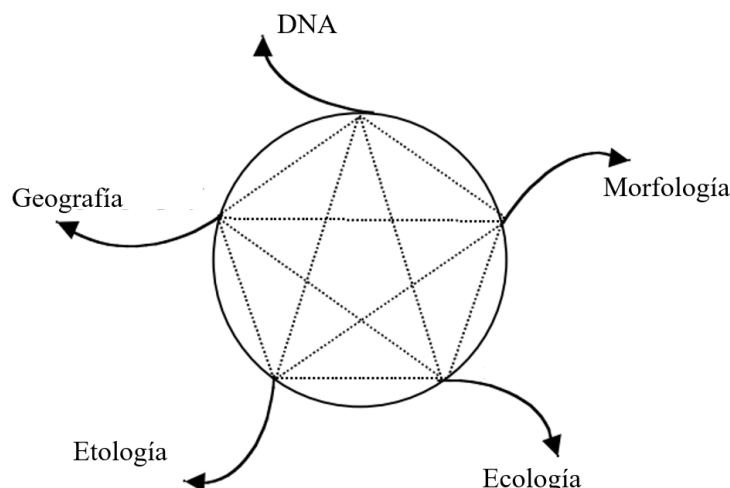


Figura 1. Círculo taxonómico, las líneas punteadas en el interior del círculo indican rutas experimentales que se pueden tomar en un esfuerzo taxonómico para lograr la corroboración de hipótesis taxonómicas. Las flechas representan las salidas, la única forma de delinear un nuevo taxón es saliendo del círculo. Tomado y modificado de DeSalle y cols. (2005).

1.5.- El género *Scincella*

Dentro de la familia Scincidae Gray 1825 se encuentran las lagartijas del género *Scincella* Mittleman 1950, que se caracterizan por ser lagartijas de tamaño pequeño, la longitud hocico-cloaca (LHC) media oscila entre los 45 mm y 60 mm; presentan un disco traslúcido en el parpado; no presentan escamas supranasales, tienen cuatro supraoculares, de seis a siete supra e infralabiales; el cuerpo tiende a ser redondo y alargado; extremidades cortas o ausentes; con una franja lateral oscura que inicia en el hocico, cruza el ojo, la apertura timpánica y se extiende a lo largo de la región lateral del cuerpo, en donde en ciertas especies se desvanece y se convierte en una serie de manchas oscuras y en otras la franja permanece continua (García-Vázquez y Feria-Ortiz 2006).

Históricamente las especies del género *Scincella* al igual que otros miembros de la familia Scincidae ha presentado diversos problemas en cuanto a su clasificación taxonómica, debido a que es un grupo poco variable morfológicamente (García-Vázquez 2012). La composición actual del género *Scincella* es cuestionable y ha generado confusión respecto al número de especies que se distribuyen en el continente americano, Linkem y cols. (2011) refieren diez especies en Norte y Centroamerica, Neang y cols. (2018) reporta cinco especies para Norteamerica, y en el estudio más reciente Nguyen y cols. (2019) hace referencia a nueve especies presentes en Norte y Centroamérica. Sin embargo, Linkem y cols. (2011),

Neang y cols. (2018) y Nguyen y cols. (2019) no consideran la relegación taxonómica a nivel de subespecie de *Scincella forbesorum* (Taylor 1937) dentro de *S. gemmingeri* (Cope 1864) y de *S. caudaequeinae* (Smith 1951) dentro de *S. silvicola* (Taylor 1937) y como consecuencia se consideran más especies de las que realmente existen (Smith 1951; Darling y Smith 1954). Adicionalmente, Nguyen y cols. (2019) no consideran a *Scincella rara* (Myers y Donnelly 1991) (descrita para Panamá) posiblemente a una confusión, ya que en 1991 Myers y Donnelly describen a *Sphenomorphus rarus* en el norte de Panamá y años más tarde Darevsky y Orlov (1997) descubren una nueva especie en el sur de Vietnam denominándola como *Paralipinia rara*, por lo que con base en los arreglos taxonómicos posteriores de Greer y Shea (2003) y Linkem y cols. (2011) actualmente ambas especies se incluyen dentro del género *Scincella* como *Scincella rara* lo que representa un problema taxonómico debido a que dos taxones comparten el mismo nombre.

Con base en lo anterior, el género *Scincella* se conforma por 34 especies, de las cuales 26 se distribuyen en Asia y ocho en América (Myers y Donnelly 1991; Linkem y cols. 2011; Nguyen y cols. 2019). En América, el género *Scincella* se dividió en dos grupos de acuerdo con la forma de la escama frontoparietal (Stuart 1940). El grupo Oligosoma presenta la escama frontoparietal dividida e incluye cuatro especies, *S. gemmingeri* con dos subespecies: *S. g. gemmingeri* y *S. g. forbesorum* (Smith 1951), *S. lateralis* (Say 1822), *S. kikaapoa* García-Vázquez, Canseco-Márquez y Nieto-Montes de Oca 2010 y *S. silvicola* con dos subespecies: *S. s. silvicola* y *S. s. caudaequeinae* (Darling y Smith 1954). Las especies de este grupo se restringen a EUA y México en toda la vertiente del Golfo de México, desde el sureste de Estados Unidos hasta la parte norte del estado de Tabasco, en el sureste de Oaxaca, y en la región central de Chiapas (García-Vázquez y Feria-Ortiz 2006; García-Vázquez y Mendoza-Hernandez 2007; Luna-Reyes y cols. 2007; García-Vázquez y cols. 2010; García-Vázquez 2012). Por otra parte, el grupo Lygosoma es reconocible por una única escama frontoparietal, y está conformado por cuatro especies: *S. assata* (Cope 1864) con dos subespecies: *S. a. assata* y *S. a. taylori* (Oliver 1937), *S. cherriei* (Cope 1893) con tres subespecies: *S. c. cherriei*, *S. c. ixbaac* (Stuart 1940) y *S. c. stuarti* (Smith 1941), *S. incerta* (Stuart 1940) y *S. rara*. Las especies de este grupo presentan distribución restringida al centro de México en las vertientes pacífica y atlántica hasta Centroamérica al norte de Panamá

(Nelson y Nickerson 1966; Myers y Donnelly 1991; Köhler y cols. 2006; Valdenegro-Brito y cols. 2016; 2018; McCranie 2018; Valdenegro-Brito y cols. 2020).

1.6.- *Scincella assata*

Scincella assata es una lagartija pequeña con una LHC promedio de 53 mm, de cuerpo cilíndrico y extremidades cortas. La coloración del dorso es café claro, con una línea oscura a ambos lados del cuerpo, el vientre es de color claro, y presenta tonos rojizos en la cola (García y Ceballos 1994).

En cuanto a su historia taxonómica, Cope (1864) describe a *Lampropholis assatus* a partir de un ejemplar colectado en El Salvador cerca del volcán Izalco. La describe como una especie de escamas pequeñas y semejantes, ordenadas en 30 hileras longitudinales alrededor del cuerpo, cuerpo subcilíndrico, cabeza corta, las escamas nasales y frontonasales no están en contacto, parietales estrechas en contacto en la parte posterior, siete escamas supralabiales y una línea oscura débil desde el ojo a través de la región escapular. Posteriormente, Oliver (1937) describe a *Leiolopisma assatum taylori* a partir de cinco ejemplares de los estados de Colima y Guerrero, México, diferenciándose de la especie nominal por el número de hileras de escamas alrededor del cuerpo, el número de escamas dorsales, la medida de las extremidades en proporción de la axila hasta la ingle, la coloración y la tendencia de un par completo de escamas nucales alargadas. En *L. a. assatum* la línea lateral oscura es completa, mientras que en *L. assatum taylori* se interrumpe a la altura del hombro, sin embargo, el autor menciona que uno de los paratipos de Guerrero presenta la línea lateral completa como en *L. a. assatum*. Años más tarde, Mittleman (1950) determina la existencia de un género nuevo denominándolo *Scincella*, diagnosticándolo por la presencia de 4 supraoculares, 6 o 7 supralabiales, frontonasal y rostral elongadas y extremidades cortas. En este grupo se incluyen a todas las especies de los géneros *Leiolopisma* Dumeril y Bibron 1839 y *Lygosoma* Hardwicke y Gray 1827 descritas para América. Greer (1974) excluye a las especies centroamericanas del género *Scincella*, entre ellas *Scincella assata*, y las reasigna al género *Sphenomorphus* Fitzinger 1843 por la presencia de una escama frontoparietal única. Posteriormente con la utilización de caracteres moleculares, Honda y cols. (2003) y Linkem y cols. (2011) encontraron que los taxones de los géneros *Scincella* y *Sphenomorphus* de

América son parafiléticos respecto a los de Asia, reasignando así a todas las especies americanas de *Sphenomorphus* al género *Scincella*.

Actualmente, *Scincella assata* es una especie de amplia distribución geográfica, la cual comprende la vertiente del pacífico en México en los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, así como en el sur de Guatemala, El Salvador y suroeste de Honduras. Se reconocen dos subespecies dentro de *Scincella assata*: *S. assata assata* se encuentra en el sur de Chiapas, México, sur de Guatemala, El Salvador hasta el Oeste de Honduras (Köhler y cols. 2006; Castiglia y cols. 2013; Mata-Silva y cols. 2015; McCranie 2018). Mientras que *S. assata taylori* se distribuye en los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca hasta el oeste y región central de Chiapas (Fig. 2) (Oliver 1937; Álvarez del Toro 1982; García y Ceballos 1994; Alvarado-Díaz y cols. 2014).

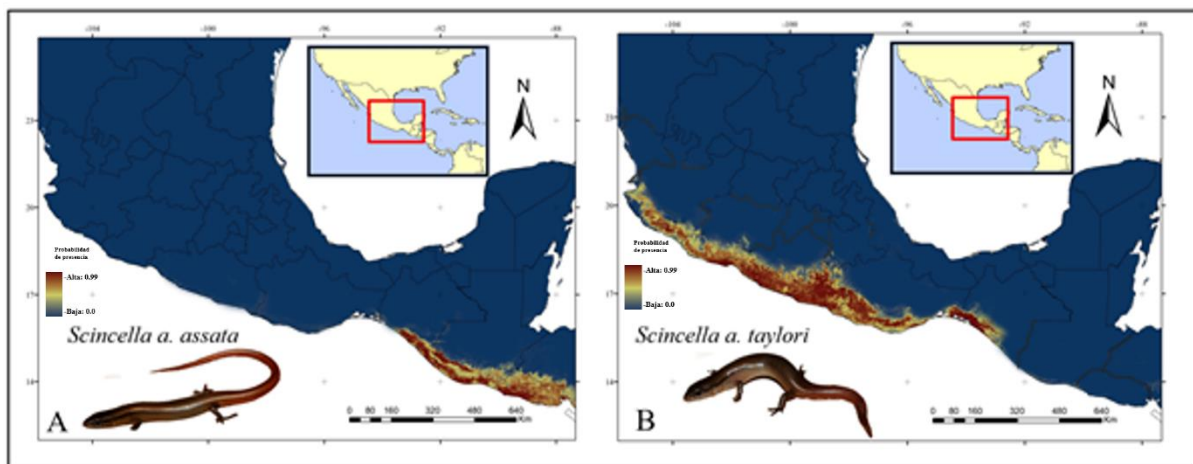


Figura 2. Modelos de distribución potencial de ambas subespecies de *Scincella assata*. La escala de probabilidad de presencia de la especie va del color azul (menor probabilidad) a marrón (mayor probabilidad). A) *S. a. assata*, está presente desde sur de Chiapas, México hasta el Oeste de Honduras. B) *S. a. taylori*, está presente desde Jalisco, hasta el oeste y región central de Chiapas.

En estudios recientes, García-Vázquez (2012) y Valdenegro-Brito (2018) evidenciaron con base en mtDNA que *S. assata* es un taxón polifilético al ubicarse en dos y tres clados respectivamente y sugieren que podría representar un complejo de especies, lo cual pone en duda su taxonomía actual. Sin embargo, en estos estudios se incluyeron pocas muestras de *S. assata* representantes únicamente de cuatro estados en México, los cuales no representan el intervalo completo de distribución geográfica, considerando que *S. assata* se ha registrado en seis estados de México, además de Guatemala, El Salvador y Honduras.

2.- JUSTIFICACIÓN

Las hipótesis filogenéticas realizadas con mtDNA de estudios previos sugieren que *S. assata* no es un grupo natural y morfológicamente se distinguen dos subespecies, por lo tanto, podría representar un complejo de especies. En este sentido la evaluación de los límites de especie en *S. assata* se considera necesaria. Las características morfológicas y evolutivas evidenciadas que además son consistentes en los miembros de la familia Scincidae, hacen que *S. assata* sea un candidato adecuado para ser evaluado mediante múltiples evidencias. Ya que es un grupo poco variable morfológicamente y se tiene poca evidencia acerca de las relaciones filogenéticas se requiere de otras fuentes de evidencia que puedan ser complementarias para determinar una hipótesis respaldada de delimitación de especies. La finalidad de este estudio es plantear una hipótesis de límites de especie bajo un enfoque de taxonomía integradora que aporte información del estatus taxonómico de *S. assata*. Este estudio es de importancia ya que contribuye en la clasificación taxonómica de los grupos biológicos. Adicionalmente, contribuye a dar pie a futuros proyectos, como estimar tasas de diversificación, reconstrucción de estados ancestrales, además de responder o generar nuevas preguntas sobre aspectos ecológicos, etológicos y conocer más sobre la historia natural de esta especie.

3.- HIPÓTESIS

El taxón *Scincella assata* está compuesto por más de un linaje los cuales representan especies diferentes.

4.- OBJETIVOS

4.1.- Objetivo general

Reconocer los límites de especies en *S. assata* mediante taxonomía integradora basado en evidencia morfológica y molecular.

4.2.- Objetivos particulares

1. Poner a prueba la monofilia de *Scincella assata*.
2. Analizar si existen diferencias morfológicas dentro del complejo *Scincella assata*.

3. Reconocer los límites de especie en *Scincella assata* mediante métodos coalescentes de delimitación.
4. Elaborar una hipótesis de límites de especie en *Scincella assata* con base en el consenso de los resultados de los análisis morfológicos y pruebas de límites de especie.
5. Actualizar la taxonomía de *Scincella assata* y en caso de representar más especies, describir las especies propuestas.

5.- METODOLOGÍA

5.1.- Muestreo de taxones

Se realizó la solicitud de ejemplares y tejidos disponibles de *S. assata* y especies estrechamente relacionadas a las colecciones científicas de los museos: American Museum of Natural History (AMNH); Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, (MZFC); Museo de Zoología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, (MZFZ); Forschungsinstitut und Natur-Mueum Senckenberg (SMF); University Texas at Arlington (UTACV); University of California Museum of Vertebrate Zoology (UC, MVZ); Museo de Historia Natural de El Salvador (MUHNES). Adicionalmente, se realizó trabajo de campo enfocado en localidades en las que no se tenían ejemplares y muestras de tejido.

5.1.1.- Trabajo de campo

Se realizó trabajo de campo para recolectar ejemplares y obtener muestras de tejido de *S. assata*, en diversas localidades con vegetaciones de selva baja perenifolia, selva baja sub perenifolia, bosque de pino y pino-encino. Se colectaron 31 ejemplares de *S. assata*; cuatro ejemplares en La unión y Atoyac de Álvarez, Guerrero; un ejemplar en Ixtlahuacan, Colima; seis ejemplares en Tonalá y dos en Huixtla, Chiapas en México. En El Salvador se colectaron 18 ejemplares en los departamentos de Chalatenango, La libertad, Sonsonate, Cabañas, Cuscatlán y Usulután (Fig. 3). Los ejemplares y las muestras de tejido fueron depositados en la colección herpetológica del museo de zoología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM (MZFZ).

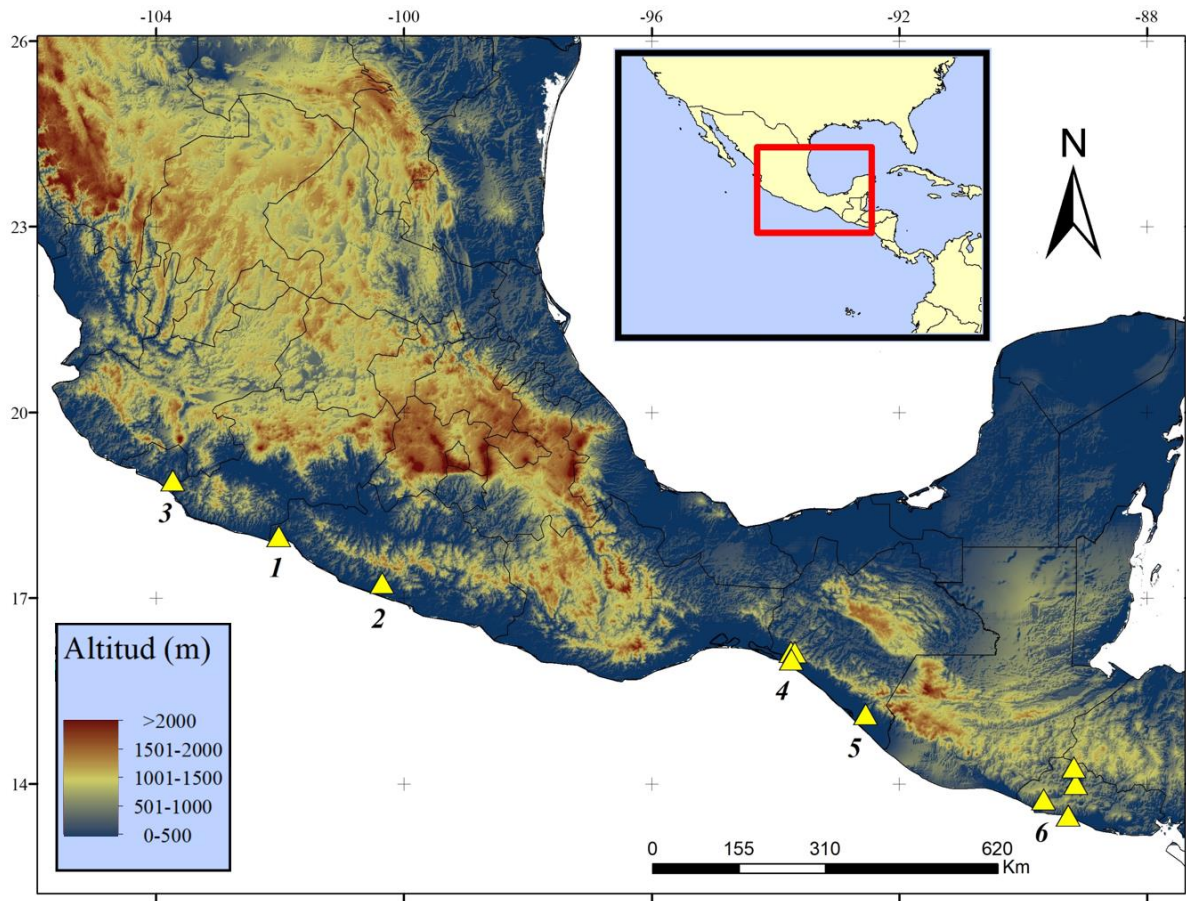


Figura 3. Localidades de los ejemplares de *Scincella assata* obtenidos a partir de trabajo de campo. Los triángulos amarillos representan los puntos de colecta de *S. assata*. (1) La unión, Gro. (2) Atoyac de Álvarez, Gro. (3) Ixtlahuacan, Col. (4) Tonalá, Chis. (5) Huixtla, Chis. y (6) El Salvador.

5.1.2.- Muestreo molecular

Se incluyeron secuencias de DNA de las especies americanas del género *Scincella* (excepto *S. rara*) para poner a prueba su monofilia e inferir sus relaciones filogenéticas. Algunos ejemplares de los que se obtuvieron secuencias de DNA no pudieron ser revisados morfológicamente y viceversa. Se obtuvieron 183 secuencias de mtDNA del gen que codifica la subunidad 1 NADH deshidrogenasa (ND1), RNA ribosómico 16S (16S) y tRNAs asociados (tRNA-Ile, tRNA-Leu y tRNA-Gln) y de nDNA de los genes de la prolactina (PRLR) y las proteínas de huellas dactilares de RNA 35 (R35) de 83 ejemplares del género *Scincella* de los cuales 57 corresponden a *Scincella assata* (21 de *S. a. assata* y 36 de *S. a. taylori*). Adicionalmente, se incluyeron 11 individuos de *S. c. cherriei*, siete de *S. c. stuarti*

y uno de las siguientes especies: *S. c. ixbaac*, *S. incerta*, *S. g. gemmingeri*, *S. s. silvicola*, *S. s. caudaequinae*, *S. kikaapoa*, *S. lateralis* y *S. revesii* (Gray 1838) (Apéndice I).

5.1.3.- Muestreo morfológico

Se examinaron ejemplares de otras especies del género *Scincella* con el fin de identificar caracteres diagnósticos. Se revisaron 222 ejemplares del género *Scincella* del grupo Lygosoma, 114 corresponden a *S. assata* (55 de *S. a. assata* y 59 de *S. a. taylori*), 97 a *S. cherriei* (33 de *S. c. cherriei*, 51 de *S. c. stuarti* y 13 de *S. c. ixbaac*) y 11 ejemplares de *S. incerta* (Apéndice II; Fig. 4).

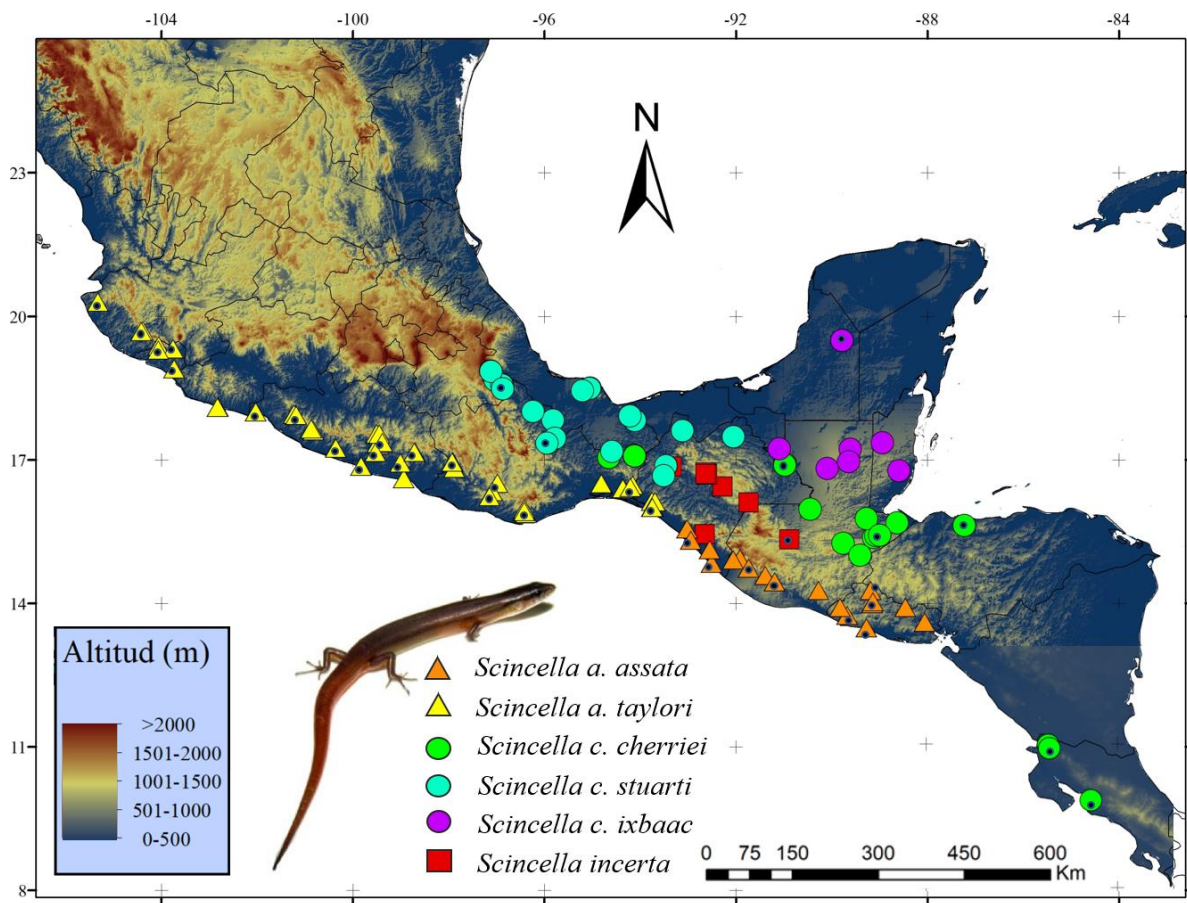


Figura 4. Localidades de los ejemplares de *Scincella* incluidos en este estudio. Los símbolos y colores correspondientes a cada uno de los taxones. Los símbolos que presentan un punto negro representan muestras de DNA incluidas en los análisis filogenéticos.

5.2.- Morfología

5.2.1.- Caracteres morfológicos

Para evaluar las diferencias en la morfología se tomaron en cuenta tres conjuntos de datos con base en los estudios previos enfocados a la taxonomía y descripción de nuevas especies de la familia Scincidae (García-Vázquez 2003; García-Vázquez y cols. 2010; Nguyen y cols. 2010; García-Vázquez 2012). Se examinaron un total de 27 caracteres, de los cuales nueve fueron caracteres merísticos, cinco caracteres cualitativos y 13 morfométricos (Apéndice III). El conteo de escamas se realizó con ayuda de un microscopio estereoscópico Velab VE-S5 y las mediciones se realizaron con un vernier digital marca Lenfech (0.01 mm de precisión).

5.2.2.- Análisis de Componentes Principales (ACP)

Se realizó un análisis de componentes principales con el objetivo de explorar el conjunto de las variables originales (caracteres merísticos, y morfométricos). La matriz elaborada se estandarizó transformando a logaritmo natural para disminuir la influencia que pudieran causar las diferencias dimensionales que existen entre los caracteres usados (Rivera-González 2009; Sánchez-García 2018). La matriz se exportó al Software STATGRAPHICS v18.1.13 (StatPoint technologies 2020) y se realizó un análisis de componentes principales, se conservaron los seis primeros componentes de acuerdo con la gráfica de sedimentación obtenida.

5.2.3.- Análisis de Funciones Discriminantes (AFD)

Se realizó un análisis de funciones discriminantes del ACP con el objetivo de visualizar la capacidad de los caracteres usados para formar grupos y comprobar la congruencia de estos grupos con los formados en los análisis filogenéticos con caracteres moleculares (Rivera-González 2009; Sánchez-García 2018).

5.3.- Caracteres moleculares

5.3.1.- Generación de secuencias

Extracción de DNA. La extracción se realizó a partir de tejido hepático o muscular con el protocolo de acetato de amonio (Fetzner Jr 1999) y para muestras con escaso tejido y muestras de más de 10 años se utilizó el kit de extracción DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN). La calidad y cantidad del DNA extraído se confirmó por medio de la técnica de electroforesis en gel de agarosa y empleando un marcador de peso molecular de 1kb Plus (100 – 12,000 pb). La visualización de los geles se realizó en una cámara de luz ultravioleta (UV Transilluminator).

Amplificación. Se realizó mediante el proceso de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) utilizando un termociclador PALM-CYCLER Corbett Research. Los parámetros del ciclo de PCR para mtDNA, fueron los siguientes: un ciclo de desnaturalización inicial a 94°C durante 5 min. seguido por 40 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 30 segundos, alineamiento a 48°C durante 30 segundos y extensión a 72°C durante 1.75 min. y un ciclo final de extensión a 72°C durante 10 min. Los productos amplificados fueron verificados mediante electroforesis en gel de agarosa visualizados en un UV Transilluminator. Los parámetros del ciclo de PCR para los loci nucleares fueron: un ciclo de desnaturalización inicial a 94°C durante 1 minuto, seguido de cinco ciclos de desnaturalización a 94°C durante 30 segundos, alineamiento a 61°C durante 30 segundos y extensión a 68°C durante 1.30 min. Las condiciones de los últimos cinco ciclos se repitieron cinco veces bajando la temperatura dos grados cada ciclo hasta 57°C. El protocolo concluyó con 25 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 30 segundos, alineamiento a 50°C durante 30 segundos y un ciclo de extensión a 68°C durante 1.30 min. Los oligonucleótidos utilizados para la amplificación se especifican en el Cuadro 1. Los productos de PCR fueron purificados con el método de Polyethylene Glycol (PEG) (Lis 1980). Los productos purificados se enviaron para su secuenciación en muestras de 50 ng/μl a un volumen de 20 μl con sus respectivos oligos en 20 μl de muestra a una concentración de 10 pmol/ul, a Macrogen Sequencing Service, Korea en secuenciadores AppliedBiosystems 3730XL.

Cuadro 1. Oligonucleótidos utilizados en este estudio.

| Gen | Primer | Secuencia (5' -> 3') | Fuente |
|------|-----------|--------------------------------|-------------------------|
| ND1 | 16 AR2 | CCCGMCTGTTTACCAAAAACA | Reeder (2003) |
| | R4 Skink | AGGAGATGGTTTGTGCCACTGCTC | Valdenegro-Brito (2018) |
| | ND1-INTR2 | CRAAKGGGCCDGTGCRATAYTCTAC | Schmitz y cols. (2005) |
| | TMET | TCGGGGTATGGGCCCCRARAGCTT | Leaché y Reeder (2002) |
| PRLR | PRLR-F1 | GACARYGARGACCAGCAACTRATGCC | Townsend y cols. (2008) |
| | PRLR-R3 | GACYTTGTRRACTTCYACRTAATCCAT | Townsend y cols. (2008) |
| R35 | R35-F | GACTGTGGAYGAYCTGATCAGTGTGGTGCC | Leaché (2009) |
| | R35-R | GCCAAAATGAGSGAGAARCGCTTCTGAGC | Leaché (2009) |

Edición y alineamiento. Las secuencias fueron editadas y ensambladas en el software Sequencher® v 4.1.4. (Gene Codes Corporation 2000). Las secuencias editadas se alinearon haciendo uso del algoritmo MUSCLE incluido en el Software MEGA X (Kumar y cols. 2018). Se contruyeron dos matrices, una corresponde al mtDNA con una longitud de 1491 pares de bases (pb) y la segunda corresponde a una matriz concatena con los tres genes ND1, PRLR y R35 con una longitud de 2635 pb. Para obtener la mejor estrategia de partición y los modelos evolutivos que mejor se ajustaron a los datos se utilizó el software Partitionfinder 2.1.1 (Lanfear y cols. 2017) bajo el criterio de información bayesiana (CIB) con el algoritmo heurístico “greedy” (Smart y cols. 2017). De acuerdo con Partitionfinder 2.1.1 (Lanfear y cols. 2017), para la matriz de mtDNA se consideraron seis particiones: 16S stems, 16S loops, ND1 1ª posición, ND1 2ª posición, ND1 3ª posición y tRNAs; por su parte para matriz concatenada se consideraron siete particiones: 16S stems, 16S loops y PRLR, ND1 1ª posición, ND1 2ª posición, ND1 3ª posición, tRNAs y R35.

5.3.2.- Análisis filogenéticos

Para poner a prueba la monofilia de *Scincella assata* e inferir sus relaciones filogenéticas se realizaron dos análisis, uno de máxima verosimilitud y uno de inferencia bayesiana. Los modelos evolutivos para cada partición se indican en el Cuadro 2. Se realizó un análisis de máxima verosimilitud (ML) en el software RaxML v8.0 (Stamatakis 2014), y se calculó el soporte de ramas con un bootstrap no paramétrico con 1000 repeticiones. El segundo análisis se realizó por medio de la inferencia Bayesiana (IB) en el software Mr. Bayes 3.2 (Ronquist y cols. 2012) con dos corridas paralelas con cuatro cadenas de Markov Monte Carlo Metrópolis (mcmc) por 50,000,000 generaciones, mostrando cada 5000. Posteriormente se verificó la convergencia de las cadenas en TRACER v1.4 (Rambaut y Drummond 2007) y

se generó un árbol de máxima credibilidad (MCC) bajo el criterio de Comoon Ancestor Heights en TreeAnnotator v2.1.2 (Rambaut y Drummond 2012). Los árboles filogenéticos obtenidos de ambos análisis se visualizaron en FigTree 1.3.1 (Rambaut 2009). Los clados se consideraron como bien soportados para el análisis de ML con valores de bootstrap superiores a 70% (Hillis y Bull 1993) y para el análisis de IB los valores de probabilidad posterior superior a 0.95 PP (Leaché y Reeder 2002).

Cuadro 2. Particiones y modelos evolutivos utilizados en los análisis filogenéticos.

| Partición | Posición | Modelo evolutivo ML | Modelo evolutivo IB |
|------------------|-----------------|----------------------------|----------------------------|
| 16S stems | 1-202 | GTR+CAT | GTR+G |
| 16S Loops | 203-334 | GTR+CAT | GTR+G |
| ND1 1ª posición | 335-1297/3 | GTR+CAT | GTR+G |
| ND1 2ª posición | 336-1297/3 | GTR+CAT | GTR+I+G |
| ND1 3ª posición | 337-1297/3 | GTR+CAT | GTR+I+G |
| tRNAs | 1298-1491 | GTR+CAT | GTR+I+G |

5.4.- Métodos moleculares de delimitación de especies

5.4.1.- Delimitación mediante WP

Para realizar una hipótesis de límites de especie con el método WP propuesto por Wiens y Penkrot (2002) se utilizó el árbol filogenético de MCC obtenido del análisis bayesiano. Se consideraron como especies focales los grupos resultantes de la asignación morfológica. Se evaluó la exclusividad de cada especie focal con base en el soporte de los clados y su concordancia geográfica, y se determinó la presencia o ausencia de flujo génico entre las ramas basales de cada clado dentro de cada una de las especies focales. Finalmente, se elaboró un mapa para visualizar la procedencia geográfica de los haplotipos y su congruencia con el análisis filogenético. Se consideraron como especies potenciales los clados basales, exclusivos, congredientes con la geografía y fuertemente apoyados (> 0.95 PP).

5.4.2.- Delimitación mediante GMYC

Para ejecutar el análisis de GMYC se generó un árbol ultramétrico mitocondrial en BEAST 2.5 (Bouckaert y cols. 2019). Se utilizaron las mismas particiones que en los análisis filogenéticos, pero se calcularon los modelos evolutivos en bModeltest (Bouckaert y Drummond 2017). Como parámetros se utilizó un reloj relajado con distribución log normal y un modelo de árbol de Yule. Se realizaron dos corridas independientes de 100,000,000 de

generaciones cada una, muestreando cada 5,000, se verificó la convergencia de las cadenas en TRACER v1.4 (Rambaut y Drummond 2007) y se generó el árbol MCC que se utilizó como entrada para GMYC bajo el criterio de Common Ancestor Heights en TreeAnnotator v 2.1.2 (Rambaut y Drummond 2012), desechando el 25% de los árboles iniciales como burnin. Finalmente, se realizó el análisis de GMYC con ambos umbrales (multiple and single threshold) con el paquete "Splits" (Ezard y cols. 2009) en el software R (R development Core Team 2015).

5.4.3.- Delimitación mediante PTP

Se realizó el análisis de PTP en el servidor web <https://species.h-its.org/ptp/> (Zhang y cols. 2013). Se utilizó como entrada el árbol de mtDNA obtenido en ML. Se descartaron los grupos externos con excepción de *S. cherriei*. El análisis se ejecutó con 500 000 mcmc generaciones con los parámetros de Thinning = 100, Burn-in = 0.1 y Seed = 123.

5.5.- Árbol de especies

Se infirió el árbol de especies de *S. assata* con datos multilocus para evaluar la hipótesis de la asignación morfológica y la filogenia. Se generó el árbol de especies con las secuencias de los tres loci en *BEAST implementado en BEAST 2.5 (Bouckaert y cols. 2019). Cada grupo morfológico obtenido de *S. assata* se consideró como una especie diferente para el análisis en *BEAST. A cada locus se le asignó su propia partición y se seleccionó el modelo evolutivo más adecuado para cada partición utilizando jModelTest 2.1.10 (Darriba y cols. 2012) (Cuadro 3). El árbol de especies se calibró con base en la filogenia de Squamata, la divergencia en el género *Plestiodon* y la filogenia de Lygosominae (Whiting y cols. 2003; Conrad 2008; Brandley y cols. 2011; Skinner y cols. 2011) con los siguientes criterios: (1) El ancestro común más reciente (ACMR) de Episquamata (*Anniella*, *Aspidoscelis*, *Basiliscus* y *Bipes*) se calibró utilizando la edad del fósil, *Paramacellodus*, con distribución log normal, 180 Ma. $m = 0$, $d = 1.769$ (Conrad 2008; Wiens y cols. 2006); (2) del ACMR de Scincomorpha (representada por Gerrhosauridae, Scincidae y Xantusiidae) se calibró utilizando la edad del fósil *Sakurasaurus* (Evans y Manabe 1999; Conrad 2008) con distribución log normal, 151 Ma. $m = 0$, $d = 1.309$ (Wiens y cols. 2006; Hugall y cols. 2007); (3) Para la divergencia del género *Scincella* se utilizó como referencia el origen de los representantes australianos del grupo *Sphenomorphus*, estimada en 25 Ma. (Skinner y cols.

2011). Para generar el árbol de especies se utilizó un reloj estricto y el modelo de Yule, se ejecutaron dos corridas independientes con una longitud de 300,000,000 de generaciones cada una, muestreando cada 5,000 generaciones. Se verificó la convergencia de las cadenas en TRACER v1.4 (Rambaut y Drummond 2007) y se generó el árbol de especies en TreeAnnotator v2.1.2 (Rambaut y Drummond 2012) desechando el 25% de los árboles iniciales como burnin.

Cuadro 3. Particiones y modelos evolutivos utilizados en el árbol de especies.

| Partición | Posición | Modelo evolutivo |
|------------------|-----------------|-------------------------|
| 16S | 1-334 | GTR+G |
| ND1 1ª posición | 335-1297/3 | HKY+G |
| ND1 2ª posición | 336-1297/3 | HKY+G |
| ND1 3ª posición | 337-1297/3 | GTR+I+G |
| tRNAs | 1298-1491 | SYM+I+G |
| PRLR | 1492-2030 | GTR+I+G |
| R35 | 2031-2635 | GTR+I+G |

5.6.- Marco integrador y reconocimiento de especies

Se consideraron como especies los grupos que cumplieron con los siguientes tres criterios:

- (1) Ser morfológicamente distinguibles de otros grupos por al menos en una o más características.
- (2) Haber sido propuesto como especie potencial por los métodos de delimitación de especies (GMYC, PTP, WP).
- (3) Se consideraron aspectos ecológicos y geográficos como la altitud, el tipo de vegetación y las regiones fisiográficas en que se distribuyen los grupos, que pudieran ayudar en la delimitación (Setiadi y cols. 2011; Pavón-Vázquez 2015).

6.- RESULTADOS

6.1.- Morfología

6.1.1.- Caracteres merísticos y cualitativos

A partir de la revisión de los caracteres merísticos y cualitativos, dentro de *S. assata* se distinguieron cinco grupos: 1) *S. a. taylori* que incluye poblaciones de Jalisco, Colima, Michoacán y el oeste de Guerrero; 2) *S. a. assata* representado por las poblaciones del sur de Chiapas, México, Guatemala, El Salvador y Honduras; 3) *Scincella* sp. GRO-AOX por las poblaciones del centro y sur de Guerrero y el oeste de Oaxaca, México; 4) *Scincella* sp. OAX-CHIS que incluye poblaciones del este de Oaxaca y el oeste de Chiapas, México; y 5) *Scincella* sp. SMS poblaciones de la Sierra Madre del Sur, en Guerrero y Oaxaca (Fig. 5). Los caracteres que permiten diferenciar estos grupos son: número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo, número de escamas dorsales, número de hileras de escamas que separan las franjas laterales, número de escamas nucales, continuidad y discontinuidad de la franja lateral oscura, presencia o ausencia de línea dorsolateral clara y los patrones de coloración corporal (Cuadro 4).

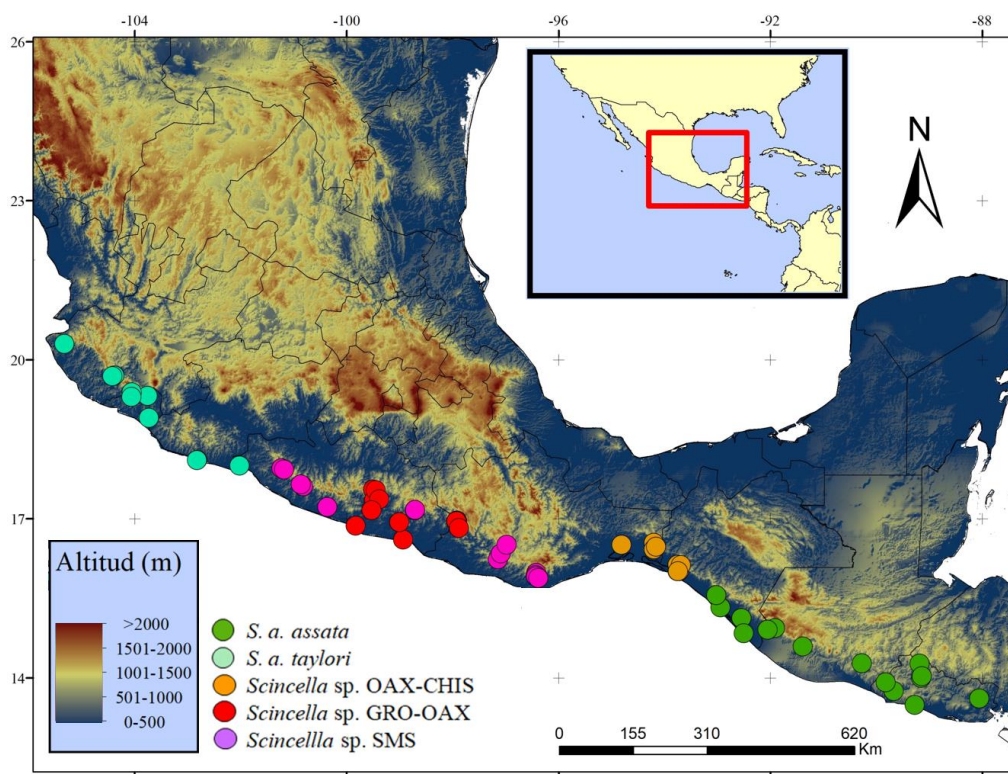


Figura 5. Distribución geográfica de los cinco grupos morfológicos en *Scincella assata* con base en caracteres merísticos y cualitativos. Los diferentes colores en los círculos indican el grupo al que corresponden.

Cuadro 4. Grupos identificados en *Scincella assata* con base en la morfología y caracteres que los diferencian. n= es el número de ejemplares revisados. \bar{x} = valor promedio del intervalo de número de hileras de escamas a medio cuerpo y número de escamas dorsales.

| Grupo | Hileras de escamas a mitad de cuerpo | Número de escamas dorsales | Número de escamas entre franjas laterales | Arreglo de escamas nucales | Franja lateral | Patrón dorsal | Línea dorsolateral clara |
|--|--------------------------------------|----------------------------|---|----------------------------|---|---|--------------------------|
| <i>S. a. taylori</i> n= 11 | 24-27 \bar{x} = 25 | 62-70 \bar{x} = 66 | 8 | 1-1 | Discontinua | Liso | Ausente |
| <i>Scincella</i> sp. GRO-OAX n= 11 | 26-28 \bar{x} = 27 | 63-76 \bar{x} = 70 | 8 | 0-0, 1-1 | Continua | Con manchas | Presente |
| <i>S. a. assata</i> n= 52 | 28-33 \bar{x} = 31 | 59-79 \bar{x} = 70 | 8 | 0-0 | Continua | Con manchas | Presente/ausente |
| <i>Scincella</i> sp. OAX-CHIS n= 10 | 26-30 \bar{x} = 28 | 62-75 \bar{x} = 69 | 8 | 0-0, 1-1 | Continua | Con manchas | Ausente |
| <i>Scincella</i> sp. SMS n= 29 | 24-28 \bar{x} = 25 | 54-67 \bar{x} = 61 | 6 | 0-0, 1-1 | Continua bien definida, con una segunda línea lateral | Puntos ordenados en dos líneas dorsolaterales | Ausente |

Escamas dorsales. *Scincella* sp. SMS se puede diferenciar del resto de los grupos, por la forma y el número de hileras de escamas entre las franjas laterales a la altura del cuello, ya que es el único grupo dentro del complejo con escamas dorsales grandes y alargadas, presenta seis hileras de escamas entre las franjas laterales (Fig. 6A), contrario a las ocho hileras de escamas que presentan el resto de los grupos (Fig. 6B).

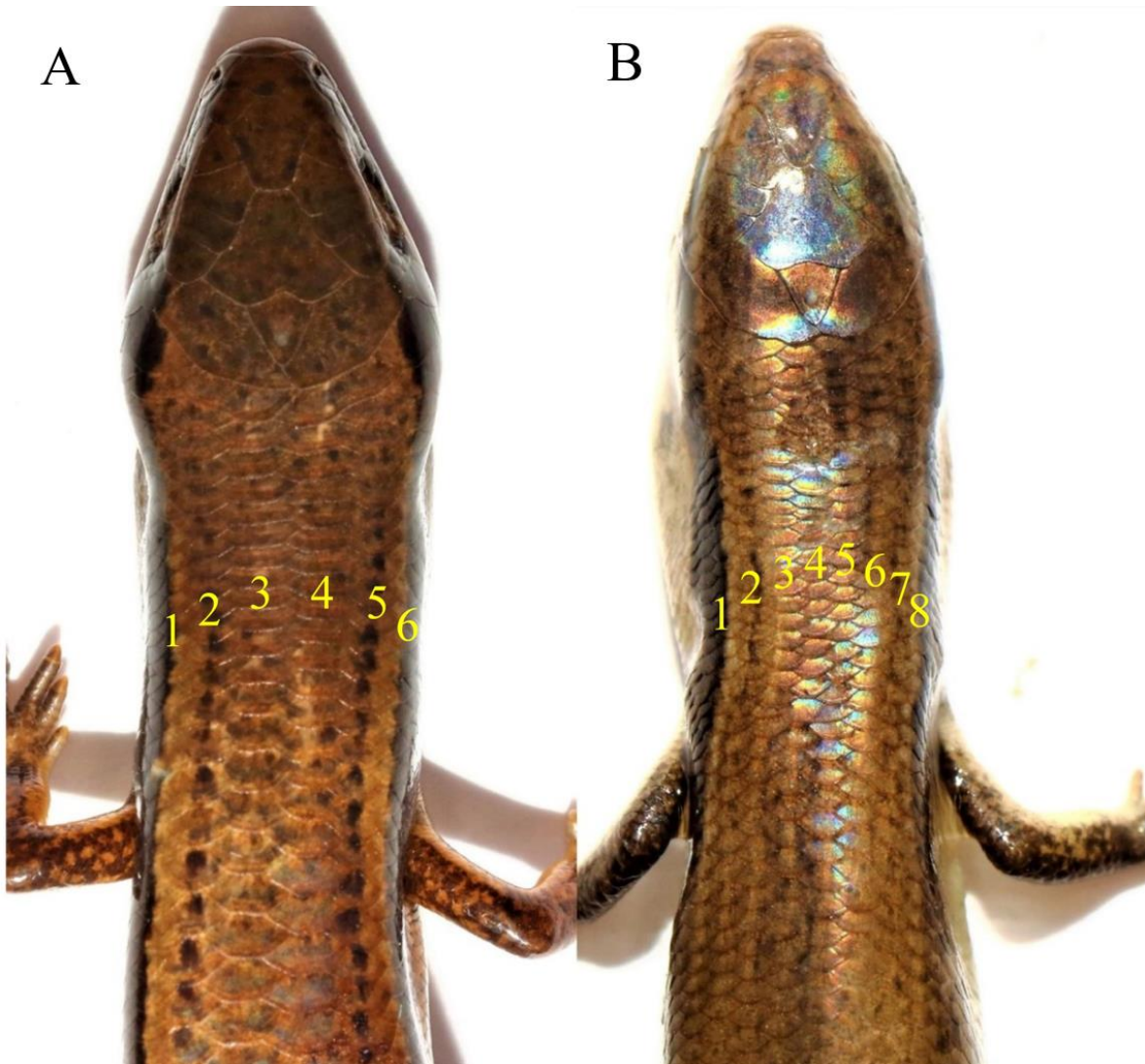


Figura 6. Diferencias en la forma de las escamas dorsales. (A) Escamas dorsales grandes y alargadas presentes en *Scincella* sp. SMS (ejemplar MZFC 28396) con seis hileras de escamas entre franjas laterales. (B) Escamas dorsales pequeñas presentes en el resto de los grupos (ejemplar IDF 57) con ocho hileras de escamas entre franjas laterales.

Patrón dorsal. Se encontraron tres patrones de coloración. (A) Patrón liso: el dorso de los ejemplares no presenta puntos, manchas o líneas dorsales, *S. a. taylori* presentó este patrón. (B) Patrón con manchas: el dorso de los ejemplares presenta pequeñas manchas, el arreglo de estas manchas en algunos ejemplares asemeja líneas dorsales, presente en *S. a. assata*, *Scincella* sp. GRO-OAX y *Scincella* sp. OAX-CHIS. (C) Patrón exclusivo de *Scincella* sp. SMS con dos líneas dorsolaterales oscuras: los ejemplares presentan una serie de puntos en

el dorso ordenados en 2 líneas en la 2ª y 5ª hilera de escamas entre las franjas laterales a la altura del cuello (Fig. 7).



Figura 7. Diferentes patrones dorsales presentes en los ejemplares de *S. assata*. (A) Patrón liso presente en *Scincella a. taylori*. (B) Patrón con manchas presente en *S. a. assata*, *Scincella* sp. GRO-OAX y *Scincella* sp. OAX-CHIS. (C) Patrón con dos líneas dorsolaterales oscuras presente en *Scincella* sp. SMS.

Franja lateral. Se encontraron tres patrones de la franja lateral: (A) Franja discontinua: la franja lateral surge desde las narinas y se interrumpe a la altura de las extremidades anteriores, *S. a. taylori* es el único grupo que presenta este patrón. (B) Franja continua: la franja lateral es continua desde las narinas hasta la cola, se hace más delgada y poco definida a medio

cuerpo, y nuevamente se define hacia la base y el resto de la cola, patron presente en *Scincella* sp. OAX-CHIS, *S. a. assata* y *Scincella* sp. GRO-OAX. (C) Franja continua doble: exclusivo de *Scincella* sp. SMS, en donde la franja lateral es continua y más gruesa, definida desde las narinas hasta la base de la cola, adicionalmente por debajo presenta una línea delgada que surge desde las escamas supralabiales, pasa por debajo del tímpano y se degrada convirtiéndose en puntos a la altura de medio cuerpo (Fig. 8).



Figura 8. Patrones de la franja lateral presentes en los ejemplares examinados dentro del complejo *S. assata*. (A) Franja lateral discontinua presente en *S. a. taylori*, (B) franja lateral continua presente en *Scincella* sp. OAX-CHIS, *S. a. assata* y *Scincella* sp. GRO-OAX y (C) franja lateral continua, con una línea lateral delgada por debajo presente en *Scincella* sp. SMS.

Línea dorsolateral clara. Líneas dorsolaterales claras a cada lado, extendiéndose a lo largo del cuerpo desde las escamas nucales hasta más de la mitad de la cola, en contacto con la 1ª y 8ª hilera de escamas que separan las franjas laterales a la altura del cuello (Fig. 9), presentes en *S. a. assata* y *Scincella* sp. GRO-OAX y ausentes en *S. a. taylori*, *Scincella* sp. OAX-CHIS y *Scincella* sp. SMS.

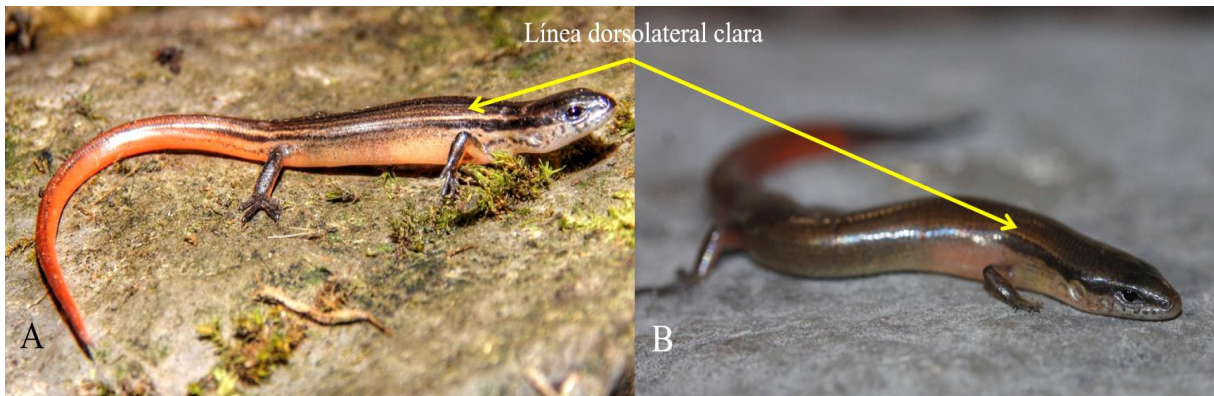


Figura 9. Líneas dorsolaterales claras presente en *Scincella a. assata* y *Scincella* sp. GRO-OAX. (A) Ejemplar (RICB 519) en vida de *S. a. assata* de Huixtla, Chiapas, fotografía por Rocío Gabriela Escobedo Cadena. (B) Ejemplar (RPA 247) en vida de *Scincella* sp. GRO-OAX de Tierra Colorada, Guerrero, fotografía por Ricardo Palacios Aguilar.

6.1.2.- Caracteres merísticos y morfométricos

Análisis de Componentes Principales. - Se eligieron los seis primeros componentes que explican el 83.01 % de la varianza de los datos originales.

Análisis de Funciones Discriminantes. - Para este análisis cada ejemplar se asignó a alguno de los cinco grupos obtenidos en el análisis morfológico con caracteres merísticos y cualitativos. En la gráfica de dispersión se distinguen cinco conjuntos, dos de ellos (*S. a. taylori* y *Scincella* sp. SMS) formaron grupos exclusivos y congruentes a la asignación morfológica con caracteres cualitativos y merísticos. Los grupos *Scincella a. assata* y *Scincella* sp. GRO-OAX se encuentran más cercanos, pero es posible diferenciarlos. Por su parte, *Scincella* sp. OAX-CHIS se sobrelapa en algunas muestras con *Scincella a. assata* y *Scincella* sp. GRO-OAX, sin embargo, los centriolos de estos grupos no se sobreponen (Fig. 10).

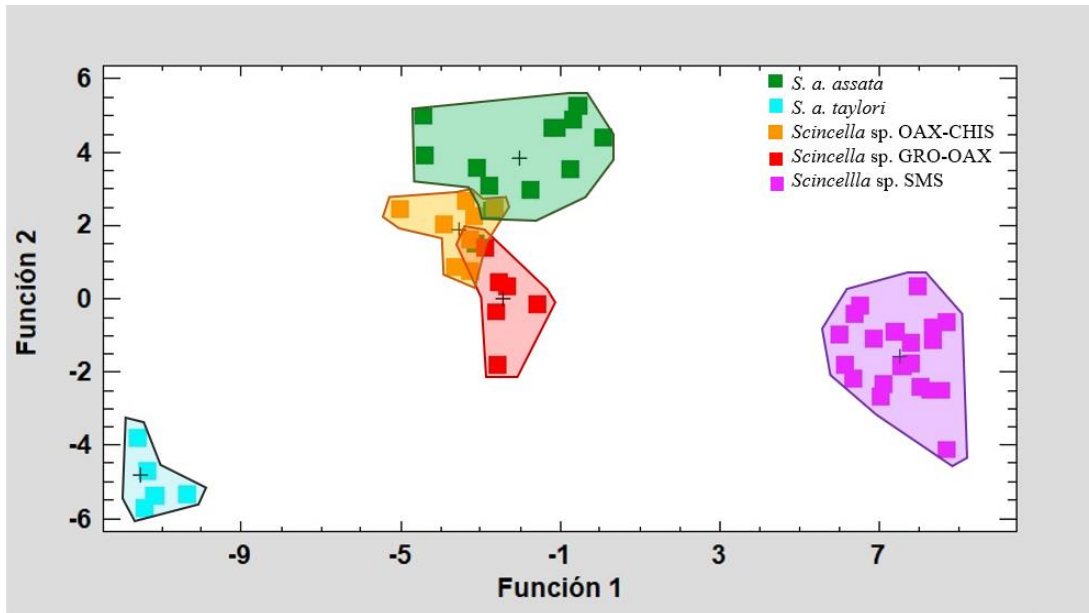


Figura 10. Gráfica de dispersión de las muestras de acuerdo con las funciones discriminantes. Los diferentes colores indican a que grupo corresponde cada conjunto. Las cruces muestran el centriolo de cada grupo.

6.2.- Análisis filogenéticos

Máxima verosimilitud. En el árbol filogenético de ML (Fig. 11) el taxón *S. assata* es polifilético, sin embargo, la relación de uno de los clados principales no está bien soportada. En el árbol de máxima verosimilitud se pueden identificar cinco clados principales en el complejo *Scincella assata* congruentes con la asignación morfológica. El primer clado (A1) está conformado por los haplotipos de *S. a. assata* del Sur de Chiapas, Guatemala y El Salvador. Un segundo clado (A2), hermano de A1, conformado por los haplotipos de *S. a. assata* del este de Oaxaca y oeste de Chiapas. En un tercer clado (A3), hermano de (A1+A2) se ubican los haplotipos de *S. a. taylori* de Jalisco, Colima y oeste de Guerrero. Un cuarto clado (A4) representa el grupo hermano del clado formado por ((A1+A2)+A3) y está conformado por los haplotipos de *S. a. taylori* del centro y sur de Guerrero y un haplotipo del oeste de Oaxaca. Un quinto clado (A7) lo conforman los haplotipos de *S. a. taylori* de la Sierra Madre del Sur desde el oeste de Guerrero hasta el sur de Oaxaca, y representa el grupo hermano de (((((A1+A2)+A3)+A4)+A5)+A6).

Por su parte, *Scincella cherriei* es parafiletico y se ubica en dos clados (A5) y (A6). El clado A5 está conformado por los haplotipos de *S. c. cherriei*, *S. c. stuarti* y *S. c. ixbaac*,

quienes a su vez representan el grupo hermano de (((A1+A2)+A3)+A4). El clado A6 representa el grupo hermano de (((A1+A2)+A3)+A4)+A5), e incluye los haplotipos de *S. c. cherriei* de Guatemala y Chiapas, Mex.

El clado hermano de ((((((A1+A2)+A3)+A4)+A5)+A6)+A7), *S. assata* + *S. cherriei* está conformado por los haplotipos de *Scincella* del grupo Oligosoma (*S. lateralis*, *S. kikaapoa*, *S. gemmingeri*, *S. s. caudaequinae* y *S. s. silvicola*) y el haplotipo de *Scincella incerta* que pertenece al grupo Lygosoma, lo que representa que el grupo Lygosoma es parafilético respecto al grupo Oligosoma, sin embargo, estas relaciones presentan bajo valor de soporte.

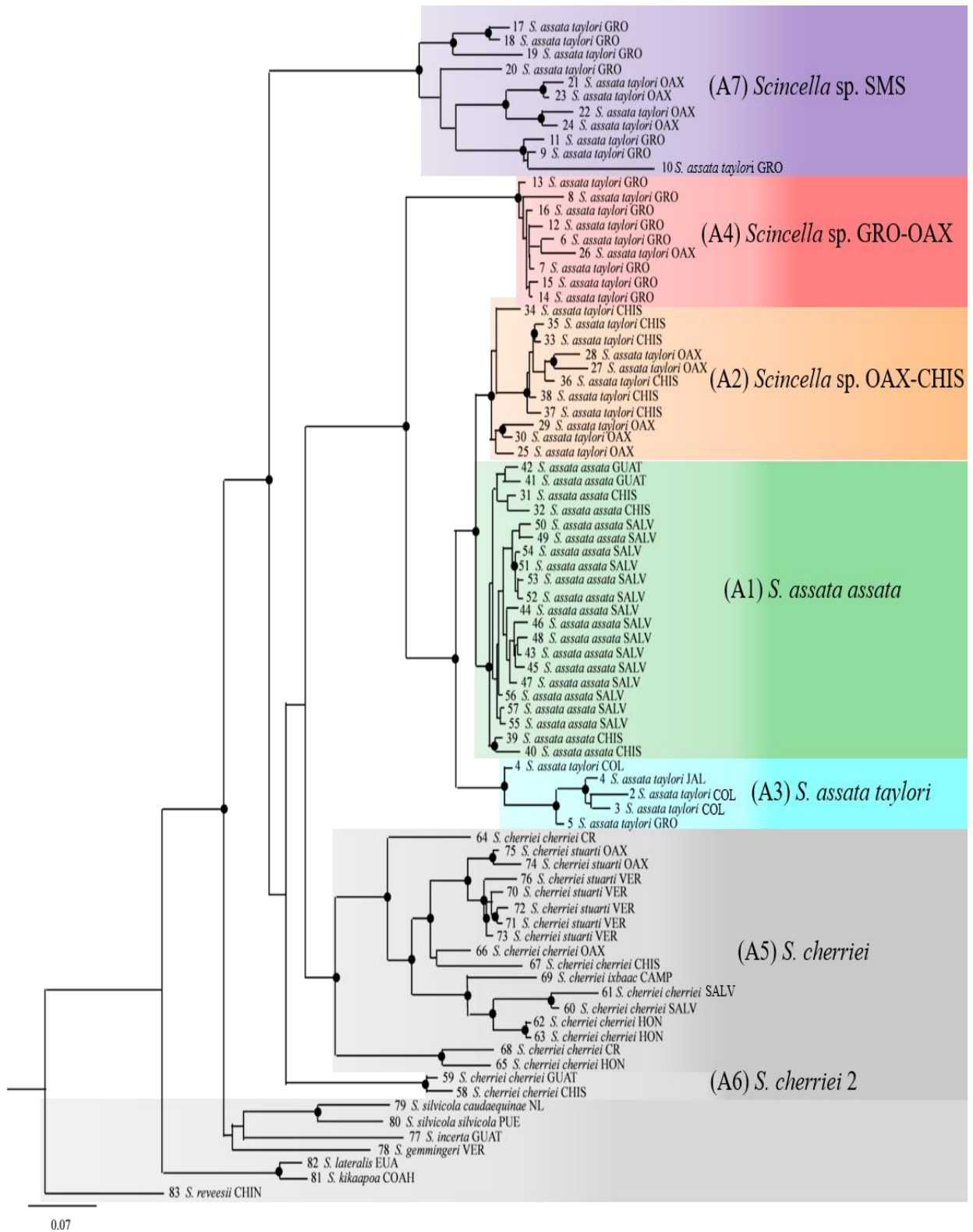


Figura 11. Árbol filogenético de máxima verosimilitud obtenido con base en secuencias del gen mitocondrial ND1. Los colores morado, rojo, anaranjado, verde y azul turquesa indican cada clado principal dentro del complejo *S. assata*, el color gris indica los grupos externos. Los números corresponden al Anexo I. Los puntos en los nodos indican un soporte de BS \geq 75%.

Inferencia Bayesiana. - En el árbol filogenético de MCC (Fig. 12) se obtuvieron los mismos cinco clados principales en *S. assata* que en el análisis de ML. Sin embargo, la topología difiere en la posición filogenética de A5 que se ubica como hermano del resto de los haplotipos de *S. assata*, por lo que *S. assata* es monofilético, sin embargo, al igual que en árbol de ML esta relación no está bien soportada. *Scincella cherriei* ubicado en dos clados (A6) y (A7) es parafilético. El clado A6 representa el grupo hermano de *S. assata* (((((A1+A2)+A3)+A4)+A5) y el clado A7 representa el grupo hermano de (((((A1+A2)+A3)+A4)+A5)+A6).

Finalmente, a diferencia del árbol de ML, *Sincella incerta* se excluye del clado formado por los haplotipos pertenecientes al grupo Oligosoma y aparece como grupo hermano del clado formado por *S. cherriei* + *S. assata* ((((((A1+A2)+A3)+A4)+A5)+A6)+A7), por lo que el grupo Lygosoma es monofilético, pero con bajo valor de soporte del nodo.

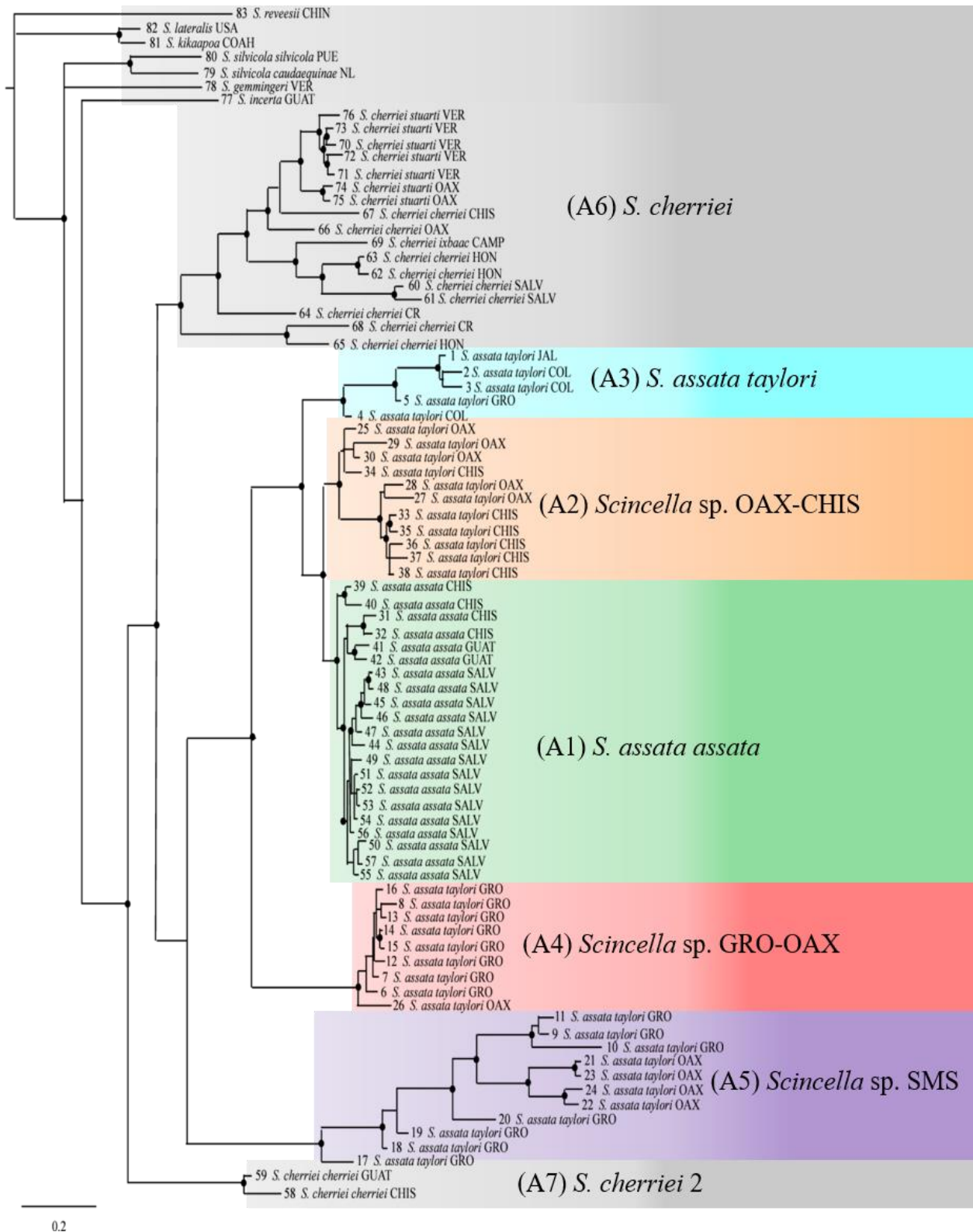


Figura 12. Árbol de MCC obtenido con base en secuencias del gen mitocondrial ND1 a partir del análisis de inferencia bayesiana. Los colores morado, rojo, anaranjado, verde y azul turquesa indican cada clado principal dentro del complejo *S. assata*, el color gris indica los grupos externos. Los números corresponden al Anexo I. Los puntos en los nodos indican un soporte de PP ≥ 0.95 .

6.3.- Delimitación de especies

6.3.1.- Wiens y Penkrot (WP)

La hipótesis de límites de especies con base en el método WP sugiere la presencia de cinco especies dentro del complejo *S. assata*: 1) Un grupo conformado por los haplotipos de la especie focal *S. a. assata*, esta especie potencial se distribuye en la planicie costera del pacífico, de manera continua desde el sur de Chiapas, Guatemala y El Salvador. 2) Un segundo grupo, representado por *Scincella* sp. OAX-CHIS con distribución restringida al este de Oaxaca y oeste de Chiapas. 3) El tercer grupo está representado por los haplotipos de *S. a. taylori*, con distribución en la planicie costera del pacífico, desde Jalisco, Colima hasta el oeste de Guerrero. 4) *Scincella* sp. GRO-OAX representa el cuarto grupo, se distribuye en las regiones de la Sierra Madre del Sur en el centro de Guerrero y oeste de Oaxaca, así como en elevaciones bajas en la costa de Guerrero. 5) El quinto grupo representado por *Scincella* sp. SMS, restringido a la Sierra Madre del Sur desde el oeste de Guerrero hasta el Sur de Oaxaca (Fig. 13).

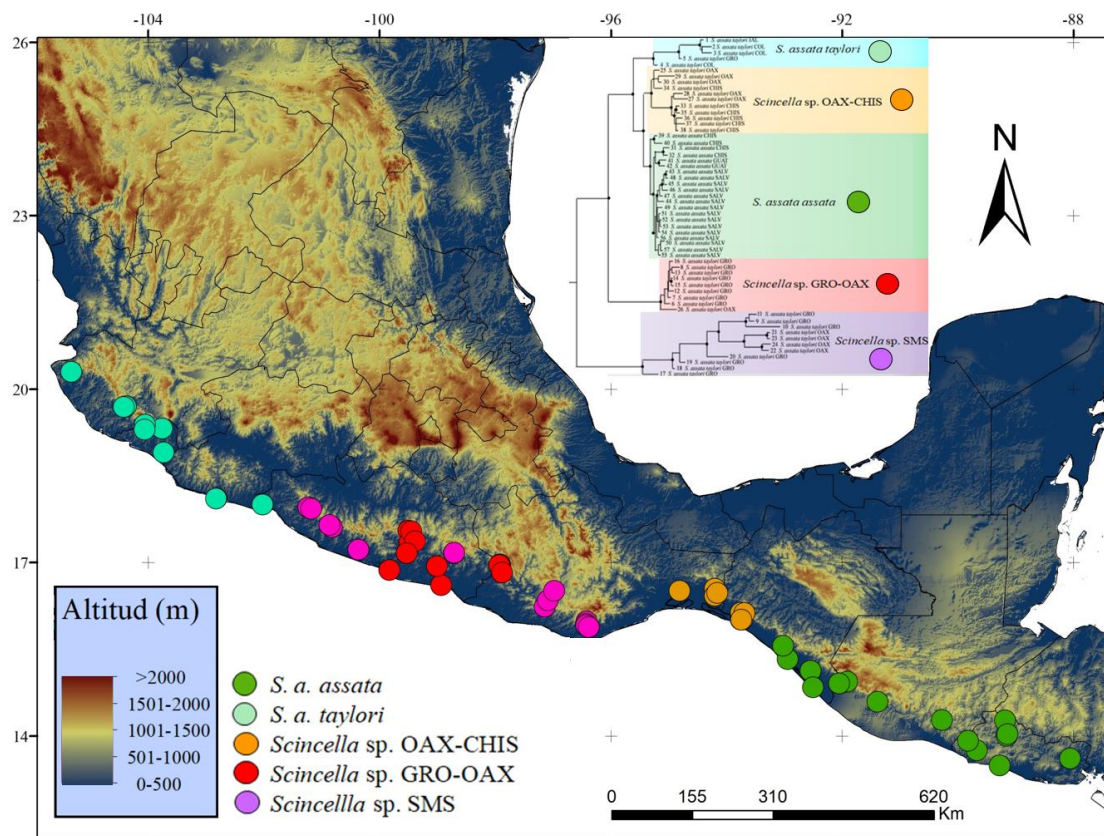


Figura 13. Correspondencia geográfica de las especies propuestas por WP dentro del complejo *S. assata* mediante la topología del árbol de IB. Cada círculo de color en el mapa se relaciona con los colores de los clados del árbol filogenético.

6.3.2.- General Mixed Yule Coalescent (GMYC)

De acuerdo a la delimitación de especies en GMYC, en ambos umbrales se sugieren 17 especies putativas dentro del complejo de *Scincella assata* (Fig. 14). Para *Scincella* sp. GRO-OAX, se estiman dos especies: una especie (A1) esta representada por un solo haplotipo de la localidad de Putla Villa de Guerrero en Oaxaca, y la otra especie (A2) la representan las muestras de la sierra y costa de Guerrero. En *S. a. assata* se sugieren dos especies, una especie (B1) incluye todos los haplotipos del sur de Chiapas, Guatemala y El Salvador, con excepción de dos haplotipos del sur de Chiapas que representan otra especie (B2). En *Scincella* sp. OAX-CHIS se sugieren cinco especies, una especie (C1) que incluye los haplotipos del este de Chiapas en Tonalá, con excepción de un haplotipo que conforma otra especie (C4), por su parte todos los haplotipos del este de Oaxaca representan tres especies (C2, C3 y C5). En *S. a. taylori* se estiman dos especies, una especie (D1) conformada por un haplotipo de Ixtlahuacán Colima y otra especie (D2) representada por la muestra del oeste de Guerrero, dos haplotipos de Comalá y Minatitlán en Colima y uno de Jalisco. Dentro de *Scincella* sp. SMS se sugieren seis especies, una especie (E1) representada por un haplotipo de la sierra de Atoyac, Guerrero, mientras los haplotipos de Puerto del Bálzamo, ubicado en las montañas del oeste de Guerrero representan dos especies (E2 y E3), una cuarta especie sugerida (E4) está conformada por los haplotipos de las montañas del sur de Oaxaca y finalmente, los haplotipos de Malinaltepec ubicada en región montañosa del este de Guerrero representan dos especies (E5 y E6).

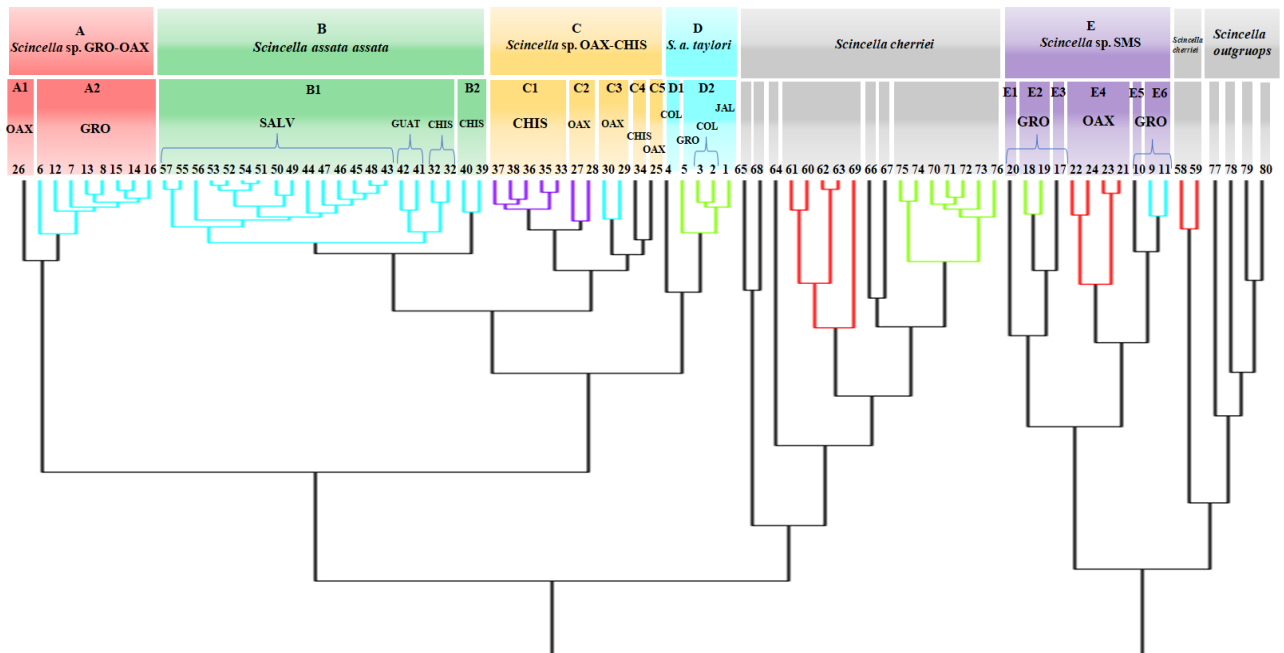


Figura 14. Delimitación de especies mediante GMYC para el complejo *S. assata* y especies cercanamente emparentadas. Los recuadros de colores representan los clados de los análisis filogenéticos de ML e IB. Cada especie potencial del análisis se muestra con un color diferente en la rama. Los números se indican en el Anexo I.

6.3.3.- Poisson tree processes (PTP)

El análisis de PTP reveló 14 especies putativas dentro de *S. assata* (Fig. 15). En este análisis se reconocen los clados de *Scincella* sp. OAX-CHIS, *Scincella* sp. GRO-OAX y *Scincella a. assata* como especies independientes. En *S. a. taylori* se sugieren dos especies, una especie (C1) conformada por el haplotipo de Ixtlahuacán Colima, y otra especie (C2) que incluye la muestra del oeste de Guerrero, dos haplotipos de Comalá y Minatitlán en Colima y uno de Jalisco. Dentro de *Scincella* sp. SMS se sugieren nueve especies, una especie (E1) conformada por los haplotipos del oeste de la Sierra Madre del Sur en Guerrero, con excepción de un haplotipo que conforma otra especie (E2), una tercer especie sugerida (E3) se conforma por el haplotipo de la sierra de Atoyac en Guerrero, los haplotipos de las montañas del sur de Oaxaca representan tres especies potenciales (E4, E5 y E6), y finalmente, las tres especies restantes (E7, E8 y E9) están representadas por los haplotipos de Malinaltepec, Guerrero.

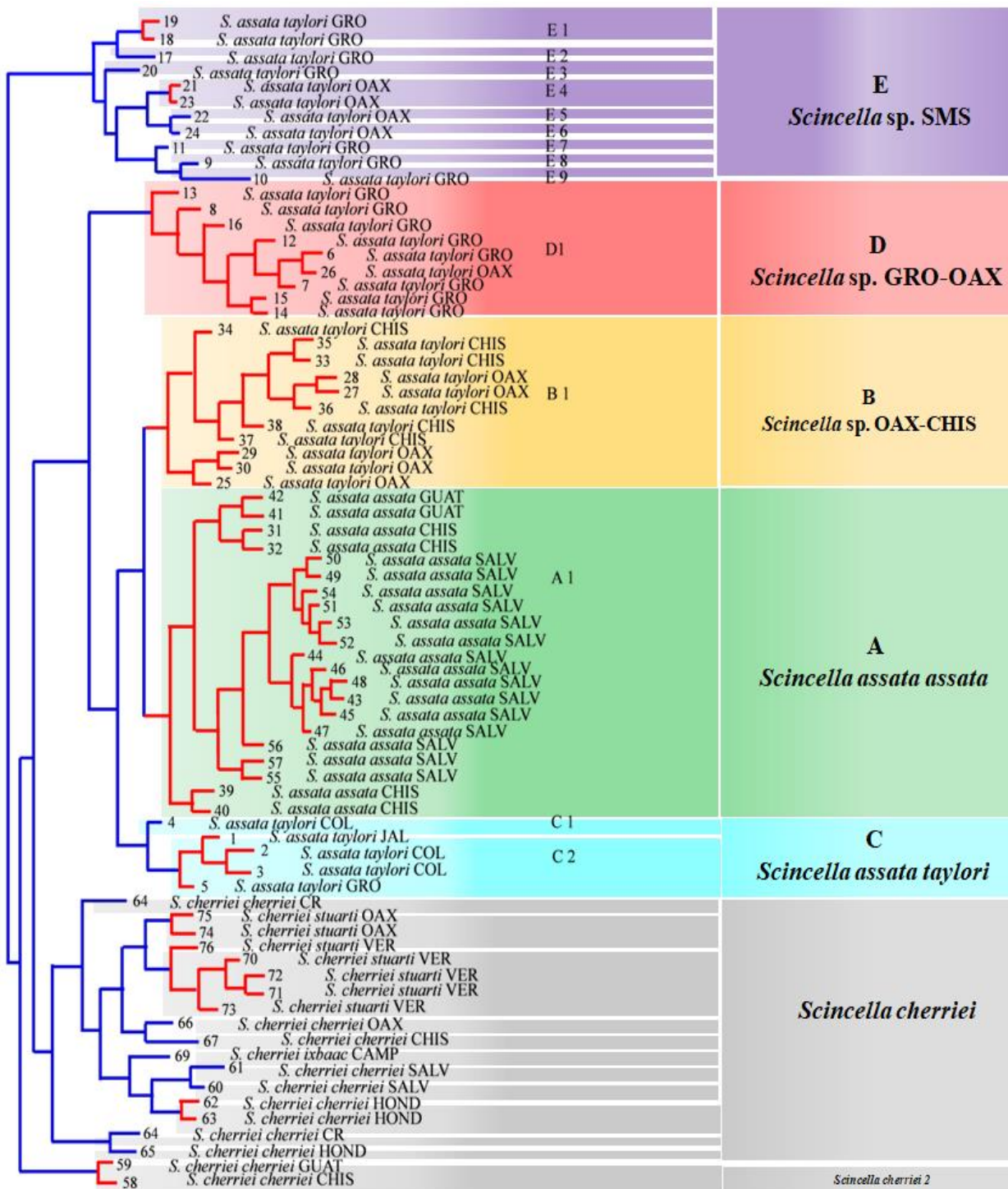


Figura 15. Delimitación de especies en PTP con base el árbol de ML. Los recuadros de colores representan los clados de los análisis filogenéticos de ML e IB. Las especies moleculares putativas se indican usando transiciones entre ramas de color azul a ramas de color rojo. Los números se indican en el Anexo I.

6.4- Árbol de especies

Las relaciones de los cinco grupos en el árbol de especies son iguales a los árboles de genes, sin embargo, en todos los casos, estas relaciones no fueron soportadas (Fig. 16) *Scincella cherriei* (*S. c. cherriei* + *S. c. stuarti*) apareció como especie hermana de todos los linajes del complejo *S. assata* (PP=1), por su parte *Scincella* sp. SMS apareció como hermana del resto de las especies, dentro del complejo. *Scincella* sp. GRO-OAX aparece como especie hermana de *S. a. taylora*, *S. a. assata* y *Scincella* sp. OAX-CHIS, *S. a. taylora* aparece como especie hermana del clado conformado por *S. a. assata* y *Scincella* sp. OAX-CHIS. La divergencia entre el clado de *S. cherriei* y *Scincella assata* ocurrió hace 6.62 M.a., la divergencia entre ((*S. c. cherriei* + *S. c. stuarti*) + *Scincella* sp. SMS) y el resto de clados de *Scincella assata* ocurrió hace 4.69 M.a., la divergencia entre (((*S. c. cherriei*+*S. c. stuarti*) + *Scincella* sp. SMS) + *Scincella* sp. GRO-OAX) y el resto de clados de *Scincella assata* ocurrió hace 3.21 M.a., entre ((((*S. c. cherriei* + *S. c. stuarti*) + *Scincella* sp. SMS) + *Scincella* sp. GRO-OAX) + *S. a. taylora*) y el clado (*S. a. assata* + *Scincella* sp. OAX-CHIS) ocurrió hace 2.66 M.a. quienes se estimó que divergieron hace 0.99 M.a.

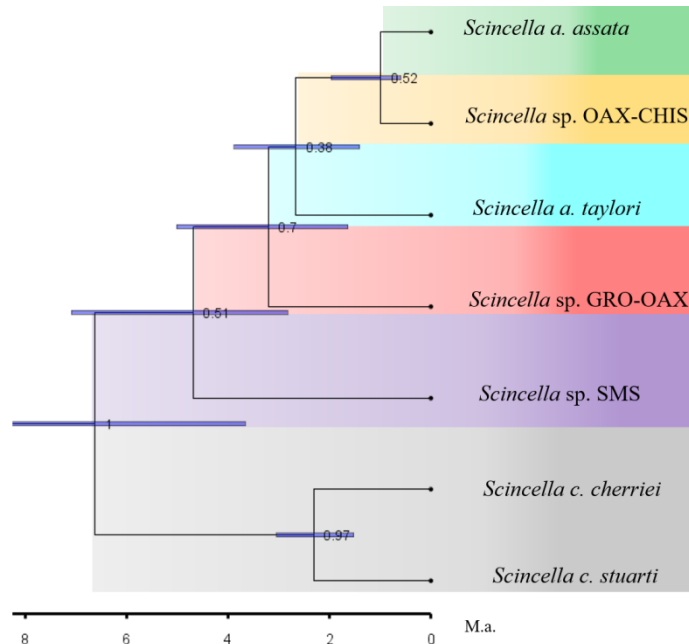


Figura 16.- Árbol de especies calibrado en el tiempo del complejo *S. assata* y *S. cherriei* basado en un locus mitocondrial y dos loci nucleares. Los colores representan los clados de los análisis filogenéticos de ML e IB. La PP se indica en los nodos. Las barras azules indican los intervalos de credibilidad al 95%. En la parte inferior se indica la edad en millones de años (M.a.) en que se estima se dio la divergencia de las especies.

6.5.- Resumen taxonómico

Se muestra el número de especies propuestas por cada criterio para reconocer los límites de especies en el complejo *S. assata*. La revisión morfológica con caracteres merísticos y cualitativos propone cinco especies; el análisis de funciones discriminantes se consideran cinco especies; dentro de los métodos de delimitación, el análisis de Wiens y Penkrot propone cinco especies; por su parte dentro de los métodos coalescentes de delimitación, el análisis de GMYC propone 17 especies, y el análisis de PTP propone 14 especies (Fig. 17).

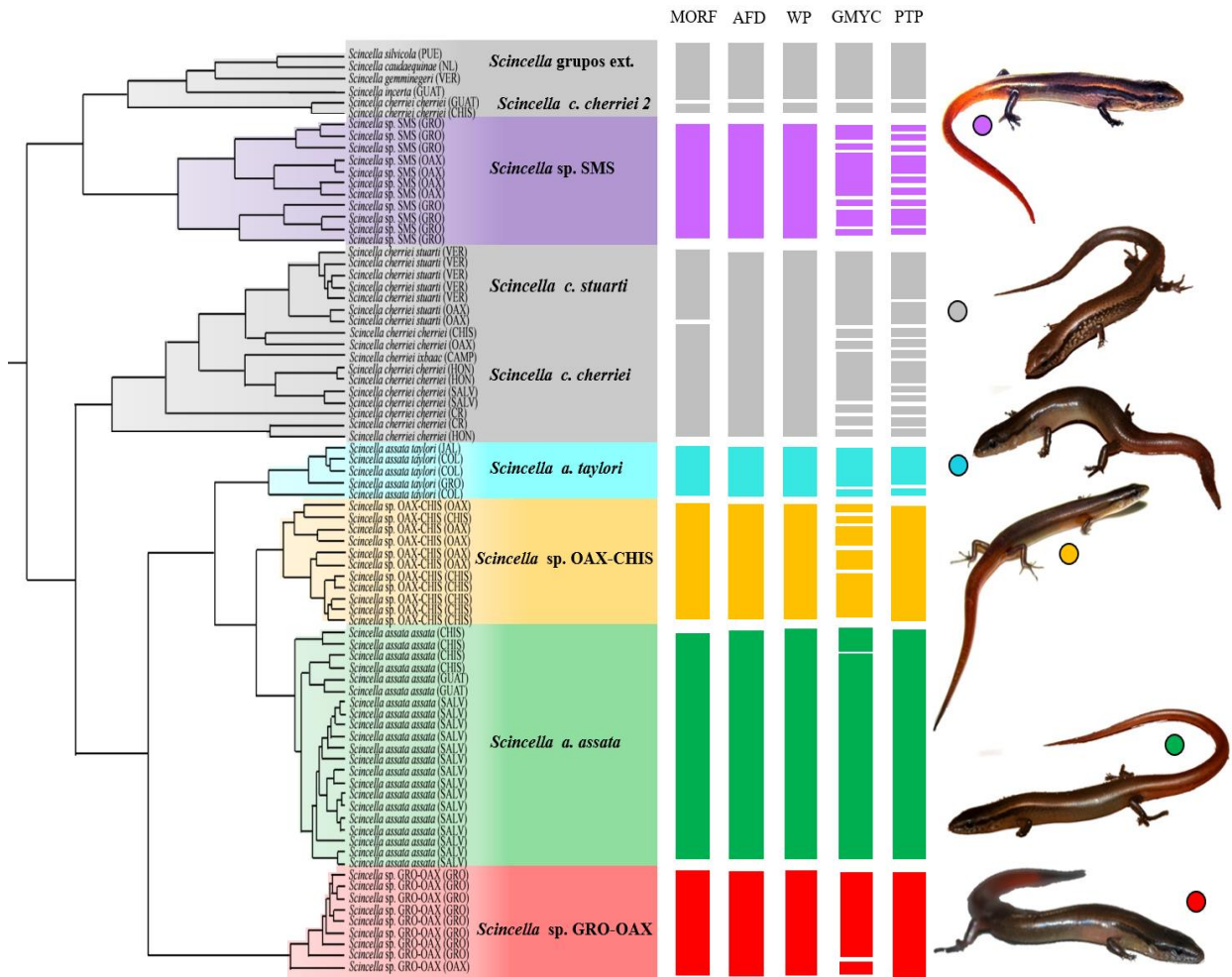


Figura 17. Resultados de cada método utilizado para delimitar especies en el complejo *Scincella assata*. Se indican los mismos colores de cada clado de los análisis filogenéticos de ML e IB por especie propuesta. El análisis morfológico con caracteres merísticos y cualitativos (MORF) propone cinco especies; el análisis de funciones discriminantes (AFD) propone cinco especies; el análisis de Wiens y Penkrot (WP) propone cinco especies; el análisis de General Mixed Yule Coalescent (GMYC) propone 17 especies; el análisis de Poisson tree Process (PTP) propone 14 especies.

7.- DISCUSIÓN

7.1.- Morfología de *S. assata*

Uno de los principales problemas que han enfrentado los taxónomos en la clasificación de la familia Scincidae es la uniformidad de sus caracteres morfológicos (Taylor 1937). A lo largo de tiempo se han recopilado nuevos datos acerca de la morfología de Scincidos, y se han identificado caracteres diagnósticos útiles que respaldan su utilización en estudios taxonómicos (Stuart 1940; Mittleman 1950; Greer 1970; Greer 1974; Ouboter 1986; García-Vázquez 2010; Nguyen y cols. 2010; Feria-Ortiz y cols. 2011; Linkem y cols. 2011; Hedges y Conn 2012; Nguyen y cols. 2019; McCranie y cols. 2020). Stuart (1940) proporciona información de las especies del género *Scincella* que conforman el grupo Lygosoma, algunos de los caracteres que permiten diferenciar las especies son: el número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo, el número de escamas dorsales, escamas nucales y superposición de las extremidades. Este último carácter es cuestionado debido a que el tamaño de las extremidades depende de la edad del organismo, y se dificulta su aplicación en ejemplares de colecciones fijados con formol ya que se vuelven demasiado rígidos y son propensos a dañarse, sin embargo, este carácter se utiliza con frecuencia y es considerado con valor de diagnóstico (Stuart 1940; Greer 1970; García-Vázquez 2003; 2012; Hedges y Conn 2012).

Por su parte para el complejo *S. assata*, como en otros representantes de la familia Scincidae, el mayor peso de la asignación morfológica recae en algunos de los caracteres merísticos y cualitativos como son el patrón de coloración, la franja lateral, color y presencia de las líneas, el número de escamas alrededor de la mitad del cuerpo, el número de escamas dorsales, escamas nucales y tamaño de las extremidades (Stuart 1940, Greer 1974; Brow y Alcalá 1980; Griffith y cols. 2000; Nguyen y cols. 2010; García-Vázquez y cols. 2010; García-Vázquez 2012; Hedges y Conn 2012; Valdenegro-Brito 2018; Nguyen y cols. 2019; Perea-Pérez 2020).

El número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo es uno de los caracteres más utilizados para diagnosticar especies dentro de la familia Scincidae. Greer (1970) menciona que el intervalo de este carácter en los integrantes de la familia Lygosominae es muy grande, y puede presentar desde 18 hasta 112 hileras. En los

representantes del género *Scincella* del continente americano el intervalo es de 24–35 hileras aproximadamente (Stuart 1940; García-Vázquez 2012; Valdenegro-Brito 2018). Dentro de *Scincella assata* las hileras de escamas a medio cuerpo diagnostican a las subespecies reconocidas, *S. a. assata* presenta 30–33 a diferencia de *S. a. taylori* que presenta 24–28 hileras (Stuart 1940). Sin embargo, a partir de la revisión morfológica realizada estos intervalos varían y permiten identificar cinco grupos, es importante mencionar que el valor de diagnóstico aumenta cuando se utiliza en conjunto con otros caracteres (Nguyen y cols. 2010; 2019).

Otros de los caracteres con valor de diagnóstico en este grupo son el número de escamas dorsales (Stuart 1940) y escamas nucales. De acuerdo con Greer (1970) y Greer y Shea (2003) las escamas de la región de la cabeza suelen ser útiles para identificar grupos. Oliver (1937) reporta que de 15 ejemplares de *S. a. taylori* examinados, cuatro presentan una fórmula nocal 1-1, siete tienen sólo una escama nocal alargada y cuatro tienen escamas nucales indiferenciadas, estas condiciones de escamas nucales permiten distinguir entre *S. a. taylori* (1-1) y *S. a. assata* (indiferenciadas). Por lo que los ejemplares mencionados por Oliver (1937) con escamas nucales indiferenciadas pueden referirse a *Scincella* sp. GRO-OAX o *Scincella* sp. SMS ya que estos linajes presentan disposición de solo una escama nocal alargada o indiferenciadas.

En cuanto a la franja lateral, se encontraron tres patrones, dentro de los cuales se describe uno que no posee otra especie del género *Scincella* del grupo Lygosoma, ya que *Scincella* sp. SMS presenta una línea oscura por debajo de la franja lateral. La franja lateral ha sido importante para diagnosticar especies, como en *Scincella kikaapoa* del grupo Oligosoma, la cual presenta dos franjas ventrolaterales estrechas y oscuras separadas entre sí por una línea pálida ventrolateral estrecha a cada lado (García-Vázquez y cols. 2010). Cabe señalar, que no es un carácter exclusivo de las especies del género *Scincella*, ya que la variación de los patrones de las franjas laterales y las líneas ventrolaterales o dorsolaterales se han utilizado con frecuencia en otras especies de la familia Scincidae como en los géneros *Eumeces* Wiegmann 1834, *Plestiodon* Dumeril y Bibron 1839, *Marisora* Hedges y Conn 2012, *Mabuya* Fitzinger 1826 y *Mesocincus* Griffit, Ngo y Murphy 2000 (Griffith y cols.

2000; García-Vázquez y cols. 2010; Feria-Ortiz y cols. 2011; Pavón-Vázquez 2015; McCranie y cols. 2020).

Por su parte el análisis estadístico, con la inclusión de caracteres morfométricos y merísticos, complementa la evidencia morfológica y es congruente con la asignación de los grupos morfológicos con caracteres merísticos y cualitativos, a pesar de que se observa un mínimo solapamiento en un grupo con respecto a otros dos, debido a que comparten algunas características (*S. a. assata*, *Scincella* sp. GRO-OAX y *Scincella* sp. OAX-CHIS) estos se pueden distinguir por la procedencia geográfica. Actualmente se siguen describiendo especies nuevas en el género *Scincella* con la morfología como una de las principales fuentes de evidencia, incluso en algunas especies asiáticas se ha incluido morfología de hemipenes (Darevsky y Nguyen 1983; García-Vázquez y cols. 2010; Nguyen y cols. 2010; Neang y cols. 2018; Nguyen y cols. 2019).

7.2.- Sistemática de *S. assata*

En la actualidad las filogenias con caracteres moleculares han resuelto muchos de los problemas taxonómicos que presentaban los integrantes de la familia Scincidae en su clasificación taxonómica (Griffith y cols. 2000; Brandley y cols. 2005; Feria-Ortiz y cols. 2011; Hedges y Conn 2012; Linkem y cols. 2011; McCranie 2020). La hipótesis filogenética de *S. assata* obtenida en este estudio es congruente a la de trabajos previos (García-Vázquez 2012; Valdenegro-Brito 2018), sin embargo, a diferencia de las anteriores se considera una hipótesis fuertemente soportada por la inclusión de un mayor número de muestras y la integración de diferentes fuentes de evidencia que la respaldan. Se confirma que *S. assata* no es un grupo natural y representa un complejo de especies en el que se identificaron cinco linajes. García-Vázquez (2012) identificó dos clados, uno conformado por un haplotipo de *Sphenomorphus a. taylori* (GRO) el cual corresponde al linaje identificado en este estudio como *Scincella* sp. GRO-OAX y el segundo conformado por haplotipos *Sphenomorphus a. taylori* (GRO) y *Sphenomorphus a. assatum* (OAX) que corresponden al linaje *Scincella* sp. SMS. Por su parte, Valdenegro-Brito (2018) identificó tres clados; uno conformado por haplotipos de *Scincella a. taylori* (GRO) y *Scincella a. assatum* (OAX) los cuales corresponden al linaje *Scincella* sp. SMS, el segundo conformado por un haplotipo *Scincella a. taylori* (Pluma Hidalgo) sin embargo, la longitud de la secuencia era corta, por lo que para

este estudio se completo, y en el análisis se incluye en el clado *Scincella* sp. SMS; el tercero incluía haplotipos de *Scincella a. taylori* (COL), *Scincella a. taylori* (GRO) y *Scincella a. assata* (CHIS), los cuales en este estudio se identificaron como tres linajes independientes y corresponden a *S. taylori*, *Scincella* sp. GRO-OAX y *S. assata* respectivamente.

La inclusión de muestras de Guatemala y El Salvador, específicamente de la localidad tipo (volcán de Izalco, El Salvador) de *S. assata* es relevante ya que permitió identificar que las poblaciones de Chiapas no pertenecen a un mismo clado, a partir de lo cual se identificó un linaje no descrito (*Scincella* sp. OAX-CHIS) reportado como *S. a. taylori* por Álvarez del Toro y Smith (1956) y Álvarez del Toro (1982) en Tonalá, Chiapas.

De acuerdo con Linkem y cols. (2011) la familia Scincidae requiere de una revisión exhaustiva con caracteres moleculares, ya que realizar filogenias con estos caracteres pueden evitar diagnosticar erróneamente las relaciones filogenéticas resultantes de altos niveles de homoplasia en algunos caracteres morfológicos.

7.3.- Límites de especie en *S. assata*

Los métodos de límites de especies concuerdan en sugerir que *Scincella assata* es un complejo de especies conformado por diferentes linajes y no por dos subespecies como es reconocido actualmente (Fig. 17). Sin embargo, no hubo congruencia total de las hipótesis propuestas por cada método ya que el intervalo de especies propuestas dentro de *S. assata* va desde cinco hasta 17 especies.

La delimitación de especies mediante WP propone cinco especies. Este análisis parece confiable, ya que se incluyeron especies estrechamente relacionadas a la especie focal. Además, se incluyen dos o más individuos de tantas localidades como fue posible, esto para determinar la exclusividad del grupo e inferir si existe flujo génico entre las poblaciones en los linajes más basales. Esta aproximación resultó en que las cinco especies focales fueron exclusivas y determinadas como especies únicas, hipótesis respaldadas por los caracteres morfológicos y la congruencia geográfica con excepción de *Scincella* sp. SMS y *Scincella* sp. GRO-OAX. En la región de la SMS en el centro de Guerrero se observa una distribución simpátrica entre *Scincella* sp. SMS y *Scincella* sp. GRO-OAX, sin embargo, existen diferencias en cuanto a la altitud y tipo de vegetación en donde habitan cada una de estas

especies. Por una parte, *Scincella* sp. GRO-OAX se puede encontrar de bajas a moderadas elevaciones (17-1800 m) principalmente en selva baja caducifolia desde el centro de Guerrero en Chilpancingo hacia el sur en la Planicie Costera del Pacífico y por su parte *Scincella* sp. SMS se restringe a elevaciones mayores (1000-2079 msnm) principalmente en bosques de pino y pino-encino (Zamudio y cols. 1997; Serb y cols. 2001; Wiens y Penkrot 2002; Mata-silva y cols. 2017; Palacios-Aguilar y Flores-Villela 2018).

En cuanto a los métodos coalescentes de delimitación, GMYC y PTP, podrían estar sobreestimando por más de 11 especies el número de entidades presentes en el complejo *S. assata*. Generalmente las estimaciones de límites de especies entre PTP y GYMC son similares, son métodos que están influenciados por el flujo génico y son sensibles a la relación entre el tamaño de la población y el tiempo de divergencia (Zhang y cols. 2013; Luo y cols. 2018). La sobreestimación de especies es frecuente en estos métodos, ya que el número de especies propuestas suele ser mayor que las determinadas morfológicamente, pero no se descarta su aplicación ya que se ha demostrado que detecta la posible presencia de especies crípticas, por lo que se resalta la importancia de comparar los resultados con otros métodos (Fontaneto y cols. 2009; Ence y Carstens 2011; Ceccarelli y cols. 2012; Miralles y Vences 2013; Talavera y cols. 2013). Dentro de los problemas principales que enfrenta GMYC se encuentra el muestreo (sobreestimación de especies) y la historia evolutiva del taxón, ya que es poco probable que las especies que han divergido recientemente o los clados que se someten a radiación rápida sean identificables como especie (subestimación de especies). Una estimación errónea se puede detectar porque los resultados son incongruentes cuando se compara bajo un enfoque de taxonomía integradora, en este estudio se considera una estimación errónea por parte de GMYC en *Scincella* sp. OAX-CHIS y *Scincella* sp. SMS ya que no existe congruencia entre las especies propuestas y la evidencia morfológica así como la estructura geográfica al estimar ejemplares que son morfológicamente similares provenientes de una misma localidad como especies potenciales diferentes. En *Scincella* sp. OAX-CHIS la falta de inclusión de muestras de la región central de Chiapas y en *Scincella* sp. SMS los huecos en el muestreo debido al relieve accidentado de la Sierra Madre de Sur podrían estar afectando las estimaciones (Reid y Carstens 2012; Talavera y cols. 2013).

El método de PTP considera como especies únicas a *Scincella assata*, *Scincella* sp. GRO-OAX y *Scincella* sp. OAX-CHIS (uno de los dos taxones que sobreestima GMYC), mientras que en *S. a. taylori* al igual que GMYC estima dos especies, a pesar de que no existió diferenciación morfológica no se descarta la hipótesis de que el ejemplar de Ixtlahuacan, Colima pudiera representar un linaje independiente críptico, considerando que *S. a. taylori* es el grupo con menor número de haplotipos incluidos en los análisis, además de que en este estudio no se incluyeron muestras de Michoacán, un esquema de muestreo mejor representado podría contribuir a resolverlo (Le Ru y cols. 2014; Mallo y Posada 2016). El clado *Scincella* sp. SMS con PTP al igual que en GMYC está sobreestimado por ocho entidades, y de la misma manera se atribuye al muestreo limitado (Le Ru y cols. 2014) al estimar ejemplares morfológicamente similares de una misma localidad como especies diferentes considerando la baja probabilidad de simpatría de tres especies en un mismo sitio, ya que en puerto del Balsamo, Guerrero, de tres ejemplares se estiman dos especies. Así mismo, estima tres ejemplares de Malinaltepec, Guerrero, como tres especies independientes. De acuerdo con el amplio intervalo de distribución geográfica de *Scincella* sp. SMS y el relieve accidentado de la Sierra Madre de Sur, existen haplotipos de este grupo que no se han muestreado, por lo tanto, el grado de divergencia entre los haplotipos del mismo clado es mayor, cabe mencionar que los límites inferidos por PTP y GMYC son sólo aproximados y es necesario dentro de un marco de taxonomía integradora utilizar conjuntos de datos adicionales como evidencia morfológica, geográfica, ecológica, etológica etc. para dar soporte a las hipótesis de delimitación (Padial y cols. 2010; Ence y Carstens 2011; Sauer y Hausdorf 2012; Zhang y cols. 2013).

8.- CONCLUSIONES

- La integración de la evidencia morfológica y molecular permitió plantear una hipótesis bien soportada de delimitación de especies dentro del complejo *S. assata*, la cual refiere existen al menos cinco entidades en el complejo.
- El taxón *Scincella assata* no es monofilético, ya que los haplotipos forman cinco clados, y uno de ellos se excluye del ancestro común más reciente.
- Existen algunas diferencias morfológicas que permiten formar grupos dentro del complejo *S. assata*. Sin embargo, la evidencia morfológica por si sola no es contundente, por lo que se requirió de fuentes complementarias como la procedencia geográfica y las relaciones filogenéticas que respaldaran los grupos morfológicos.
- Los resultados de la delimitación molecular de especies son congruentes en algunos grupos con la asignación morfológica y sus relaciones filogenéticas, por otra parte, también existe incongruencias en dos de los clados. Sin embargo, todos los métodos sugirieron la hipótesis de que el complejo *Scincella assata* se conforma por al menos cinco especies.
- Los métodos coalescentes de límites de especies (GMYC y PTP) sobreestiman el número de especies hipotéticas, sin embargo, esta sobreestimación se produce únicamente en dos de los cinco clados en los cuales se atribuye a que el muestreo requiere ser mejor representado.
- Los resultados obtenidos en este estudio se consideran como evidencia suficiente de evolución independiente de los linajes que conforman el complejo *S. assata* para ser considerados como especie cada uno, por lo que las dos subespecies reconocidas en *S. assata* (*S. assata assata* y *S. assata taylori*) se elevan de categoría taxonómica a nivel de especie y además se describen tres especies nuevas (*Scincella* sp. nov. OAX-CHIS, *Scincella* sp. nov. GRO-OAX y *Scincella* sp. nov. SMS).

9.- SISTEMÁTICA DEL COMPLEJO *SCINCELLA ASSATA* Y CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS

Con base en los análisis realizados y de acuerdo con la propuesta de De Queiroz (2007) que define a las especies como linajes evolutivos independientes y que los atributos que fueron adquiriendo en el proceso de divergencia nos ayudan a reconocer entre ellas, en este estudio se sugiere la presencia de cinco especies dentro del complejo *S. assata*. En particular, *S. a. assata*, *S. assata taylori* consideradas como subespecies dentro de *S. assata*, conforman cada uno grupos exclusivos que se pueden distinguir morfológicamente por el número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo, número de escamas dorsales, escamas nucales alargadas y por la franja lateral continua en *S. a. assata* y discontinua en *S. a. taylori*. Por lo tanto, se propone elevarlos de categoría taxonómica a nivel de especie a *Scincella assata* stat. nov. y *Scincella taylori* stat. nov. respectivamente. Por su parte *Scincella* sp. OAX-CHIS, *Scincella* sp. GRO-OAX y *Scincella* sp. SMS representan especies no descritas, y son distinguibles morfológicamente. *Scincella* sp. nov. SMS se diferencia del resto por el tamaño de las escamas dorsales, menor número de escamas dorsales, por la presencia de una línea oscura lateral por debajo de la franja lateral y dos líneas oscuras dorsolaterales. *Scincella* sp. nov. OAX-CHIS, se diferencia de *S. assata* stat. nov. por presentar menor número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo y la ausencia de las líneas dorsolaterales claras. Y *Scincella* sp. nov. GRO-OAX se diferencia de *S. taylori* stat. nov. por presentar la franja lateral continua, tendencia a escamas nucales indeferenciadas y la presencia de las líneas claras dorsolaterales, con relación a *S. assata* stat. nov. se diferencia por el menor número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo. Cada grupo representa grupos monofiléticos, además cada linaje es respaldado por al menos un método de límites de especie.

9.1.- Caracterización de las especies propuestas:

9.1.1.- *Scincella assata* (Cope 1864) stat. nov.

(Fig. 18)

Lampropholis assatus Cope 1864

Mocoa assata (Cope 1876)

Lygosoma assatum assatum (Stuart 1940)

Scincella assata assata (Mittleman 1950)

Scincella assata assata (Smith y Taylor 1950)

Sphenomorphus assatus (Greer 1974)

Sphenomorphus assatus (Köhler 2006)
Scincella assata (Linkem y cols 2011)
Scincella assata (McCranie 2018)
Scincella assata assata (Valdenegro-Brito 2018)

Holotipo. - ANSP 9465
Localidad tipo. - Volcán Izalco, El Salvador.

Redescripción. - Especie de tamaño pequeño, alcanza una LHC max. de 55.58 mm. Escama frontoparietal única; interparietal rodeada por parietales; frontal elongada en contacto con frontoparietal, prefrontales separadas. Escamas nucales indiferenciadas; escamas dorsales pequeñas; 27–35 hileras de escamas alrededor del cuello; 28–33 hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 63–79 escamas dorsales; ocho hileras de escamas entre franjas laterales a la altura del cuello, 1ª y 8ª hilera en contacto con las franjas oscuras laterales y líneas dorsolaterales claras a ambos lados. Miembros pentadáctilos cortos, que cuando son plegados al cuerpo no se tocan entre si, pueden estar separados por 2–15 escamas. Presentan 14–19 laminillas infradigitales en el cuarto dedo. Color del cuerpo con el dorso marrón oscuro con puntos negros, franja oscura lateral continua extendiéndose desde los nostrilos hasta más de la mitad de la cola, bien definida desde la región postocular hasta la altura de las extremidades anteriores en donde se hace delgada y degradada, nuevamente se define en el margen distal de la cloaca y finalmente se desvanece en la cola; línea dorsolateral clara a ambos lados del cuerpo por arriba de la franja oscura lateral, vientre color crema, cola con tonos rojizos.

Variación morfológica. - Las poblaciones del Sur de Chiapas y Guatemala presentan una serie de puntos negros en el rostro, que en la región de las supralabiales se extienden por el tímpano hasta la región de las extremidades anteriores en donde se hacen menos visibles, mientras que las poblaciones de El Salvador y Honduras los puntos en el rostro son menos visibles o ausentes. Las líneas dorsolaterales claras son más definidas y gruesas en las poblaciones del Sur de Chiapas y Guatemala, mientras que en las poblaciones de El Salvador y Honduras estas líneas están menos definidas y son menos visibles. Adicionalmente, de 52 ejemplares examinados cuatro ejemplares de El Salvador y el único registro de Honduras, presentan menos de 30 hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo, el resto de los ejemplares de El Salvador y todos los ejemplares del sur de Chiapas y Guatemala presentan 30 o más hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo.

Comparaciones. - *Scincella assata* stat. nov. difiere de *S. gemmingeri*, *S. lateralis*, *S. kikaapoa* y *S. silvicola* por la presencia de la escama frontoparietal única (escama frontoparietal dividida en las otras especies). De *S. incerta*, *S. rara* y *S. cherriei* por la coloración rojiza de la cola (cola color marron en *S. incerta* y azul en *S. cherriei*). De *S. taylori* stat. nov., *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) y *Scincella* sp. nov. (SMS) por la presencia de una línea dorsolateral clara a ambos lados del cuerpo (ausencia de líneas dorsolaterales claras en las otras especies). Adicionalmente, se puede diferenciar de *S. cherriei* por la presencia de extremidades cortas, que cuando son plegadas al cuerpo, se separan por 2–15 escamas (extremidades largas, que cuando son plegadas al cuerpo, se sobrelapan por 1–8 escamas en *S. cherriei*). *Scincella assata* stat. nov. se diferencia de *S. taylori* stat. nov., *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX), *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) y *Scincella* sp. nov. (SMS) por el número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo ($28-33 \bar{x} = 30$ vs $24-27 \bar{x} = 25$ en *S. taylori*, $26-28 \bar{x} = 27$ en *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX); $26-30 \bar{x} = 28$ en *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) y $24-28 \bar{x} = 25$ en *Scincella* sp. nov. (SMS)). De *S. taylori*, *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX) y *Scincella* sp. nov. (SMS) por la presencia de escamas nucales indiferenciadas (escamas nucales alargadas en las otras especies).

Distribución. - *Scincella assata* stat. nov. se distribuye en la planicie costera del Pacífico, desde el sur de Chiapas, México, sur de Guatemala, en El Salvador se distribuye en casi todo el País (Köhler 2006), hasta el oeste de Honduras (McCranie 2018). Habita en bosque tropical perenifolio y subperenifolio, en El Salvador, específicamente en la localidad de San José Sacare se tiene el registro más alto de esta especie, en bosque de pino-encino a 1097 msnm (Köhler 2006) (Fig. 19).



Figura 18. A y B, ejemplares de *Scincella assata* stat. nov. de El Salvador (La Libertad); C y D, ejemplares de *S. assata* del Sur de Chiapas (Huixtla), fotografías por Rocío Gabriela Escobedo Cadena.

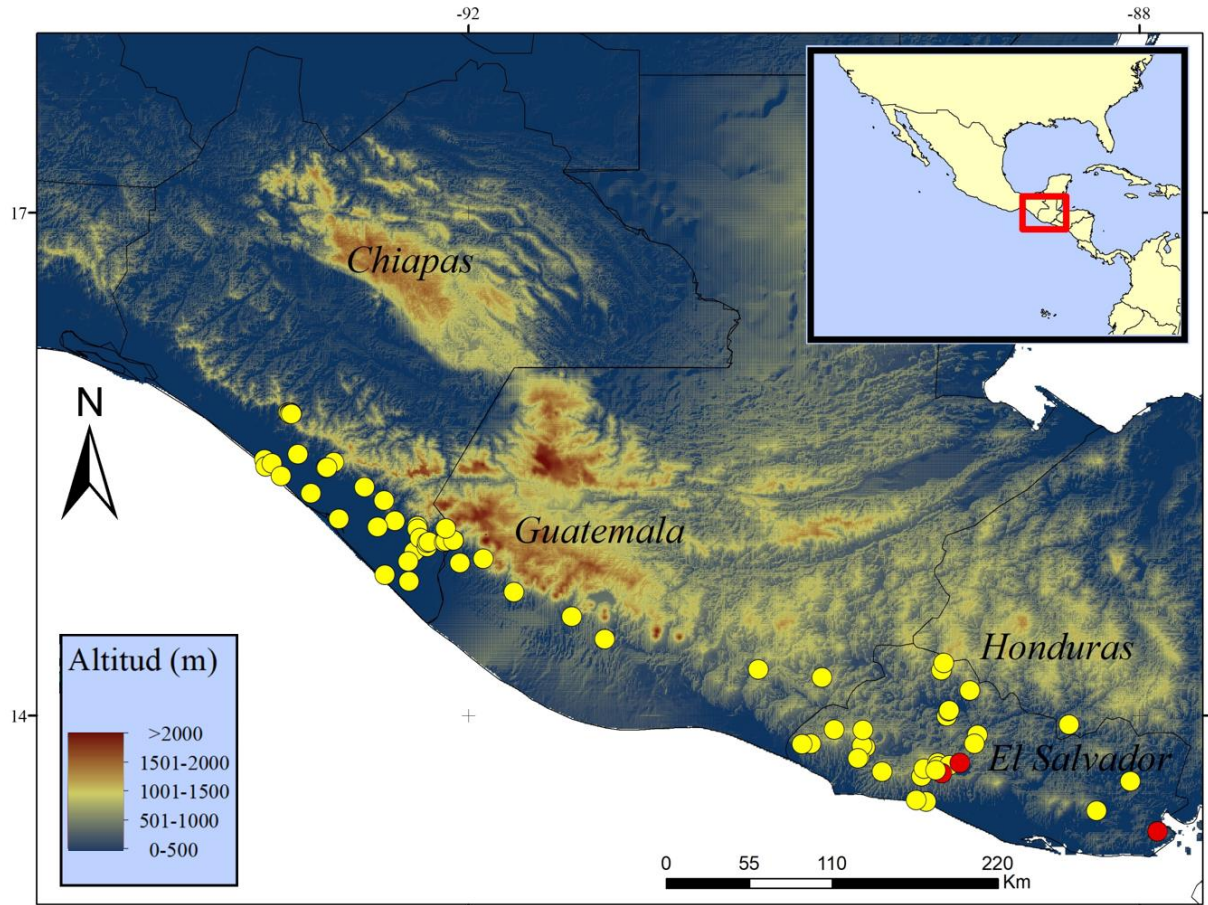


Figura 19. Distribución geográfica de *Scincella assata* stat. nov. Los círculos amarillos representan registros de colecciones científicas, los círculos rojos representan registros visuales de la plataforma Naturalista.

9.1.2.- *Scincella taylori* (Oliver 1937) stat. nov.

(Fig. 20)

Leiolopisma assatum (Burt 1935)

Leiolopisma assatum taylori Oliver 1937

Lygosoma assatum taylori (Stuart 1940)

Scincella assata taylori (Mittleman 1950)

Scincella assata taylori (Smith y Taylor 1950)

Scincella assata taylori (Valdenegro-Brito 2018)

Holotipo. - UMMZ 80107

Localidad tipo. - Santiago, Colima, México.

Redescripción. - Especie de tamaño pequeño, alcanza una LHC max. de 50.62 mm. Escama frontoparietal única; interparietal rodeada por parietales; frontal no elongada en contacto con frontoparietal, prefrontales separadas. Escamas nucales alargadas fórmula 1–1; escamas dorsales pequeñas; 26–30 hileras de escamas alrededor del cuello; 24–27 hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 62–70 escamas dorsales; ocho hileras de escamas entre franjas laterales a la altura del cuello, 1ª y 8ª hilera en contacto con las franjas a ambos lados. Miembros pentadáctilos cortos, que cuando son plegados al cuerpo no se tocan entre si, pueden estar separados por 5–15 escamas. Presentan 12–16 laminillas infradigitales en el cuarto dedo. Color del cuerpo con el dorso marrón claro. Franja oscura lateral discontinua, extendiéndose desde los nostrilos hasta la altura de las extremidades anteriores en donde se desvanece, vientre color crema, cola con tonos rojizos.

Variación morfológica. - En algunos ejemplares la franja lateral oscura es menos visible, adicionalmente en dos ejemplares juveniles la coloración dorsal es más oscura y presentan vestigios de líneas oscuras a lo largo del dorso.

Comparaciones. - *Scincella taylori* stat. nov. difiere de *S. gemmingeri*, *S. lateralis*, *S. kikaapoa* y *S. silvicola* por la presencia de la escama frontoparietal única (escama frontoparietal dividida en las otras especies. De *S. incerta*, *S. rara* y *S. cherriei* por la coloración rojiza de la cola (cola color marron en *S. incerta* y azul en *S. cherriei*). Adicionalmente, se puede diferenciar de *S. cherriei* por la prescencia de extremidades cortas, que cuando son plegadas al cuerpo son separadas por 5–15 escamas (extremidades moderadamente largas, que cuando son plegadas al cuerpo se sobrelapan por 1–8 escamas en *S. cherriei*). *Scincella taylori* stat. nov. se diferencia de *S. assata* stat. nov. por el número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo (24–27 $\bar{x} = 25$ vs 28–33 $\bar{x} = 30$ en *S.*

assata stat. nov.) y por la presencia de escamas nucales alargadas (escamas nucales indiferenciadas en *S. assata* stat. nov.). De *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX), *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) y *Scincella* sp. nov. (SMS) por la franja lateral oscura discontinua a la altura de las extremidades anteriores (franja lateral continua en las otras especies).

Distribución. - *Scincella taylori* stat. nov. es endémica de México, se distribuye en la zona occidente del País en la planicie costera del Pacífico, desde Jalisco, Colima, Michoacán hasta el oeste de Guerrero, en bosque tropical perenifolio y subperenifolio (Fig. 21).



Figura 20. Ejemplar de *S. taylori* stat. nov. del oeste de Guerrero (Puente Coyuquilla), municipio La Unión.

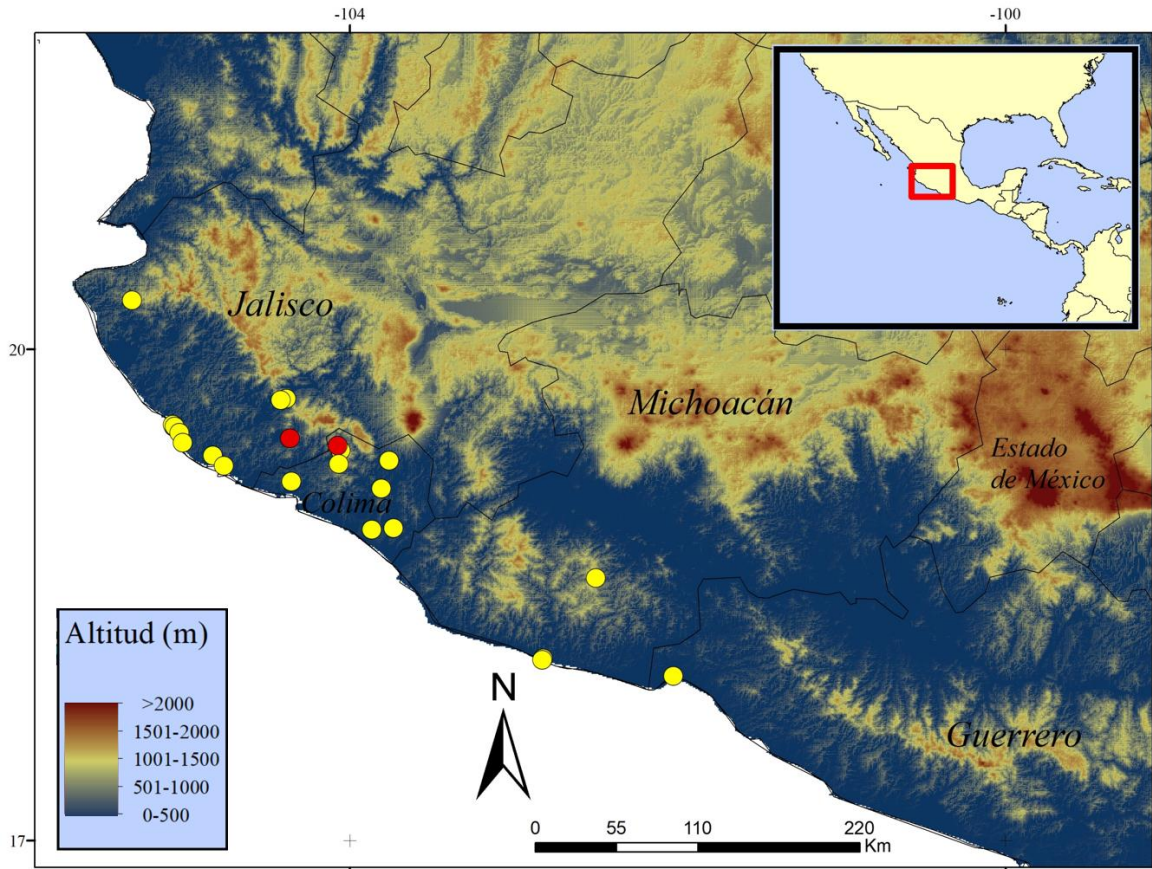


Figura 21. Distribución geográfica de *S. taylori* stat. nov. Los círculos amarillos representan registros de colecciones científicas, los círculos rojos representan registros visuales de la plataforma Naturalista.

9.1.3.- *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX)

(Fig. 22)

Leiolopisma assatum taylori Oliver 1937 (en parte)

Sphenomorphus assatum taylori (García-Vázquez 2012)

Scincella assata taylori (Valdenegro-Brito 2018)

Scincella assatus (Palacios-Aguilar y Flores-Villela 2018)

Descripción. - Especie de tamaño pequeño, alcanza una LHC max. de 50.8 mm. Escama frontoparietal única; interparietal rodeada por parietales; frontal no elongada en contacto con frontoparietal, prefrontales cercanas y en algunos ejemplares en contacto. Escamas nucales alargadas en un par, presencia de una sola escama nucal alargada (1-1/1-0/0-1) raramente indiferenciadas; escamas dorsales pequeñas; 27-30 hileras de escamas alrededor del cuello; 26-28 hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 63-76 escamas dorsales; ocho hileras de escamas entre franjas laterales a la altura del cuello, 1ª y 8ª hilera en contacto con

las franjas a ambos lados, 2ª y 7ª hilera en contacto con línea clara dorsolateral. Miembros pentadáctilos cortos, que cuando son plegados al cuerpo no se tocan entre si, están separados por 9–20 escamas. Presentan 12–16 laminillas infradigitales en el cuarto dedo. Color del cuerpo con el dorso marrón oscuro. Franja oscura lateral continua, extendiéndose desde los nostrilos, hasta la base de la cola, bien definida desde los nostrilos hasta la altura de las extremidades anteriores, donde se hace delgada y menos visible, nuevamente se define en el margen distal de la cloaca; línea dorsolateral clara ambos lados del cuerpo; vientre color crema, cola con tonos rojizos.

Variación morfológica. - En seis ejemplares de 11 examinados, la línea clara dorsolateral es poco visible, por otra parte, dos ejemplares de Ayutla y Mochitlán, Guerrero presentan vestigios de líneas oscuras a lo largo del dorso. Adicionalmente, dos ejemplares presentaron escamas nucales indiferenciadas, cuatro presentaron una sola escama nucal alargada y cinco presentaron un par de escamas nucales alargadas.

Comparaciones. - *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX) difiere de *S. gemmingeri*, *S. lateralis*, *S. kikaapoa* y *S. silvicola* por la presencia de la escama frontoparietal única (escama frontoparietal dividida en las otras especies). De *S. incerta*, *S. rara* y *S. cherriei* por la coloración rojiza de la cola (cola color marrón en *S. incerta* y azul en *S. cherriei*). Adicionalmente, se puede diferenciar de *S. cherriei* por la presencia de extremidades cortas, que cuando son plegadas al cuerpo son separadas por 9–20 escamas (extremidades moderadamente largas, que cuando son plegadas al cuerpo se separan por 1–10 escamas y se sobrelapan por 1–8 escamas en *S. cherriei*). De *S. taylori* stat. nov. por la franja lateral continua (discontinua en *S. taylori* stat. nov.). De *S. taylori* stat. nov., *Scincella* sp. nov. (SMS) y *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) por la presencia de una línea clara dorsolateral (ausencia en las otras especies). *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX) se diferencia de *S. assata* stat. nov., por el número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo ($26-28 \bar{x} = 25$ vs $28-33 \bar{x} = 30$ en *S. assata* stat. nov.). Adicionalmente se puede diferenciar de *S. taylori* stat. nov. y *Scincella* sp. nov. (SMS) por el número de escamas dorsales ($63-76 \bar{x} = 70$ vs $62-70 \bar{x} = 66$ en *S. taylori* y $54-67 \bar{x} = 61$ en *Scincella* sp. nov. (SMS)).

Distribución. - *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX) es endémica de México, se distribuye en parte de la planicie costera del Pacífico en la costa de Guerrero, en Acapulco, Ayutla de los Libres, además en la Sierra Madre del Sur, en la zona central de Guerrero, en Chilpancingo, Tierra

Colorada, Sierra de Mochitlán hasta el oeste de Oaxaca en Putla Villa de Guerrero, San Andrés Cabecera Nueva, en bosque tropical perenifolio y subperenifolio (Fig. 23).



Figura 22. A y B, ejemplares de *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX) de Guerrero (Tierra Colorada), fotografías por Ricardo Palacios Aguilar.

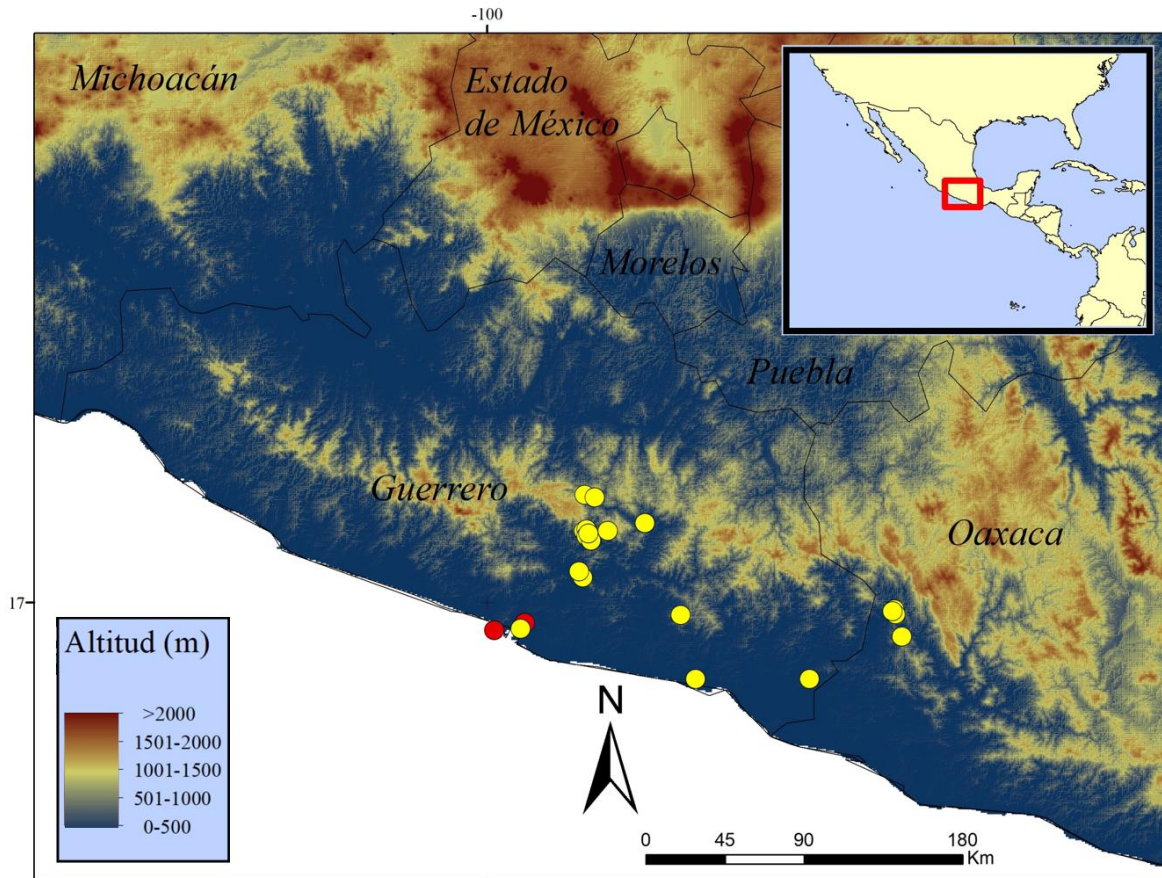


Figura 23. Distribución geográfica de *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX). Los círculos amarillos representan registros de colecciones científicas, los círculos rojos representan registros visuales de la plataforma Naturalista.

9.1.4.- *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS)

(Fig. 24)

Scincella assata taylori (Álvarez del Toro y Smith 1956)

Scincella assata taylori (Álvarez del Toro 1982)

Descripción. - Especie de tamaño pequeño, alcanza una LHC max. de 49.24 mm. Escama frontoparietal única; interparietal rodeada por parietales; frontal elongada en contacto con frontoparietal, prefrontales separadas. Escamas nucales indiferenciadas, raramente alargadas fórmula (1-1/1-0/0-1); escamas dorsales pequeñas; 28-34 hileras de escamas alrededor del cuello; 26-30 hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 62-75 escamas dorsales; ocho hileras de escamas entre franjas laterales a la altura del cuello, 1ª y 8ª hilera en contacto con las franjas a ambos lados. Miembros pentadáctilos cortos, que cuando son plegados al cuerpo no se tocan, pueden estar separadas por 7-20 escamas. Presentan 14-17 laminillas infradigitales en el cuarto dedo. Color del cuerpo con el dorso marrón oscuro. Franja oscura

lateral continua, extendiéndose desde los nostrilos, hasta la base de la cola, bien definida desde los nostrilos hasta la altura de las extremidades anteriores, donde se hace delgada y menos visible, nuevamente se define en el margen distal de la cloaca; vientre color crema, cola con tonos rojizos.

Variación morfológica. - Seis ejemplares de 10 examinados presentan escamas nucales indiferenciadas, un ejemplar presenta un par de escamas nucales alargadas y tres presentan una sola escama nucal alargada.

Comparaciones. - *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) difiere de *S. gemmingeri*, *S. lateralis*, *S. kikaapoa* y *S. silvicola* por la presencia de la escama frontoparietal única (escama frontoparietal dividida en las otras especies. De *S. incerta*, *S. rara* y *S. cherriei* por la coloración rojiza de la cola (cola color marron en *S. incerta* y azul en *S. cherriei*). Adicionalmente, se puede diferenciar de *S. cherriei* por la presencia de extremidades cortas, que cuando son plegadas al cuerpo son separadas por 7–20 escamas (extremidades moderadamente largas, que cuando son plegadas al cuerpo se sobrelapan por 1–8 escamas en *S. cherriei*). De *S. taylori* stat. nov. por la franja lateral continua (discontinua en *S. taylori*). *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) se puede diferenciar de *S. assata* stat. nov. y *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX) por no presentar la línea clara dorsolateral (presencia de línea clara dorsolateral en las otras especies). De *S. assata* stat. nov., por el número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo ($26-30 \bar{x} = 28$ vs $28-33 \bar{x} = 30$ en *S. assata* stat. nov.).

Distribución. - *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) es endémica a la zona sur de México, se distribuye en una parte de la planicie costera del Pacífico en la costa este de Oaxaca, en San Pedro Tapanatepec, hacía el sur en la costa norte del estado de Chiapas en Tonalá, dentro de bosque tropical perenifolio y subperenifolio (Álvarez del Toro y Smith 1956; Álvarez del Toro 1982) (Fig. 25).

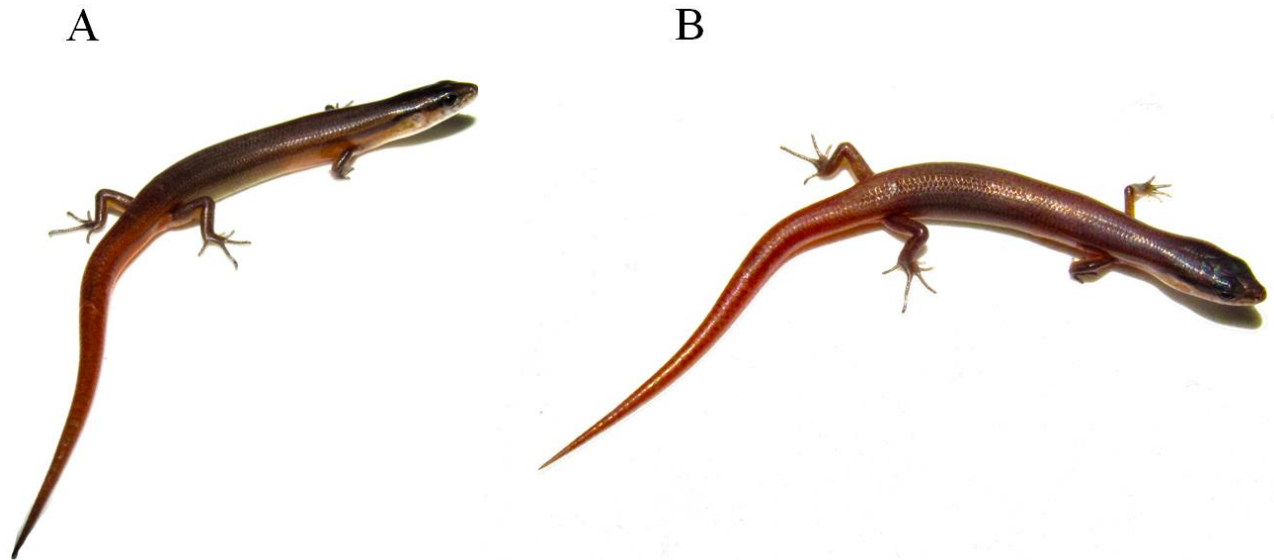


Figura 24. A y B, ejemplares de *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) del este de Oaxaca (San Pedro Tapanatepec), fotografías por Raquel Hernández Austria.

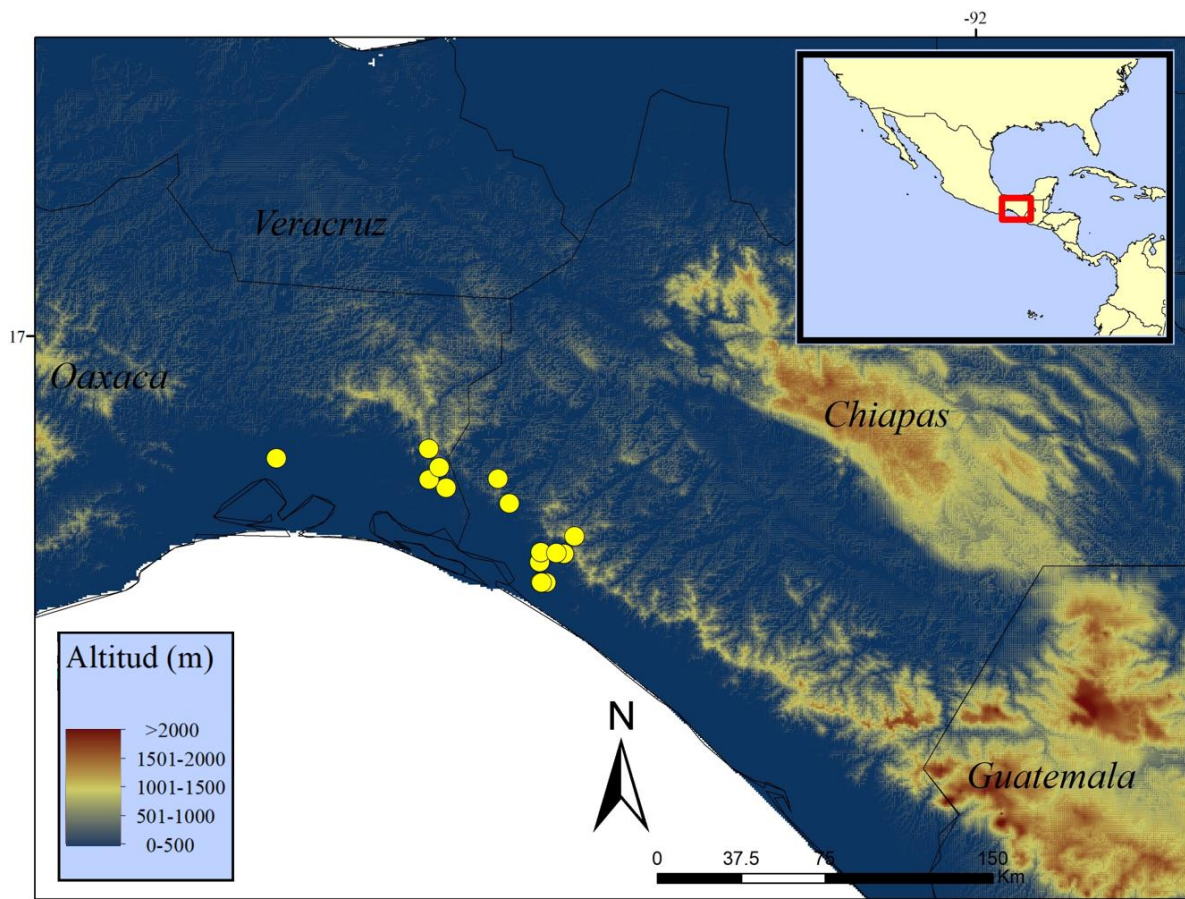


Figura 25. Distribución geográfica de *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS). Los círculos amarillos representan ejemplares de colecciones científicas.

9.1.5.- *Scincella* sp. nov. (SMS)

(Fig. 26)

Sphenomorphus assatum assatum (García-Vázquez 2012)

Sphenomorphus assatum taylori (García-Vázquez 2012)

Sphenomorphus assatus (Mata-Silva y cols. 2017)

Scincella assata assata (Valdenegro-Brito 2018)

Scincella assata taylori (Valdenegro-Brito 2018)

Descripción. - Especie de tamaño mediano, alcanza una LHC max. de 65.25 mm. Escama frontoparietal única; interparietal rodeada por parietales; frontal no elongada en contacto con frontoparietal, prefrontales separadas. Escamas nucales alargadas, raramente indiferenciadas (1-1/1-0/0-1); escamas dorsales grandes y alargadas; 26-28 hileras de escamas alrededor del cuello; 24-28 hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 54-67 escamas dorsales; seis hileras de escamas entre franjas laterales a la altura del cuello, 1ª y 6ª hilera en contacto con las franjas a ambos lados, 2ª y 5ª hilera en contacto con las líneas oscuras dorsolaterales. Miembros pentadáctilos cortos, que cuando son plegados al cuerpo no se tocan, pueden estar separadas por 8-23 escamas. Presentan 13-18 laminillas infradigitales en el cuarto dedo. Color del cuerpo con el dorso marrón claro, con un patrón liso sin manchas. Franja oscura lateral continua, gruesa y bien definida extendiéndose desde los nostrilos, hasta la base de la cola, adicionalmente presentan una línea oscura por debajo de la franja lateral, que surge a partir de puntos en las escamas supralabiales, pasa por debajo del tímpano y arriba de las extremidades anteriores, se desvanece a medio cuerpo. Presentan una serie de puntos en la región dorsolateral ordenados en dos hileras que asemejan dos líneas oscuras dorsolaterales; vientre color crema, cola con tonos rojizos.

Variación morfológica. - De 29 ejemplares examinados, 15 presentan un par de escamas nucales alargadas, seis presentan una sola escama nucal alargada y ocho ejemplares presenta un par de escamas nucales indiferenciadas. En algunos ejemplares la línea lateral oscura por debajo de la franja lateral no es continua y está representada por puntos una serie de puntos que se van separando. Adicionalmente en algunos ejemplares las líneas oscuras dorsolaterales son menos visibles.

Comparaciones. - *Scincella* sp. nov. (SMS) difiere de *S. gemmingeri*, *S. lateralis*, *S. kikaapoa* y *S. silvicola* por la presencia de la escama frontoparietal única (escama frontoparietal dividida en las otras especies. De *S. incerta*, *S. rara* y *S. cherriei* por la coloración rojiza de la cola (cola color marron en *S. incerta* y azul en *S. cherriei*). Adicionalmente, se puede

diferenciar de *S. cherriei* por la presencia de extremidades cortas, que cuando son plegadas al cuerpo son separadas por 8–23 escamas (extremidades moderadamente largas, que cuando son plegadas al cuerpo se sobrelapan por 1–8 escamas en *S. cherriei*). De *S. taylori* stat. nov., *S. assata* stat. nov., *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX), *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) y *S. cherriei* por las escamas dorsales grandes y alargadas (pequeñas en las otras especies). *Scincella* sp. nov. SMS se puede diferenciar de *S. taylori* stat. nov., *S. assata* stat. nov., *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX) y *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) por la franja lateral continua gruesa y bien definida (discontinua en *S. taylori*, continua delgada y poco definida a medio cuerpo en *S. assata* stat. nov., *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX) y *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS). Adicionalmente de *S. taylori* stat. nov., *S. assata* stat. nov., *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX) y *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) por la presencia de una línea oscura por debajo de la franja lateral (ausencia de en el resto de las especies). De *S. assata* stat. nov. por la presencia de escamas nucales alargadas (tendencia a escamas nucales indiferenciadas en *S. assata* stat. nov.). De *S. taylori* stat. nov., *S. assata* stat. nov., *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX), *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS) por el número de escamas dorsales (54–67 $\bar{x} = 61$ vs 63–76 $\bar{x} = 70$ en *Scincella* sp. nov. (GRO-OAX), 62–70 $\bar{x} = 66$ en *S. taylori* stat. nov., 59–65 $\bar{x} = 69$ en *S. assata* stat. nov., 62–75 $\bar{x} = 69$ en *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS).

Distribución. - *Scincella* sp. nov. (SMS) es endémica a la zona suroeste de México, se distribuye en la Sierra Madre del Sur, desde el oeste de Guerrero en Puerto del Bálsamo, La Ola, Bajos de Balzamar, hacía el sureste en Sierra de Tecpan, Sierra de Atoyac, Malinatepec hasta Oaxaca en la región fisiográfica Montañas y Valles del Occidente en Villa Sola de Vega, hacía el sur, en Portillo del Rayo y Pluma Hidalgo. *Scincella* sp. nov. (SMS) se encuentra en bosque de Pino-Encino (Mata-Silva y cols. 2017) (Fig. 27).



Figura 26.- A y B, ejemplar en vida (JAC 21755) de *Scincella* sp. nov. (SMS) de Oaxaca (Sola de Vega), fotografías por Jonathan A. Campbell; C y D, ejemplar de *Scincella* sp. nov. (SMS) de Guerrero (Tecpan de Galeana), fotografías por Enrique Vazquez Arroyo.

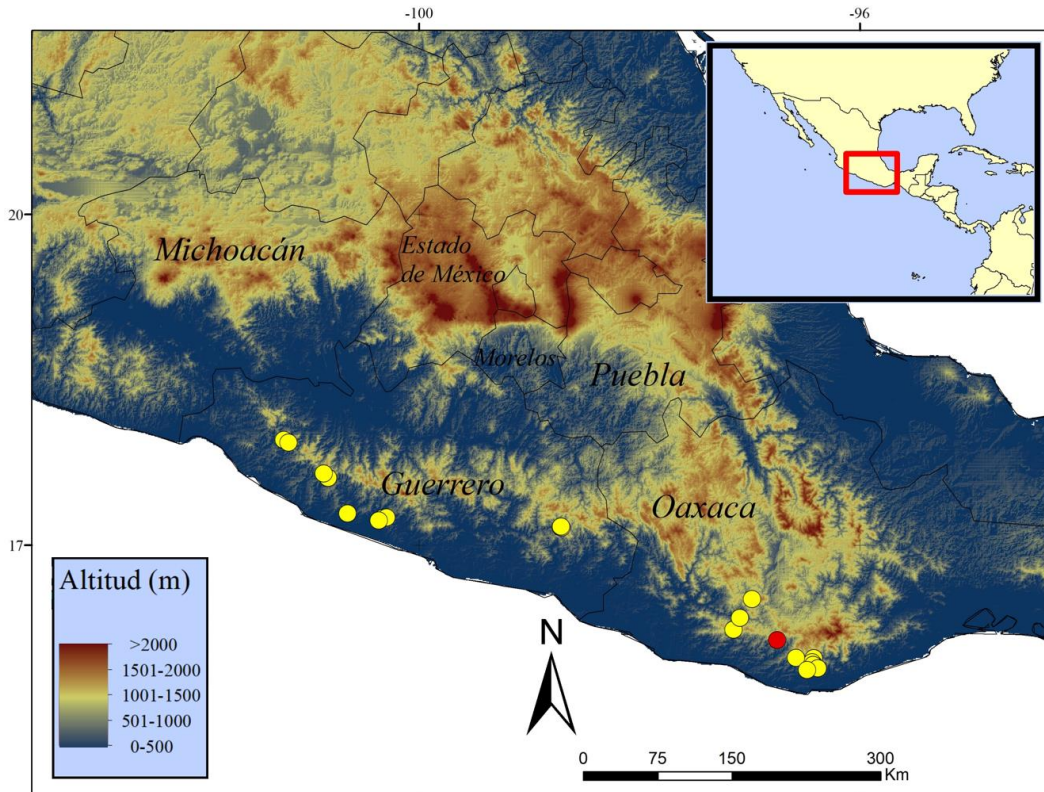


Figura 27.- Distribución geográfica de *Scincella* sp. nov. (SMS). Los círculos amarillos representan registros de colecciones científicas, los círculos rojos representan registros visuales de la plataforma Naturalista.

10.- PERSPECTIVAS

La falta de inclusión en este estudio de muestras (morfológicas y genéticas) de las poblaciones de *Scincella* del centro de Chiapas no permitió definir su situación taxonómica, pero considerando la evidencia morfológica, la cercanía geográfica y los registros fotográficos de la plataforma naturalista, se sugiere la posibilidad que sean parte de *Scincella* sp. nov. (OAX-CHIS), sin embargo, no es posible confirmar esta hipótesis, por lo que se considera necesaria la obtención de muestras para corroborar o rechazarla.

Se sugiere realizar un análisis de taxonomía integrativa en las especies del género *Scincella* del grupo lygosoma, para el cual se deben considerar las especies propuestas en este estudio, además de *S. cherriei* que se sugiere puede representar un complejo de especies, a *S. incerta* de la cual se tiene escasa información, ya que en análisis filogenéticos sólo se ha incluido una muestra de Guatemala, y finalmente a *S. rara* (que sólo se conoce del holotipo). Con el fin de resolver las relaciones filogenéticas de las especies americanas del género *Scincella* se debe complementar con los resultados obtenidos por García-Vázquez (2012) en las especies del grupo Oligosoma.

11.- REFERENCIAS

Aldous DJ. 2001. Stochastic Models and Descriptive Statistics for Phylogenetic Trees, from Yule to Today. *Statistical Science* 16(1): 23–24.

Alvarado-Díaz J, Suazo-Ortuño I, Wilson LD y Medina-Aguilar O. 2014. Patterns of physiographic distribution and conservation status of the herpetofauna of Michoacán, Mexico. *Amphibian & Reptile Conservation* 7(1): 128–170.

Álvarez del Toro M y Smith HM. 1956. Notulae Herpetologicae Chiapasiae I. *Herpetologica* 12:3–17.

Álvarez del Toro M. 1982. Los reptiles de Chiapas. 3ª ed. Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. pp. 248.

Bouckaert RR y Drummond AJ. 2017. bModelTest: Bayesian phylogenetic site model averaging and model comparison. *BMC Evolutionary Biology* 17: 1–11.

Bouckaert RR, Vaughan TG, Barido-Sottani J, Duchêne S, Fourment M, Gavryushkina A, Heled J, Jones G, Kuhnert D, De Maio N, Matschiner M, Mendes FK, Muller NF, Ogilvie HA, Plessis L, Poppinga A, Rambaut A, Rasmussen D, Siveroni I, Suchard MA, Wu C-H, Xie D, Zhang C, Stadler T y Drummond AJ. 2019. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Comput Biol* 15(4): e1006650.

Brandley MC, Schmitz A y Reeder TW. 2005. Partitioned Bayesian analyses, partition choice, and the phylogenetic relationships of scincid lizards. *Systematic Biology* 54: 373–390.

Brandley MC, Wang Y, Guo X, Nieto-Montes de Oca A, Feria-Ortiz M., Hikida T y Ota H. 2011. Accommodating heterogenous rates of evolution in molecular divergence dating methods: an example using intercontinental dispersal of *Plestiodon* (Eumeces) lizards. *Systematic Biology* 60, 3–15.

Brown WC y Alcalá AC. 1980. Phillipine lizards of the family Scincidae. Dumaguete City. Philippines. Siliman University Press.

Brower AVZ. 2006. Problems with DNA barcodes for species delimitation: “Ten species” of *Astraptes fulgerator* reassessed (Lepidoptera: HesperIIDae). *Systematics and Biodiversity* 4:127–132.

Carbajal-Márquez R, Cedeño-Vázquez JR, Martínez-Arce A, Neri-Castro E y Machkour-M'Rabet S. 2020. Accessing cryptic diversity in Neotropical rattlesnakes (Serpentes: Viperidae: *Crotalus*) with the description of two new species. *Zootaxa* 4729(4): 451–468.

Carranza S. 2002. Los métodos moleculares en el estudio de la sistemática y filogenia de los Anfibios y Reptiles ibéricos. En: Pleguezuelos JM, Márquez R, Liziana M (eds.). *Atlas y Libro Rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española (2ª impresión). Madrid. pp. 550–579.

Castiglia R, Ramos AM, Flores-Villela O, Annesi F, Muñoz A y Gornung E. 2013. Comparative cytogenetics of two species of ground skinks: *Scincella assata* and *S. cherriei* (Squamata: Scincidae: Lygosominae) from Chiapas, México. *Acta Herpetológica* 8(1): 69–73.

Ceccareli FS, Sharkey MJ y Zaldivar-Riverón A. 2012. Species identification in the taxonomically neglected, highly diverse, neotropical parasitoid wasp genus *Notispathius* (Braconidae: Doryctinae) based on integrative molecular and morphological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 485–495.

Chesters D, Wang Y, Yu F, Bai M, Zhang T-X, Hu H-Y, Zhu C-D, Li C-D y Zhang Z-Y. 2012. The Integrative Taxonomic Approach Reveals Host Specific Species in an Encyrtid Parasitoid Species Complex. *PLoS ONE* 7(5): e37655.

Contreras-Ramos A y Goyenechea I. 2007. La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad. En: Contreras-Ramos A, Cuevas AC, Goyenechea I y Iturbe U. (eds.). *La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad*, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. pp. 11–21.

Conrad JL. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin American Museum Natural History* 310: 1–182.

Cope ED. 1864. Contribution to the Herpetology of Tropical América. Proceeding of Academy of Natural Science, Philadelphia. pp. 180.

Darevsky IS y Nguyen VS. 1983. New and littleknown lizard species from Vietnam. Zoologicheskyy Zhurnal 62: 1827–1837.

Darevsky IS y Orlov NL. 1997. A new genus and species of scincid lizard from Vietnam: First asiatics skink with double rows of basal subdigital pads. Journal of Herpetology 31(3): 323–326.

Darriba D, Taboada GL, Doallo R y Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. Nature Methods 9, 772.

Darling DM y Smith HB. 1954. A collection of reptiles and amphibians from eastern México. Transaction Kansas Academy of Science 57: 180–195.

Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. Biological Journal of the Linnean Society, 85: 407–415.

De Queiroz K. 2007. Species concepts and delimitation. Systematic Biology 56(6): 879–886.

DeSalle R, Egan MG y Sidall M. 2005. The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. Philosophical Transactions of the Royal Society 360: 1905–1916.

Domínguez–Domínguez O y Vázquez–Domínguez E. 2009. Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. Animal Biodiversity and Conservation 32(1): 59–70.

Ence DD y Carstens BC. 2011. SpedeSTEM: a rapid and accurate method for species delimitation. Molecular Ecology Resources 11: 473–480.

Evans SE y Manabe M. 1999. Early Cretaceous lizards from the Okuro-dani Formation of Japan. Geobios 32:889–899.

Ezard T, Fujisawa T y Barraclough T. 2009. Splits: species' limits by threshold statistics. R Package Version, pp. 1.0–11.

Feria-Ortiz M, Manriquez-Morán NL y Nieto-Montes de Oca A. 2011. Species limit based on mtDNA and morphological data in the polytypic species *Plestiodon brevirostris* (Squamata: Scincidae). Herpetological monographs 25: 25–51.

Fetzner Jr. JW. 1999. Extracting high-quality DNA from shed reptile skins: a simplified method. Biotechniques 26(6): 1052–1054.

Fontaneto D, Kaya M, Herniou EA y Barraclough TG. 2009. Extreme levels of hidden diversity in microscopic animals (Rotifera) revealed by DNA taxonomy. Molecular Phylogenetics and Evolution 53: 182–189.

García A y Ceballos G. 1994. Guía de Campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México, Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C. Instituto de Biología, U.N.A.M. pp. 184.

García-Vázquez UO 2003. Revisión taxonómica del género *Scincella* (Lacertilia: Scincidae) de México. Tesis de licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

García-Vázquez UO y Feria-Ortiz M. 2006. Escíncidos de México, Reptilia (Spain) 62: 78–83.

García-Vázquez UO y Mendoza-Hernández AA. 2007. Geographic distribution. *Scincella gemmingeri*. Herpetological review 38: 219–220.

García-Vázquez UO, Canseco-Márquez L y Nieto-Montes de Oca A. 2010. A New Species of *Scincella* (Squamata: Scincidae) from the Cuatro Ciénegas Basin, Coahuila, Mexico. Copeia 3: 373–381.

García-Vázquez UO. 2012. Revisión Taxonómica del grupo Oligosoma del Género *Scincella* (Squamata: Scincidae). Tesis de maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México.

Goyenechea I. 2007. Sistemática: su historia, sus métodos y sus aplicaciones en las serpientes del género *Conopsis*. CIENCIA ergo sum 1: 4–1.

Greer AE Jr. 1970. A Subfamilial Classification of Scincid Lizards. Bulletin of the Museum of Zoology 139(3): 151–183.

Greer AE Jr. 1974. The generic relationships of the scincid lizard genus *Leiolopisma* and its relatives. Australian Journal of Zoology Supplementary series 31: 31–34.

Greer AE y Shea G. 2003. Secondary temporal scale overlap pattern: a character of possible broad systematics importance in *Sphenomorphine* skinks. Journal of Herpetology 37: 545–549.

Griffith H, Ngo A y Murphy W. 2000. A cladistic evaluation of the cosmopolitan genus *Eumeces* Wiegmann (Reptilia, Squamata, Scincidae). Russian Journal of Herpetology 7(1): 1–16.

Grummer JA, Bryson Jr. R y Reeder TW. 2014. Species Delimitation Using Bayes Factors: Simulations and Application to the *Sceloporus scalaris* Species Group (Squamata: Phrynosomatidae). Systematical Biology 63: 119–133.

Hedges SB y Conn CE. 2012. A new skink fauna from Caribbean islands (Squamata, Mabuyidae, Mabuyinae). Zootaxa 3288: 1–244.

Hillis DM y Bull JJ. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. Systematic Biology 42: 182–192.

Hickerson MJ, Meyer CP y Moritz C. 2006. DNA Barcoding Will Often Fail to Discover New Animal Species Over Broad Parameter Space, Systematic Biology 55(5): 729–739.

Honda M, Hidedoshi O, Köhler G, Ineich I, Chirio L, Szu.Lung C y Tsutomu H. 2003. Phylogeny of the Lizard Subfamily Lygosominae (Reptilia: Scincidae), with Special Reference to the Origin of the New World Taxa. Genes & Genetic Sustems 78(1): 71–80.

Hugall AF, Foster R y Lee MSY. 2007. Calibration choice, ratesmoothing, and the pattern of tetrapod diversification according to the long nuclear gene RAG-1. Systematic Biology 56: 543–563.

Kling MM, Mishler BD, Thornhill AH, Baldwin BG y Ackerly DD. 2018. Facets of phylodiversity: evolutionary diversification, divergence and survival as conservation targets. Philosophical Transactions Royal Society B 374: 20170397.

- Köhler G, Veselý M y Greenbaum E. 2006. The Amphibians and Reptiles of El Salvador. Kreiger Publishing Company pp. 238.
- Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C y Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular biology and evolution* 35(6): 1547–1549.
- Lanfear R, Frandsen PB, Wright AM, Senfeld T y Calcott B. 2017. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution* 34(3): 772–773.
- Le Ru BP, Capdevielle-Dulac C, Toussaint EFA, Conlong D, Van den Berg J, Pallangyo B, Ong'amo G, Chipabika G, Molo R, Overholt A, Cuda JP y Kergoat GJ. 2014. Integrative taxonomy of Acrapex stem borers (Lepidoptera:Noctuidae:Apameini): combining morphology and Poisson Tree Process analyses. *Invertebrate Systematic* 28: 451–475.
- Leaché AD. 2009. Species tree discordance traces to phylogeographic clade boundaries in North American fence lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 58: 547–559.
- Leaché AD y Reeder TW. 2002. Molecular Systematics of the Eastern Fence Lizard (*Sceloporus undulatus*): A Comparison of Parsimony, Likelihood, and Bayesian Approaches. *Systematic Biology* 51(1): 44–68.
- Linkem CW, Diesmos AC y Brown RM. 2011. Molecular systematics of the Philippine forest skinks (Squamata: Scincidae: *Sphenomorphus*): testing morphological hypotheses of interspecific relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 1217–1243.
- Luna-Reyes R, García-Vázquez UO y Mendoza-Hernández AA. 2007. Geographic distribution: *Scincella gemmingeri*. *Herpetological review* 38(3): 353.
- Luo A, Ling C, Ho SYW y Zhu CD. 2018. Comparison of Methods for Molecular Species Delimitation Across a Range of Speciation Scenarios. *Systematic Biology* 67(5): 830–846.
- Lis JT. 1980. Fractionation of DNA fragments by polyethylene glycol induced precipitation. *Methods in Enzymology* 65: 347–353.

- Mallo D y Posada D. 2016. Multilocus inference of species trees and DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371:20150335.
- Mata-Silva V, Johnson JD, Wilson LD y García-Padilla E. 2015. The herpetofauna of Oaxaca, Mexico: composition, physiographic distribution, and conservation status. *Mesoamerican Herpetology* 2: 6–62.
- Mata-Silva V, García-Padilla E, DeSantis DL, Rocha A, Wilson LD, Simón-Salvador PR, Mayoral-Halla C, Montiel-Altamirano BF y Ramírez-Bautista A. 2017. New herpetofaunal distribution records for the state of Oaxaca, México. *Mesoamerican herpetology* 4(3): 679–683.
- Mayr E, Linsley EG y Usinger RL. 1953. *Methods and principles of systematic zoology*. Mc. Graw-Hill Book Company. New York-Toronto-London.
- McCranie JR. 2018. The lizards, Crocodiles, and Turtles of Honduras. Systematics, Distribution and Conservation. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 15(1): 1–1290.
- McCranie JR, Matthews AJ y Hedges B. 2020. A morphological and molecular revision of lizards of the genus *Marisora* Hedges & Conn (Squamata: Mabuyidae) from Central America and Mexico, with descriptions of four new species. *Zootaxa* 4763(3): 301–353.
- Meier R, Shiyang K, Vaidya G y Ng PK. 2006. DNA barcoding and taxonomy in Diptera: a tale of high intraspecific variability and low identification success. *Systematic Biology* 55(5): 715–728.
- Miralles A y Vences M. 2013. New Metrics for Comparison of Taxonomies Reveal Striking Discrepancies among Species Delimitation Methods in *Madascincus* Lizards *PLoS ONE* 8(7): e68242
- Mishler B y De Luna E. 1997. Sistemática filogenética y el concepto de especie, *Boletín Sociedad Botánica de México* 60: 45–57.
- Mittleman MB. 1950. The generic status of *Scincus lateralis* Say, 1823. *Herpetologica* 6(2): 17–20.

- Morrone JJ. 2000. El lenguaje de la cladística. Fomento Editorial UNAM. México.
- Myers CW y Donnelly MA. 1991. The Lizard Genus *Sphenomorphus* (Scincidae) in Panama, with Description of a New Species. Published by the American Museum of Natural History 3027: 1–12.
- Neang T, Chan S y Poyarkov Jr. NA. 2018. A new species of smooth skink (Squamata: Scincidae: *Scincella*) from Cambodia. Zoological Research 39(3): 214–233.
- Nelson CE y Nickerson MA. 1966. Notes on Some Mexican and Central American Amphibians and Reptiles. Southwestern Naturalist 11(1): 128–131.
- Nguyen QT, Nguyen VS, Bhome W y Ziegler T. 2010. A new species of *Scincella* (Squamata: Scincidae) from Vietnam. Folia Zoologica 59(2): 115–121.
- Nguyen SN, Nguyen VDH, Nguyen LTH y Murphy RW. 2019. A new skink of the genus *Scincella* Mittleman, 1950 (Squamata: Scincidae) from Ba Den Mountain, Tay Ninh Province, southern Vietnam. Zootaxa 4648(2): 273–286.
- Nieto-Montes de Oca A, Barley AJ, Meza-Lázaro RN, García-Vázquez UO, Zamora-Abrego JG, Thomson RC y Leaché AD. 2017. Phylogenomics and species delimitation in the knob-scaled lizards of the genus *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) using ddRADseq data reveal a substantial underestimation of diversity. Molecular Phylogenetics and Evolution 106: 241–253.
- Oliver JA. 1937. Notes on a collection of amphibians and reptiles from the State of Colima, México. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan 360: 1–28.
- Ouboter PE. 1986. A revision of the genus *Scincella* (Reptilia: Sauria: Scincidae) of Asia, with some notes on its evolution. Zoologische Verhandelingen (229): 1–66.
- Padial JM y De la Riva I. 2010. A response to recent proposal for integrative taxonomy. Biological Journal of the Linnean Society 101: 747–756.
- Padial JM, Miralles A, De la Riva I y Vences M. 2010. The integrative future of taxonomy. Frontiers in Zoology 7: 16.

Palacios-Aguilar R y Flores-Villela O. 2018. An updated checklist of the herpetofauna from Guerrero, Mexico. *Zootaxa* 4422(1): 1–24.

Pavón-Vázquez CJ. 2015. Reevaluación de los límites de especies en el escinco *Plestiodon brevirostris* con base en datos multi-locus. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México.

Pavón-Vázquez CJ, García-Vázquez UO, Bryson Jr. RW, Feria-Ortiz M, Manríquez-Morán NL y Nieto-Montes de Oca A. 2018. Integrative species delimitation in practice: Revealing cryptic lineages within the short-nosed skink *Plestiodon brevirostris* (Squamata: Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*.

Peña C. 2011. Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología* 18(2): 265 – 267.

Perea-Pérez A. 2020. Límites de especies en *Scincella gemmingeri* (Cope, 1864) (Squamata: Scincidae). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

Pons J, Barraclough TG, Gomez-Zurita J, Cardoso A, Duran DP, Hazell S, Kamoun S, Sumlin WD y Vogler AP. 2006. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology* 55(4): 595–609.

Rambaut A. 2009. FigTree version 1.3.1. *Molecular Evolution Phylogenetics and Epidemiology* Edinburgh, UK: University of Edinburgh. Institute of Evolutionary Biology.

Rambaut A y Drummond AJ. 2007. Tracer v1.4, program distributed by the author. Edinburgh, UK: University of Edinburgh. Auckland, New Zealand: University of Auckland.

Rambaut A y Drummond AJ. 2012. TreeAnnotator v2.1.2. Edinburgh, UK: University of Edinburgh.

Raxworthy CJ, Ingram CM, Rabibisoa N y Pearson RG. 2007. Applications of Ecological Niche Modeling for Species Delimitation: A review and Empirical Evaluation Using Day Geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* 56(6): 907–923.

Reeder TW. 2003. A phylogeny of the Australian *Sphenomorphus* group (Scincidae: Squamata) and the phylogenetic placement of crocodile skinks (Tribolonotus): Bayesian approaches to assessing congruence and obtaining confidence in maximum likelihood inferred relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27: 384–397.

Reid NM y Carstens BC. 2012. Phylogenetic estimation error can decrease the accuracy of species delimitation: a Bayesian implementation of the general mixed Yule-coalescent model. *BMC Evolutionary Biology* 12: 196.

Rentaría AM. 2007. Breve revisión de los marcadores moleculares. En: Eguiarte, L., V. Souza y X. Aguirre. (eds.). P. 541–566. *Ecología Molecular*. 1ra Edición. Editorial SEMARNAT, INE, UNAM y CONABIO. México.

Rivera PC, Di Cola V, Martínez JJ, Gardenal CN y Chiaraviglio M. 2011. Species Delimitation in the Continental Forms of the Genus *Epicrates* (Serpentes, Boidae) Integrating Phylogenetics and Environmental Niche Models. *PLoS ONE* 6(9): e22199.

Rivera-Gonzalez DE. 2009. Estudio comparativo entre especies del género *Atractus* (Colubridae: Dipsadinae) del Perú: análisis de sus relaciones fenéticas utilizando caracteres de la morfología extrema, morfometría y merística. Tesis de pregrado Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Ronquist F, Teslenko M, Van Der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S y Huelsenbeck JP. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology* 61(3): 539–542.

Sánchez-García JC. 2018. Límite de especies entre *Rhadinaea marcellae* y *Rhadinaea forbesi* (Squamata: Colubridae). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

Sauer J y Hausdorf B. 2012. A comparison of DNA-based methods for delimiting species in a Cretan land snail radiation reveals shortcomings of exclusively molecular taxonomy. *Cladistics* 28: 300–316.

Schmitz A, Brandley MC, Mausfeld P, Vences M, Glaw F, Nussbaum RA y Reeder TW. 2005. Opening the black box: Phylogenetics and morphological evolution of the Malagasy fossorial lizards of the subfamily “Scincinae”. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 118–133.

Serb JM, Phillips CA y Iverson JB. 2001. Molecular phylogeny and biogeography of *Kinosternon flavescens* based on complete mitochondrial control region sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18: 149–162.

Setiadi MI, McGuire JA, Brown RM, Zubairi M, Iskandar DT, Andayani N, Supriatna J y Evans BJ. 2011. Adaptive radiation and ecological opportunity in Sulawesi and Philippine fanged frog (*Limnonectes*) communities. *American Naturalist* 178: 221–240.

Simpson J. 1997. Amplified fragment length polymorphisms. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 60: 73–76.

Skinner A, Hugall AF y Hutchinson MN. 2011 Lygosomine phylogeny and the origins of Australian scincid lizards. *Journal of Biogeography* 38: 1044–1058.

Smart U, Sarker CG, Arifin U, Harvey MB, Sidik I, Hamidy A, Kurniawan N y Smith EN. 2017. A New Genus and Two New Species of Arboreal Toads from the Highlands of Sumatra with a Phylogeny of Sundaland Toad Genera. *Herpetologica* 73(1): 63–75.

Smith HM. 1951. A new species of *Leiolopisma* (Reptilia: Sauria), from México. *Kansas University Science Bulletin* 34: 195–200.

Stamatakis A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30(9): 1312–1313.

Stuart LC. 1940. Notes on the Lampropholis group of Middle American *Lygosoma* (Scincidae) with descriptions of two new forms. Occasional. *Papers of the Museum of Zoology University of Michigan* 421: 1–16.

Sturaro MJ, Rodrigues MT, Colli GR, Knowles LL y Avila-Pires TCS. 2018. Integrative taxonomy of the lizards *Cercosaura ocellata* species complex (Reptilia: Gymnophthalmidae). *Zoologischer Anzeiger* 275: 37–65.

- Talavera G, Dincá V y Vila R. 2013. Factors affecting species delimitations with the GMYC model: Insights from a butterfly survey. *Methods in Ecology and Evolution* 4(12): 1101–1110.
- Taylor EH. 1937. Two new Lizards of the genus *Leiopisma* from México, with comments on another Mexican Species. *Copeia* 5–11.
- Templeton AR. 1989. The meaning of species and speciation. A genetic perspective. En: Otte D, Endler JA (eds.). *Speciation and its Consequences*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Townsend TM, Alegre RE, Kelley ST, Wiens JJ y Reeder TW. 2008. Rapid development of multiple nuclear loci for phylogenetic analysis using genomic resources: an example from squamate reptiles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 129–142.
- Valdenegro-Brito AE, García-Morales D, Sánchez-García JC y García-Vázquez UO. 2016. Geographic Distribution: *Scincella cherriei* (Brown Forest Skink). *Herpetological Review* 47(3): 424–425.
- Valdenegro-Brito AE. 2018. Evaluación del estado taxonómico de una población de *Scincella* (Squamata: Scincidae) del norte de Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valdenegro-Brito AE, Pavón-Vázquez CJ, Luna-Reyes R y García-Vázquez UO. 2018. Distribución geográfica de *Scincella incerta* (Squamata: Scincidae) en el Estado de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)* 34: 1–4.
- Valdenegro-Brito AE, Herrera-Serrano N y García-Vázquez UO. 2020. First record of Brown forest skink, *Scincella cherriei* (Cope, 1893) (Squamata: Scincidae) in El Salvador. *Herpetology Notes* 13: 715–716.
- Valdez-Mondragón A, Navarro-Rodríguez CI, Solís-Catalán KP, Cortéz-Roldán MR y Juárez-Sánchez AR. 2019. Under an integrative taxonomic approach: the description of a new species of the genus *Loxosceles* (Araneae, Sicariidae) from Mexico City. *ZooKeys* 892: 93–133.

Vázquez-Domínguez E, Castañeda-Rico S, Garrido-Garduño T y Gutiérrez-García T. 2009. Avances metodológicos para el estudio conjunto de la información genética, genealógica y geográfica en análisis evolutivos y de distribución. *Revista chilena de Historia Natural* 82: 277–297.

Wiens JJ y Penkrot TA. 2002. Delimiting Species Using DNA and Morphological Variation and Discordant Species Limits in Spiny Lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51(1): 69–91.

Wiens JJ, Brandley MC y Reeder TW. 2006. Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snake-likebody form in squamate reptiles. *Evolution* 60: 123–141.

Wiens JJ. 2007. Species Delimitation: New Approaches for Discovering Diversity, *Systematic Biology* 56(6): 875–878.

Whiting AS, Bauer AM y Sites Jr. JW. 2003. Phylogenetic relationships and limb loss in sub-Saharan African scincine lizards (Squamata: Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29(3): 582–598.

Yang Z y Rannala B. 2010. Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 107: 9264–9269.

Zamudio KR, Jones KB y Ward RH. 1997. Molecular systematics of short-horned lizard: Biogeography and Taxonomy of a widespread species complex. *Systematic Biology* 46: 284–305.

Zhang J, Pavlidis P y Stamatakis P. 2013. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics* 29: 2869–2876.

12.- APÉNDICES

12.2.- Apéndice I. Taxones correspondientes a las secuencias de *Scincella* incluidos en los análisis filogenéticos.

| Taxón | ID | Catálogo | Estado | Localidad |
|-----------------------|----|------------|----------------|---|
| <i>S. a. taylori</i> | 1 | JAC 23908 | Jalisco | Manantlán, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 2 | UOGV 718 | Colima | Comala, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 3 | JAC 28269 | Colima | Agua fría, Minatitlán, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 4 | UOGV 3621 | Colima | Grutas San Gabriel, Ixtlahuacan, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 5 | UOGV 3598 | Guerrero | Puente Coyuquilla, La Unión, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 6 | ANMO 3266 | Guerrero | Ayutla de los libres, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 7 | IFD 57 | Guerrero | Acahuizotla, Chilpancingo, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 8 | UOGV 629 | Guerrero | Acahuizotla, Chilpancingo, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 9 | OORH 35 | Guerrero | Paraje Montero, Malinaltepec, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 10 | OORH 39 | Guerrero | Paraje Montero, Malinaltepec, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 11 | ANMO 3586 | Guerrero | Paraje Montero, Malinaltepec, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 12 | RPA 190 | Guerrero | Mochitlán, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 13 | RPA 242 | Guerrero | Tierra Colorada, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 14 | RPA 247 | Guerrero | Tierra Colorada, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 15 | RPA 248 | Guerrero | Tierra Colorada, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 16 | RPA 346 | Guerrero | Acapulco, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 17 | JAC 25254 | Guerrero | Puerto Del Balzamo, Zihuatanejo, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 18 | JAC 25257 | Guerrero | Puerto Del Balzamo, Zihuatanejo, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 19 | JAC 25256 | Guerrero | Puerto Del Balzamo, Zihuatanejo, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 20 | UOGV 3709 | Guerrero | El molote, Atoyac de Álvarez, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 21 | OFV 990 | Oaxaca | Pluma Hidalgo centro, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 22 | JAC 21755 | Oaxaca | Sola de Vega, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 23 | JAC 21246 | Oaxaca | Portillo del Rayo, Candelaria Loxicha, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 24 | ANMO 1068 | Oaxaca | Cerro del Vidrio, Juchatengo, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 25 | JAC 22923 | Oaxaca | Rodolfo Figueroa, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 26 | ANMO 2013 | Oaxaca | Putla Villa de Guerrero, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 27 | JAC 25845 | Oaxaca | Rizo de Oro-El Baúl, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 28 | JAC 25846 | Oaxaca | Rizo de Oro-El Baúl, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 29 | TAP1 | Oaxaca | Río Novillero, San Pedro Tapanatepec, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 30 | TAP2 | Oaxaca | Río Novillero, San Pedro Tapanatepec, Mex. |
| <i>S. a. assata</i> | 31 | RLR 1022 | Chiapas | Mazatán, Mex. |
| <i>S. a. assata</i> | 32 | RLR 1094 | Chiapas | Pijijiapan, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 33 | RICB 502 | Chiapas | Tonalá, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 34 | RICB 505 | Chiapas | Villa Flores, Tonalá, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 35 | RICB 508 | Chiapas | Vicente Guerrero, Tonalá, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 36 | RICB 509 | Chiapas | Vicente Guerrero, Tonalá, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 37 | RICB 510 | Chiapas | Vicente Guerrero, Tonalá, Mex. |
| <i>S. a. taylori</i> | 38 | RICB 511 | Chiapas | Vicente Guerrero, Tonalá, Mex. |
| <i>S. a. assata</i> | 39 | RICB 519 | Chiapas | Camino a la reserva de la Biosfera "La encrucijada" Huixtla |
| <i>S. a. assata</i> | 40 | RICB 520 | Chiapas | Camino a la reserva de la Biosfera "La encrucijada" Huixtla |
| <i>S. a. assata</i> | 41 | MVZ 270120 | Quetzaltenango | Finca Magnolia, Miramar, Guatemala. |
| <i>S. a. assata</i> | 42 | MVZ 270121 | Suchitepequez | La concha, San Juan Bautista, Guatemala. |
| <i>S. a. assata</i> | 43 | UOGV 3801 | La libertad | Parque Nacional Walther Thilo Deininger, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 44 | UOGV 3802 | La libertad | Parque Nacional Walther Thilo Deininger, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 45 | UOGV 3803 | La libertad | Parque Nacional Walther Thilo Deininger, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 46 | UOGV 3804 | La libertad | Parque Nacional Walther Thilo Deininger, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 47 | UOGV 3805 | La libertad | Parque Nacional Walther Thilo Deininger, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 48 | UOGV 3806 | La libertad | Parque Nacional Walther Thilo Deininger, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 49 | UOGV 3822 | Sonsonate | Quinta quetzal, Izalco, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 50 | UOGV 3823 | Sonsonate | Quinta quetzal, Izalco, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 51 | UOGV 3829 | Cabañas | Parque Ecológico, Bosque de Sinquera, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 52 | UOGV 3836 | Cuscatlán | Hacienda los nacimientos, Suchitoto, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 53 | UOGV 3837 | Cuscatlán | Hacienda los nacimientos, Suchitoto, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 54 | UOGV 3838 | Cuscatlán | Hacienda los nacimientos, Suchitoto, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 55 | UOGV 3850 | Chalatenango | San José Sacare, La Palma, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 56 | UOGV 3851 | Chalatenango | San José Sacare, La Palma, El Salvador. |
| <i>S. a. assata</i> | 57 | UOGV 3852 | Chalatenango | San José Sacare, La Palma, El Salvador. |
| <i>S. c. cherriei</i> | 58 | ART 428 | Chiapas | Yaxilán, Mex. |
| <i>S. c. cherriei</i> | 59 | ENS 7113 | Izabal | Guatemala. |
| <i>S. c. cherriei</i> | 60 | UOGV 3853 | Chalatenango | San José Sacare, La Palma, El Salvador. |
| <i>S. c. cherriei</i> | 61 | UOGV 3854 | Chalatenango | San José Sacare, La Palma, El Salvador. |
| <i>S. c. cherriei</i> | 62 | ENS 1091 | Honduras | Honduras |

| Taxón | ID | Catálogo | Estado | Localidad |
|------------------------|-----------|-----------------|---------------|---|
| <i>S. c. cherriei</i> | 63 | ENS 1092 | Honduras | Honduras |
| <i>S. c. cherriei</i> | 64 | MF 4670 | San José | Costa Rica |
| <i>S. c. cherriei</i> | 65 | MEA 893 | La Atlántida | Honduras |
| <i>S. c. cherriei</i> | 66 | LCM 260 | Oaxaca | La gringa, Santa María Chimalapa, Mex. |
| <i>S. c. cherriei</i> | 67 | MVZ 263601 | Chiapas | Ya'altemen, Chilon, Mex. |
| <i>S. c. cherriei</i> | 68 | MF 6067 | Alajuela | Costa Rica. |
| <i>S. c. ixbaac</i> | 69 | ISZ 211 | Campeche | Campeche, Mex. |
| <i>S. c. stuarti</i> | 70 | UOGV 3012 | Veracruz | Los Reyes, Méx. |
| <i>S. c. stuarti</i> | 71 | UOGV 2813 | Veracruz | Cerro Huehuexaltepetl, Aticpac, Mex. |
| <i>S. c. stuarti</i> | 72 | UOGV 2801 | Veracruz | Aticpac, Mex. |
| <i>S. c. stuarti</i> | 73 | DGM 40 | Veracruz | Aticpac, Mex. |
| <i>S. c. stuarti</i> | 74 | UOGV 2860 | Oaxaca | San Juan del Río, Santiago Choapam, Mex. |
| <i>S. c. stuarti</i> | 75 | UOGV 2862 | Oaxaca | San Juan del Río, Santiago Choapam, Mex. |
| <i>S. c. stuarti</i> | 76 | UOGV 342 | Veracruz | San Matías, Orizaba, Mex. |
| <i>S. incerta</i> | 77 | JAC 19573 | Quiche | Uspatan, Guatemala. |
| <i>S. gemmingeri</i> | 78 | JAC 22567 | Veracruz | Ejido La perla, Metlac, Mex. |
| <i>S. caudaequinae</i> | 79 | JLAL 247 | Nuevo León | Parque Ecológico Chipinque, Mex. |
| <i>S. silvícola</i> | 80 | UOGV 1232 | Puebla | Ejido Rancho nuevo, Eloxochitlán. Mex. |
| <i>S. kikaapoa</i> | 81 | UOGV 2123 | Coahuila | Antiguos Mineros de Norte, Cuatro Ciénegas, Mex. |
| <i>S. lateralis</i> | 82 | KU 289470 | Lousiana | Área de Manejo de Vida Silvestre Russell Sage, Lousiana, EUA. |
| <i>S. reveesi</i> | 83 | KU 1 | China | |

12.2.- Apéndice II. Material examinado morfológicamente.

American Museum of Natural History (AMNH); Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, (MZFC); Museo de Zoología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, (MZFZ); Forschungsinstitut und Natur-Museum Senckenberg (SMF); University Texas at Arlington (UTACV); University of California Museum of Vertebrate Zoology (UC, MVZ); Museo de Historia Natural de El Salvador (MUHNES). Colectas personales: Jonathan A. Campbell (JAC); Eric N. Smith (ENS); Carlos Hernández Jiménez (CHJ); José Luis Aguilar López (JLAL); Uri Omar García Vázquez (UOGV); Itzel Durán Fuentes (IDF); Jean Cristian Blancas Hernández (JCBH); Adrián Nieto Montes de Oca (ANMO); Steve Poe (POE); Alberto Mendoza Hernández (AMH); Nelson y Nickerson (N&N); Romina Itzel Cervantes Burgos (RICB).

Scincella assata assata.

MÉXICO: *Chiapas*: MZFC 21315, Mazatan; MZFC 22417, 4.4 km NW Buenavista, Pijijiapan, MZFC 15355, Rancho 3 Hermanos, Pijijiapan; MZFC 26648, La Esmeralda, Tonalá; MZFC 26635, 26633, RICB 508, 509 Vicente Guerrero, Tonalá; RICB 502 Iglesia vieja, Tonalá; RICB 505 Camino a Villa Flores, Tonalá; UC MVZ 167171 Cacahoatán; RICB 519, 520 Camino a Reserva de la Biósfera la Encrucijada; *Oaxaca*: MZFC 16542, Colonia Rodolfo Figueroa; MZFC 20373, 20374; Area de Rizo de Oro-El Baúl, ENS 12033

GUATEMALA: Santa Rosa. - UTACV 33251, Barberena, Finca Las Marias; **Huehuetenago:** ENS 8920, Barrillos, Finca Buena Vista, UTACV 28967, Finca Chiblac, ca. 22.0 km NNE Barillas, UTACV 42001, 42002, Sierra de Los Cuchumatanes, Finca Chiblac Buena Vista (now Aldea Buenos Aires); UTACV 42012, 4.3 km S Nentón; **Quetzaltenango:** UTACV 20366, 20380, 20382, 20386, 20387, 20388, 20391, 20393, 20396, 20401, 20407, 20408 Slope, volcan Santa Maria, finca el Faro, 4 Km. N El Palmar, UTACV 20373, Finca El Carmen Km. 197.5 Guat Hwy CA-2; **Alta Verapaz:** UTACV 27290, N slope Sierra de las Minas, Finca Pueblo Viejo, W slope Río Tinajas/Río Chiquito divide, ca. 4.5-5.5 air km SSE, UTACV 42007, Coban, Parque Nacional 'Lachua', UTACV 46656, Finca Rubelpec; **Zacapa:** UTACV 33253, 13.0 km W of La Union, UTACV 40592, La Unión, Sierra del Merendøn, Cerro del Mono (al sur de La Unión; **San Marcos:** UTACV 40563, Municipio San Rafeal Pie de La Cuesta, Aldea Pati, UTACV 45936, 45940 Malacatón, Finca San Ignacio; **Suchitepequez:** CAS 68528, 68531 Volcan Zunil. **EL SALVADOR: La Libertad.** – **La libertad:** Parque Nacional Walter Thilo Deininger (UOGV 3801-3806). **Sonsonate.** – **Izalco:** Quinta Quetzal (UOGV 3822, 3823); **Cuscatlán: Suchitoto:** Hacienda los Nacimientos (UOGV 3835- 3838). **Colima:** Sendero a roca llorona (MUHNES 30-1503); área natural protegida Colima (MUHNES 30-1502). **Chalatenango.** – **La palma:** San José Sacaré (UOGV 3850-3854), **Dulce nombre de María:** Hacienda El Morito, 2.3 km E desvío de Dulce Nombre de María (SMF 44388). **Santa Ana. - Ahuachapán. - San Francisco Menéndez:** Parque Nacional El Imposible (YPM 12992), El Refugio (SMF 79243), Colonia Santa Cecilia Barrio los Ausoles (MUHNES XX). **Cabañas.** – **Sinquera:** Parque Ecológico Bosque Sinquera (UOGV 3829). **Morazán.** – **El Divisadero:** Quebrada el gigante, loma tendida (MUHNES 30-313). **HONDURAS:** Santa Lucía: Intibucá SMF 78933

Scincella assata taylori.

MÉXICO: Colima: UOGV 718, Comala; MZFC 31444, Agua Fria: close to Minatitlan off HWY 98; **Jalisco:** MZFC 17424, Sierra de Manantlán, MZFC 19771, 3.7 Km W Puerto Los Mazos; MZFC 17408, carretera Puerto Vallarta- La Cumbre; JAC 23908, Manantlán; **Michoacán:** MZFC 8270, 10364, Farito, 8 Km NW Caleta de Campos; MZFC 10365, Farito, 600 m SE by the beach; **Guerrero:** MZFC 48408, Paraje Montero, 5 km de comisaría municipal, Malinaltepec, MZFC 28396, Paraje Montero, 3 km de comisaría municipal,

Malinaltepec, ANMO 3586, 0.9 Km al NW de Paraje Montero, Malinaltepec, JCBH 39, Bajos de Balmazar, Tecpan de Galeana, JCBH 51, La Ola, Tecpan de Galeana, JAC 25253, 25254, 5 Km S de Puerto Bálsamo, Zihuatanejo, JAC 25256, 25257, 7 Km S de Puerto Bálsamo, Zihuatanejo; UOGV 3733, Atoyac de Álvarez; **Oaxaca:** MZFC 22625 Finca la venta, Pluma Hidalgo, MZFC 22608, 22523 Centro, Pluma Hidalgo; MZFC 22474, Río la Virgen, Pluma Hidalgo, MZFC 22504, 22505, Finca San Francisco, Pluma Hidalgo, MZFC 22470, 22521, Finca el Carmen, Pluma Hidalgo; MZFC 15643, 15644, 15645, 15646, San Pedro Juchatengo; MZFC 11155 Santa Catarina Juquila; JAC 21755 Sola de Vega; JAC 21246, Portillo del Rayo, Candelaria Loxicha.

Scincella cherriei cherriei.

MÉXICO: **Chiapas:** MZFC 11947, 11881, 11882, 11883, 11884, 11886, 12190, 13150, Zona Arqueológica Yaxchilán, Ocosingo, MZFC 13148, 13149, 13151, Yaxchilán. **GUATEMALA:** **Izabal:** UTACV 20469, 20470, 20472, Finca el Guapinol, UTACV 20473, 20474, Puerto Santo Tomás, UTACV 20477, 20482, 20488, 20493, 20495, Near Mariscos, UTACV 22114, 22115, Sierra Santa Cruz, Semococh 8 Km W Finca Semua head quarters; **Alta Verapaz:** UTACV 27287, 27288, 27291, N slope Sierra de las Minas, Finca Pueblo Viejo, UTACV 46651, 46653, Finca Rubelpec; **Zacapa:** UTACV 33256, 33257, Sierra del Merendon, Finca San Enrique, Sur del Casco, Cerro La Palmichera; **COSTA RICA:** **El palmar:** AMNH 9551 El palmar; UTACV 20378, Slope, volcan Santa Maria, finca el Faro, 4 Km. N El Palmar.

Scincella cherriei stuarti.

MÉXICO: **Puebla:** MZFC 22178, Ejido Tepequezquiapan, Eloxochitlán; **Veracruz:** MZFC 4695, Catemaco; MZFC 1562, 1563, 1564, Aticpac, Zongolica; CHJ 131, Ejido los Pericos, Las Choapas, JLAL 66, 40, 45, 111, 115, Las Choapas, UOGV 192, Rancho la Lupita, Las Choapas; UOGV 1933, 9 Km SE Ejido La Laguna, Uxpanapa, UOGV 1946, 1948, Uxpanapa; IDF 52, San Matías, Orizaba, UOGV 342, Orizaba; UTACV 3114, 2.1 Km. NW Sontecomapan, Sontecomapan, UTACV 6993, 6997, 6998, 7010, 7013, 9446, 9448, 9470, 9471, 9474, 10094, 10095, 10097, 7.7 Km NW Sontecomapan, Sontecomapan; UTACV 51928, 51929, Los Tuxtlas, San Martín; **Chiapas:** Ecological Reserve (Laguna Bélgica) Ocozocuaula, MZFC 4745, Rancho Santa Martha, Ocozocuaula; MZFC 2076, 8.5 Km E

Estación Juárez, Juárez; ENG 499, 504, Ocosingo; ENG 525, 526, Las Margaritas, 29 Km OSO de San Quintín; UOGV 2831, Playa Vicente; **Oaxaca:** UOGV 2858, 2859, 2860, 2861, 2862, 2863, carretera Jalahui-Choapam, Choapam; MZFC 5612, Santiago Jalahui, San Juan Lalana; MZFC 14002, Ejido Paso Canoa, San Juan Bautista Tuxtepec; MZFC 4505, carretera Tuxtepec-Oaxaca, Santiago Comaltepec. 54

Scincella cherriei ixbaac.

GUATEMALA: El Petén: UTACV 35009, Tikal; UTACV 46092, La libertad, UTACV 71379, El Petén; SMF, 83963, 83964, 83965, 83966, 83967, 83968, Macanché, Hotel Retiro; **BELICE: Stann Creek:** SMF 83337, 83338, Cockscomb Basin Wildlife Sanctuary; Cayo: SMF 83336, 83339, Bei San Jose Succotz.

Scincella incerta.

MÉXICO; Chiapas: ANMO 3155, 3156, Carretera Teopisca-Comitán, Comitán de Dominguez, MZFC 7161; Real del Monte, San Cristobal de las Casas, MZFC 7162, La alboreda, 1 Km al S de la Ciudad, San Cristobal de las Casas, POE 4378, 5 Km al SE de San Cristobal, San Cristobal de las Casas, MZFC 909, San Cristobal de las Casas, MZFC 4192, 1 Km al S de San Cristobal, San Cristobal de las Casas; ANMO 3201. 4 Km al E de Alsacia, Berriozabal; AMH 383, Golondrinas, Huixtla; N&N 409, Comitán.

12.3.- Apéndice III. Caracteres examinados en este estudio

Caracteres merísticos

1. **Número de escamas nucales alargadas.** - Escamas alargadas transversalmente en la parte posterior de la cabeza, el número total resultó del conteo de estas escamas en ambos lados de la cabeza, las escamas no alargadas se consideraron como escamas nucales indiferenciadas (Fig. 28).
2. **Número de hileras de escamas entre las franjas laterales.** - Hileras de escamas dorsales continuas que separan las franjas laterales, a la altura del cuello, entre el hombro y la abertura timpánica (Fig. 29).
3. **Número de hileras de escamas alrededor de la mitad del cuerpo.** - Hileras de escamas que rodean el cuerpo entre la axila y la ingle.

4. **Número de escamas dorsales.** - Escamas a lo largo de la línea media dorsal del cuerpo, desde la nuca hasta el nivel de la abertura cloacal.
5. **Número de escamas que separan las extremidades.** - Las extremidades se plegaron al cuerpo lateralmente, cuando los miembros eran cortos se contabilizó el número de escamas que los separan y se delimitó como números positivos, cuando los miembros se tocaron se contabilizó el número de escamas en las que se sobrelaparon y se delimitó como números negativos, cuando los miembros se tocaban sin sobrelaparse se delimitó como cero.
6. **Número de laminillas del cuarto dedo.** - Divisiones de la parte inferior del cuarto dedo de la extremidad posterior derecha, desde la región proximal hasta la distal de dicho dígito.
7. **Número de escamas supralabiales.** - Se contabilizó el número de escamas supralabiales.
8. **Número de escamas infralabiales.** - Se contabilizó el número de escamas infralabiales.
9. **Número de escamas supraoculares.** - Se contabilizó el número de escamas supraoculares.

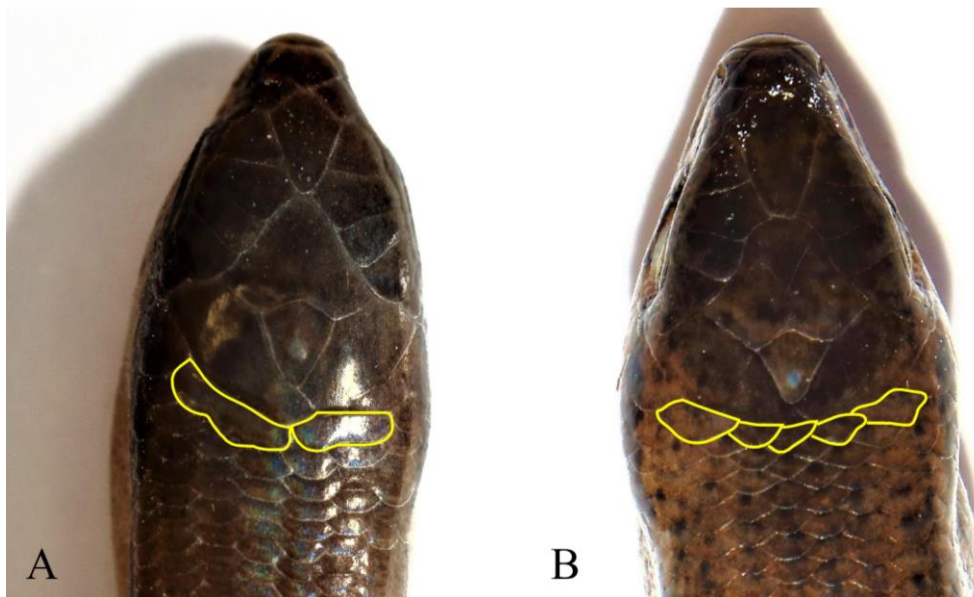


Figura 28. Descripción de escamas nucales. (A) Escamas nucales alargadas en disposición 1/1. (B) Escamas nucales indiferenciadas.

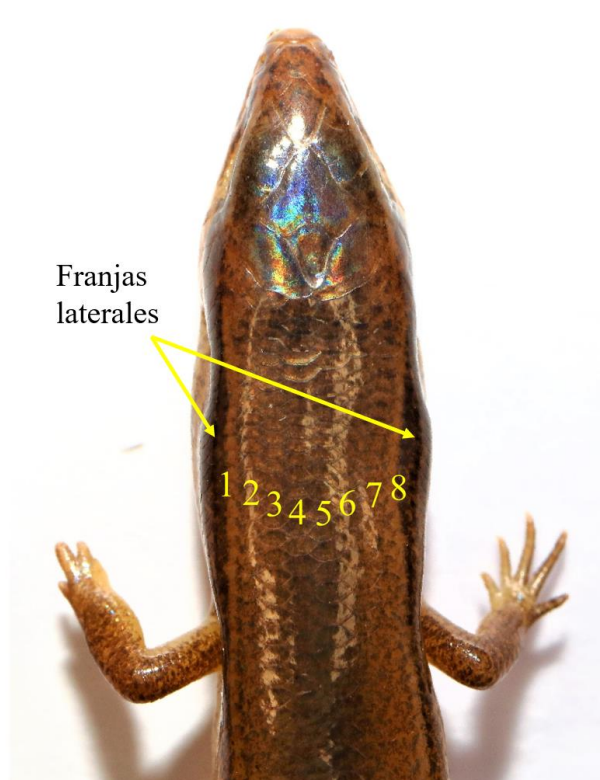


Figura 29. Descripción de conteo de número de hileras de escamas que separan las franjas laterales, contabilizadas a la altura del cuello, entre el hombro y la abertura timpánica.

Caracteres cualitativos

1. *Escama frontal.* - Elongada (más larga que ancha) o no elongada (mismo ancho que largo).
2. *Escamas prefrontales.* - En contacto o separadas.
3. *Disco del párpado.* - Dividido o no dividido.
4. *Patrón de coloración.* - Manchado o uniforme
5. *Franja lateral.* - Continua o discontinua (Fig. 30).

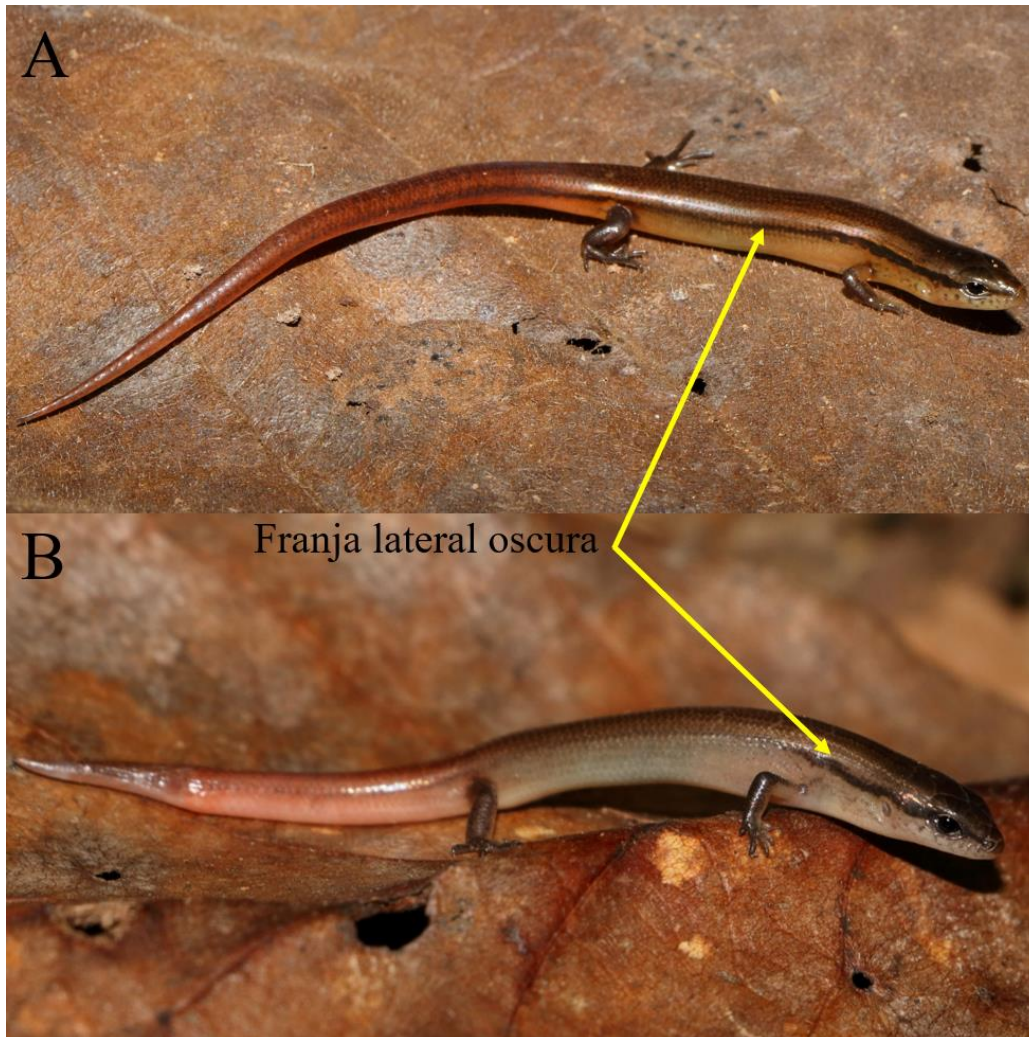


Figura 30. Descripción de los patrones de la franja lateral oscura presente en *Scincella assata*. (A) Franja continua en ejemplar UOGV3805 en vida. (B) Franja discontinua en ejemplar UOGV 3599 en vida.

Caracteres morfométricos (Fig. 31)

1. Longitud hocico-cloaca (**LHC**).
2. Longitud de la cola (**LC**).
3. Longitud de la cabeza (de la punta del hocico al margen posterior del parietal) (**LCa**).
4. Ancho de la cabeza (en el punto más profundo de la región temporal) (**AC**).
5. Longitud hocico-extremidad anterior (desde la punta del hocico hasta anterior cruce de extremidad anterior y la pared del cuerpo, con la extremidad celebrada en ángulo recto con el cuerpo) (**LHEA**).
6. Diámetro máximo del tímpano (**DT**).

7. Longitud del fémur (distancia comprendida desde la ingle hasta las articulaciones de la tibia con él fémur) (**LF**).
8. Longitud de extremidades anteriores (desde la unión anterior de la extremidad anterior y la pared del cuerpo hasta la punta del cuarto dedo, con la extremidad celebrada en ángulo recto con el cuerpo) (**LA**).
9. Longitud de las extremidades posteriores (unión anterior de la extremidad posterior y la pared del cuerpo hasta la punta del cuarto dedo del pie, con la extremidad celebrada en ángulo recto con el cuerpo) (**LP**).
10. Ancho del cuerpo (Longitud del ancho del cuerpo a la mitad del abdomen) (**ACU**).
11. Longitud axila-ingle (**LAI**).
12. Longitud del cuarto dedo (**LD**).
13. Longitud de la tibia (**LT**).

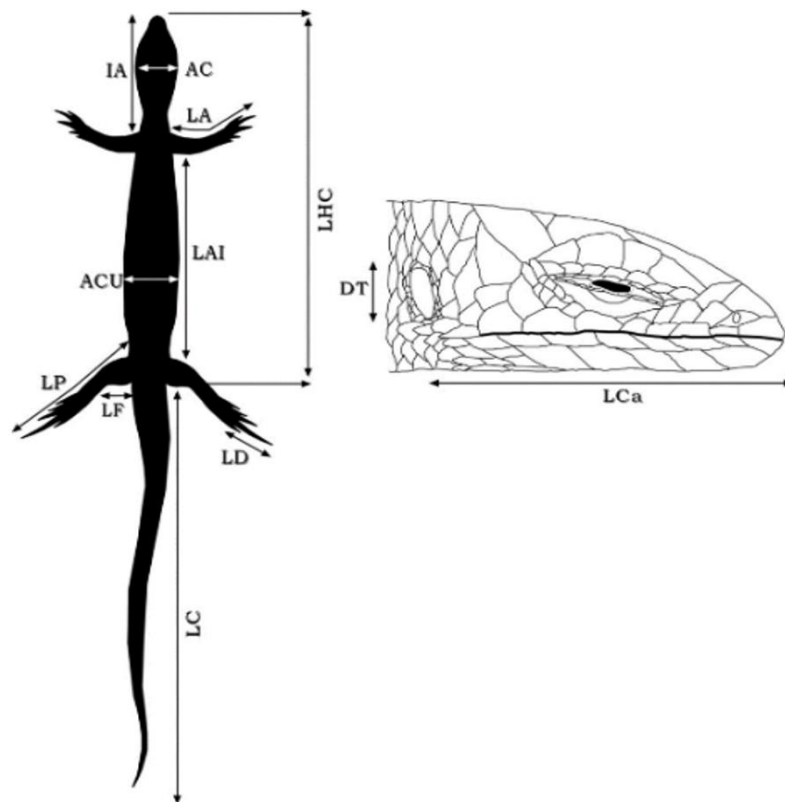


Figura 31. Caracteres morfométricos utilizados en este estudio. Longitud hocico-cloaca (**LHC**); longitud de la cola (**LC**); longitud de la cabeza (**LCa**); ancho de la cabeza (**AC**); diámetro máximo del tímpano (**DT**); longitud del fémur (**LF**); longitud de extremidades anteriores (**LA**); la longitud de las extremidades posteriores (**LP**); ancho del cuerpo (**ACU**); longitud axila-ingle (**LAI**). Tomado de García-Vázquez (2012).