

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**

**ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**"Filogeografía y sistemática de *Oxyrhopus petolarius* LINNAEUS, 1758  
(Squamata: Colubridae)"**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciada en Ciencias Biológicas**

**MARÍA JOSÉ QUIROZ AGUAS**

**QUITO, 2023**

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata María José Quiroz Aguas ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dr. Omar Torres-Carvajal

Director de la Disertación

Quito, 2023

A mi familia, Ariel y los imprescindibles

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi familia por estar ahí en el día a día, el esfuerzo de mis padres y la comprensión y compañía de mis hermanos.

Al Dr. Omar Torres-Carvajal por la paciencia durante el estudio y la comprensión.

Al Dr. Andrés Merino-Viteri por la amistad, los consejos y el apoyo, a Fernando Ayala-Varela por la ayuda en el Museo y ser un amigo incondicional, y a todos quienes trabajan día a día por la investigación científica en el campo de la Herpetología, con una especial mención al Dr. Santiago Ron, Diego Paucar, Marcel Caminer, Simon Lobos, Karem López y Alejandro Arteaga por los conocimientos que me han compartido.

Al Ing. Julio Sánchez Otero por la asistencia en el inicio de la tesis.

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, por el apoyo financiero mediante el proyecto de la DGA, “Diversidad y sistemática de los anfibios y reptiles neotropicales: Fase 1.”

Al proyecto Arca de Noé financiado por la Senescyt.

A mis amigos, compañeros de camino por estar, por el cariño y por el apoyo.

## TABLA DE CONTENIDOS

<b>1. RESUMEN</b> .....	1
<b>2. ABSTRACT</b> .....	2
<b>3. INTRODUCCIÓN</b> .....	3
<b>3.1 HISTORIA TAXONÓMICA DE <i>Oxyrhopus petolarius</i></b> .....	5
<b>4. OBJETIVOS</b> .....	7
<b>4.1 OBJETIVO GENERAL</b> .....	7
<b>4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS</b> .....	7
<b>5. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	8
<b>5.1 ANÁLISIS MORFOLÓGICOS</b> .....	8
<b>5.2 ANÁLISIS MOLECULARES</b> .....	8
<b>5.2.1 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS</b> .....	9
<b>5.2.2 ANÁLISIS FILOGEOGRÁFICOS</b> .....	11
<b>6. RESULTADOS</b> .....	12
<b>6.1 ANÁLISIS MORFOLÓGICOS</b> .....	12
<b>6.2 ANÁLISIS MOLECULARES</b> .....	12
<b>6.2.1 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS</b> .....	12
<b>6.2.2 ANÁLISIS FILOGEOGRÁFICOS</b> .....	14
<b>7. DISCUSIÓN</b> .....	15
<b>7.1 DELIMITACIÓN DE ESPECIES</b> .....	15
<b>7.2 FILOGEOGRAFÍA</b> .....	18
<b>7.3 CAMBIO DE COLORACIÓN ONTOGENÉTICA</b> .....	19
<b>7.4 IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN</b> .....	19
<b>8. CONCLUSIONES</b> .....	21
<b>9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	23
<b>10. FIGURAS</b> .....	33
<b>11. TABLAS</b> .....	44
<b>12. ANEXOS</b> .....	53

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1. Ejes I y II del Análisis de Componentes Principales basado en seis caracteres morfológicos.....</b>	<b>34</b>
<b>Figura 2. Filogenia de <i>Oxyrhopus</i> resultado de Inferencia Bayesiana.....</b>	<b>35</b>
<b>Figura 3. Filogenia de <i>Oxyrhopus</i> resultado de Máxima Verosimilitud.....</b>	<b>36</b>
<b>Figura 4. Red de haplotipos del gen 12s de <i>Oxyrhopus petolarius</i>.....</b>	<b>37</b>
<b>Figura 5. Red de haplotipos del gen 16s de <i>Oxyrhopus petolarius</i>.....</b>	<b>38</b>
<b>Figura 6. Red de haplotipos del gen Cytb de <i>Oxyrhopus petolarius</i>.....</b>	<b>39</b>
<b>Figura 7. Mapa de localidades de <i>Oxyrhopus petolarius</i>.....</b>	<b>40</b>
<b>Figura 8. Mapa localidades de <i>Oxyrhopus petolarius</i>, secuencias. ....</b>	<b>41</b>
<b>Figura 9. Individuos juveniles de tres especies de <i>Oxyrhopus</i>.....</b>	<b>42</b>
<b>Figura 10. Frecuencia de Distancias genéticas no corregidas del gen Cytb entre especies del género <i>Oxyrhopus</i>.....</b>	<b>43</b>

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1. Genes, Cebadores y Protocolos de PCR .....</b>	<b>45</b>
<b>Tabla 2. Datos morfológicos y estadísticos descriptivos para especímenes examinados de <i>Oxyrhopus petolarius</i>. .....</b>	<b>46</b>
<b>Tabla 3. Cargas de seis variables de un análisis de componentes principales (ACP) aplicado a las subespecies de <i>Oxyrhopus petolarius</i>.....</b>	<b>47</b>
<b>Tabla 4. Modelos evolutivos y estrategias de partición para la matriz concatenada de tres genes mitocondriales .....</b>	<b>48</b>
<b>Tabla 5. Distancias genéticas no corregidas del gen Cytb entre especies del género <i>Oxyrhopus</i>. .....</b>	<b>49</b>
<b>Tabla 6. Distancias genéticas no corregidas del gen 12S entre especies del género <i>Oxyrhopus</i>. .....</b>	<b>50</b>
<b>Tabla 7. Distancias genéticas no corregidas del gen 16S entre especies del género <i>Oxyrhopus</i>.....</b>	<b>51</b>
<b>Tabla 8. Diversidad genética para las subespecies de <i>Oxyrhopus petolarius</i>.....</b>	<b>52</b>

## LISTA DE ANEXOS

<b>Anexo 1. Variables morfológicas y datos de localidad de los especímenes de <i>Oxyrhopus petolarius</i> analizados.....</b>	<b>54</b>
<b>Anexo 2. Especímenes examinados para análisis filogenéticos y secuencias disponibles en Genbank. ....</b>	<b>61</b>
<b>Anexo 3. Cambio de coloración ontogenética de <i>Oxyrhopus petolarius</i> en vida. ....</b>	<b>67</b>

## 1. RESUMEN

La falsa coral amazónica (*Oxyrhopus petolarius*) es una especie con gran variabilidad morfológica. En Ecuador se distribuye a ambos lados de los Andes, por lo que se esperaría que haya una diferenciación morfológica y/o molecular entre las poblaciones de oriente y occidente. Actualmente se reconocen dos subespecies en Ecuador: *Oxyrhopus petolarius sebae* (occidente) y *Oxyrhopus petolarius digitalis* (oriente), que se diferencian por el número de bandas negras a lo largo de su cuerpo. Sin embargo, este carácter morfológico no es determinante para diferenciar a estas subespecies. El presente estudio tuvo como objetivo inferir las relaciones filogenéticas entre las poblaciones ecuatorianas de *Oxyrhopus petolarius*, tanto de oriente como de occidente, para determinar su estado taxonómico con base en análisis de Inferencia Bayesiana (IB), Máxima Verosimilitud (MV) y distancias genéticas de tres genes mitocondriales (12s, 16s y Cytb). Adicionalmente analizamos la filogeografía de esta especie con redes de haplotipos y analizamos datos morfológicos con un estadístico de  $T$  y un Análisis de Componentes Principales. Los análisis filogenéticos no apoyan la idea de que las poblaciones de *Oxyrhopus petolarius* de ambos lados de los Andes representan linajes distintos. Los resultados morfológicos, por su parte, determinaron una diferencia significativa para dos variables morfológicas. Por lo tanto, los Andes no representarían una barrera para la diferenciación de las subespecies. Al contrario, ya que ocurren hasta a 2300 msnm, podrían estar en contacto en las zonas menos elevadas de los Andes. Por último, los análisis filogenéticos confirman la parafilia de *Oxyrhopus*.

Palabras clave: Andes, diversidad, filogeografía, *Oxyrhopus*, sistemática

## 2. ABSTRACT

The Amazon false coral (*Oxyrhopus petolarius*) is a species with great morphological variability. In Ecuador it is distributed on both sides of the Andes, so it would be expected that there is morphological and/or molecular differentiation between the eastern and western populations. Two subspecies are currently recognized in Ecuador: *Oxyrhopus petolarius sebae* (west of the Andes) and *Oxyrhopus petolarius digitalis* (east of the Andes), which differ by the number of black bands along their bodies. However, this morphological character is not decisive to differentiate these subspecies. The goal of this study was to infer the phylogenetic relationships between the Ecuadorian populations of *Oxyrhopus petolarius*, both from the East and the West, to determine their taxonomic status based on Bayesian Inference (BI) analysis, Maximum Likelihood (MV) and genetic distances of three mitochondrial genes (12s, 16s and Cytb). Additionally, we analyze the phylogeography of this species with haplotype networks and analyze morphological variability with *t* tests and Principal Component Analysis. Phylogenetic analyses do not support the idea that the *Oxyrhopus petolarius* populations on both sides of the Andes represent distinct lineages. The morphological results, for their part, determined a significant difference for two morphological variables. Therefore, the Andes would not represent a barrier for the differentiation of the subspecies. On the contrary, since they occur up to 2,300 meters above sea level, they could be in contact in the lower areas of the Andes. Finally, phylogenetic analyses confirm the paraphyly of *Oxyrhopus*.

Keywords: Andes, diversity, *Oxyrhopus*, phylogeography, systematics

### 3. INTRODUCCIÓN

El término biodiversidad hace referencia a la variedad de especies en el planeta o en un hábitat determinado (Dudley, 2002). El concepto de megadiversidad enfatiza más en la riqueza de especies, las especies amenazadas y las especies endémicas (Chaudhuri y Chaudhuri, 2003). Existen diecisiete países megadiversos que ocupan menos del 10% de la superficie del planeta (Paknia, Rajaei Sh y Koch, 2015). Ecuador es parte de esta lista junto a Brasil, Colombia, Perú y Venezuela en Sudamérica. Entre ellos, nuestro país es el de menor extensión, pero mayor diversidad, en relación con el tamaño, gracias a sus factores geológicos, biogeográficos, ecológicos y evolutivos (Burneo, 2009). Ecuador está atravesado por la cordillera de los Andes y su reciente formación ha desempeñado un papel importante en la diversificación de organismos. Los nevados, las laderas y los valles aislados de estas montañas han dado lugar a una gran diversidad de microhábitats que favorecen la especiación, además de convertirse en una barrera geográfica (Josse *et al.*, 2011).

Un ejemplo de la gran diversidad de especies que posee el Ecuador son los anfibios (669 especies) y reptiles (502 especies) (Ron, Yanez-Muñoz, Merino-Viteri y Ortiz, 2017; Torres-Carvajal, Pazmiño-Otamendi y Salazar-Valenzuela, 2017). En el caso de las culebras, se reconocen 250 especies. En los últimos años se han descrito varias especies de reptiles, entre ellas serpientes (Salazar, Torres-Carvajal y Passos, 2014; Arteaga *et al.*, 2018). El conocimiento de esta gran diversidad se debe a los continuos estudios e identificación de las diferentes especies con base en caracteres morfológicos y moleculares.

La filogeografía y la sistemática son determinantes para la evaluación de una especie, por lo tanto, es necesario realizar estudios integrales con la información disponible con el objetivo de conservar la diversidad (ej. Murray-Dickson, Ghazali, Ogden, Brown y Auliya, 2017). Pese a la importancia de los caracteres morfológicos en el reconocimiento y descripción de especies, el uso de herramientas moleculares ha sido crucial (Caminer y Ron, 2014; Torres-Carvajal *et al.*, 2016), esto ha permitido evaluar tanto los patrones de distribución de especies, como el flujo de genes entre poblaciones y la identificación de las poblaciones fuente, rutas y patrones de invasiones (Moran y Alexander, 2014; Braga Goncalves, Cornetti, Couperus, Van Damme y Mobley, 2017). La evaluación de niveles de flujo y diversidad genéticos entre poblaciones que se

encuentran geográficamente separadas es importante para desarrollar programas de conservación. Por esto, es necesario vincular los datos genéticos con la información histórica y geográfica de las especies para hacer interpretaciones biológicas adecuadas (Cutter, 2013; Braga Goncalves *et al.*, 2017).

Para lograr este objetivo se realizan análisis filogenéticos que se han basado en análisis moleculares de algunos genes mitocondriales, y han sido ampliamente utilizados en la construcción de la filogenia de serpientes (Dong y Kumazagua, 2005). Sin embargo, se propone que la secuencia debe ser de la mayor cantidad de pares de bases para obtener mejores resultados (de Queiroz, Lawson y Lemos-Espinal, 2002).

A partir de estos análisis se construyen las filogenias moleculares que han sido decisivas en revisiones taxonómicas donde se ha elevado a especies lo antes conocido como subespecies. A este respecto, Hollis (2006) reconoce once especies de *Chironius*; y Siler y Brown (2010) elevan a las subespecies de *Brachymeles boulengeri* y de *Brachymeles schadenbergi* a especies. Sin embargo, en otros casos, estudios morfológicos y filogeográficos determinan que no hay suficiente evidencia para estos cambios taxonómicos, como *Elaphe obsoleta* (Burbrink, Lawson y Slowinski, 2000).

En este sentido, investigar sobre la biodiversidad es, pues de mucha importancia, ya que las poblaciones de anfibios y reptiles están en peligro, especialmente en los trópicos, lo que resulta en una situación alarmante (Funk y Mills, 2003; Young, Stuart, Chanson, Cox y Boucher, 2004; Collins y Halliday, 2005). Las principales causas de este declive son la deforestación, la fragmentación de habitats y la contaminación (Laurance, Albernaz, Fearnside, Vasconcelos y Ferreira, 2004; Rodrigues, 2005; Gardner, Barlow y Peres, 2007).

### 3.1 HISTORIA TAXONÓMICA DE *Oxyrhopus petolarius*

El género *Oxyrhopus* está conformado por 14 especies pertenecientes a la familia Dipsadidae, subfamilia Xenodontinae, tribu Pseudoboini, distribuidas desde México hasta el norte de Argentina (Pazmiño-Otamendi, 2013). Bailey (1970) reconoció 11 especies para el género *Oxyrhopus* y, posteriormente, a través de estudios morfológicos se reconocieron tres especies más (Zaher y Caramaschi, 1992; Zaher y Caramaschi, 2000; Lynch, 2009). La posición filogenética de varias especies de este género aún no ha sido aclarada debido en parte a su diversidad morfológica (MacCulloch, Lathrop, Kok, Ernst y Kalamandeen, 2009). Figueroa McKelvy, Grismer, Bell y Lailvaux (2016) determinaron que *Oxyrhopus fitzingeri* no está dentro del clado de *Oxyrhopus*. Por otro lado, la posición filogenética de *O. leucomelas* y *O. vanidicus* aún no ha sido estudiada.

Una especie con gran diversidad morfológica es *Oxyrhopus petolarius* Linnaeus 1758. Las características morfológicas principales para reconocer esta especie son el número de escamas supralabiales (8-9), temporales (2+3), infralabiales (10), ventrales (191-222), subcaudales (77-126), dorsales 19-19-17, y la presencia de bandas transversales oscuras a lo largo del cuerpo (excepto en especímenes melánicos) que no forman triadas (Lynch, 2009; Beconi y Scott, 2014). Dentro de *O. petolarius* se han reconocido tradicionalmente tres subespecies (*O. petolarius digitalis*, *O. petolarius sebae*, *O. petolarius petolarius*), diferenciadas por el número de bandas oscuras (Bailey, 1970) a lo largo de su cuerpo. En el caso de *O. petolarius digitalis* se reconoce un rango de bandas negras de 10-24; para *O. petolarius sebae*, un rango entre 19 y 36; y para *O. petolarius petolarius*, un rango entre 24 y 59. No obstante, no hay estudios moleculares que avalen la distinción de estas tres subespecies (Bailey, 1970). En el estudio de MacCulloch *et al.* (2009) donde presenta datos de taxonomía y las distribuciones de *Oxyrhopus* en el norte de América del Sur, por ejemplo, se sugiere que *Oxyrhopus petolarius* probablemente es un complejo de especies. A su vez, Lynch (2009) reconoce que hay gran variabilidad en los especímenes de esta especie en Colombia, basando su análisis en el número de escamas ventrales, número de escamas subcaudales, escamas dorsales y número de bandas negras, para la identificación de las subespecies.

El nombre de esta especie ha sido tema de discrepancia, algunos autores la han llamado *Oxyrhopus petola* y otros *Oxyrhopus petolarius* (Smith, Williams y Pérez-Higareda 1986; Savage, 2002). Los dos primeros nombres disponibles para este taxón

fueron *Coluber petola* y *C. petolarius*, ambos determinados por Linnaeus. Amaral (1926) decidió, por esta razón, colocar el nombre *Oxyrhopus petola* al único taxón válido por la posición, ya que *C. petola* apareció antes en la publicación de Lineo Systema Naturae. Por el contrario, el epíteto específico “*petolarius*” es elegido por Lonnberg (1896), quien fue el primer revisor. Finalmente, en la revisión taxonómica de Savage (2011), se reconoce que el epíteto específico correcto es “*petolarius*”.

En cuanto a su distribución, *Oxyrhopus petolarius* se encuentra desde México, a través de América Central, hasta el noroeste de Ecuador, además del oeste de los Andes y la Amazonía de Perú, Bolivia y Ecuador; y en la zona costera, centro y sur de Brasil, y también en Colombia (Giraud y Scrocchi, 2002). En cuanto a las subespecies, *O. petolarius petolarius* se encuentra al este de Colombia, en la frontera con Guyana Francesa. *O. petolarius digitalis* se distribuye en la Amazonía del norte de Bolivia, Perú y Ecuador, costa y centro de Brasil, en la región de Chocó en Colombia y este de Panamá. *O. petolarius sebae*, por su parte, se encuentra al oeste de Ecuador y el interior de Colombia hasta el norte de Veracruz, México, compartiendo la distribución de *O. petolarius digitalis* en el este de Panamá y el Chocó en Colombia (Bailey, 1970). Debido a la diferencia en la distribución de las dos subespecies que se reconocen para Ecuador—*O. p. digitalis* y *O. p. sebae*—, se puede suponer que su separación geográfica se debe al levantamiento de los Andes en el Neogeno, que provocó la diversificación de diferentes organismos a ambos lados de la cordillera (Garziona *et al.*, 2008; Antonelli, Nylander, Persson y Sanmartín, 2009; Hoorn *et al.*, 2010).

Por esta razón, en el presente estudio se han utilizado caracteres morfológicos y moleculares para determinar el estado taxonómico de las poblaciones de *Oxyrhopus petolarius*, especie en la que se reconoce una alta variabilidad morfológica, además de una amplia distribución en el país.

## 4. OBJETIVOS

### 4.1 OBJETIVO GENERAL

Inferir las relaciones filogenéticas entre las poblaciones ecuatorianas de *O. petolarius* presentes tanto en oriente como en occidente y determinar su estado taxonómico en base a evidencia morfológica y molecular.

### 4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Evaluar el estado taxonómico de las subespecies *O. petolarius digitalis* y *O. petolarius sebae* en base a evidencia morfológica y molecular.

Evaluar la variabilidad morfológica de las dos subespecies posiblemente presentes en el Ecuador.

Evaluar la variación de la estructura genética dentro y entre poblaciones

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó con los especímenes de la especie *Oxyrhopus petolarius* del Museo de Zoología QCAZ de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, colectados en diferentes provincias del país. Se caracterizó morfológicamente los individuos preservados en el museo (n= 133) y se realizaron análisis genéticos (n= 57) de individuos de las distintas provincias a ambos lados de los Andes identificados como *O. petolarius*, *O. vanidicus* (n=7), *O. fitzingeri* (n=2), *O. leucomelas* (n=2) y *O. occipitalis* (n=5).

### 5.1 ANÁLISIS MORFOLÓGICOS

Se examinaron seis caracteres morfológicos cuantitativos en base a Lynch, (2009): número de escamas ventrales (VN), número de escamas subcaudales (SC), número de bandas negras (BN), longitud rostro-cloaca (SVL), longitud de la cola (LC) y longitud total (SVL+LC) de 133 individuos (Anexo 1). Con estos datos se realizaron pruebas de *T* en el programa IBM SPSS (Versión 26.0) para determinar si existen diferencias significativas entre las dos subespecies tradicionalmente reconocidas para Ecuador según su distribución, *Oxyrhopus petolarius sebae* en Occidente y *Oxyrhopus petolarius digitalis* en Oriente. También se realizó un ACP (Análisis de Componentes Principales) para determinar el porcentaje de variación entre las dos subespecies reconocidas usando el programa Past 4.03 (Hammer, Harper y Ryan, 2001).

### 5.2 ANÁLISIS MOLECULARES

Los análisis filogenéticos y filogeográficos se realizaron en base a secuencias de ADN de tres genes mitocondriales (12s, 16s, Cytb) de especímenes de *O. petolarius* y otras especies de *Oxyrhopus* (n=73, Anexo 2). Se secuenciaron genes mitocondriales ya que evolucionan rápidamente y llegan a ser informativos en una variedad de niveles taxonómicos, especialmente en especies de taxones estrechamente relacionados (Zink y Barrowclough, 2008; Funk y Omland, 2003)

La extracción de ADN, amplificación y secuenciamiento fueron realizados en el laboratorio molecular del Museo de Zoología QCAZ. Los especímenes fueron preservados en etanol al 75% y los tejidos de hígado y músculo en etanol al 95%. Para la extracción de ADN se siguieron protocolos estandarizados propuestos en el Laboratorio de Biología Molecular de Herpetología y posteriormente se realizó la cuantificación de la

cantidad de ADN de las extracciones con un Nanodrop. Se amplificaron fragmentos de ADN de los genes mitocondriales 12S, 16S y Cytb mediante la técnica de Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) con los cebadores presentados en la Tabla 1.

Las amplificaciones se realizaron bajo protocolos estándar con 25 µl de reacción con 18.25 µl de dH<sub>2</sub>O, 2.5 µl de Buffer 10X, 1.5 µl de MgCl<sub>2</sub> 50 mM, 0.5 µl de dNTPs 10 mM, 0.25 µl de Qiagen Taq ADN polimerasa, 0.5 µl de cada cebador (forward y reverse) 10 µM y 1 µl de ADN extraído. Los productos fueron sometidos a electroforesis en geles de agarosa al 1% para evaluar la presencia de amplicones y evidenciar si existe contaminación. Los fragmentos fueron secuenciados por la empresa Macrogen, Inc. (Seúl, Corea del Sur).

La edición, ensamble y alineamiento de las secuencias se realizó en el programa Geneious Pro v.7.1.5 (Drummond *et al.*, 2010). Se obtuvo una matriz concatenada de 12s, 16s y Cytb alineada con el plugin MAFFT (Katoh, Misawa, Kuma y Miyata, 2002; Katoh y Standley, 2013). Para escoger los modelos de evolución de ADN y el esquema de partición más adecuado para la matriz concatenada, se utilizó el programa PartitionFinder v1.1.1 (Lanfear, Calcott, Ho y Guindon, 2012) con el algoritmo “greedy” y el Criterio de Información Bayesiano (BIC).

### 5.2.1 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Se realizaron análisis bajo criterios de máxima verosimilitud y Bayesiano, con el soporte estadístico de cada análisis: *bootstrap* para máxima verosimilitud y probabilidades posteriores para el análisis Bayesiano (Yang y Rannala, 2012). Además de las secuencias obtenidas se incluyeron otras secuencias de *O. petolarius* y de otras especies del género *Oxyrhopus* disponibles en GenBank, así como secuencias de los grupos externos *Pseudoboa*, *Drepanoides* y *Siphlophis*, entre otros (Pyron, Burbrink y Wiens, 2013; Figueroa *et al.*, 2016) (Anexo 2).

#### *Análisis de Inferencia Bayesiana*

Para este análisis se utilizó el programa MrBayes v3.1.2 (Ronquist *et al.*, 2012). El análisis consistió en cuatro corridas paralelas, cada una por  $5 \times 10^6$  generaciones mediante el algoritmo de la Cadena Markov de Monte Carlo (MCMC). Se muestreó cada 1000 generaciones. Cada corrida tuvo cuatro cadenas, una fría y tres calientes, con valores de

temperatura predeterminados (0.1). El primer 10% de las generaciones se descartaron (burn-in), y se seleccionó el árbol de credibilidad máxima del clado (maximum clade credibility tree), es decir, el árbol que tiene la suma máxima de probabilidades posteriores en sus nodos internos (Heled y Bouckaert, 2013; Richardson y Pennington, 2016). Para verificar los valores de verosimilitud, la convergencia, la estacionalidad de las corridas, el tamaño efectivo de la muestra ( $ESS > 200$ ) y confirmar que han alcanzado una asíntota se utilizó el programa Tracer v1.6, (Rambaut y Drummond, 2007). Para confirmar la estacionalidad se visualizó los valores de probabilidad ( $-\ln L$ ), el factor de reducción de escala potencial (PRSF) de todos los parámetros para las cuatro corridas combinadas y el promedio de la desviación estándar de la división de frecuencias de las corridas. Se espera que el PRSF se aproxime a uno y el promedio de la desviación a cero al momento de la convergencia de las corridas. Se tomaron valores de probabilidades posteriores  $> 0.95$  como un alto soporte.

#### *Análisis de Máxima Verosimilitud*

Este análisis se realizó en el programa Garli v.2.0 (Zwickl, 2006). Se realizaron 50 corridas independientes para intentar obtener el mejor árbol con los mayores valores de verosimilitud. La búsqueda fue programada para terminar 100000 generaciones después de no haber mejoras en la topología ( $genthreshfortopterm = 100000$ ), para los demás parámetros se usaron valores por defecto. Para evaluar el soporte de cada nodo se realizó un bootstrap no paramétrico con 200 pseudoréplicas en dos búsquedas independientes. Se estableció 5000000 generaciones como máximo para cada corrida ( $stopgen = 5000000$ ), para los demás parámetros se estableció valores predeterminados. Para estimar el árbol consenso se utilizó Mesquite v3.40 (Maddison y Maddison, 2018). Se consideraron los valores de bootstrap  $\geq 70\%$  como un alto soporte (Morando, Avila, Perez, Hawkins y Sites, 2013).

#### *Distancias genéticas*

Se empleó el software Molecular Evolutionary Genetics Analysis 7 (Kumar, Stecher y Tamura, 2016) para calcular valores promedio de distancias genéticas "p" no corregidas para cada gen mitocondrial (12s, 16s y Cytb). En base a los clados inferidos, se calcularon las distancias medias dentro del grupo y entre los grupos para los tres genes como una medida de la variación genética.

## 5.2.2 ANÁLISIS FILOGEOGRÁFICOS

### *Red de Haplotipos*

En cuanto a los análisis filogeográficos, se realizó una red de haplotipos por cada gen para comparar la distribución geográfica de las poblaciones y la distribución espacial de los haplotipos en el programa Network (v4.6; <http://fluxus-engineering.com>) (Bandelt, Forster y Röhl, 1999) utilizando el algoritmo Median-Joining. Se utilizó además el programa DnaSP v 5.10.1 (Librado y Rozas, 2009) para comparar la diversidad de haplotipos (dH), diversidad nucleotídica ( $\pi$ ), sitios polimórficos (s) y número de haplotipos (h) (Hofmann, 2012) entre las poblaciones de oriente y occidente, que se podrían considerar dos poblaciones independientemente de la provincia. Se calculó el estadístico de Tajima ( $D$ ), que ayuda a determinar si la frecuencia de polimorfismos se explica con la hipótesis de evolución neutral al tener resultados de desviaciones no significativas (Perfectti, Picó y Gómez, 2009). Estos resultados son necesarios ya que estas estimaciones de la diversidad genética son consideradas un recurso importante para evaluar la diversidad biológica para su posterior utilización en programas de conservación (Grisales *et al.*, 2010; Goodall-Copestake, Tarling y Murphy, 2012).

## 6. RESULTADOS

### 6.1 ANÁLISIS MORFOLÓGICOS

La variación morfológica entre *Oxyrhopus petolarius sebae* y *Oxyrhopus petolarius digitalis* se presenta en la Tabla 2. Los resultados de la prueba de *T* mostraron diferencias altamente significativas en las escamas subcaudales (SC) y bandas negras (BN) entre las poblaciones de oriente (*Oxyrhopus petolarius digitalis*) y occidente (*Oxyrhopus petolarius sebae*). Los rangos de bandas negras resultantes para esta especie difieren de lo reportado en Bailey (1970). Para los especímenes de *O. p. sebae* se amplían de un rango de 19 a 36 a un rango entre 16 y 40 bandas negras y para especímenes de *O. p. digitalis* de un rango entre 10 y 24 a un rango entre 12 y 34 bandas negras.

El resultado del ACP determinó que los dos primeros componentes con Eigenvalues >1 explican el 86,72% de la variación total (Tabla 3). El CP I corresponde al 68,54% de la variación, la variable que aporta mayormente es la longitud rostro cloaca (SVL). El tamaño resultó significativo mostrando una diferencia entre las dos subespecies. *O. petolarius sebae*, la subespecie de Occidente es más grande que *O. petolarius digitalis* (Tabla 2). Según el ACP no hay diferencias morfológicas notables entre las dos subespecies de *O. petolarius* (Figura 1).

### 6.2 ANÁLISIS MOLECULARES

#### 6.2.1 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

El alineamiento total de secuencias de ADN concatenadas fue de ~1740 pb (~471 pb de 12S, ~525 pb de 16S, ~744 pb de Cytb) obtenidas de 97 individuos. De estos, 12 son especies del grupo externo, 35 pertenecen a otras especies de *Oxyrhopus* y 50 son de *Oxyrhopus petolarius*. Los resultados de PartitionFinder muestran tres particiones a priori como mejor estrategia de partición con sus respectivos modelos de evolución (Tabla 4).

#### *Análisis de Inferencia Bayesiana*

Las topologías de Inferencia Bayesiana (Figura 2) y Máxima Verosimilitud (Figura 3) son similares. Los individuos de *O. p. sebae* forman un clado anidado dentro de *O. p. digitalis* (PP=1).

En el árbol bayesiano, *O. petolarius* es la especie hermana del clado formado por *O. formosus* y *O. occipitalis* (PP=0.85). Las tres especies forman un clado hermano a otro

clado no resuelto (PP=0.78) que contiene a *O. vanidicus*, a *O. trigeminus*, *O. melanogenys*, *O. guibei* y *O. rhombifer* (PP=0.56). Todos los taxones anteriores forman un clado hermano de *O. clathratus* (PP=1). *Boiruna maculata*, *Pseudoboa nigra* y *Rhachidelus brazili* forman un clado (0.99), que forma una politomía junto a *O. fitzingeri* y *Drepanoides anomalus* (PP=0.52). Esta politomía es hermana del clado formado por *Paraphimophis rustica* y *Phimophis guerini* (PP=0.98). En orden de ramificación, todos los taxones descritos anteriormente forman un clado hermano de *Rodriguesophis iglesiasi* (PP=0.75) y luego de *O. leucomelas* (PP=1). Finalmente, el árbol filogenético inferido del análisis bayesiano apoya la parafilia de *Oxyrhopus*. *O. fitzingeri* y *O. leucomelas* que resultan fuera del clado del género.

#### *Análisis de Máxima verosimilitud*

Al igual que en el resultado de Inferencia Bayesiana, *O. fitzingeri* y *O. leucomelas* se colocan en clados diferentes, dando soporte a la parafilia de *Oxyrhopus*. *O. vanidicus* es la especie hermana de *O. trigeminus* (BP=98), grupo hermano del clado formado por *O. melanogenys* y *O. guibei* (BP=91). Estos taxones están formando una politomía junto a *O. rhombifer* y un espécimen de *O. trigeminus* de Brasil (BP=56). *O. formosus* es ña especie hermana de *O. occipitalis* (BP=96). En este análisis se muestra una politomía que consta de 4 ramas: clado de *O. vanidicus*, *O. trigeminus*, *O. melanogenys*, *O. guibei*, *O. rhombifer*; clado de *O. petolarius*; clado de *O. formosus*, *O. occipitalis*; y el individuo de *O. clathratus* (BP=79). La politomía descrita es parte de otra politomía que incluye a (1) *Rodriguesophis iglesiasi*, (2) *O. leucomelas* y (3) una politomía que incluye el clado *Boiruna maculata*, *Pseudoboa nigra*, *Rachidelus brazili*, clado de *Paraphimophis* y *Phimophis guerini*, *Oxyrhopus fitzingeri* y *Drepanoides anomalus* (BP=96).

#### *Distancias genéticas*

Las distancias genéticas interespecíficas entre las subespecies y demás especies de *Oxyrhopus* se presentan en las Tablas 5, 6 y 7. Para el gen 12S las distancias entre *Oxyrhopus petolarius sensu lato* y demás especies dentro *Oxyrhopus* van en un rango de 0.033-0.079; para el gen 16S en un rango de 0.033-0.077 y para el gen Cytb en un rango de 0.06-0.118. Las distancias genéticas interespecíficas promedio entre *Oxyrhopus petolarius sebae* y *Oxyrhopus petolarius digitalis* son 0.017 para 12S, 0.024 para 16S y 0.043 para Cytb.

## 6.2.2 ANÁLISIS FILOGEOGRÁFICOS

### *Red de Haplotipos*

Se observa dos grupos de haplotipos diferenciados, los haplotipos que representan a los individuos de occidente y los haplotipos de los individuos de oriente para cada uno de los genes (12S, 16S y Cytb). Estos resultados se observan en las Figuras 4, 5 y 6.

Para el gen 12s se obtuvo cuatro haplotipos, tres corresponden a *O. petolarius sebae* y uno a *O. petolarius digitalis* Para el gen 16s se obtuvo seis haplotipos, de los cuales tres corresponden a *O. p. sebae* y tres a *O. p. digitalis*. Para el gen Cytb se obtuvo 14 haplotipos, de los cuales nueve pertenecen a *O. p. sebae* y cinco a *O. p. digitalis*.

Los valores de diversidad haplotípica de *Oxyrhopus petolarius sebae* fueron altos para los tres genes (12s dH= 0.78; 16s dH= 0.69; Cytb dH=0.962). Para la diversidad nucleotídica, el valor resultante fue alto para el gen Cytb ( $\pi= 1,8\%$ ). Los valores de diversidad haplotípica y nucleotídica dentro de *Oxyrhopus petolarius digitalis* son bajos para el gen 12s (dH=0,00) y para el gen 16s (dH=0.435). El valor de diversidad haplotípica y nucleotídica se eleva para el gen Cytb (dH=0.614;  $\pi=3\%$ ). Los resultados concuerdan con la cantidad de sitios polimórficos para las dos subespecies (Tabla 8).

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1 DELIMITACIÓN DE ESPECIES

En los últimos 250 años la taxonomía ha usado, principalmente, caracteres morfológicos para diferenciar especies, géneros, familias y demás categorías taxonómicas. Análisis moleculares han permitido un mayor conocimiento de la diversidad, especialmente en especies crípticas que morfológicamente no se puede identificar ni diferenciar una de otra (Friedheim, 2016). Tal es el caso del género *Chironius* (Hollis, 2006) y especies del género *Brachymeles* (Siler y Brown, 2010).

Bailey (1970) reconoce tres subespecies para *Oxyrhopus petolarius*, diferenciadas por el número de bandas negras a lo largo de su cuerpo. En el estudio de Lynch (2009) reconoce una amplia variabilidad morfológica para dicha especie en Colombia y la subdivide en cuatro grupos con base en su distribución geográfica: Amazonía, Chocó, Llanos, y Costa caribeña y valles interandinos. Sin embargo, la diferenciación por el número de bandas (BN) puede resultar ambiguo al tratarse de rangos, aunque en el presente estudio los análisis estadísticos presenten diferencias altamente significativas. Los rangos de bandas negras presentados por Bailey (1970) difieren en el presente estudio: para *Oxyrhopus petolarius sebae*, presente en Occidente, de 19-36 bandas negras, los cuales resultan en un rango de 16-40; al igual que en el caso de *Oxyrhopus petolarius digitalis*, presente en Oriente, que cambia de 10-24 bandas negras a un rango de 12-34 bandas negras a lo largo de su cuerpo. Para la tercera subespecie, *Oxyrhopus petolarius petolarius*, presente en el este de Colombia, se conoce un rango de 24-59 bandas negras a lo largo de su cuerpo. El espécimen de Cañar presenta 40 bandas negras, conteo reportado para la tercera subespecie que no ha sido identificada por Bailey (1970) en Ecuador (Figura 7, Anexo 1).

El segundo carácter que presentó diferencias altamente significativas es el número de escamas subcaudales (SC), sin embargo, no es concluyente, ya que en algunos casos los especímenes pierden su cola, o la diferenciación en el tamaño de la cola por el sexo del individuo, cabe recalcar que en el presente estudio no se sexó a los especímenes, por lo tanto, no se tomó en cuenta esta variable. Los dos caracteres resultan no determinantes al diferenciar las subespecies. Los resultados presentados en el ACP (Figura 1) no permiten diferenciar bajo ningún carácter morfológico entre las dos subespecies.

Los análisis filogenéticos son una herramienta para la identificación de especies y la caracterización de sus relaciones filogenéticas entre los diversos grupos de organismos. Las serpientes son un gran grupo de reptiles con una amplia variabilidad morfológica, en su mayoría, determinada por el hábitat donde se encuentran (Yan, Li y Zhou, 2008), por lo que resulta complejo determinar sus relaciones filogenéticas mediante el sólo uso de análisis morfológicos. Por ende, se utilizó una matriz concatenada de los tres genes mitocondriales 12s, 16s y Cytb. Las topologías de Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud resultaron distintas en el caso de *Oxyrhopus petolarius*. Según el análisis de Inferencia Bayesiana, los individuos de *O. p. sebae* de Occidente forman un clado dentro de una politomía que contiene además a los individuos de *O. p. digitalis* de Oriente. De Queiroz *et al.* (2002) destaca, en este sentido, que quizá sea necesario amplificar un mayor número de pares de bases o utilizar otros genes como los nucleares.

La parafilia del género *Oxyrhopus* es evidente en los dos análisis. En Pyron *et al.* (2013) no presentan la parafilia del género, sin embargo, en Figueroa *et al.* (2016) *Oxyrhopus fitzingeri* está fuera del clado de *Oxyrhopus*, colocándola como especie hermana del clado formado por *Phimophis guerini* y *Paraphimophis rusticus* dentro de Pseudoboini. Como resultado del estudio, *O. fitzingeri* se encuentra fuera del clado de *Oxyrhopus* y dentro de una politomía formada por tres linajes: *Drepanoides anomalus*; *Oxyrhopus fitzingeri*; y *Rachidelus brazili* como especie hermana del clado *Boiruna maculata* y *Pseudoboa nigra* para Inferencia Bayesiana. En Máxima Verosimilitud cambia a una politomía de cuatro ramas donde la rama adicional está representada por el clado de *Paraphimophis rusticus* y *Phimophis guerini*. Adicionalmente, *Oxyrhopus leucomelas* no está dentro del clado del género *Oxyrhopus*, con un alto soporte en el análisis de Inferencia Bayesiana. *Oxyrhopus petolarius* está dentro del clado de *Oxyrhopus*, siendo especie hermana del clado formado por *Oxyrhopus formosus* y *Oxyrhopus occipitalis*, según el resultado de Inferencia Bayesiana.

En estudios previos, no se había mostrado la relación entre *Oxyrhopus petolarius* y *Oxyrhopus formosus* (Vidal *et al.*, 2010; Graziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013; Figueroa *et al.*, 2016). Sheehy *et al.* (2014) identifican a un espécimen de Guayana Francesa como *Oxyrhopus occipitalis* y como especie hermana de *Oxyrhopus petolarius*, lo que es consistente con el resultado obtenido. Para *Oxyrhopus occipitalis* MacCulloch *et al.* (2009) identifica a los especímenes de la parte amazónica de Brasil y Guayana

Francesa, que previamente han sido identificados como *Oxyrhopus formosus*, como pertenecientes a *O. occipitalis*, debido a diferencias en caracteres morfológicos, por lo tanto, los especímenes identificados como *Oxyrhopus formosus* serían *Oxyrhopus occipitalis*. En los resultados se ha colocado el nombre *Oxyrhopus formosus* debido a su identificación de GenBank. Los resultados filogenéticos muestran a *O. formosus* y *O. occipitalis* como hermanas con un alto soporte para probabilidad posterior y bootstrap. *Oxyrhopus vanidicus* se reconoce como una especie en los dos análisis, por lo que se da soporte a la identificación mediante datos morfológicos por Lynch (2009).

En cuanto a la divergencia genética, demuestra la variabilidad genética, tanto interespecífica como intraespecífica (Velo-Antón *et al.*, 2012; Lobos, 2013). Los resultados de las distancias interespecíficas entre *Oxyrhopus petolarius sebae* y *Oxyrhopus petolarius digitalis* fueron de aproximadamente 4.3% para el gen Cytb, 2.4% para 16s y 1.7% para 12s, lo que no justifica reconocer a las subespecies como especies. En estudios realizados para el gen Cytb en animales, se ha determinado que la distancia entre individuos de especies morfológicamente distintas dentro de un género es >10%, caso contrario entre individuos de subespecies y especies hermanas es >5% (Kartavtsev, 2013). El gen 16s es lo suficientemente variable como para identificar a la mayoría de las especies, por lo que se ha determinado una distancia de 1 a 16.5% con media de 7-9% para especies distintas, mientras que la variación intrapoblacional va de 0-3% (Vences, Thomas, Van der Meijden, Chiari y Vieites, 2005), en el caso del gen 16s, también se ha determinado a clados con distancias >3% como especies distintas (Smith, Fisher y Hebert, 2005), para el gen tampoco se definiría como especies a las subespecies. Las distancias interespecíficas entre *O. p. sebae* y demás especies de *Oxyrhopus* resultaron en un rango de 6.9%-13.1% para Cytb, un rango de 3.1%-6.9% en el gen 16s y un rango de 3.8%-8.3% en el gen 12s. Entre *O. p. digitalis* y demás especies de *Oxyrhopus* resultaron en un rango de 5.3%-11.2% para Cytb, un rango de 3.1%-7.9% para 16s y un rango de 3.2%-8.5% para 12s (Tablas 4, 5 y 6).

La diversidad haplotípica está representando la probabilidad que, en un muestreo aleatorio de dos alelos, estos sean distintos, o que dos haplotipos elegidos al azar sean diferentes. La diversidad nucleotídica es el número promedio de diferencias de nucleótidos por sitio en comparaciones por pares entre secuencias de ADN (De Jong, Wahlberg, Van Eijk, Brakefield y Zwaan, 2011). Estas variables representan la

variabilidad genética y son importantes para evaluar la biodiversidad, porque es probable que estén influenciadas por una diversidad de factores, como el tamaño y edad de las poblaciones, el grado de conectividad de las poblaciones, el grado de introgresión de especies relacionadas, entre otros (Goodall-Copestake, Tarling y Murphy, 2012). El gen 12s presenta cuatro haplotipos en total, representado por 3 para *Oxyrhopus petolarius sebae*. Baja diversidad haplotípica ( $dH=0.4422$ ) y baja diversidad nucleotídica ( $\pi=0.006$ ) lo que representa una baja variabilidad genética de las dos poblaciones. El gen 16s presenta 6 haplotipos en total, con una representación de tres haplotipos para cada subespecie. Diversidad haplotípica media ( $dH=0.69$ ) y baja diversidad nucleotídica ( $\pi=0.016$ ), al igual se presenta una baja variabilidad genética, *O. p. sebae* presenta mayor variabilidad. El gen Cytb presentó 14 haplotipos con una mayor diversidad haplotípica en promedio ( $dH=0.813$ ), *O. p. sebae* presenta una alta diversidad haplotípica ( $dH=0.962$ ) y baja diversidad nucleotídica ( $\pi=0.018$ ), en este caso puede significar que los haplotipos difieren en un menor número de nucleótidos, lo cual podría representar el efecto de una expansión demográfica reciente (Llaven *et al.*, 2017).

## 7.2 FILOGEOGRAFÍA

En Ecuador, los Andes son una parte de los Andes del Norte y llega hasta el norte de la desviación de Huancabamba (Gansser, 1973). En el país, la cordillera de los Andes está representada por dos cordilleras: La Cordillera Occidental y la Cordillera Oriental. El levantamiento de los Andes ecuatorianos iniciaron hace ~80-70Ma con la colisión posterior de la placa del Caribe, y estudios dan evidencia de un rápido levantamiento durante el Mioceno, lo que podría asociarse a la diversificación de especies (Pérez-Escobar *et al.*, 2022).

Daza, Smith, Páez y Parkinson, (2009) muestran que *Oxyrhopus petolarius* diverge en el Oligoceno (~27,5 Ma. aprox), por lo tanto, antes de los acontecimientos durante el Mioceno. Bailey (1970), por su parte, señala que la población de Occidente, representada por la subespecie *O. p. sebae*, y la población de Oriente, representada por la subespecie *O. p. digitalis*, difieren tanto morfológica como filogenéticamente, producto del levantamiento de la cordillera, como ha sucedido con otras especies hermanas. Así, *Oxyrhopus petolarius* tiene una distribución a los dos lados de los Andes, y puede estar en simpatría en una parte de la cordillera sin que exista flujo génico, como en el caso de las serpientes *Bothrops asper* y *Bothrops atrox*, especies que se encuentran a los dos lados

de la cordillera pero que, sin embargo, pueden encontrarse en parapatría o simpatría, en el sur de Ecuador (Rodríguez-Guerra, 2011). Para *Oxyrhopus petolarius* se ha determinado que no hay diferenciación entre las dos poblaciones. Además, esta especie se extiende por el país, a elevaciones de 24-1808 msnm en el Occidente y de 78-2300 msnm en el Oriente. Probablemente las poblaciones mantengan contacto, especialmente en lugares donde la cordillera es baja, especialmente en los Andes del sur donde no superan los 4000m (Varela y Ron, 2018) y el levantamiento de esta sección sucedió durante el Mioceno (~9.5Ma) (Hungerbühler et al., 2002).

### 7.3 CAMBIO DE COLORACIÓN ONTOGENÉTICA

El cambio de coloración ontogenético es un rasgo que, en el caso de las serpientes, se puede asociar a los cambios en el tamaño, hábitat o la presencia de peligro (Wilson, Heinsohn y Endler, 2007). En algunos casos los individuos de estas especies presentan colores brillantes para asemejar peligro, imitando a otras especies peligrosas (mimetismo batesiano) (Pfennig, Harcombe y Pfennig, 2001; Mappes *et al.* 2005). Contrariamente a esto, pueden adquirir los colores del entorno, volviéndose una especie de coloración críptica (Cuthill *et al.*, 2005). Ejemplos del cambio ontogenético de coloración son la pitón verde (*Morelia viridis*) (Wilson *et al.*, 2007), la boa de los jardines (*Corallus hortulanus*) (Duarte, Freitas y Prudente, 2015) y, en el caso de la especie de estudio, la falsa coral (*Oxyrhopus petolarius*). En los individuos juveniles de *O. petolarius*, para las dos subespecies se observa una coloración blanca o crema, además de sus bandas negras, mientras que en adultos se observa una coloración roja y negra (Anexo 3). En los individuos adultos prevalecía la coloración casi en su totalidad melánica (Anexo 1), lo que se observó en las dos subespecies, en individuos con longitud rostro-cloaca (SVL) de 52-77,5cm (Anexo 1). Este cambio de coloración podría estar asociado a los factores antes mencionados. Cabe mencionar que otras especies del género también podrían presentar cambio de coloración, ya que se observó igual patrón de color en individuos juveniles de *Oxyrhopus occipitalis* y *Oxyrhopus vanidicus* (Figura 9).

### 7.4 IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

Todos los resultados expuestos en el estudio pretenden ser la base para generar esfuerzos en la conservación de las especies de *Oxyrhopus*. En el caso de *Oxyrhopus petolarius*, es una especie de amplia distribución y ha sido colocada en la categoría de

Preocupación Menor según datos de la UICN (Chaves et al, 2019). Según Carrillo *et al.* (2005) la evalúa en la Lista Roja de Reptiles del Ecuador y determina una categoría LC (preocupación menor) para la *O. p. digitalis*. En el caso de *O. p. sebae*, una categoría NT (casi amenazado). Finalmente, según los datos obtenidos para este estudio la especie está ampliamente distribuida en el país y se afirmaría su categoría de Preocupación Menor. Sin embargo, es claro que existe un registro menor de individuos de *O. p. sebae*, lo cual podría significar la falta de especímenes colectados o las amenazas a las que está expuesta esta especie en Occidente, como la proliferación de monocultivos, la ampliación de la frontera agrícola y otras actividades extractivas.

## 8. CONCLUSIONES

Los Andes del Ecuador podrían no ser una barrera geográfica para la especie *O. petolarius*, o ser una barrera muy reciente, debido a que la especie diverge hace 27,5 millones de años aproximadamente y los Andes terminaron de levantarse hace apenas 2,7 millones de años.

*Oxyrhopus petolarius* ocurre hasta una altitud de 2300msnm, la posibilidad de contacto de las dos subespecies es factible donde los Andes son de menor altitud, especialmente en el sur.

Nuestros resultados respaldan la parafilia de *Oxyrhopus* con respecto a *O. fitzingeri* y *O. leucomelas*.

En cuanto a la diferenciación de las subespecies, el número de subcaudales y bandas negras presentan diferencias altamente significativas entre las subespecies. Sin embargo, no son concluyentes para identificar subespecies debido a un solapamiento entre los valores de cada variable.

Las distancias genéticas entre las dos subespecies no dan soporte para elevar a especies a *Oxyrhopus petolarius digitalis* y *Oxyrhopus petolarius sebae*.

El gen Cytb es altamente variable, con una diversidad haplotípica alta y gran número de haplotipos.

La variabilidad genética de *Oxyrhopus petolarius sebae* es mayor para los tres genes analizados, con diversidad haplotípica media a alta.

El cambio de coloración ontogenética está presente en las dos subespecies, al presentar coloración blanca-crema y bandas negras en individuos juveniles y colocación melánica en adultos.

La especie está ampliamente distribuida en el país, por lo que se concluye que estaría dentro de la categoría de Preocupación Menor, sin embargo, es importante estudiar sus poblaciones con énfasis en el Occidente.

## 9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alencar, L. R., Quental, T. B., Graziotin, F. G., Alfaro, M. L., Martins, M., Venzon, M., y Zaher, H. (2016). Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates. *Molecular phylogenetics and evolution*, 105, 50-62.
- Amaral, A. (1926) 3.a nota de nomenclatura Ophiologica. Sobre a preferência do nome genérico *Pseudoboa* Schneider, 1801, a *Clelia* Fitzinger, 1826 e *Oxyrhopus* Wagler, 1830. *Revista do Museu Paulista* 14: 10-16
- Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Persson, C. y Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 9749–9754.
- Arteaga, A., Salazar-Valenzuela, D., Mebert, K., Peñafiel, N., Aguiar, G., Sánchez-Nivicela, J. C., Pyron, A., Colston, T. J., Cisneros-Heredia, D., Yáñez-Muñoz, M., Venegas, P. J., Guayasamín, J. y Torres-Carvajal, O. (2018). Systematics of South American snail-eating snakes (Serpentes, Dipsadini), with the description of five new species from Ecuador and Peru. *ZooKeys*, 766, 79.
- Bailey, JR. (1970). *Oxyrhopus*. En: Peters JA, Orejas-Miranda B. (Eds) *Catalogue of the Neotropical Squamata*. Part I. Snakes. Smithsonian Institution Press, Washington, 229–235.
- Bandelt, H. J., Forster, P. y Röhl, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular biology and evolution*, 16(1), 37-48.
- Beconi, H. C. y Scott, N. J. (2014). *Oxyrhopus petolarius* (Linnaeus, 1758) (Serpentes, Dipsadidae): distribution extension and new departmental record for Paraguay. *Check List*, 10(5), 1207-1209.
- Braga Goncalves, I., Cornetti, L., Couperus, A. S., Van Damme, C. J. y Mobley, K. B. (2017). Phylogeography of the snake pipefish, *Entelurus aequoreus* (Family: Syngnathidae) in the northeastern Atlantic Ocean. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122(4), 787-800.
- Burbrink, F. T., Lawson, R. y Slowinski, J. B. (2000). Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. *Evolution*, 54(6), 2107-2118.
- Burneo, S. (2009). Megadiversidad. *Letras verdes*, (3), 6-7.

- Caminer, M. A. y Ron, S. R. (2014). Systematics of treefrogs of the *Hypsiboas calcaratus* and *Hypsiboas fasciatus* species complex (Anura, Hylidae) with the description of four new species. *ZooKeys*, (370), 1.
- Carrillo, E., Aldás, S., Altamirano, M., Ayala, F., Cisneros, D., Endara, A., Márquez, C., Morales, M., Nogales, F., Salvador, P., Torres, M., Valencia, J., Villamarín, F., Yáñez, M. y Zárata, P. (2005). *Lista Roja de los Reptiles del Ecuador*. Fundación Novum Milenium, UICN-Sur, UICN-Comité Ecuatoriano, Ministerio de Educación y Cultura. Serie Proyecto PEEPE. Quito.
- Collins, J. P. y Halliday, T. (2005). Forecasting changes in amphibian biodiversity: aiming at a moving target. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), 309-314.
- Cuthill, I., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Pa'rraga, C. y Troscianko, T. 2005. Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature*, 434, 72–74
- Cutter, A. D. (2013). Integrating phylogenetics, phylogeography and population genetics through genomes and evolutionary theory. *Molecular phylogenetics and evolution*, 69(3), 1172-1185.
- Chaudhuri, A. B. y Chaudhuri, A. B. (2003). *Megadiversity Conservation: Flora, Fauna and Medicinal Plants of India's Hot Spots*. Daya Books.
- Daza, J. M., Smith, E. N., Páez, V. P. y Parkinson, C. L. (2009). Complex evolution in the Neotropics: the origin and diversification of the widespread genus *Leptodeira* (Serpentes: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3), 653-667.
- De Jong, M. A., Wahlberg, N., Van Eijk, M., Brakefield, P. M. y Zwaan, B. J. (2011). Mitochondrial DNA signature for range-wide populations of *Bicyclus anynana* suggests a rapid expansion from recent refugia. *PloS one*, 6(6), e21385.
- de Queiroz, A., Lawson, R. y Lemos-Espinal, J. A. (2002). Phylogenetic relationships of North American garter snakes (*Thamnophis*) based on four mitochondrial genes: How much DNA sequence is enough?. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22(2), 315-329.
- Dong, S. y Kumazawa, Y. (2005). Complete mitochondrial DNA sequences of six snakes: phylogenetic relationships and molecular evolution of genomic features. *Journal of molecular evolution*, 61(1), 12-22.

- Duarte, M. D. O., Freitas, T. M. D. S. y Prudente, A. L. D. C. (2015). Polychromatism of populations of *Corallus hortulanus* (Squamata: Boidae) from the southern Amazon Basin, Brazil. *Acta Amazonica*, 45(4), 373-382.
- Dudley, W. (Ed.) (2002). *Biodiversity*. San Diego, USA: Green Haven Press
- Figueroa, A., McKelvy, A. D., Grismer, L. L., Bell, C. D. y Lailvaux, S. P. (2016). A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PloS one*, 11(9), e0161070. doi:10.1371/journal.pone.0161070
- Friedheim, S. (2016). Comparison of Species Identification Methods. *Mānoa Horizons*, 1, 74-86
- Funk, D. J. y Omland, K. E. (2003). Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 397-423.
- Funk, W. C. y Mills, L. S. (2003). Potential causes of population declines in forest fragments in an Amazonian frog. *Biological Conservation*, 111(2), 205-214.
- Gansser, A. (1973). Facts and theories on the Andes: twenty-sixth William Smith Lecture. *Journal of the Geological Society*, 129(2), 93-131.
- Gardner, T. A., Barlow, J. y Peres, C. A. (2007). Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: the importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological conservation*, 138(1), 166-179.
- Garziona, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Ghosh, P. y Mulch, A. (2008). Rise of the Andes. *Science*, 320(5881), 1304-1307.
- Giraud, A. y G. Scrocchi. (2002). Argentinian snakes: An annotated checklist. *Smithsonian Herpetological Information Service* 132: 1-53
- Goodall-Copestake, W. P., Tarling, G. A. y Murphy, E. J. (2012). On the comparison of population-level estimates of haplotype and nucleotide diversity: a case study using the gene *cox1* in animals. *Heredity*, 109(1), 50.
- Grazziotin, F. G., Zaher, H., Murphy, R. W., Scrocchi, G., Benavides, M. A., Zhang, Y. P. y Bonatto, S. L. (2012). Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics*, 28(5), 437-459.
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 9.

- Harris, D. J., Arnold, E. N. y Thomas, R. H. (1998). Relationships of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1409), 1939-1948.
- Heled, J. y Bouckaert, R. R. (2013). Looking for trees in the forest: summary tree from posterior samples. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 221.
- Hofmann, S. (2012). Population genetic structure and geographic differentiation in the hot spring snake *Thermophis baileyi* (Serpentes, Colubridae): indications for glacial refuges in southern-central Tibet. *Molecular phylogenetics and evolution*, 63(2), 396-406.
- Hollis, J. L. (2006). Phylogenetics of the genus *Chironius* Fitzinger, 1826 (Serpentes, Colubridae) based on morphology. *Herpetologica*, 62(4), 435-453.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. y Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006), 927–931.
- Hungerbühler, D., Steinmann, M., Winkler, W., Seward, D., Egüez, A., Peterson, D. E., Helg, U. y Hammer, C. (2002). Neogene stratigraphy and Andean geodynamics of southern Ecuador. *Earth-Science Reviews*, 57(1-2), 75-124.
- IBM Corp. (2019). IBM SPSS Statistics for Windows (Version 26.0) [Computer software]. IBM Corp.
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Becerra, M. T., Cabrera, E., Chacón-Moreno, W., Peralvo, M., Saito, J., Naranjo, L. y Tovar, A. (2011). Physical geography and ecosystems in the tropical Andes. *SK Herzog, R. Martínez, PM Jørgensen y H. Tiessen (comps.), Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes. São José dos Campos y París: Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente.*
- Kartavtsev, Y. P. (2013). Sequence diversity at Cyt-b and Co-1 mtDNA genes in animal taxa proved Neo-Darwinism. *Journal of Phylogenetics & Evolutionary Biology*, 1-5.

- Katoh, K. y Standley, D. M. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular biology and evolution*, 30(4), 772-780.
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K. I. y Miyata, T. (2002). MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic acids research*, 30(14), 3059-3066.
- Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Pääbo, S., Villablanca, F. X. y Wilson, A. C. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(16), 6196-6200.
- Kumar, S., Stecher, G. y Tamura, K. (2016). MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular biology and evolution*, 33(7), 1870-1874.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. y Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution*, 29(6), 1695-1701.
- Lanteri, A. A. y Confalonieri, V. A. (2003). Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Facultad de Ciencias, UNAM, México*, 185-193.
- Laurance, W. F., Albernaz, A. K., Fearnside, P. M., Vasconcelos, H. L. y Ferreira, L. V. (2004). Deforestation in Amazonia. *Science*, 304(5674), 1109-1111.
- Librado, P. y Rozas, J. (2009). DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25(11), 1451-1452.
- Linnaeus, C. V. (1758). Systema Naturae, edition X, vol. 1 (Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata). *Holmiae Salvii*, 824.
- Lobos, S. (2013). Sistemática molecular de las lagartijas del género *Alopoglossus* (Autarchoglossa: Gymnophthalmidae) en el Ecuador. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador
- Lönnberg, E. (1896). *Linnean Type-specimens of Birds, Reptiles, Batrachians and Fishes in the Zoological Museum of the Royal University in Uppsala*. PA Norstedt & Söner.

- Lukoschek, V., Waycott, M. y Keogh, J. S. (2008). Relative information content of polymorphic microsatellites and mitochondrial DNA for inferring dispersal and population genetic structure in the olive sea snake, *Aipysurus laevis*. *Molecular Ecology*, 17(13), 3062-3077.
- Lynch, J. D. (2009). Snakes of the genus *Oxyrhopus* (Colubridae: Squamata) in Colombia: Taxonomy and geographic variation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49(25), 319-337.
- Llaven Macías, V., Ruiz Montoya, L., García Bautista, M., Leshner Gordillo, J. y Machkour M'rabet, S. (2017). Diversidad y estructura genética de *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Chiapas, México. *Acta zoológica mexicana*, 33(1), 55-66.
- MacCulloch, R. D., Lathrop, A., Kok, P., Ernst, R. y Kalamandeen, M. (2009). The genus *Oxyrhopus* (Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae) in Guyana: morphology, distributions and comments on taxonomy. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49(36), 487-495
- Maddison, W. P. y Maddison, D. (2018). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.40 <http://mesquiteproject.org>
- Manier, M. K. y Arnold, S. J. (2005). Population genetic analysis identifies source–sink dynamics for two sympatric garter snake species (*Thamnophis elegans* and *Thamnophis sirtalis*). *Molecular Ecology*, 14(13), 3965-3976.
- Mappes, J., Marples, N. y Endler, J. (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 598–603.
- Moran, E. V. y Alexander, J. M. (2014). Evolutionary responses to global change: lessons from invasive species. *Ecology Letters*, 17(5), 637-649.
- Morando, M., Avila, L. J., Perez, C. H., Hawkins, M. A. y Sites Jr, J. W. (2013). A molecular phylogeny of the lizard genus *Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66(3), 694-714.
- Murray-Dickson, G., Ghazali, M., Ogden, R., Brown, R. y Auliya, M. (2017). Phylogeography of the reticulated python (*Malayopython reticulatus* ssp.): Conservation implications for the worlds' most traded snake species. *PloS one*, 12(8), e0182049.

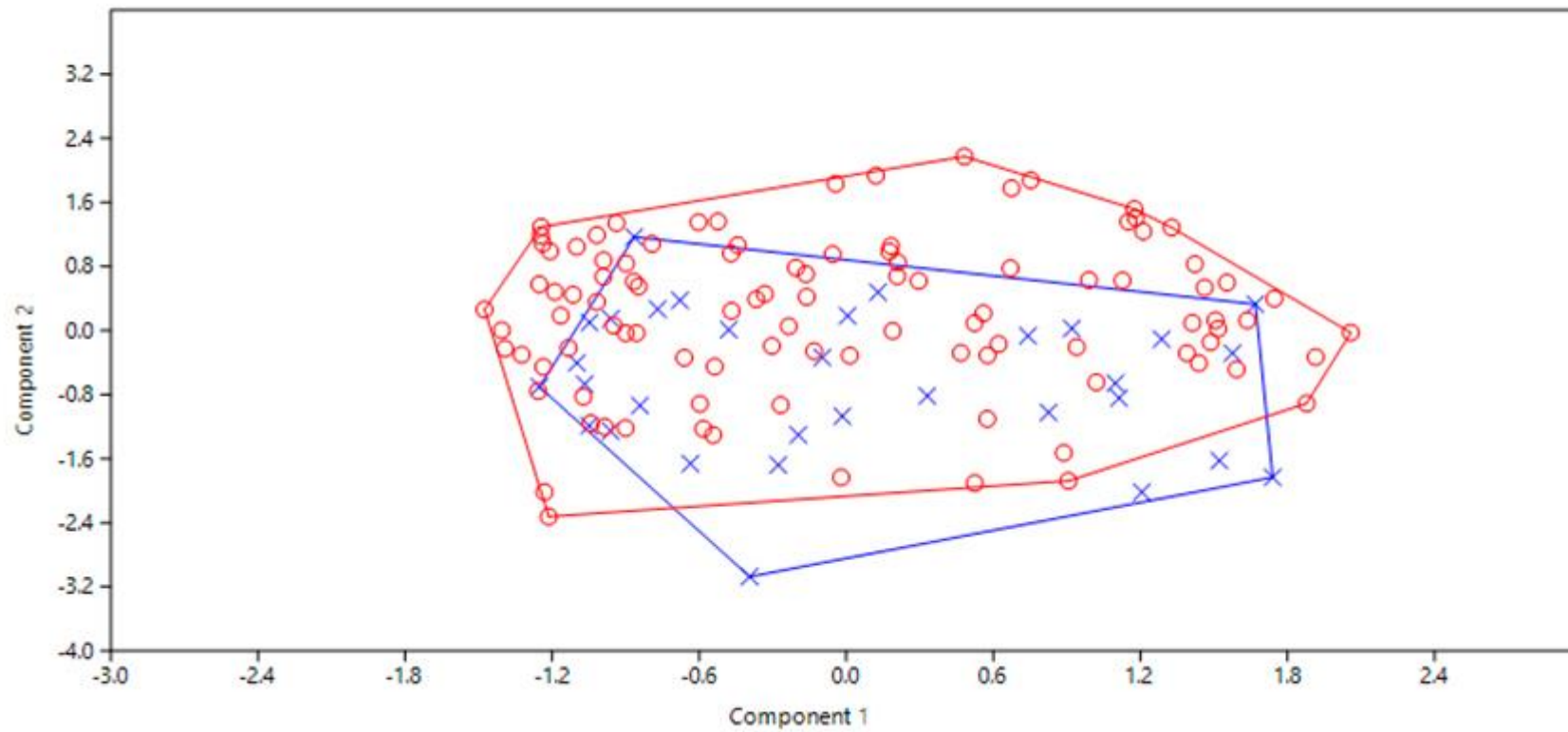
- Paknia, O., Rajaei Sh, H., & Koch, A. (2015). Lack of well-maintained natural history collections and taxonomists in megadiverse developing countries hampers global biodiversity exploration. *Organisms Diversity & Evolution*, 15, 619-629.
- Pauly, G. B., Hillis, D. M. y Cannatella, D. C. (2004). The history of a Nearctic colonization: molecular phylogenetics and biogeography of the Nearctic toads (Bufo). *Evolution*, 58(11), 2517-2535.
- Pazmiño-Otamendi, G. (2013). *Oxyrhopus petolarius*. En: O. Torres-Carvajal, D. Salazar-Valenzuela y A. Merino-Viteri (eds.) ReptiliaWebEcuador. Version 2013.0. Museo de Zoología QCAZ, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <<http://zoologia.puce.edu.ec/vertebrados/reptiles/FichaEspecie.aspx?Id=3043>>, acceso agosto 10, 2016.
- Pellegrino, K. C., Rodrigues, M. T., Yonenaga-Yassuda, Y. y Sites Jr, J. W. (2001). A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(3), 315-338.
- Pérez-Escobar, O. A., Zizka, A., Bermúdez, M. A., Meseguer, A. S., Condamine, F. L., Hoorn, C., Hooghiemstra, H., Pu, Y., Bogarín, D., Boschman, L., Pennington, T., Antonelli, A y Chomicki, G. (2022). The Andes through time: evolution and distribution of Andean floras. *Trends in Plant Science*.
- Perfectti, F., Picó, F. X. y Gómez, J. M. (2009). La huella genética de la selección natural. *Revista Ecosistemas*, 18(1).
- Pfennig, D., Harcombe, W. y Pfennig, K. (2001). Frequency dependent batesian mimicry. *Nature* 410, 323.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T. y Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 1.
- Rambaut, A. y Drummond, A.J. (2007). Tracer. Version 1.4. Available from: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer/>.
- Richardson, J. E. y Pennington, R. T. (2016). Origin of tropical diversity: from clades to communities. *Frontiers in genetics*, 7, 186.
- Rodrigues, M. T. (2005). The conservation of Brazilian reptiles: challenges for a megadiverse country. *Conservation biology*, 19(3), 659-664.
- Rodríguez-Guerra, A. (2011). *Bothrops asper* En: Torres-Carvajal, O., Pazmiño-Otamendi, G. y Salazar-Valenzuela, D. (2017). Reptiles del Ecuador. Version

- 2018.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb/FichaEspecie/Bothrops%20asper>, acceso 18 de Marzo de 2018.
- Ron, S. R., Yanez-Muñoz, M. H., Merino-Viteri, A. y Ortiz, D. A. (2017). Anfibios del Ecuador. Version 2018.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. < <https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb>>, fecha de acceso 15 de septiembre, 2017.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. y Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology*, 61(3), 539-542.
- Salazar-Valenzuela, D, Torres-Carvajal, O y Passos, P. (2014). A new species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from Andes of Ecuador. *Herpetologica* 70: 350-373.
- Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. University of Chicago press.
- Savage, J. M. (2011). The correct species-group name for an *Oxyrhopus* (Squamata: Dipsadidae) variously called *Coluber petalarius*, *C. pethola*, *C. petola*, or *C. petolarius* by early authors. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 124(3), 223-225.
- Siler, C. D. y Brown, R. M. (2010). Phylogeny-based species delimitation in Philippine slender skinks (Reptilia: Squamata: Scincidae: Brachymeles): taxonomic revision of pentadactyl species groups and description of three new species. *Herpetological Monographs*, 1-54.
- Smith, H. M., Williams, K. L. y Pérez-Higareda, G. (1986). The specific name for the Linnaean *Oxyrhopus*, or the calico false coral snake. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 22, 10-13.
- Smith, M. A., Fisher, B. L. y Hebert, P. D. (2005). DNA barcoding for effective biodiversity assessment of a hyperdiverse arthropod group: the ants of Madagascar. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 360(1462), 1825-1834.
- Torres-Carvajal, O., Lobos, S. E., Venegas, P. J., Chávez, G., Aguirre-Peñafiel, V., Zurita, D. y Echevarría, L. Y. (2016). Phylogeny and biogeography of the most diverse clade of South American gymnophthalmid lizards (Squamata,

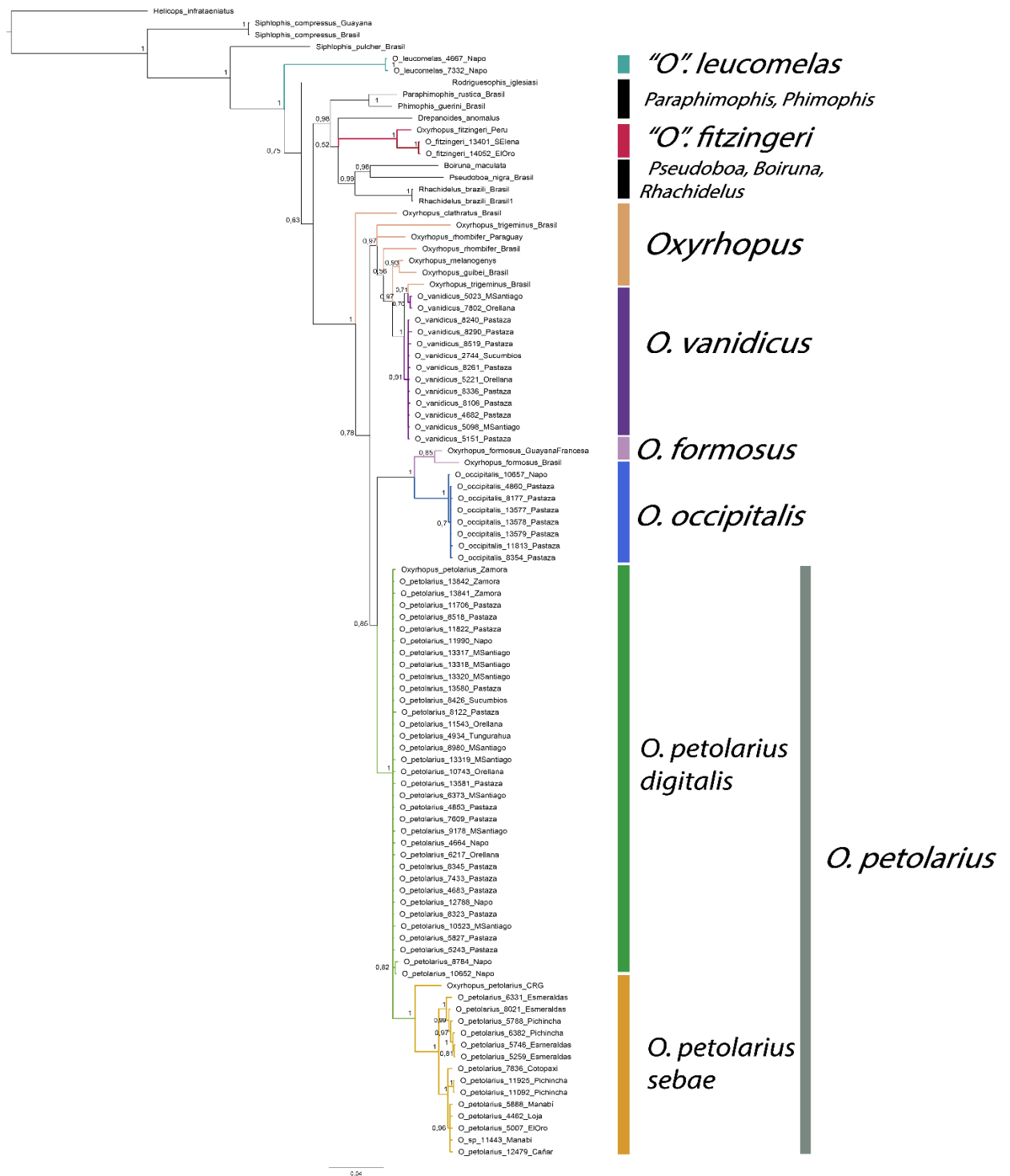
- Gymnophthalmidae, Cercosaurinae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 99, 63-75.
- Torres-Carvajal, O., Pazmiño-Otamendi, G. y Salazar-Valenzuela, D. (2017). Reptiles del Ecuador. Version 2018.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. < <https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb>>, fecha de acceso 15 de septiembre, 2017.
- Varela, L. A., Ron, S. R. (2018). Geografía y clima del Ecuador. BIOWEB. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Disponible en <https://bioweb.bio/geografiaClima.html/>
- Velo-Antón, G., Godinho, R., Harris, D. J., Santos, X., Martínez-Freiria, F., Fahd, S. y Brito, J. C. (2012). Deep evolutionary lineages in a Western Mediterranean snake (*Vipera latastei/monticola* group) and high genetic structuring in Southern Iberian populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(3), 965-973.
- Vences, M., Thomas, M., Van der Meijden, A., Chiari, Y. y Vieites, D. R. (2005). Comparative performance of the 16S rRNA gene in DNA barcoding of amphibians. *Frontiers in zoology*, 2(1), 5.
- Whiting, A. S., Bauer, A. M. y Sites Jr, J. W. (2003). Phylogenetic relationships and limb loss in sub-Saharan African scincine lizards (Squamata: Scincidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 29(3), 582-598.
- Wilson, D., Heinsohn, R. y Endler, J. A. (2007). The adaptive significance of ontogenetic colour change in a tropical python. *Biology Letters*, 3(1), 40-43.
- Yan, J., Li, H. y Zhou, K. (2008). Evolution of the mitochondrial genome in snakes: gene rearrangements and phylogenetic relationships. *BMC genomics*, 9(1), 569.
- Yang, Z. y Rannala, B. (2012). Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nature Reviews Genetics*, 13(5), 303.
- Young, B. E., Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A. y Boucher, T. M. (2004). *Disappearing jewels: the status of new world amphibians*.
- Zaher, H. y Caramaschi, U. (1992). Sur le statut taxinomique d'*Oxyrhopus trigeminus* et *O. guibei* (Serpentes, Xenodontinae). *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. Section A, Zoologie, biologie et écologie animales*, 14(3-4), 805-827.
- Zaher, H. y Caramaschi, U. (2000). Synonymisation of *Oxyrhopus venezuelanus* Shreve, 1947, with *Oxyrhopus doliatus* Dumeril, Bibron & Dumeril, 1854, and revalidation of *Oxyrhopus erdisii* (Barbour, 1913) (Serpentes, Colubridae). *Dumerilia*, 4(2), 113-122

Zwickl, D. (2006). Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph.D. thesis: The University of Te

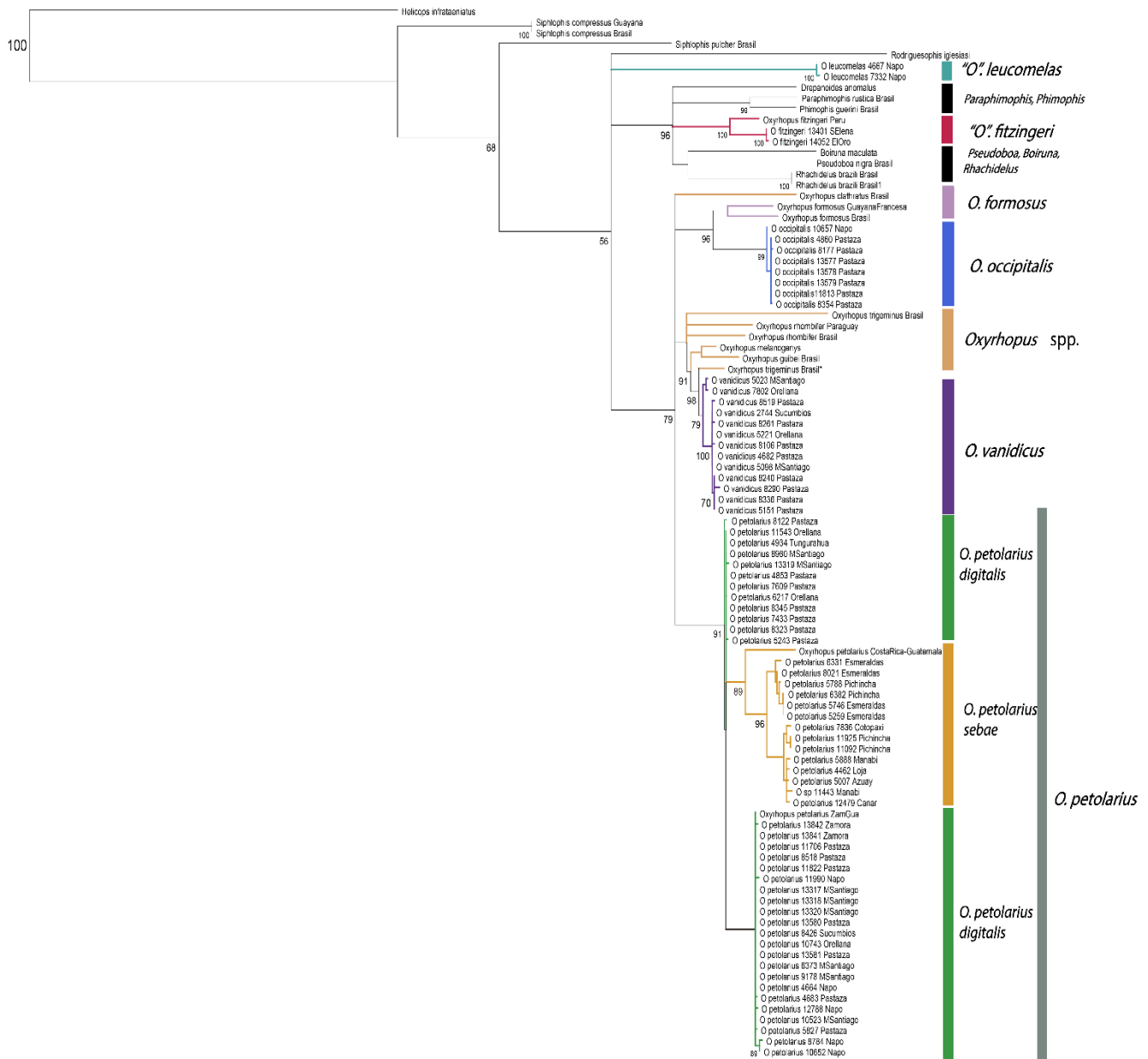
**10. FIGURAS**



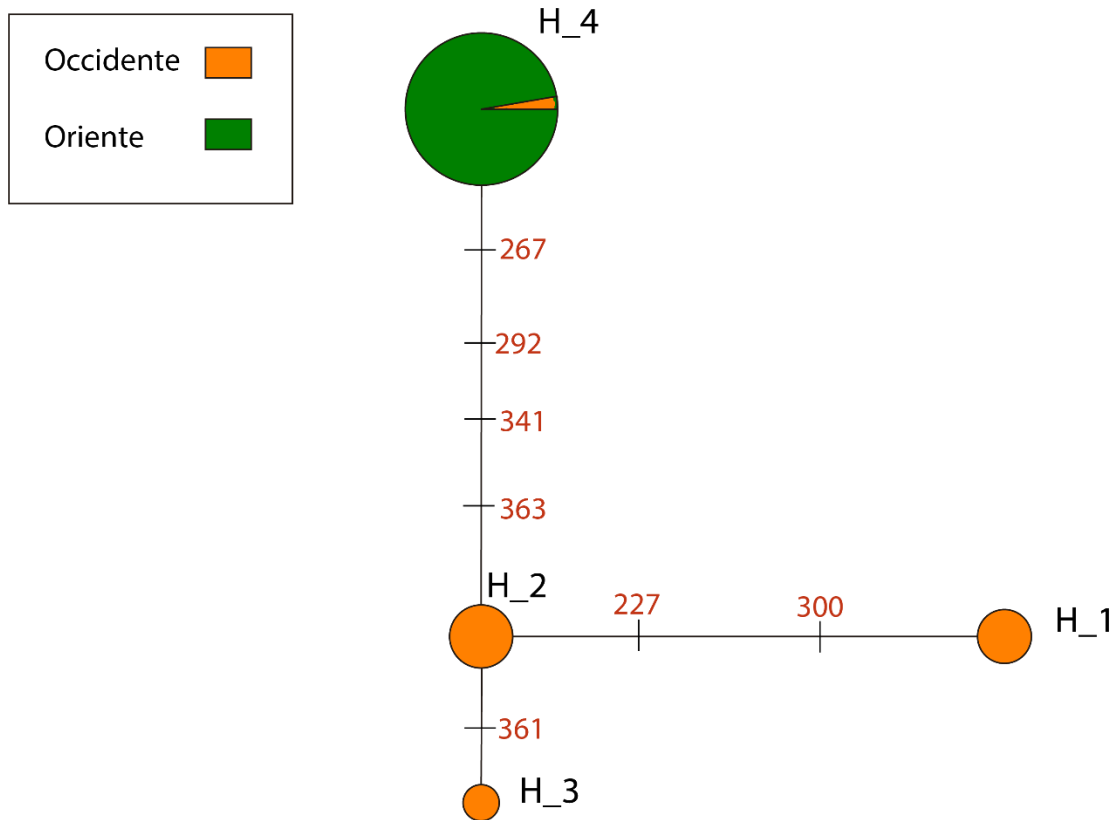
**Figura 1. Ejes I y II del Análisis de Componentes Principales basado en seis caracteres morfológicos.** Constan los especímenes analizados. La contribución de cada eje se encuentra en el paréntesis. En la tabla 3 se presentan las cargas para cada variable en cada componente.



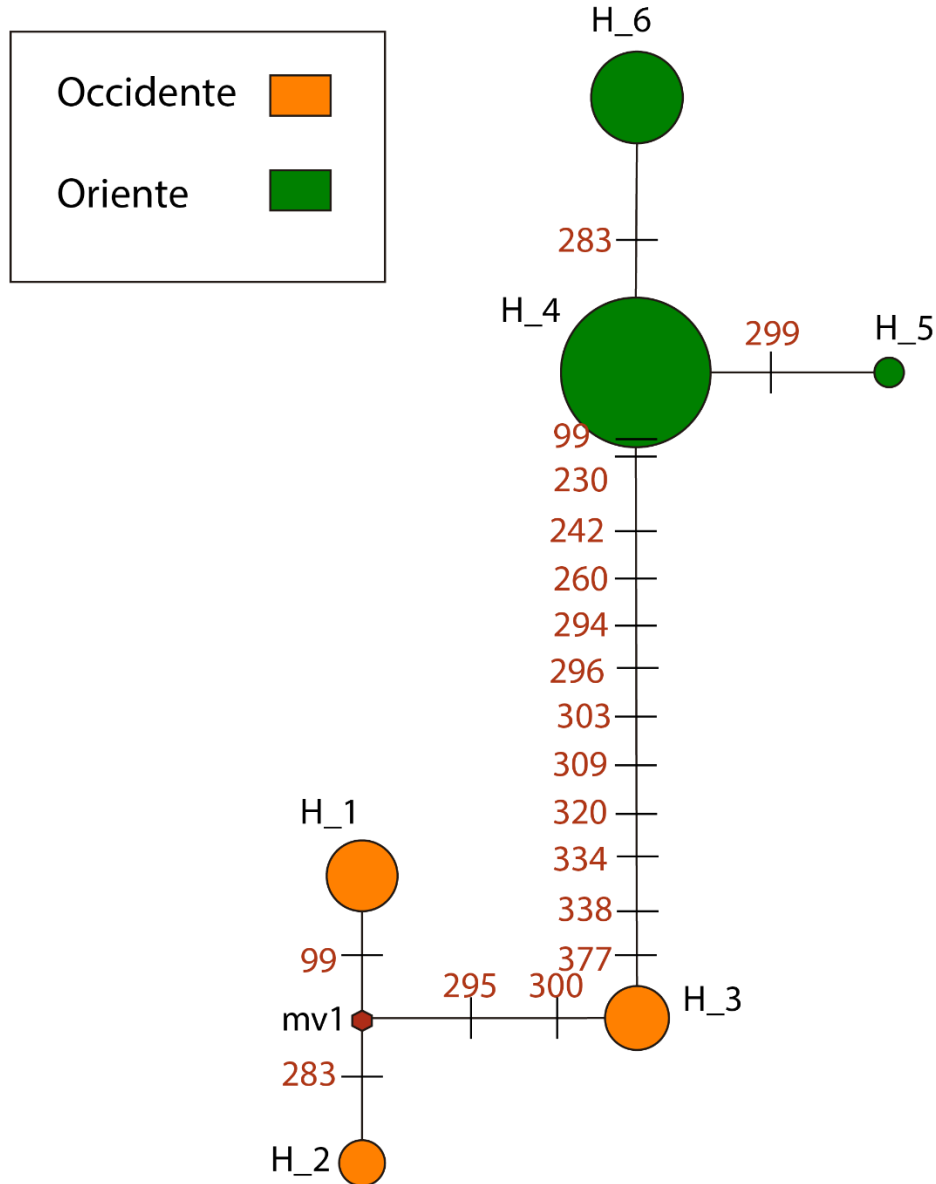
**Figura 2. Filogenia de *Oxyrhopus* resultado de Inferencia Bayesiana.** Filograma consenso de Inferencia Bayesiana de 97 especímenes generado de una matriz concatenada de tres genes mitocondriales (12s, 16s y Cytb). El número de museo (QCAZ) de cada individuo y la provincia o país son mostrados. Se presenta las probabilidades posteriores (PP) al lado izquierdo de cada nodo. Los valores de  $PP < 0.50$  no se muestran



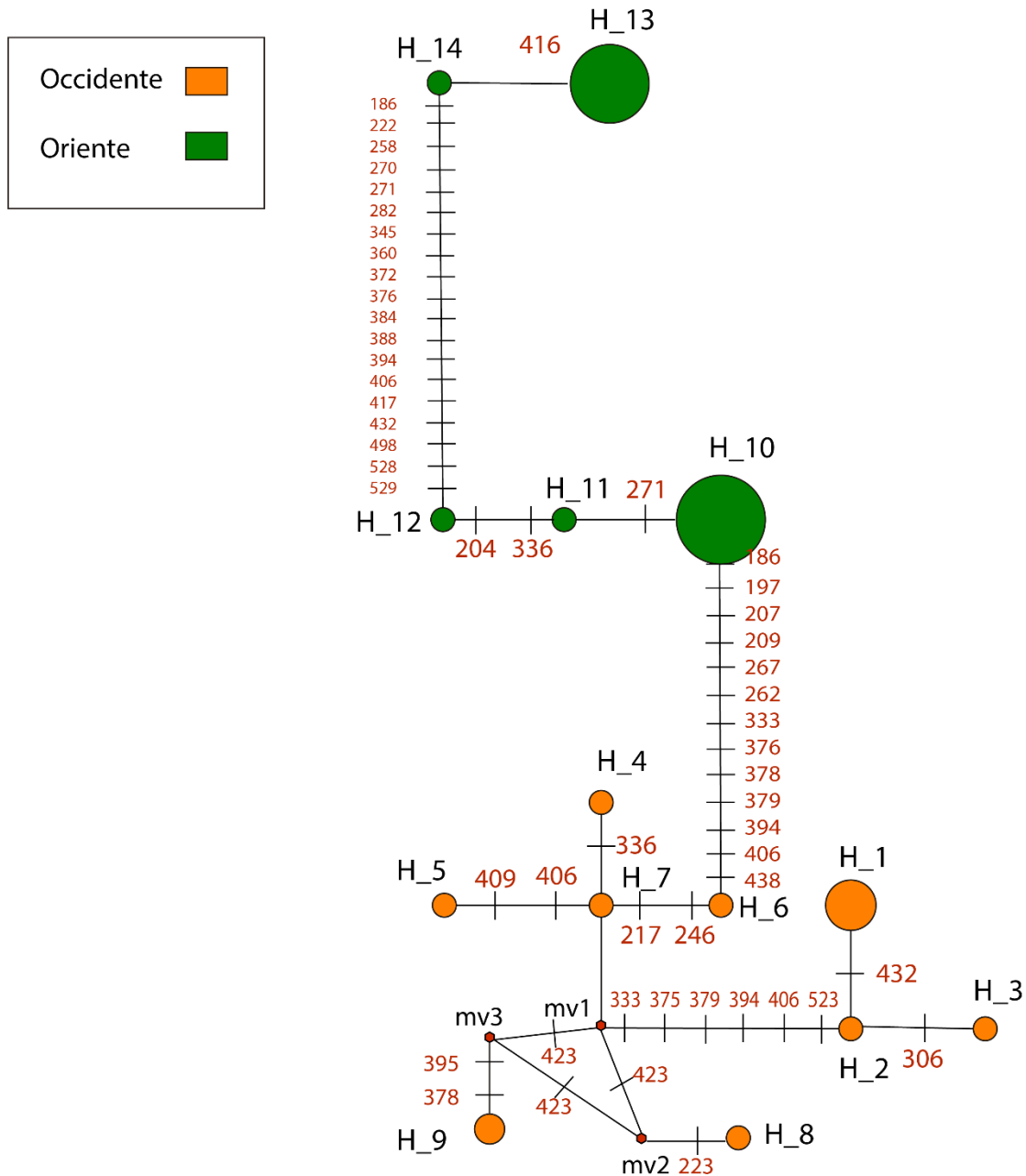
**Figura 3. Filogenia de *Oxyrhopus* resultado de Máxima Verosimilitud.** Filograma consenso de Máxima Verosimilitud de 97 especímenes generado de una matriz concatenada de tres genes mitocondriales (12s, 16s y Cytb). El filograma resultado del análisis de ~1740 pb. El número de museo (QCAZ) de cada individuo y la provincia o país son mostrados. Se presenta los valores bootstrap (BP) al lado izquierdo-abajo de cada nodo. Los valores de BP<50 no se muestran



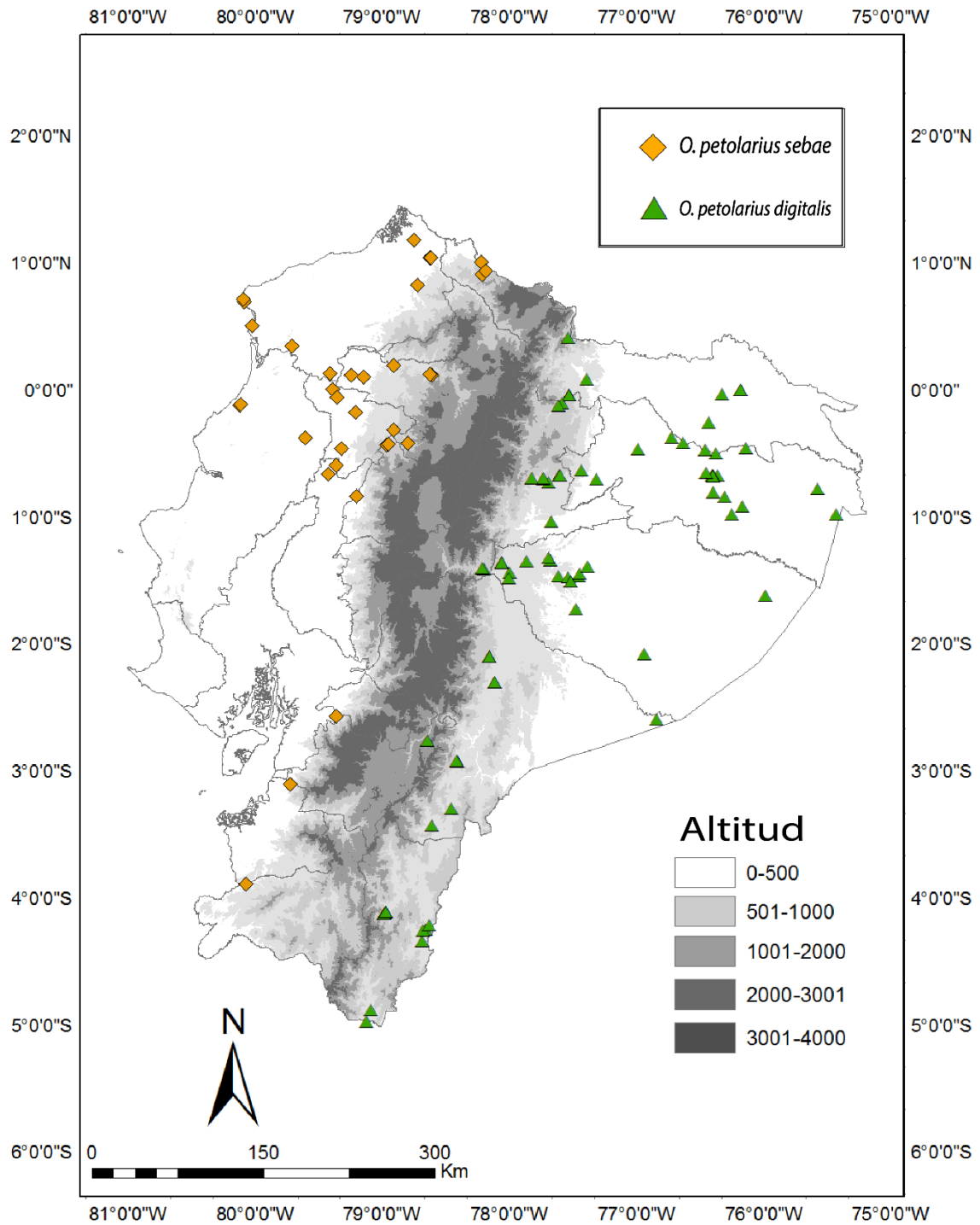
**Figura 4. Red de haplotipos del gen 12s de *Oxyrhopus petolarius*.** Cada círculo representa un diferente haplotipo con tamaño proporcional a su frecuencia relativa. Las líneas en las ramas entre un haplotipo y otro representan el número de pasos mutacionales entre haplotipos. Los números en rojo representan el número de pb en que se dio la mutación. Los colores de los haplotipos corresponden a la subespecie o grupo.



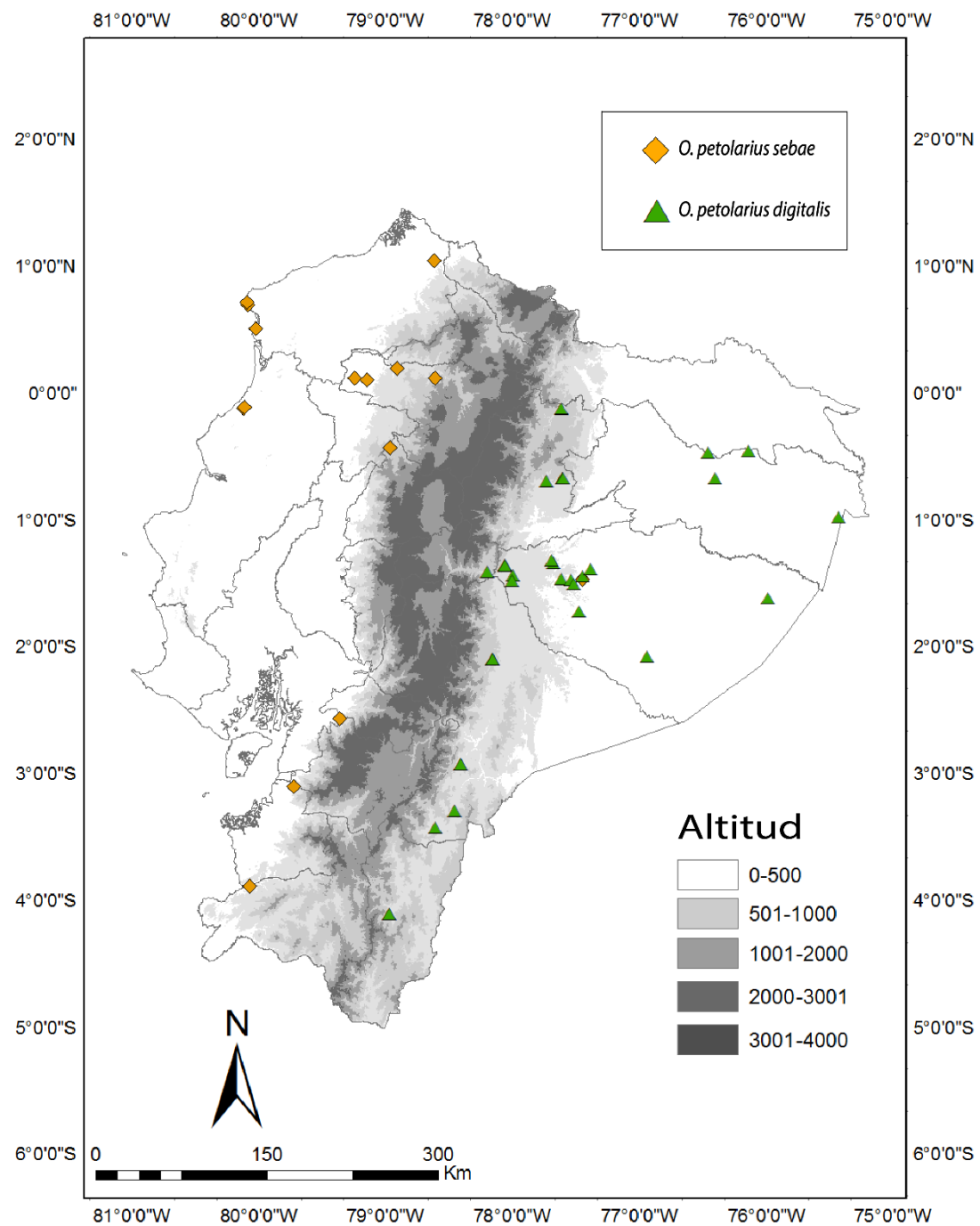
**Figura 5.** Red de haplotipos del gen 16s de *Oxyrhopus petolarius*. Cada círculo representa un diferente haplotipo con tamaño proporcional a su frecuencia relativa. Las líneas en las ramas entre un haplotipo y otro representan el número de pasos mutacionales entre haplotipos. Los números en rojo representan el número de pb en que se dio la mutación. Los colores de los haplotipos corresponden a la subespecie o grupo.



**Figura 6.** Red de haplotipos del gen *Cytb* de *Oxyrhopus petolarius*. Cada círculo representa un diferente haplotipo con tamaño proporcional a su frecuencia relativa. Las líneas en las ramas entre un haplotipo y otro representan el número de pasos mutacionales entre haplotipos. Los números en rojo representan el número de pb en que se dio la mutación. Los colores de los haplotipos corresponden a la subespecie o grupo.



**Figura 7. Mapa de localidades de *Oxyrhopus petolarius*.** Mapa de Ecuador que muestra las localidades de muestreo de los individuos de *Oxyrhopus petolarius* sensu lato de los cuales se tomaron los datos morfológicos. Los detalles de las localidades se detallan en el Anexo 1.



**Figura 8.** Mapa localidades de *Oxyrhopus petolarius*, secuencias. Mapa de Ecuador que muestra localidades de muestreo de secuencias de ADN generadas en este estudio para *Oxyrhopus petolarius* sensu lato. Los detalles de las localidades se detallan en el Anexo 1.

a



b

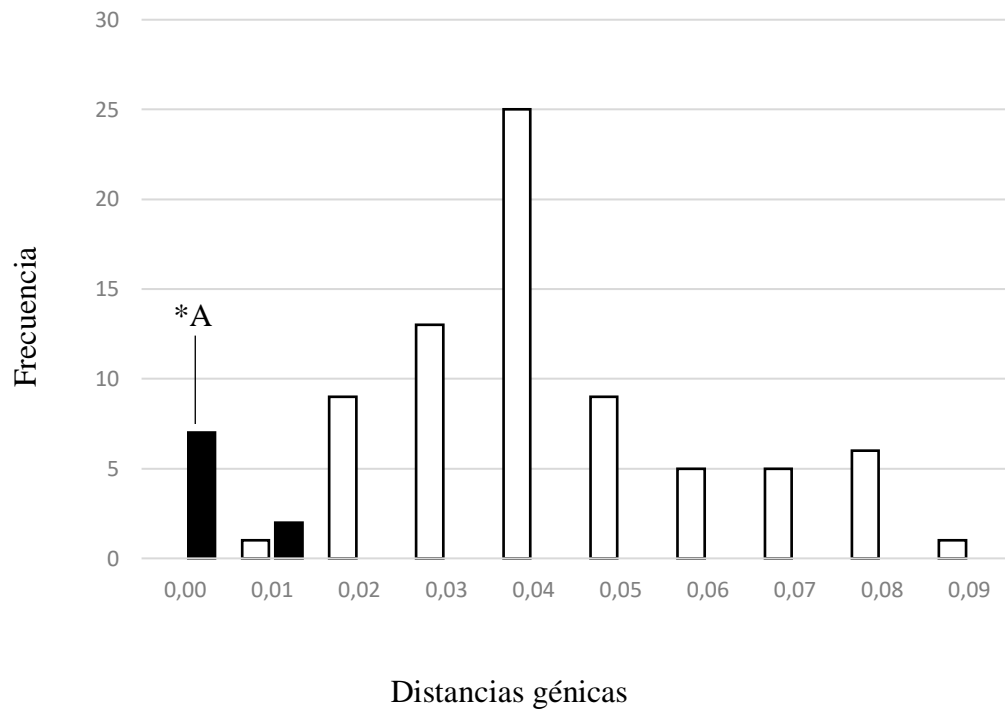


c \*



**Figura 9. Individuos juveniles de tres especies de *Oxyrhopus*.** (a) *Oxyrhopus occipitalis* QCAZR11813; SVL= 23cm, (b) *Oxyrhopus vanidicus* QCAZR8240; SVL= 32cm y (c) *Oxyrhopus petolarius* QCAZR13318; SVL= 20.5cm.

\*Foto: Juan Carlos Sánchez, bioweb.bio



**Figura 10. Frecuencia de Distancias genéticas no corregidas del gen Cytb entre especies del género *Oxyrhopus*.** Las barras blancas muestran las distancias interespecíficas y las barras negras muestran las distancias intraespecíficas.

\* A representa la Distancia genética entre *Oxyrhopus petolarius sebae* y *Oxyrhopus petolarius digitalis*

**11. TABLAS**

**Tabla 1. Genes, Cebadores y Protocolos de PCR**

<b>Gen</b>	<b>Cebador</b>	<b>Secuencia 5'-3'</b>	<b>Protocolo PCR</b>
12s	12Sa (Kocher <i>et al.</i> , 1989)	CTGGGATTAGATACCCCACTA	1) Incubar a 96°C por 3 min. 2) Incubar a 95°C por 30 seg. 3) Incubar a 52°C por 1 min. 4) Incubar a 72°C por 1 min. 5) Incubar a 72°C por 10 min. 40 ciclos para pasos 2,3 y 4
	12Sb (Kocher <i>et al.</i> , 1989)	TGAGGAGGGTGACGGGCGGT	
16s	16SF.0 (Pellegrino <i>et al.</i> , 2001)	CTGTTTACCAAAAACATMRCCTYTAGC	1) etapa de desnaturalización inicial a 94 ° C por 2 min 2) 30-40 ciclos 94°C por 30 seg 3) de 30 segundos a 50 ° 4) 60 a 90 segundos a 72 ° C. 5) 72 ° C de 7 a 10min
	16SR.0 (Whiting <i>et al.</i> , 2003)	TAGATAGAAACCGACCTGGATT	
	16SL (Harris <i>et al.</i> , 1998)	CGCCTGTTTAACAAAAACAT	
	16SH (Harris <i>et al.</i> , 1998)	CCGGTCTGAACTCAGATCACGT	
Cytb	GLUDGL (Palumbi <i>et al.</i> , 1991)	TGACTTGAARAACCAAYCGTTG	1) etapa de desnaturalización inicial a 94 ° C por 2 min 2) 30-40 ciclos 94°C por 30 seg 3) de 30 segundos a 50 ° 4) 60 a 90 segundos a 72 ° C. 5) 72 ° C de 7 a 10min
	THRSN2 (Burbrink <i>et al.</i> , 2000)	CTTTGGTTTACAAGAACAATGCTTTA	
	L14910 (Burbrink <i>et al.</i> , 2000)	GACCTGTGATMTGAAAACCAAY	

**Tabla 2. Datos morfológicos y estadísticos descriptivos para especímenes examinados de *Oxyrhopus petolarius*.** Códigos: VN= escamas ventrales; SC= escamas subcaudales; BN= número de bandas negras; SVL= tamaño rostro-cloaca; LC= longitud de la cola; SVL+LC= longitud total

	<i>Oxyrhopus petolarius sebae</i> (n= 32)	<i>Oxyrhopus petolarius digitalis</i> (n= 101)	<i>T</i>	<i>p</i>
VN	211.09 ± 7.89 (186-226)	211.47 ± 7.02 (180-225)	-0.253	0.801
SC	99.5 ± 8.02 (n=30) (87-114)	107.89 ± 9.13 (n=90) (87-126)	-4.400	0.000
BN	21.74 ± 4.47 (n=29) (16-40)	17.45 ± 4.21 (n=87) (12-33.5)	4.669	0.000
SVL	44.78 ± 17.28 (22-77)	42.59 ± 17.52 (17-79)	0.619	0.537
LC	14.37 ± 6.18 (n=30) (6.5-27)	14.98 ± 6.81 (n=90) (5.5-28.2)	-0.435	0.665
SVL+LC	58.82 ± 22.8 (n=30) (28.5-95.5)	57.03 ± 23.73 (n=90) (24.5-107.2)	0.330	0.742

**Tabla 3. Cargas de seis variables de un análisis de componentes principales (ACP) aplicado a las subespecies de *Oxyrhopus petolarius*.**

	<b>CP 1</b>	<b>CP 2</b>
<b>SVL</b>	0.93935	-0.16483
<b>LC</b>	0.31588	0.082259
<b>VN</b>	0.03832	0.36301
<b>SC</b>	0.12725	0.87639
<b>BN</b>	-0.013298	-0.25734
<b>Eigenvalue</b>	340.422	90.315
<b>Porcentaje</b>	68.54	18.18

**Tabla 4. Modelos evolutivos y estrategias de partición para la matriz concatenada de tres genes mitocondriales**

	Modelo evolutivo	Estrategias de partición
1	GTR+I+G	12S, 16S, Cytb pos1
2	HKY+I+G	Cytb pos2
3	GTR+G	Cytb pos3

**Tabla 5. Distancias genéticas no corregidas del gen *Cytb* entre especies del género *Oxyrhopus*.** Los datos que se muestran debajo de la diagonal corresponden a la media, la desviación estándar y el rango de las distancias entre clados. El número de individuos para cada comparación se muestra arriba de la diagonal. Los datos en la diagonal en negrita corresponden a distancias genéticas intraclados

	<i>O. fitzingeri</i>	<i>O. formosus</i>	<i>O. occipitalis</i>	<i>O. vanidicus</i>	<i>O. trigeminus</i>	<i>O. guibei</i>	<i>O. petolarius</i> <i>digitalis</i> Oriente	<i>O. petolarius</i> <i>sebae</i> Occidente	<i>O. leucomelas</i>	<i>O. petolarius</i>
<i>O. fitzingeri</i>	<b>0.013 ±0.01</b> <b>(0.000-0.019) n=3</b>	n=4	n=10	n=16	n=5	n=4	n=31	n=18	n=5	n=46
<i>O. formosus</i>	0.105 (0.101-0.107)	<b>n=1</b>	n=8	n=14	n=3	n=2	n=29	n=16	n=3	n=44
<i>O. occipitalis</i>	0.115 ±0.001 (0.113-0.116)	0.065 ±0.014 (0.063-0.066)	<b>0.001 ±0.0018</b> <b>(0.000-0.006) n=7</b>	n=20	n=9	n=8	n=35	n=22	n=9	n=50
<i>O. vanidicus</i>	0.091 ± 0.0008 (0.091-0.094)	0.069 ±0.0008 (0.069-0.072)	0.065 ±0.0015 (0.063-0.069)	<b>0.000 ±0.001</b> <b>(0.000-0.003) n=13</b>	n=15	n=14	n=41	n=28	n=15	n=56
<i>O. trigeminus</i>	0.097 ± 0.004 (0.094-0.101)	0.086 ±0.021 (0.072-0.101)	0.087 ±0.0198 (0.066-0.107)	0.041 ±0.032 (0.009-0.075)	<b>0.075</b> <b>n=2</b>	n=3	n=30	n=17	n=4	n=45
<i>O. guibei</i>	0.097 ± 0.0001 (0.097-0.097)	0.079	0.075 ±0.0014 (0.072-0.075)	0.016 ±0.0008 (0.016-0.019)	0.046 ±0.03 (0.019-0.072)	<b>n=1</b>	n=29	n=16	n=3	n=44
<i>O. petolarius</i> <i>digitalis</i> Oriente	0.112 ±0.02 (0.088-0.132)	0.083 ± 0.01 (0.069-0.094)	0.077 ±0.015 (0.057-0.094)	0.053 ±0.019 (0.031-0.075)	0.053 ±0.016 (0.035-0.069)	0.055 ±0.013 (0.041-0.069)	<b>0.031 ±0.029</b> <b>(0.00-0.063) n=28</b>	n=43	n=30	
<i>O. petolarius</i> <i>sebae</i> Occidente	0.131 ± 0.004 (0.123-0.142)	0.090 ±0.004 (0.085-0.097)	0.089 ±0.003 (0.082-0.097)	0.073 ±0.002 (0.069-0.082)	0.069 ±0.002 (0.066-0.075)	0.076 ±0.003 (0.072-0.082)	0.043 ±0.014 (0.038-0.049)	<b>0.019 ±0.014</b> <b>(0.00-0.053) n= 15</b>	n=17	
<i>O. leucomelas</i>	0.074 ±0.0016 (0.072-0.075)	0.099 ±0.0028 (0.097-0.101)	0.117 ±0.0021 (0.113-0.119)	0.093 ±0.0017 (0.091-0.097)	0.104 ±0.009 (0.094-0.113)	0.099 ±0.0028 (0.097-0.101)	0.106 ±0.014 (0.088-0.123)	0.123 ±0.005 (0.110-0.132)	<b>0.003</b> <b>n=2</b>	n=45
<i>O. petolarius</i>	0.118 ±0.015 (0.088-0.142)	0.086 ±0.014 (0.069-0.098)	0.081 ±0.013 (0.060-0.097)	0.060 ±0.011 (0.031-0.082)	0.078 ±0.011 (0.035-0.116)	0.063 ±0.012 (0.041-0.082)	-	-	0.112 ±0.015 (0.088-0.132)	<b>0.042 ±0.006</b> <b>(0.00-0.082)</b> <b>n=43</b>

**Tabla 6. Distancias genéticas no corregidas del gen 12S entre especies del género *Oxyrhopus*.** Los datos que se muestran debajo de la diagonal corresponden a la media, la desviación estándar y el rango de las distancias entre clados. El número de individuos para cada comparación se muestra arriba de la diagonal. Los datos en la diagonal en negrita corresponden a distancias genéticas intraclados.

	<i>O. fitzingeri</i>	<i>O. formosus</i>	<i>O. occipitalis</i>	<i>O. vanidicus</i>	<i>O. trigeminus</i>	<i>O. guibei</i>	<i>O. petolarius digitalis</i> Oriente	<i>O. petolarius sebae</i> Occidente	<i>O. leucomelas</i>	<i>O. rhombifer</i>	<i>O. melanogenys</i>	<i>O. clathratus</i>	<i>O. petolarius</i>
<i>O. fitzingeri</i>	<b>0.00</b> <b>n=2</b>	n=3	n=10	n=15	n=3	n=2	n=37	n=17	n=4	n=4	n=3	n=3	n=52
<i>O. formosus</i>	0.048	<b>n=1</b>	n=9	n=14	n=2	n=2	n=36	n=16	n=3	n=3	n=2	n=2	n=51
<i>O. occipitalis</i>	0.052	0.018	<b>0.00</b> <b>n=8</b>	n=21	n=9	n=9	n=43	n=23	n=10	n=10	n=9	n=9	n=58
<i>O. vanidicus</i>	0.045 ±0.001 (0.042-0.046)	0.05 ±0.002 (0.049-0.053)	0.0396 ±0.0013 (0.039-0.042)	<b>0.001 ±0.002</b> <b>n=13</b> <b>(0.00-0.007)</b>	n=14	n=14	n=48	n=28	n=15	n=15	n=14	n=14	n= 63
<i>O. trigeminus</i>	0.068	0.059	0.053	0.057 ±0.001 (0.056-0.060)	<b>n=1</b>	n=2	n=36	n=16	n=3	n=3	n=2	n=2	n=51
<i>O. guibei</i>	0.060	0.067	0.053	0.014 ±0.002 (0.011-0.018)	0.056	<b>n=1</b>	n=36	n=16	n=3	n=3	n=2	n=2	n=51
<i>O. petolarius digitalis</i> Oriente	0.044	0.044	0.035	0.033 ±0.0013 (0.032-0.035)	0.053	0.046	<b>0.00</b> <b>n=35</b>	n=50	n=37	n=37	n=36	n=36	
<i>O. petolarius sebae</i> Occidente	0.058 ±0.005 (0.042-0.060)	0.040 ±0.003 (0.035-0.042)	0.041 ±0.0035 (0.036-0.046)	0.038 ±0.0038 (0.032-0.046)	0.051 ±0.005 (0.035-0.056)	0.051 ±0.004 (0.042-0.056)	0.017 ±0.006 (0.00-0.025)	<b>0.008 ±0.006</b> <b>n=15</b> <b>(0.00-0.025)</b>	n=17	n=17	n=16	n=16	
<i>O. leucomelas</i>	0.084	0.093	0.081	0.087 ±0.0017 (0.084-0.091)	0.105	0.102	0.085	0.083 ±0.003 (0.077-0.088)	<b>0.00</b> <b>n=2</b>	n=4	n=3	n=3	n=52
<i>O. rhombifer</i>	0.038 ±0.002 (0.035-0.039)	0.052 ±0.004 (0.046-0.053)	0.041 ±0.0016 (0.039-0.042)	0.02 ±0.002 (0.018-0.025)	0.058 ±0.003 (0.056-0.060)	0.033 ±0.002 (0.032-0.035)	0.033 ±0.002 (0.032-0.035)	0.043 ±0.006 (0.032-0.053)	0.089 ±0.001 (0.088-0.091)	<b>0.032 ±0.01</b> <b>n=2</b> <b>(0.030-0.032)</b>	n=3	n=3	n=52
<i>O. melanogenys</i>	0.044	0.051	0.039	0.007 ±0.002 (0.007-0.011)	0.049	0.014	0.032	0.0377 ±0.004 (0.032-0.042)	0.088	0.019 ±0.002 (0.018-0.021)	<b>n=1</b>	n=2	n=51
<i>O. clathratus</i>	0.064	0.067	0.046	0.049 ±0.0017 (0.046-0.053)	0.077	0.063	0.053	0.051 ±0.002 (0.049-0.056)	0.092	0.054	<b>0.049</b>	<b>n=1</b>	n=51
<i>O. petolarius</i>	0.046 ±0.013 (0.042-0.06)	0.041 ±0.01 (0.035-0.042)	0.037 ±0.009 (0.035-0.046)	0.034 ±0.012 (0.032-0.046)	0.052 ±0.012 (0.035-0.056)	0.047 ±0.013 (0.042-0.056)	-	-	0.079 ±0.013 (0.077-0.088)	0.036 ±0.009 (0.032-0.056)	0.033 ±0.011 (0.032-0.042)	0.052 ±0.012 (0.049-0.056)	<b>0.008 ±0.003</b> <b>(0.00-0.025)</b> <b>n= 50</b>

**Tabla 7. Distancias genéticas no corregidas del gen 16S entre especies del género *Oxyrhopus*.** Los datos que se muestran debajo de la diagonal corresponden a la media, la desviación estándar y el rango de las distancias entre clados. El número de individuos para cada comparación se muestra arriba de la diagonal. Los datos en la diagonal en negrita corresponden a distancias genéticas intraclados.

	<i>O. fitzingeri</i>	<i>O. formosus</i>	<i>O. occipitalis</i>	<i>O. vanidicus</i>	<i>O. trigeminus</i>	<i>O. guibei</i>	<i>O. petolarius digitalis</i> Oriente	<i>O. petolarius sebae</i> Occidente	<i>O. leucomelas</i>	<i>O. rhombifer</i>	<i>O. melanogenys</i>	<i>O. clathratus</i>	<i>O. petolarius</i>
<i>O. fitzingeri</i>	<b>0.012 ±0.01</b> n=3 <b>(0.00-0.018)</b>	n=5	n=11	n=16	n=5	n=4	n=38	n=18	n=5	n=5	n=4	n=4	n=53
<i>O. formosus</i>	0.068 ±0.001 (0.067-0.070)	<b>0.012</b> n=2	n=10	n=15	n=4	n=3	n=37	n=17	n=4	n=4	n=3	n=3	n=52
<i>O. occipitalis</i>	0.049 ±0.018 (0.018-0.062)	0.020 ±0.002 (0.018-0.023)	<b>0.00</b> n=8	n=21	n=10	n=9	n=43	n=23	n=10	n=10	n=9	n=9	n=58
<i>O. vanidicus</i>	0.075 ±0.001 (0.073-0.076)	0.03 ±0.003 (0.029-0.038)	0.0396 ±0.001 (0.039-0.042)	<b>0.003 ±0.002</b> n=13 <b>(0.00-0.006)</b>	n=15	n=14	n=48	n=28	n=15	n=15	n=14	n=14	n=63
<i>O. trigeminus</i>	0.077 ±0.005 (0.070-0.082)	0.027 ±0.005 (0.021-0.035)	0.037 ±0.004 (0.032-0.041)	0.021 ±0.009 (0.009-0.032)	<b>0.029</b> n=2	n=3	n=37	n=17	n=4	n=4	n=3	n=3	n=52
<i>O. guibei</i>	0.079 (0.032-0.038)	0.035 ±0.004 (0.032-0.038)	0.038	0.027 ±0.002 (0.023-0.029)	0.026	<b>n=1</b>	n=36	n=16	n=3	n=3	n=2	n=2	n=51
<i>O. petolarius digitalis</i> Oriente	0.079 ±0.003 (0.073-0.085)	0.034 ±0.003 (0.018-0.039)	0.031 ±0.001 (0.029-0.035)	0.051 ±0.002 (0.047-0.056)	0.044 ±0.004 (0.038-0.053)	0.046 ±0.001 (0.044-0.050)	<b>0.001 ±0.001</b> n=35 <b>(0.00-0.006)</b>	n=50	n=37	n=37	n=36	n=36	-
<i>O. petolarius sebae</i> Occidente	0.069 ±0.009 (0.049-0.076)	0.032 ±0.001 (0.021-0.036)	0.031 ±0.001 (0.029-0.032)	0.052 ±0.002 (0.047-0.056)	0.043 ±0.002 (0.041-0.050)	0.042 ±0.001 (0.041-0.044)	0.024 ±0.003 (0.021-0.028)	<b>0.004 ±0.001</b> n=15 <b>(0.00-0.018)</b>	n=17	n=17	n=16	n=16	-
<i>O. leucomelas</i>	0.061 ±0.001 (0.059-0.062)	0.044	0.038	0.067 ±0.001 (0.065-0.067)	0.06 ±0.005 (0.56-0.65)	0.062	0.041 ±0.001 (0.041-0.044)	0.049 ±0.002 (0.047-0.053)	<b>0.00</b> n=2	n=4	n=3	n=3	n=52
<i>O. rhombifer</i>	0.0765 ±0.004 (0.073-0.082)	0.022 ±0.007 (0.012-0.029)	0.035 ±0.006 (0.029-0.041)	0.032 ±0.004 (0.026-0.038)	0.027 ±0.005 (0.021-0.035)	0.032 ±0.004 (0.029-0.035)	0.039 ±0.001 (0.038-0.041)	0.041 ±0.001 (0.041-0.044)	0.089 ±0.001 (0.088-0.091)	<b>0.026</b> n=2	n=3	n=3	n=52
<i>O. melanogenys</i>	0.073 (0.021-0.026)	0.023 ±0.003 (0.021-0.026)	0.026	0.016 ±0.002 (0.012-0.018)	0.018 ±0.04 (0.015-0.021)	0.012	0.040 ±0.001 (0.038-0.044)	0.036 ±0.001 (0.035-0.041)	0.056	0.018	<b>n=1</b>	n=2	n=51
<i>O. clathratus</i>	0.070 (0.035-0.041)	0.038 ±0.004 (0.035-0.041)	0.038	0.046 ±0.001 (0.044-0.047)	0.044 ±0.004 (0.041-0.047)	0.041	0.043 ±0.001 (0.041-0.047)	0.056 ±0.002 (0.050-0.059)	0.041	0.035	0.035	<b>n=1</b>	n=51
<i>O. petolarius</i>	0.077 ±0.013 (0.070-0.085)	0.023 ±0.005 (0.018-0.029)	0.030 ±0.008 (0.026-0.035)	0.051 ±0.01 (0.047-0.056)	0.044 ±0.008 (0.038-0.053)	0.045 ±0.009 (0.041-0.050)	-	-	0.044 ±0.009 (0.041-0.053)	0.036 ±0.007 (0.038-0.044)	0.039 ±0.009 (0.035-0.044)	0.047 ±0.008 (0.041-0.059)	<b>0.014 ±0.004</b> <b>(0.000-0.038) n= 50</b>

**Tabla 8. Diversidad genética para las subespecies de *Oxyrhopus petolarius*.** h: número de haplotipos; dH: diversidad haplotípica;  $\pi$ : diversidad nucleotídica; s: número de sitios polimórficos; D: estadístico de Tajima; p: significancia

	12s							16s							Cytb						
	n	h	dH	$\pi$	s	D	p	n	h	dH	$\pi$	s	D	p	n	h	dH	$\pi$	s	D	p
Total	49	4	0.4422	0.006	7	0.805	>0.1; n.s.	49	6	0.69	0.016	16	1.995	>0.1; n.s.	41	14	0.813	0.041	40	1.812	<0.10 > 0.05; n.s.
<i>O. petolarius sebae</i>	13	3	0.78	0.0055	6	0.96	>0.1; n.s.	14	3	0.69	0.0038	4	1.63	>0.1; n.s.	13	9	0.962	0.018	32	0.68	>0.1; n.s.
<i>O. petolarius digitalis</i>	36	1	0.00	0.00	0	-	-	35	3	0.435	0.001	2	-0.14	>0.1; n.s.	28	5	0.614	0.03	22	3.24	<0.001 **

## **12. ANEXOS**

**Anexo 1. Variables morfológicas y datos de localidad de los especímenes de *Oxyrhopus petolarius* analizados.** VN: escamas ventrales; SC: escamas subcaudales; BN: número de bandas negras; SVL: tamaño rostro-cloaca; LC: longitud de la cola; SVL+LC: longitud total. Se presenta datos de Provincia, localidad, coordenadas geográficas y altura a la que se reporta el espécimen. \*Estos datos están medidos en cm.

Número de colección	SVL*	SVL+LC *	LC*	VN	SC	BN	Provincia	Localidad	Coordenadas		Altura
									Latitud	Longitud	
QCAZR34	52	72.5	20.5	215	102	melánica	Napo	El Reventador	-0.041225	-77.52685	
QCAZR347	52	74	22	223	121	17.5	Orellana	Puerto Francisco de Orellana (El Coca)	-0.466666	-76.98333	
QCAZR348	44	58	14	213	95	23.5	Pichincha	Tandapi	-0.418540	-78.79944	
QCAZR349	38	51	13	216	100	15	Sucumbíos	El Reventador	-0.041225	-77.52685	
QCAZR350	19	25	6	210	100	16	Sucumbíos	El Reventador	-0.041225	-77.52685	
QCAZR351	21	29	8	218	110	16	Sucumbíos	El Reventador	-0.041225	-77.52685	
QCAZR352	17	23	6	221	100	15.5	Sucumbíos	El Reventador	-0.041225	-77.52685	
QCAZR353	19	24.5	5.5	216	100	16.5	Sucumbíos	El Reventador	-0.041225	-77.52685	
QCAZR360	77	99.5	22.5	212	92	24.5	Santo Domingo de los Tsáchilas	km 32 vía Quevedo			
QCAZR374	32	42.5	10.5	215	98	15	Sucumbíos	El Reventador	-0.041225	-77.52685	
QCAZR375	26	36.5	10.5	204	115	15	Napo	San Rafael. Cascada de San Rafael	-0.103655	-77.58080	
QCAZR584	37	49	12	217	106	15.5	Orellana	Loreto. Hollín. km 1	-0.703999	-77.315	1150
QCAZR732	28	-	-	225	-	23.5	Santo Domingo de los Tsáchilas	La Concordia BP	0.0096319	-79.39072	
QCAZR984	34	44.5	10.5	200	97	21	Sucumbíos	Reserva de Producción Faunística Cuyabeno. Estación Científica PUCE. Laguna Grande	-0.002441	-76.17552	265
QCAZR1138	24.5	33	8.5	204	100	21	Santo Domingo de los Tsáchilas	26 km suroeste Santo Domingo de los Tsáchilas., carretera a Quevedo	-0.459000	-79.325	
QCAZR1501	23	31.5	8.5	214	112	13.5	Sucumbíos	Reserva Biológica Limoncocha, Puerto de Palos	-0.416999	-76.62900	230
QCAZR1582	20	28	8	212	115	17	Napo	20 km E Jondachi, vía Loreto	-0.731705	-77.68951	
QCAZR1603	71	-	-	210	-	melánica	Napo	Río Hollín			

(continuación...)

QCAZR1746	45	62	17	210	116	13	Orellana	Vía Pompeya Sur - Iro, km 97, Pozo Amo 1	-0.675555	-76.35527	
QCAZR2516	40.5	56.5	16	221	120	14	Sucumbíos	Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, Estación Científica (PUCE)	-0.001838	-76.17555	
QCAZR2517	73	-	-	223	-	melánica	Sucumbíos	Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, Estación Científica (PUCE)	-0.001838	-76.17555	
QCAZR2726	26.5	35	8.5	210	106	19	Esmeraldas	Estación Biológica Bilsa (Fundación Jatun Sacha)	0.3470500	-79.71139	528
QCAZR2791	32	43	11	217	116	16	Napo	Vía Jondachi - Loreto, cerca al Río Hollín	-0.7	-77.72899	1100
QCAZR2904	79	-	-	217	-	melánica	Orellana	Vía Pompeya Sur - Iro, km 107,8, a 1 km al O de la vía	-0.981180	-76.24762	
QCAZR2906	44	60	16	211	126	13.5	Orellana	Parque Nacional Yasuní, vía Pompeya Sur - Iro, km 63,1	-0.805000	-76.39	
QCAZR2982	60	85.5	25.5	207	115	12	Sucumbíos	La Selva Amazon Ecolodge	-0.498166	-76.37383	
QCAZR3083	50.5	68.5	18	223	124	13	Pastaza	Guachirpas	-2.597999	-76.84	
QCAZR3352	21	28	7	215	106	13	Sucumbíos	Río Aguarico, Paradise Huts	-0.255	-76.42600	
QCAZR3544	58	82	24	205	117	16.5	Sucumbíos	Camino de Sinangue a la desembocadura de Río Candué	0.0859999	-77.38800	650
QCAZR3666	66	87.5	21.5	208	90	24	Santo Domingo de los Tsáchilas	km 8,5 vía Santo Domingo de los Tsáchilas-La Concordia	-0.176999	-79.21099	500
QCAZR3697	28	39	11	223	110	17	Morona Santiago	Macas	-2.300736	-78.11468	1000
QCAZR3721	23.5	30	6.5	190	88	21	Zamora Chinchipe	Río Nangaritzza, Shaime	-4.341000	-78.68000	1000
QCAZR3739	23	29.5	6.5	205	87	29.5	Napo	Puerto Misahuallí	-1.034330	-77.66857	600
QCAZR3961	59	-	-	197	-	23	Orellana	Parque Nacional Yasuní, Estación Científica Yasuní PUCE, vía NPF - Tivacuno, km 7	-0.674398	-76.39712	250
QCAZR4009	61	80	19	195	97	25	Zamora Chinchipe	km 15 S de Zumba, vía el Chota	-4.976682	-79.11853	1500
QCAZR4010	61	86	25	214	122	12.5	Orellana	Parque Nacional Yasuní, Estación Científica Yasuní PUCE	-0.674398	-76.39712	250
QCAZR4462	54	71	17	202	95	33.5	Loja	Bosque Petrificado Puyango	-3.892707	-80.07569	327
QCAZR4516	55	73.5	18.5	225	110	melánica	Napo	Estación de Bombeo Sarayacu (AGIP), 5.7 km SO de Sarayacu	-0.69270	-77.82056	1320
QCAZR4664	22.5	-	-	210	-	16	Napo	Piedra Fina, vía El Reventador-El Chaco	-0.12834	-77.60960	1299
QCAZR4683	26	34	8	218	107	15	Pastaza	Sarayacu	-1.72576	-77.46961	386
QCAZR4853	42.5	59	16.5	213	101	16.5	Pastaza	Comunidad Santa Rosa	-2.082599	-76.93496	320

## (continuación...)

QCAZR4934	22.5	28.5	6	205	101	18.5	Tungurahua	El Topo	-1.410655	-78.19222	1185
QCAZR5001	54	75.5	21.5	216	125	15.5	Orellana	Parque Nacional Yasuní, Estación Científica Yasuní PUCE, vía NPF - Tivacuno, km 7,5, poza 2	-0.678499	-76.39633	
QCAZR5007	25.5	32.5	7	206	100	29.5	El Oro	Alrededores de piscinas de relaves de la compañía minera Produmin S.A.	-3.102067	-79.72794	78
QCAZR5087	38.5	53	14.5	211	113	15	Tungurahua	Río Negro	-1.407999	-78.20999	
QCAZR5243	60	80.5	20.5	218	103	melánica	Pastaza	K20, Campo Villano, Bloque 10-Agip Oil	-1.470250	-77.61186	
QCAZR5259	40	54	14	197	99	23.5	Esmeraldas	Caimito	0.6975500	-80.09014	121
QCAZR5746	29	38.5	9.5	210	94	17.5	Esmeraldas	Quingue	0.7188700	-80.09252	24
QCAZR5788	52	70.5	18.5	211	109	21	Pichincha	Puerto Quito, 2 km vía El Achioté	0.1179032	-79.24582	137
QCAZR5827	25	33	8	203	119	14	Pastaza	Campo Oglán, Bloque 10 Agip Oil	-1.346155	-77.67223	817
QCAZR5852	62.5	84.5	22	207	105	24.5	Esmeraldas	Km 3 vía La Unión-Bocana de Campo	0.1350149	-79.40955	157
QCAZR5883	53	72.5	19.5	202	100	21	Pastaza	Sendero Villano A - Villano B, Campo Villano, Bloque 10-Agip Oil	-1.470970	-77.45171	395
QCAZR5976	22	-	-	213	-	13	Orellana	Parque Nacional Yasuní, Estación Científica Yasuní PUCE	-0.675760	-76.39606	240
QCAZR6217	37	-	-	216	-	15	Orellana	Parque Nacional Yasuní, Estación Científica Yasuní PUCE, vía NPF - Tivacuno, km 7,5, poza 1	-0.675638	-76.39708	
QCAZR6233	42	59	17	200	92	23.5	Azuay	1,2 km E de Osorrancho	-2.759529	-78.64243	2390
QCAZR6331	26	33.5	7.5	217	90	25.5	Esmeraldas	Muisne: Mompiche, estero de leches	0.5048589	-80.02534	
QCAZR6340	70.5	97.5	27	217	107	13.5	Orellana	Vía Pompeya Sur - Iro, Comunidad Dicaro			
QCAZR6370	60.5	87.5	27	217	118	14.5	Orellana	Parque Nacional Yasuní, Estación Científica Yasuní PUCE	-0.674398	-76.39712	
QCAZR6373	26	33.5	7.5	205	96	26.5	Morona Santiago	La Y (bifurcación desde Gualaquiza vías a Cuenca y a Paquisha)	-3.432360	-78.60448	835
QCAZR6382	25	33	8	216	103	20.5	Pichincha	Entre Puerto Quito y Pedro Vicente Maldonado	0.107	-79.15200	209
QCAZR6463	25	33.67	8.67	214	107	21.5	Sucumbíos	Rosa Florida	0.4099380	-77.53198	1185
QCAZR6525	71	98	27	211	114	20.5	Santo Domingo de los Tsáchilas	3.6 km N de las Palmas	-0.313888	-78.91416	1130
QCAZR6981	24	31	7	210	109	19	Morona Santiago	Gral. Leonidas Plaza Gutiérrez (Limón), 6.6 km N Limón	-2.92665	-78.40701	1100

(continuación...)

QCAZR7163	63	85.5	22.5	216	121	15	Sucumbíos	Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, Monte Tour, Puente del Río Cuyabeno	-0.0315	-76.32111	
QCAZR7433	40	-	-	216	-	15	Pastaza	Puyo, Hostería Safari ( km 5 vía Puyo - Tena)	-1.443070	-77.99666	954
QCAZR7453	24.5	35.5	11	211	119	21.5	Morona Santiago	Gral. Leonidas Plaza Gutiérrez (Limón), 6.6 km N Limón	-2.92665	-78.40701	1000
QCAZR7457	39.5	52	12.5	209	95	14	Orellana	Ávila Viejo	-0.636449	-77.43303	750
QCAZR7559	60.5	85.5	25	216	121	melánica	Orellana	Parque Nacional Yasuní, vía Pompeya Sur - Iro, Transectos 3			157
QCAZR7591	57.5	80.5	23	207	110	melánica	Esmeraldas	Durango	1.0427299	-78.62449	50
QCAZR7609	46.5	62.5	16	207	117	16	Pastaza	Puyo	-1.483169	-77.99930	929
QCAZR7836	41	56	15	206	106	24.5	Cotopaxi	San Francisco de Las Pampas	-0.433255	-78.96673	
QCAZR8021	22	28.5	6.5	212	95	18.5	Esmeraldas	Durango, 2 km vía al Río San Francisco	1.04704	-78.61821	
QCAZR8122	33.5	44	10.5	190	103	14.5	Pastaza	Villano B, Campo Villano, Bloque 10-Agip Oil	-1.449319	-77.44567	408
QCAZR8323	62	82.5	20.5	212	100	14.5	Pastaza	Comunidad Tarangaro, Campo Villano, Bloque 10-Agip Oil	-1.3951	-77.38379	338
QCAZR8345	26	35.5	9.5	212	89	15	Pastaza	Campamento K10, Campo Villano, Bloque 10-Agip Oil	-1.47604	-77.53479	475
QCAZR8426	40.5	53.5	13	208	114	15.5	Sucumbíos	Sacha Lodge	-0.471285	-76.45909	237
QCAZR8430	33.5	43.5	10	209	89	24	Los Ríos	El Descanzo, Dique 2, Embalse Río Baba	-0.661495	-79.42408	
QCAZR8491	31	39	8	211	108	20.5	Los Ríos	Centro Científico Río Palenque (CCRP)	-0.592133	-79.36395	
QCAZR8518	72	100	28	212	113	15.5	Pastaza	Alrededores de Arajuno	-1.32433	-77.68899	580
QCAZR8784	66	92	26	208	119	16.5	Napo	Río Hollín	-0.695033	-77.73069	
QCAZR8957	35	-	-	223	-	17.5	Orellana	Sector San Francisco, a 11 km (aérea) de la Reserva Biológica Limonchocha	-0.375383	-76.72027	257
QCAZR8980	24	31	7	215	100	21	Morona Santiago	Quebrada Río Napinaza (río abajo), 6.6 km N de General Leonidas Plaza Gutiérrez (Limón) vía a Macas	-2.92665	-78.40701	
QCAZR9178	34	47	13	205	110	18	Morona Santiago	Quebrada Río Napinaza (río abajo), 6.6 km N de General Leonidas Plaza Gutiérrez (Limón) vía a Macas	-2.92665	-78.40701	
QCAZR9185	21	28	7	216	112	16	Morona Santiago	General Leonidas Plaza Gutiérrez (Limón), Napinaza, Quebrada río	-2.923	-78.40800	

(continuación...)

QCAZR10148	28	37.5	9.5	206	112	17.5	Morona Santiago	Napinaza, a 242 m río arriba del puente	-2.30172	-78.11375	944
QCAZR10234	70.5	94.5	24	212	116	melánica	Orellana	Puente al N de Macas	-0.68145	-76.39135	233
QCAZR10250	63	85	22	208	101	19	Cotopaxi	Parque Nacional Yasuní, Estación Científica Yasuní PUCE, vía NPF - Tivacuno, km 8	-0.424174	-78.95704	
QCAZR10257	30	42	12	207	111	21.5	Cotopaxi	San Franciso de Las Pampas, Finca Familia Tapia	-0.424174	-78.95704	
QCAZR10523	41	55	14	215	103	25	Morona Santiago	San Franciso de Las Pampas, Finca Familia Tapia	-3.301619	-78.45341	720
QCAZR10629	71	93	22	217	104	12.5	Orellana	Comunidad Shuar El Tiink, Reserva Suritiak	-0.840118	-76.30240	
QCAZR10652	38.5	52.5	14	203	110	20	Napo	Vía Pompeya Sur - Iro, km 91	-0.67557	-77.60115	1500
QCAZR10702	36.5	46	9.5	216	104	21.5	Esmeraldas	Wildsumaco Wildlife Sanctuary, Wildsumaco Lodge, alrededores del Lodge	0.8284639	-78.72201	
QCAZR10743	71.5	93.5	22	214	109	melánica	Orellana	Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas, Playa de Oro, Esteros Pote y Angostura	-0.460170	-76.13459	220
QCAZR10857	20	28	8	214	115	16	Orellana	Comunidad Oasis, Pad R, a 500 m de la orilla del río Napo, en orilla sur diagonal a Comunidad Pañacocha	-0.653990	-76.45182	
QCAZR11045	28	35.5	7.5	210	90	16	Santo Domingo de los Tsáchilas	Parque Nacional Yasuní, vía Pompeya Sur - Iro, km 38.4 (antigua Estación Científica Onkone Gare)	-0.057000	-79.35899	
QCAZR11049	39	49.5	10.5	180	87	23	Santo Domingo de los Tsáchilas	La Concordia, Bosque Protector La Perla	-0.057000	-79.35899	
QCAZR11092	24.5	32	7.5	215	97	17.5	Pichincha	Guayavillas	0.1980000	-78.91200	
QCAZR11543	67.5	91.5	24	225	100	melánica	Orellana	Parque Nacional Yasuní, Tambocochoa	-0.978389	-75.42569	177
QCAZR11706	63	90	27	212	121	14	Pastaza	Lorocachi	-1.623620	-75.98366	202
QCAZR11822	29	37.5	8.5	217	100	14.5	Pastaza	Comunidad Kurintza, Campo Villano, Bloque 10-Agip Oil	-1.50919	-77.51327	269
QCAZR11824	54	-	-	210	-	14.5	Pastaza	Comunidad Kurintza, Campo Villano, Bloque 10-Agip Oil	-1.50919	-77.51327	269
QCAZR11925	59	78	19	214	95	16	Pichincha	Reserva Ecológica Bosque Nublado Santa Lucía	0.1164099	-78.61377	1808

(continuación...)

QCAZR11990	28	36.5	8.5	215	101	15.5	Napo	Wildsumaco Wildlife Sanctuary, Wildsumaco Lodge, sendero Benavides	-0.677440	-77.60133	
QCAZR12479	41	51.5	10.5	219	90	40	Cañar	Manta Real, Río Patul	-2.566809	-79.36687	331
QCAZR12533	29.5	36.5	7	200	98	26	Zamora Chinchipe	Río Mayo, 4.5 km ESE Zumba, banco Este	-4.88673	-79.08744	739
QCAZR12788	50	70	20	216	100	13	Napo	Wildsumaco Wildlife Sanctuary, Wildsumaco Lodge, sendero Coopman	-0.676390	-77.59978	
QCAZR13083	28	35	7	220	100	16	Pastaza	Centro Ecológico Zanjarajuno	-1.353299	-77.86450	950
QCAZR13317	41	56.5	15.5	214	114	15.5	Morona Santiago	Parque Nacional Sangay, Sardinayacu, vía de ingreso al Refugio 1	-2.099149	-78.15197	1379
QCAZR13318	20.5	26.5	6	208	101	18.5	Morona Santiago	Parque Nacional Sangay, Sardinayacu, vía de ingreso al Refugio 1	-2.099149	-78.15197	1379
QCAZR13319	34	46.5	12.5	214	114	18.5	Morona Santiago	Parque Nacional Sangay, Sardinayacu, orillas del Río Volcán	-2.102869	-78.15218	1341
QCAZR13320	68	91.5	23.5	210	111	melánica	Morona Santiago	Parque Nacional Sangay, Sardinayacu, barranco del Río Volcán	-2.100839	-78.15594	1345
QCAZR13580	33	45	12	214	117	14	Pastaza	Parque Nacional Llanganates, Comunidad Zarentza	-1.35700	-78.05810	1354
QCAZR13581	45.5	62	16.5	216	115	16	Pastaza	Parque Nacional Llanganates, Comunidad Zarentza	-1.36263	-78.05820	1350
QCAZR13841	77	103	26	206	103	melánica	Zamora Chinchipe	Parque Nacional Podocarpus, Bombuscaro	-4.114639	-78.96702	981
QCAZR13842	67	93	26	206	107	18.5	Zamora Chinchipe	Parque Nacional Podocarpus, Bombuscaro	-4.114639	-78.96702	981
QCAZR13843	45	63	18	203	118	21	Zamora Chinchipe	Parque Nacional Podocarpus, Bombuscaro	-4.125079	-78.97884	1164
QCAZR13844	69	94	25	211	111	melánica	Zamora Chinchipe	Parque Nacional Podocarpus, Bombuscaro	-4.114639	-78.96702	981
QCAZR13845	48.5	64.5	16	208	115	18.5	Zamora Chinchipe	Parque Nacional Podocarpus, Bombuscaro	-4.126739	-78.98023	1264
QCAZR13846	25	34	9	206	116	20.5	Zamora Chinchipe	Parque Nacional Podocarpus, Bombuscaro	-4.120980	-78.97149	1085
QCAZR13847	52	71.5	19.5	212	110	21.5	Zamora Chinchipe	Parque Nacional Podocarpus, Bombuscaro	-4.111390	-78.96935	1060
QCAZR13848	77.5	103.5	26	207	109	melánica	Zamora Chinchipe	Parque Nacional Podocarpus, Bombuscaro	-4.125079	-78.97884	1164
QCAZR14053	35	45.5	10.5	208	93	22	Zamora Chinchipe	Bombuscaro	-4.114217	-78.96705	1043

**(continuación...)**

QCAZR14354	74	94	20	217	90	melánica	Cotopaxi	Bosque Privado El Jardín de los Sueños	-0.836849	-79.20540	583
QCAZR14500	46	60.5	14.5	214	112	24	Manabí	Zapote	-0.375778	-79.60599	154
QCAZR14748	21.5	28.5	7	200	98	12.5	Orellana	Parque Nacional Yasuní, Río Yasuní. Recorrido por sendero de caza desde el campamento 1 en orilla Sur del Río Yasuní.	-0.915850	-76.16131	210
QCAZR14861	65	89	24	210	108	17.5	Carchi	Chical; Quebradas que desembocan en las vías Chical-Gualchán: Quebrada N°1 a la altura de 9 Km	0.90836	-78.21554	1671
QCAZR14862	43.5	58	14.5	219	105	20	Carchi	Chical, Quebradas al borde de la carretera Pailón-Quinshull	1.005533	-78.22230	994
QCAZR14863	71.5	-	-	213	-	melánica	Carchi	Chical	0.93757	-78.18752	1216
QCAZR15381	55.5	76	20.5	217	105	21	Esmeraldas	Durango. Alrededores de Tundaloma Lodge. Sendero Los Cucos.	1.1813000	-78.75142	83
QCAZR15438	34	45.5	11.5	211	100	19	Zamora Chinchipe	Reserva Natural Maycu	-4.248829	-78.65712	893
QCAZR15439	45.5	63	17.5	217	103	16.5	Zamora Chinchipe	Reserva Natural Maycu, vía Las Orquídeas-Nuevo Paraiso	-4.256319	-78.67646	1348
QCAZR15440	28	37	9	219	108	21.5	Zamora Chinchipe	Reserva Natural Maycu	-4.218950	-78.62945	1298
QCAZR15720	52	65.5	13.5	221	94	18.5	Pichincha	Límite entre Reserva Maquipucuna y Reserva Santa Lucía	0.12371	-78.62473	1343
QCAZR5888	TEJIDO						Manabí	Reserva Jama Coaque	-0.115556	-80.11952	372

**Anexo 2. Especímenes examinados para análisis filogenéticos y secuencias disponibles en Genbank.** Se provee información sobre el número de colección, localidad, y disponibilidad de genes secuenciados. Los acrónimos museológicos son: IBSP (Instituto de Biociencias, Universidad de Sao Paulo), MACN (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”), MCP (Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Porto Alegre, Brazil), LSUMZ (Louisiana State University Museum of Natural Science), MHNSM (Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú), MRT (Miguel Trefaut Rodrigues, IBUSP, São Paulo, Brasil) y MZUSP (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil).

Especie	Localidad	Número de Museo				Autor
			12s	16s	Cytb	
<i>Oxyrhopus fitzingeri</i>	Ecuador: Santa Elena	QCAZR13401	X	X	X	
<i>Oxyrhopus fitzingeri</i>	Ecuador: El Oro	QCAZR14052	X	X	X	
<i>Oxyrhopus leucomelas</i>	Ecuador: Napo	QCAZR4667	X	X	X	
<i>Oxyrhopus leucomelas</i>	Ecuador: Napo	QCAZR7332	X	X	X	
<i>Oxyrhopus occipitalis</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR4860	X	X	X	
<i>Oxyrhopus occipitalis</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8177	X	X	X	
<i>Oxyrhopus occipitalis</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8354	X	X	X	
<i>Oxyrhopus occipitalis</i>	Ecuador: Napo	QCAZR10657	X	X	X	
<i>Oxyrhopus occipitalis</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR11813	X	X		
<i>Oxyrhopus occipitalis</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR13577	X	X	X	
<i>Oxyrhopus occipitalis</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR13578	X	X	X	
<i>Oxyrhopus occipitalis</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR13579	X	X	X	

**(continuación...)**

<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Loja	QCAZR4462	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Azuay	QCAZR5007	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Esmeraldas	QCAZR5259	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Esmeraldas	QCAZR5746	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pichincha	QCAZR5788	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Manabí	QCAZR5888	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Esmeraldas	QCAZR6331	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pichincha	QCAZR6382	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Cotopaxi	QCAZR7836	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Esmeraldas	QCAZR8021	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pichincha	QCAZR11092	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Manabí	QCAZR11443	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pichincha	QCAZR11925	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Cañar	QCAZR12479	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Napo	QCAZR4664	X	X	
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR4683	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR4853	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Tungurahua	QCAZR4934	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR5243	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR5827	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Orellana	QCAZR6217	X	X	X

---

**(continuación...)**

<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Morona	QCAZR6373	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR7433	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR7609	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8122	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8323	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8345	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Sucumbíos	QCAZR8426	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8518	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Napo	QCAZR8784	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Morona	QCAZR8980	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Morona	QCAZR9178	X	X	
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Morona	QCAZR10523	X	X	
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Napo	QCAZR10652	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Orellana	QCAZR10743	X	X	
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Orellana	QCAZR11543	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR11706	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR11822	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Napo	QCAZR11990	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Napo	QCAZR12788	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Morona	QCAZR13317	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Morona	QCAZR13318	X	X	X

---

**(continuación...)**

<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Morona	QCAZR13319	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Morona	QCAZR13320	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR13580	X	X	X
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR13581	X	X	
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Zamora	QCAZR13841	X	X	
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Ecuador: Zamora	QCAZR13842	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Sucumbíos	QCAZR2744	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR4682	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Morona	QCAZR5023	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Morona	QCAZR5098	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR5151	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Orellana	QCAZR5221	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Orellana	QCAZR7802	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8106	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8240	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8261	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8290	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8336	X	X	X
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	Ecuador: Pastaza	QCAZR8519	X	X	X

GenBank

*Boiruna maculata*

Brasil

IBSP:62801

JQ598920

Grazziotin *et al.*, 2012

**(continuación...)**

<i>Boiruna maculata</i>	Brasil	IBSP 74145	GQ457785	JQ598862		Zaher <i>et al.</i> , 2009
<i>Drepanoides anomalus</i>	Brasil	GFM 293			JQ598923	Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Drepanoides anomalus</i>	Brasil	GFM 293	GQ457791	GQ457732		Zaher <i>et al.</i> , 2009
<i>Helicops infrataeniatus</i>	Brasil				JQ598933	Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Helicops infrataeniatus</i>	Brasil	MCP 4818	GQ457799	GQ457740		Zaher <i>et al.</i> , 2009
<i>Oxyrhopus clathratus</i>	Brasil	MCP 5777	GQ457815	GQ457754		Zaher <i>et al.</i> , 2009
<i>Oxyrhopus fitzingeri</i>	Perú	LSUMNS6586		KX660272	KX660541	Figueroa <i>et al.</i> , 2016
<i>Oxyrhopus formosus</i>	Brasil	LSUMNS17730		KX660273	KX660542	Figueroa <i>et al.</i> , 2016
<i>Oxyrhopus formosus</i>	Guayana Francesa	MNHN-RA-1997.2048	AF158411	AF158482		Vidal <i>et al.</i> , 2000
<i>Oxyrhopus guibei</i>	Brasil	MZUSP:14621	JQ598822	JQ598883		Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Oxyrhopus guibei</i>	Brasil	MZUSP:14630			JQ598938	Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Oxyrhopus melanogenys</i>	Guayana Francesa		AF158422	AF158489		Vidal <i>et al.</i> , 2000
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Zamora		GU018144	GU018162		Vidal <i>et al.</i> , 2010
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Costa Rica		GU018150	GU018170		Vidal <i>et al.</i> , 2010
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	Guatemala				GQ334554	Daza <i>et al.</i> , 2009
<i>Oxyrhopus rhombifer</i>	Paraguay		GU18146	GU018165		Vidal <i>et al.</i> , 2010
<i>Oxyrhopus rhombifer</i>	Brasil	IBSP 73625	GQ457816	GQ457755		Zaher <i>et al.</i> , 2009
<i>Oxyrhopus trigeminus</i>	Brasil	LSUMNS14365		KX660274		Figueroa <i>et al.</i> , 2016
<i>Oxyrhopus trigeminus</i>	Brasil	LSUMNS14425			KX660544	Figueroa <i>et al.</i> , 2016
<i>Oxyrhopus trigeminus</i>	Brasil	MZUSP:13273	JQ598824	JQ598884	JQ598939	Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Paraphimophis rustica</i>	Brasil	MACN:38591	JQ598802			Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Paraphimophis rustica</i>	Brasil	IBSP:74944		JQ598864	JQ598923	Grazziotin <i>et al.</i> , 2012

**(continuación...)**


---

<i>Phimophis guerini</i>	Brasil	ITS 317 (field number)	GQ457822	GQ457761		Zaher <i>et al.</i> , 2009
<i>Pseudoboa nigra</i>	Brasil	MZUSP:13277			JQ598948	Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Pseudoboa nigra</i>	Brasil	MZUSP 13278	GQ457825	GQ457764		Zaher <i>et al.</i> , 2009
<i>Rhachidelus brazili</i>	Brasil	IBSP 59042			KX694885	Alencar <i>et al.</i> , 2016
<i>Rhachidelus brazili</i>	Brasil	field #R 7097	JQ598837	JQ598897		Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Rhachidelus brazili</i>	Brasil	IBSP:59042			JQ598952	Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Rodriguesophis iglesiasii</i>	Brasil	CN 1122	JQ598831	JQ598891		Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Rodriguesophis iglesiasii</i>	Brasil				GQ895881	Pyron <i>et al.</i> , 2009
<i>Siphlophis compressus</i>	--	LSUMZH 12356			GQ895894	Pyron <i>et al.</i> , 2009
<i>Siphlophis compressus</i>	Guayana Francesa		AF158467	AF158537		Vidal <i>et al.</i> , 2000
<i>Siphlophis compressus</i>	Brasil	GFM 835	GQ457833	GQ457772		Zaher <i>et al.</i> , 2009
<i>Siphlophis pulcher</i>	Brasil	MTR 11818			JQ598955	Grazziotin <i>et al.</i> , 2012
<i>Siphlophis pulcher</i>	Brasil	IBSP 58988	GQ457834	GQ457773		Zaher <i>et al.</i> , 2009

---

**Anexo 3. Cambio de coloración ontogénética de *Oxyrhopus petolarius* en vida.**

a.



b.



c.



d.



e.



\*Fotos tomadas del portal Bio Web

- a. QCAZR13318, SVL= 20.5
- b. QCAZR11092, SVL= 24.5
- c. QCAZR8426, SVL= 40.5
- d. QCAZR11706, SVL= 63
- e. QCAZR11543, SVL= 67.5