

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**

**ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Revisión taxonómica de las serpientes tierreras *Atractus* del grupo *iridescens*  
Arteaga et al. 2017

Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas

**MAURICIO ANDRÉS MEJÍA GUERRERO**

Quito, 2018

Certifico que la disertación de Licenciatura de Ciencias Biológicas del Sr. Mauricio Andrés Mejía Guerrero ha sido concluida con conformidad de las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la certificación correspondiente.

Omar Torres Carvajal, Ph.D

Director de la disertación

Quito, 22 de octubre de 2018

*A mis padres Pablo, Marthy,  
y a mi hermana Ammy  
por su amor y apoyo.  
A Marco y Toula,  
quienes siempre estarán junto a mí.*

## AGRADECIMIENTOS

Al Ph.D Omar Torres Carvajal, director de mi disertación, quien confió en mí y me dio la oportunidad de realizar esta investigación.

A David Salazar-Valenzuela, Mario Yáñez-Muñoz, Jorge Valencia y Ana Almendáriz por permitir el acceso a la los museos que dirigen y sus respectivas bases de datos, en referencia al género *Atractus*.

A mis padres Pablo y Marthy por enseñarme todo, por dame su amor y apoyo incondicional, por nunca dejarme solo, por su ejemplo, su sacrificio y esfuerzo para permitirme seguir adelante, siempre gracias. A mi hermana Ammy por su apoyo y comprensión, su ejemplo de sinceridad y fortaleza. A Sharom quien es más que una parte de mí, quien ha estado presente en los momentos más duros, me ha enseñado a seguir adelante a pesar de todas las adversidades y por su gran amor.

Un agradecimiento muy especial a George por ser quien me impulsó dentro del mundo de la Biología, quien me compartió el amor por las serpientes y principalmente por ser un gran primo, guía y amigo durante todos estos años.

A Andrés, Nacho, Dava, Edi, Pupi y Leo por los excelentes momentos dentro y fuera de la Universidad.

A Mario, Daniel y Nicolás por todos esos golpes dados y recibidos, los cuales me han hecho más fuerte y me permiten estar siempre listo.

Finalmente, a todos quienes me ayudaron en la realización de este proyecto, especialmente a Francisca H., Micaela S. y Daniel Z. por la ayuda en la parte molecular.

## INDICE DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	IV
LISTA DE FIGURAS.....	VI
LISTA DE TABLAS.....	VII
LISTA DE ANEXOS.....	VIII
1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS.....	9
OBJETIVO GENERAL.....	9
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	9
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
4.1. MORFOLOGÍA.....	10
4.2. ANÁLISIS MOLECULARES.....	11
4.3. ANÁLISIS DE ENVOLTURA AMBIENTAL.....	12
5. RESULTADOS.....	14
5.1. ANÁLISIS MORFOLÓGICOS Y MORFOMÉTRICOS.....	14
5.2. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS.....	17
5.3. ANÁLISIS DE ENVOLTURA AMBIENTAL.....	18
6. DISCUSIÓN.....	21
6.1. VARIACIÓN MORFOLÓGICA EN EL GRUPO IRIDESCENS.....	21
6.1.1. DIMORFISMO SEXUAL.....	21
6.1.2. VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA.....	22
6.2. FILOGENIA DEL GRUPO IRIDESCENS.....	24
6.4. ENVOLTURA AMBIENTAL.....	27
7. CONCLUSIONES.....	29
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30
9. FIGURAS.....	39
10. TABLAS.....	46
11. ANEXOS.....	51
DECLARACION Y AUTORIZACION.....	67

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Variación en patrones de coloración de *Atractus dunnii*.....40
- Figura 2.** Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en variables morfológicas.....41
- Figura 3.** Filogenia molecular de las serpientes tierreras *Atractus* del grupo *iridescens*.....42
- Figura 4.** Gráfico de distancias genéticas entre pares de especies de *Atractus* del grupo *iridescens*.....44
- Figura 5.** Análisis bPTP de las serpientes tierreras *Atractus* del grupo *iridescens* en base al árbol filogenético mitocondrial.....45
- Figura 6.** Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en variables ambientales WorldClim.....46

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Datos de lepidosis para los miembros del grupo de especies <i>Atractus iridescens</i> del Ecuador.....	48
<b>Tabla 2.</b> Carga de las nueve variables utilizadas en el Análisis de Componentes Principales (PCA). .....	49
<b>Tabla 3.</b> Matriz de distancias genéticas usando el gen mitocondrial <i>16S</i> .....	50
<b>Tabla 4.</b> Matriz de distancias genéticas usando el gen mitocondrial <i>Cytb</i> .....	51
<b>Tabla 5.</b> Matriz de distancias genéticas usando el gen mitocondrial <i>ND4</i> .....	52
<b>Tabla 6.</b> Carga de las 19 variables WorldClim utilizadas en el Análisis de Componentes Principales (PCA). .....	52

## LISTA DE ANEXOS

<b>Anexo 1.</b> Información del número de voucher y acceso de los especímenes del género <i>Atractus</i> del grupo <i>iridescens</i> utilizados para la reconstrucción de la filogenia. ....	52
<b>Anexo 2.</b> Datos de lepidosis y medidas merísticas de los especímenes del género <i>Atractus</i> del grupo <i>iridescens</i> .....	53
<b>Anexo 3.</b> Datos de colección de los especímenes del género <i>Atractus</i> del grupo <i>iridescens</i> .....	58
<b>Anexo 4.</b> Filogenia molecular de las serpientes tierreras <i>Atractus</i> del grupo <i>iridescens</i> en base a genes mitocondriales. ....	62
<b>Anexo 5.</b> Envoltura ambiental de las serpientes tierreras <i>Atractus</i> del grupo <i>iridescens</i> de acuerdo a las 19 variables WorldClim.....	63

## 1. RESUMEN

Debido a sus hábitos fosoriales, las serpientes del género *Atractus* son raramente registradas en trabajos de campo; en consecuencia, la mayoría son conocidas solamente de sus especímenes tipo, lo que limita el conocimiento sobre variación morfológica, ecología, historia natural, cambios ontogénicos, dimorfismo sexual y distribución. Esto ha generado problemas en la delimitación de especies en varios clados. En el presente estudio se analizó la taxonomía de uno de esos clados, el grupo de especies "*Atractus iridescens*", el cual está compuesto por siete especies que se distribuyen en la zona occidental de Ecuador y Colombia. Analizamos los límites entre las especies utilizando tres metodologías: 1) caracterización morfológica usando lepidosis y medidas, 2) análisis filogenéticos utilizando los genes *16S*, *Cytb*, *ND4*, *CMOS*, *RAG1* y *NT3*, y 3) análisis de envoltura ambiental. Los resultados sugieren que: 1) existe dimorfismo sexual en las especies del grupo *iridescens* en la longitud rostro-cloacal, longitud de la cola, y número de escamas ventrales y subcaudales, 2) los caracteres de lepidosis y medidas tradicionales no pueden ser utilizados como caracteres diagnósticos para delimitar a las especies del grupo *iridescens*, 3) existe una especie candidata proveniente de Esmeraldas, 4) posiblemente *A. microrhynchus*, *A. occidentalis* y la población de *A. dunnii* de Mindo representan una sola especie y 5) existe segregación ambiental en cuatro (*A. cerberus*, *A. esepe*, *A. iridescens* y *A. microrhynchus*) de las seis especies analizadas, mientras que dos especies (*A. dunnii* y *A. occidentalis*) se encuentran en zonas con características ambientales similares.

Palabras clave: *Atractus*, envoltura ambiental, filogenia, lepidosis.

## 2. ABSTRACT

Due to their fossorial habits, *Atractus* snakes are infrequently registered on field trips. Therefore, most of them are only known due to the type specimens. This issue limits the knowledge about the morphological variation, ecology, natural history, ontogenetic changes, sexual dimorphism and distribution, generating problems in the delimitation of species in several clades. In the current study, the taxonomy of one of these clades was analyzed, the “*Atractus iridescens*” species group, which is composed by seven species distributed in the occidental region of Ecuador and Colombia. The limits between the species of this group were analyzed by using three methodologies: 1) morphological characterization using pholidosis and meristic components, 2) phylogenetic analysis by means of Bayesian Inference using *16S*, *Cytb*, *ND4*, *CMOS*, *RAG1* and *NT3* genes, and 3) analysis of distribution in the environmental space. The findings suggest that: 1) there is a sexual dimorphism in the species of the *iridescens* group in the snout-vent length, tail length, and the number of ventral and subcaudal scales, 2) the pholidosis and traditional measurements cannot be used as diagnostic characters to delimit the species of the *iridescens* group, 3) there is a candidate species from Esmeraldas, 4) possibly *A. microrhynchus*, *A. occidentalis* and Mindo’s *A. dunni* represent a single species and 5) four analyzed species (*A. cerberus*, *A. esepe*, *A. iridescens* y *A. microrhynchus*) show a marked environmental segregation, while two species (*A. dunni* and *A. occidentalis*) are distributed in areas with similar environmental characteristics to each other.

Keywords: *Atractus*, environmental envelopment, pholidosis, phylogeny.

### 3. INTRODUCCIÓN

*Atractus* Wagler 1828 es el género de serpientes más diverso del mundo, con 143 especies reconocidas hasta el 2018, de las cuales 28 fueron descritas en los últimos 10 años. En Ecuador se han registrado 29 especies, de las que 14 son endémicas. Es el segundo género de reptiles más diverso del país, después de las lagartijas *Anolis* (Arteaga et al., 2017; Torres-Carvajal et al., 2018; Uetz et al., 2018). Estas serpientes se distribuyen en la región Neotropical desde Panamá hasta el norte de Argentina, tanto en bosques como en hábitats abiertos, desde el nivel del mar hasta casi 4000 metros de altura (Giraud y Scricchi, 2000; Myers, 2003; Passos, Arredondo, Fernandes, y Lynch, 2009a; Passos, Echevarría, y Venegas, 2013a). *Atractus* está cercanamente relacionado con *Geophis*, género distribuido en México, Centroamérica y el norte de Sudamérica (Savage, 1960; Grazziotin et al., 2012; Sheehy III, 2012; Passos et al., 2013a). Las especies de *Atractus* son de tamaño pequeño a moderado, tienen hábitos fosoriales o semifosoriales, poseen dentición aglifa y su dieta se basa principalmente en lombrices de tierra, artrópodos y moluscos (Cisneros-Heredia, 2005; Passos, Cisneros-Heredia, Rivera, Aguilar, y Schargel, 2012; de Fraga et al., 2017).

Debido a sus hábitos, gran parte de las especies de este género son escasas en las colecciones científicas, lo que limita el conocimiento sobre variación morfológica, ecología, historia natural, cambios ontogénicos, dimorfismo sexual y distribución (Cisneros-Heredia, 2005; Passos et al., 2009a, 2012, 2013a). Además, al solo poseer información de las localidades tipo y localidades próximas a éstas, el estado taxonómico de algunas de las especies es poco claro o controversial (Arteaga et al., 2017; de Fraga et al., 2017; Salazar-Valenzuela, Torres-Carvajal, y Passos, 2014), lo que conlleva a que parte del material existente en colecciones herpetológicas se encuentre erróneamente identificado (Passos y Arredondo, 2009; Passos et al., 2013a).

Savage (1960) presenta la primera revisión taxonómica de *Atractus* del Ecuador, abarcando a las 16 especies descritas hasta 1960. A pesar de estar limitado a las metodologías desarrolladas hasta el momento, es un estudio bastante

completo, por lo cual ha servido como referencia para el estudios subsiguientes. Si bien en los últimos años se han realizado y publicado varios trabajos en el género *Atractus*, gran parte de ellos abarcan descripciones de nuevas especies basadas en datos morfológicos y merísticos de uno o pocos individuos (e.g. Esqueda, La Marca, y Bazó, 2005; Passos et al., 2009a; Passos, Mueses-Cisneros, Lynch y Fernandes, 2009b; Salazar-Valenzuela et al., 2014). La mayor parte de los trabajos sobre sistemática de serpientes que incluyen filogenias moleculares como los de Graziotin et al. (2012); Sheehy III (2012); Pyron, Burbrink y Wiens (2013) y Figueroa, Mckelvy, Grismer, Bell y Lailvaux (2016) pretenden resolver la filogenética de una familia completa o del suborden Serpentes, pero no son lo suficientemente detallados como para resolver las relaciones filogenéticas dentro de la mayoría de géneros. Como excepción, Arteaga et al. (2017) presentaron una filogenia molecular incluyendo 22 especies del género *Atractus* presentes en el Ecuador, en el cual se describen tres especies nuevas.

La formación de grupos de especies que se han propuesto dentro de este género se basan principalmente en patrones de coloración, lepidosis y morfología de los hemipenes de los machos. En su detallada revisión de *Atractus* del Ecuador, Savage (1960) propone tres grupos en base a caracteres morfológicos: 1) grupo *badius*, 2) grupo *trilineatus* conteniendo, de nuestras especies de interés, a *A. dunni*, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis*, y 3) grupo *elaps* (Savage, 1960). Después de esto se realizan varios trabajos sugiriendo posibles relaciones entre especies sin la formación de nuevos grupos entre las especies de interés para el presente estudio (e.g. Passos, Fernandes, y Zanella, 2005; Passos y Fernandes, 2008). Sin embargo, Passos et al. (2009b) proponen la formación de dos nuevos grupos de especies, incluyendo a *A. echidna*, *A. iridescens*, *A. melas*, *A. microrhynchus*, *A. paucidens* y *A. typhon* en el “grupo de especies *A. paucidens*”, y a *A. boulengeri*, *A. clarki*, *A. medusa* y *A. multicinctus* en el “grupo de especies *A. multicinctus*”. Más tarde, Passos et al. (2012) reubican a *A. microrhynchus* en el grupo de especies *A. multicintus* mencionando los inusuales caracteres hemipeniales compartidos. Finalmente, Arteaga et al. (2017) proponen la formación de los grupos de especies *A. iridescens* y *A. roulei*. El presente estudio se concentra en el grupo *iridescens*, que se caracteriza por una coloración dorsal marrón pardo con un patrón de puntos o rayas, generalmente 17/17/17 escamas dorsales lisas,

125-163 escamas ventrales, y distribución en tierras bajas del Pacífico y pendientes andinas occidentales en Ecuador y Colombia. Este grupo está compuesto por siete especies:

*Atractus cerberus* Arteaga et al. 2017: especie endémica del Ecuador, se la conoce únicamente de su localidad tipo, Pacoche, Manabí, entre 280-324 msnm, en la zona tropical occidental. Los dos especímenes existentes fueron encontrados en un parche aislado de bosque deciduo de tierras bajas. Posee una coloración dorsal marrón con bandas longitudinales negras y tenues, que son menos notorias que en otras especies de *Atractus*. Estas bandas no son continuas ya que poseen interrupciones a lo largo del cuerpo. La cabeza es más oscura y diferenciable que el resto del dorso. El vientre es amarillo claro tenuemente moteado con marrón más concentrado hacia la cola, distinto de la coloración crema o blanca de otras especies. Los machos cuentan con mayor número de escamas ventrales (149-150) que otras especies del grupo y entre 25-26 escamas subcaudales (Arteaga et al., 2017).

*Atractus dunni* Savage 1955: especie endémica de Ecuador, habita los bosques siempreverdes montanos bajos y bosques de neblina montanos entre los 1530-1900 msnm en las provincias de Imbabura, Pichincha, Santo Domingo de los Tsáchilas y Cotopaxi (Rodríguez-Guerra, 2010a). Sin embargo, Arteaga et al. (2017) la reportan hasta 2280 msnm y aumentan su distribución para la provincia de Carchi. Es una especie de coloración variable, con variación ontogénica e intraespecífica. El patrón de coloración dorsal varía desde café claro con puntos hasta café oscuro homogéneo con sombras difusas. En algunos individuos existe una franja vertebral, en otros especímenes existe una serie de bandas longitudinales oscuras incompletas; la cabeza es de color café oscura con un collar nugal amarillo, a pesar de que en algunos individuos es claro e incompleto o inexistente; las escamas rostral, nasal y supralabiales son de color amarillo con bordes superiores café oscuros; el vientre es de coloración crema o café con un par de franjas oscuras irregulares, u oscuro con parches claros. Las hembras poseen 138–150 escamas ventrales y 19–23 escamas subcaudales, mientras que los machos poseen 125–136 ventrales y 26-37 subcaudales (Savage, 1955; Cisneros-Heredia, 2005; Rodríguez-Guerra, 2010a). Según Cisneros-Heredia (2005), la

taxonomía de esta especie ha sido modificada de la siguiente manera: en 1883 Bocourt describe la especie *Rhabdosoma maculatum* en base a dos especímenes provenientes de la localidad “Ecuador”, una hembra y un macho; luego Boulenger en 1894 coloca a *R. maculatum* dentro de *Atractus*, sinonimizando a la hembra con *Atractus badius* Boie 1827 y describiendo *A. bocourti* con el macho; finalmente, Savage (1955) describe *Atractus dunnii* en base a la hembra previamente reconocida como *A. badius* por Boulenger (1894).

*Atractus echidna* Passos et al. 2009: esta especie se conoce únicamente de su localidad tipo, Robles, Nariño, Colombia. El único espécimen conocido se colectó a 10 msnm; esta especie aparentemente habita en bosques lluviosos cercanos al mar. El dorso es marrón claro con manchas irregulares de color marrón oscuro que disminuyen en tamaño en la parte posterior; posee manchas anteriores tenues, alternas y extendidas por encima de las primeras seis filas dorsales; el vientre es color crema con manchas marrones difusas concentradas en la región posterior del cuerpo. Posee 127 escamas ventrales y 36 escamas subcaudales. Es el único miembro del grupo *iridescens* en poseer 15/15/15 hileras dorsales de escamas (Passos et al., 2009b).

*Atractus esepe* Arteaga et al. 2017: especie endémica de Ecuador, se la conoce únicamente de su localidad tipo, Caimito, Esmeraldas. Los dos individuos conocidos fueron colectados a una altitud de 102 msnm, en la zona tropical occidental. Fueron encontradas en el suelo de un bosque siempre verde secundario de tierras bajas. El patrón de coloración dorsal marrón es variable, poseen líneas oscuras completas o discontinuas paralelas a lo largo de cada lado del cuerpo y separadas una de la otra por una línea de color crema, patrón similar al que se encuentra en *A. occidentalis*; la coloración del vientre es crema ligeramente moteada con marrón. La cabeza es de color marrón oscuro con una franja postocular oscura. El macho tiene 149 escamas ventrales y 41 subcaudales; mientras que la hembra posee 156 escamas ventrales y 30 subcaudales (Arteaga et al., 2017).

*Atractus iridescens* Peracca 1896: especie de tierras bajas de Colombia y Ecuador en la zona tropical occidental entre 50-600 msnm. En Ecuador se ha

reportado en las provincias de Esmeraldas y Pichincha (Pazmiño-Otamendi, 2017). La coloración dorsal es café con una banda occipital clara con manchas cafés oscuras o negras; poseen escamas casi negras y beige que rodean las manchas negras del cuerpo descritas anteriormente. El vientre es crema amarillento con puntos de color café hacia las hileras de escamas dorsales. La cabeza es de color café oscura con collar nucal oscuro poco distinguible (Passos et al., 2009b ; Pazmiño-Otamendi, 2017). Según Passos et al. (2009b), esta especie fue descrita por Peracca en 1896 basándose en un espécimen con falta de información de colección; sin embargo, Boulenger (1913) encontró tres especímenes adicionales provenientes del departamento de Chocó, Colombia.

*Atractus microrhynchus* Cope 1868: especie inicialmente conocida sólo de su localidad tipo, Guayaquil, Ecuador; aparentemente habita los bosques estacionales siempreverdes de tierras bajas cerca del nivel del mar hasta 500 msnm (Rodríguez-Guerra, 2010b). Sin embargo, Arteaga et al. (2017) y la base de datos del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ) amplían su rango de distribución reportándola desde 160 hasta 1500 msnm, en las provincias de El Oro, Manabí, Los Ríos y Loja. La coloración dorsal es café clara con manchas cafés oscuras bien definidas de bordes cremosos indistintos; manchas bien espaciadas en la primera mitad del cuerpo y una al lado de la otra en la región posterior, o manchas dorsales posteriores más cerca unas de otras, formando una línea discontinua lateral en algunos puntos. El vientre es de color crema con manchas de color café oscuro; las primeras ventrales poseen pocos puntos cafés irregulares hacia las dorsales; la mitad posterior del vientre es más oscura, llegando a ser casi completamente café oscuro o formando manchas marrones irregulares (Passos et al. 2012). Esta especie fue originalmente descrita por Cope (1868) en base a un individuo colectado durante la Expedición Orton en Ecuador con el nombre de *Rhabdosoma microrhynchum*, sugiriéndose que se encuentra cercanamente relacionada a *Atractus badius* Boie 1827 (Cope, 1868). Luego, Boulenger (1894) sinonimizó a *R. microrhynchum* con *A. badius*. Savage (1960) resucitó a *A. microrhynchus*, pero sugirió una revisión del taxón debido a la breve descripción de Cope (1868) y un posible error de la localidad tipo. Después, Dixon y Soini (1977) propusieron nuevamente la unión de esta especie con *A. badius* alegando que el holotipo provenía de la región amazónica y no de

Guayaquil. Sin embargo, Dixon y Soini (1986) reconsideraron, basándose en una revisión previa de *A. badius* y su restricción de distribución a Guayana, nombrar a la especie como *Atractus* cf. *microrhynchus*. Finalmente, *A. microrhynchus* fue reconocida como una especie válida por Passos et al. (2009b), quien además la redescubrió y asignó un neotipo proveniente de El Oro, Ecuador (Passos et al., 2012).

*Atractus occidentalis* Savage 1955: especie endémica del Ecuador, inicialmente reportada en las laderas occidentales de los Andes al noroeste de Ecuador entre 800-1200 msnm en las provincias de Pichincha y Chimborazo (Rodríguez-Guerra, 2010c). Sin embargo, Arteaga et al. (2017) la reportan desde 1200 hasta 1985 msnm, en las provincias de Pichincha, Santo Domingo y Cotopaxi. Según Savage (1960) es una especie parecida a *A. dumni* en lepidosis. De acuerdo con Savage (1955, 1960), la coloración dorsal es café con seis franjas longitudinales irregulares de color café oscuro, parecido a lo que se encuentra en algunos individuos de *A. dumni*. El vientre es de color claro en la zona anterior con marcas café oscuro concentradas hacia las escamas dorsales; la región ventral de la cola es café oscuro con varios puntos claros. La cabeza es de color café oscuro, excepto los flancos que son más claros; el borde superior de las supralabiales es oscuro y el borde inferior claro. Tienen un collar nucal claramente distinguible de coloración clara.

Debido a la similitud en morfología y coloración entre algunas especies del grupo de especies *iridescens*, sumado a la falta de información sobre morfología hemipenial y limitada información sobre distribución de algunas especies, la delimitación de especies dentro de este grupo no está basada en evidencia contundente. El presente estudio pretende explorar los límites entre las especies que conforman el grupo *iridescens sensu* Arteaga et al. (2017), mediante el análisis de tres componentes: morfología, filogenia y distribución ambiental.

## OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

Realizar una revisión taxonómica de las serpientes tierreras *Atractus* del grupo *iridescens* Arteaga *et al.* 2017.

### OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar las diferencias morfológicas entre las especies que conforman el grupo.

Poner a prueba la monofilia de las especies pertenecientes al grupo *iridescens* y determinar sus relaciones evolutivas en base a una filogenia molecular.

Caracterizar la envoltura ambiental de las especies del grupo *iridescens*.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. MORFOLOGÍA

Se examinaron 88 especímenes de todas las especies del género *Atractus* del grupo *iridescens* del Ecuador (*A. cerberus* n = 2; *A. dunni* n = 65; *A. esepe* n = 2; *A. iridescens* n = 10; *A. microrhynchus* n = 5; *A. occidentalis* n = 4), provenientes de los museos QCAZ (Pontificia Universidad Católica del Ecuador), EPN (Escuela Politécnica Nacional), MZUTI (Universidad Tecnológica Indoamérica), INABIO (Instituto Nacional de Biodiversidad) y FHGO (Fundación Herpetológica Gustavo Orcés). No fue posible examinar el único espécimen conocido de *A. echidna* (Nariño, Colombia), la única especie del grupo *iridescens* que no se encuentra en Ecuador.

Para la determinación de las escamas cefálicas se siguió la terminología propuesta por Savage (1960), y para el conteo de escamas ventrales y subcaudales se siguió la metodología estandarizada de Dowling (1951). El sexo fue determinado a partir de literatura especializada que proponga diferencias en conteos de escamas ventrales y subcaudales, y por la presencia o ausencia de hemipenes mediante una incisión ventral en la base de la cola. Las medidas se tomaron con un calibrador digital con una precisión de 0,01 mm, a excepción de las medidas rostro-cloacal (SVL) y longitud de la cola (TL), que se tomaron con una cuerda flexible y un flexómetro con una precisión de 0,1 mm previamente comparada con el calibrador digital.

Con la ayuda del programa SPSS 23 (IBM Corp., 2015) se usaron las pruebas de Kolmogorov- Smirnov y Levene para determinar si los datos cumplen con los requisitos de normalidad y homogeneidad respectivamente, necesarios para realizar pruebas paramétricas como “t de Student”. La prueba de “t de Student” se utilizó para determinar la existencia de dimorfismo sexual en especies con suficiente cantidad de datos; en especies con tres o menos individuos para alguno de los dos sexos, el dimorfismo fue analizado mediante observación directa.

Para evaluar la diferenciación entre especies se corrió un Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés) en el programa JMP 13 (SAS Institute Inc., 2017). Para el PCA se usaron las siguientes variables: longitud del cuerpo (SVL), longitud de la cola (TL), longitud total (TtL), radio TL/SVL (R TL/SVL), radio TL/TtL (R TL/TtL), ancho en el medio cuerpo (MBWI), largo de la cabeza (HEAL o HL), ancho de la cabeza (HEAW), radio HL/TtL.

## 4.2. ANÁLISIS MOLECULARES

La extracción y amplificación de ADN se realizó a partir de especímenes y muestras de genoma de las colecciones QCAZ y MZUTI. Los especímenes fueron preservados en etanol al 75% y sus muestras de genoma (hígado y músculo) en etanol al 95% a una temperatura de -20°C y -80°C. Se realizó la amplificación de tres genes mitocondriales (*16S*, *Cytb*, *ND4*) y tres genes nucleares (*CMOS*, *NT3*, *RAG1*). Se utilizaron a *A. paucidens* y *A. major* como grupos externos, debido a su posición filogenética (Arteaga et al. 2017). Adicionalmente, se incluyeron 22 secuencias de 11 individuos del GenBank para el grupo *iridescens*, obteniendo un total de 29 individuos. Los especímenes utilizados para los análisis filogenéticos se listan en el Anexo 1.

El ensamblaje, edición y limpieza de las secuencias se realizó en el programa Geneious 7.1 (Kearse et al., 2012). Se realizó el alineamiento usando el algoritmo Geneious. Se importaron los alineamientos de cada gen al programa Mesquite v3.04 (Maddison y Maddison, 2011), con el cual se creó una matriz concatenada para los seis genes. En el caso de genes codificantes (*CMOS*, *Cytb*, *ND4*, *NT3*, *RAG1*) se comprobó la ausencia de codones "stop" dentro de las secuencias para evitar errores del marco de lectura.

La estimación de los modelos de sustitución de ADN y la mejor estrategia de partición se realizó en el programa PartitionFinder v2 (Lanfear, Frandsen, Wright, Senfeld y Calcott, 2016) por cada gen y por posición de codones, menos en el caso del gen no codificante *16S*. Se infirió una filogenia bajo el criterio Bayesiano en el

programa MrBayes 3.2 (Ronquist et al., 2012). Se realizaron cuatro corridas paralelas utilizando el algoritmo de la Cadena Markov de Monte Carlo (MCMC por sus siglas en inglés), cada una por 10 millones de generaciones con muestreo cada 1000 generaciones. Cada corrida se realizó con cuatro cadenas con una temperatura de 0,1. La convergencia de las corridas y los tamaños de muestra efectivos (ESS) fueron evaluados mediante el programa Tracer v1.6 (Rambaut y Drummond 2009). Una vez confirmada la convergencia se eliminó el primer 25% de los árboles (burn-in) y los restantes fueron empleados para estimar el árbol consenso. Se usaron los genes *16S*, *Cytb* y *ND4* para calcular distancias genéticas  $p$  no corregidas inter- e intraespecíficas en el programa Mega 7 (Kumar, Stecher y Tamura, 2016).

Para inferir el número más probable de especies (delimitación de especies) se utilizó el modelo de proceso del árbol de Poisson (bPTP; Zhang, Kapli, Pavlidis y Stamatakis 2013), usando una matriz fusionada de los tres genes mitocondriales. Este análisis es una variación bayesiana del PTP, con el cuál se modela especiaciones en términos de número de sustituciones. Este análisis se realizó para 100000 generaciones, con un valor de dilución de 100 y un burn-in del 25%, excluyendo los grupos externos como lo recomiendan Cottontail et al. (2014).

#### **4.3. ANÁLISIS DE ENVOLTURA AMBIENTAL**

Con las coordenadas de colección de los especímenes de las seis especies, junto con las 19 variables ambientales de WorldClim (Hijmans, Cameron y Parra, 2005), se utilizó el software DIVA-GIS (Hijmans et al., 2004) para extraer los datos con las variables ambientales en las localidades de presencia de las especies en estudio. Las Variables Ambientales WorldClim utilizadas fueron: 1) BIO1- Temperatura Media Anual; 2) BIO2- Media del Rango Diurno; 3) BIO3- Isothermality; 4) BIO4- Estacionalidad de la Temperatura; 5) BIO5- Temperatura Máxima del Período más Cálido; 6) BIO6- Temperatura Mínima del Período más Frío; 7) BIO7- Rango de Temperatura Anual; 8) BIO8- Temperatura Media del Trimestre más Húmedo; 9) BIO9- Temperatura Media del Trimestre más Seco; 10)

BIO10- Temperatura Media del Trimestre más Cálido; 11) BIO11- Temperatura Media del Trimestre más Frío; 12) BIO12- Precipitación Anual; 13) BIO13- Precipitación del Mes más Húmedo; 14) BIO14- Precipitación del Mes más Seco; 15) BIO15- Estacionalidad de la Precipitación; 16) BIO16- Precipitación del Cuarto más Húmedo; 17) BIO17- Precipitación del Cuarto más Seco; 18) BIO18- Precipitación del Cuarto más Cálido; y 19) BIO19- Precipitación del Cuarto más Frío.

Con la matriz obtenida en DIVA-GIS (Hijmans et al., 2004), se realizó un PCA en el programa JMP 13 (SAS Institute Inc., 2017). para evaluar la diferenciación en el uso del espacio ambiental de las especies del grupo *iridescens*.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. ANÁLISIS MORFOLÓGICOS Y MORFOMÉTRICOS

Las especies del grupo *iridescens* analizadas en este estudio comparten características en común en cuanto a lepidosis cefálica y conteos dorsales. Por ejemplo todas las especies poseen una fórmula temporal 1+2, dos postoculares, segunda y tercera escama supralabial en contacto con la órbita, la primera escama infralabial en contacto con la mental, y de acuerdo con Arteaga et al. (2017) presentan hileras dorsales 17-17-17. Los conteos de escamas supralabiales, infralabiales, geneiales, gulares, preventrales y dientes maxilares presentan variación interespecífica, aunque se ha encontrado gran número de casos en que estos conteos se solapan entre una especie y otra, por ejemplo, *A. dumni* y *A. iridescens* poseen 6-7 escamas supralabiales, mientras que *A. cerberus*, *A. esepe*, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis* poseen 7; *A. dumni* es la única especie del grupo en la cual se reportan 6-7 infralabiales, mientras que en todas las demás se reportan 7; *A. esepe* y *A. occidentalis* poseen 6 dientes maxilares, *A. iridescens* y *A. microrhynchus* poseen 6-7, *A. cerberus* posee 7, mientras que *A. dumni* es la única especie en la cual se reportan 5-7 dientes maxilares. Por lo tanto se sugiere que estas características no deberían ser consideradas como caracteres diagnósticos.

En cuanto a patrones de coloración, se encontraron patrones distintos para cada especie. *Atractus cerberus* posee coloración dorsal marrón con bandas longitudinales negras tenues; el vientre es amarillo claro tenuemente moteado. Los patrones de coloración más diversos se encontraron en *A. dumni*, estos patrones se ilustran en la Figura 1: A) coloración dorsal café con puntos oscuros fácilmente reconocibles del mismo tamaño a lo largo de todo el cuerpo, B) coloración dorsal café oscura con puntos casi irreconocibles pero presentes y C) coloración dorsal café con una serie de líneas longitudinales café oscuras o negras interrumpidas a lo largo del cuerpo; la coloración ventral va desde crema sin manchas hasta vientre totalmente negro, con individuos que presentan patrones ventrales intermedios a

los antes mencionados. En *A. esepe* el patrón de coloración dorsal es distinto para los dos individuos encontrados, poseen líneas oscuras completas o discontinuas; la coloración del vientre es crema levemente moteada. En *A. iridescens* la coloración dorsal es café con manchas discontinuas oscuras rodeadas de escamas más claras, en el primer tercio del cuerpo las manchas son más grandes y disminuyen de tamaño a lo largo del cuerpo; el vientre es crema amarillento moteado de color café hacia las primeras hileras de escamas dorsales. En *A. microrhynchus* se encontró una coloración dorsal café clara u oscura con manchas oscuras bien diferenciadas en todo el cuerpo, dispuestas en forma de zig-zag, normalmente ocupando tres filas de escamas dorsales; el vientre es de color crema con manchas de color café oscuro. Finalmente, *A. occidentalis* posee un dorso marrón con líneas continuas longitudinales a lo largo del cuerpo; el vientre es crema tenuemente moteado en individuos juveniles; en individuos adultos el vientre es completamente negro. En ninguna especie se encontró dimorfismo sexual marcado en patrones de coloración.

En las pruebas a nivel de especie solo se tiene suficiente información para *Atractus dunni* (n = 65; ♂ 34; ♀ 31) y *A. iridescens* (n = 10; ♂ 6; ♀ 4). La prueba de "t de student" demostró que, para *A. dunni* el dimorfismo es marcado por las siguientes seis variables: número de escamas ventrales (n = 88,  $p = 0,00$ ), número de escamas subcaudales (n = 87,  $p = 0,000$ ), SVL (n = 88,  $p = 0,002$ ), tamaño de la cola (n = 87,  $p = 0,000$ ), radio TL/SVL (n = 87,  $p = 0,000$ ), y radio TL/TtL (n = 87,  $p = 0,000$ ) y, para *A. iridescens* las variables que lo explican son el número de escamas ventrales, subcaudales, radio TL/TtL y radio TL/SVL (n = 10,  $p < 0,05$ ).

Para las otras cuatro especies se observa lo siguiente: *Atractus cerberus*, los dos individuos examinados son machos, por lo cual no se puede para realizar un contraste entre sexos; *A. esepe*: en comparación a la hembra (MZUTI 3759), el macho (MZUTI 3758) posee menor número de escamas ventrales (♂149; ♀160), mayor número de escamas subcaudales (♂44; ♀30), un SVL menor (♂235 mm; ♀244 mm), y un tamaño de cola mayor, representando el 18% del tamaño total (R TL/TtL = ♂0,18; ♀0,12) y el 23% del SVL (R TL/SVL = ♂0,23, ♀0,14); *A. microrhynchus*: los machos (n = 3) tienen menor número de escamas ventrales (♂144-148; ♀161-164) y mayor número de escamas subcaudales (♂36-43; ♀26-

28) que las hembras (n= 2), en los machos la cola representa entre el 15,5% y el 16,5% del tamaño total ( $R TL/TtL = \text{♂}0,155- 0,165$ ) y, entre el 18,3% y el 19,8% del tamaño del cuerpo ( $R TL/SVL = \text{♂}0,183- 0,198$ ), siendo mayor que en las hembras ( $R TL/TtL = 0,099-0,102$ ;  $R TL/SVL = 0,11$ ); *A. occidentalis*: los machos (n= 2) tienen menor número de escamas ventrales (♂133-138, ♀148-149) y mayor número de escamas subcaudales (♂35-36, ♀20-25) que las hembras (n= 2), en los machos la cola representa entre el 15,4% y el 16,5% del tamaño total ( $R TL/TtL = \text{♂}0,154- 0,165$ ) y, entre el 18,3% y el 19,7% del tamaño del cuerpo ( $R TL/SVL = \text{♂}0,183- 0,197$ ), siendo mayor que en las hembras ( $R TL/TtL = 0,095-0,106$ ;  $R TL/SVL = 0,105- 0,119$ ). Los conteos de escamas y los datos merísticos para todos los individuos revisados se presentan en el Anexo 2. De todos los especímenes de *A. occidentalis* revisados en el presente estudio, cuatro (EPN 13077; FHGO 385; MZUTI 1385; QCAZ 9733) siguen los patrones de coloración de *A. occidentalis* presentados por Savage (1955, 1960); mientras que los otros tres especímenes (MZUTI 2649, 2650, 3323) siguen los patrones de coloración (B, A y C respectivamente) y lepidosis de *A. dunni*, por lo tanto, estos especímenes fueron re identificados como *A. dunni*. Los valores de lepidosis principales se encuentran resumidos en la Tabla 1.

El PCA realizado en base a datos merísticos (Figura 2) demuestra que los dos primeros componentes explican el 91,2% de la variación total. El CP1 (Componente Principal 1) explica el 63,1% de la variación y obtiene cargas altas en la mayoría de las variables, principalmente en las siguientes tres: SVL (carga positiva), TtL (carga positiva) y HEAL (carga positiva); mientras que el CP2 (Componente Principal 2) explica el 28,1% de la variación con carga alta en las siguientes variables: TL (carga positiva), RTL/TtL (carga positiva) y RTL/SVL (carga positiva). Ambos componentes principales presentan un autovalor significativo (Tabla 2). Debido al solapamiento de los datos, tanto en el CP1 como en el CP2, el PCA no permitió diferenciar a las especies entre sí (Figura 2).

## 5.2. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

La matriz fusionada para los análisis filogenéticos constó de tres genes mitocondriales y tres nucleares, con un total de 4263 bp (513 para *16S*, 1083 para *Cytb*, 672 para *ND4*, 573 para *CMOS*, 519 para *NT3* y 903 para *RAG1*). La mejor estrategia de partición y modelos de evolución fueron GTR + I + G (*16S*, *Cytb* 1ª posición y *ND4* 1ª posición), JC (*CMOS* 1ª posición, *CMOS* 2ª posición y *NT3* 2ª posición), HKY + I (*CMOS* 3ª posición, *Cytb* 2ª posición y *ND4* 2ª posición), HKY + G (*Cytb* 3ª posición y *ND4* 3ª posición), y k80 + I + G (*NT3* 1ª y 3ª posición, *RAG1* 1ª 2ª y 3ª posición).

El árbol filogenético obtuvo alto soporte en la mayoría de las ramas (Figura 3). El clado correspondiente al grupo *iridescens* obtuvo el máximo soporte; *Atractus cerberus* se separa y presenta como especie hermana del resto del grupo *iridescens* con un alto valor de soporte (PP= 1); *A. iridescens* es monofilético y está separado de *A. esepe*, *A. dumni*, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis* con alto valor de soporte (PP= 1); una especie candidata (EC; previamente identificada como *A. iridescens*) se presenta como hermana de *A. esepe*, *A. dumni*, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis* con un alto soporte (PP= 0,99); *A. esepe* forma un subclado hermano a *A. dumni*, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis* (PP= 1); *A. dumni* se presenta como un grupo parafilético, incluyendo un subclado con soporte moderado (PP= 0,73; llamado *A. dumni* sensu stricto) y cinco muestras que se encuentran ubicadas dentro del llamado Clado A, (PP= 0,83); el Clado A contiene a todas las muestras de *A. dumni* provenientes de Mindo, Pichincha, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis*.

### 5.2.1. DIVERGENCIA GENÉTICA

Las distancias-*p* no corregidas interespecíficas dentro del grupo *iridescens* varían de 0,1% (Clado A) a 4,3% (*A. cerberus*) en el gen *16S*; de 2,7% (Clado A) a 14,8% (*A. cerberus*) usando el gen *Cytb* y de 1,5% (Clado A) a 16,1% (*A. cerberus*) utilizando el gen *ND4* (Figura 4). Los valores correspondientes a las distancias entre

la EC (QCAZ 8072) en comparación con *A. esepe* y *A. iridescens* (por ser las especies más cercanas de acuerdo al árbol filogenético) son de 1,2% y 1,8%, respectivamente en 16S y 11,5% con *A. esepe* en ND4. Finalmente, el Clado A, en comparación con *A. dumni* sensu stricto, posee una divergencia de 0,1% en 16S; 2,7% en *Cytb* y 1,5% en ND4. Los demás valores de divergencia genética inter e intraespecífica se detallan en las Tablas 3, 4 y 5; en la Figura 4 se ilustran las distancias genéticas entre pares de especies de *Atractus* del grupo *iridescens*.

### 5.2.2. DELIMITACIÓN DE ESPECIES

Los análisis de bPTP arrojaron una media de cinco especies (rango= 5-8), para la matriz realizada con los tres genes mitocondriales (Figura 5). En estos análisis, *Atractus cerberus*, *A. esepe*, *A. iridescens* y EC (QCAZ 8072) se proponen como especies distintas con alto valor de soporte (PP= 0,99 -1); mientras que *A. dumni*, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis* se proponen como una sola especie (0,78), principalmente debido a que en el árbol mitocondrial (Anexo 4) se integran dos muestras de *A. dumni* (QCAZ 4151; QCAZ 10554) dentro del llamado Clado A, descrito previamente en la sección 5.2.

### 5.3. ANÁLISIS DE ENVOLTURA AMBIENTAL

En función de los datos WorldClim extraídos para cada especie, se describen los valores correspondientes a temperatura anual media y precipitación anual media, debido a que las demás variables se derivan de estas dos. *Atractus cerberus* habita en áreas distribuidas ambientalmente entre 23,29° C y 23,40° C ( $\bar{x} = 23,34^{\circ} \text{C} \pm 0,05$ ), y entre 255 mm y 260 mm, siendo la especie registrada en las zonas de menor precipitación del grupo ( $\bar{x} = 257,5 \text{ mm} \pm 2,5$ ). *A. dumni* sensu lato habita en áreas distribuidas ambientalmente entre 11,88° C y 18,67° C ( $\bar{x} = 16,57^{\circ} \text{C} \pm 1,45$ ), llegando a ser la especie registrada en las zonas de menor temperatura del grupo; además de ser la que en mayor rango de temperaturas se distribuye, teniendo una diferencia de 6,8°C entre mínima y máxima; y entre 1000 mm y 2561 mm ( $\bar{x} = 1824,48 \text{ mm} \pm 2423,28$ ). *A. esepe* habita en áreas de 24,94° C y 1592 mm. *A.*

*iridescens* habita en áreas distribuidas ambientalmente entre 21,63° C y 25,96° C ( $\bar{x} = 24,06^\circ \text{ C} \pm 1,53$ ), y entre 2539 mm y 3283 mm, siendo la especie que se distribuye en las zonas con mayor precipitación ( $\bar{x} = 2840,86 \text{ mm} \pm 291,2$ ). *A. microrhynchus* habita en áreas distribuidas ambientalmente entre 19,23° C y 24,35° C ( $\bar{x} = 22,49^\circ \text{ C} \pm 2,28$ ), y entre 981 mm y 2658 mm ( $\bar{x} = 1518,25 \text{ mm} \pm 775,35$ ), a pesar de ser una especie con poca cantidad de datos de colección posee rangos de variación más elevados que otras especies del grupo, por ejemplo entre la temperatura media anual mínima y máxima existen 5° C de diferencia y entre la precipitación media anual mínima y máxima existen 1677 mm de diferencia. *A. occidentalis* habita en áreas distribuidas ambientalmente entre 16,14° C y 18,69° C ( $\bar{x} = 17,53^\circ \text{ C} \pm 1,23$ ), y entre 1951 mm y 2485 mm ( $\bar{x} = 2258 \text{ mm} \pm 234,90$ ). Todos los valores correspondientes a variables WorldClim (BIO1-BIO19) para todas las especies se detallan en el Anexo 5.

El Análisis de Componentes Principales realizado en base a la matriz generada por DIVA-GIS (Figura 6) demuestra que entre los dos primeros Componentes Principales se explica el 82,4% de la varianza total. El CP1 (52,1%) está explicado principalmente por las siguientes variables: BIO6- Temperatura Mínima del Período más Frío (carga positiva), BIO8- Temperatura Media de los Tres Meses Más Húmedos del año (carga positiva) y BIO1- Temperatura Media Anual (carga positiva) (Tabla 6). En este Componente se puede observar la segregación entre algunas especies (Figura 6). *Atractus dunnii*, *A. occidentalis* y una localidad de *A. microrhynchus* (QCAZ 1219) se encuentran solapadas entre sí en ciertas regiones del CP1, pero formando un grupo separado a las otras especies. *A. cerberus*, *A. esepe*, *A. iridescens* y *A. microrhynchus* forman otro grupo, con un ligero solapamiento entre *A. cerberus* y *A. iridescens*; mientras que *A. esepe* y *A. iridescens* se solapan entre sí. *A. microrhynchus* se encuentra disperso a lo largo del CP1. El CP2 corresponde al 30,3% de la variación total y está explicado principalmente por las siguientes variables: BIO12- Precipitación Anual (carga positiva), BIO17- Precipitación del Cuarto más Seco (carga positiva) y BIO13- Precipitación del Mes más Húmedo (carga positiva) (Tabla 6). En este componente se ve una importante separación entre especies: *Atractus dunnii*, *A. occidentalis*, un porcentaje de *A. iridescens* y dos localidades de *A. microrhynchus* se encuentran solapados entre sí; mientras que *A. cerberus* se separa claramente de las otras

especies, al igual que *A. esepe* y un pequeño porcentaje de *A. iridescens*. Consecuentemente, en el gráfico del Análisis de Componentes Principales (tanto en eje X como Y) se observa una segregación entre todas las especies, excepto entre *A. dumni* y *A. occidentalis* que se solapan tanto en el CP1 como en el CP2 (Figura 6).

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. VARIACIÓN MORFOLÓGICA EN EL GRUPO *IRIDESCENS*

#### 6.1.1. DIMORFISMO SEXUAL

Uno de los principales problemas para el estudio de *Atractus* es la escasez de especímenes en los museos (Cisneros-Heredia, 2005; Passos et al., 2009a, 2012, 2013a; Salazar-Valenzuela et al., 2014). Esto dificulta la comparación entre especies del grupo *iridescens* y, en algunas ocasiones, no permite esclarecer diferencias (poblacionales, ontogénicas, sexuales, etc.) dentro de la misma especie (por ejemplo: *A. cerberus* y *A. esepe*).

El dimorfismo sexual se ha reportado para varios géneros de serpientes como *Crotalus*, *Eirenis*, *Hierofis*, *Lampropeltis* y *Atractus* (Shine, 1994; Passos et al., 2005; Passos, Fernandes y Borges-Nojosa, 2007; Passos et al., 2009a 2013a, Passos, Chiesse, Torres-Carvajal y Savage, 2009c; Passos Kok, de Albuquerque y Rivas, 2013b; Faiman et al., 2018; Tamagnini, Stephenson, Brown, y Meloro, 2018), principalmente se lo ha demostrado en la diferenciación en el tamaño de la cola entre machos y hembras, en la cantidad de escamas ventrales y subcaudales, y en el porcentaje de la cola que representa a la longitud rostro-cloacal ( $R TL/SVL$ ) (King, 1989; Shine, 1994; Passos et al., 2013a, 2013b).

Dentro del grupo *iridescens*, los patrones de diferenciación sexual descritos en este trabajo son marcados en casi todas las especies del grupo. Tal como se puede observar en la Tabla 1, los machos poseen entre 4-16 escamas más en la cola, y entre 11-17 escamas ventrales menos que las hembras. Además, se comprobó que la cola en los machos es de mayor tamaño que las hembras, de esta manera el  $R TL/SVL$  es mayor en machos, siguiendo las tendencias marcadas en estudios previos de dimorfismo sexual en serpientes.

### 6.1.2. VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA

Generalmente los resultados de conteos de escamas ventrales y subcaudales y las medidas de SVL y TL obtenidos en el presente trabajo difieren con los presentados por Arteaga et al. (2017), posiblemente debido al método de conteo y medición utilizado. En el presente estudio se repitieron las medidas y conteos tres veces para evitar errores, tanto en toma de datos como en la transcripción de los mismos. Gran parte de los ejemplares no se encuentran en un estado óptimo de conservación, principalmente por problemas de preservación y cortes de disección en medio de la zona ventral, lo que podría explicar en parte las diferencias en medidas. De esta manera, la descripción de *Atractus cerberus* presentada por Arteaga et al. (2017) concuerda con lo obtenido en la presente revisión en cuanto al número de escamas supralabiales, infralabiales y gulares, y el conteo de dientes maxilares; mientras que difiere en el número de escamas ventrales y pre ventrales, disminuyendo el rango reportado de 152-157 a 149-150 y de tres a dos, respectivamente, esta gran disminución en el número de escamas puede deberse a un error de conteo por parte de los autores. De igual manera, se encontró diferencias en el SVL y TL, el SVL pasa a variar de 212 a 221 mm (MZUTI 4330) y de 309 a 300 mm (MZUTI 5108), y el TL de 23 a 26 mm (MZUTI 4330).

En el caso de *Atractus dunni*, los datos del presente estudio concuerdan con estudios previos (Cisneros-Heredia 2005; Arteaga et al. 2017) en cuanto al número de escamas supralabiales, infralabiales y dientes maxilares. Sin embargo, el número de escamas ventrales y subcaudales reportado previamente es de 125-150 y 19-37 respectivamente (Cisneros-Heredia, 2005; Arteaga et al., 2017), mientras que en nuestra revisión es de 125-153 y 14-43. Del mismo modo, el tamaño de cola varía de 15-22% del SVL en machos y 10-14% en hembras (Cisneros-Heredia, 2005; Arteaga et al., 2017) a 14-24% en machos y 9-13% en hembras. El tamaño de muestra más grande de este estudio ( $n = 65$ ) en comparación con estudios anteriores ( $n = 13$  Cisneros-Heredia, 2005;  $n = 22$  Arteaga et al., 2017) podría explicar estas diferencias. Otro factor que afecta estas variaciones es la identificación errónea de sexos; en el presente trabajo pudimos observar varios machos que previamente fueron identificados como hembras (Arteaga et al., 2017),

posiblemente por la dificultad de determinar la existencia o ausencia de hemipenes mediante una incisión en la base de la cola. Para la correcta identificación de esta especie se siguió la descripción de Savage (1955, 1960) y Cisneros-Heredia (2005), con lo cual se determinó que tres de cuatro individuos propuestos por Arteaga et al. (2017) como *A. occidentalis* corresponden a *A. dunnii*.

*Atractus iridescens* es un caso similar a *A. dunnii*, la última revisión completa para esta especie fue realizada por Passos et al. (2009b), en la cual se reportan la misma cantidad de escamas supralabiales, infralabiales, gulares y número de dientes maxilares que lo encontrado en la presente revisión y el trabajo de Arteaga et al. (2017). A pesar de esto, el número de escamas ventrales, subcaudales y prefrontales se reportan de 135-150, 25-42 y tres respectivamente, siendo los rangos de las ventrales y subcaudales prácticamente indistintos entre machos y hembras (Passos et al., 2009b; Arteaga et al., 2017); en nuestra revisión se encuentra una mayor diferenciación entre machos y hembras en el número de escamas ventrales y subcaudales; los machos poseen entre 124-149 ventrales y 30-42 subcaudales, mientras que las hembras poseen entre 137-141 ventrales y 26-31 subcaudales. Consecuentemente, se aumenta el rango a 124-149 ventrales, 24-42 subcaudales y 2-4 prefrontales. Además, el porcentaje del tamaño de cola cambia de 14-28% del SVL en machos y 14-18% en hembras (Passos et al. 2009b; Arteaga et al., 2017) a 14-25% en machos y 11-13% en hembras; estas diferencias se pueden deber a la diferenciación en el método de medición de los individuos, ya que el número de especímenes revisados no es significativamente distinto entre los tres estudios, siendo  $n = 8$  (Passos et al., 2009b) y  $n = 8$  (Arteaga et al., 2017) vs  $n = 10$  (revisión actual).

La descripción de *A. esepe* de Arteaga et al. (2017) concuerda con lo obtenido en nuestra revisión en el número de escamas supralabiales, infralabiales, gulares y prefrontales; pero difiere en el número de escamas ventrales, y subcaudales, aumentando el rango reportado de 149-156 a 149-160 y de 30-41 a 30-44 respectivamente. Arteaga et al. (2017) reportan cinco dientes maxilares, tanto para el holotipo como para el paratipo, pero en el presente estudio contamos seis dientes maxilares, siendo el más posterior de menor tamaño en comparación con los anteriores, pero notablemente visible tanto en la maxila izquierda como en la

derecha. Al igual que con *A. cerberus*, el SVL de los dos individuos varía, entre el estudio de Arteaga et al. (2017) y este estudio, de 232 a 235 mm (MZUTI 3758) y de 241 a 244 mm (MZUTI 3759).

## 6.2. FILOGENIA DEL GRUPO *IRIDESCENS*

Este estudio es el segundo en utilizar análisis filogenéticos moleculares para las serpientes tierreras *Atractus* en el Ecuador. La taxonomía de este género no se ha logrado resolver por completo y aún presenta varios problemas. En varios estudios se ha propuesto a *Atractus* como un género monofilético (Sheehy III, 2012; Pyron, Guayasamin, Peñafiel, Bustamante y Arteaga, 2015; Figueroa et al., 2016; Arteaga et al., 2017); sin embargo, al no utilizar todas las especies del género, sino una pequeña muestra, esta monofilia podría ser refutada. En el presente estudio se corroboró la monofilia del grupo *iridescens*, con la posible inclusión de una especie candidata que se discutirá más adelante en esta sección. Las relaciones filogenéticas encontradas son similares a las sugeridas por Arteaga et al. (2017), cuyo trabajo se basó en tres genes mitocondriales de 18 especímenes (para el grupo *iridescens*), teniendo grupos bien consolidados entre la mayoría de las especies. Las diferencias en la topología encontrada en nuestro estudio en comparación con el trabajo de Arteaga et al. (2017) radican en la inclusión de nuevas secuencias y nuevos especímenes, principalmente provenientes del QCAZ.

En este estudio, la filogenia (Figura 3) indica que *Atractus dunnii* como actualmente se la conoce es una especie parafilética; con la población de *A. dunnii* de Mindo, Pichincha incluyéndose dentro del Clado A junto con *A. microrhynchus* y *A. occidentalis*; lo cual podría sugerir que el Clado A en realidad representa una sola especie. Por otro lado, *A. iridescens* y *A. esepe* son especies que se confirman como monofiléticas.

Al comparar los valores de divergencia genética no existe un umbral establecido para diferenciar especies de *Atractus*. Consecuentemente, en el presente estudio se utiliza una comparación con las especies preestablecidas dentro del grupo

*iridescens* como valores de referencia. Para el Clado A la divergencia genética con respecto a *A. dunni* sensu stricto es de 2,7 % en el gen *Cytb*, determinado como el marcador molecular más importante en la reconstrucción de relaciones filogenéticas (Patwardhan, Ray y Roy 2014); mientras que dentro del mismo Clado A, existe una divergencia genética de 0- 1,1%, los valores más bajos teniendo en cuenta que dentro del Clado A se encuentran tres especies distintas. En el caso de la especie candidata, comprobamos una divergencia genética de 1,8% con *A. iridescens* en el gen *16S* y de 1,2% con *A. esepe*; si bien es un valor relativamente bajo, dentro del Clado A existe una divergencia genética de 0- 0,02%, por lo tanto nuestra especie candidata obtiene mayor soporte y podría ser confirmada como una especie nueva. En la Figura 4 se puede observar que tanto en *16S* como en *ND4* las distancias genéticas de la especie candidata, tienen valores sumamente altos, únicamente comparables con los de *A. cerberus*, especie confirmada.

### 6.3. DELIMITACIÓN DE ESPECIES

Para el análisis bPTP, Zhang et al. (2013) sugieren cautela en la interpretación de datos en los cuales el número de individuos muestreados por especie no esté equilibrado. Las especies analizadas en este estudio no poseen la misma cantidad de datos (*A. cerberus* n = 1; *A. dunni* n = 13; *A. esepe* n = 13; *A. iridescens* n = 5; *A. microrhynchus* n = 2; *A. occidentalis* n = 1; EC n = 1), generando una representación conflictiva de los resultados. Como se mencionó en la sección 5.2.2, nuestro análisis bPTP de delimitación de especies (Figura 5) sugieren que *A. dunni*, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis* representan a una sola especie, lo cual está en conflicto con la filogenia inferida (Figura 3).

En la Figura 5, al igual que en los árboles filogenéticos (Figura 3; Anexo 4), la especie candidata (QCAZ 8072) se presenta como hermana de un clado que contiene a *A. esepe*, *A. dunni* sensu stricto y al Clado A (*A. dunni* Mindo, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis*) con soporte alto en el análisis (PP = 1), aumentando la robustez de la hipótesis de existencia de una especie nueva dentro del grupo *iridescens*.

En comparación con el trabajo de Arteaga et al. (2017), se aumentan siete especímenes; seis de estos correspondientes a *A. dunnii*, de los cuales las localidades nuevas corresponden a Naranjito-Cotopaxi (1), Seis de Julio-Imbabura (1) y Santa Lucía-Pichincha (2), las otras dos colecciones corresponden a Mindo-Pichincha, localidad que fue discutida previamente. El último espécimen nuevo corresponde a la especie candidata (QCAZ 8072), colectada en la zona nororiental de Esmeraldas, entre 30 (al noroccidente) y 72 (al suroccidente) km de separación de las colecciones de *A. iridescens*. Por lo tanto, un mayor muestreo de la zona noroccidental de Pichincha y nororiental de Esmeraldas es primordial para determinar los límites reales entre las especies en conflicto provenientes de dichas zonas.

Passos, Prudente, Ramos, Caicedo-Portilla y Lynch (2018) proponen que para una correcta delimitación de especies (reconocimiento, distinción o sinonimización) en el género *Atractus* es necesario utilizar una revisión de la morfología de los hemipenes. Además, sugieren incluir patrones de coloración, lepidosis, dientes maxilares y micro-ornamentación de escamas. Por ejemplo, en base a la morfología de los hemipenes, Passos et al. (2009c) distinguen a *A. duboisi* y *A. orcesi* de *A. occipitoalbus*; Passos y Prudente (2012) proponen la sinonimización de *A. davidhardi*, *A. janethae* y *A. lucilae*; dentro del grupo *iridescens*, Passos et al. (2012), mencionan que *A. microrhynchus* difiere de *A. dunnii*, *A. iridescens* y *A. occidentalis* por poseer hemipenes fuertemente bilobulados y ligeramente semicapitados, con cuatro espinas enganchadas agrandadas dispuestas en series longitudinales sobre la bifurcación del surco espermático; por lo tanto, el análisis de la morfología hemipenial es esencial en la solución del estado taxonómico de especies dentro del grupo.

Si bien las especies del grupo pueden ser identificadas mediante el uso de patrones de coloración y lepidosis, no existen características de escamación únicas para cada especie, gran parte de la caracterización es compartida. Lo mismo ocurre en términos de componentes merísticos, una especie no se puede distinguir de otra por su precisión en el tamaño rostro-cloacal, tamaño de cola, tamaño de la cabeza o el porcentaje que representan las últimas dos para el tamaño total del individuo.

Esto es lo que se aprecia en el PCA en base a datos merísticos (Fig. 1), los rangos de variación de SVL, TtL y HEAL son similares en las seis especies, ninguna es más pequeña o más grande que otra, lo que resulta en el evidenciable solapamiento en el CP1. La única excepción es el individuo de la especie candidata QCAZ 8072 (previamente identificada como *A. iridescens*), que es mucho más grande que las demás especies (SVL=400 mm, TtL=445 mm). Del mismo modo, no se podría alegar que en una especie la cola representa mayor porcentaje del tamaño total o de la longitud rostro-cloacal que en otra, es por esto que existe solapamiento en el CP2.

Por lo tanto, para una correcta delimitación de especies del grupo *iridescens* deberán ser analizadas las características hemipeniales de las especies en conflicto. Si se encuentran diferencias en los hemipenes, se puede sugerir un proceso de especiación entre *A. dunnii*, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis*; si no se encuentran diferencia en la morfología hemipenial la hipótesis de sinonimización presentada en este trabajo tendrá más sustento. Así se proponen dos nuevas hipótesis: la inclusión de una especie candidata proveniente de Esmeraldas, y la posible sinonimización entre *A. microrhynchus*, *A. occidentalis* y la población de *A. dunnii* de Mindo. Además este estudio puede usarse como punto de partida para nuevas investigaciones dentro del grupo *iridescens*.

#### 6.4. ENVOLTURA AMBIENTAL

Generalmente los estudios que se han realizado en *Atractus* presentan mapas de distribución geográfica (Savage, 1960; Haad, 2004; Esqueda y La Marca, 2005; Passos et al., 2012, 2013a; Salazar-Valenzuela et al., 2014), pero se habla muy poco del espacio ambiental que ocupan las especies. En el presente estudio se propone por primera vez un análisis de envoltura ambiental, mediante el cual se comparan las preferencias ambientales de las especies analizadas (Menéndez-Guerrero, 2001; Vaca-Guerrero, 2012; Navarrete, 2015).

Estudios previos mencionan que cuando existe segregación en la distribución ambiental, se puede sugerir que existen diferencias en el nicho ecológico que

ocupan las especies (Vaca-Guerrero 2012; Navarrete, 2015). Cada especie del grupo *iridescens* posee preferencias climáticas distintas y ha sido colectada en zonas con diferentes características ambientales. Mediante el Análisis de Componentes Principales (PCA) se comprobó que los patrones de distribución ambiental de tres de las seis especies (*Atractus cerberus*, *A. esepe* y *A. iridescens*) se separan formando grupos claramente marcados por especie, esto quiere decir que estas tres especies poseen preferencias ambientales distintas a las otras especies del grupo, ya sea en la temperatura, precipitación, etc; mientras que otras dos especies (*A. dunni* y *A. occidentalis*) se solapan, tanto en el CP1 como en el CP2, formando un solo grupo, por lo cual comparten características en su envoltura ambiental. Esta similitud se puede explicar debido a que ambas especies han sido colectadas en sectores similares, por ejemplo en Santo Domingo (La Favorita) y Pichincha (Mindó); la mayoría de las colecciones de *A. occidentalis* (tres de cuatro especímenes utilizados en el presente estudio) se han realizado en Mindó. Finalmente, existe una especie (*A. microrhynchus*) que no forma un grupo marcado, pero tampoco se solapa con otras especies. La segregación o solapamiento de valores puede deberse a la poca cantidad de datos para la mayoría de las especies (Vaca-Guerrero, 2012), por lo tanto, para una mayor fidelidad de los resultados se debería tener mayor tamaño de muestra para cuatro de las seis especies analizadas (*A. cerberus*, *A. esepe*, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis*).

## 7. CONCLUSIONES

- Cinco de las seis especies del grupo presentan dimorfismo sexual en el número de escamas ventrales, número de escamas subcaudales, SVL y TL.
- Los caracteres morfológicos analizados en este estudio no pueden ser utilizados como caracteres diagnósticos para delimitar a las especies del grupo *iridescens*.
- *A. dumni* y *A. esepe* son las únicas especies del grupo que presentan variación en patrones de coloración intraespecíficos.
- La filogenia molecular respalda la monofilia de dos de las especies del grupo *iridescens* (*A. esepe* y *A. iridescens*).
- Al ser *A. dumni* una especie parafilética, la población de *A. dumni* de Mindo-Pichincha forma un clado junto a *A. microrhynchus* y *A. occidentalis*; las demás poblaciones de *A. dumni* se encuentran en un clado hermano a las especies mencionadas anteriormente.
- Cuatro especies (*Atractus cerberus*, *A. esepe*, *A. iridescens* y *A. microrhynchus*) poseen envoltura ambiental distintas de las otras especies.
- Dos especies (*A. occidentalis* y *A. dumni*) comparten envoltura ambiental entre sí.

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arteaga, A., Mebert, K., Valencia, J., Cisneros-Heredia, D., Peñafiel, N., Reyes-Puig, C., Viera-Fernandes, J. y Guayasamin, J. (2017). Molecular phylogeny of *Atractus* (Serpentes, Dipsadidae), with emphasis on Ecuadorian species and the description of three new taxa. *ZooKeys*, 661, 91–123. <http://doi.org/10.3897/zookeys.661.11224>
- Boulenger, G. (1894). Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History), Volume 2. Trustees of British Museum (Natural History), London, UK. *Nature*, 48, 313.
- Boulenger, G. (1913) A collection of batrachians and reptiles made by Dr. H. G. F. Spurrell, F. Z. S., in the Chocó. Colombia. *Proceedings Zoological Society, London*, 1913, 1019–1038.
- Cisneros-Heredia, D. (2005). Rediscovery of the Ecuadorian snake *Atractus dunnii* Savage, 1955 (Serpentes: Colubridae). *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series*, 174, 87–114.
- Cisneros-Heredia, D. y Romero, A. (2015) First country record of *Atractus medusa* (Serpentes, Dipsadidae) in Ecuador. *Herpetology Notes* 8, 417–420.
- Cope, E. (1868). An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Ecuador and the upper Amazon, with notes on other species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 1868*, 96–140.

- Cottontail, V. M., Kalko, E. K., Cottontail, I., Wellinghausen, N., Tschapka, M., Perkins, S. L., y Pinto, C. (2014). High local diversity of *Trypanosoma* in a common bat species, and implications for the biogeography and taxonomy of the *T. cruzi* clade. *PLoS One*, 9, e108603.
- de Fraga, R., de Almeida, A., Cerneiro, L., Gordo, M., Pirani, R., Rojas, R., de Carvalho, V., Passos, P. y Werneck, F. (2017). Narrow endemism or insufficient sampling? Geographic range extension and morphological variation of the poorly known *Atractus riveroi* Roze, 1961 (Serpentes: Dipsadidae ). *Herpetological Review*, 48, 281–284.
- Dixon, J., y Soini, P. (1977). The reptiles of the upper Amazon basin, Iquitos region, Peru. *Contributions in Biology and Geology, Milwaukee Public Museum* 12, 1–91.
- Dixon, J., y Soini, P. (1986). The Reptiles of the upper Amazon basin, Iquitos Region, Peru. *Contributions in Biology and Geology, Milwaukee Public Museum*. 154.
- Dowling, H. (1951). A proposed standard system of counting ventral in snakes. *British Journal of Herpetology* 1, 97–99.
- Esqueda, L., La Marca, E., y Bazó, S. (2005). Un nuevo colúbrido semifosorial del género *Atractus* (Dipsadinae) de la Vertiente Lacustre de Los Andes de Venezuela. *Herpetotropicos*, 2, 87–93.
- Esqueda, L. y La Marca, E. (2005). Revisión taxonómica y biogeográfica (con descripción de cinco nuevas especies) del género *Atractus* (Colubridae: Dipsadinae) en los Andes de Venezuela. *Herpetotropicos*, 2, 1-32.

- Faiman, R., Abergil, D., Babocsay, G., Razzetti, E., Seligmann, H., y Werner, Y. (2018). A review of sexual dimorphism of eye size in Colubroidea snakes. *Vertebrate zoology*, 68, 91-108.
- Felsenstein, J. (2004). *Inferring Phylogenies Vol. 2*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Figueroa, A., Mckelvy, A., Grismer, L., Bell, C., y Lailvaux, S. (2016). A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PLOS ONE*, 11, 1–31. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0161070>
- Giraudó, A., y Scricchi, G. (2000). The genes *Atractus* (Serpentes: Colubridae) in Northeastern Argentina. *Herpetological Journal*, 10, 81–90.
- Grazziotin, F., Zaher, H., Murphy, R., Scrocchi, G., Benavides, M., Zhang, Y., y Bonatto, S. (2012). Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics*, 1, 1–23.
- Haad, J. (2004). Las serpientes del género *Atractus* Wagler, 1828 (Colubridae, Xenodontinae) en la Amazonia colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 28, 1-446.
- Hijmans, R., Guarino, L., Bussink, C., Mathur, P., Cruz, M., Barrentes, I. y Rojas, E. (2004). Diva-Gis, Version 5.0. *A geographic information system for the analysis of species distribution data*.
- Hijmans, R., Cameron, S. y Parra, J. (2005). WorldClim 1.3. Museum of Vertebrate Zoology University of California, Berkeley,

<http://www.biogeo.berkeley.edu/wolrdclim/methods.htm>

IBM Corp. (2015). IBM SPSS Statistics for Macintosh, Version 23.0. Armonk, NY: IBM Corp.

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Mentjies, P., y Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28, 1647-1649.

King, R. (1989). Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38, 133-154.

Kumar, S., Stecher, G., y Tamura, K. (2016). MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0. *Molecular biology and evolution*, 33, 1870-1874.

Lanfear, R., Frandsen, P., Wright, A., Senfeld, T. y Calcott, B. (2016). PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 34, 772-773.

Maddison, W., y Maddison, D. (2011). Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 3.00 <<http://mesquiteproject.org>>

Menéndez-Guerrero, P. (2001). Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

- Myers, C. (2003). Rare snakes — five new species from Eastern Panama: Reviews of Northern *Atractus* and Southern *Geophis* (Colubridae: Dipsadinae). *American Museum Novitates*, (3391).
- Navarrete, M.J. (2017). Systematics of the *Pristimantis chloronotus* species group (Anura, Craugastoridae) with insights into their historic biogeography (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Passos, P., y Arredondo, J. (2009). Rediscovery and redescription of the Andean earth-snake *Atractus wagleri* (Reptilia: Serpentes: Colubridae). *Zootaxa*, 1969, 59–68.
- Passos, P., Arredondo, J., Fernandes, R., y Lynch, J. (2009a). Three new *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from the Andes of Colombia. *Copeia*, 3, 425–436. <http://doi.org/10.1643/CH-08-063>
- Passos, P., Cisneros-Heredia, D., Rivera, D., Aguilar, C., y Schargel, W. (2012). Rediscovery of *Atractus microrhynchus* and reappraisal of the taxonomic status of *A. emersoni* and *A. natans* (Serpentes: Dipsadidae). *Herpetologica*, 68, 375–392.
- Passos, P., Chiesse, A., Torres-Carvajal, O., y Savage, J. (2009c). Testing species boundaries within the *Atractus occipitoalbus* complex (Serpentes: Dipsadidae). *Herpetologica*, 65, 384-403.
- Passos, P., Echevarría, L., y Venegas, P. (2013a). Morphological variation of *Atractus carrioni* (Serpentes: Dipsadidae). *South American Journal of*

*Herpetology*, 8, 109–120. <http://doi.org/10.2994/SAJH-D-12-00025.1>

Passos, P., y Fernandes, R. (2008). A new species of the colubrid snake genus *Atractus* (Reptilia: Serpentes) from the central Amazon of Brazil. *Zootaxa*, 1859, 59–66.

Passos, P., Fernandes, D., y Borges-Nojosa, D. (2007). A new species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadinae) from a relictual forest in northeastern Brazil. *Copeia*, 2007, 788-797.

Passos, P., Fernandes, R., y Zanella, N. (2005). A new species of *Atractus* (Serpentes: Colubridae) from Southern Brazil. *Herpetologica*, 61, 209–218.

Passos, P., Kok, P., de Albuquerque, N., y Rivas, G. (2013b). Groundsnakes of the lost world: A review of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from the Pantepui region, Northern South America. *Herpetological Monographs*, 27, 52-86.

Passos, P., Mueses-Cisneros, J., Lynch, J., y Fernandes, R. (2009b). Pacific lowland snakes of the genus *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae), with description of three new species. *Zootaxa*, 2293, 1–34. <http://doi.org/10.5281/zenodo.191476>

Passos, P. y Prudente, A. (2012) Morphological variation, polymorphism and taxonomy of the *Atractus torquatus* complex (Serpentes: Dipsadidae). *Zootaxa*, 3407, 1–21.

Passos, P., Prudente, A., Ramos, L., Caicedo-Portilla, J., y Lynch, J. (2018). Species delimitations in the *Atractus collaris* complex (Serpentes: Dipsadidae). *Zootaxa*, 4392, 491-520.

- Patwardhan A., Ray S., y Roy A. (2014) Molecular markers in phylogenetic studies- A review. *Journal of Phylogen Evolution Biol* 2: 1–9.
- Pazmiño-Otamendi, G. (2017). *Atractus iridescens*. 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=48670>>, acceso marzo 25, 2018.
- Pyron, A., Burbrink, F., y Wiens, J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 93-146.
- Pyron, A., Guayasamin, J., Peñafiel, N., Bustamante, L., y Arteaga, A. (2015). Systematics of Nothopsini (Serpentes, Dipsadidae), with a new species of *Synophis* from the Pacific Andean slopes of southwestern Ecuador. *ZooKeys*, 541, 109-147
- Rambaut, A., Drummond, A. (2009). Tracer. Version 1.6. <<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer/>>.
- Rodríguez-Guerra, A. (2010a). *Atractus dunni*. En: Torres-Carvajal, O., Pazmiño-Otamendi, G. y Salazar-Valenzuela, D. 2018. Reptiles del Ecuador. Version 2018.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb/FichaEspecie/Atractus%20dunni>, acceso marzo 25, 2018.
- Rodríguez-Guerra, A. (2010b). *Atractus microrhynchus*. En: Torres-Carvajal, O.,

Pazmiño-Otamendi, G. y Salazar-Valenzuela, D. 2018. Reptiles del Ecuador. Version 2018.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

<https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb/FichaEspecie/Atractus%20microrhynchus>, acceso marzo 25, 2018.

Rodríguez-Guerra, A. (2010c). *Atractus occidentalis*. En: Torres-Carvajal, O., Pazmiño-Otamendi, G. y Salazar-Valenzuela, D. 2018. Reptiles del Ecuador. Version 2018.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

<https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb/FichaEspecie/Atractus%20occidentalis>, acceso marzo 25, 2018.

Ronquist, F., Teslenko, M., Van der Mark. P., Ayres, D., Darling, A., Höhna, S., y Huelsenbeck, J. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* 61: 539-542. *Bioinformatics* 19, 1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>

Salazar-Valenzuela, D., Torres-Carvajal, O., y Passos, P. (2014). A new species of *Atractus* (Serpentes : Dipsadidae) from the Andes of Ecuador. *Herpetologica*, 70, 350–363. <http://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-13-00045>

SAS Institute Inc. JMP, Version 13. (2017). SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007.

Savage J. (1955) Description of new colubrid snakes, genus *Atractus*, from Ecuador. – *Proceedings of the Biological Society of Washington* 68, 11–20.

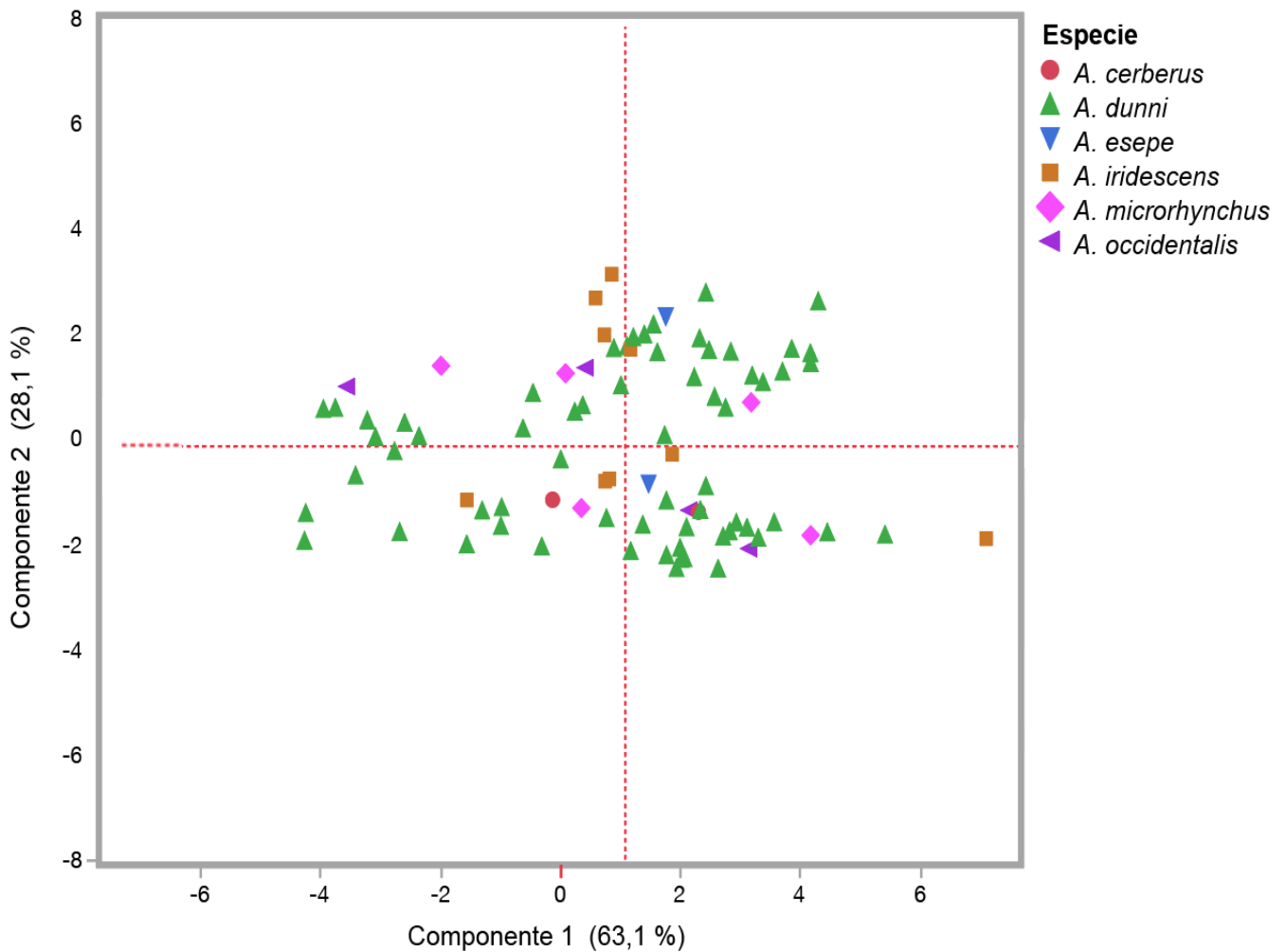
Savage, J. (1960). A revision of the Ecuadorian snakes of the colubrid genus *Atractus*. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 112.

- Sheehy III, C. (2012). *Phylogenetic relationships and feeding behavior of neotropical snail-eating snakes (Dipsadinae, Dipsadini)*. The University of Texas.
- Shine, R. (1994). Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 326-346.
- Tamagnini, D., Stephenson, J., Brown, R. P., y Meloro, C. (2018). Geometric morphometric analyses of sexual dimorphism and allometry in two sympatric snakes: *Natrix helvetica* (Natricidae) and *Vipera berus* (Viperidae). *Zoology*.
- Torres-Carvajal, O., Pazmiño-Otamendi, G. y Salazar-Valenzuela, D. (2018). Reptiles del Ecuador. Version 2018.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. < <https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb>>, acceso marzo 23, 2018.
- Uetz, P., Freed, P., y Hošek, J. (2018). The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org> [accessed 23 Mar 2018]
- Vaca-Guerrero, J. (2012). Biogeografía del género *Bothrocophias* (Serpentes: (Disertación de pregrado). Universidad Central del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Zhang, J., Kapli, P., Pavlidis, P., y Stamatakis, A. (2013). A General Species Delimitation Method with Applications to Phylogenetic Placements. *Bioinformatics. Oxford, England*, 29 (22): 2869-2876.

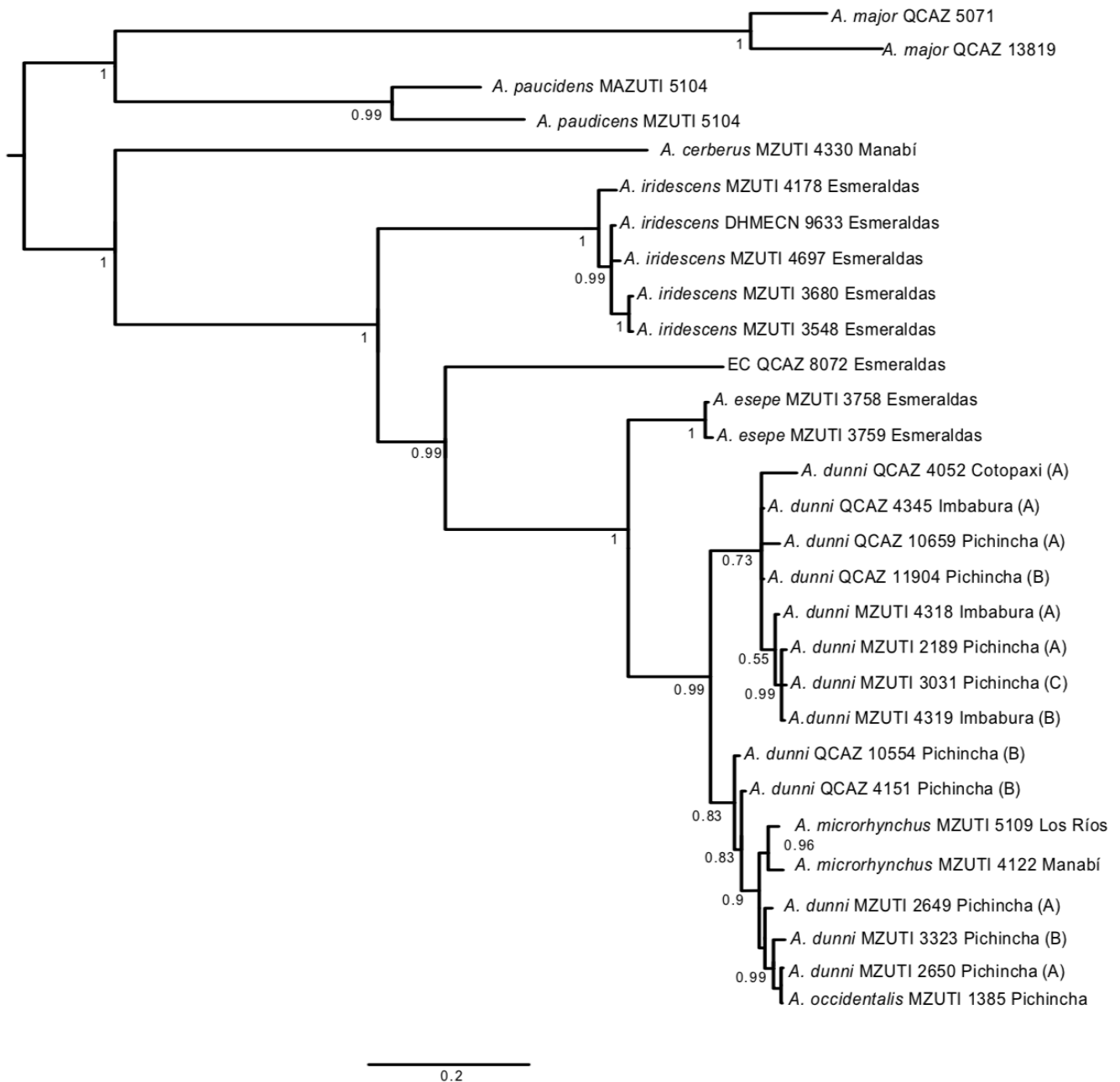
## 9. FIGURAS



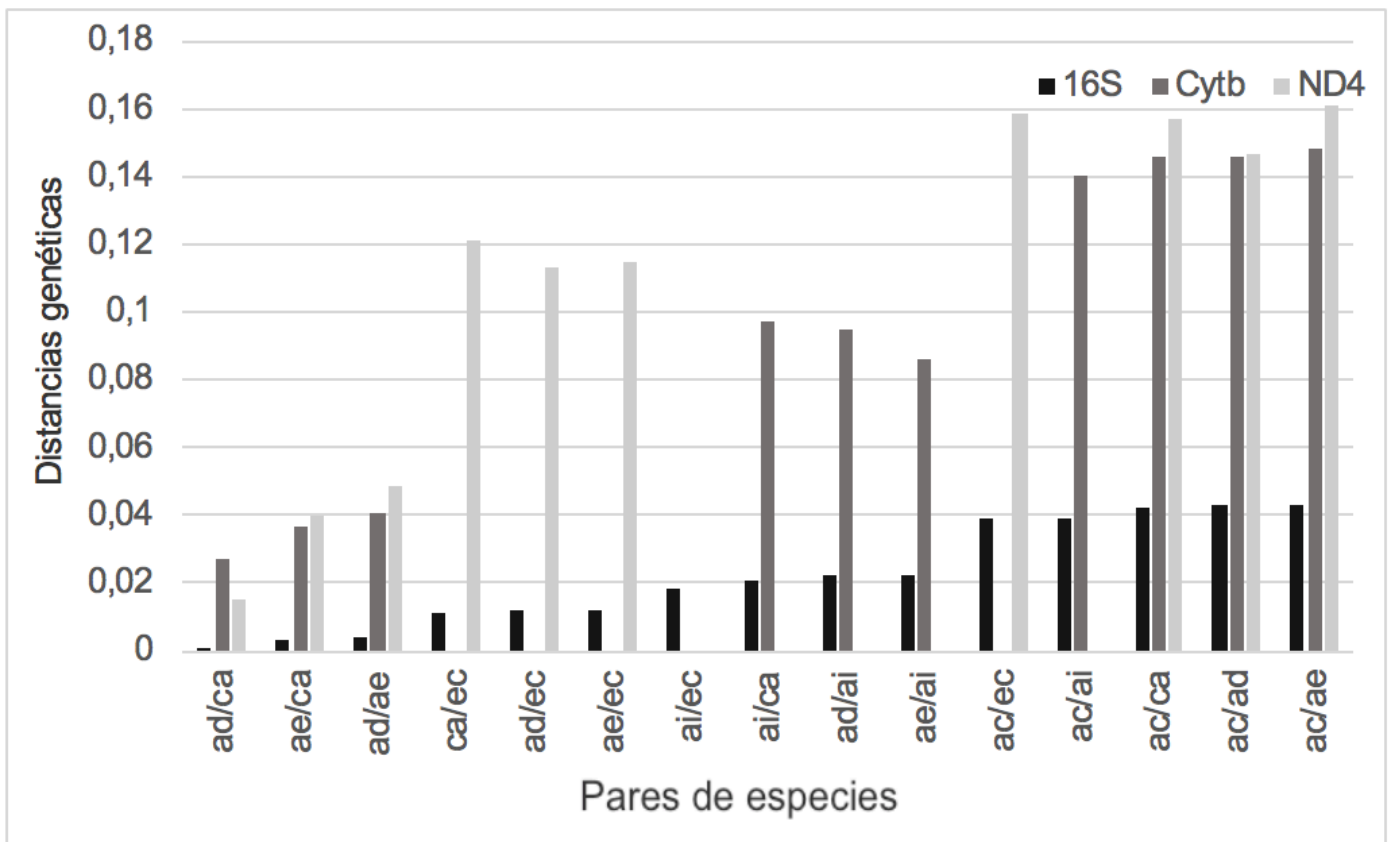
**Fig. 1. Variación en patrones de coloración de *Atractus dunnii*.** A) coloración dorsal café con puntos oscuros fácilmente reconocibles del mismo tamaño a lo largo de todo el cuerpo, B) coloración dorsal café oscura con puntos casi irreconocibles pero presentes y C) coloración dorsal café con una serie de líneas longitudinales café oscuras o negras interrumpidas a lo largo del cuerpo.



**Fig. 2. Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en variables métricas.** Constan todos los especímenes examinados pertenecientes a las seis especies del grupo *iridescens*. El Componente 1 está principalmente explicado por las variables SVL, TtL y HEAL. El Componente 2 está principalmente explicado por TL, RTL/TtL y RTL/SVL.

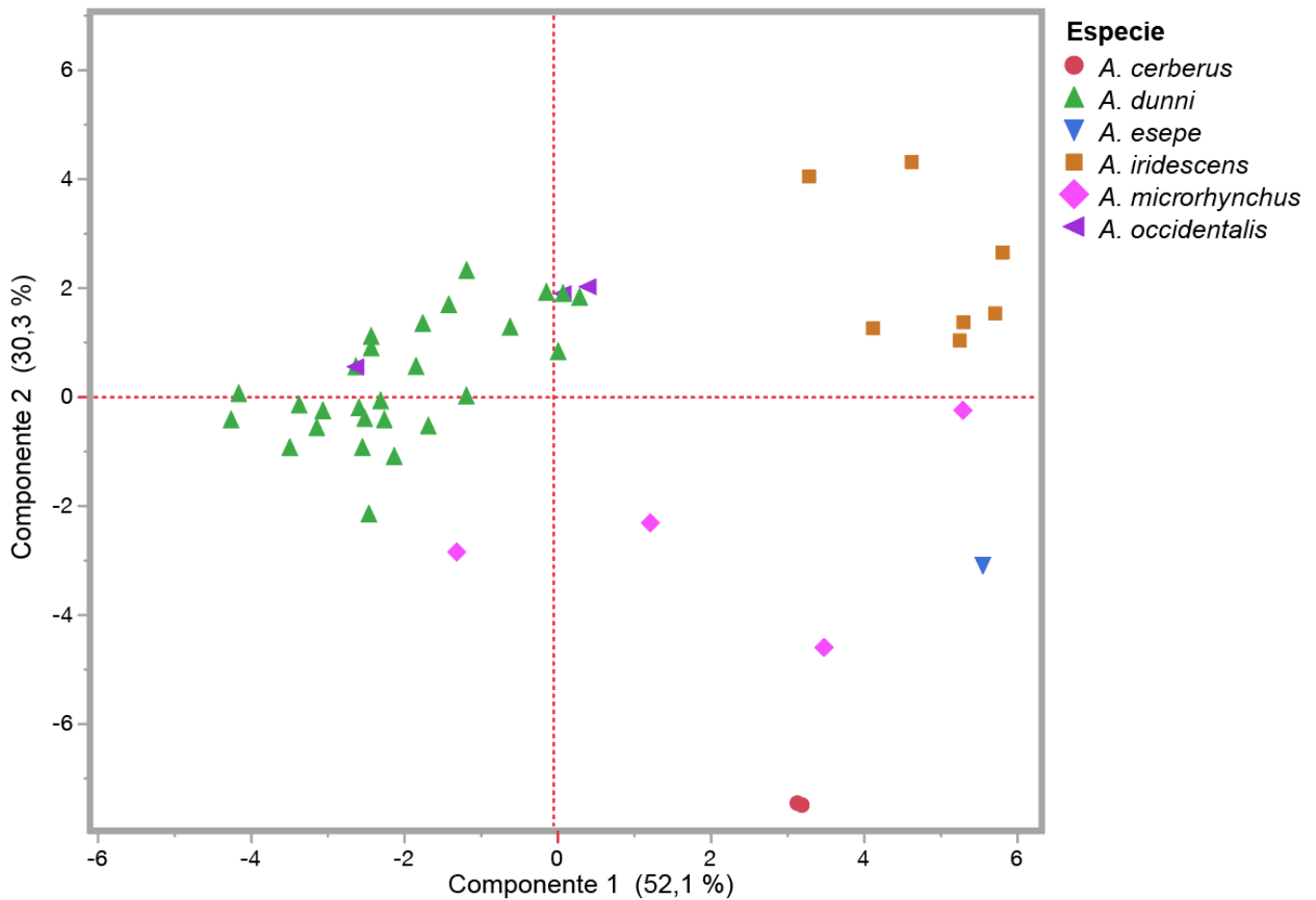


**Fig. 3. Filogenia molecular de las serpientes tierreras *Atractus* del grupo *iridescens*.** Árbol de Inferencia Bayesiana obtenido de análisis de secuencias de ADN de 31 especímenes. Se secuenciaron tres genes mitocondriales (*16S*, *Cytb* y *ND4*) y tres genes nucleares (*CMOS*, *NT3* y *RAG1*). Los números bajo las ramas corresponden a las Probabilidades Posteriores (PP). Las localidades de colección se presentan junto al código de museo del espécimen. *A. major* y *A. paucidens* representan al grupo externo. Las letras entre paréntesis (A-C) junto a la localidad de colección de *A. dunni* corresponde a los patrones de coloración explicados en la Figura 1.



**Fig 4. Gráfico de distancias genéticas entre pares de especies de *Atractus* del grupo *iridescens*.** Gráfico de barras comparativo entre pares de especies utilizando tres marcadores mitocondriales (*16S*, *Cytb*, *ND4*). En algunas comparaciones no se encuentran las tres barras, debido a que alguna de las dos especies en comparación no posee información para alguno de los marcadores utilizados. ac= *Atractus cerberus*, ad= *A. dunnii*, ae= *A. esepe*, ai= *A. iridescens*, ca= Clado A, ec= Especie candidata. Los valores en los genes *16S* y *ND4* para EC son los valores más altos después de los de *A. cerberus*.





**Fig. 6. Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en variables ambientales WorldClim.** Constan todas las localidades de colección de los especímenes pertenecientes a las seis especies del grupo *iridescens*. El Componente 1 está principalmente explicado por las variables BIO6, BIO8 y BIO1. El Componente 2 está principalmente explicado por BIO12, BIO17 y BIO13.

## 10. TABLAS

**Tabla 1. Datos de lepidosis para los miembros del grupo de especies *Atractus iridescens* del Ecuador.** Los valores presentados en esta tabla son los resumidos por especie, además de ser los más utilizados en identificación de serpientes. V= ventrales, SC= subcaudales, M= machos, F= hembras D= dorsales en el medio cuerpo, SL = supralabiales, IL = infralabiales, MT = dientes maxilares.

	<b>V</b>		<b>SC</b>			<b>SL</b>	<b>IL</b>	<b>MT</b>
	<b>M</b>	<b>F</b>	<b>M</b>	<b>F</b>	<b>D</b>			
<i>A. cerberus</i>	149-150	-	25-26	-	17	7	7	7
<i>A. dunni</i>	125-138	137-153	28-43	14-27	17	6-7	6-7	5-7
<i>A. esepe</i>	149	160	34	30	17	7	7	6
<i>A. iridescens</i>	124-149	137-141	30-42	26-31	17	6-7	7	6-7
<i>A. microrhynchus</i>	144-148	161-164	36-43	26-28	17	7	7	6-7
<i>A. occidentalis</i>	133-138	148-149	35-36	20-25	17	7	7	6

**Tabla 2. Carga de las nueve variables utilizadas en el Análisis de Componentes Principales (PCA).** Los valores en negrita corresponden a las tres cargas más altas (variables de mayor aporte para cada componente). CP= Componente Principal.

<b>Variables</b>	<b>CP1</b>	<b>CP2</b>
SVL	<b>16,22</b>	2,06
TL	10,00	<b>16,31</b>
TtL	<b>17,06</b>	0,29
RTL/TtL	0,21	<b>38,73</b>
RTL/SVL	0,22	<b>38,76</b>
HEAL	<b>15,00</b>	1,91
HEAW	12,95	1,33
RHL/TtL	13,99	0,16
MBWI	14,36	0,23
Autovalor	5,67	2,53
PORCENTAJE EXPLICADO %	63,1	28,1
PORCENTAJE ACUMULADO %	63,1	91,2

**Tabla 3. Matriz de distancias genéticas usando el gen mitocondrial 16S.** Los valores fueron estimados mediante el cálculo de la media no corregida. Los valores bajo la diagonal corresponden a la media y el error estándar. Los valores sobre la diagonal corresponden al número de individuos utilizado para la comparación. Los valores en negrita corresponden a las distancias genéticas intraespecíficas.

16S	Outgroup	<i>A. cerberus</i>	<i>A. dunni</i>	<i>A. esepe</i>	<i>A. iridescens</i>	Clado A	EC
Outgroup	<b>0,047</b>	n= 4	n= 11	n= 5	n=8	n=11	n= 4
<i>A. cerberus</i>	(0,059 ± 0,016)	-	n=9	n= 3	n= 6	n= 9	n= 2
<i>A. dunni</i>	(0,046 ± 0,012)	(0,043 ± 0,013)	<b>0,000</b>	n= 10	n= 13	n= 16	n= 9
<i>A. esepe</i>	(0,046 ± 0,012)	(0,043 ± 0,013)	(0,004 ± 0,003)	<b>0,000</b>	n= 7	n= 10	n= 3
<i>A. iridescens</i>	(0,038 ± 0,011)	(0,039 ± 0,012)	(0,022 ± 0,008)	(0,022 ± 0,008)	<b>0,000</b>	n= 13	n= 6
Clado A	(0,045 ± 0,012)	(0,042 ± 0,013)	(0,001 ± 0,001)	(0,003 ± 0,002)	(0,021 ± 0,008)	<b>0,000-0,002</b>	n= 9
EC	(0,041 ± 0,011)	(0,039 ± 0,012)	(0,012 ± 0,005)	(0,012 ± 0,005)	(0,018 ± 0,007)	(0,011 ± 0,005)	-

**Tabla 4. Matriz de distancias genéticas usando el gen mitocondrial Cytb.** Los valores fueron estimados mediante el cálculo de la media no corregida. Los valores bajo la diagonal corresponden a la media y el error estándar. Los valores sobre la diagonal corresponden al número de individuos utilizado para la comparación. Los valores en negrita corresponden a las distancias genéticas intraespecíficas.

Cytb	Outgroup	<i>A. cerberus</i>	<i>A. dunni</i>	<i>A. esepe</i>	<i>A. iridescens</i>	Clado A
Outgroup	<b>0,156</b>	n= 3	n= 5	n= 4	n= 7	n= 11
<i>A. cerberus</i>	(0,149 ± 0,020)	-	n= 4	n= 3	n= 6	n= 9
<i>A. dunni</i>	(0,155 ± 0,021)	(0,146 ± 0,022)	<b>0,001-0,003</b>	n= 5	n= 8	n= 11
<i>A. esepe</i>	(0,158 ± 0,022)	(0,148 ± 0,022)	(0,041 ± 0,008)	<b>0,000</b>	n= 7	n= 10
<i>A. iridescens</i>	(0,155 ± 0,021)	(0,140 ± 0,021)	(0,095 ± 0,015)	(0,086 ± 0,013)	<b>0,000-0,006</b>	n= 13
Clado A	(0,160 ± 0,022)	(0,146 ± 0,021)	(0,027 ± 0,006)	(0,037 ± 0,007)	(0,097 ± 0,015)	<b>0,000-0,011</b>

**Tabla 5. Matriz de distancias genéticas usando el gen mitocondrial *ND4*.** Los valores fueron estimados mediante el cálculo de la media no corregida. Los valores bajo la diagonal corresponden a la media y el error estándar. Los valores sobre la diagonal corresponden al número de individuos utilizado para la comparación. Los valores en negrita corresponden a las distancias genéticas intraespecíficas.

<i>ND4</i>	Outgroup	<i>A. cerberus</i>	<i>A. dunni</i>	<i>A. esepe</i>	Clado A	EC
Outgroup	<b>0,173</b>	n= 4	n= 10	n= 5	n= 11	n= 4
<i>A. cerberus</i>	(0,178 ± 0,057)	-	n=8	n= 3	n= 9	n= 2
<i>A. dunni</i>	(0,186 ± 0,059)	(0,147 ± 0,038)	<b>0,000-0,003</b>	n= 9	n= 15	n= 8
<i>A. esepe</i>	(0,169 ± 0,054)	(0,161 ± 0,046)	(0,049 ± 0,011)	<b>0,000</b>	n= 10	n= 3
Clado A	(0,189 ± 0,059)	(0,157 ± 0,040)	(0,015 ± 0,004)	(0,040 ± 0,010)	<b>0,000-0,011</b>	n= 9
EC	(0,191 ± 0,059)	(0,159 ± 0,046)	(0,113 ± 0,026)	(0,115 ± 0,025)	(0,121 ± 0,027)	-

**Tabla 6. Carga de las 19 variables WorldClim utilizadas en el Análisis de Componentes Principales (PCA).** Los valores en negrita corresponden a las tres cargas más altas (variables de mayor aporte para cada componente). CP= Componente Principal.

Variables	CP1	CP2
BIO1	<b>9,54</b>	0,44
BIO2	8,15	0,22
BIO3	1,92	<b>7,49</b>
BIO4	6,00	4,73
BIO5	8,52	0,77
BIO6	<b>9,80</b>	0,28
BIO7	9,22	0,01
BIO8	<b>9,61</b>	0,50
BIO9	9,46	0,39
BIO10	9,53	0,60
BIO11	9,53	0,28
BIO12	1,24	<b>14,75</b>
BIO13	0,96	<b>11,21</b>
BIO14	2,97	10,54
BIO15	0,14	10,36
BIO16	0,95	10,86
BIO17	2,14	<b>11,53</b>
BIO18	1,12	10,66
BIO19	0,20	4,47
Autovalores	9,90	7,55
Porcentaje explicado %	52,1	30,3
Porcentaje acumulado %	52,1	82,4

## **11. ANEXOS**

**Anexo 1. Vouchers y números de acceso GenBank de los especímenes del género *Atractus* del grupo *iridescens* utilizados para la reconstrucción de la filogenia.** Las “X” corresponden a los genes secuenciados por el museo QCAZ para el presente estudio. Los valores con iniciales. Los espacios en blanco representan secuencias que no lograron ser obtenidas.

Especie	Voucher	Genes nucleares			Genes mitocondriales		
		CMOS	NT3	RAG1	16S	Cytb	ND4
<i>A. cerberus</i>	MZUTI 4330	X	X	X	X	X	X
<i>A. dunni</i>	MZUTI 2189				KY610048		KY610096
<i>A. dunni</i>	MZUTI 3031				KY610049		KY610097
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4318	X	X	X	X	X	X
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4319				KY610051	KY610075	KY610099
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4052			X	X		
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4151	X	X	X	X	X	X
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4345	X	X	X	X	X	X
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10659		X		X		
<i>A. dunni</i>	QCAZ 11904	X	X	X	X		X
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10554		X			X	X
<i>A. dunni</i>	MZUTI 2649	X	X	X	X	X	X
<i>A. dunni</i>	MZUTI 2650				KT944038	KT944050	KT944057
<i>A. dunni</i>	MZUTI 3323	X	X	X	X	X	X
<i>A. esepe</i>	MZUTI 3758	X	X	X	X	X	X
<i>A. esepe</i>	MZUTI 3759	X	X	X	X	X	X
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 3548				X	KY610078	
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 3680				KY610056	KY610079	
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 4178	X	X	X	X	X	
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 4697				KY610057	KY610081	
<i>A. iridescens</i>	DHMECN 9633				KY610054	KY610077	
<i>A. iridescens</i>	QCAZ 8072	X	X	X	X		X
<i>A. major</i>	QCAZ 5051	X	X	X	X	X	
<i>A. major</i>	QCAZ 13819						X
<i>A. microrhynchus</i>	MZUTI 4122	X	X	X	X	X	X
<i>A. microrhynchus</i>	MZUTI 5109	X	X	X	X	X	X
<i>A. occidentalis</i>	MZUTI 1385				KY610063	KY610086	KY610109
<i>A. paucidens</i>	MZUTI 5102	X	X	X	KY610066	X	X
<i>A. paucidens</i>	MZUTI 5104				X		KY610113

**Anexo 2. Datos de lepidosis y medidas merísticas de los especímenes del género *Atractus* del grupo *iridescens*.** D1- FT conteo de escamas. SVL-MW datos merísticos. D1, D2, D3 (filas dorsales a lo largo del cuerpo), V (ventrales), SC (subcaudales), G (gulares), PV (pre ventrales), SL (supralabiales), SO (supralabiales en contacto con la órbita), IL (infralabiales), IG (infralabiales en contacto con gulares), C (gulares), PO (post oculares), FT (formula temporal), MT (dientes maxilares), SVL (distancia rostro-cloacal), TL (tamaño de cola), HL (largo cefáico), HW (ancho cefáico), MW (anchura medio cuerpo), S (sexo; M=macho, F= hembra).

Especie	Código	D1	D2	D3	V	SC	G	PV	SL	SO	IL	IG	C	PO	FT	MT	SVL	TL	HL	HW	MW	S
<i>A. cerberus</i>	MZUTI 4330	17	17	17	150	26	3	2	7	3,4	7	1	4	2	1+2	7	221	26	9,51	4,76	5,16	M
<i>A. cerberus</i>	MZUTI 5108	17	17	17	149	25	3	2	7	3,4	7	1	4	2	1+2	7	300	36	12,2	5,34	6,39	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 240	17	17	17	134	36	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	173	32	9,02	5,6	4,78	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10554	17	17	15	132	34	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	236	49	10,5	5,26	6,3	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 12815	17	17	17	141	25	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	294	39	11,3	5,61	6,86	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 219	17	17	17	141	24	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	177	20	9,28	5,24	3,79	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 11920	17	17	17	131	31	3	4	7	3,4	6	1	3	2	1+1	7	125	19	8,22	4,11	3,28	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 11904	17	17	17	132	33	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	283	56	12,3	5,72	7,29	M
<i>A. dunni</i>	FHGO 91	17	17	17	126	36	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	241	52	11,3	6,26	7,13	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2111	17	17	17	136	35	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2		99	17	7,87	4,02	3,33	M
<i>A. dunni</i>	FHGO 379	17	17	17	129	35	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	297	61	11,7	5,88	10,2	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 242	17	17	17	145	21	3	2	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	265	30	10,6	6,23	8,35	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1232	17	17	17	130	34	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	7	204	35	9,46	5,34	5,27	M

<i>A. dunni</i>	QCAZ 2108	17	17	17	131	36	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	276	57	10,7	5,73	6,9	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1233	17	17	17	145	21	3	2	6	3,4	7	1	3	2	1+2	6	148	14	8,29	4,42	3,34	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1231	17	17	17	132	36	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	229	51	9,31	5,94	5,38	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1077	17	17	17	145	21	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	263	25	10,3	5,45	6,69	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 245	17	17	17	138	21	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	7	251	28	10,3	5,8	7,24	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2109	17	17	17	138	38	3	2	6	3,4	7	1	4	2	1+2	6	260	62	10,2	5,25	6,25	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 244	17	17	17	135	38	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	233	43	9,65	5,21	5,32	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 247	17	17	17	143	21	3	4	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	264	26	10,7	6,67	8,12	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 163	17	17	17	137	34	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2		129	21	8,22	4,52	3,77	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 218	17	17	17	139	34	3	2	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	186	30	9,69	4,86	4,56	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1685	17	17	17	136	35	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	218	46	9,84	5,3	6,02	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 246	17	17	17	139	32	3	3	6	3,4	7	1	3	2	1+2	6	246	40	10,6	6,19	6,07	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2884	17	17	17	153	24	3	2	7	3,4	7	1	4	2	1+2	7	108	11	7,51	3,61	3,21	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2110	17	17	17	148	22	3	2	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	274	27	11,3	6,43	5,85	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 670	17	17	17	143	22	3	2	7	3,4	7	1	3	2	1+2		268	25	11,4	6,13	8,02	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1686	17	17	17	146	14	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	7	296	18	10,6	6,03	8,77	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 241	17	17	17	146	19	3	2	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	275	26	10,4	5,77	8,98	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 243	17	17	17	146	22	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	314	34	10,7	5,54	8,87	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4036	17	17	17	132	37	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	7	275	56	11,5	6,49	9,27	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4052	17	17	17	138	26	4	4	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	356	42	13,6	6,54	8,45	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4345	17	17	17	146	22	3	2	7	3,4	6	1	3	2	1+1	6	290	29	11,3	5,47	7,26	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10560	17	17	17	137	42	3	2	7	3,4	7	1	3	2	1+2	7	201	43	9,76	5,95	5,63	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 7534	17	17	17	138	43	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	7	299	71	11,4	5,73	9,4	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 7234	15	17	17	139	19	3	4	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	285	27	11,3	6,45	9,13	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10663	17	17	17	139	20	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	223	21	10,3	4,95	4,51	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2102	17	17	17	148	23	4	4	7	3,4	7	1	3	2	1+2		184	19	8,8	5,1	5,26	F

<i>A. dunni</i>	QCAZ 10672	17	17	17	129	32	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+1	6	135	21	8,52	4,53	4,25	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 872	17	17	17	128	30	4	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	98	17	7,63	4,38	3,62	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10661	17	17	17	125	29	4	4	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	125	18	7,81	4,27	4,71	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4151	17	17	17	132	37	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	7	217	47	9,76	5,21	6,61	M
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2094	17	17	17	137	22	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	246	27	9,51	5,19	6,51	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10659	17	17	17	139	24	4	4	7	3,4	7	1	3	2	1+1	6	311	38	12,8	6,43	8,77	F
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10748	17	17	17	128	29	4	4	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	271	48	10,5	5,93	8,21	M
<i>A. dunni</i>	FHGO 375	17	17	17	130	36	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	219	48	9,63	5,71	6,23	M
<i>A. dunni</i>	FHGO 376	17	17	17	141	26	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	306	33	11,4	5,73	8,27	F
<i>A. dunni</i>	DHMECN 3527	17	17	17	141	23	3	3	7	3,4	6	1	3	2	1+2	6	335	38	12	5,46	6,51	F
<i>A. dunni</i>	DHMECN 3900	17	17	17	143	20	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	102	9	7,49	4,12	3,74	F
<i>A. dunni</i>	DHMECN 4159	17	17	17	128	34	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+1	6	256	55	10,8	5,15	7,17	M
<i>A. dunni</i>	DHMECN 2215	17	17	17	145	24	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	297	35	10,6	5,17	8,24	F
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4100	17	17	17	146	24	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	328	36	12,1	6,21	7,61	F
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4097	17	17	17	153	22	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	178	16	8,76	4,33	5,29	F
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4098	17	17	17	133	36	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+1	6	119	19	7,61	3,61	4,2	M
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4099	17	17	17	148	25	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	7	118	15	7,7	4,04	3,77	F
<i>A. dunni</i>	MZUTI 2189	17	17	17	130	28	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	192	28	9,37	5,38	6,61	M
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4319	15	17	17	130	34	3	2	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	245	48	10,4	5,95	7,51	M
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4318	17	17	17	138	32	4	4	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	258	48	10,9	6,33	7,21	M
<i>A. dunni</i>	MZUTI 3031	17	17	17	139	22	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	5	311	36	11,8	6,66	7,18	F

<i>A. dunni</i>	EPN 13920	17	17	17	138	27	3	4	7	3,4		1	3	2	1+2	6	278	34	10,5	5,5	6,49	F
<i>A. dunni</i>	EPN 3128	17	17	17	130	35	3	3	7	3,4	7	1	3	3	1+2	6	301	63	11,2	6,2	9,26	M
<i>A. dunni</i>	EPN 3127	17	17	17	140	21	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	377	44	12,2	6,78	11,9	F
<i>A. dunni</i>	DHMECN 12769	17	17	17	137	38	4	4	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	286	55	11,3	5,74	8,79	M
<i>A. dunni</i>	MZUTI 3323	17	17	17	132	38	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	7	307	64	11,4	5,94	7,73	M
<i>A. dunni</i>	MZUTI 2649	17	17	17	137	36	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	197	35	9,64	5,22	6,13	M
<i>A. dunni</i>	MZUTI 2650	17	17	17	149	23	3	2	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	192	21	9,07	4,36	5,45	F
<i>A. esepe</i>	MZUTI 3758	17	17	17	149	44	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	235	53	9,26	5,21	7,01	M
<i>A. esepe</i>	MZUTI 3759	17	17	17	160	30	3	2	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	244	33	10,9	5,46	7,63	F
<i>A. iridescens</i>	DHMECN 2932	17	17	17	137	26	3	3	6	3,4	7	1	3	2	1+2	6	232	31	10,5	5,24	6,08	F
<i>A. iridescens</i>	QCAZ 5051	17	17	17	139	24	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	7	169	19	7,61	4,5	5,3	F
<i>A. iridescens</i>	QCAZ 8072	17	17	17	149	30	4	4	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	394	51	15,2	9,32	10,4	F
<i>A. iridescens</i>	FHGO 10443	17	17	17	141	31	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	246	32	9,55	4,89	6,31	M
<i>A. iridescens</i>	DHMECN 5663	17	17	17	141	31	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	272	40	10,3	5,53	6,31	F
<i>A. iridescens</i>	DHMECN 9633	17	17	17	127	42	4	4	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	212	53	9,51	4,19	6,12	M
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 4697	17	17	17	129	39	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	222	46	9,44	5,06	6,67	M
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 4178	17	17	17	133		3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	227		9,33	4,29	4,78	M
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 3680	17	17	17	128	40	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	213	50	9,48	4,44	4,89	M
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 3548	17	17	17	124	34	3	2	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	212	45	8,53	4,66	6,69	M
<i>A. microrhynchus</i>	QCAZ 1219	17	17	17	144	40	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	7	187	37	9,86	5,33	5,35	M

<i>A. microrhynchus</i>	DHMECN 3008	17	17	17	148	36	3	2	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	279	51	11,2	6,27	8,06	M
<i>A. microrhynchus</i>	MZUTI 4122	17	17	17	161	28	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	7	238	27	9,54	4,8	5,85	F
<i>A. microrhynchus</i>	MZUTI 5109	17	17	17	144	43	4	4	7	3,4	7	1	3	2	1+1	7	146	28	7,49	3,97	4,19	M
<i>A. microrhynchus</i>	EPN 15776	17	17	17	164	26	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	382	42	12,3	6,15	7,12	F
<i>A. occidentalis</i>	QCAZ 9733	17	17	17	138	35	3	3	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	104	19	7,21	3,95	3,68	M
<i>A. occidentalis</i>	FHGO 385	17	17	17	133	36	3	3	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	203	40	9,32	5,18	5,51	M
<i>A. occidentalis</i>	MZUTI 1385	17	17	17	148	25	3	2	7	3,4	7	1	3	2	1+2	6	295	35	11,3	5,29	6,85	F
<i>A. occidentalis</i>	EPN 13077	17	17	17	149	20	3	2	7	3,4	7	1	4	2	1+2	6	313	33	11,8	6,64	7,79	F

**Anexo 3. Datos de colección de los especímenes del género *Atractus* del grupo *iridescens*.** Información procedente de las bases de datos de las colecciones científicas QCAZ, MZUTI, EPN, FHGO y DHMECN (INABIO). Los datos de latitud y longitud se presentan en formato decimal. Los espacios en blanco son especímenes sin información de latitud y longitud de colección.

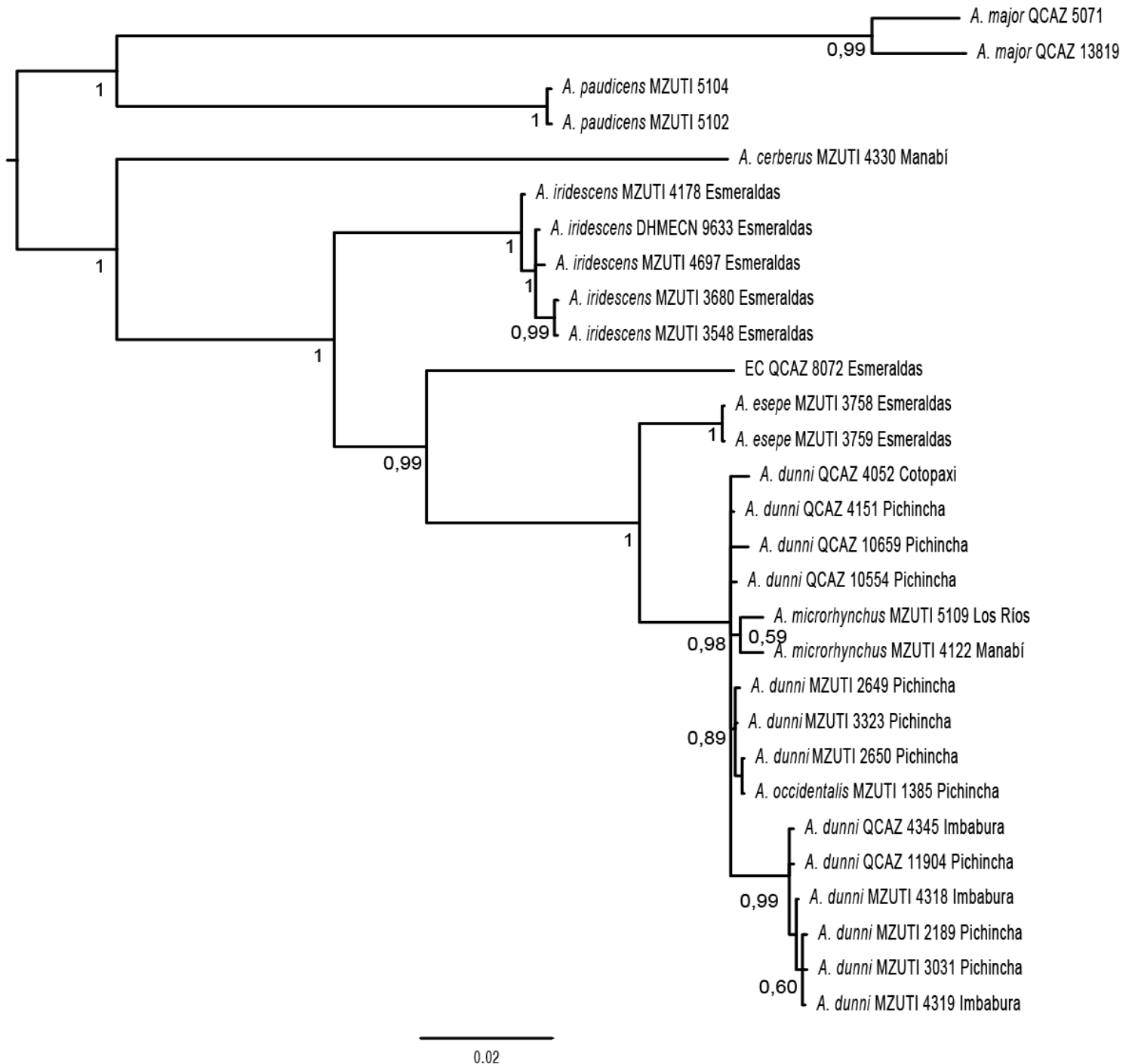
<b>Especie</b>	<b>Código</b>	<b>Provincia</b>	<b>Localidad</b>	<b>Latitud</b>	<b>Longitud</b>
<i>A. cerberus</i>	MZUTI 4330	Manabí	Pacoche	1.06664	-80.88123
<i>A. cerberus</i>	MZUTI 5108	Manabí	Pacoche	1.067297	-80.88127
<i>A. dunni</i>	QCAZ 240	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.423709	-78.96765
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10554	Pichincha	Mindo	-0.041944	-78.75972
<i>A. dunni</i>	QCAZ 12815	Pichincha	Mindo	-0.050669	-78.77187
<i>A. dunni</i>	QCAZ 219	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas		
<i>A. dunni</i>	QCAZ 11920	Pichincha	Bosque Nublado Santa Lucía	0.1181299	-78.61205
<i>A. dunni</i>	QCAZ 11904	Pichincha	Bosque Nublado Santa Lucía	0.1096199	-78.60935
<i>A. dunni</i>	FHGO 91	Santo Domingo	La Favorita	-0.22833	-78.76503
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2111	Pichincha	Tandapi	-0.416666	-78.76666
<i>A. dunni</i>	FHGO 379	Santo Domingo	La Favorita	-0.22833	-78.76503
<i>A. dunni</i>	QCAZ 242	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.423709	-78.96765
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1232	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.433255	-78.96673
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2108	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.433255	-78.96673
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1233	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.433255	-78.96673
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1231	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.433255	-78.96673
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1077	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.433255	-78.96673
<i>A. dunni</i>	QCAZ 245	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.423709	-78.96765

<i>A. dunni</i>	QCAZ 2109	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.433255	-78.96673
<i>A. dunni</i>	QCAZ 244	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.423709	-78.96765
<i>A. dunni</i>	QCAZ 247	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.423709	-78.96765
<i>A. dunni</i>	QCAZ 163	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.433333	-78.95
<i>A. dunni</i>	QCAZ 218	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas		
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1685	Cotopaxi	Naranjito	-0.414783	-79.00073
<i>A. dunni</i>	QCAZ 246	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.423709	-78.96765
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2884	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.423709	-78.96765
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2110	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.433255	-78.96673
<i>A. dunni</i>	QCAZ 670	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.423709	-78.96765
<i>A. dunni</i>	QCAZ 1686	Cotopaxi	Naranjito	-0.414783	-79.00073
<i>A. dunni</i>	QCAZ 241	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.423709	-78.96765
<i>A. dunni</i>	QCAZ 243	Cotopaxi	San Francisco de las Pampas	-0.423709	-78.96765
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4036	Cotopaxi	Naranjito	-0.419444	-79.00333
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4052	Cotopaxi	Naranjito	-0.414783	-79.00073
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4345	Imbabura	Seis de Julio de Cuellaje	0.40175	-78.52150
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10560	Pichincha	Mindo	-0.033506	-78.76564
<i>A. dunni</i>	QCAZ 7534	Pichincha	Mindo	-0.05067	-78.77187
<i>A. dunni</i>	QCAZ 7234	Santo Domingo	La Favorita	-0.20330	-78.80511
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10663	Pichincha	Santa Lucía de Nanegal	0.11928	-78.59646
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2102	Pichincha	Tandayapa	0.0059170	-78.67455
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10672	Pichincha	Santa Lucía de Nanegal	0.1183609	-78.60833
<i>A. dunni</i>	QCAZ 872	Pichincha	Tandayapa	0.0059170	-78.67455
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10661	Pichincha	Santa Lucía de Nanegal	0.11928	-78.59646
<i>A. dunni</i>	QCAZ 4151	Pichincha	Mindo	-0.05067	-78.77187
<i>A. dunni</i>	QCAZ 2094	Pichincha	C.ER.G		
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10659	Pichincha	Santa Lucía de Nanegal	0.11928	-78.59646
<i>A. dunni</i>	QCAZ 10748	Pichincha	Santa Lucía de Nanegal	0.11928	-78.59646
<i>A. dunni</i>	FHGO 375	Santo Domingo	La Favorita	-0.22833	-78.76503

<i>A. dunni</i>	FHGO 376	Santo Domingo	La Favorita	-0.22833	-78.76503
<i>A. dunni</i>	DHMECN 3527	Imbabura	Junín	0.27009	-78.64975
<i>A. dunni</i>	DHMECN 3900	Pichincha	Tandayapa	0.00967	-78.66906
<i>A. dunni</i>	DHMECN 4159	Pichincha	Reserva Orquideológica Pahuma	0.02757	-78.63208
<i>A. dunni</i>	DHMECN 2215	Pichincha	San José de Minas	0.17697	-78.50779
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4100	Imbabura	Siempre Verde Bajo	0.37782	-78.46901
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4097	Imbabura	Santa Rosa de Intag	0.37616	-78.46054
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4098	Imbabura	Santa Rosa de Intag	0.37616	-78.46054
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4099	Imbabura	Santa Rosa de Intag	0.37616	-78.46054
<i>A. dunni</i>	MZUTI 2189	Pichincha	Tandayapa-Bellavista road.	-0.00843	-78.67619
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4319	Imbabura	Toisán	0.53297	-78.52924
<i>A. dunni</i>	MZUTI 4318	Imbabura	Toisán	0.53297	-78.52924
<i>A. dunni</i>	MZUTI 3031	Pichincha	Tandayapa lodge	0.00268	-78.68131
<i>A. dunni</i>	EPN 13920	Carchi	Río Blanco	1.18993	-78.50413
<i>A. dunni</i>	EPN 3128	Santo Domingo	La Favorita	-0.22841	-78.76725
<i>A. dunni</i>	EPN 3127	Santo Domingo	La Favorita	-0.22841	-78.76725
<i>A. dunni</i>	DHMECN 12769	Carchi	Chical	0.86439	-78.22435
<i>A. dunni</i>	MZUTI 3323	Pichincha	Reserva Las Gralarias	-0.00615	-78.73381
<i>A. dunni</i>	MZUTI 2649	Pichincha	Mindo Yellow House	-0.05199	-78.76923
<i>A. dunni</i>	MZUTI 2650	Pichincha	Mindo Yellow House	-0.04371	-78.75351
<i>A. esepe</i>	MZUTI 3758	Esmeraldas	Caimito	0.69620	-80.090472
<i>A. esepe</i>	MZUTI 3759	Esmeraldas	Caimito	0.69620	-80.090472
<i>A. iridescens</i>	DHMECN 2932	Esmeraldas	Candandé	0.52993	-79.03541
<i>A. iridescens</i>	QCAZ 5051	Esmeraldas	San Lorenzo	0.8910000	-78.51953
<i>A. iridescens</i>	QCAZ 8072	Esmeraldas	Alto Tambo	0.9060000	-78.60599

<i>A. iridescens</i>	FHGO 10443	Esmeraldas	Tsejpi	0.79930	-78.84527
<i>A. iridescens</i>	DHMECN 5663	Esmeraldas	Tundaloma Lodge	1.18236	-78.75250
<i>A. iridescens</i>	DHMECN 9633	Esmeraldas	Canandé	0.52993	-79.03541
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 4697	Esmeraldas	Canandé	0.52993	-79.03541
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 4178	Pichincha	Tesoro Escondido	0.541874	-79.14495
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 3680	Esmeraldas	Tundaloma	1.18166	-78.74945
<i>A. iridescens</i>	MZUTI 3548	Esmeraldas	Tundaloma Lodge	1.18166	-78.74945
<i>A. microrhynchus</i>	QCAZ 1219	Loja	Olmedo	-3.94994	-79.66667
<i>A. microrhynchus</i>	DHMECN 3008	El Oro	Reserva Biológica Buenaventura	-3.645419	-79.76358
<i>A. microrhynchus</i>	MZUTI 4122	Manabí	Jama-Coaque	-0.11556	-80.12472
<i>A. microrhynchus</i>	MZUTI 5109	Los Ríos	Centro Científico Río Palenque	-0.59273	-79.36369
<i>A. microrhynchus</i>	EPN 15776	El Oro	Reserva Biológica Buenaventura		
<i>A. occidentalis</i>	QCAZ 9733	Pichincha	Mindo road		
<i>A. occidentalis</i>	FHGO 385	Santo Domingo	La Favorita	-0.22833	-78.76503
<i>A. occidentalis</i>	MZUTI 1385	Pichincha	Mindo Yellow House	-0.04492	-78.75843
<i>A. occidentalis</i>	EPN 13077	Pichincha	Mindo	-0.04872	-78.77520

**Anexo 4. Filogenia molecular de las serpientes tierreras *Atractus* del grupo *iridescens* en base a genes mitocondriales.** Árbol de Inferencia Bayesiana obtenido de análisis de secuencias de ADN de 29 especímenes. Se secuenciaron tres genes mitocondriales (*16S*, *Cytb* y *ND4*). Los números bajo las ramas corresponden a las Probabilidades Posteriores (PP). Las localidades de colección se presentan junto al código de museo del espécimen. *A. major* y *A. paucidens* representan al grupo externo.



**Anexo 5. Envoltura ambiental de las serpientes tierreras *Atractus* del grupo *iridescens* de acuerdo a las 19 variables WorldClim.** Para las especies *A. cerberus*, *A. dunni*, *A. iridescens*, *A. microrhynchus* y *A. occidentalis* se encuentran los valores mínimo, máximo, rango, media y desviación estándar para cada una de las 19 variables ambientales WorldClim de acuerdo a la ocurrencia de las especies; mientras que para *A. esepe* se encuentra un solo valor correspondiente al único dato de ocurrencia de la especie.

<b>Variabes Ambientales</b>	<b>Especie</b>	<b>Min.</b>	<b>Max.</b>	<b>Rango</b>	<b><math>\bar{x}</math></b>	<b>Desv. Estand.</b>
BIO 1	<i>A. cerberus</i>	23,29	23,40	0,11	23,34	0,08
	<i>A. dunni</i>	11,88	18,67	6,80	16,57	1,45
	<i>A. esepe</i>			24,94		
	<i>A. iridescens</i>	21,63	25,96	4,34	24,06	1,53
	<i>A. microrhynchus</i>	19,23	24,35	5,13	22,49	2,28
	<i>A. occidentalis</i>	16,14	18,69	2,55	17,53	1,23
BIO 2	<i>A. cerberus</i>	7,41	7,43	0,02	7,42	0,01
	<i>A. dunni</i>	9,07	13,01	3,94	11,25	1,02
	<i>A. esepe</i>			5,63		
	<i>A. iridescens</i>	8,21	8,84	0,63	8,45	0,21
	<i>A. microrhynchus</i>	7,98	12,08	4,10	10,01	1,94
	<i>A. occidentalis</i>	9,75	11,93	2,18	10,77	1,07
BIO 3	<i>A. cerberus</i>	73,35	73,51	0,17	73,43	0,12
	<i>A. dunni</i>	83,55	88,53	4,98	85,76	1,19
	<i>A. esepe</i>			74,01		
	<i>A. iridescens</i>	81,13	89,24	8,11	85,39	3,04
	<i>A. microrhynchus</i>	77,05	89,47	12,42	83,44	6,30
	<i>A. occidentalis</i>	85,78	87,50	1,72	86,55	0,86
BIO 4	<i>A. cerberus</i>	88,15	89,11	0,97	88,63	0,68
	<i>A. dunni</i>	13,67	27,83	14,15	18,49	3,85
	<i>A. esepe</i>			63,36		
	<i>A. iridescens</i>	28,16	58,75	30,59	42,09	11,69
	<i>A. microrhynchus</i>	24,39	84,83	60,44	54,07	28,06
	<i>A. occidentalis</i>	18,07	25,83	7,76	21,79	3,67
BIO 5	<i>A. cerberus</i>	28,30	28,40	0,10	28,35	0,07
	<i>A. dunni</i>	18,10	24,30	6,20	23,03	1,34

	<i>A. esepe</i>			29,1	
	<i>A. iridescens</i>	26,50	31,00	4,50	29,19
	<i>A. microrhynchus</i>	26,40	30,30	3,90	28,73
	<i>A. occidentalis</i>	22,90	24,10	1,20	23,60
BIO 6	<i>A. cerberus</i>	18,20	18,30	0,10	18,25
	<i>A. dunni</i>	5,60	12,90	7,30	9,91
	<i>A. esepe</i>			21,5	
	<i>A. iridescens</i>	16,90	21,40	4,50	19,29
	<i>A. microrhynchus</i>	12,70	18,90	6,20	16,80
	<i>A. occidentalis</i>	9,00	12,90	3,90	11,15
BIO 7	<i>A. cerberus</i>	10,10	10,10	0,00	10,10
	<i>A. dunni</i>	10,80	15,30	4,50	13,12
	<i>A. esepe</i>			7,6	
	<i>A. iridescens</i>	9,40	10,30	0,90	9,90
	<i>A. microrhynchus</i>	10,10	13,70	3,60	11,93
	<i>A. occidentalis</i>	11,20	13,90	2,70	12,45
BIO 8	<i>A. cerberus</i>	24,27	24,37	0,10	24,32
	<i>A. dunni</i>	11,90	18,97	7,07	16,72
	<i>A. esepe</i>			25,52	
	<i>A. iridescens</i>	22,00	26,27	4,27	24,58
	<i>A. microrhynchus</i>	18,87	25,45	6,58	22,81
	<i>A. occidentalis</i>	16,28	18,98	2,70	17,75
BIO 9	<i>A. cerberus</i>	22,85	22,95	0,10	22,90
	<i>A. dunni</i>	11,82	18,52	6,70	16,45
	<i>A. esepe</i>			24,3	
	<i>A. iridescens</i>	21,58	25,67	4,08	23,73
	<i>A. microrhynchus</i>	19,40	23,50	4,10	22,15
	<i>A. occidentalis</i>	15,92	18,52	2,60	17,37
BIO 10	<i>A. cerberus</i>	24,43	24,53	0,10	24,48
	<i>A. dunni</i>	12,05	19,05	7,00	16,80
	<i>A. esepe</i>			25,73	
	<i>A. iridescens</i>	22,00	26,45	4,45	24,62
	<i>A. microrhynchus</i>	19,63	25,45	5,82	23,16
	<i>A. occidentalis</i>	16,37	19,05	2,68	17,82
BIO 11	<i>A. cerberus</i>	22,32	22,45	0,13	22,38
	<i>A. dunni</i>	11,73	18,47	6,73	16,39
	<i>A. esepe</i>			24,27	
	<i>A. iridescens</i>	21,32	25,65	4,33	23,66
	<i>A. microrhynchus</i>	18,70	23,50	4,80	21,91

BIO 12	<i>A. occidentalis</i>	15,92	18,47	2,55	17,33	1,22
	<i>A. cerberus</i>	255,00	260,00	5,00	257,50	3,54
	<i>A. dunni</i>	1000,00	2561,00	1561,00	1824,48	423,28
	<i>A. esepe</i>			1592		
	<i>A. iridescens</i>	2539,00	3283,00	744,00	2840,86	291,20
	<i>A. microrhynchus</i>	981,00	2658,00	1677,00	1518,25	775,35
BIO 13	<i>A. occidentalis</i>	1951,00	2485,00	534,00	2258,00	234,90
	<i>A. cerberus</i>	61,00	62,00	1,00	61,50	0,71
	<i>A. dunni</i>	145,00	411,00	266,00	283,00	76,08
	<i>A. esepe</i>			245		
	<i>A. iridescens</i>	309,00	437,00	128,00	377,43	43,31
	<i>A. microrhynchus</i>	213,00	502,00	289,00	301,75	135,82
BIO 14	<i>A. occidentalis</i>	306,00	404,00	98,00	358,75	44,58
	<i>A. cerberus</i>	5,00	5,00	0,00	5,00	0,00
	<i>A. dunni</i>	14,00	69,00	55,00	37,56	14,70
	<i>A. esepe</i>			37		
	<i>A. iridescens</i>	80,00	135,00	55,00	104,00	21,46
	<i>A. microrhynchus</i>	3,00	36,00	33,00	14,50	14,80
BIO 15	<i>A. occidentalis</i>	39,00	62,00	23,00	55,00	10,80
	<i>A. cerberus</i>	111,11	111,40	0,29	111,25	0,21
	<i>A. dunni</i>	47,37	69,69	22,32	57,24	5,46
	<i>A. esepe</i>			63,04		
	<i>A. iridescens</i>	28,95	61,11	32,16	42,41	14,13
	<i>A. microrhynchus</i>	89,04	97,93	8,90	94,04	3,69
BIO 16	<i>A. occidentalis</i>	55,07	60,66	5,59	58,41	2,45
	<i>A. cerberus</i>	177,00	180,00	3,00	178,50	2,12
	<i>A. dunni</i>	413,00	1172,00	759,00	797,07	223,26
	<i>A. esepe</i>			720		
	<i>A. iridescens</i>	887,00	1177,00	290,00	1054,86	98,19
	<i>A. microrhynchus</i>	589,00	1469,00	880,00	863,25	411,00
BIO 17	<i>A. occidentalis</i>	877,00	1105,00	228,00	1003,50	100,81
	<i>A. cerberus</i>	17,00	17,00	0,00	17,00	0,00
	<i>A. dunni</i>	70,00	254,00	184,00	161,93	51,01
	<i>A. esepe</i>			158		
	<i>A. iridescens</i>	286,00	501,00	215,00	391,29	93,10
	<i>A. microrhynchus</i>	17,00	125,00	108,00	54,75	48,06
BIO 18	<i>A. occidentalis</i>	182,00	253,00	71,00	233,00	34,09
	<i>A. cerberus</i>	150,00	153,00	3,00	151,50	2,12
	<i>A. dunni</i>	350,00	1062,00	712,00	716,74	204,98

BIO 19

<i>A. esepe</i>			590		
<i>A. iridescens</i>	875,00	1126,00	251,00	1033,71	84,72
<i>A. microrhynchus</i>	62,00	1469,00	1407,00	547,00	656,90
<i>A. occidentalis</i>	784,00	1033,00	249,00	924,75	112,06
<i>A. cerberus</i>	18,00	18,00	0,00	18,00	0,00
<i>A. dunni</i>	140,00	469,00	329,00	299,67	113,59
<i>A. esepe</i>			173		
<i>A. iridescens</i>	291,00	866,00	575,00	528,14	233,79
<i>A. microrhynchus</i>	47,00	767,00	720,00	383,25	351,87
<i>A. occidentalis</i>	182,00	420,00	238,00	350,25	112,62

## DECLARACION Y AUTORIZACION

Yo, Mauricio Andrés Mejía Guerrero, con C.I. 1722680707, autor del trabajo de graduación titulado: “Revisión taxonómica de las serpientes tierreras *Atractus* del grupo *iridescens* Arteaga et al. 2017”, previa a la obtención del grado académico de LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENECYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2. Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 22 de octubre de 2018

Mauricio Andrés Mejía Guerrero

C.I. 1722680707