



Universidad de Concepción  
Dirección de Postgrado  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas –  
Programa de Magíster en Ciencias con mención en Zoología

**REEVALUACIÓN TAXONÓMICA DE LA CULEBRA DE  
COLA CORTA, *TACHYMENIS CHILENSIS* (SCHLEGEL,  
1837) (SAUROPSIDA: SQUAMATA: COLUBRIDAE),  
Y ASPECTOS SOBRE SU HISTORIA NATURAL**

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en Zoología

**GUSTAVO ANDRÉ VALENZUELA DELLAROSSA**  
**CONCEPCIÓN - CHILE**  
**2016**

Profesor Guía: Juan C. Ortiz Zapata  
Dpto. de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Universidad de Concepción

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
ESCUELA DE GRADUADOS

Esta Tesis se ha presentado en el Departamento de Zoología de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas.

Profesor Guía:

---

Dr. Juan C. Ortiz Zapata

Comisión Evaluadora:



---

Prof. Víctor H. Ruiz Rodríguez

---

Dra. Marcela A. Vidal Maldonado

Director de Programa:

---

Dra. Lucila Moreno Salas

*Dedicada a mis abuelos:  
Nery Villagrán y Francisco Valenzuela*



## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer, en primer lugar, a mi profesor, Dr. Juan Carlos Ortiz, quien confió en mi y me apoyó durante estos 10 años; algo que no muchos harían después de tanto tiempo. No sólo esto, sino que también darne la oportunidad de formar parte de distintos grupos de trabajo medioambientales y de docencia, de los cuales obtuve una experiencia infinita. Además de su “particular” humor que siempre alivió los estados de tensión que pudiesen suscitarse al interior del Laboratorio. Por todo esto y más, ¡muchas gracias, Profe!

A la Dra. Lucila Moreno quien también confió en mí e intercedió para poder terminar esta etapa que había dejado pendiente.

A quienes colaboraron con valiosas muestras para el desarrollo de esta Tesis. Dr. Daniel González, Jonathan Guzmán, Olivia Vergara, Dra. Johara Bourke, Dr. Hugo Benítez, Dr. Raúl Briones, Milenko Aguilera, Juan P. Muñoz, Juan P. Donoso, Pablo Fuentes, Nataly Viveros, Ingrid Cisternas, Gustavo Escobar, Héctor Ibarra, Joaquín Castro Dellarossa y, especialmente, al profesor Carlos Leyton del “Museo del Niño Rural” (Ciruelos, Pichilemu, VI Región).

A quienes me facilitaron tan gentilmente las culebras de los distintos museos. Herman Núñez (MNHN), José L. Brito (MMSA), Myriam Ramírez (MZUC) y Franklin Troncoso (MHNC). También a Raúl Céspedes (Museo Regional de Atacama, MRA)

A quienes me acompañaron en terreno, con los riesgos que esto implica. José T. Montero, Dra. Marcela Vidal, Dra. Johara Bourke, Olivia Vergara, Jonathan Guzmán, Jaime Pizarro, Carlos Zuleta, Blanca Navarro (¡viva México!), Juan P. Muñoz, Jorge Muñoz y don Ricardo del Campo.

A quienes me recibieron en sus casas y me dieron alojamiento. Compañeros de la U: Andrea Navea, Vilma Contalba, Evelyn Briones, Rodrigo Ulloa, Juan P. Muñoz y Alejandra Serey. Los que no me conocían: hermanos Mauricio y Jorge Ríos (Conay, Alto del Carmen, III Región), Edgardo Toledo y Felipe Araya (Domeyko, Huasco, III Región), familia Quinteros-Quezada (Bajo Lircay, San Clemente, VII Región), Hugo Villa (San Carlos, VIII Región) y Marcela Gaete (Río Negro, X Región). Incluso un “rescatista” en tractor: don Ricardo Paredes Pino (El Quillay, Paredones, VI Región).

A quienes me prestaron ayuda en algunas situaciones metodológicas. Dra. Marcela Vidal, Olivia Vergara, Daniela Vera, Carolina Sepúlveda, Jessica Santibañez, Gustavo Escobar, Carlos Barrientos, Mario Espinoza, Tania Coronado e Ingrid Cisternas.

A quienes revisaron y corrigieron forzosamente esta Tesis. Dr. Juan C. Marín, Dr. Pedro Victoriano, Dra. Marcela Vidal y Prof. Víctor H. Ruiz. Y, por supuesto, no menos importante, a una maestra en Lengua, mi hermana Paloma, quien se dedicó a encontrarme todos los detalles gramaticales y ortográficos que se me pasaron por alto (espero no haber cometido más errores después de tu última corrección).

Seguramente, se me habrá olvidado más de alguien de entre quienes colaboraron durante esta década de trabajo y, por ello, pido mis más sinceras disculpas. Si me las cobran, las daré personalmente.

¡Muchas gracias a todos, queridísimos amigos!

## ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	VI
ÍNDICE DE TABLAS	VIII
ÍNDICE DE FIGURAS	IX
RESUMEN	XI
ABSTRACT	XII
INTRODUCCIÓN	1
Delimitación de especies	1
El concepto de Subespecie	3
El uso de la morfología en Taxonomía	5
El uso del ADN en Taxonomía	7
La importancia de la taxonomía en Conservación	8
Historia taxonómica de <i>Tachymenis chilensis</i> (Schlegel, 1837)	9
Antecedentes de la historia natural de la culebra de cola corta	24
El problema a estudiar	29
Hipótesis	30
Objetivos	30
MATERIALES Y MÉTODOS	31
Material biológico	31
Datos morfológicos	32
Datos morfogeométricos	37
Análisis estadísticos	38
Procedimientos moleculares	39
Historia natural	40

RESULTADOS	41
Análisis de los datos merísticos	41
Análisis de los datos morfométricos	43
Análisis de los datos morfogeométricos	45
Análisis de los datos moleculares	47
Diseño y color	49
Novedades de historia natural	56
DISCUSIÓN	61
CONCLUSIONES	69
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70



## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Comparación entre las características descritas para *T. peruviana*, *T. c. coronellina* y *T. c. chilensis* (resumen desde Wiegmann (1835), Schlegel (1837), Guichenot (1848), Duméril *et al.* (1854), Girard (1854, 1855), Günther (1858), Cope (1860), Jan (1863b), Boulenger (1896), Werner (1898, 1904), Hellmich (1937), Walker (1945), Donoso-Barros (1962, 1966), Ortiz (1973)). 16



## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cambios nomenclaturales de <i>T. chilensis</i> .	17
Figura 2. Localidades de los 360 individuos utilizados en este estudio.	31
Figura 3. Caracteres merísticos tomados en la cabeza.	33
Figura 4. Caracteres merísticos tomados en vista dorsal (ED y dos formas de medirlas).	34
Figura 5. Caracteres merísticos tomados en vista ventral.	34
Figura 6. Caracteres morfométricos tomados en vista dorsal.	35
Figura 7. Caracteres morfométricos tomados en vista lateral.	35
Figura 8. Ubicación de los hemipenes en reposo, bajo las escamas subcaudales (LHP-ESC).	36
Figura 9. Hemipenes evertidos.	36
Figura 10. Once hitos marcados en cabezas de <i>Tachymenis</i> .	38
Figura 11. ACP escutelación en las hembras de ambas subespecies ( <i>T. c. chilensis</i> = círculos naranjos; <i>T. c. coronellina</i> = círculos verdes).	42
Figura 12. ACP escutelación en los machos de ambas subespecies ( <i>T. c. chilensis</i> = círculos naranjos; <i>T. c. coronellina</i> = círculos verdes).	43
Figura 13. ACP morfométrico en las hembras de ambas subespecies ( <i>T. c. chilensis</i> = círculos naranjos; <i>T. c. coronellina</i> = círculos verdes).	44
Figura 14. ACP morfométrico en los machos de ambas subespecies ( <i>T. c. chilensis</i> = círculos naranjos; <i>T. c. coronellina</i> = círculos verdes).	44
Figura 15. Gráfico de las variables canónicas 1 y 2 para hembras y machos de <i>T. c. chilensis</i> (se incluyen individuos de sexo sin determinar).	45
Figura 16. Gráfico de las variables canónicas 1 y 2 para hembras y machos de <i>T. c. coronellina</i> (se incluyen individuos de sexo sin determinar).	45
Figura 17. Gráfico de las variables canónicas 1 y 2 para las hembras de <i>Tachymenis c. chilensis</i> y <i>T. c. coronellina</i> (se incluyen individuos de <i>T. peruviana</i> y uno de subespecie sin determinar).	46

Figura 18. Gráfico de las variables canónicas 1 y 2 para las hembras de <i>Tachymenis c. chilensis</i> y <i>T. c. coronellina</i> (se incluyen individuos de <i>T. peruviana</i> ).	47
Figura 19. Árbol de Cyt- <i>b</i> obtenido mediante inferencia bayesiana.	48
Figura 20. Árbol de C- <i>mos</i> obtenido mediante inferencia bayesiana.	49
Figura 21. Diseño y color típico de <i>T. peruviana</i> en vista dorsal.	50
Figura 22. Diseño y color típico de <i>T. peruviana</i> en vista ventral.	51
Figura 23. Diseño y color típico de <i>T. c. coronellina</i> en vista dorsal.	52
Figura 24. Diseño y color típico de <i>T. c. coronellina</i> en vista ventral.	53
Figura 25. Diseño y color típico de <i>T. c. chilensis</i> en vista dorsal.	54
Figura 26. Diseño y color típico de <i>T. c. chilensis</i> en vista ventral.	55
Figura 27. Variaciones de color hacia tonos rojizos en <i>T. c. chilensis</i> .	55
Figura 28. Hembra con embriones.	56



## RESUMEN

La culebra de cola corta, *Tachymenis chilensis* (Schlegel, 1837), habita en Chile desde la Región de Atacama hasta la Isla de Chiloé y, marginalmente, en Argentina a través de las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut. Se reconocen dos subespecies claramente distinguibles entre sí por escutelación, diseño y color. La forma nominal, *T. c. chilensis*, tiene una distribución más meridional (desde la Región del Maule hasta la Isla de Chiloé y Argentina) y la otra, *T. c. coronellina*, tiene una distribución más septentrional (desde la Región de Atacama hasta la Región de O'Higgins). Existe una zona de solapamiento en el límite de ambas subespecies, lo que anula tal categoría según su definición.

Por esta razón, se redeterminó su estatus taxonómico, mediante el examen y comparación de los caracteres morfológicos, morfogeométricos y moleculares de cada una de ellas a través de su distribución. Además, en este trabajo, se entregan los antecedentes de su biología conocidos en la actualidad.

Los caracteres morfométricos permiten concluir que ambas entidades son claramente distinguibles entre sí y, por lo tanto, pueden ser ascendidas a la categoría de especies plenas, como *T. chilensis* (desde la Región del Maule hasta la Isla de Chiloé y Argentina) y *T. coronellina* (desde la Región de Atacama hasta la Región de O'Higgins).

Esta nueva asignación tendrá consecuencias en sus criterios de conservación y forzarán a generar recursos para su conservación.

Palabras clave: *Tachymenis chilensis*, subespecies, taxonomía, historia natural.

## ABSTRACT

Chilean slender snake, *Tachymenis chilensis* (Schlegel, 1837), inhabits in Chile from Atacama Region to Chiloe Island, and marginally in Argentina through Neuquen, Rio Negro and Chubut provinces. We recognize two subspecies clearly distinguishable between them for scutellation, design and color. The nominal form, *T. c. chilensis*, has a southern distribution (from Maule Region to Chiloe Island and Argentina) and the other one, *T. c. coronellina*, has a northern distribution (from Atacama Region to O'Higgins Region). There is a overlap zone in the boundaries of both subspecies, thus canceling this category according its own definition.

For this reason, I had redetermined its taxonomic status through testing and comparing each of morphologic, morphogeometric and molecular characters in its distribution. Also, I had shown it biology background known to now.

Morphometric characters allow to conclude that both entities are clearly distinguish between them and thus they can rise to full species grade as *T. chilensis* (from Maule Region to Chiloe Island and Argentina) and *T. coronellina* (from Atacama Region to O'Higgins Region).

This new arrangement will have consequences in its conservation criteria and it will force to generate means for its conservation.

Keywords: *Tachymenis chilensis*, subspecies, taxonomy, natural history.

## INTRODUCCIÓN

### **Delimitación de especies**

La finalidad primordial de la taxonomía es establecer los límites biológicos de las especies y, secundariamente, nominarlas y clasificarlas (Brown *et al.*, 1996; Brooks & McLennan, 1999). El cumplimiento de este fin es esencial en biología, ya que son las unidades fundamentales para diferentes análisis en biogeografía, ecología, biología evolutiva y biología de la conservación, entre otros (e.g. Barraclough & Nee, 2001; Ferguson, 2002; Sites & Marshall, 2004; Dayrat, 2005; Baker & Bradley, 2006; Hendry, 2009). Sin embargo, existen muchas definiciones de especies, lo que agrava más la situación al trabajar a este nivel; pues debe decidirse muy bien con qué “tipo” de especie se trabajará y que esta definición se ajuste al problema práctico de la temática en cuestión (Sites & Crandall, 1997; Isaac *et al.*, 2004).

En una primera aproximación, se podría distinguir un concepto primario y uno secundario. El concepto primario define a las entidades que se creen que corresponden a especies, mientras que el concepto secundario es el método operacional para descubrir las entidades de acuerdo con el concepto primario (Sites & Marshall, 2004). El método operacional, más que un concepto de especie, se refiere a un criterio para definir a las especies. Los criterios de especie proporcionan el puente entre el concepto teórico utilizado y operaciones prácticas y datos empíricos usados para reconocer y delimitar las entidades que se ajustan al concepto (de Queiroz, 1998). De esta manera, un criterio de especie es una norma para juzgar si una entidad particular califica como miembro de una categoría de especie y un concepto de especie es una idea acerca de la clase de entidad designada por el término “especie” (Paul, 2002).

En todas las categorías actuales de conceptos de especie, la principal coincidencia es que las especies son linajes. Los linajes evolucionan y divergen en su genotipo y, consiguientemente, en su fenotipo. Entonces, los linajes (especies) se pueden reconocer por atributos ecológicos, etológicos, fisiológicos y/o morfológicos (de Queiroz, 1998; Helbig *et al.*, 2002).

Históricamente, la morfología ha ocupado un rol central para delimitar diferentes linajes (Wiens & Penkrot, 2002). Hoy, el uso de las secuencias de ADN analizadas bajo una perspectiva filogenética se utilizan cada vez más para estudiar los límites de las especies (Avice, 2004).

Indistintamente del origen de los datos, éstos se pueden agrupar en dos categorías: (1) métodos no basados en árboles y (2) métodos basados en árboles (Sites & Marshall, 2003; 2004). En los primeros, los límites de especies se definen conceptualmente sobre la base de compatibilidad o aislamiento reproductivo entre ellas (especies con reproducción sexual), pero cuando esto no es posible (e.g. zonas híbridadas, distancias genéticas, etc.), se pueden aplicar numerosos métodos e índices asociados (e.g. índice de fijación ( $F_{ST}$ )). En los segundos, los límites de especies se favorecen por las filogenias y las hipótesis filogenéticas se infieren a través de programas computacionales, donde se reconocen a las especies como grupos monofiléticos (Sites & Crandall, 1997; Avice, 2004). Sin embargo, el árbol de los genes puede ser distinto al árbol de las especies, lo que puede deberse a introgresión por hibridación, retención de polimorfismos ancestrales, hemiplasias o, simplemente, porque la monofilia de los genes se alcanza luego de un determinado tiempo posterior a la divergencia entre poblaciones cuando éstos no están involucrados en la especiación (Sites & Crandall, 1997; Avice & Robinson, 2008; Zachos, 2009).

De este modo, el ADN ha demostrado ser muy útil en estudios sistemáticos a nivel intraespecífico (Rodríguez-Robles *et al.*, 2001; Wiens & Penkrot, 2002) y ha sido ampliamente utilizado en la delimitación de especies (Avice, 2004). Por otro lado, a pesar de las evidentes limitaciones que presenta la morfología con respecto a las secuencias de ADN, la literatura hace hincapié en la importancia de los caracteres morfológicos en taxonomía (Monckton, 2016; Pugedo *et al.*, 2016). No obstante, métodos tradicionales como la morfología son aún muy utilizados, porque proporcionan múltiples ventajas cuando los métodos moleculares no pueden ser aplicados o entregan evidencia insuficiente (Hillis & Wiens, 2000). Por este motivo, es de suma importancia que los nuevos taxónomos mantengan una asociación con las colecciones depositadas en los museos (Baker & Bradley, 2006).

Independientemente de la categoría, los conceptos de especie más importantes son, al menos, 10: Tipológico (Linnaei, 1758; Darwin, 1859), Biológico (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942), Evolutivo (Simpson, 1951; Wiley, 1978), Filogenético (Hennig, 1966; Cracraft, 1983), Cohesivo (Hennig, 1966; Templeton 1989), Fenético (Sokal & Crovello, 1970; Sneath & Sokal, 1973), Ecológico (van Valen, 1976), Reconocimiento de especie (Paterson, 1985), Genealógico (Avisé & Bell, 1990; Baum & Shaw, 1995) y Grupo genotípico (Mallet, 1995; Feder, 1998).

Como un intento por resolver este problema, de Queiroz (1998) acuñó el término “concepto general de linajes” para unificar las otras definiciones, de este manera, rechazó la interpretación particular de cualquiera de sus propiedades como necesarias (e.g. aislamiento reproductivo, distinción ecológica, monofilia, etc.) y las trató solamente como un lineamiento para inferir los límites de las especies, lo que permite delimitar las especies desde diferentes perspectivas filosóficas. Del mismo modo, Padial *et al.* (2010), a partir de una revisión de los avances metodológicos y las problemáticas históricas y recientes en la taxonomía, proponen una actividad integrativa. Esto presume, en última instancia, integrar las acciones de los taxónomos y biólogos moleculares.

### **El concepto de Subespecie**

Generalmente se reconoce que la especie es la unidad fundamental en taxonomía, pero bajo el nivel de especie puede reconocerse al menos una categoría más, la Subespecie (Sites & Marshall, 2004; Haig *et al.*, 2006). Una subespecie corresponde a un agregado de poblaciones locales de una especie biológica que habitan y se reproducen en una subregión geográfica del margen de la especie y que difieren taxonómicamente (*i.e.* características diagnósticas) de otras poblaciones de la especie (Mayr, 1968; Patten & Unitt, 2002; Funk *et al.*, 2008). Por este motivo, se conoció antiguamente como “raza geográfica” (Mayr, 1968; Woodley, 2010). Mayr (1968) desglosó el concepto en cuatro aspectos importantes de destacar:

1. Una subespecie es una categoría colectiva debido a que toda subespecie consta de muchas poblaciones locales, las cuales difieren ligeramente entre sí, genética y fenotípicamente.
  2. Toda subespecie tiene un nombre formal (nomenclatura trinómica), solamente cuando difieran taxonómicamente, esto es por caracteres morfológicos con valor diagnóstico. La magnitud de estas diferencias taxonómicas sólo puede determinarse por acuerdo entre los taxónomos que trabajan en el grupo.
  3. Aunque suele ser posible adscribir las poblaciones a una determinada subespecie, no sucede así necesariamente con los individuos, si se considera la variabilidad individual de cada población y la superposición de las curvas de variación de poblaciones adyacentes.
  4. Una subespecie habita una subdivisión geográfica definida del margen de la especie y cada una ocupa parte de este margen, que puede ser discontinuo entre ellas (subespecies politópicas). La distribución de las subespecies se determinará en gran parte por la correlación entre los caracteres diagnósticos y el medio.
- Tradicionalmente, las subespecies se definen sobre la base de criterios fenotípicos (morfología, ecología y comportamiento) y genéticos. Así, parte de la controversia sobre la definición de subespecies tiene su origen en el conflicto de los resultados fenotípicos y genéticos (Pook *et al.*, 2000; Cronin, 2006; Funk *et al.*, 2008). Además, muchos científicos han erigido gran cantidad de subespecies a partir de leves diferencias morfológicas, lo que ha llevado a muchos taxónomos a despreciar el concepto (Amadon, 1949; Patten & Unitt, 2002; Haig *et al.*, 2006; Funk *et al.*, 2008). Esto se conoce con el nombre de “inflación taxonómica” y los reptiles no han sido la excepción (Isaac *et al.*, 2004). De este modo, es que muchas subespecies de reptiles descritas sobre la base de patrones de color y lepidosis, hoy despliegan un gran abanico de nuevas especies (Mulcahy, 2008).
- Por otro lado, parte de la definición de subespecies, involucra que sea alopátricas, pero que, potencialmente, puedan entrecruzarse; si las poblaciones coexisten simpátricamente sin cruzamiento, no son subespecies, sino especies plenas. Tampoco se puede adscribir individuos de una sola población de reproducción a

dos subespecies distintas, eso atenta contra la definición misma del concepto y lo invalida (Mayr, 1968).

Teóricamente, las subespecies son especies incipientes que potencialmente evolucionarán hasta ser especies plenas, favorecidas por el reducido flujo génico entre estas poblaciones (Mayr, 1968; Haig *et al.*, 2006; Mulcahy, 2008; Funk *et al.*, 2008). Sin embargo, los partidarios del concepto filogenético de especie señalan que las subespecies podrían considerarse especies plenas, ya que los linajes discretos y diagnosticables se deberían elevar al estatus específico, mientras que aquellos que muestran variación clinal y/o parecen representar clases de patrones ecológicos deberían ser sinónimas de la especie tipo y los epítetos subespecíficos se deberían desprestigiar (McKittrick & Zink, 1988; Isaac *et al.*, 2004; Mulcahy, 2008). Por otro lado, estudios recientes en los que se han usado múltiples criterios (*i.e.* caracteres morfológicos, conductuales y genéticos) confirmaron que muchas subespecies son entidades evolutivamente definibles (*e.g.* Haig *et al.*, 2006; Torres-Pérez *et al.*, 2009; Padial *et al.*, 2010; Helgen *et al.*, 2013; Murphy *et al.*, 2016) o, por el contrario, son solamente variabilidad fenotípica dentro de una misma especie monotípica (Janzen *et al.*, 2002).

En un esfuerzo por aunar criterios para delimitar las subespecies, los científicos han desarrollado diversos métodos que permitan diagnosticarlas con un soporte estadístico (Patten & Unitt, 2002; Zink, 2004). Uno de estos métodos se conoce como la “regla del 75%” (Amadon, 1949). La regla del 75% señala que para validar una subespecie, el 75% de una población tiene que quedar efectivamente fuera del 99% del rango de las otras poblaciones para un carácter definido dado o un conjunto de caracteres (Patten & Unitt, 2002).

### **El uso de la morfología en Taxonomía**

Los análisis morfométricos tradicionales se utilizan con frecuencia para probar hipótesis que explican los cambios morfológicos en un contexto microevolutivo (Lima *et al.*, 2012). Sin embargo, el uso de medidas lineales no entrega una información completa de la complejidad morfológica de las estructuras, debido a que las medidas morfológicas están influenciadas por el tamaño corporal (Rohlf &

Bookstein, 1987; Mousseau, 1991; Quatrini *et al.*, 2001; Vidal *et al.*, 2005; Ibáñez *et al.*, 2015). Por otro lado, la morfometría geométrica no se ve influenciada por la variable tamaño y elimina los efectos de traslación, rotación y escala matemática, por lo que permite un análisis específico de la forma y no de la longitud de una estructura (Bookstein, 1991; Rohlf *et al.*, 1996; Rohlf, 1999; Rohlf & Corti, 2000; Vidal *et al.*, 2006). Por lo tanto, el uso conjunto de la morfometría tradicional y geométrica permite una mejor exploración de las variaciones morfológicas (Rohlf & Marcus, 1993; Vidal *et al.*, 2006). Sin embargo, la identificación de taxa basada en diferencias morfológicas no está exenta de fallas (Gibson, 2003); es por esto, la importancia de utilizar métodos complementarios para obtener resultados robustos (Dayrat, 2005; Sanders *et al.*, 2006; Torres-Pérez *et al.*, 2009).

Históricamente, muchos linajes de vertebrados en el límite especie-subespecie se han descrito sobre la base de pequeñas diferencias morfológicas, que incluyen patrones de coloración (Ashton & de Queiroz, 2001). Cuando los grupos son morfológicamente discretos y aislados geográficamente alcanzan el nivel de especie. Por el contrario, si la variación morfológica demuestra ser clinal o asociada a algún rasgo ecológico particular, la asignación subespecífica corresponde a un sinónimo a la especie tipo (Mulcahy, 2008). Así, en ofidios existen diversos rasgos morfológicos que son capaces de diferenciar especies, como el tamaño, las proporciones corporales, la osteología, la dentadura, la estructura de las glándulas orales, la histología del ojo, la miología, los pulmones, los hemipenes, el número de escamas, la coloración y el dimorfismo sexual (*e.g.* Bailey, 1967; Dowling, 1967; Haines, 1967; Taub, 1967; Underwood, 1967; Maglio, 1970; Marx & Rabb, 1970; Rabb & Marx, 1973; Thomas *et al.*, 1977; Jenner & Dowling, 1985; Bonino, 1987; Habit *et al.*, 1992; Lobo & Scrocchi, 1994; Zuffi, 2002).

Los hemipenes son estructuras que, a diferencia de otras, no tienen una obvia correlación con la ecología, alimentación o locomoción del animal, por lo tanto, otorgan mejor información sobre relaciones genealógicas entre los taxa que los caracteres correlacionados con el hábitat, especialmente en niveles inferiores a familia (Dowling, 1967; Jenner & Dowling, 1985; Keogh, 1999). Esto hace que los

hemipenes sean uno de los caracteres morfológicos más importantes en la sistemática de Squamata (Maglio, 1970; Zuffi, 2002).

En general, cuando se trabaja en relaciones filogenéticas de ofidios solamente con caracteres morfológicos, se suele caer en paralelismos por convergencias al uso de mismos hábitats (Bailey, 1967) y en la diferenciación de individuos de una misma especie cuando ocurren cambios ontogenéticos (Maglio, 1970). No obstante, cuando el especialista dentro del grupo salva estos obstáculos, es posible resolver problemas taxonómicos solamente con caracteres morfológicos, incluso al nivel de subespecie (e.g. Franco & Ferreira, 2002; Zuffi, 2002).

Es por esto que los estudios morfológicos y moleculares muestran gran semejanza entre sí; porque, como los cambios morfológicos son la expresión de los cambios genotípicos, ambos son conceptualmente similares (Slowinski & Lawson, 2002; Sites & Marshall, 2004). Por esto, nunca se deben descartar la morfología ni la distribución de un grupo de individuos para poder describir una especie (Parkinson *et al.*, 2000).

### **El uso del ADN en Taxonomía**

Las técnicas moleculares más utilizadas en el pasado con fines taxonómicos fueron hibridación de ADN, inmunodifusión, electroforesis de alta resolución y “fingerprint” (Dessauer, 1967). Pero en la actualidad, la secuenciación de ADN es la principal técnica, tanto en la biología molecular como en el de la biología de poblaciones y, para esto, se vale de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (Chapman & Waldenström, 2015; Vynck *et al.*, 2016). La introducción de la PCR a las técnicas moleculares provocó una revolución al poder amplificar o clonar cantidades considerables de casi cualquier fragmento de ADN, como plumas, pelos, estiércol, material preservado en museos e incluso, algunos fósiles (Avise, 2004; Morozova *et al.*, 2016).

En este contexto, es común que al revisar una especie politípica con métodos moleculares resulte en más de una especie, sobretodo por estudios basados en ADN mitocondrial (ADNmt) (Rodríguez-Robles *et al.*, 2001). En este contexto, el ADNmt resulta ser un buen marcador molecular a bajos niveles taxonómicos (Pook

*et al.*, 2000; Avise, 2004). Para las categorías bajas se requiere de genes que evolucionen rápido, como *Cyt-b*, ND4, ND2 y D-loop (Ashton & de Queiroz, 2001; Kelly *et al.*, 2003). A pesar de que se suele reconocer que los genes nucleares no tienen buena resolución a bajos niveles taxonómicos, existen algunos que sí pueden ser de gran utilidad, tales como *C-mos* y *Rag1* (Saint *et al.*, 1998; Godinho *et al.*, 2006; Cox *et al.*, 2012; Zaher *et al.*, 2012). Por ello, no resulta óptimo investigar las relaciones entre ofidios con sólo un gen, sino mediante la combinación de varios genes que exhiben distintos tipos de variabilidad, lo que permite resolver relaciones con mayor profundidad en el árbol filogenético (Parkinson *et al.*, 2000; Kelly *et al.*, 2003). Aunque algunos autores consideran que sí es posible establecer relaciones confiables con sólo un gen (*e.g.* Henderson & Hedges, 1995; Zhou *et al.*, 2000; Slowinski & Lawson, 2002).

Luego de que se obtienen los datos de los ácidos nucleicos de los genes revisados, se procede a formar los árboles que mejor representen la genealogía de los ejemplares analizados y para ello, se utilizan distintos métodos. Dentro de ellos, el Bayesiano es uno de los más utilizados (*e.g.* Wüster *et al.*, 2005; Vidal *et al.*, 2010).

En este contexto es que los marcadores moleculares pueden ser de gran utilidad en el diagnóstico de especies cercanamente relacionadas, incluso donde la morfología puede resultar ambigua (Carrasco, 2015). Otra ventaja de las técnicas moleculares es que son capaces de diagnosticar especies incluso si los ejemplares no son adultos, por lo que se puede trabajar con cualquier estado ontogenético (Avise, 2004).

### **La importancia de la taxonomía en Conservación**

La conservación de la biodiversidad puede actuar en tres niveles: genes, especies y ecosistemas (Laity *et al.*, 2015). En el nivel de especies, la disciplina que permite definir las unidades de conservación es la taxonomía, tanto como especies propiamente tales, subespecies o poblaciones (Cofré & Méndez, 2011; Coetzer *et al.*, 2015). A través de estas categorías, reflejadas en riqueza, diversidad, endemismo, riesgo y muchos otros atributos que pueden ser comparados a través

de localidades y taxa, es que se formulan los planes de conservación tanto internacionales como de cada país en cuestión (Isaac *et al.*, 2004). Sin embargo, las consideraciones que se tomen para cada categoría a conservar estarán, en última instancia, definidas por los recursos disponibles de cada jurisdicción (Fraser & Bernatchez, 2001; Coetzer *et al.*, 2015).

Otro objetivo importante dentro de la conservación es que cada una de las categorías sean monofiléticas, lo que las representará como linajes evolutivamente únicos (Paetkau, 1999; Zervakis *et al.*, 2004; Cofré & Méndez, 2011). De este modo, se busca preservar las variaciones genéticas adaptativas (Fraser & Bernatchez, 2001). Así también, las poblaciones con mayor diversidad genética son más relevantes de conservar que aquellas con menor diversidad (Muñoz-Ramírez *et al.*, 2014; Laity *et al.*, 2015).

Con respecto a las subespecies, originalmente fueron de interés exclusivo de los biólogos evolutivos, pero actualmente, se ha ampliado hacia las organizaciones de conservación biológica, como IUCN y CITES (Funk *et al.*, 2008). Una de las ventajas del uso de la categoría de subespecie en conservación es que puede servir para proteger pequeñas poblaciones amenazadas y evitar el sobreesfuerzo en especies de amplio rango geográfico (Marín *et al.*, 2007). Esto ha llevado a una exacerbación de grupos considerados como subespecies (Isaac *et al.*, 2004; Haig *et al.*, 2006). Es por esto que las estrategias de conservación deberían estar influenciadas por la taxonomía, pero la taxonomía no puede estar influenciada por las prioridades de conservación (Haig *et al.*, 2006).

### **Historia taxonómica de *Tachymenis chilensis* (Schlegel, 1837)**

El género *Tachymenis* fue descrito por Wiegmann (1835) y designó a *T. peruviana* como especie tipo, sin describir más especies bajo este género. Tampoco hizo ningún tipo de mención acerca de su localidad tipo ni su etimología.

Luego, *Tachymenis chilensis* fue descrita originalmente por Schlegel (1837) bajo el nombre de *Coronella chilensis*. En su descripción, reconoce que correspondería a *Tachymenis* ("*Tachymenes*", *lapsus calami*), pero que se parece mucho a la europea *C. laevis* (= *C. austriaca* Laurenti, 1768), incluso son fáciles de confundir,

aunque su cabeza es más cónica y está revestida por escamas más pequeñas, y su cola es más corta. Él no se refirió a una localidad exacta, sino sólo como Chile; sin embargo, mencionó que el material que revisó fue recolectado por Lesson y Garnot durante su expedición a bordo de La Coquille y que depositaron en el Muséum National d'Histoire Naturelle, París, pero que luego se llevó al Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, donde permanecen hasta ahora (Schlegel, 1837a; b). Por su parte, La Coquille solamente atracó en Talcahuano en su estadía en Chile y su tripulación recorrió Talcahuano, Concepción y Penco, por lo tanto, el material revisado por Schlegel, debe provenir de alguna de estas ciudades o sus alrededores (Lesson & Garnot, 1826).

Fitzinger (1843) sinonimizó al género *Tachymenis* con *Ophis* y lo mismo sucedió con el género *Xenodon*, aunque sin dar ningún tipo de argumento. De todos modos, a esta sinonimia solamente la siguió Tschudi (1845a; b) con *O. peruana* (= *T. peruviana*).

Guichenot (1848) se refirió a ella todavía como *C. chilensis* y amplió la descripción del autor de la especie, para lo que también usó a *C. laevis* (= *C. austriaca*) como parámetro. Además, mencionó cierta variabilidad fenotípica de ejemplares provenientes de Valdivia. Dentro de la descripción de esta misma especie, mencionó a un individuo proveniente de Colchagua (VI Región) que mide alrededor de 90 cm y cuya descripción se ajusta a la de *Philodryas chamissonis* (vista en aquella obra como *Psammophis temminckii* Schlegel, 1837).

Duméril *et al.* (1854) la ubicaron bajo el género *Dipsas* Laurenti, 1768, pues los individuos estudiados presentaron varias diferencias morfológicas (e.g. número de escamas ventrales y subcaudales) con el género *Coronella* Laurenti, 1768, el que además, no se encuentra en América. También están de acuerdo con que se parece mucho a *C. austriaca*, pero la gran diferencia es que esta última es aglifa, a diferencia de las especies del género *Dipsas*, que son opistoglifas. Ellos revisaron una cincuentena de individuos, disponibles en el Muséum National d'Histoire Naturelle (probablemente, de la misma expedición de Lesson y Garnot) y coincidieron con las descripciones anteriores. Además, coincidieron con Guichenot (*op. cit.*) en que habrían variedades dentro de esta especie y describen dos más.

Posteriormente, mencionaron una tercera variedad que probablemente sea un sinónimo de *T. peruviana*, pero no nominaron a ninguna de las variedades ni mencionaron sus localidades exactas y solamente las restringen a Chile. Al igual que Schlegel (*op. cit.*), mencionaron a los recolectores de estos ejemplares, por lo que se puede deducir su procedencia en la mayoría de los casos. De ellos, Lesson & Garnot (1826) venían en La Coquille, que atracó en Talcahuano, Gaudichaud (1851) venía en La Bonite, que atracó en Valparaíso y Cobija, y Hombron venía en L'Astrolabe y Jacquinet y Le Guillou venían en La Zélée, que atracaron en Talcahuano y Valparaíso (Dumont d'Urville, 1842). Por último, Gay fue el único que pudo haber enviado ejemplares de más localidades chilenas, debido a que estaba radicado aquí (Guichenot, *op. cit.*). Por lo tanto, en las descripciones de estos autores, podrían existir individuos tanto de las dos subespecies aceptadas en la actualidad, como *T. peruviana*.

Girard (1854) la situó por primera vez en el género *Tachymenis* Wiegmann, 1835 y la mencionó como *T. chilensis*, así como sinónimo de *C. chilensis* Schlegel, 1837 y *D. chilensis* Duméril *et al.*, 1854. También, por primera vez, en una publicación extranjera, se especificó la localidad de los individuos estudiados: alrededores de Santiago. Para esta misma localidad, describió otra especie dentro un género nuevo: *Taeniophis tantillus* (= *Philodryas chamissonis* (Wiegmann, 1835)).

Girard (1855) amplió la descripción del género *Tachymenis* y agregó que se compone solamente de dos especies: *T. peruviana* (especie tipo) y *T. chilensis*. En cuanto a *T. chilensis*, agregó que su descripción del año anterior (Girard, *op. cit.*) se había basado en tres individuos recolectados e indicó su variabilidad intraespecífica.

Günther (1858) complementó la descripción del género *Tachymenis* y expuso algunas diferencias con respecto a la descripción de Wiegmann (*op. cit.*). Según él, este género estaría presente en Chile y sur de Europa (Dalmacia). Además, redescibió a *T. chilensis* al estudiar siete individuos provenientes de Chile, aunque sin especificar localidad exacta, excepto uno de Colchagua y otro de "Tichitata", que probablemente no corresponda a Chile, sino a Bolivia, producto de un problema de transcripción, por lo que se trataría de *T. peruviana*.

Cope (1860) examinó un individuo proveniente de Isla Quiriquina (“Quinquina Id.”, *lapsus calami*) que asignó a la tercera variedad de Duméril *et al.* (*op. cit.*) y, además, asignó a una cuarta variedad a un individuo proveniente de Talcahuano.

Fitzinger (1861) nombró a dos nuevas especies para sinonimizarlas con *Tachymenis chilensis*: *Zacholomorphus chilensis* y *Z. brevicaudatus*. Al parecer no conocía bien los trabajos de sus predecesores, puesto que mencionó a *Z. chilensis* como sinónimo de *Coronella chilensis* y a *Z. brevicaudatus* como sinónimo de *Dipsas chilensis* e ignoró que Girard (*op. cit.*) ya había sinonimizado a ambas como *T. chilensis*. Además mencionó una nueva especie para el territorio nacional, *Phenacophis zelebori*, nuevo género y nueva especie; pero no entregó ninguna diagnosis. Por otro lado, él en su expedición a través del mundo, solamente visitó Valparaíso dentro de Chile, por lo tanto, podría corresponder tanto a otra variación de *T. chilensis* como a *P. chamissonis*.

Jan (1863b) reubicó a *T. chilensis* en el género *Mesotes* creado por él mismo e incluyó dos especies: *M. obtrusus* (= *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1858)) y *M. chilensis* (= *T. chilensis*). Este autor no especificó de qué parte exacta de Chile proviene esta última especie, sin embargo, tres años más tarde publicó un dibujo en el que se deduce que correspondería a la entidad reconocida actualmente como *T. c. chilensis* (Jan & Sordelli, 1866a).

Jan (*op. cit.*), también describió una nueva especie para Chile, *Psammophylax assimilis*, a partir de un solo ejemplar depositado en el Museo Civico di Storia Naturale, de Milán. Ni en esta obra ni en otra del mismo tiempo se refirió a su localidad (Jan, 1863a), sino hasta tres años más tarde, cuando solamente la refirió como Chile (Jan & Sordelli, 1866b).

Steindachner (1869) revisó los ocho ejemplares estudiados por Fitzinger (*op. cit.*) recolectados en la expedición Novara. Él ignoró las sinonimias predecesoras con *T. chilensis* y reincidió en *T. peruviana* para la población al sur de Atacama. De este modo, sinonimizó las especies descritas por Fitzinger (*op. cit.*) para Chile (*Z. chilensis*, *Z. brevicaudatus* y *P. zelebori*) con *T. peruviana*. Además argumentó que era evidente el parecido que tenían estos ejemplares con las formas de Duméril *et al.* (*op. cit.*) y que no había necesidad de crear estas nuevas especies.

Boulenger (1896) sinonimizó a *Coronella chilensis*, *Ophis peruana*, *Dipsas chilensis*, *Tachymenis chilensis*, *Mesotes chilensis* y *Psammophylax assimilis* con *T. peruviana*. Por lo tanto, redescibió a esta especie bajo la denominación de *T. peruviana*. Modificó algunas de las características dadas por Wiegmann (*op. cit.*) y Schlegel (*op. cit.*) en sus respectivas descripciones. Además, corroboró las localidades estudiadas por Günther (*op. cit.*) y corrigió “Tichitata” por Titicaca.

Werner (1898) estudió la colección del científico alemán Ludwig H. Plate, quien viajó por América y recolectó material de diversos países, entre ellos, Chile. Sin embargo, la parte de la colección proveniente de Frutillar pertenecía a August Müller, del Linnaea Naturhistorisches Institut, Berlín (Werner, 1896). De este modo, describió tres subespecies (“variedades”) para *T. chilensis* en el territorio nacional, pero aún bajo el nombre de *T. peruviana*: *T. p. vittata* (Frutillar), *T. p. coronellina* (Coquimbo) y *T. p. catenata* (Coquimbo). Erróneamente, mencionó a *T. affinis* para el territorio nacional, pero sin especificar la localidad exacta.

Philippi (1899) revisó los más de 80 ejemplares depositados en el Museo de Santiago y redescibió 45 especies, pero sin decir a cuales especies anteriormente descritas correspondían, no obstante, solamente definió al género *Tachymenis* como opistoglifa, representado con una especie; todas los demás serían aglifas (44 especies en 13 géneros). Además agregó que el género *Dipsas* es sinónimo de *Tachymenis* y que éste último merece prioridad. Este elevado número de especies también fue adoptado por Quijada (1916), aunque reconoció una sospechosa oposición a autores anteriores. Él revisó las etiquetas que dejó Philippi (*op. cit.*) y mostró datos discordantes con los que entregó en su artículo, solamente habían 35 especies en 10 géneros y *Tachymenis* estaba representado por dos especies (*T. chilensis* y *T. gracilis*).

Werner (1904) desestimó el trabajo de Philippi (*op. cit.*) y llamó a todos los herpetólogos a hacer lo mismo, porque desconfiaba de la calidad del mismo. En su lugar, prefirió seguir los nombres dados por él mismo seis años antes (*op. cit.*). Sin embargo, al contar con más material para revisar, encontró muchas formas intermedias entre aquellas asignadas que no se atrevió a nominar y prefirió incluirlas en algunas de las ya descritas. Redescibió a sus tres subespecies (aún

subordinadas a *T. peruviana*), pero dio nuevas localidades: Valdivia para *T. p. catenata* (antes Coquimbo), Valparaíso para *T. p. coronellina* (antes Coquimbo) y Coronel, Valdivia y Puerto Montt para *T. p. vittata* (antes Frutillar).

Hellmich (1937) revisó 50 individuos de la Zoologische Staatsammlung München, provenientes de Bolivia y gran parte de Chile. Él siguió a Boulenger (*op. cit*) en cuanto a la sinonimia entre *T. peruviana* y *T. chilensis*, hizo su propia descripción acerca de esta especie y desestimó la existencia de subespecies.

Schmidt & Walker (1943) señalaron que se requería reevaluar la sinonimia entre *T. peruviana* y *T. chilensis*, debido al amplio rango para el que era conocida (Perú y Chile).

Walker (1945) dedujo que la localidad tipo de *T. peruviana* sería en Puno y consideró importante revisar las sinonimias de *T. peruviana* hechas por Boulenger (*op. cit.*) por el enorme rango de distribución, tanto latitudinal (desde el centro de Perú hasta el sur de Chile, equivalente a la distancia entre Nueva York y Panamá), como altitudinal (desde 0 hasta 4000 msnm). Criticó los nombres usados por Werner (*op. cit.*) por considerarlos confusos y mezclar las localidades de *T. p. catenata* y *T. p. vittata*. De esta manera, asignó Chile centro-norte y central a *T. p. catenata* (Werner le asignó Coquimbo y Valdivia, es decir, norte y sur) y asignó Chile central a *T. p. vittata* (Werner le asignó Coronel, Valdivia, Puerto Montt y Frutillar, es decir, sur); de modo que la asignación de Coquimbo para *T. p. catenata* sería sinónimo de *T. p. assimilis* y la de Valdivia lo sería de *T. p. chilensis*. Solamente con *T. p. coronellina* hizo una correcta asignación: Chile centro norte (Werner le asignó Coquimbo y Valparaíso). Además notó su curiosa distribución geográfica: por un lado, un grupo permanece en la zona andina de Perú y Chile hasta la Región de Antofagasta, sin adentrarse en el desierto, y otro grupo permanece desde el sur de la Región de Atacama hasta Chiloé, inmediatamente después de la parte más extrema del desierto y antes de la Zona Austral. Dentro de esta última distribución, existe una amplia gama de ambientes desde el nivel del mar hasta los Andes y desde un clima semiárido hasta uno propiamente lluvioso. De esta manera, decidió estudiar las colecciones de los siguientes museos estadounidenses: American Museum of Natural History (Nueva York), Chicago

Museum of Natural History (Chicago), Museum of Comparative Zoölogy (Cambridge) y United States National Museum (Washington). En su investigación, llegó a estudiar 209 individuos (57 corresponden a Chile) desde 59 localidades distintas (22 corresponden a Chile), sin embargo, gran parte dentro de su distribución no estuvo representada en estas colecciones. Llegó a la conclusión que *T. chilensis* es una especie distinta y derivada de *T. peruviana*; aunque sí muy parecida a ella, excepto por la morfología de su hemipene, que es más semejante a la de *T. attenuata*. Criticó la muy breve descripción de Schlegel (*op. cit.*) para esta especie a partir de solamente dos individuos. Dedujo que el tipo de la especie coincidiría con *T. c. chilensis* por la diagnosis de escutelación y diseño que dio Schlegel (*op. cit.*); pero no dedujo la localidad exacta posible, sino que lo refirió a “una parte desconocida de Chile”, a pesar de que sí sabía que fue recolectado por Lesson & Garnot (*op. cit.*). Asignó tres subespecies para *T. chilensis*: *T. c. assimilis* (Atacama a Santiago), *T. c. chilensis* (Valparaíso a Puerto Montt) y *T. c. melanura* (Máfil, Valdivia), la cual se describió por primera vez en esta publicación. En esta publicación, también fue la primera vez que se mencionó la preferencia de *Tachymenis* hacia anfibios por sobre reptiles, ya que, previamente, se había sugerido lo contrario (Duméril *et al.*, *op. cit.*).

Donoso-Barros (1961) mencionó a *T. chilensis* como sinónimo de *T. peruviana*, pero no dio ninguna explicación al respecto, a pesar de validar las mismas subespecies mencionadas por Walker (*op. cit.*).

Donoso-Barros (1962), posteriormente, entregó información acerca del género y las cuatro subespecies presentes en Chile (la nominal más las tres dadas por Werner (*op. cit.*) para *T. chilensis*), referidas como pertenecientes a *T. peruviana* con cuatro subespecies, pero sin justificar tal decisión.

Donoso-Barros & Cárdenas (1965) explicaron recién en este trabajo que no habrían suficientes diferencias para distinguir entre *T. peruviana* y *T. chilensis* como especies distintas. Además, en este mismo trabajo volvieron a revisar aquel material de Philippi (*op. cit.*) y reportaron que, al menos, siete de sus especies correspondían a la misma (solamente encontraron 17 de las 45 especies, las restantes se reportaron extraviadas): *T. chilensis*, *Aspidula celeris*, *A. vittata*, *A.*

*obscura*, *Coronella melanogastra*, *C. atrovittata*, *C. concolor* y *Colubellus melanoleucus*. Curiosamente, *T. gracilis* resultó ser un individuo de *P. chamissonis*. Todas las especies de *Aspidula* y *Colubellus* se adscribieron como especies de *Tachymenis*, sin embargo, dentro de *Coronella* se adscribieron tanto especies de *Tachymenis* como de *Philodryas*. De entre los géneros extraviados, solamente *Pythoniscus* deja la duda de que podría corresponder a otro sinónimo de *Tachymenis*. Existe una leve discordancia entre los totales de especies por géneros presentadas entre este artículo contra los otros dos comparados (Philippi, *op. cit.*; Quijada, *op. cit.*).

Donoso-Barros (1966) redescubrió tanto al género *Tachymenis* como a las subespecies conocidas para Chile, aún bajo la denominación de *T. peruviana*, y reasignó sus distribuciones geográficas: Copiapó a San Fernando para *T. p. assimilis*, San Fernando a Puerto Montt para *T. p. chilensis* y Valdivia a Chiloé para *T. p. melanura*. También rectificó la preferencia batracófaga de esta especie. Agregó más sinonimias desde las culebras de Philippi (*op. cit.*), pertenecientes al supuesto género *Coronella*: *C. leucognatha*, *C. campestris*, *C. plumbea*, *C. montana*, *C. lepida* y *C. heterocerca*; aunque, en Donoso-Barros & Cárdenas (*op. cit.*) había dicho que *C. plumbea* era sinónimo de *P. chamissonis* y que el resto de las especies asignadas a este género se encontraban extraviadas.

Finalmente, Ortiz (1973) devolvió a *T. chilensis* su estatus de especie y la separó definitivamente de *T. peruviana*. Además, le atribuyó sólo dos subespecies: *T. c. coronellina* y *T. c. chilensis*, al sinonimizar *T. p. assimilis* con *T. c. coronellina* y *T. p. melanura* con *T. c. chilensis*. De esta manera, *T. c. coronellina* se distribuiría desde el sur de Atacama hasta Colchagua y *T. c. chilensis* se distribuiría desde Chillán hasta Chiloé, incluida la provincia de Neuquén en Argentina; lo que dejaría a toda la Región del Maule sin esta especie. Además, sinonimizó a *T. c. assimilis* con *T. peruviana*, basado en la descripción y esquemas de Jan (*op. cit.* b) y Jan & Sordelli (*op. cit.* b).

Los cambios nomenclaturales de *T. chilensis* se resumen en la figura 1.

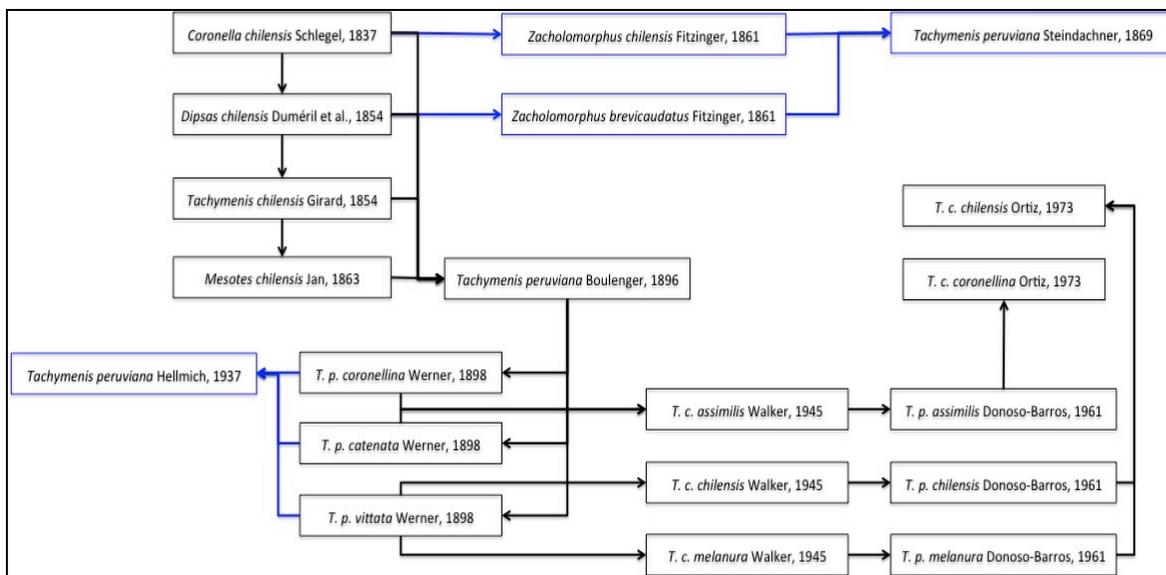


Figura 1. Cambios nomenclaturales de *T. chilensis*.

Las características de ambas subespecies se resumen en la Tabla 1.

Tabla 1. Comparación entre las características descritas para *T. peruviana*, *T. c. coronellina* y *T. c. chilensis* (resumen desde Wiegmann (1835), Schlegel (1837), Guichenot (1848), Duméril *et al.* (1854), Girard (1854, 1855), Günther (1858), Cope (1860), Jan (1863b), Boulenger (1896), Werner (1898, 1904), Hellmich (1937), Walker (1945), Donoso-Barros (1962, 1966), Ortiz (1973)).

	<i>T. peruviana</i>	<i>T. c. coronellina</i>	<i>T. c. chilensis</i>
Distribución	Perú y Bolivia, noroeste de Argentina (Jujuy) y norte de Chile hasta la Región de Antofagasta, por la zona andina	Copiapó a Colchagua (Chile)	Los Queules a Chiloé (Chile) y Neuquén (Argentina)
Aspecto general	Más robusto que <i>T. chilensis</i>	Robusto, pero algo aplastado	Más delgado que <i>T. c. coronellina</i>
Tamaño	Más grande que <i>T.</i>	Un poco mayor	Más corta que <i>T. c.</i>

relativo	<i>chilensis</i>	que <i>T. c. chilensis</i>	<i>coronellina</i>
Forma de la cabeza	Corta y roma, subovalada o cuadrangular y bien diferenciada del cuello	Corta y algo ensanchada en forma transversal, bien diferenciada del cuello y con un hocico proporcionalmente más corto	Alargada de contorno ovoide y poco diferenciada del cuello, longitud $1\frac{1}{2}$ a 2 veces su ancho
Ojos	Medianos; pupila pequeña y subelíptica, entre IV y V escamas supralabiales	Tamaño moderado, diámetro corresponde a casi $\frac{1}{3}$ del espacio interorbital, entre III y IV escamas supralabiales; pupila elíptica	Tamaño moderado, diámetro corresponde a casi $\frac{1}{3}$ del espacio interorbital, entre III y IV escamas supralabiales; pupila subelíptica
Narinas	Laterales entre división de escama nasal	Redondeadas, más anteriores que en <i>T. peruviana</i>	
Dientes maxilares	10, que aumentan de tamaño hacia posterior; dos colmillos opistoglifos separados de los dientes anteriores por un diastema	Seis, aumentan de tamaño hacia posterior; dos colmillos opistoglifos separados de los dientes anteriores por un diastema	Ocho, aumentan de tamaño hacia posterior; dos colmillos opistoglifos separados de los dientes anteriores por un diastema
Dientes mandibulares	Disminuyen de tamaño hacia	Disminuyen de tamaño hacia	Disminuyen de tamaño hacia

	posterior	posterior	posterior
Escama rostral	Visible, pero corta	Poco visible desde arriba	Casi invisible desde arriba y menos ancha que la de <i>T. c. coronellina</i>
Escamas internasales	Escasamente menores que las escamas prefrontales	Escasamente menores que las escamas prefrontales	Escasamente menores que las escamas prefrontales, pequeñas y redondeadas
Escama frontal	1½-2 veces más larga que ancha	1⅓ más larga que ancha, considerablemente más prolongada que el hocico, pero más corta que las escamas parietales	Dos veces más larga que ancha, algo mayor que la distancia que queda entre su borde anterior y el hocico, pero más corta que las parietales
Escama nasal	Semidividida	Entera o dividida	Dividida
Escama loreal	Cuadrada	Cuadrada y ligeramente más larga que ancha	Cuadrangular
Escamas preoculares	Una	Dos	Dos
Escamas postoculares	Dos	Dos	Dos
Escamas parietales			Más largas que la escama frontal en

			adultos, pero de la misma longitud en juveniles
Escamas temporales	2/3	2/2	2/3
Escamas supralabiales	Ocho	Siete	Siete
Escamas infralabiales	Nueve	Nueve (la primera en contacto con el par anterior de las escamas postmandibulares)	Nueve (la primera en contacto con el par anterior de las escamas postmandibulares)
Escama postmental anterior		Contorno rectangular y más grande que la posterior	Contorno rectangular y más grande que la posterior
Escama postmental posterior		Contorno aguzado y más pequeña que la anterior	Termina en un vértice
Escamas dorsales	Lisas, imbricadas y dispuestas en 19 corridas, pero disminuyen a 15 a la altura de la placa anal; suelen presentar fosetas apicales	Lisas, romboidales, subimbricadas, con vértices redondeados y dispuestas en 19 corridas, pero disminuyen a 15 a la altura de la placa anal; presentan fosetas apicales	Alargadas, con rebordes desarrollados muy notables y dispuestas en 19 corridas, pero disminuyen a 15 a la altura de la placa anal; presentan fosetas apicales
Escamas ventrales	133-150	136-161	144-171

Escamas subcaudales	Dobles, 35-53	Dobles, 35-52	Dobles, 33-54
Placa anal	Dividida	Dividida	Dividida
Cola	Corta, subcónica y ahusada, $\frac{1}{6}$ a de la longitud total	$\frac{1}{6}$ a $\frac{1}{5}$ de la longitud total	$\frac{1}{6}$ a $\frac{1}{5}$ de la longitud total
Hemipenes	Bifurcados, pero no profundamente, caliculados y con espículas diminutas, surco espermático bifurcado	Bifurcados y cubiertos con abundantes espículas triangulares diminutas, además hay dos a seis espículas basales mayores, surcos espermáticos bifurcados	Bifurcados, caliculados y con espículas diminutas que aumentan hacia la parte posterior, además hay un anillo con cuatro a seis espículas de mayor tamaño seguidas de algunas más pequeñas dispersas, surcos espermáticos bifurcados
Coloración de la cabeza	Más o menos oscura con una cinta postocular negra que forma un arco hasta la comisura bucal y se continúa con otra cinta igual que recorre las partes laterales del	Amarillo manchada de negro con una gruesa faja negra desde el ángulo posterior del ojo hasta la comisura bucal y otra más delgada que sube hacia la zona temporal y también	Café grisácea manchada de negro con una cinta postocular negra que forma un arco hasta la comisura bucal y se continúa con otra cinta igual que recorre las partes laterales del

	<p>cuerpo, otra cinta postocular que se dirige hacia la zona temporal y también llega a la comisura bucal</p>	<p>llega hasta la comisura de la boca; también hay una mancha negra subocular</p>	<p>cuerpo, otra cinta postocular que se dirige hacia la zona temporal y también llega a la comisura bucal, dos manchas negras preoculares y tres líneas negras bien definidas en la cara inferior de la mandíbula, una en el centro y una a cada lado</p>
<p>Coloración del dorso</p>	<p>Café-amarillento claro y muchas manchitas negras, banda vertebral clara con manchas cafés alternas a ambos lados que insinúan una banda paravertebral interrumpida</p>	<p>Amarillo ocre brillante con una banda vertebral amarillo intenso o blanca, una banda negra de tres escamas de ancho a cada lado en la región parietal por todo el cuerpo a ambos lados del borde de la línea vertebral y pueden estar unidas entre ellas por la línea vertebral a diferentes niveles</p>	<p>Café o gris metálico con tonos rojizos y una banda vertebral gris clara, bordeada por ambos lados por una banda negra angosta de una escama de ancho que se extiende hasta la cola; además, hay una banda oscura de una escama y media de ancho que recorre los flancos, algo más</p>

		<p>en mayor o menor grado, lo que le da un aspecto perlado o diamantino;</p> <p>bandas amarillentas claras por fuera de las bandas negras que limitan por debajo con una banda lateral negra que sale desde la comisura bucal</p>	<p>clara es su porción superior</p>
Coloración del vientre	<p>Amarillento o gris con pequeñas manchas negruzcas (marmoleado) que se pueden agrupar para formar franjas longitudinales</p>	<p>Amarillo claro con tres pequeñas manchas negras de contorno triangular en cada escama</p>	<p>Iridiscente e intensamente melánico y las manchas se encuentran fusionadas en su base que forman varios (hasta cuatro) o un solo gran triángulo</p>
Coloración de la cola		<p>Amarillo claro con escamas bordeadas de negro</p>	<p>Blanco amarillenta en su parte inferior</p>
Coloración general (variaciones)	<p>Sin variaciones</p>	<p>Sin variaciones</p>	<p>El color de fondo tiene variaciones que van desde el café con tonos</p>

			<p>metálicos hasta el francamente rojizo, sin diseños; algunos ejemplares son intensamente melánicos, con bandas dorsales bien definidas, bordeadas por cintas negras bien marcadas; otros ejemplares muestran una marcada disminución de sus diseños hasta formas que parecen monocromáticas</p>
--	--	--	---

### **Antecedentes de la historia natural de la culebra de cola corta**

El grupo Serpentes desafía la sistemática a muchos niveles de la taxonomía. Su morfología derivada, pero conservada, ha hecho que sea muy difícil ubicarlas dentro de Squamata (Mulcahy, 2007).

Actualmente, existen unas 3150 especies de serpientes, de las cuales, Caenophidia o “serpientes avanzadas” incluye a la gran mayoría (unas 2620 especies). Dentro de este grupo, Colubridae es la familia con mayor número de especies (alrededor de 1755) y con distribución cosmopolita. La distribución de la subfamilia Dipsadinae es más restringida, endémica del continente americano, aunque con la mayor cantidad de especies dentro de la familia (> 700 especies). La tribu Tachymenini está representada por siete géneros: *Gomesophis*,

*Calamodontophis*, *Thamnodynastes*, *Tomodon*, *Pseudotomodon*, *Ptychopis* y *Tachymenis* (Uetz & Etzold 1996). Los integrantes de esta tribu se caracterizan por su viviparidad y sus pupilas elípticas, aunque en algunas especies pueden ser redondeada (Bailey, 1967). El género *Tachymenis* se distribuye por Perú, Bolivia, Chile y Argentina, cuenta con seis especies: *T. peruviana*, *T. tarmensis*, *T. elongata*, *T. affinis*, *T. attenuata* y *T. chilensis* (Uetz & Etzold 1996; Vidal *et al.*, 2008; Giraud *et al.*, 2012).

Además de las características entregadas previamente en la descripción taxonómica, *T. chilensis* se caracteriza por presentar un cráneo bien osificado con estructuras muy prominentes para el origen e inserción de músculos. El número de dientes muestra una reducción de sus piezas dentarias con respecto al género *Philodryas* (Habit & Ortiz, 1986; Habit *et al.*, 1992). Esta especie no supera los 60 cm de longitud y su cola es bastante corta, la que representa alrededor de un sexto de la longitud total del individuo (Donoso-Barros, 1966; Ortiz *et al.*, 1994). Presenta foseas apicales en la mayoría de las escamas dorsales, que Bertonatti (1999) malinterpretó como foseas termosensibles y las ubicó en la cabeza, tal como ocurre en *Crotalinae*.

Es una serpiente ágil que mata a sus presas mediante una mordida persistente en la que actúan secreciones venenosas, producidas en glándulas de Duvernoy muy bien desarrolladas. Posee dientes opistoglifos proporcionalmente alargados y grandes. Se alimenta preferentemente de anuros, aunque también de lagartijas; sin mostrar un cambio ontogénico en dieta (Walker, 1945; Vellard, 1991; Greene & Jaksić, 1992; Ortiz *et al.*, 1994). Donoso-Barros (1962) pensó erróneamente que los juveniles se alimentarían de insectos (*obs. pers.*). Su reproducción es vivípara y el desarrollo embrionario se inicia a la salida del letargo invernal. La cantidad de crías varía de seis a 10 (Guichenot, 1848; Vellard, 1991; Greene & Jaksić, 1992; Ortiz *et al.*, 1994). La reproducción se efectúa desde septiembre hasta mediados de octubre y la gestación dura 3½-4 meses, de modo que el parto ocurre entre enero y febrero (Donoso-Barros & Rubio, 1962). Las crías miden unos 14 cm al nacer y permanecen enrolladas por no más de cinco días dentro de la placenta, que es rosada pálida, periodo después del cual, la placenta se opaca y reduce su

tamaño para permitir la salida de la cría (Silva-Figueroa, 1940). Los adultos pesan entre 39,7 y 55,7 g (Strozzi, 1966).

Se conoce un caso teratológico, con dos cabezas. El ejemplar medía unos 15 cm y se encontró en Temuco. Se la observó alimentarse y esto no pareció generar problema entre ambas cabezas (Gunkel, 1944).

*Tachymenis chilensis* utiliza una gran variedad de ambientes con lo que logra mayor amplitud de rango geográfico que otras especies de reptiles chilenos, lo que demuestra su plasticidad adaptativa (Vidal, 2008). Empero tiende a preferir la cercanía a cuerpos de agua (Formas, 1979; Vellard, 1991; Demangel, 2016). Por lo demás, es una buena nadadora (Mella, 2005).

Acerca de su comportamiento, se sabe que es muy agresiva, incluso más que *P. chamissonis*; característica que comparte con sus congénicas (Greene & Jaksić, 1992; Cei, 1993; Demangel, 2016). También se han documentado reflejos defensivos, tales como huir o aplastarse contra el suelo y existe un caso registrado de un individuo juvenil que tomó una posición en ovillo con su cabeza escondida en el centro de éste, la cual pudo mantener durante una hora, no existe otro registro con la misma conducta (Donoso-Barros, 1969).

Está demostrado que el veneno de *T. chilensis* es mucho más potente que el de *P. chamissonis* y ocasiona la muerte en una totalidad de ratones una dosis intraperitoneal de 0,5 mg en la primera (<2 horas) versus 2,5 mg en la segunda (<3 horas). Para ambas especies, la sintomatología es similar, con disnea, decaimiento, ataxia y, finalmente, muerte. La histopatología demuestra lesiones hemorrágicas, congestivas e infiltrativas en diversos órganos y degeneración turbia en hígado. Además, en inoculación subcutánea hay mucho edema y hemorragia local. *In vitro*, el veneno de *T. chilensis* revela propiedades proteolíticas, coagulantes y hemolíticas (Donoso-Barros & Cárdenas, 1962). La glándula de Duvernoy es rosada, piriforme y de aproximadamente 1 cm de longitud, se ubica dorsal a la boca, entre la comisura y el borde posterior del ojo. Se vacía a través de un único canalículo, que desemboca en el borde de los colmillos de tipo opistoglifos. Llama la atención la falta de fibras musculares que la rodeen, por lo tanto, se espera que la expulsión del veneno sea en forma muy

débil (Strozzi, 1966). La secreción cruda de su veneno muestra siete bandas de proteína en geles de poliacrilamida con SDS en un rango de 21 a 184,5 kDa, agrupadas principalmente entre los 52,5 y 85,9 kDa. Su concentración de proteína es de 0,2334 mg/mL (Valenzuela, 2006). Existe registro de algunos casos de ofidismo en personas, pero ninguno de gravedad (Gajardo-Tobar, 1947; 1958; Schenone & Reyes, 1965).

Esta especie fue citada por primera vez en Argentina por Koslowsky (1896; 1898) para las provincias de Neuquén y La Pampa, pero bajo la denominación de *T. peruviana*. Más tarde, Vellard (1955) también la citó bajo la misma denominación y sin referirse a ninguna de las subespecies que ya se habían descrito. Fue recién Ortiz (1973) quien la adscribió a *T. c. chilensis*. Cei (1986) también la mencionó como *T. c. chilensis*, para las provincias de Neuquén y Río Negro, sin embargo, invirtió los nombres subespecíficos cuando se refirió a su distribución en Chile, además mencionó como su límite a Santiago. Williams & Scrocchi (1994) también la citaron para Neuquén y Río Negro. Más tarde, Bertonatti (1999) agregó a Chubut en su distribución y consideró que su presencia en La Pampa se debió a un error; además agregó que es muy fácil de reconocer en estas provincias, porque ninguna de las especies de serpientes simpátricas en Argentina poseen el mismo patrón de franjas dorsales (vertebral, paravertebrales y laterales). Sin embargo, al igual que Cei (*op. cit.*), invirtió la distribución de las subespecies y entregó como el límite entre ambas a Santiago (es decir, *T. c. chilensis* entre Atacama y Santiago y *T. c. coronellina* entre Santiago y Chiloé). Giraudo & Scrocchi (2002) mantuvieron la distribución anterior para el país trasandino: Neuquén, Río Negro y Chubut. Posteriormente, Scolaro (2006) ignoró su presencia en Chubut y recalcó que sólo penetra marginalmente en Neuquén y Río Negro, pero comentó que habita en hojarasca, pastizales y roquedales en bosque valdiviano hasta una altura de 1800 msnm. Scrocchi *et al.* (2010) mencionaron el mismo hábitat que Scolaro (*op. cit.*), pero volvieron a integrar a Chubut en su distribución. Los reportes posteriores aún la mantienen en las tres provincias mencionadas para Argentina: Neuquén, Río Negro y Chubut (Ávila *et al.* 2012; Giraudo *et al.*, 2012; Minoli *et al.*, 2015).

En cuanto a su distribución en Chile, Simonetti (2001) amplió el rango conocido hasta Chillán por Ortiz (1973) para *T. c. chilensis* por el norte hasta Los Queules, Región del Maule. Nueve años después, Valenzuela-Dellarossa *et al.* (2010) volvieron a ampliar su rango más al norte hasta Monte Lorenzo y Toquihua, Región de O'Higgins, con lo que alcanzó la distribución de *T. c. coronellina*. Este hallazgo, evidenció un solapamiento en la distribución de ambas subespecies, lo que invalida tal estatus, según la definición de subespecie (Mayr, 1968). Por lo que se hace imperativa una reevaluación taxonómica de dichas formas que las eleve a la categoría de especies plenas o anule la categoría de *T. c. coronellina* como subespecie y su forma se reasigne como simplemente *T. chilensis*. Curiosamente, Donoso-Barros (1966) ya había plasmado que ambas subespecies se superponían a la altura de San Fernando; aunque más tarde restringió el límite norte de *T. c. chilensis* a Talca (Donoso-Barros, 1970).

Antes de esto y, al igual que Cei (*op. cit.*) y Bertonatti (*op. cit.*), Mella (2005) también confundió la distribución de las subespecies y mencionó a *T. c. chilensis* en la de *T. c. coronellina* y viceversa, porque en Ortiz (1973) las figuras aparecen invertidas en su distribución. Sin embargo, fue más fiel al ubicar su descripción a la geografía que le corresponde, es decir, en la distribución de *T. c. coronellina*, dio el nombre de *T. c. chilensis*, pero con las características de *T. c. coronellina*.

Es una especie poco frecuente, poco abundante y poco conocida (Mella, 2005; Scolaro, 2006; Giraudo *et al.*, 2012; Vidoz *et al.*, 2012). Su principal amenaza sería su persecución debido a la aversión o temor general que provocan los ofidios, además de la intervención antrópica sobre el ambiente en el que viven (Bertonatti, 1999).

*T. chilensis* se considera especie vulnerable para toda su distribución en el territorio nacional (MMA, 2016) y preocupación menor ante la IUCN (2016). En Argentina también está catalogada como vulnerable (Giraudo *et al.*, 2012; Vidoz *et al.*, 2012).

Se desconocen más aspectos acerca de su historia natural.

### **El problema a estudiar**

El concepto biológico de especie es uno de los más usados en los estudios taxonómicos, el cual señala que las especies son grupos de poblaciones naturales que se entrecruzan y que están reproductivamente aislados de otros grupos (Mayr, 1968; Frost & Hills, 1990). Así, una especie es una entidad evolutiva independiente y genéticamente cohesiva (Mayr, 1968; Carranza *et al.*, 2006). Junto a esto, Mayr (1968) define subespecie como el conjunto de poblaciones locales de una especie que habitan una subdivisión geográfica del ámbito de la especie y que difieren taxonómicamente de otras poblaciones de la especie. Es decir, que subespecie es una categoría teórica para referirse a sublinajes que no necesariamente pierden la posibilidad de interacción con otros sublinajes, pero el uso de esta categoría implica la recuperación de las relaciones históricas de aquellos sublinajes o poblaciones (Frost & Hills, 1990).

Por otro lado, la culebra de cola corta, *Tachymenis chilensis* cuenta con dos subespecies (*T. c. chilensis* y *T. c. coronellina*), las cuales muestran un área de sobreposición en el límite de ambas distribuciones (entre la Región de O'Higgins y la Región del Maule). Este hecho invalida su calidad de subespecies y obliga a reclasificarlas.

Con todos estos antecedentes, se espera refutar la nominación de las dos subespecies descritas para *T. chilensis*: *T. c. coronellina* y *T. c. chilensis*, para catalogarlas como especies distintas y completamente diagnosticables entre sí.

Además, se expondrá una actualización del conocimiento que se tiene acerca de su historia natural.

## Hipótesis

Las subespecies de *Tachymenis chilensis*, *T. c. coronellina* y *T. c. chilensis* corresponden a dos especies biológicas distintas, para las cuales, las entidades taxonómicas serían *T. coronellina* y *T. chilensis*, distinguibles por su morfología, diseño, coloración y secuencias de ADN.

## Objetivos

### a) Objetivo General

Determinar el estatus taxonómico de las subespecies de *T. chilensis* a partir de caracteres morfológicos, tanto morfométricos como morfogeométricos, patrones de diseño y coloración y datos moleculares, tanto mitocondriales como nucleares.

### b) Objetivos Específicos

- Analizar la variación morfológica y molecular dentro y entre las poblaciones corrientemente asignadas a *T. c. chilensis*.
- Analizar la variación morfológica y molecular dentro y entre las poblaciones corrientemente asignadas a *T. c. coronellina*.
- Analizar la variación morfológica y molecular entre las formas *T. c. coronellina* y *T. c. chilensis* como dos entidades taxonómicas distintas.
- Actualizar el conocimiento acerca de su historia natural.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material biológico

Se utilizaron 360 individuos correspondientes a material fijado de los siguientes museos chilenos: 311 del Museo de Zoología de la Universidad de Concepción (MZUC), 30 del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), 12 del Museo Regional de Historia Natural de Concepción (MHNC) y siete del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Arqueología de San Antonio (MUSA). De éstos, 352 corresponden a la especie *Tachymenis chilensis* y ocho a la especie *T. peruviana* (figura 2).

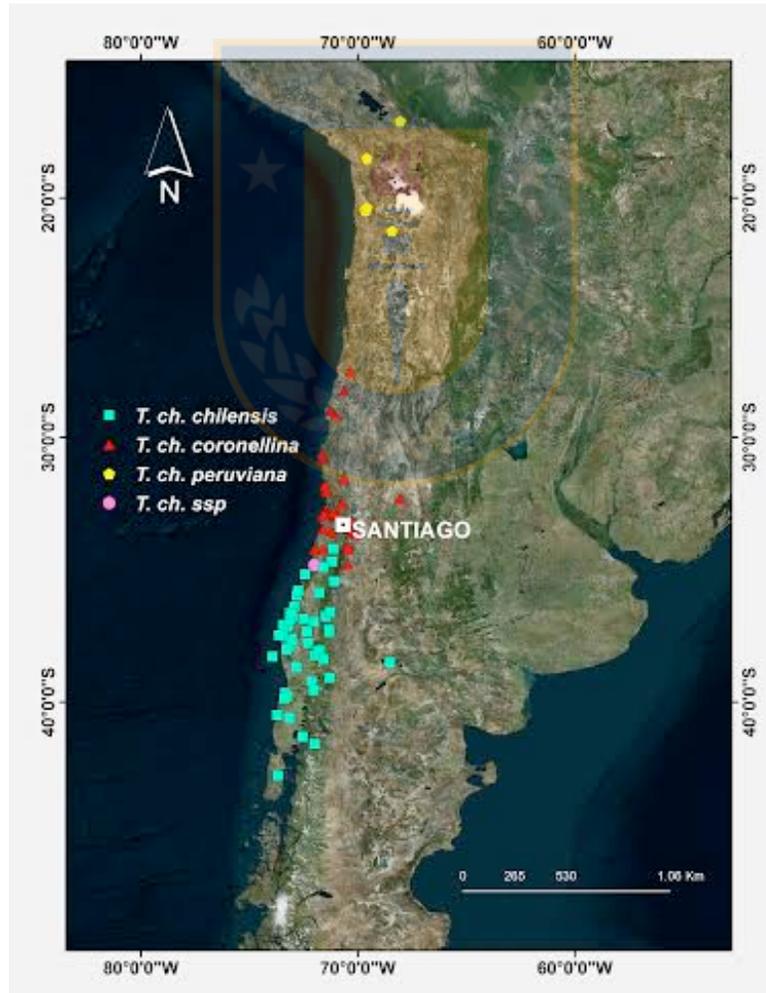


Figura 2. Localidades de los 360 individuos utilizados en este estudio.

### Datos morfológicos

Para estudiar los datos morfológicos, se siguió la propuesta de caracteres entregada por Ortiz (1973) y Zuffi, (2002) y se utilizó la nomenclatura de Dowling (1951), Peters (1964) y Zaher (1999). Previamente, se evaluó la existencia de dimorfismo sexual, para decidir evaluar estas características por separado entre machos y hembras. Se midieron los siguientes caracteres:

1. Merísticos (Iepidosis o escutelación) (figuras 3-5):
  - Cantidad de escamas supralabiales en contacto con el ojo (ESLO)
  - Número de escamas supralabiales (ESL)
  - Número de escamas infralabiales (EIL)
  - Número de escamas preoculares (EPrO)
  - Número de escamas postoculares (EPoO)
  - Número de escamas temporales anteriores (ETa)
  - Número de escamas temporales posteriores (ETp)
  - Número de escamas dorsales a la mitad del cuerpo (ED)
  - Número de escamas ventrales (EV)
  - Número de escamas subcaudales (ESC)
  - Naturaleza de la escama anal (EA)
2. Morfométricos (figuras 6-7):
  - Longitud total (LT)
  - Longitud hocico-cloaca (LHC)
  - Longitud de la cola (LC)
  - Proporción de la cola con respecto a la longitud total (LC/LT)
  - Proporción del largo de la cabeza con respecto a su ancho (LCa/ACa)
  - Proporción del largo de la escama frontal con respecto a su ancho (LEF/AEF)
  - Proporción del largo de la escama loreal con respecto a su ancho (LEL/AEL)
3. Hemipenes (figuras 8-9):
  - Longitud de los hemipenes reflejada como número de escamas subcaudales (LHP-ESC)
  - Longitud total de los hemipenes (LHP) (distancia desde el reflejo del canal espermático hacia el otro hemipene hasta el ápex del lóbulo correspondiente)

- Longitud del lóbulo de los hemipenes (LLHP) (distancia desde la unión de ambos hemipenes hasta el ápex del lóbulo)
  - Longitud de la base de los hemipenes (LBHP) (distancia desde el reflejo del canal espermático hacia el otro hemipene hasta la unión de ambos hemipenes)
  - Número de espículas basales de los hemipenes (EP)
4. Diseño y color:
- Diseño del cuerpo (número de escamas que ocupan: la banda vertebral, las bandas paravertebrales y las bandas laterales; figuras observadas en el vientre)
  - Color del cuerpo (negro, gris, café, amarillo, rojizo, tanto en dorso como en vientre)

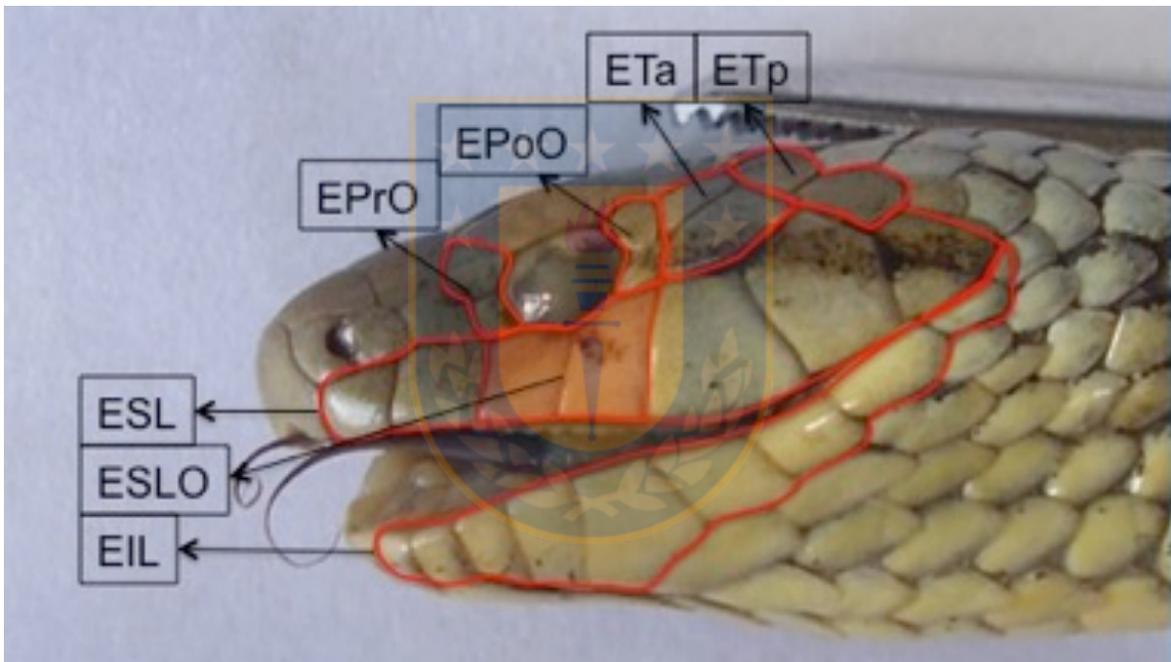


Figura 3. Caracteres merísticos tomados en la cabeza.



Figura 4. Caracteres merísticos tomados en vista dorsal (ED y dos formas de medirlas).



Figura 5. Caracteres merísticos tomados en vista ventral.

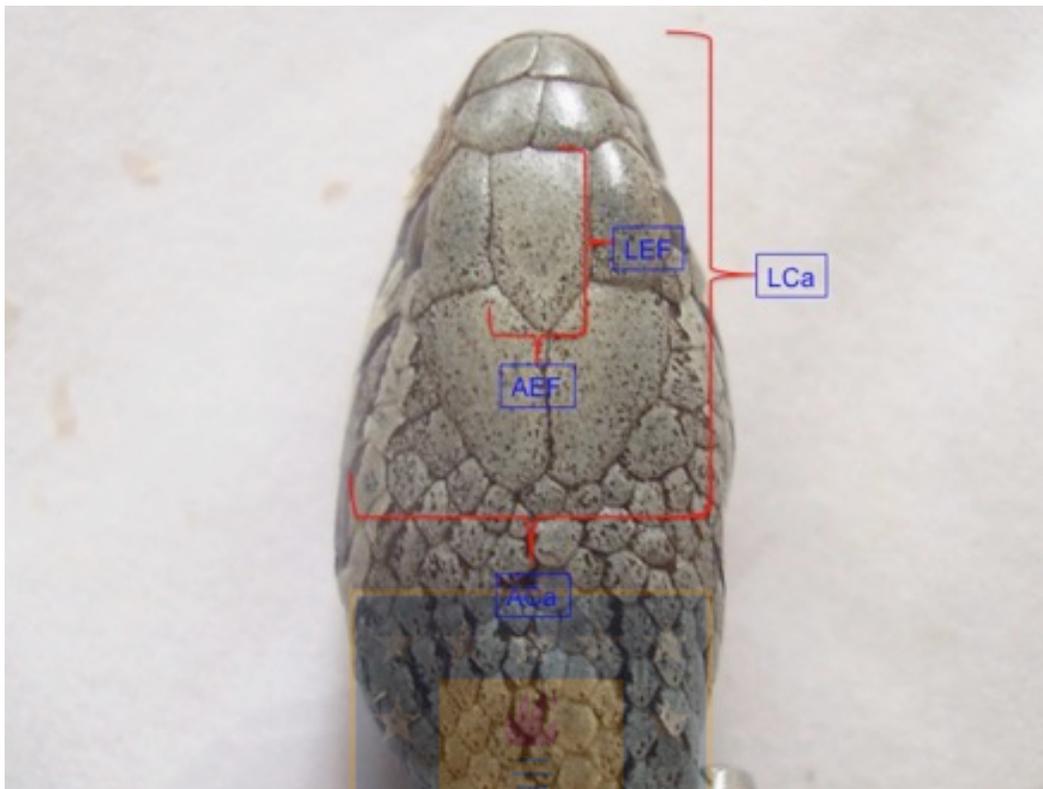


Figura 6. Caracteres morfométricos tomados en vista dorsal.



Figura 7. Caracteres morfométricos tomados en vista lateral.



Figura 8. Ubicación de los hemipenes en reposo, bajo las escamas subcaudales (LHP-ESC).

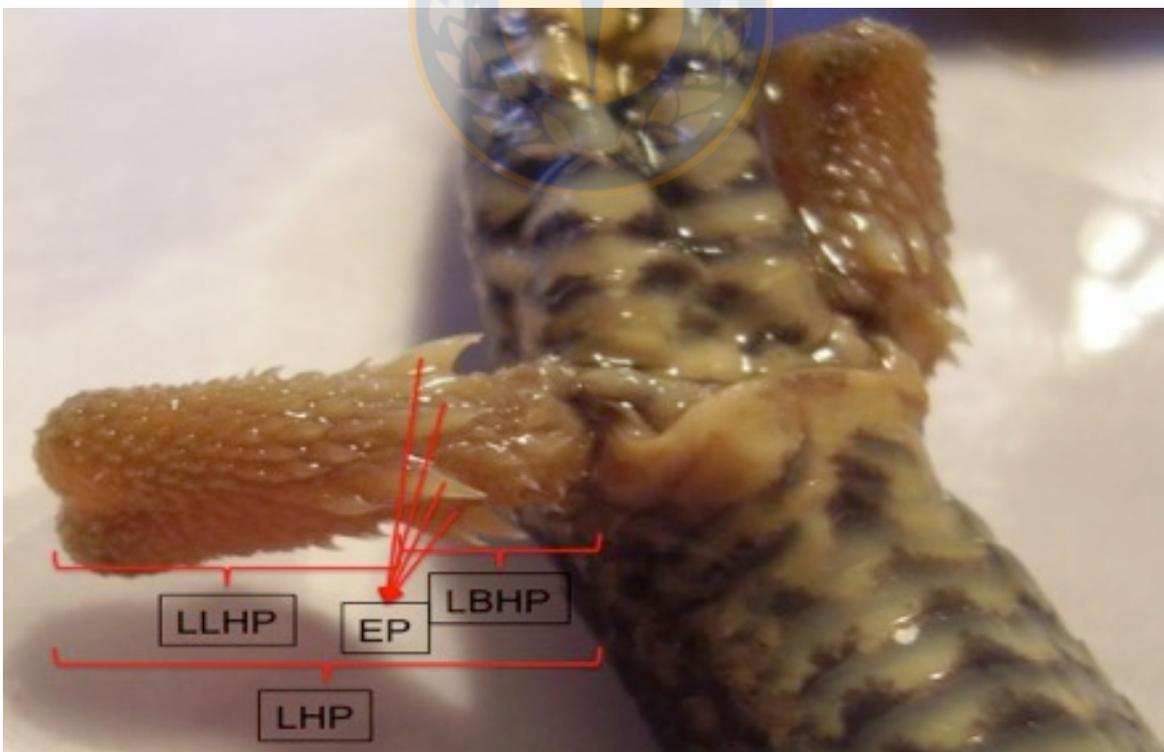


Figura 9. Hemipenes evertidos.

### Datos morfogeométricos

Se empleó un total de 255 individuos: 109 *T. c. chilensis* (39 hembras, 67 machos y tres sin asignar), 141 *T. c. coronellina* (81 hembras, 58 machos y uno sin asignar), cuatro *T. peruviana* (dos hembras y dos machos) y una *T. chilensis* ssp. (hembra). Se registró la cabeza en vista dorsal con una cámara digital Sony  $\alpha$  55, posicionada sobre un trípode a 15 cm del plano fotográfico. Las fotografías se transformaron de archivos JPG a TPS con TpsUtil versión 1.4 (Rohlf, 2003). Se digitalizaron 11 hitos coincidentes con las intersecciones de las principales escamas de la cabeza a ambos lados (Cardini, 2016) con TpsDig2 versión 2.12 (Rohlf, 2003). Los hitos correspondieron a las siguientes intersecciones: (1) entre escama rostral y ambas internasales, (2) entre escama nasal, internasal y prefrontal izquierdas, (3) entre ambas escamas internasales y ambas prefrontales, (4) entre escama nasal, internasal y prefrontal derechas, (5) entre escama prefrontal y supraocular izquierdas y frontal, (6) entre ambas escamas prefrontales y frontal, (7) entre escama prefrontal y supraocular derechas y frontal, (8) entre escama supraocular y parietal izquierdas y frontal, (9) entre escama frontal y ambas parietales, (10) entre escama supraocular y parietal derechas y frontal y (11) entre ambas escamas parietales y primera fila de dorsales (figura 10). Las coordenadas X e Y de todos los hitos se alinearon y superpusieron con TPS Relative Warps versión 1.46 (Rohlf, 2003), mediante el método de mínimos cuadrados, basado en el análisis de Procrustes Generalizados y un  $\alpha = 0$  (Zelditch *et al.*, 2004). Para visualizar los cambios en la forma de los individuos, se utilizó el método Thin-plate Spline. Se evaluó el efecto alométrico en la forma de los individuos para la vista tomada mediante el programa TpsSmall (Rohlf, 2003).



Figura 10. Once hitos marcados en cabezas de *Tachymenis*.

### **Análisis estadísticos**

Se evaluó el criterio de normalidad y homogeneidad de varianza de los datos, mediante la prueba diagnóstica Kolmogorov-Smirnov con corrección de Lilliefors y Levene, respectivamente (Sokal & Rohlf, 2012). La variación interpoblacional se representó mediante una prueba exploratoria (análisis de componentes principales, ACP) y se utilizó una matriz de varianza-covarianza. Posteriormente, se evaluó la significancia estadística sobre el componente principal que explica la mayor parte de la variación observada, mediante la prueba t con corrección de Welch (Montilla & Kromrey, 2010). Para poner a prueba la fiabilidad de los datos y asignar correctamente cada individuo a una determinada población, se realizó un análisis de función discriminante (AD) con base en los resultados obtenidos desde el ACP. Previa a la realización del ACP y AD se evaluó la existencia de dimorfismo sexual al interior de la especie. Todos los análisis se realizaron con Primer 6 (Clarke & Gorley, 2006) y SPSS Statistics 19 (Starkings, 2012).

Para el estudio de los hemipenes, los datos se transformaron en logaritmo natural ( $\ln$ ) y se probaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianza de

los datos para la utilización de pruebas paramétricas (Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente (Manly, 1994). Se trabajó con un límite de confianza del 95%. A partir de las variables medidas, se realizó un análisis multivariado de varianza (MANOVA), con subespecies y localidades como factor separadamente y se utilizó LHC como covariable para estos análisis. Para el caso del factor “localidad”, se realizó la prueba a posteriori de HSD-Tukey para las comparaciones múltiples (Zuffi, 2002). Para determinar la probable existencia de patrones geográficos en los datos, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) (Lessa, 1990).

### **Procedimientos moleculares**

Se tomó tejido muscular de una muestra representativa de todo el rango de distribución de *T. chilensis*, con ambas subespecies, y ejemplares de *T. peruviana* que sirvieron como grupo externo. Todos los individuos provinieron desde los museos informados en la Metodología.

El tejido se trató con el método de sales (Aljanabi & Martínez, 1997) y con el kit comercial Wizard® SV Genomic DNA Purification System.

Mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se amplió el gen mitocondrial *Cyt-b* y el gen nuclear *C-mos*. Para *Cyt-b* se utilizaron 28 individuos (20 *T. c. chilensis*, cinco *T. c. coronellina*, una *T. chilensis* ssp. y dos *T. peruviana*) y se emplearon los partidores MVZ16p.mod (5' -GGC AAA TAG GAA GTA TCA YTC TGG YTT- 3') y 703Botp.mod (5' -TCA AAY ATC TCA ACC TGA TGA AAY TTY GG-3') (Grazziotin *et al.*, 2012). Para *C-mos* se utilizaron 19 individuos (14 *T. c. chilensis*, dos *T. c. coronellina*, una *T. chilensis* ssp. y dos *T. peruviana*) y se emplearon los partidores FU-F (5' -TTT GGT TCK GTC TAC AAG GCT AC-3') y FU-R (5' -AGG GAA CAT CCC AAA GTC TCC AAT -3') (Gamble *et al.*, 2008). Los productos obtenidos por la PCR se enviaron a purificar y secuenciar al servicio de secuenciación de Macrogen®, en Seúl (Corea del Sur). Las secuencias se editaron y alinearon en el programa Bioedit v.7.0.9.0 (Hall, 1999). Previo a la reconstrucción filogenética, se aplicó una prueba de Xia (Xia *et al.*, 2003) para

comprobar que las secuencias alineadas no estuviesen saturadas de sus sustituciones, para lo que se utilizó el programa Dambé v5.3.25 (Xia & Xie, 2001). Para poder apreciar gráficamente las relaciones entre los individuos provenientes de diferentes localidades, se realizó una reconstrucción filogenética bayesiana en el programa MRBAYES (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) con cadenas de Markov-MonteCarlo. Previamente, los modelos evolutivos se seleccionaron con el programa JMODELTEST v.0.1.1 (Posada, 2008). Se llevaron a cabo dos corridas independientes con 10000000 de generaciones, cada una y con una frecuencia de muestreo a cada 1000 generaciones para cada cadena. Se graficaron los valores de verosimilitud (-lnL) obtenidos versus el tiempo de generación para cada corrida, con el fin de determinar el número de generaciones ocurridas antes de alcanzar la convergencia estacionaria. Finalmente, mediante el programa FigTree v1.4.2 (Rambaut, 2014) se visualizó el promedio del conjunto de árboles con mayor verosimilitud, dados los datos y el modelo de evolución de las secuencias.

### **Historia natural**

A partir de los ejemplares de museo se corroboró y/o complementó el conocimiento que se tiene acerca de su historia natural. Dentro de los antecedentes recabados, se incluyeron datos de distribución geográfica (tanto latitudinal, como altitudinal), tamaño, frecuencias de sexo y hembras preñadas con el número de su camada.

## RESULTADOS

### **Análisis de los datos merísticos**

#### 1. Por sexos.

Los ACP realizados a *T. c. coronellina* y *T. c. chilensis* mostraron que los dos primeros componentes principales explican el 94,4% y el 95,1% de la variación entre sexos, respectivamente. Para *T. c. coronellina* corresponden a (1) ESC y (2) EV y para *T. c. chilensis* corresponden a (1) EV y (2) ESC. En ambos casos, el análisis Lambda de Wilks arrojó diferencias significativas ( $p < 0,000$ ). Por este motivo, en los datos merísticos y morfométricos se analizaron por separado entre machos y hembras.

#### 2. Por subespecies.

El ACP realizado en las hembras de ambas subespecies reveló que los dos primeros componentes principales explican en su conjunto el 94,2 de la varianza total explicada (primer componente 55,8%, segundo componente 38,4%). Los caracteres que mejor explicaron la variación entre las subespecies a lo largo del CPI son las EV (valor propio = 0,855) y las ESC (valor propio = 0,517); mientras que los valores más altos sobre el CPII son las ESC (valor propio = 0,852) y las EV (valor propio = 0,517). De forma similar, el AD mostró diferencias significativas entre ambas subespecies (Lambda de Wilks = 0,385;  $F_{(4, 90)} = 86,948$ ;  $p < 0,000$ ), recobrado desde el ACP. Por otro lado, para *T. c. chilensis* (hembras), el 94% ( $n = 31$ ) de los individuos fue bien asignado y solamente el 6% ( $n = 2$ ) fue incorporado a *T. c. coronellina*; mientras que para *T. c. coronellina* (hembras), el 93,5% ( $n = 58$ ) de los individuos fue bien asignado y solamente el 6,5% ( $n = 4$ ) fue incorporado a *T. c. chilensis* (figura 11).

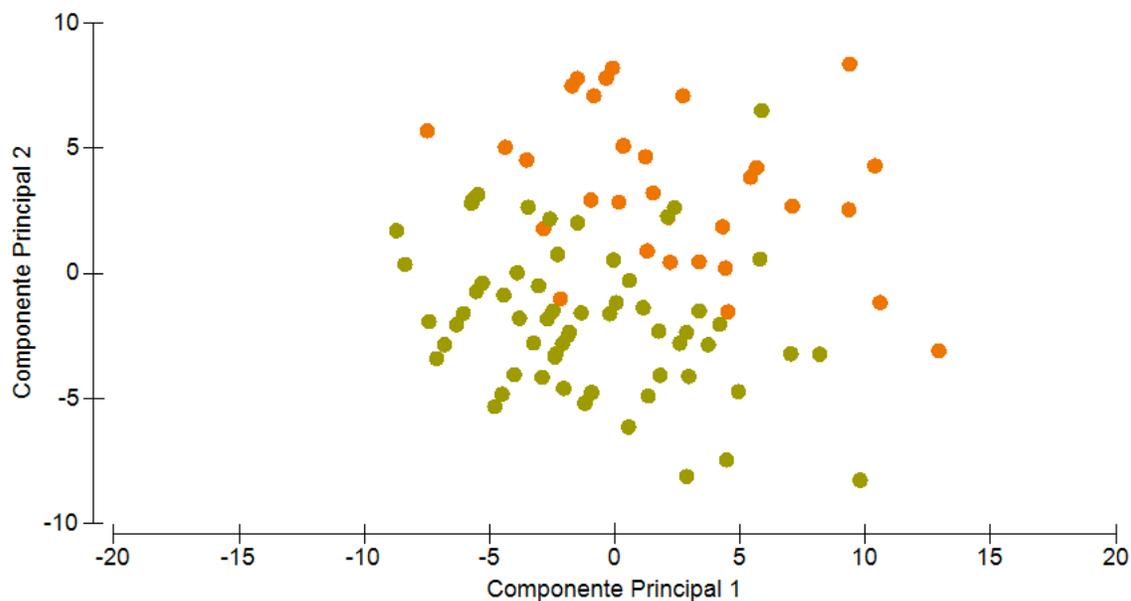


Figura 11. ACP escutelación en las hembras de ambas subespecies (*T. c. chilensis* = círculos naranjos; *T. c. coronellina* = círculos verdes).

El ACP realizado en los machos de ambas subespecies reveló que los dos primeros componentes principales explican en su conjunto el 96,4% de la varianza total explicada (primer componente 72,6%, segundo componente 23,8%). Los caracteres que mejor explicaron la variación entre las subespecies a lo largo del CPI son las EV (valor propio = 0,863) y las ESC (valor propio = 0,505); mientras que los valores más altos sobre el CPII son las ESC (valor propio = 0,863) y las EV (valor propio = 0,505). De forma similar a lo expuesto anteriormente, el AD mostró diferencias significativas entre ambas subespecies (Lambda de Wilks = 0,450;  $F_{(5, 104)} = 84,353$ ;  $p < 0,000$ ), recobrado desde el ACP. Por otro lado, para *T. c. chilensis* (machos), el 85% ( $n = 45$ ) de los individuos fue bien asignado y solamente el 15% ( $n = 8$ ) fue incorporado a *T. c. coronellina*; mientras que para *T. c. coronellina* (machos), el 86% ( $n = 49$ ) de los individuos fue bien asignado y solamente el 14% ( $n = 8$ ) fue incorporado a *T. c. chilensis* (figura 12).

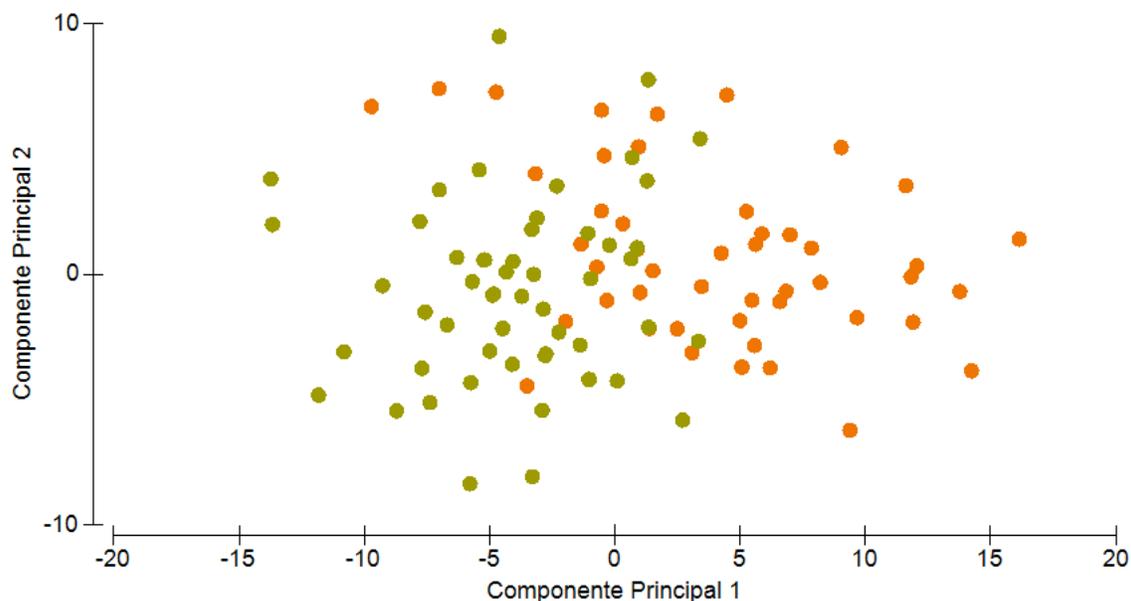


Figura 12. ACP escutelación en los machos de ambas subespecies (*T. c. chilensis* = círculos naranjos; *T. c. coronellina* = círculos verdes).

Para el análisis de los hemipenes, se utilizaron 16 individuos de *T. c. chilensis* y 23 de *T. c. coronellina*, a los cuales se les evaluó normalidad y homocedasticidad, mediante las prueba de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Para las variables de longitud total, longitud de la base, longitud del lóbulo y número de espículas basales, ambas pruebas dieron valores mayores a 0,05, por lo tanto se acepta normalidad y homocedasticidad para los datos. En la prueba de MANOVA, las tres variables de longitud no dieron valores significativos ( $p > 0,05$ ), pero el número de espículas basales sí ( $p < 0,000$ ); por lo tanto, este es un buen carácter para distinguir entre los machos de ambas subespecies.

### **Análisis de los datos morfométricos**

El ACP realizado tanto en las hembras como en los machos, reveló un solapamiento casi completo entre ambas subespecies. Sumado a ello, los AD no muestran diferencias estadísticamente significativas entre ambos grupos subespecíficos de hembras (Lambda de Wilks = 0,728;  $F_{(4, 90)} = 28,864$ ;  $p > 0,005$ ) ni de machos (Lambda de Wilks = 0,676;  $F_{(2, 107)} = 41,971$ ;  $p > 0,005$ ). Además, en ambos sexos se evidenció sólo un 76% de clasificación correcta (figuras 13-14).

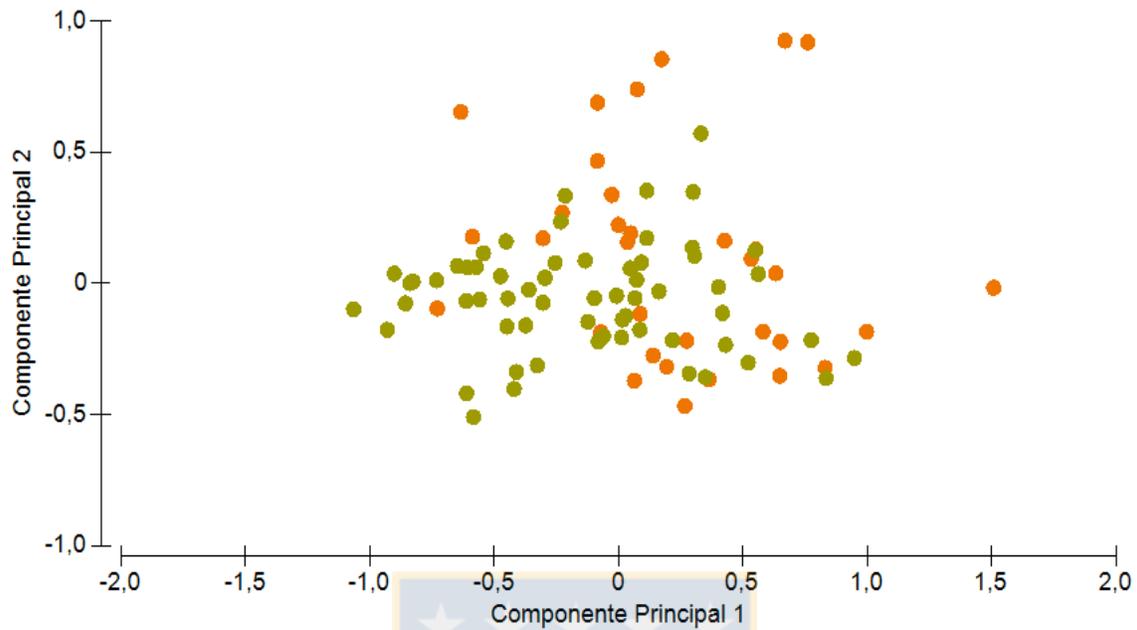


Figura 13. ACP morfométrico en las hembras de ambas subespecies (*T. c. chilensis* = círculos naranjos; *T. c. coronellina* = círculos verdes).

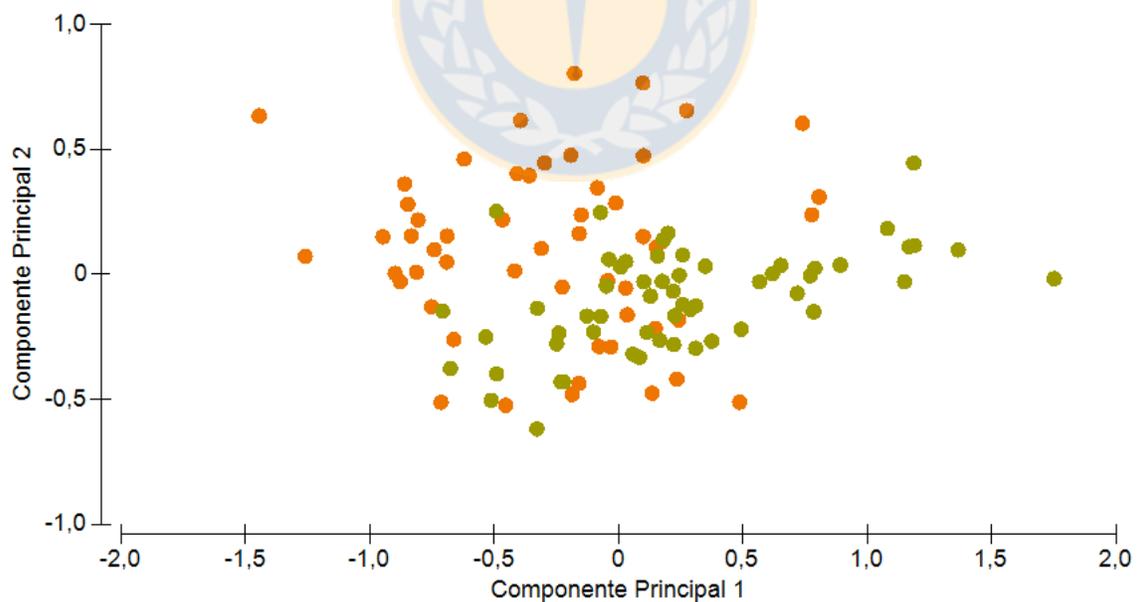


Figura 14. ACP morfométrico en los machos de ambas subespecies (*T. c. chilensis* = círculos naranjos; *T. c. coronellina* = círculos verdes).

### Análisis de los datos morfogeométricos

No se registró una relación significativa entre el tamaño del centroide y el primer componente principal.

1. Por sexos.

La morfometría geométrica no mostró diferencias entre machos y hembras para ninguna de las subespecies (figuras 15-16).

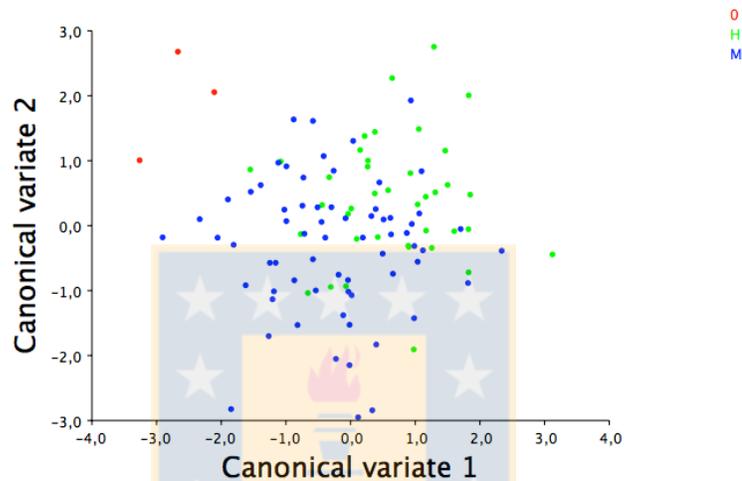


Figura 15. Gráfico de las variables canónicas 1 y 2 para hembras y machos de *T. c. chilensis* (se incluyen individuos de sexo sin determinar).

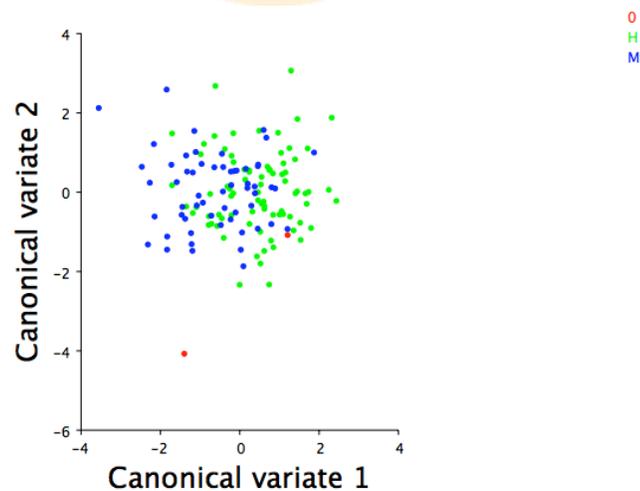


Figura 16. Gráfico de las variables canónicas 1 y 2 para hembras y machos de *T. c. coronellina* (se incluyen individuos de sexo sin determinar).

Para *T. c. chilensis* y *T. c. coronellina*, los tres primeros componentes principales explicaron el 57,1% y el 53,1% de la varianza, respectivamente. La distancia de Procrustes (100000 permutaciones) no mostró diferencias significativas entre los sexos de ambas subespecies ( $p = 0,2414$  para *T. c. chilensis* y  $p = 0,0976$  para *T. c. coronellina*).

2. Por subespecies.

La morfometría geométrica no muestra diferencias entre *T. c. chilensis* y *T. c. coronellina* para ninguno de los sexos. Ambas subespecies se analizaron, de todos modos, con los sexos separados.

Para las hembras y los machos, los tres primeros componentes principales explicaron el 56,2% y el 54,7% de la varianza. La distancia de Procrustes (100000 permutaciones) no mostró diferencias significativas entre ambas subespecies ( $p = 0,0002$  para las hembras y  $p = 0,1640$  para los machos) (figuras 17 y 18).

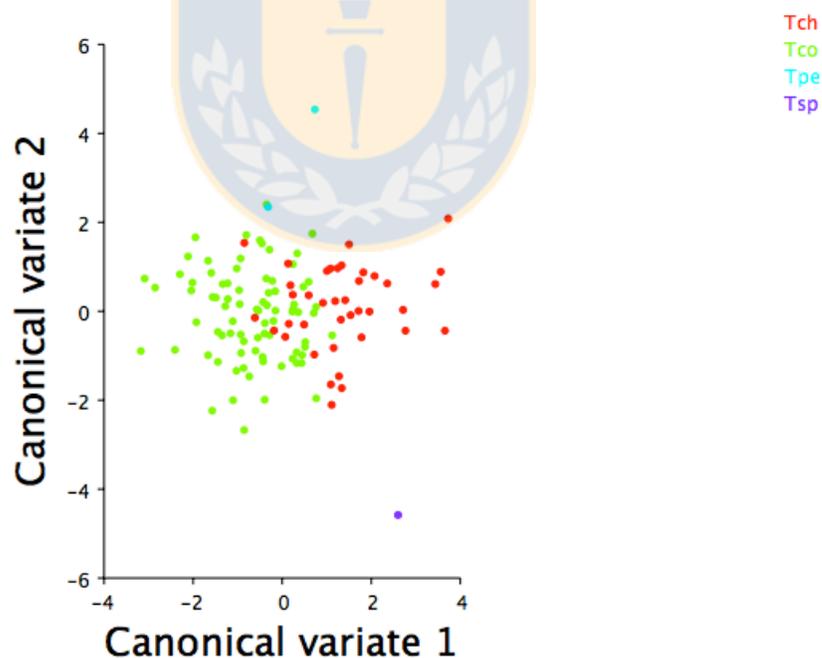


Figura 17. Gráfico de las variables canónicas 1 y 2 para las hembras de *Tachymenis c. chilensis* y *T. c. coronellina* (se incluyen individuos de *T. peruviana* y uno de subespecie sin determinar).

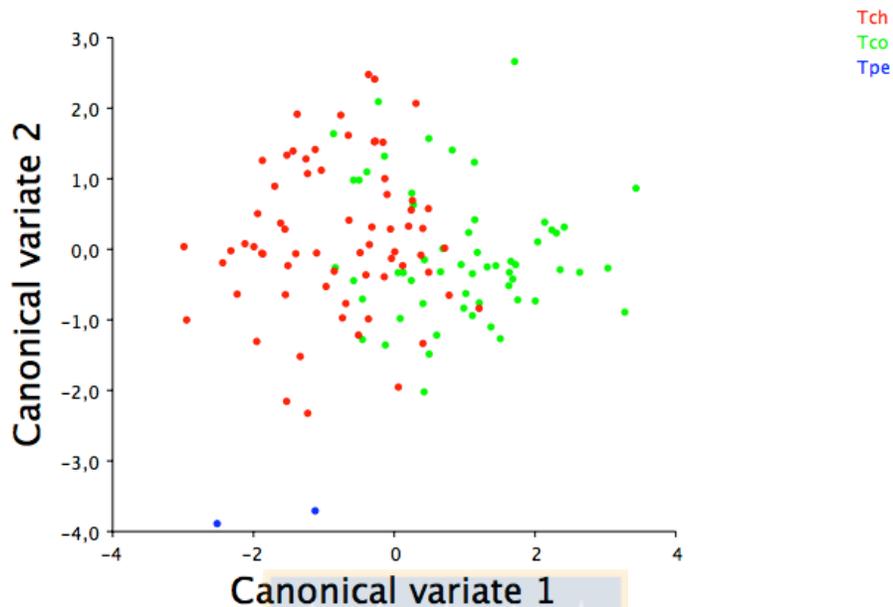


Figura 18. Gráfico de las variables canónicas 1 y 2 para las hembras de *Tachymenis c. chilensis* y *T. c. coronellina* (se incluyen individuos de *T. peruviana*).

### Análisis de los datos moleculares

Las relaciones filogenéticas se generaron a partir de una matriz de 650 pb para Cyt-*b* y 520 pb para C-*mos*.

La prueba de Xia (Xia *et al.* 2003) no mostró saturación de las secuencias para Cyt-*b* ni para C-*mos*. Los valores fueron significativos ( $p < 0,000$ ) y con valores de saturación bajos respecto al índice de saturación de sustituciones crítico (Iss < Iss.c).

Como se observa en la figura 19, el Cyt-*b* no fue capaz de resolver las relaciones filogenéticas al interior del género. El árbol comienza con una politomía y lleva a una de las *T. peruviana* (grupo externo) al interior del árbol, además ambas pertenecen a la misma localidad (Lipari, Bolivia). El individuo de *T. peruviana* que ingresa al árbol, se asocia en un clado junto con dos individuos de *T. c. coronellina* provenientes de la Región Metropolitana y un individuo de *T. c. chilensis* proveniente de Isla Mocha. En un tercer clado, se asocian todo el resto de los

individuos; dentro del cual, *T. chilensis* ssp., proveniente de la Región del Maule, queda en la posición más basal, seguida por dos *T. c. coronellina*, provenientes de la Región Metropolitana y la Región de Valparaíso. En la parte más interna de este clado se ubica el resto de las *T. c. chilensis* (individuos desde Concepción hasta Puerto Montt, incluso uno de Isla Santa María y otro de Neuquén, Argentina) más un individuo de *T. c. coronellina* proveniente de la Región de O'Higgins.

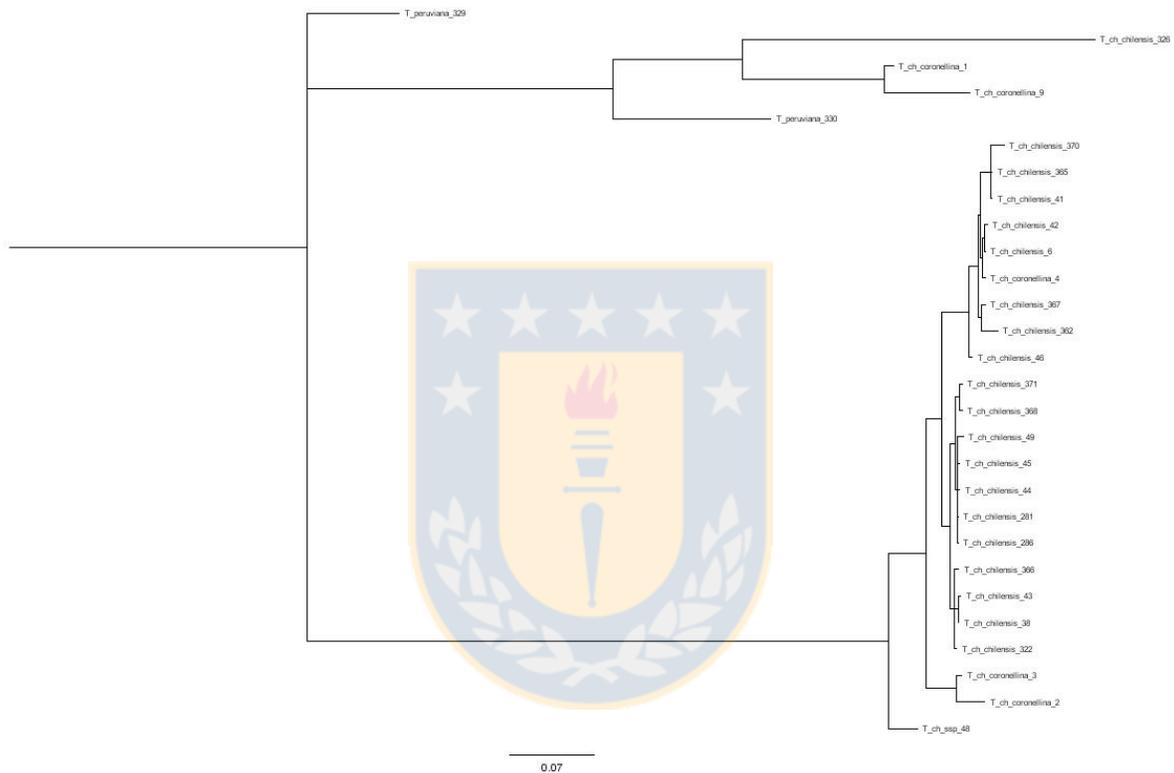


Figura 19. Árbol de Cyt-*b* obtenido mediante inferencia bayesiana.

Como se observa en la figura 20, el C-mos tampoco fue capaz de resolver las relaciones filogenéticas al interior del género. El árbol comienza con una politomía que incluye a los individuos de *T. peruviana* y luego, en el interior del árbol hay otra gran politomía que incluye a todos los demás individuos, entre ellos, los individuos de *T. c. coronellina* pertenecientes a las Regiones de Atacama y O'Higgins y todos los individuos de *T. c. chilensis* y el individuo de *T. chilensis* ssp.; los individuos de *T. c. chilensis* se comprenden desde San Fernando hasta Puerto Montt e incluye al individuo de Isla Mocha, pero ninguno de Argentina.



Figura 20. Árbol de C-mos obtenido mediante inferencia bayesiana.

Llama la atención la gran distancia genética que muestra el individuo recolectado en Isla Mocha con respecto a todo el resto de los individuos en ambos árboles, inclusive con aquellos recolectados en países vecinos.

### Diseño y color

Hay leves variaciones en cuanto al diseño y coloración dentro de cada uno de los grupos analizados.

*Tachymenis peruviana* suele tener un color de fondo café; una banda vertebral de dos escamas de ancho y más clara que el color de fondo; la banda paravertebral tiene un color más oscuro que el color de fondo y aparece interrumpida, de modo que se muestra como manchas diagonales de dos escamas de ancho a cada lado de la banda vertebral; la banda lateral es más oscura que el color de fondo (puede ser igual que la línea paravertebral) y puede tener de dos a cuatro escamas de ancho, la cual, a veces, presenta un borde dorsal más claro que el color de fondo (parecido al color de la banda vertebral); el vientre puede ser amarillo o gris con manchas negras en cada escama ventral, que pueden unirse entre ellas para

formar hasta cuatro líneas longitudinales a través de las escamas ventrales (figuras 21-22).



Figura 21. Diseño y color típico de *T. peruviana* en vista dorsal.



Figura 22. Diseño y color típico de *T. peruviana* en vista ventral.

*Tachymenis chilensis coronellina* suele tener un color de fondo café claro o amarillo; una banda vertebral de dos escamas de ancho y más clara que el color de fondo, que puede estar atravesada a intervalos regulares por las bandas paravertebrales, lo que le otorga un aspecto diamantino; la banda paravertebral tiene un color más oscuro que el color de fondo y puede atravesar a la banda vertebral a intervalos regulares para entrecruzarse entre ambas bandas paravertebrales y otorgarle un aspecto diamantino a la banda vertebral, esta banda puede tener de una a tres escamas de ancho o estar completamente ausente; la banda lateral es más oscura que el color de fondo (puede ser igual que la línea paravertebral) y puede tener de una a dos escamas de ancho, aunque puede estar completamente ausente; el vientre puede ser amarillo o café claro y distintos diseños negros en cada escama ventral, tales como, manchas en el borde anterior de la escama, una línea longitudinal lateral, dos a cuatro triángulos dispuestos regular o irregularmente, o una combinación de estos tres tipos de diseño (figuras 23-24).

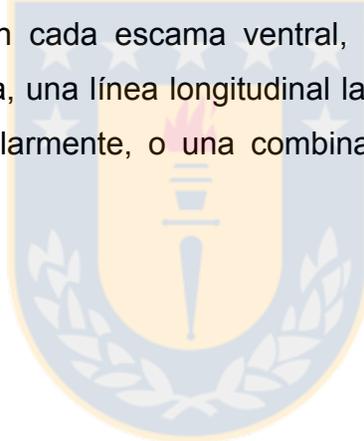




Figura 23. Diseño y color típico de *T. c. coronellina* en vista dorsal.



Figura 24. Diseño y color típico de *T. c. coronellina* en vista ventral.

*Tachymenis chilensis chilensis* suele tener un color de fondo café, pero no es raro que muestren gran variación de este color entre individuos, tales como amarillo, naranja, rojo, verdoso o completamente melánico; una banda vertebral de dos escamas de ancho y más clara que el color de fondo, aunque puede estar completamente ausente; la banda paravertebral tiene un color más oscuro que el color de fondo, esta banda puede tener de una a tres escamas de ancho o estar completamente ausente; la banda lateral es más oscura que el color de fondo (puede ser igual que la línea paravertebral) y puede tener de una a tres escamas de ancho, aunque puede estar completamente ausente; el vientre puede ser gris,

amarillo o intermedio y distintos diseños negros en cada escama ventral, tales como, manchas en el borde anterior de la escama, uno a cuatro triángulos dispuestos regular o irregularmente, o una combinación de estos dos tipos de diseño (figuras 25-27).



Figura 25. Diseño y color típico de *T. c. chilensis* en vista dorsal.



Figura 26. Diseño y color típico de *T. c. chilensis* en vista ventral.



Figura 27. Variaciones de color hacia tonos rojizos en *T. c. chilensis*.

### **Novedades de historia natural**

Para este estudio, se contó con 360 individuos del género *Tachymenis*, asignados de la siguiente forma: ocho *T. peruviana* (cinco hembras y tres machos), 196 *T. c. coronellina* (102 hembras, 86 machos y ocho sin sexo asignado), 155 *T. c. chilensis* (57 hembras, 85 machos y 13 sin sexo asignado) y un individuo de *T. chilensis* sin subespecie asignada (hembra). De este modo, se puede suponer que ambos sexos se distribuyen con la misma frecuencia ( $p = 1$ ). Dentro de las hembras, hubo una de *T. peruviana* que estaba preñada con seis embriones (capturada en el mes de agosto), 18 *T. c. coronellina* que estaban preñadas con cuatro a ocho embriones (moda = 8; media = 7; capturadas entre los meses de octubre a enero) y 13 *T. c. chilensis* que estaban preñadas con seis a nueve embriones (moda = 7; media = 7; capturadas entre los meses de septiembre a abril). En todos los casos, alrededor del 20% de las hembras se encontraban en etapa gestacional (figura 28). Un individuo de *T. c. chilensis* capturada en el mes de noviembre con ocho embriones, presentaba cuatro de ellos evidentemente más pequeños que los otros cuatro.



Figura 28. Hembra con embriones.

El mes con más éxito de captura corresponde a noviembre, con el 30% (n = 108) de toda la colección. Así, es durante los meses más cálidos cuando se acumula la mayor cantidad de capturas: noviembre a febrero (n = 265). Al inicio de la primavera (septiembre-octubre), cuando despiertan del sueño invernal y al inicio de otoño, cuando se disponen a entrar a él (marzo), su abundancia no es muy alta (n = 73). Durante los meses más fríos, su captura es casi nula; de hecho, para este estudio no se contó con ningún registro de julio y solamente de dos individuos durante los meses de junio y agosto.

Tanto en *T. c. chilensis* como en *T. c. coronellina*, el tamaño máximo registrado fue de 66 cm (macho y hembra, respectivamente) y los individuos más pequeños registraron 14 cm y 15 cm, respectivamente, los que representarían a recién nacidos. Por otro lado, el individuo más grande de *T. peruviana* registró 58 cm.

La proporción longitud total/cola fue siempre mayor en hembras que en machos y es una expresión de su dimorfismo sexual, ya que los machos tienen colas más largas. En las hembras, el rango va de 5,1 a 7,4 en *T. c. chilensis* (promedio: 6,4), de 5,5 a 8,4 en *T. c. coronellina* (promedio: 6,7) y de 6 a 7,8 en *T. peruviana* (promedio: 7). En los machos, el rango va de 4,5 a 6,7 en *T. c. chilensis* (promedio: 5,6), de 4,6 a 7,5 en *T. c. coronellina* (promedio: 6) y de 4,6 a 6 en *T. peruviana* (promedio: 5,4).

La proporción largo/ancho de la escama frontal no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los grupos. Esta proporción fue de 1,5 a 2,4 en *T. c. chilensis*, 1,5 a 2,4 en *T. c. coronellina* y 1,4 a 2,5 en *T. peruviana*.

La proporción largo/ancho de la escama loreal no no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los grupos. Esta proporción casi siempre fue de 1, porque es una escama cuadrada, sin embargo, en algunos casos puede mostrarse levemente rectangular, lo que aumenta su rango hasta 1,4 en *T. c. chilensis*, 1,6 en *T. c. coronellina* y 1,3 en *T. peruviana*.

El número de escamas temporales anteriores no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los grupos. Su número casi siempre fue de dos, sin embargo, ya sea por fusión o división de ellas, en algunos casos este

número puede variar entre una a cuatro en *T. c. chilensis* y *T. c. coronellina*, y una a tres en *T. peruviana*.

El número de escamas temporales posteriores no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los grupos. Su número casi siempre fue de tres, sin embargo, ya sea por fusión o división de ellas, en algunos casos este número puede variar entre una a siete en *T. c. chilensis* y *T. peruviana*, y una a seis en *T. c. coronellina*.

El número de escamas supralabiales no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los grupos. Su número casi siempre fue de siete en *T. c. chilensis* (rango: seis a ocho) y *T. c. coronellina* (rango: cinco a ocho), y ocho en *T. peruviana* (rango: siete a nueve).

El número de escamas supralabiales en contacto con el ojo siempre fue de dos.

El número de escamas infralabiales no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los grupos. Su número casi siempre fue de nueve en los tres grupos (rango: ocho a 10).

El número de escamas preoculares no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los grupos. Su número casi siempre fue de dos en *T. c. chilensis* (rango: una a tres) y *T. c. coronellina* (rango: una a tres), y tanto una como dos en *T. peruviana*.

El número de escamas postoculares no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los grupos. Su número casi siempre fue de dos en todos los grupos (rango: una a tres).

En general, no fue raro encontrar asimetrías numéricas entre izquierda y derecha para las escamas pares de la cabeza.

El número de escamas dorsales en medio del cuerpo siempre fue de 19.

El número de escamas dorsales en contacto con la placa anal no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los grupos. Su número casi siempre fue de 16 (rango: 15 a 18 en *T. c. chilensis* y 13 a 18 en *T. c. coronellina*).

La placa anal siempre es dividida.

Se observaron diferencias estadísticamente significativas en el número de escamas ventrales y escamas subcaudales, tanto entre grupos como entre sexos.

Por lo tanto, éstos son los caracteres adecuados para distinguir entre especies y además, son indicadores de dimorfismo sexual.

El número de escamas ventrales en *T. c. chilensis* fue de 144 a 172 en machos (promedio: 160) y de 145 a 168 en hembras (promedio: 154). En *T. c. coronellina* fue de 144 a 196 en machos (promedio: 155) y de 117 a 167 en hembras (promedio: 154). En *T. peruviana* fue de 159 a 185 en machos (promedio: 165) y de 150-162 en hembras (promedio: 155).

El número de escamas subcaudales en *T. c. chilensis* fue de 44 a 57 en machos (promedio: 50) y de 37 a 53 en hembras (promedio: 44). En *T. c. coronellina* fue de 36 a 54 en machos (promedio: 45) y de 33 a 49 en hembras (promedio: 39). En *T. peruviana* fue de 49 a 51 en machos (promedio: 50) y de 40-46 en hembras (promedio: 42).

Los hemipenes también entregaron información relevante para poder distinguir entre los grupos a nivel específico, al menos, el número de espinas basales.

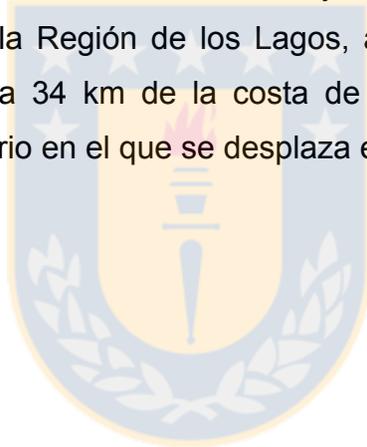
En los machos que se encontraban con sus hemipenes en reposo, fue posible medir el número de escamas subcaudales que ocupan. Los rangos observados fueron de siete a 12 para *T. c. chilensis*, ocho a 12 para *T. c. coronellina* y 11 a 12 para *T. peruviana*.

En los machos que se encontraban con sus hemipenes evertidos, fue posible medir su longitud y número de espículas basales; ningún *T. peruviana* se encontraba en esta condición. La longitud máxima fue de 17 mm para *T. c. chilensis* y 15 mm para *T. c. coronellina*. El número de espículas basales fue de seis a nueve para *T. c. chilensis* (promedio: 6) y cuatro a ocho para *T. c. coronellina* (promedio: 5); este carácter fue estadísticamente significativo entre ambos grupos.

Se observó una leve cantidad de aberraciones anatómicas. Un ejemplar hembra de *T. c. coronellina* tenía condición prognática. Tres ejemplares de *T. c. coronellina* y seis de *T. c. chilensis* poseían su escama frontal más o menos cuadrangular. Siete ejemplares de *T. c. coronellina* y tres de *T. c. chilensis* poseían sus escamas loreales alargadas. Un ejemplar de cada subespecie presentó algún grado de fusión entre sus escamas temporales posteriores. Un

ejemplar de cada subespecie presentó fusión de las primeras escamas subcaudales. Ningún individuo mostró más de una de estas características en su cuerpo.

Dentro de la distribución que se les pudo corroborar a través del material de museo, *T. peruviana* se encuentra desde la Región de Arica y Parinacota hasta la Región de Antofagasta, además se pudo contar con individuos de Bolivia (Lipari), territorio en el que se desplaza entre los 690 y 3798 msnm. *T. c. coronellina* se encuentra desde Copiapó en la Región de Atacama hasta Termas del Flaco en la Región de O'Higgins, territorio en el que se desplaza entre los 0 y 3870 msnm; esto representa un hallazgo en la localidad de Farellones, Región Metropolitana, porque el registro anterior a este solamente alcanza hasta los 2800 msnm. *T. c. chilensis* se encuentra desde Monte Lorenzo y Toquihua en la Región de O'Higgins hasta Chiloé en la Región de los Lagos, además se pudo contar con individuos de Isla Mocha (a 34 km de la costa de la Región del Biobío) y de Argentina (Neuquén), territorio en el que se desplaza entre los 0 y 2200 msnm.



## DISCUSIÓN

La tribu Tachymenini (*Gomesophis*, *Calamodontophis*, *Thamnodynastes*, *Tomodon*, *Ptychophis*, *Pseudotomodon* y *Tachymenis*) incluye a especies exclusivamente sudamericanas, cuya diagnosis implica la combinación de una serie de caracteres: dentición opistoglifa con diastema, escama nasal parcial- o totalmente dividida, bajo número de escamas ventrales que exhiben dimorfismo sexual ausente o invertido (*i.e.* mayor en machos), cavidad celómica pigmentada con melanina, vivíparas, hemipenes con reducido número de cálices y división del surco espermático relativamente distal (Castellari-Gonzalez *et al.*, 2014). Dentro de estas características, se pudo corroborar el dimorfismo sexual invertido a nivel de las escamas ventrales.

Un número mayor de escamas ventrales se asocia a una mayor longitud del cuerpo, con lo que aumenta la capacidad de albergar huevos y, por lo tanto, un mayor éxito reproductivo (Shine, 2000). Sin embargo, en *Tachymenis* son los machos quienes tienen el mayor número de escamas ventrales y la consecuente mayor longitud del tronco. Esto podría estar explicado de dos maneras. Por un lado, a escala serpiente, son estrategias K, porque su viviparidad les confiere menos tasa de mortalidad de las crías si se les compara con especies ovíparas (Vitt & Caldwell, 2009). Por ejemplo, la especie simpátrica *P. chamissonis* es ovípara y coloca alrededor de 10 huevos (Ortiz *et al.*, 1994), versus las aproximadamente siete crías que paren *T. c. chilensis* y *T. c. coronellina*, y por lo tanto, no hay una presión por aumentar el tamaño del vientre con respecto a los machos. Por otro lado, los machos suelen tener mayor desarrollo muscular que las hembras, incluso en aquellas especies donde el dimorfismo sexual los ha hecho más pequeños, porque durante el cortejo se libran combates entre ellos por el derecho a aparearse (Bonnet *et al.*, 1998). Es posible que los machos de *Tachymenis* hayan explotado este recurso para hacerse aún más fuertes y por eso las superen en tamaño.

Castellari-Gonzalez *et al.* (2014) trabajaron con otras especies de Tachymenini y encontraron una variedad de caracteres morfológicos útiles para diferenciar entre especies, entre los que destacaron: número de escamas supralabiales, número de

escamas infralabiales, número de escamas ventrales, número de escamas subcaudales, longitud hocico-cloaca y longitud de la cola. En el caso del presente estudio, solamente marcaron diferencias significativas el número de escamas ventrales y el número de escamas subcaudales.

El dimorfismo sexual a nivel del número de escamas subcaudales o tamaño de la cola, es una característica ampliamente conocida a través de las diversas familias de serpientes (Bonnet *et al.*, 1998; Shine *et al.*, 1999; Shine, 2000; Bizerra *et al.*, 2005). Así como también, el mayor número de escamas ventrales (Siqueira *et al.*, 2013; Giraud *et al.*, 2014), que no se aplica para *Tachymenis*. La morfología de los hemipenes es un excelente indicador de las relaciones entre serpientes a muchos niveles taxonómicos, incluso a nivel subespecífico y corroborado por estudios moleculares (Dowling, 2002; Schargel & Castoe, 2003). En este estudio, las espículas basales marcaron diferencias significativas entre *T. c. chilensis* y *T. c. coronellina*.

Con respecto a la morfometría geométrica, no se consiguió obtener diferencias entre los grupos. La morfometría geométrica es una herramienta muy poderosa para distinguir entre grupos, incluso muy cercanos filogenéticamente siempre y cuando mantengan diferencias ecológicas (hábitat, dieta, etc.) o reproductivas (castas, dimorfismo sexual) (Vidal, 2011; Melitão *et al.*, 2014; Schmieder *et al.*, 2015; Shao *et al.*, 2016). No obstante, a pesar de su amplia distribución, *Tachymenis* es muy estable en cuanto a su hábitat y dieta, lo que le conferiría una forma muy conservada. Cardini & Elton (2008) estudiaron especies del género *Cercopithecus* (Mammalia: Primates), fácilmente identificables por su coloración y vocalizaciones, pero todos con hábitos arborícolas y misma dieta, y no pudieron diferenciarlos con esta herramienta. En este mismo contexto, Riyahi *et al.* (2013) estudiaron las subespecies del gorrión común (*Passer domesticus* Linnaeus, 1758) y solamente pudieron diferenciar a aquellas que presentaban una dieta distinta (semillas agrícolas versus semillas silvestres). En otro estudio semejante, dentro de la familia Tinamidae (Aves), se pudo distinguir claramente entre géneros, no obstante, no se pudo distinguir entre especies dentro del género *Nothura* ni dentro del género *Nothoprocta*, cuando ellas comparten la misma

ecología trófica; tanto en estos géneros, como en *Rhynchotus* no se observó dimorfismo sexual (Degrange & Picasso, 2010).

Las serpientes no quedan ajenas a este tipo de resultado. Dentro de Natricinae (Serpentes: Colubridae), las especies que se agrupan juntas son aquellas que comparten las mismas estrategias de caza (ataque frontal versus ataque lateral) antes que con aquellas con relaciones filogenéticas más estrechas (Herrel *et al.*, 2008). El tipo de dieta también hace fallar a la morfometría geométrica cuando se quiere buscar diferencias entre grupos, como sucede al interior de Homalopsidae y Xenodontinae (Serpentes: Colubridae) (Fabre *et al.* 2016; Klaczko *et al.* 2016). Esquerré & Keogh (2016), compararon entre especies de Pythonidae y Boidae, donde encontraron más semejanza entre especies interfamilia que comparten ecología que intrafamilia que no comparten su ecología (*e.g.* *Morelia viridis* (Schlegel, 1872) y *Corallus caninus* (Linnaeus, 1758) se agruparon entre ellas, antes con el resto de Pythonidae y Boidae, respectivamente).

Ninguno de los dos árboles obtenidos, *Cyt-b* y *C-mos*, resuelve como entidades distintas a ninguno de los tres grupos. Se podría pensar que esto significa que *T. c. chilensis* y *T. c. coronellina* aún no están diferenciadas como especies plenas. Sin embargo, en ambos árboles se utilizaron dos individuos de *T. peruviana* como grupo externo, pero agrupó a uno de ellos al interior del árbol y aparecieron muchas politomías. Se sabe *T. peruviana* especie plena por lo que se podría descartar la no diferenciación entre *T. c. chilensis* y *T. c. peruviana* y pensar en que los genes utilizados fueron incorrectos. Por debajo del nivel de género, resulta útil y recomendable el uso de *Cyt-b*, así como también citocromo oxidasa I (COI) (Carranza, 2002). A nivel intraespecífico, entre los genes mitocondriales, resulta más útil la región control (*e.g.* Suntrarachun *et al.*, 2014).

Al parecer, este género (y toda la tribu) tienen una evolución genética compleja, ya que, diversos autores no han podido resolver las relaciones a nivel de la tribu. Grazziotin *et al.* (2012) realizaron la filogenia de Dipsadinae, para lo que combinaron tres genes nucleares y cinco genes mitocondriales, entre los que usaron *C-mos* y *Cyt-b* y *Tachymenis* resultó parafilética con respecto a *Pseudotomodon*. Pyron *et al.* (2013) realizaron una filogenia del orden Squamata,

para lo que combinaron siete genes nucleares y cinco genes mitocondriales, entre los que usaron *C-mos* y *Cyt-b* y generó politomías al interior de la tribu Tachymenini, sin resolver la relación entre el género *Calamodontophis* con los géneros *Pseudotomodon-Tachymenis*. Zaher *et al.* (2009) utilizaron dos genes mitocondriales y un gen nuclear, que correspondió a *C-mos* y resolvió limpiamente las relaciones al interior de la tribu Tachymenini, sin embargo, utilizó solamente un individuo de *Tachymenis*, por lo que no queda completamente claro si esta combinación de genes es útil al interior del género. Vidal *et al.* (2010) realizaron la filogenia de Dipsadinae, para lo que combinaron dos genes mitocondriales (ninguno de los cuales correspondió a *Cyt-b*) y *Tachymenis* resultó parafilética con respecto a *Pseudotomodon*.

Por otro lado, es común observar incongruencias entre los análisis basados en datos morfológicos y los basados en datos moleculares. La principal ventaja de los caracteres moleculares es que son universales. Sin embargo, los caracteres morfológicos tienen la ventaja de permitir un muestreo taxonómico mucho más cuidadoso, lo que es importante para las revisiones sistemáticas, los estudios de la evolución del carácter y la valoración filogenética. Además, la mayoría de las especies de museos no tienen la calidad suficiente para ser analizados molecularmente y lo mismo sucede con los fósiles (Rentería, 2007).

A veces, es muy difícil lograr resolver diferencias entre especies mediante técnicas moleculares, incluso morfológicas y entonces, hay que recurrir a otras características. Por ejemplo, Cardini & Elton (2008) estudiaron especies del género *Cercopithecus* (Mammalia: Primates) y encontraron que la característica más fiable para diferenciar entre especies era a través de sus vocalizaciones y Lamanna *et al.* (2016) estudiaron especies del género *Campylomormyrus* (Actinopterygii: Osteoglossiformes) y encontraron la característica más fiable para diferenciar entre especies era a través de sus descargas eléctricas. En ambos casos (monos y peces) han desarrollado características no morfológicas para reconocerse como distintos y su forma ancestral no ha sido afectada, lo mismo que sus genes (o al menos, los utilizados en los estudios).

Dentro del marco de la historia del conocimiento de las culebras en Chile, Molina (1782) fue el primero en citar ofidios para el territorio nacional. Sin embargo, erróneamente identificó una sola especie, bajo el nombre de *Coluber aesculapii* (= *Erythrolamprus aesculapii* (Linnaeus, 1758) y *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768) = *Elaphe longissima*), aunque agregó que es de color blanco y negro y que mide casi un metro, por lo que se puede deducir que se refiere a *P. chamissonis*, tal vez, con melanismo parcial. No fue sino más de medio siglo más tarde que Schlegel (1837) describió a la culebra de cola corta y comenzó la larga carrera taxonómica de esta especie.

Núñez (1992) entregó datos acerca de distribución y altitud de *T. c. coronellina* (aunque se confundió entre subespecies), distribuidas entre la Región de Coquimbo y la Región del Maule (probablemente, ésta sí sea *T. c. chilensis*, pero no se puede comparar con los individuos de este trabajo sacados de esa colección, porque no se entregó su código) y desde el nivel del mar hasta los 3050 msnm (Valle de Morado, Región Metropolitana). En este trabajo se muestran 10 localidades, por lo tanto, falta información de, al menos, 19 localidades tenidas en el Museo antes del año 1992. Por otro lado, el presente estudio no contó con el individuo de Parque Nacional Fray Jorge, por encontrarse extraviado. La visita al MNHN para este estudio se realizó durante el año 2008. Más tarde, Núñez & Gálvez (2015) entregaron información más detallada acerca de los ejemplares mantenidos en el museo, con lo que se pudo comprobar que el individuo de PN Fray Jorge continúa en su calidad de extraviado e indican un individuo con el código 1438 proveniente de Osorno que no fue incluido en este estudio. Como confundieron a las subespecies, indican erróneamente como *T. c. chilensis* a las culebras asignadas a los códigos 0001, 0494, 1067, 1130, 1202, 1709, 2002, 2788, 2990, 4079, 4080, 4333, 4334, 4336, 4350 y 4351. Dentro de las novedades, están los individuos de la excolección DBGUCH, los cuales se adquirieron posteriormente a la fecha del muestreo. Mostraron a *Aspidula celeris* como sinónimo de *T. c. chilensis*, a *A. vittata*, *Coronella atrovittata* y *C. concolor* como sinónimos de *T. c. coronellina* y a *A. obscura* como sinónimo de *T. peruviana*.

Demangel (2016) mencionó que *T. chilensis* habita desde el nivel del mar hasta los 3500 msnm, aunque es muy poco frecuente por sobre los 3000 msnm. De todos modos, en este estudio se encontró hasta los 3870 msnm a *T. c. coronellina* y menos frecuente ya desde los 2800 msnm, mientras que *T. c. chilensis* llega solamente hasta los 2200 msnm. Para *T. peruviana*, que se distribuye en Perú, Bolivia y norte de Chile hasta Antofagasta, se conoce que habita entre los 1800 y 4000 msnm, aunque eventualmente podría bajar hacia la costa a través de las quebradas en busca de alimento (Valenzuela-Dellarossa *et al.*, 2010).

La información acerca de la reproducción de las otras especies a nivel de Tachymenini es muy escasa. *Ptychophis flavovirgatus* Gomes, 1915 se distribuye en el sureste de Brasil y su reproducción se asemeja a la de *Tachymenis*, porque comienza entre agosto y septiembre (fin de la estación seca) y el parto ocurre entre octubre y diciembre (comienzo estación lluviosa), donde pare cinco a 11 crías, cuya cantidad depende del tamaño de la hembra (Scartozzoni & Marques, 2004). En cambio, *Tomodon dorsatus*, que se distribuye desde Guayana Francesa hasta el norte de Argentina, tiene una reproducción totalmente opuesta, porque comienza en marzo (estación lluviosa) y el parto ocurre entre junio y octubre (estación seca), donde pare cuatro a 26 crías, cuya cantidad depende del tamaño de la hembra (Bizerra *et al.*, 2005). Se observó un individuo de *T. c. chilensis* con ocho embriones, diferenciables en cuatro pequeños y cuatro grandes; se podría pensar que los cuatro más grandes seguían un desarrollo normal, pero queda la duda acerca de lo que sucedió con los demás (¿implantación diferida?, ¿muerte embrionaria?, ¿ovocitos no fecundados?), para lo que faltan más estudios acerca de su fisiología reproductiva y desarrollo embrionario.

Las serpientes, generalmente, son escasas y difíciles de observar, lo que dificulta obtener grandes cantidades de datos para estudios (Shine *et al.*, 1999). Los ejemplares de estas especies son particularmente raros, sobre todo, si se les compara con su simpátrica *P. chamissonis* (Valenzuela, 2006). Sin embargo, es posible de encontrar dentro de predios agrícolas, lo que puede repercutir en problemas para su conservación, debido al peligro que esto implica (Muñoz *et al.*, 2016).

Con respecto a la etimología de *Tachymenis*, Wiegmann (1835) no hizo ninguna referencia describió el género y hasta la fecha, nadie ha propuesto una. Probablemente, sea la unión de dos palabras, ambas de origen griego: *tachýs* y *mênis*. *Tachýs* es fácil de reconocer, porque se encuentra con mediana frecuencia en palabras cotidianas y mucho más en lenguaje científico, especialmente médico. Significa “rápido” (Wareham, 2005). Por otro lado, *mênis*, es una palabra de muy poco uso en nuestro lenguaje, salvo levemente en el área de la psicología. Significa “ira” (Considine, 1985). Por lo tanto, *Tachymenis* podría significar “la que se enoja rápido” o “la irascible”. Además, esta característica es muy propia del género (Donoso-Barros, 1962; Greene & Jaksic, 1992; Cei, 1993; Demangel, 2016). Desgraciadamente, Wiegmann (*op. cit.*) no describió nada acerca de la conducta de los animales que estudió de modo de poder corroborar este supuesto.

Una aproximación más efectiva para la biología de la conservación es una aproximación ecosistémica, por medio de la cual, un gran número de especies endémicas y hábitats únicos pueden ser protegidos como un ecosistema funcional (Sites & Crandall, 1997).

La validez de un rango de subespecie se ha criticado desde mediados del siglo XX. La subespecie no es un concepto en biología evolutiva, sino simplemente un manejo de conveniencia para el trabajo jerárquico del curador de un museo. Aunque las subespecies pueden ser utilizadas para designar sublinajes aislados que podrían evolucionar a especies completas en el futuro, por lo que podrían considerarse como especies incipientes, pero las especies incipientes no se pueden diferenciar de las especies filogenéticamente reales. Por lo tanto, las subespecies no tienen un real sentido taxonómico si son usadas para representar arbitrariamente clases de patrones o especies incipientes. Es probable que haya especies enmascaradas como subespecies y sólo estudios más acabados podrán revelar su real estatus (Burbrink *et al.*, 2000). No obstante, debido a que la historia recuperada no puede rechazar que las poblaciones reproductivamente compatibles interactuarán en el tiempo, el reconocimiento de grupos monofiléticos de poblaciones reproductivamente compatibles como especies, es concordante con el concepto evolutivo de especie. Por esto, no hay nada en el concepto evolutivo de

especie que necesariamente contradiga al trinomio (subespecie) (Frost & Hills, 1990). Por otro lado, las poblaciones diagnosticadas genéticamente podrían ser consideradas especies diferentes por tener variantes genéticas únicas (Vidal *et al.*, 2008).

Finalmente, cabe destacar que aún se desconocen muchos aspectos de la biología de esta especie, entre los que destacan ámbito de hogar, interacciones intraespecíficas, requerimientos dietarios, tiempos de digestión, conductas reproductivas (cortejo, cópula), enfermedades y/o parásitos, etc.



## CONCLUSIONES

- *Tachymenis chilensis chilensis* y *T. c. coronellina* se pueden ascender a la categoría de especies por evidencia de escutelación a nivel de sus escamas ventrales y subcaudales, morfología a nivel de las espículas basales de sus hemipenes y patrones de diseño y color, por lo que su nueva nomenclatura es *T. chilensis* (Schlegel, 1837) y *T. coronellina* (Werner, 1898), respectivamente.
- Se sugiere repetir los análisis moleculares con genes que tengan una mayor tasa de mutación, tales como región control y COI.
- *Tachymenis chilensis* se distribuye desde la Región de O'Higgins hasta Chiloé, incluida Isla Mocha y las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut en Argentina; habita desde el nivel del mar hasta los 2200 msnm.
- *Tachymenis coronellina* se distribuye desde la Región de Atacama hasta la Región de O'Higgins; habita desde el nivel del mar hasta los 3870 msnm.
- *Tachymenis coronellina* corresponde a una nueva especie endémica para Chile, de este modo, las especies del género *Tachymenis* aumentan a tres en Chile y a siete a nivel mundial.
- Se clarifica la etimología del género: "la que se enoja rápido".

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALJANABI, S. & I. MARTÍNEZ. 1997. **Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques.** *Nucleic Acids Research*, 25(22): 4692-4693.
- AMADON, D. 1949. **The seventy-five per cent rule for subspecies.** *Condor*, 51(6): 250-258.
- ASHTON, K. & DE QUEIROZ, A. 2001. **Molecular systematics of the western rattlesnake, *Crotalus viridis* (Viperidae), with comments of the utility of the D-loop in phylogenetic studies of snakes.** *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(2): 176-189.
- ÁVILA, L., M. MORANDO & L. BELVER. 2012. ***Tachymenis chilensis* Schlegel, 1837 (Reptilia: Squamata: Dipsadidae).** New record and geographic distribution map. *Cuadernos de Herpetología*, 26(2): 103-104.
- AVISE, J. 2004. **Molecular Markers, Natural History, and Evolution.** (2<sup>nd</sup> ed.). Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, USA. 684 pp.
- AVISE, J. & R. BALL JR. 1990. **Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy.** *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7: 45-67.
- AVISE, J. & T. ROBINSON. 2008. **Hemiplasy: A new term in the lexicon of phylogenetics.** *Systematic Biology*, 57(3): 503-507.
- BAILEY, J. 1967. **The synthetic approach to colubrid classification.** *Herpetologica*, 23(2): 155-161.
- BAKER, R. & R. BRADLEY. 2006. **Speciation in mammals and the genetic species concept.** *Journal of Mammalogy*, 87(4): 643-662.
- BARRACLOUGH, T. & S. NEE. 2001. **Phylogenetics and speciation.** *Trends in Ecology and Evolution*, 16(7): 391-399.
- BAUM, D. & K. SHAW. 1995. **Genealogical perspectives on the species problem.** *In: Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics* (Hoch, P. & A. Stephenson, eds.). Missouri Botanical Garden. St. Louis, USA. XXII+391 pp. Pp: 45-67.

- BERTONATTI, C. 1999. **Nuestro Libro Rojo 66 - Culebra valdiviana**. Revista Vida Silvestre, 68: 21-22.
- BIZERRA, A., O. MARQUES & I. SAZIMA. 2005. **Reproduction and feeding of the colubrid snake Tomodon dorsatus from south eastern Brazil**. Amphibia-Reptilia, 26(1): 33-38.
- BONINO, N. 1987. **Aspectos morfológicos de *Philodryas psammophideus* (Serpentes: Colubridae) de la Provincia de Córdoba, República Argentina**. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso, 18: 123-130.
- BONNET, X., R. SHINE, G. NAULLEAU & M. VACHER-VALLAS. 1998. **Sexual dimorphism in snakes: Different reproductive roles favour different body plans**. Proceedings of the Royal Society of London (B): 265(1392): 179-183.
- BOOKSTEIN, F. 1991. **Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology**. Cambridge University Press. New York, USA. 435 pp.
- BOULENGER, G. 1896. **Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History). Volume III, containing the Colubridae (Opisthoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae, and Viperidae**. Cornell University Library. London, UK. XIV+727+XXV pp.
- BROOKS, D. & D. MCLENNAN. 1999. **Species: Turning a conundrum into a research program**. Journal of Nematology, 31(2): 117-133.
- BROWN, J., G. STEVENS & D. KAUFMAN. 1996. **The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure**. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 27: 597-623.
- BURBRINK, F., R. LAWSON & J. SLOWINSKI. 2000. **Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): A critique of the subspecies concept**. Evolution, 54(6): 2107-2118.
- CARDINI, A. 2016. **Lost on the other half: Improving accuracy in geometric morphometrics analyses of one side of bilaterally symmetric structures**. Systematic Biology, 0(0): 1-11.

- CARDINI, A. & S. ELTON. 2008. **Variation in guenon skulls (I): Species divergence, ecological and genetic differences.** *Journal of Human Evolution*, 54(5): 615-637.
- CARRANZA, S. 2002. **Los métodos moleculares en el estudio de la sistemática y filogenia de los anfibios y reptiles ibéricos.** *In: Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España* (Pleguezuelos, J., R. Márquez & M. Lizana, eds.). (2ª ed.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Asociación Herpetológica Española. Madrid, España. 587 pp. Pp: 551-579.
- CARRANZA, S., E. ARNOLD & J. PLEGUEZUELOS. 2006. **Phylogeny, biogeography, and evolution of two Mediterranean snakes, *Malpolon monspessulanus* and *Hemorrhois hippocrepis* (Squamata, Colubridae), using mtDNA sequences.** *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40(2): 532-546.
- CARRASCO, C. 2015. **Reevaluación del estatus taxonómico de *Eupsophus roseus* (Duméril & Bibron, 1841) (Anura: Alsodidae).** Tesis presentada en la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción para optar al grado de Magíster en Ciencias mención Zoología. Concepción, Chile. 57 pp.
- CASTELLARI-GONZALEZ, R., A. DA COSTA-PRUDENTE & F. FRANCO. 2014. **Morphological variation of *Gomesophis brasiliensis* and *Ptychophis flavovirgatus* (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae).** *Salamandra*, 50(2): 85-98.
- CEI, J. 1986. **Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina: Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas.** *Museo Regionale di Scienze Naturali (Torino)*, 4: 1-527.
- CEI, J. 1993. **Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina: Herpetofauna de las selvas subtropicales, puna y pampas.** *Museo Regionale di Scienze Naturali (Torino)*, 14: 1-949.
- CHAPMAN, J. & J. WALDENSTRÖM. 2015. **With reference to reference genes: A systematic review to endogenous controls in gene expression studies.** *Plos One*, 10(11): 1-18.

- CLARKE, K. & R. GORLEY. 2006. **PRIMER v6**. User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 192 pp.
- COETZER, W., C. DOWNS, M. PERRIN & S. WILLOWS-MUNRO. 2015. **Molecular systematics of the cape parrot (*Poicephalus robustus*): Implications for taxonomy and conservation**. Plos One, 10(8): 1-19.
- COFRÉ, C. & M. MÉNDEZ. 2011. **The preservation of evolutionary value of chilean amphibians in protected areas**. *In*: Biodiversity Conservation in the Americas: Lessons and Policy Recommendations from the American Continent (Figuroa, E., ed.). Ediciones de la Universidad de Chile. Santiago, Chile. 506 pp. Pp: 81-112.
- CONSIDINE, P. 1985. **The Indo-European origin of Greek *mênis* “wrath”**. Transactions of the Philological Society, 83(1): 144-170.
- COPE, E. 1860. **Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, with notes and descriptions of new species. Part 2**. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 12: 241-266.
- COX, C., A. DAVIS-RABOSKY, J. REYES-VELASCO, P. PONCE-CAMPOS, E. SMITH, O. FLORES-VILLELA & J. CAMPBELL. 2012. **Molecular systematics of the genus *Sonora* (Squamata: Colubridae) in central and western Mexico**. Systematics and Biodiversity, 10(1): 93-108.
- CRACRAFT, J. 1983. **Species concepts and speciation analysis**. Current Ornithology, 1: 159-187.
- CRONIN, M. 2006. A proposal to eliminate redundant terminology for intra-species groups. Wildlife Society Bulletin, 34(1): 237-241.
- DARWIN, C. 1859. **On the Origin of Species by means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life**. John Murray, Ed. London, UK. 502 pp.
- DAYRAT, B. 2005. **Towards integrative taxonomy**. Biological Journal of the Linnean Society, 85(3): 407-415.
- DE QUEIROZ, K. 1998. **The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and**

- terminological recommendations.** *In*: Endless Forms: Species and Speciation (Howard, D. & S. Berlocher, eds.). Oxford University Press. New York, USA. 470 pp. Pp: 57-75.
- DEGRANGE, F. & M. PICASSO. 2010. **Geometric morphometrics of the skull of Tinamidae.** *Zoology*, 113(6): 334-338.
- DEMANGEL, D. 2016. **Reptiles en Chile.** Fauna Nativa Ediciones. Santiago, Chile. 619 pp.
- DESSAUER, H. 1967. **Molecular approach to the taxonomy of colubrid snakes.** *Herpetologica*, 23(2): 148-155.
- DOBZHANSKY, T. 1937. **Genetics and the Origin of Species.** Columbia University Press. New York, USA. 364 pp.
- DONOSO-BARROS, R. 1961. **The reptiles of the Lund University Chile expedition.** *Copeia*, 1961(4): 486-488.
- DONOSO-BARROS, R. 1962. **Los ofidios chilenos.** *Noticiario Mensual del Museo de Historia Natural (Chile)*, 6(66): 3-4, 8.
- DONOSO-BARROS, R. 1966. **Reptiles de Chile.** Ediciones de la Universidad de Chile. Santiago, Chile. 458+CXLVI pp.
- DONOSO-BARROS, R. 1969. **Consideraciones sobre un reflejo postural de *Tachymenis peruviana chilensis*.** *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 41: 157-160.
- DONOSO-BARROS, R. 1970. **Catálogo herpetológico chileno.** *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 31: 49-124.
- DONOSO-BARROS, R. & S. CÁRDENAS. 1962. **Ofidismo en Chile.** *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 7(74): 2-4.
- DONOSO-BARROS, R. & S. CÁRDENAS. 1965. **Los tipos de serpientes de R. A. Philippi.** *Anais do Segundo Congresso Latino-Americano de Zoologia*, volume 2: 225-234. São Paulo, Brasil.
- DONOSO-BARROS, R. & I. RUBIO. 1962. **Aspectos generales de la embriología de *Tachymenis assimilis* Jan.** *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 75(7): 3-6.

- DOWLING, H. 1951. **A proposed standard system of counting ventrals in snakes.** *British Journal of Herpetology*, 1(5): 97-99.
- DOWLING, H. 1967. **Hemipenes and other characters in colubrid classification.** *Herpetologica*, 23(2): 138-142.
- DOWLING, H. 2002. **“Intraspecific variation of the hemipenis”, a correction, with comments on other erroneous descriptions.** *Herpetological Review*, 33(1): 12-14.
- DUMÉRIL, A., G. BIBRON & A. DUMÉRIL. 1854. **Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles. Tome septième, deuxième partie.** Librairie Encyclopédique de Roret. Paris, France. XII+756 pp.
- DUMONT D'URVILLE, J. 1842. **Voyage au Pole Sud et dans l'Océanie, sur les corvettes L'Astrolabe et La Zélée, exécuté par ordre du Roi, pendant les années 1837-1838-1839-1840. Tome troisième.** Gide, Ed. Paris, France. VIII+451 pp.
- ESQUERRÉ, D. & S. KEOGH. 2016. **Parallel selective pressures drive convergent diversification of phenotypes in pythons and boas.** *Ecology Letters*, 19(7): 800-809.
- FABRE, A., D. BICKFORD, M. SEGALL & A. HERREL. 2016. **The impact of diet, habitat use, and behavior on head shape evolution in homalopsid snakes.** *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(3): 634-647.
- FEDER, J. 1998. **The apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*: Flies in the face of conventional wisdom about speciation?** *In*: *Endless Forms: Species and Speciation* (Howard, D. & S. Berlocher, eds.). Oxford University Press. New York, USA. 470 pp. Pp: 130-144.
- FERGUSON, J. 2002. **On the use of genetic divergence for identifying species.** *Biological Journal of the Linnean Society*, 75(4): 509-516.
- FITZINGER, L. 1843. **Systema Reptilium. Fasciculus Primus: Amblyglossae.** Ed. Apud Braumüller et Seidel Bibliopolas. Vienna, Austria. 106+IX pp.
- FITZINGER, L. 1861. **Die Ausbeute der österreichischen Naturforscher an Säugethieren und Reptilien während der Weltumsegelung Sr. Majestät**

- Fregatte Novara.** Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, 42(25): 383-416.
- FORMAS, R. 1979. **La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica.** In: The South American Herpetofauna (Duellman, W., ed.). University of Kansas Printing Service. Kansas, USA. 485 pp. Pp: 341-369.
- FRANCO, F. & FERREIRA, T. 2002. **Descrição de uma nova espécie de *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) do nordeste brasileiro, com comentários sobre o gênero.** Phyllomedusa, 1(2): 57-74.
- FRASER, D. & L. BERNATCHEZ. 2001. **Adaptive evolutionary conservation: Towards a unified concept for defining conservation units.** Molecular Ecology, 10(12): 2741-2752.
- FROST, D. & D. HILLS. 1990. **Species in concept and practice: Herpetological applications.** Herpetologica, 46(1): 87-104.
- FUNK, W., E. FORSMAN, T. MULLINS & S. HAIG. 2008. **Introgression and dispersal among spotted owl (*Strix occidentalis*) subspecies.** Evolutionary Applications, 1(1): 161-171.
- GAJARDO-TOBAR, R. 1947. **¿Los ofidios chilenos son capaces de envenenar?** Boletín del Hospital de Viña del Mar (Chile), 3(2): 43-51.
- GAJARDO-TOBAR, R. 1958. **Cinco casos de ofidismo.** Boletín del Hospital de Viña del Mar (Chile), 14(4): 172-184.
- GAMBLE, T., A. BAUER, E. GREENBAUM & T. JACKMAN. 2008. **Out of the blue: A novel trans-Atlantic clade geckos (Gekkota, Squamata).** Zoologica Scripta, 37(4): 355-366.
- GAUDICHAUD, C. 1851. **Voyage autour du monde, exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette La Bonite. Botanique. Introduction, 1<sup>re</sup> partie.** Arthus Bertrand, Ed. Paris, France. 355 pp.
- GIBSON, W. 2003. **Species concepts for trypanosomes: From morphological to molecular definitions?** Kinetoplastid Biology and Disease, 2(1): 10.
- GIRARD, C. 1854. **Abstract of a report to Lieut. James M. Gilliss, U. S. N., upon the reptiles collected during the U. S. N. Astronomical Expedition to**

- Chili.** Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 4: 226-227.
- GIRARD, C. 1855. **Reptiles.** *In:* The U. S. Naval Astronomical Expedition to the Southern Hemisphere, during the Years 1849-'50-'51-'52. Volume II (Gilliss, J., ed.). A. O. P. Nicholson. Washington, USA. IX+300 pp. Pp: 207-229.
- GIRAUDO, A. & G. SCROCCHI. 2002. **Argentinian snakes: An annotated checklist.** Smithsonian Herpetological Service, 13: 1-53.
- GIRAUDO, A., F. VIDOZ, V. ARZAMENDIA & S. NENDA. 2012. **Distribution and natural history notes on *Tachymenis chilensis chilensis* (Schlegel, 1837) (Reptilia: Serpentes: Dipsadidae) in Argentina.** Ckeck List, 8(5): 919-923.
- GIRAUDO, A., V. ARZAMENDIA, G. BELLINI, C. BESSA & M. CONSTANZO. 2014. **Ecología de una gran serpiente americana, *Hydrodynastes gigas* (Serpentes: Dipsadidae).** Revista Mexicana de Biodiversidad, 85(4): 1206-1216.
- GODINHO, R., V. DOMINGUES, E. CRESPO & N. FERRAND. 2006. **Extensive intraspecific polymorphism detected by SSCP at the nuclear *C-mos* gene in the endemic Iberian lizard *Lacerta schreiberi*.** Molecular Ecology, 15(3): 731-738.
- GRAZZIOTIN, F., H. ZAHER, R. MURPHY, G. SCROCCHI, M. BENAVIDES, Y.-P. ZHANG & S. BONATTO. 2012 **Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): A reappraisal.** Cladistics, 28(5): 437-459.
- GREENE, H. & F. JAKSIĆ. 1992. **The feeding behavior and natural history of two Chilean snakes, *Philodryas chamissonis* and *Tachymenis chilensis* (Colubridae).** Revista Chilena de Historia Natural, 65(4): 485-493.
- GUICHENOT, A. 1848. **Reptiles.** *In:* Historia Física y Política de Chile, Zoología, Tomo II (Gay, C., ed.). Maulde et Renou. Paris, France. 372 pp. Pp: 1-136.
- GUNCKEL, H. 1944. **Un caso teratológico de un ofidio chileno.** Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, 19: 83-85.

- HABIT, E. & J. ORTIZ. 1986. **Osteología craneana de *Tachymenis chilensis* (Serpentes. Colubridae)**. X Congreso Latinoamericano de Zoología: CL-038. Viña del Mar, Chile.
- HABIT, E., J. ORTIZ & P. VICTORIANO. 1992. **Osteología craneana de *Philodryas chamissonis* (Wiegmann, 1834) (Colubridae, Serpentes)**. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, 63: 83-92.
- HAIG, S., E. BEEVER, S. CHAMBERS, H. DRAHEIM, B. DUGGER, S. DUNHAM, E. ELLIOTT-SMITH, J. FONTAINE, D. KESLER, B. KNAUS, I. LOPES, P. LOSCHL, T. MULLINS & L. SHEFFIELD. 2006. **Taxonomic considerations in listing subspecies under the U.S. endangered species act**. Conservation Biology, 20(6): 1584-1594.
- HAINES, T. 1967. **Variations of colubrid skulls, their correlations and their value in taxonomy**. Herpetologica, 23(2): 142-145.
- HELBIG, A., A. KNOX, D. PARKIN, G. SANGSTER & M. COLLINSON. 2002. **Guidelines for assigning species rank**. Ibis, 144(3): 518-525.
- HELGEN, K., C. PINTO, R. KAYS, L. HELGEN, M. TSUCHIYA, A. QUINN, D. WILSON & J. MALDONADO. 2013. **Taxonomic revision of the olingos (*Bassaricyon*), with description of a new species, the olinguito**. ZooKeys, 324: 1-83.
- HELLMICH, W. 1937. **Anotaciones para el conocimiento de las culebras de Chile (colecciones Goetsch-Hellmich, Schroeder, Kuhlmann, Pflaumer)**. Revista Chilena de Historia Natural, 41(1): 107-110.
- HENDERSON, R. & S. HEDGES. 1995. **Origin of West Indian populations of the geographically widespread boa *Corallus enydris* inferred from mitochondrial DNA sequences**. Molecular Phylogenetics and Evolution, 4(1): 88-92.
- HENDRY, A. 2009. **Speciation**. Nature, 458(7235): 162-164.
- HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. (2<sup>nd</sup> ed.). University of Illinois Press. Urbana, USA. III+263 pp.
- HERREL, A., S. VINCENT, M. ALFARO, S. VAN WASSENBERGH, B. VANHOOYDONCK & D. IRSCHICK. 2008. **Morphological convergence as a**

- consequence of extreme functional demands: Exemples from the feedingsystem of natricine snakes.** *Journal of Evolutionary Biology*, 21(5): 1438-1448.
- HILLIS, D. & J. WIENS. 2000. **Molecules versus morphology in systematics: Conflicts, artifacts, and misconceptions.** *In: Phylogenetic Analysis of Morphological Data* (Wiens, J., ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, USA. 220 pp. Pp: 1-19.
- IBÁÑEZ, S., M. VIDAL, J. ORTIZ & F. TORRES-PÉREZ. 2015. **Geometric morphometric analysis of the head of *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae) in a latitudinal gradient.** *Zoological Studies*, 54(24): 1-8.
- ISAAC, N., J. MALLET & G. MACE. 2004. **Taxonomic inflation: Its influence on macroecology and conservation.** *Trends in Ecology and Evolution*, 19(9): 464-469.
- IUCN. 2016. **The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-1.** <<http://www.iucnredlist.org>>
- JAN, G. 1863a. **Elenco Sistematico degli Ofidi Descritti e Disegnati per l'Iconografia Generale.** Alessandro Lombardi, Ed. Milano, Italia. VII+143 pp.
- JAN, G. 1863b. **Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Coronellidae.** *Archivio per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia*, 2(2): 213-330.
- JAN, G. & F. SORDELLI. 1866a. **Iconographie Générale des Ophidiens. Dix-huitième livraison.** J.-B. Baillière et Fils, Ed. Paris, France. VI pp.
- JAN, G. & F. SORDELLI. 1866b. **Iconographie Générale des Ophidiens. Dix-neuvième livraison.** J.-B. Baillière et Fils, Ed. Paris, France. VI pp.
- JANZEN, F., J. KRENZ, T. HASELKORN, E. BRODIE JR & E. BRODIE III. 2002. **Molecular phylogeography of common garter snakes (*Thamnophis sirtalis*) in western North America: Implications for regional historical forces.** *Molecular Ecology*, 11(9): 1739-1751.
- JENNER, J. & H. DOWLING. 1985. **Taxonomy of American xenodontine snakes: The tribe Pseudoboini.** *Herpetologica*, 41(2): 161-172.

- JESUS, J., A. BREHM & D. HARRIS. 2003. **Is C-mos phylogenetically informative at lower taxonomic levels in reptiles? An assessment of variation within *Lacerta (Teira) dugessii* Milne-Edwards, 1829 (Squamata: Sauria: Lacertidae).** *Herpetozoa*, 18(1/2): 55-59.
- KELLY, C., N. BARKER & M. VILLET. 2003. **Phylogenetics of advanced snakes (Caenophidia) based on four mitochondrial genes.** *Systematic Biology*, 52(4): 439-459.
- KEOGH, J. 1999. **Evolutionary implications of hemipenial morphology in the terrestrial Australian elapid snakes.** *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125(2): 239-278.
- KLACZKO, J., E. SHERRATT & E. SETZ. 2016. **Are diet preferences associated to skulls shape diversification in xenodontine snakes?** *Plos One*, 11(2): 1-12.
- KOSLOWSKY, J. 1896. **Sobre algunos reptiles de Patagonia y otras regiones argentinas.** *Revista del Museo de la Plata*, 7: 445-455.
- KOSLOWSKY, J. 1898. **Enumeración sistemática y distribución geográfica de los reptiles argentinos.** *Revista del Museo de la Plata*, 8: 161-200.
- LAITY, T., S. LAFFAN, C. GONZÁLEZ-OROZCO, D. FAITH, D. ROSAUER, M. BYRNE, J. MILLER, D. CRAYN, C. COSTION, C. MORITZ & K. NEWPORT. 2015. **Phylodiversity to inform conservation policy: An Australian example.** *Science of the Total Environment*, 534: 131-143.
- LAMANNA, F., F. KIRSCHBAUM, A. ERNST, P. FEULNER, V. MAMONEKENE, C. PAUL & R. TIEDEMANN. 2016. **Species delimitation and phylogenetic relationships in a genus of African weakly-electric fishes (Osteoglossiformes, Mormyridae, *Campylomormyrus*).** *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 101: 8-18.
- LESSA, E. 1990. **Multidimensional analysis of geographic genetic structure.** *Systematic Zoology*, 39(3): 242-252.
- LESSON, R. & P. GARNOT. 1826. **Voyage autour du monde, exécuté par ordre du Roi sur la corvette de sa Majesté, La Coquille, pendant les années**

- 1822, 1823, 1824 et 1825. Zoologie. Tome premier, 1<sup>re</sup> partie.** Arthus Bertrand, Ed. Paris, France. IV+360 pp.
- LIMA, M., R. MACEDO, T. MARTINS, A. SCHREY, L. MARTIN & S. BENSCH. 2012. **Genetic and morphometric divergence of an invasive bird: The introduced house sparrow (*Passer domesticus*) in Brazil.** Plos One, 7(12): 1-13.
- LINNAEI, C. 1758. **Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Tomus I.** (10<sup>a</sup> ed.). Ed. Larentii Salvii. Upsala, Sverige. 824 pp.
- LOBO, F. & G. SCROCCHI. 1994. **Osteología craneal del género *Philodryas* (Serpentes: Colubridae).** Cuadernos de Herpetología, 8(1): 104-111.
- MAGLIO, V. 1970. **West Indian xenodontine colubrid snakes: Their probable origin, phylogeny, and zoogeography.** Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 141(1): 1-54.
- MALLET, J. 1995. **A species definition for the modern synthesis.** Trends in Ecology and Evolution, 10(7): 294-299.
- MANLY, B. 1994. **Multivariate Statistical Methods: A Primer.** (2<sup>nd</sup> ed.). Chapman & Hall. Boca Raton, USA. 215 pp.
- MARÍN, J., C. CASEY, M. KADWELL, K. YAYA, D. HOCES, J. OLAZABAL, R. ROSADIO, J. RODRÍGUEZ, A. SPOTORNO, M. BRUFORD & J. WHEELER. 2007. **Mitochondrial phylogeography and demographic history of the vicuña: Implications for conservation.** Heredity, 99(1): 70-80.
- MARX, H. & G. RABB. 1970. **Character analysis: An empirical approach applied to advanced snakes.** Journal of Zoology (London), 161(4): 525-548.
- MAYR, E. 1942. **Systematics and the Origin of Species from the viewpoint of a Zoologist.** Columbia University Press. New York, USA. XIV+334 pp.
- MAYR, E. 1968. **Especies Animales y Evolución.** Ediciones Ariel S. A. Barcelona, España. 808 pp.
- MCKITRICK, M. & R. ZINK. 1988. **Species concept in ornithology.** Condor, 90(1): 1-14.

- MELITÃO, T., E. GÓMEZ-DÍAZ, A. KALIONTZOPOULOU. 2014. **Comparing multiple criteria for species identification in two recently diverged seabirds**. Plos One, 9(12): 1-27.
- MELLA, J. 2005. **Guía de Campo Reptiles de Chile: Zona Central**. Ediciones del Centro de Ecología Aplicada Ltda. Santiago, Chile. XII+147pp.
- MINOLI, I., M. MORANDO & L. ÁVILA. 2015. **Reptiles of Chubut province, Argentina: Richness, diversity, conservation status and geographic distribution maps**. ZooKeys, 498: 103-126.
- MMA. 2016. **Reglamento para la Clasificación de Especies según Estado de Conservación**.  
<[http://www.mma.gob.cl/clasificacionespecies/doc/Unificada\\_Especie\\_Estado\\_Conservacion\\_072013.xls](http://www.mma.gob.cl/clasificacionespecies/doc/Unificada_Especie_Estado_Conservacion_072013.xls)>
- MOLINA, G. 1782. **Vermi, insetti, rettili, pesci, uccelli, e quadrupedi del Chili**. *In: Saggio sulla Storia Naturale del Chili* (Molina, G., ed.). Stamperia di S. Tommaso d'Aquino. Bologna, Italia. 367 pp. Pp: 196-367.
- MONCKTON, S. 2016. **A revision of *Chilicola* (*Heteroediscelis*), a subgenus of xeromelissine bees (Hymenoptera, Colletidae) endemic to Chile: Taxonomy, phylogeny, and biogeography, with descriptions of eight new species**. Zookeys, 591: 1-144.
- MONTILLA, J. & J. KROMREY. 2010. **Robustez de las pruebas T en comparación de medias, ante violación de supuestos de normalidad y homocedasticidad**. Revista Ciencia e Ingeniería, 31(2): 101-108.
- MOROZOVA, I., P. FLEGONTOV, A. MIKHEYEV, S. BRUSKIN, H. ASGHARIAN, P. PONOMARENKO, V. KLYUCHNIKOV, GP. ARUNKUMAR, E. PROKHORTCHOUK, Y. GANKIN, E. ROGAEV, Y. NIKOLSKY, A. BARANOVA, E. ELHAIK & T. TATARINOVA. 2016. **Toward high-resolution population genomics using archaeological samples**. DNA Research, 0(0): 1-16.
- MOUSSEAU, T. 1991. **Landmarks in morphometrics, or the shape and size of morphometrics to come**. Evolution, 45(8): 1979-1980.

- MULCAHY, D. 2007. **Molecular systematics of neotropical cat-eyed snakes: a test of the monophyly of Leptodeirini (Colubridae: Dipsadinae) with implications for character evolution and biogeography.** *Biological Journal of the Linnean Society*, 92(3):483–500.
- MULCAHY, D. 2008. **Phylogeography and species boundaries of the western North American Nightsnake (*Hypsiglena torquata*): Revisiting the subspecies concept.** *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46(3): 1095-1115.
- MUÑOZ, A., E. ARELLANO & C. BONACIC. 2016. **Manual de Conservación de Biodiversidad en Predios Agrícolas de Chile Central.** Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 124 pp.
- MUÑOZ-RAMÍREZ, C., P. UNMACK, E. HABIT, J. JOHNSON, V. CUSSAC & P. VICTORIANO. 2014. **Phylogeography of the ancient catfish family Diplomystidae: Biogeographic, systematic, and conservation implications.** *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 73: 146-160.
- MURPHY, J., M. JOWERS, R. LEHTINEN, S. CHARLES, G. COLLI, A. PERES JR, C. HENDRY & R. PYRON. 2016. **Cryptic, sympatric diversity in tegu lizards of the *Tupinambis teguixin* group (Squamata, Sauria, Teiidae) and the description of three new species.** *Plos One*, 11(8): 1-30.
- NÚÑEZ, H. 1992. **Geographical data of Chilean lizards and snakes in the Museo Nacional de Historia Natural Santiago, Chile.** *Smithsonian Herpetological Information Service*, 91: 1-29.
- NÚÑEZ, H. & Ó. GÁLVEZ. 2015. **Catálogo de la colección herpetológica del Museo Nacional de Historia Natural y nomenclátor basado en la colección.** *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 64: 11-203.
- ORTIZ, C., V. QUINTANA & H. IBARRA-VIDAL. 1994. **Vertebrados Terrestres con Problemas de Conservación en la Cuenca del Biobío y Mar Adyacente.** Ediciones Universidad de Concepción. Concepción, Chile

- ORTIZ, J. 1973. **Étude sur le statut taxinomique de *Tachymenis peruviana* Wiegmann et *Tachymenis chilensis* (Schlegel) (Serpentes: Colubridae).** Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle (3<sup>e</sup> sér.), 146: 1021-1039.
- PADIAL, J., A. MIRALLES, I. DE LA RIVA & M. VENCES. 2010. **The integrative future of taxonomy.** Frontiers in Zoology, 7:16.
- PAETKAU, D. 1999. **Using genetics to identify intraspecific conservation units: A critique of current methods.** Conservation Biology, 13(6): 1507-1509.
- PARKINSON, C., K. ZAMUDIO & H GREENE. 2000. **Phylogeography of the *Agkistrodon*: Historical ecology, species status, and conservation of cantils.** Molecular Ecology, 9(4): 411-420.
- PATERSON, H. 1985. **The recognition concept of species.** In: Species and Speciation (Vrba, E., ed.). Transvaal Museum. Pretoria, South Africa. XVIII+176pp. Pp: 21-29.
- PATTEN, M. & P. UNITT. 2002. **Diagnosability versus mean differences of sage sparrow subspecies.** Auk, 119(1): 26-35.
- PAUL, R. 2002. **Species concepts versus species criteria.** Trends in Parasitology, 18(10): 439.
- PETERS, J. 1964. **Dictionary of Herpetology.** Hafner Publishing Co. New York, USA. IX+392 pp.
- PHILIPPI, R. 1899. **Sobre las serpientes de Chile.** Anales de la Universidad de Chile, 104: 715-723.
- POOK, C., W. WÜSTER & R. THORPE. 2000. **Historical biogeography of the Western rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus viridis*), inferred from mitochondrial DNA sequence information.** Molecular Phylogenetics and Evolution, 15(2): 269-282.
- PUGEDO, M., F. NETO, T. PESSALI, J. BIRINDELLI & D. CARVALHO. 2016. **Integrative taxonomy supports new candidate fish species in a poorly studied neotropical region: The Jequitinhonha River Basin.** Genetica, 144(3): 341-349.

- PYRON, R., F. BURBRINK & J. WIENS. 2013. **A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes.** BMC Evolutionary Biology, 13(93): 1-53.
- QUATRINI, R., A. ALBINO & M. BARG. 2001. **Variación morfológica y dieta en dos poblaciones de *Liolaemus elongatus* Koslowsky, 1896 (Iguania: Tropiduridae) del noreste patagónico.** Revista Chilena de Historia Natural, 74(3): 639-651.
- QUIJADA, B. 1916. **Catálogo sistemático de los reptiles chilenos i extranjeros conservados en el Museo de Historia Natural.** Boletín del Museo Nacional de Chile, 9: 22-47.
- RABB, G. & H. MARX. 1973. **Major ecological and geographic patterns in the evolution of colubroid snakes.** Evolution, 27(1): 69-83.
- RAMBAULT, A. 2014. **FigTree v1.1.1: Tree figure drawing tool.** <<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>>
- RENTERÍA, M. 2007. **Breve revisión de los marcadores moleculares.** In: Ecología Molecular (Eguiarte, L., V. Souza & X. Aguirre, eds). Semarnat - Conabio. México D. F., México. XXII+592 pp. Pp: 541-566.
- RIYABI, S., Ø. HAMMER, T. ARBABI, A. SÁNCHEZ, C. ROSELAAR, M. ALIABADIAN & G. SAETRE. 2013. **Beak and skull shapes of human commensal and non-commensal house sparrows *Passer domesticus*.** BMC Evolutionary Biology, 13(200): 1-8.
- RODRÍGUEZ-ROBLES, J., G. STEWART & T. PAPENFUSS. 2001. **Mitochondrial DNA-based phylogeography of North American rubber boas, *Charina bottae* (Serpentes: Boidae).** Molecular Phylogenetics and Evolution, 18(2): 227-237.
- ROHLF, F. 1999. **Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces.** Journal of Classification, 16(2): 197-223.
- ROHLF, F. 2003. **TpsRelw, relative warps analysis. Version 1.36.** Department of Ecology and Evolution, State University of New York. Stony Brook, NY. <<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>>

- ROHLF, F. & F. BOOKSTEIN. 1987. **A comment on shearing as a method for “size correction”**. Systematic Zoology, 36(4): 356-367.
- ROHLF, F. & M. CORTI. 2000. **Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape**. Systematic Biology, 49(4): 740-753.
- ROHLF, F. & L. MARCUS. 1993. **A revolution in morphometrics**. Trends in Ecology and Evolution, 8(4): 129-132.
- ROHLF, F., A. LOY & M. CORTI. 1996. **Morphometric analysis of Old World Talpidae (Mammalia, Insectivora) using partial-warps scores**. Systematic Biology, 45(3): 344-362.
- SAINT, K., C. AUSTIN, S. DONNELLAN & M. HUTCHINSON. 1998. **C-mos, a nuclear marker useful for squamate phylogenetic analysis**. Molecular Phylogenetic and Evolution, 10(2): 259-263.
- SANDERS, K., A. MALHOTRA & R. THORPE. 2006. **Combining molecular, morphological and ecological data to infer species boundaries in a cryptic tropical pitviper**. Biological Journal of the Linnean Society, 87(3): 343-364.
- SCARTOZZONI, R. & O. MARQUES. 2004. **Sexual dimorphism, reproductive cycle, and fecundity of the water snake *Ptychophis flavovirgatus* (Serpentes, Colubridae)**. Phyllomedusa, 3(1): 69-71.
- SCHARGEL, W. & CASTOE, T. 2013. **The hemipenes of some snakes of the semifossorial genus *Atractus* with comments on variation in the genus**. Journal of Herpetology, 37(4): 718-721.
- SCHENONE, H. & H. REYES. 1965. **Animales ponzoñosos de Chile**. Boletín Chileno de Parasitología, 20: 104-109.
- SCHLEGEL, H. 1837a. **Essai sur la Physionomie des Serpens. Partie Générale**. Schonekat, Ed. Amsterdam, Pays-Bas. XXVIII+251 pp.
- SCHLEGEL, H. 1837b. **Essai sur la Physionomie des Serpens. Partie Descriptive**. Schonekat, Ed. Amsterdam, Pays-Bas. 606+XV pp.
- SCHMIDT, K. & W. WALKER JR. 1943. **Snakes of the Peruvian coastal region**. Field Museum of Natural History - Zoology, 24(27): 297-324.

- SCHMIEDER, D., H. BENÍTEZ, I. BORISSOV & C. FRUCIANO. 2015. **Bat species comparisons based on external morphology: A test of traditional versus geometric morphometric approaches.** Plos One, 10(5): 1-13.
- SCHROCCHI, G., C. ABDALA, J. NORI & H. ZAHER. 2010. **Reptiles de la Provincia de Río Negro, Argentina.** Fondo Editorial Río Negrino. Río Negro, Argentina. 249 pp.
- SCOLARO, A. 2006. **Reptiles Patagónicos Norte: Una Guía de Campo.** Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Buenos Aires, Argentina. 112 pp.
- SHAO, S., Q. QUAN, T. CAI, G. SONG, Y. QU & F. LEI. 2016. **Evolution of body morphology and beak shape revealed by a morphometrics analysis of 14 Paridae species.** Frontiers in Zoology, 13(30): 1-10.
- SHINE, R. 2000. **Vertebral numbers in male and female snakes: The roles of natural, sexual and fecundity selection.** Journal of Evolutionary Biology, 13(3): 455-465.
- SHINE, R., M. OLSSON, I. MOORE, M. LeMASTER & R. MASON. 1999. **Why do male snakes have longer tails than females?** Proceedings of the Royal Society of London (B): 266(1434): 2147-2151.
- SILVA-FIGUEROA, C. 1940. **Reproducción vivípara de la culebra chilena de cola corta.** Revista Chilena de Historia Natural, 44: 36-38.
- SIMONETTI, J. 2001. **Presence of *Tachymenis chilensis chilensis* at Reserva Nacional Los Queules, Central Chile.** Gayana, 65(2): 219-220.
- SIMPSON, G. 1951. **The species concept.** Evolution, 5(4): 285-298.
- SIQUEIRA, D., L. NASCIMENTO, G. MONTINGELLI & M. DOS SANTOS-COSTA. 2013. **Geographical variation in the reproduction and sexual dimorphism of the Boddaert's tropical racer, *Mastigodryas boddaerti* (Serpentes: Colubridae).** Zoologia, 30(5): 475-481.
- SITES JR, J. & K. CRANDALL. 1997. **Testing species boundaries in biodiversity studies.** Conservation Biology, 11(6): 1289-1297.
- SITES JR, J. & J. MARSHALL. 2003. **Delimiting species: A Renaissance issue in systematic biology.** Trends in Ecology and Evolution, 18(9): 462-470.

- SITES JR, J. & J. MARSHALL. 2004. **Operational criteria for delimiting species.** Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 35: 199-227.
- SLOWINSKI, J. & R. LAWSON. 2002. **Snake phylogeny: Evidence from nuclear and mitochondrial genes.** Molecular Phylogenetics and Evolution, 24(2): 194-202.
- SNEATH, P. & R. SOKAL. 1973. **Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification.** W. H. Freeman and Company. San Francisco, USA. XV+574 pp.
- SOKAL, R. & T. CROVELLO. 1970. **The biological species concept: A critical evaluation.** American Naturalist, 104(936): 127-153.
- SOKAL, R. & F. ROHLF. 2012. **Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research.** (4<sup>th</sup> ed.). WH Freeman and Company. New York, USA. XIX+937 pp.
- STARKINGS, S. 2012. **IBM SPSS Statistics 19 Made Simple by Colin Gray and Paul Kinnear.** International Statistical Review, 80(2): 333-334.
- STEINDACHNER, F. 1869. **Reptilien.** *In*: Reise der Österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 (Wüllerstorff-Urbair, B., ed.). Aus der Kaiserlich-Königlichen Hof und Staatsdruckerei. Wien, Österreich. 912 pp. Pp: 1-101.
- STROZZI, L. 1966. **Estudio sobre la morfología de la glándula de veneno de *Tachymenis peruviana assimilis* (Jan) (Ophidia).** Boletín Chileno de Parasitología, 20: 98-103.
- SUNTRARACHUN, S., L. CHANHOME & M. SUMONTHA. 2014. **Phylogenetic analysis of the king cobra, *Ophiophagus hannah* in Thailand based on mitochondrial DNA sequences.** Asian Biomedicine, 8(2): 269-274.
- TAUB, A. 1967. **Systematic implications from the labial glands of the Colubridae.** Herpetologica, 23(2): 145-148.
- TEMPLETON, A. 1989. **The meaning of species and speciation: A genetic perspective.** *In*: Speciation and its consequences (Otte, D. & J. Endler, eds.). Sinauer Associates. Sunderland, USA. 679 pp. 3-27 pp.

- THOMAS, R., R. LAURENT & A. BARRIO. 1977. ***Philodryas borrellii* Peracca (Serpentes: Colubridae), a distinct species.** Herpetologica, 33(1): 82-86.
- TORRES-PÉREZ, F., M. MÉNDEZ, E. BENAVIDES, R. MORENO, M. LAMBOROT, E. PALMA & J. ORTIZ. 2009. **Systematics and evolutionary relationships of the mountain lizard *Liolaemus monticola* (Liolaemini): How morphological and molecular evidence contributes to reveal hidden species diversity.** Biological Journal of the Linnean Society, 96(3): 635-650.
- TSCHUDI, J. 1845a. **Herpetologie.** In: Untersuchungen über die Fauna Peruana (Tschudi, J., ed.). Druck und Verlag von Scheitlin und Zollikofer. Sankt Gallen, Schweiz. 890 pp. Pp: 1-80.
- TSCHUDI, J. 1845b. **Reptilium conspectus quae in Republica Peruana reperiuntur et pleraque observata vel collecta sunt in itinere a Dr. J. J. de Tschudi.** Archiv für Naturgeschichte, 11(1): 150-170.
- UETZ, P. & T. ETZOLD. 1996. **Die EMBL - Reptiliendatenbank.** Elaphe, 4(4): 49-53.
- UNDERWOOD, G. 1967. **A comprehensive approach to the classification of higher snakes.** Herpetologica, 23(2): 161-168.
- VALENZUELA, G. 2006. **Estudio preliminar del veneno de *Tachymenis chilensis* (Schlegel, 1837) y *Philodryas chamissonis* (Wiegmann, 1835) capturadas en la Octava Región del Biobío, Chile.** Memoria de Título presentada a la Facultad de Medicina Veterinaria de la Universidad de Concepción para optar al título de Médico Veterinario. Chillán, Chile. VIII+28 pp.
- VALENZUELA-DELLAROSSA, G., H. NÚÑEZ, C. HEIBL & J. ORTIZ. 2010. **Reptilia, Serpentes, Colubridae, *Tachymenis* Wiegmann, 1836: Latitudinal and altitudinal distribution extension in Chile.** Check List, 6(1): 5-6.
- VAN VALEN, L. 1976. **Ecological species, multispecies, and oaks.** Taxon, 25(2/3): 233-239.
- VELLARD, J. 1955. **Propriétés venimeuses de *Tachymenis peruviana* Wiegmann.** Folia Biologica Andina, Zoologia, 2(1): 1-14.

- VELLARD, J. 1991. **Los ofidios**. *In*: El Lago Titicaca: Síntesis del Conocimiento Limnológico Actual (Dejoux, C. & A. Illtis, eds.). Orstom. La Paz, Bolivia. 584 pp. Pp: 463-464.
- VIDAL, M. 2008. **Biogeografía de anfibios y reptiles**. *In*: Herpetología de Chile (Vidal, M. & A. Labra, eds.). Science Verlag. Santiago, Chile. 593 pp. Pp: 195-231.
- VIDAL, M. 2011. **Eye orbit geometric shape in *Liolaemus* as an indicator of polygyny or monogamy**. *Gayana*, 75(2): 155-160.
- VIDAL, M., J. ORTIZ, C. RAMÍREZ & M. LAMBOROT. 2005. **Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Liolaemus tenuis* (Tropiduridae)**. *Amphibia-Reptilia*, 26(3): 343-351.
- VIDAL, M., A. VELOSO & M. MÉNDEZ. 2006. **Insular morphological divergence in the lizard *Liolaemus pictus* (Liolaemidae)**. *Amphibia-Reptilia*, 27(1): 103-111.
- VIDAL, M., M. ITURRA-CID & J. ORTIZ. 2008. **Clasificación de anfibios y reptiles**. *In*: Herpetología de Chile (Vidal, M. & A. Labra, eds.). Science Verlag. Santiago, Chile. 593 pp. Pp: 79-106.
- VIDAL, N., M. DEWYNTER & D. GOWER. 2010. **Dissecting the major American snake radiation: A molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia)**. *Comptes Rendus Biologies*, 333(1): 48-55.
- VIDOZ, F., A. GIRAUDO, S. NENDA & V. ARZAMENDIA. 2012. ***Tachymenis chilensis chilensis* (Schlegel, 1837). Culebra araucana / Culebra valdiviana**. *Cuadernos de Herpetología*, 26(suplemento 1): 364 p.
- VITT, L. & J. CALDWELL. 2009. **Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles**. (3<sup>rd</sup> ed.). Elsevier Academic Press. London, UK. XIV+697 pp.
- VYNCK, M., W. TRYPSTEEN, O. THAS, L. VANDEKERCKHOVE & W. DE SPIEGELAERE. 2016. **The future of digital polymerase chain reaction in virology**. *Molecular Diagnosis and Therapy*. *In press*.

- WALKER JR, W. 1945. **A study of the snake, *Tachymenis peruviana* Wiegmann and its allies.** Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 96: 1-55.
- WAREHAM, D. 2005. **Elsevier's Dictionary of Herpetological and Related Terminology.** Elsevier B. V. Amsterdam, Nederland. XII+227 pp.
- WERNER, F. 1896. **Beiträge zur Kenntniss der Reptilien und Batrachier von Centralamerika und Chile, sowie einiger seltenerer Schlangenarten.** Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 46: 344-365.
- WERNER, F. 1898. **Die Reptilien und Batrachier der Sammlung Plate.** Zoologische Jahrbücher, 4(1): 244-278.
- WERNER, F. 1904. **Reptilien und Batrachier.** In: Ergebnisse der Hamburger Magalhaensische Sammelreise 1892/93, Band I (Naturhistorischen Museum zu Hamburg, ed.). L. Friederichsen & Co. Hamburg, Deutschland. 535 pp. Pp: 1-22.
- WIEGMANN, A. 1835. **Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise und die Erde, von F. J. F. Meyen. Siebente Abhandlung. Amphibien, bearbeitet von A. F. A. Wiegmann.** Nova Acta Physico-Medica, Academiae Caesarea Leopoldino-Carolinae, Naturae Curiosorum, 17: 183-268.
- WIENS, J. & T. PENKROT. 2002. **Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*).** Systematic Biology, 51(1): 69-91.
- WILEY, E. 1978. **The evolutionary species concept reconsidered.** Systematic Zoology, 27(1): 17-26.
- WILLIAMS, J. & G. SCROCCHI. 1994. **Ofidios de agua dulce de la República Argentina.** In: Fauna de Agua Dulce de la República Argentina, Volumen 42 (Reptilia), Fascículo 3 (Ophidia Lepidosauria) (de Castellanos, Z., ed.). Conicet. Buenos Aires, Argentina. 55 pp.
- \*WOODLEY, M. 2010. **Is *Homo sapiens* polytypic? Human taxonomic diversity and implications.** Medical Hypotheses, 74(1): 195-201.

- WÜSTER, W., A. DUMBRELL, C. HAY, C. POOK, D. WILLIAMS & B. 2005. **Snakes across the Starit: trans-Torresian phylogeographic relationships in three genera of Australasian snakes (Serpentes: Elapidae: *Acanthophis*, *Oxyuranus*, and *Pseudechis*)**. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34(1): 1-14.
- XIA, X. & Z. XIE. 2001. **DAMBE: Data Analysis in Molecular Biology and Evolution**. *Journal of Heredity*, 92(4): 371-373.
- XIA, X., C. LI & Q. YANG. 2003. **Routine analysis of molecular data with software DAMBE**. *In: Fundamental Concepts and Methodology in Molecular Palaeontology* (Yang, Q., ed.). Science Publishers. Beijing, China. Pp: 149-167.
- ZACHOS, F. 2009. **Gene trees and species trees – Mutual influences and interdependences of population genetics and systematics**. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47(3): 209-218.
- ZAHER, H. 1999. **Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes**. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 240: 1-168.
- ZAHER, H., F. GRAZZIOTIN, J. CADLE, R. MURPHY, J. de MOURA-LEITE & S. BONATTO. 2009. **Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American xenodontines: A revised classification and descriptions of new taxa**. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49(11): 115-153.
- ZAHER, H., F. GRAZZIOTIN, R. GRABOSKI, R. FUENTES, P. SÁNCHEZ-MARTINEZ, G. MONTINGELLI, Y.-P. ZHANG & R. MURPHY. 2012. **Phylogenetic relationships of the genus *Sibynophis***. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 52(12): 141-149.
- ZELDITCH, M., D. SWIDERSKI, H. SHEETS & W. FINK. 2004. **Geometric Morphometrics for Biologists: A primer**. Elsevier Academic Press. New York, USA. 437 pp.

- ZERVAKIS, G., J-M. MONCALVO & R. VILGALYS. 2004. **Molecular phylogeny, biogeography and speciation of the mushroom species *Pleurotus cystidiosus* and allied taxa.** *Microbiology*, 150(3): 715-726.
- ZHOU, J., Y. YAO, M. HUANG, D. YANG, S. LÜ, Y. ZHANG. 2000. **Phylogenetic relationship among Viperidae, Crotalinae based on mitochondrial 12S rRNA sequence variations.** *Acta Genetica Sinica (Yi Chuan Xue Bao)*, 27(4): 283-289.
- ZINK, R. 2004. **The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy.** *Proceedings of the Royal Society of London (B)*: 271(1539): 561-564.
- ZUFFI, M. 2002. **A critique of the systematic position of the asp viper subspecies *Vipera aspis aspis* (Linnaeus, 1758), *Vipera aspis atra* Meisner, 1820, *Vipera aspis francisciredi* Laurenti, 1768, *Vipera aspis hugyi* Schinz, 1833 and *Vipera aspis zinnikeri* Kramer, 1958.** *Amphibia-Reptilia*, 23(2): 191-213.

