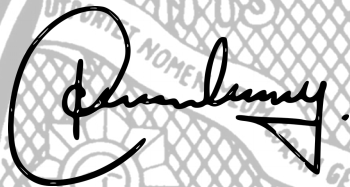


TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Determinación de límites de especies en lagartijas del grupo *fitzingerii* del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemini)**

**Determination of species boundaries in the *fitzingerii* group lizards of genus *Liolaemus* (Iguania: Liolaemini)**



A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Minoli', is placed over the central part of the background seal.

**Lic. Ignacio Minoli**



A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Avila', is placed over the lower part of the background seal.

**Director: Dr. Luciano J. Avila**

**Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET)  
Puerto Madryn, Chubut, Argentina**

**Facultad De Ciencias Exactas, Físicas y Naturales  
Universidad Nacional De Córdoba  
Córdoba, Argentina  
2015**

## COMISIÓN ASESORA

**Dra. Virginia Abdala.** Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Departamento de Biología, Cátedra de Biología General. Universidad Nacional de Tucumán. Instituto de Biodiversidad Neotropical IBN. UNT – CONICET.

**Dr. Adolfo L. Martino.** Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Departamento de Ciencias Naturales, Cátedra de Ecología. Universidad Nacional de Río Cuarto.

**Dr. Luciano J. Avila.** Grupo de Herpetología Patagónica, Unidad Ecosistemas Patagónicos (ECOPAT). Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET).

## DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y fecha:

Calificación:

Tribunal

Firma: .....

Aclaración: .....

Firma: .....

Aclaración: .....

Firma: .....

Aclaración: .....



Dedicado a las personas que en el futuro descubrirán cosas increíbles para nuestro tiempo.

Dedicado a los que me enseñaron procesos, patrones, causas y nuevos caminos en la vida.

Dedicado a las personas que ensanchan el conocimiento humano en distintas formas.

*“...Cambiaré de opinión tantas veces y tan a menudo como adquiriera conocimientos nuevos, el día que me aperciba que mi cerebro ha dejado de ser apto para esos cambios, dejaré de trabajar.*

*Compadezco de todo corazón a todos los que después de haber adquirido y expresado una opinión, no pueden abandonarla nunca más...”*

*Florentino Ameghino (1854 – 1911)*

*“...Cuanto más vivo, más aprendo. Y cuanto más aprendo, más me doy cuenta de lo poco que sé. ...”*

*Michel Legrand*

## **Agradecimientos**

En esta sección quiero reconocer especialmente, agradeciendo el esfuerzo, soporte y contención de mi padres y especialmente de mi esposa Ana Cecilia e hijos Máximo y Miranda.

A mi esposa Ana, que soportó viajes de campaña, estadias en el exterior, viajes a congresos, traspasos en mi pc aprendiendo nuevos métodos o terminando trabajos pendientes.

A mi madre Patricia, por permitirme aprender desde el ejemplo de sus acciones, siendo ejecutiva y práctica al tomar decisiones y en especial por su apoyo en el transcurso de mi carrera.

A mi padre Luis, por permitirme asimilar su modelo de poder aprender desde todas y cada una de las cosas que se perciben con todos los sentidos y en todo momento.

Quiero agradecer a mi padre y a mi abuelo Adolfo, por involucrarme desde muy pequeño en mundos de selvas, ríos, lagunas, esteros y pastizales; por inculcarme desde antes de leer la importancia de vivir en equilibrio y con la naturaleza, observándola y entendiéndola para protegerla.

A mis primos Mariano y Justiniano por tantas vivencias y aventuras en el campo, que fueron moldeando aún más mi pasión por la biología.

A mi maestra “Pochi” de Ciencias Naturales de la Escuela Normal de Goya (Corrientes), por abrirme las puertas de la ciencia y experimentación desde los 9 años.

A los responsables de dictar los cursos de postgrado que tuve el placer realizar durante estos años. En especial a aquellos que tuvieron mayor impacto en la evolución de mi pensamiento científico y herramientas asociadas: MSc. Patricia del’ Archiprete (GIS y R), Dr. Guillermo Denegri (Epistemología), Dr. Alejandro G. Farji-Brener (Redacción Científica), Dr. Barry Sinervo (Biogeografía, modelados y extinciones).

A todas las personas que me acompañaron en los muestreos de campo y/o me ayudaron

a procesarlos: Luciano J. Avila, Mariana Morando, Cristian H. F. Pérez (especialmente), Natalia Feltrin, Lorena Martínez, Mónica Kozykariski, Cintia D. Medina, Melisa Olave, Paula C. Escudero, Andrea González Marin, Diego Janisch Alvares, Jonathan Goldman, Cristian A. Durante, María de la Paz Pollicelli, Dana A. Garibaldi y Danisa Bahamondez.

A mi director Luciano J. Avila, por permitirme con esta tesis recorrer, estudiar y conocer gran parte de la Patagonia y a Mariana Morando por las detalladas revisiones de mis manuscritos.

A Cristian H. F. Pérez por su apoyo incondicional en salidas campo, por compartir su conocimiento de los ecosistemas patagónicos, por su habilidad especial a la hora de muestrear lagartijas, por colaborar permanentemente y sobre todo por su amistad.

A Natalia Feltrin, que fue quien me dirigió en mis primeras tomas de datos de morfometría geométrica y acercamiento a los *Liolaemus*.

A Jack W. Sites Jr. por su asistencia y a Cintia D. Medina por su paciente colaboración en mi pasantía y estadía en Provo, USA.

A Melisa Olave, por su generosa contribución con sus resultados moleculares para *Eulaemus* que fueron incluidos en un análisis del capítulo de Morfometría Geométrica.

A Paula C. Escudero por su colaboración constante con la programación en R y análisis estadísticos y a Andrea González Marín por sus sugerencias en el capítulo de Morfometría Geométrica.

A mi hermano Sebastián A. Minoli, por su ayuda y correcciones en las últimas etapas de esta tesis.

A todas las personas que me facilitaron bibliografía o programas. A las personas que me ayudaron a discutir ideas o aportaron en diferentes manuscritos: Mariana Morando, Florencia Breitman, Justin Bagley, Luciano Avila, Jack W. Sites Jr., Cristian H. F. Pérez, Arley Camargo, Cintia D. Medina, Paula C. Escudero, Mónica L. Kozykariski, Leonardo Hardtke, Anibal Lezcano, Anahí Formoso, Daniel E. Udrizar Sauthier, Melisa Olave, Federico Márquez y Rolando González-José.

A la Universidad Nacional de Córdoba y a la gente que allí trabaja, ya que me facilitaron en todo momento asistencia que necesité durante mi doctorado.

A las autoridades de Fauna de las provincias de Neuquén, La Pampa, Río Negro, Chubut y Santa Cruz, por otorgar los permisos de colecta correspondientes.

Al Centro Nacional Patagónico (CENPAT), lugar donde desarrollé mi tesis doctoral y en especial a Rolando González-José por su eficaz y rápido auxilio/asistencia en una de las campañas realizadas.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (CONICET) por otorgarme las becas para poder realizar mi doctorado. Gran parte del material utilizado para esa tesis pertenece a la colección LJAMM-CNP del Centro Nacional Patagónico, el cual fue coleccionado primariamente con fondos de los siguientes subsidios: Comparative phylogeography of lizards and frogs of Patagonia. Proyecto ANPCYT-FONCYT-PICT 2006-00506. (2007-2010, L.J. Avila), Filogeografía y límites de especies en saurios andino patagónicos del complejo *Liolaemus bibroni* (Iguania, Liolaemini). CONICET PIP 6469/05. (2005-2006, L.J. Avila), Biodiversidad de lagartos del centro-oeste y sur argentino: taxonomía, filogenia, distribución, conservación y biología. CONICET PEI 6397/01. (2004-2005, L.J. Avila), Comparative phylogeography of lizards and plants of Patagonia. CONICET-PIP 11220090100388. (2010-2012, M. Morando), Biodiversidad en el área sensible Auca Mahuida. Evaluación de la presencia de posibles especies endémicas y lineamientos de gestión para la prevención, minimización y mitigación de impactos sobre la biodiversidad. Repsol-YPF/Universidad Nacional del Comahue (FUNYDER) (2009-2012, D.R. Pérez) y muy especialmente al proyecto Speciation in Patagonia: establishing sustainable international collaborations in evolution, ecology, and conservation biology. National Science Foundation – PIRE OISE 0530267 (2005-2001. J. Johnson). Agradecemos además por diferentes aportes económicos al Department of Biology (College of Agriculture and Life Sciences), al Museum of Life Sciences Monte L. Bean y al Kennedy Center of International Studies de la Brigham Young University de Provo, Utah, Estados Unidos de América.

## Publicaciones

### Artículos y notas derivadas directamente del tema de tesis

**Minoli I.** & Avila L.J. (2011) Geographic distribution: *Liolaemus xanthoviridis*.

*Herpetological Review* 42 (2): 241-242. ISSN 0018-084X.

Escudero P.C., **Minoli I.**, Frutos, N., Avila L.J. & Morando M. (2012) Estudio comparativo del melanismo en lagartijas del grupo *Liolaemus fitzingerii* (Liolaemini:

*Liolaemus*). *Cuadernos de Herpetología* 26 (2): 79-89. ISSN 0326-551X.

**Minoli, I.**, Morando, M. & Avila, L.J. (2014) Integrative taxonomy in the *Liolaemus fitzingerii* complex (Squamata: Liolaemini) based on morphological analyses and niche modeling. *Zootaxa*, 3856 (4): 501–528.

<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3856.4.3>.

### Otras publicaciones:

**Minoli I.**, Feltrin N. & Avila L.J. (2009) Un caso de polidactilia en *Liolaemus petrophilus* (Iguania: Squamata: Liolaemini). *Cuadernos de Herpetología* 23 (2): 89-92. ISSN 0326-551X.

**Minoli I.**, Kozykariski M.L. & Avila L.J. (2010) Observations on parturition in two *Liolaemus* species of the *archeforus* group (Iguania Squamata Liolaemini).

*Herpetology Notes*, Vol. 3: 333-336. ISSN 2071-5773.

**Minoli I.** & Avila L.J. (2010) Geographic distribution: *Liolaemus gracilis*. *Herpetological Review* 41 (4): 513. ISSN 0018-084X.

**Minoli I.** & Avila L.J. (2011) Reptilia, Squamata, Iguania, Leiosauridae, *Pristidactylus nigroiugulus*, Cei, Scolaro and Videla 2001: New records for Chubut Province and geographic distribution map. *Check List* 4 (7): 404-406. ISSN 1809-127X.

- Minoli I.**, Janisch Alvares D. & Avila L.J. (2011) New records and geographic distribution map of *Bothropoides diporus* Cope, 1862 (Reptilia: Viperidae). *Check List* 5 (7): 608-609. ISSN 1809-127X.
- Avila, L.J., Pérez C.H.F, **Minoli I.** & M. Morando. (2012) A new species of *Homonota* (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) from the Ventania mountain range, Southeastern Pampas, Buenos Aires Province, Argentina. *Zootaxa* 3431: 19–36. ISSN 1175-5326.
- Minoli I.**, Medina C.D., Frutos N., Morando M. & Avila L.J. (2013) A revised geographical range for *Liolaemus elongatus* Koslowsky, 1896 (Squamata: Liolaemini) in Argentina: review of reported and new-data based distribution with new localities. *Acta Herpetologica* 8 (2): 159-162. ISSN 1827-9635 (print), ISSN 1827-9643 (online)
- Minoli I.**, Pérez C.H.F., Janisch Alvares D. & Avila L.J. (2013) *Philodryas trilineata* (Argentina Mousehole Snake). Diet. 2013. *Herpetological Review* 44 (4): 696. ISSN 0018-084X.
- Avila L.J., Pérez C.H.F., **Minoli I.** & Morando M. (2014) A new lizard of the *Phymaturus* genus (Squamata: Liolaemidae) from Sierra Grande, northeastern Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3793: 99-118. ISSN 1175-5326.
- Breitman M.F., **Minoli I.**, Avila L.J., Medina C.D., Sites J.W. Jr. & Morando M. (2014) Lagartijas de la provincia de Santa Cruz (Argentina): distribución geográfica, diversidad genética y estado de conservación. *Cuadernos de Herpetología* 28 (2): 88-110. ISSN 0326-551X.
- Pérez C.H.F. & **Minoli I.** (2014) Depredación de *Homonota darwinii* Laurent 1984 (Squamata: Phyllodactylidae) por *Brothriurus burmeisteri* Kraepelin, 1894 (Scorpiones: Bothriuridae) en la Provincia del Chubut, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 28 (2): 145-146. ISSN 0326-551X.
- Minoli, I.**, Morando M. & Avila L.J. (2015) Reptiles of Chubut province, Argentina: richness, diversity, conservation status and geographic distribution maps. *Zookeys*.

En prensa.

Informes técnicos:

- 2012 - Lagartijas de la Provincia del Chubut (Argentina): distribución geográfica, diversidad genética y comentarios acerca de su estado de conservación. **Minoli I.**, Morando M., Breitman M. F., Medina C. D., Sites Jr. J. W. & Avila L. J. Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Universidad Nacional del Comahue (UNCO): 22 pp.
- 2012 - Lagartijas de la Provincia de Neuquén (Argentina): distribución geográfica, diversidad genética y comentarios acerca de su estado de conservación. Medina C. D., Morando M., **Minoli I.**, Breitman M. F., Sites Jr. J. W. & Avila L. J. Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Universidad Nacional del Comahue (UNCO): 32 pp.
- 2012 - Lagartijas de la Provincia de Santa Cruz (Argentina): distribución geográfica, diversidad genética y comentarios acerca de su estado de conservación. Breitman M. F., Avila L. J., **Minoli I.**, Medina C. D., Olave M., Sites Jr. J. W. & Morando M. Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Universidad Nacional del Comahue (UNCO): 17 pp.



# Índice de contenidos

Resumen.....	1
Summary.....	3
Introducción general.....	5
Hipótesis general.....	7
Objetivo general.....	7
Objetivos específicos.....	8
Especies del grupo <i>Liolaemus fitzingerii</i> .....	8
Capítulo I:.....	15
Conceptos de especie, taxonomía integral. Revisión taxonómica e histórica del grupo <i>Liolaemus fitzingerii</i> .....	15
Resumen.....	15
Introducción.....	15
Materiales y Métodos.....	17
Resultados.....	17
Conclusiones.....	27
Tablas.....	30
Figuras.....	32
Capítulo II:.....	34
Análisis comparativos intra e interespecíficos con morfometría clásica.....	34
Resumen.....	34
Introducción.....	34
Materiales y Métodos.....	36
Resultados.....	40
Discusión y conclusiones.....	46
Tablas.....	52
Figuras.....	62
Apéndice 1.....	73
Capítulo III:.....	82
Análisis comparativos intra e interespecíficos con morfometría geométrica.....	82
Resumen.....	82
Introducción.....	82

Materiales y Métodos.....	84
Resultados.....	88
Discusión y conclusiones.....	92
Tablas.....	97
Figuras.....	99
Apéndice 2.....	114
Capítulo IV:.....	117
Comparaciones con modelado de nicho ecológico pasado y presente.....	117
Resumen.....	117
Introducción.....	117
Materiales y Métodos.....	119
Resultados.....	123
Discusión y conclusiones.....	124
Tablas.....	129
Figuras.....	134
Apéndice 3.....	141
Capítulo V:.....	150
Conclusiones finales en el marco de la taxonomía integral.....	150
Tablas.....	153
Bibliografía.....	154

# Resumen

La Patagonia a través de la diversificación del género *Liolaemus*, ha sido escenario de una de las radiaciones de especies de reptiles más importantes en el continente americano. Esta región del hemisferio sur posee una compleja historia geológica con ciclos de avances-retrocesos de glaciares y marinas, cambios climáticos, vulcanismo y orogenias que han modificado la distribución, evolución de especies e interacción de las diferentes comunidades bióticas. Muchos trabajos han consistido en expediciones para documentar las especies de esta región, lo cual originó a la descripción de nuevos taxa desconocidos para la ciencia. Estas publicaciones fueron progresivamente en el tiempo aumentando en cantidad y en consecuencia el número de especies de *Liolaemus*. Este género de lagartijas neotropicales se caracteriza por una gran diversidad ecológica, morfológica y genética. Desde la descripción de las primeras especies de este género hasta la actualidad, han surgido en el mundo científico muchos conceptos de especie, paradigmas de trabajo y métodos relacionados a la hipótesis y descripción de nuevos taxa. En el campo de la Taxonomía y Sistemática estos cambios relacionados con pequeñas revoluciones científicas, pueden ser asimilados en distintos grados y niveles dependiendo del contexto social, tecnológico y de formación académica-científica de las personas dedicadas a estas áreas del conocimiento. Estas son las causas que subyacen en el problema central de la hipótesis, diagnosis y clasificación de especies del género *Liolaemus* y desencadena muchos cambios en las propuestas sobre las relaciones entre las especies, sinonimias, re validaciones y muchos taxa nuevos descriptos por año. En particular, las especies del grupo *Liolaemus fitzingerii* son un caso que ejemplifica esta problemática taxonómica. Este grupo de especies ha tenido muchos trabajos con propuestas para explicar las relaciones filogenéticas entre los taxa con datos moleculares y morfológicos. A pesar de ello, ninguna de las descripciones clásicas morfológicas de estas especies aportan análisis estadísticos que sustenten diferencias con los taxa cercanamente relacionados y además hasta el momento no se han implementado otros enfoques metodológicos como modelado de nicho y morfometría geométrica. A partir de la integración de los resultados obtenidos de tres enfoques metodológicos (morfometría clásica, geométrica y modelado de nicho), se encontró soporte para considerar diferentes a 9 de las 13 especies consideradas en esta tesis. Esta tesis plantea utilizar el paradigma de la taxonomía integral para evaluar su

utilidad en un marco conceptual combinado con un concepto de especie y criterio operacional definido. Este paradigma podría conformar una base sobre la cual analizar diferentes enfoques metodológicos de manera independiente, para hipotetizar nuevas especies de *Liolaemus* a través de métodos cuantificables y estandarizados. La propuesta que aquí se presenta de un enfoque integrador con diferentes análisis y métodos repetibles, presenta un marco de trabajo sólido que podría dar una mayor estabilidad a la descripción / diagnóstico de nuevas especies de *Liolaemus*.

# Summary

The Patagonia region through the diversification of the genus *Liolaemus*, has been the scene of one of the most important species radiation of reptiles in America. This region of the southern hemisphere has a complex geological history with cycles of advance-decline of glaciers and sea, climate change, volcanism and orogenies that have changed the distribution of species evolution and interaction of different biotic communities. Many works have included expeditions to document the species in this region and which led to the description of new unknown taxa to science. These publications were progressively over time increasing in quantity and in line with the increase in the number of species of *Liolaemus*. This neotropical genus of lizards is characterized by a major ecological, morphological and genetic diversity. From the description of the first species of this genus to the present, have emerged in the scientific world many species concepts, paradigms and new methods for describing taxa and assumptions related. In the field of taxonomy and systematics, these changes related to small scientific revolutions, can be assimilated to varying degrees and levels depending on the social, technological context and academic-scientific training of persons engaged in these areas of knowledge. These are the causes that underlie the central problem of the hypothesis, diagnosis and classification of the genus *Liolaemus* and triggers many changes in the proposals on the relationships between species, synonymies, re validations and many new taxa described by year. In particular, the species of *Liolaemus fitzingerii* group are a case that exemplifies this taxonomic problem. This species group has had many published works to explain the phylogenetic relationships among taxa with molecular and morphological data. However, none of the classical morphological descriptions of these species provide statistical analysis to substantiate differences with closely related taxa and also so far have not implemented other methodological approaches such as Niche Modeling and Geometric Morphometrics. From the integration of the results of three methodological approaches (classical - geometric morphometrics and niche modeling), support was found for considering different from 9 of the 13 species considered in this thesis. This thesis proposes to use the paradigm of comprehensive taxonomy to evaluate its utility in a conceptual framework combined with a defined species concept and operational criteria. This paradigm could form a basis on which to analyze different methodological approaches independently, to hypothesize new

species of *Liolaemus* through quantifiable and standardized methods. The proposal presented here of holistic framework implementing different analysis, with a defined species concept and reproducible methods, presents a solid framework that would give more stability to the description / diagnosis of new species of *Liolaemus*.

# Introducción general

El concepto de especie y los paradigmas de trabajo son de gran importancia para las descripciones de especies, los cuales han sufrido cambios en el transcurso de estos 3 siglos en el campo de la taxonomía y la sistemática. Uno de los principales desafíos que deben enfrentar los sistemáticos-taxónomos está relacionado con la utilización de un concepto de especie y sus métodos relacionados, lo cual implica una importante base teórica así como una variedad de métodos analíticos. Se han realizado grandes revisiones relacionadas con el concepto de especie (*e.g.*, de Queiroz 2005, 2007; Camargo & Sites 2013), aunque actualmente la mayoría de los biólogos evolucionistas coinciden en que las especies son linajes evolutivos independientes de poblaciones o metapoblaciones (de Queiroz 2007; Padial *et al.* 2010). Un criterio importante a considerar es el “criterio operacional” utilizado para delimitar especies (Sites & Marshall 2004), lo cual fue el eje de la discusión entre sistemáticos, debido a que los científicos dan prioridad o uso de diferentes criterios operacionales dependiendo de su sistema de trabajo o métodos conocidos (de Queiroz 2007; Yeates *et al.* 2011). Los conceptos de especie y el criterio operacional para limitar taxa (sea explícito o no) tienen impacto en las estrategias de conservación para grupos con un gran número de especies (Camargo *et al.* 2010) y en los arreglos sistemáticos y taxonómicos (Sites & Crandall 1997).

Un claro ejemplo de estos grupos son las lagartijas del género *Liolaemus*, que actualmente tiene más de 235 especies descritas (Breitman *et al.* 2013; Olave *et al.* 2014) y representa el segundo género de vertebrados terrestres más diversos del mundo (Pincheira-Donoso *et al.* 2008b). La radiación de este género es una de las mayores en el mundo (Pyron *et al.* 2013) y presenta un constante aumento de las especies descritas cada año (Abdala & Quinteros 2014). Un grupo particularmente diverso de este género de lagartijas es el grupo *Liolaemus boulengeri* (*sensu* Etheridge 1995), que está caracterizado por un grupo de escamas agrandadas en la parte posterior de la superficie del muslo (Abdala 2007). Dentro de este grupo *L. boulengeri* están comprendidas las especies del grupo *Liolaemus fitzingerii sensu* Avila *et al.* (2006, 2008, 2010) y Olave *et al.* (2014), y dentro de los grupos *goetschi* y *telsen sensu* Abdala (2007) y Abdala *et al.* (2012b, 2012c). Estas dos propuestas para las relaciones filogenéticas son en muchos casos no compatibles,

ya que tanto las agrupaciones como las relaciones propuestas de las terminales (entre los taxa) son muy diferentes. A modo de clarificar la lectura de esta tesis, se utilizará el término “grupo *fitzingerii*” al conjunto de estas especies: *Liolaemus camarones* Abdala, Díaz Gómez & Juárez Heredia, 2012; *L. canqueli* Cei, 1975; *L. casamiquelai* Avila, Pérez, Morando & Sites, 2010; *L. chehuachekenk* Avila, Morando & Sites, 2008; *L. dumerili* Abdala, Semhan, Moreno Azócar, Bonino, Paz & Cruz, 2012; *L. fitzingerii* (Duméril & Bibron, 1837); *L. goetschi* Müller & Hellmich, 1938; *L. martorii* Abdala, 2003; *L. melanops* Burmeister, 1888; *L. morenoi* Etheridge & Christie, 2003; *L. purul* Abdala, Semhan, Moreno Azócar, Bonino, Paz & Cruz, 2012; *L. shehuen* Abdala, Díaz Gómez & Juárez Heredia, 2012; *L. xanthoviridis* Cei & Scolaro, 1980.

El grupo *fitzingerii* está distribuido aproximadamente desde 38°S en el norte de la Provincia de Río Negro hasta los 50°S de la Provincia de Santa Cruz (Escudero *et al.* 2012). Estas especies son consideradas omnívoras-insectívoras (Pincheira-Donoso *et al.* 2008b), con reproducción ovípara (Pincheira-Donoso *et al.* 2008b), en general de suelos arenosos (Cei 1986) y habitan una variedad de ambientes comprendidos en las Provincias del Monte Austral y Patagónica. Presentan una gran variedad de patrones de coloración y melanismo a nivel intra e interespecífico, lo cual dificulta la utilidad de caracteres de coloración como herramienta para el diagnóstico de especies (Escudero *et al.* 2012). Las grandes variaciones intraespecíficas pueden ser un gran desafío para poder realizar comparaciones entre especies (Harlow 2005; Claude 2008). A pesar de ello, los autores que han trabajado con estas especies utilizaron diversos criterios para diagnosticar nuevos taxa de este grupo.

La postulación de nuevos taxa para el grupo *fitzingerii* ha sido basado en tres enfoques principales: 1) desde la simple designación de poblaciones como candidatas (Cei & Scolaro 1983), la propuesta de nuevas especies a partir de 2) análisis filogenéticos basados en máxima parsimonia (Abdala *et al.* 2012b, 2012c) y 3) análisis filogenéticos basados en máxima verosimilitud (Avila *et al.* 2008, 2010). Luego estas especies candidatas fueron descritas o diagnosticadas basadas en coloración o en comparaciones oculares (Cei & Scolaro 1980, 1983), comparaciones de antígenos (Cei & Scolaro 1977a, 1977b; Scolaro & Cei 1977), comparaciones de rangos a partir de conteos de escamas o medidas (*e.g.*, Cei 1975b; Abdala 2003; Avila *et al.* 2008) y comparaciones de coloración y/o melanismo



(Abdala *et al.* 2012b, 2012c). Las especies del grupo *fitzingerii* fueron descritas de manera tipológica con base en los resultados de estos tres enfoques, pero ninguna de las mismas fueron diagnosticadas con el soporte de comparaciones estadísticas.

Al considerar diferentes métodos de análisis para comparar especies de *Liolaemus*, los resultados de los mismos pueden no presentar congruencias. Estudios recientes de otras especies en este género, han encontrado resultados diferentes (no congruentes) en relación a la morfología y la genética de taxa filogenéticamente cercanos (véase Breitman *et al.* 2013). La necesidad de implementar más métodos con un marco de análisis integral de los mismos, es de suma importancia para poder delimitar los grupos de especies como el grupo *L. fitzingerii*. Debido a que las lagartijas de este grupo han sido diagnosticadas bajo diversos métodos pero sin análisis estadísticos que soporten diferencias cuantificadas, se proyectó la realización de esta tesis. Se espera que los resultados de la misma representen un gran avance hacia el entendimiento de la taxonomía alfa, las diferencias entre especies y los procesos de diversificación. Esta tesis debería ser de gran interés para los investigadores enfocados en la evaluación de hipótesis filogenéticas y límites de especies dentro del género *Liolaemus*, y del grupo *L. fitzingerii* en particular.

## Hipótesis general

Se han planteado dos hipótesis generales: 1 – La diversidad específica del grupo *fitzingerii* de *Liolaemus* es mayor que la actualmente conocida y 2 – La diversificación estuvo principalmente influenciada por procesos de vicarianza entre poblaciones, producto de modificaciones geográficas asociadas a los cambios climáticos pasados y queda reflejada en la actual distribución de los grupos.

## Objetivo general

El objetivo general de esta tesis es evaluar la real diversidad de especies de lagartijas dentro del grupo *Liolaemus fitzingerii* con énfasis en los límites de especies, aspectos sistemáticos y biogeográficos. Las preguntas que esta tesis pretende responder son: 1 – ¿Cuál es la diversidad de especies del grupo *L. fitzingerii* en el marco de la taxonomía integral? 2 – ¿Cuales son los métodos que soportan de manera más robusta las hipótesis de

especies? 3 – ¿Hubo patrones de diversificación asociados a cambios climáticos pasados que hoy pueden ser inferidos?

## Objetivos específicos

1 – Realizar una revisión de literatura de las especies descriptas, los métodos empleados, los arreglos taxonómicos propuestos para el grupo *L. fitzingerii*, evaluar los conceptos de especie y los paradigmas de integración de diferentes enfoques metodológicos (CAPÍTULO 1).

2 – Realizar análisis morfológicos clásicos y de morfometría geométrica en las especies del grupo *L. fitzingerii* para evaluar diferencias intra e interespecíficas (CAPÍTULO 2 y CAPÍTULO 3).

3 – Realizar modelados de nicho ecológico presente y pasado, para evaluar las diferencias ecológicas actuales entre los taxa y los cambios históricos en la distribución geográfica de las especies (CAPÍTULO 4).

4 – Analizar los resultados de los diferentes enfoques metodológicos en un marco integrador y establecer su utilidad como soporte para detectar diferencias y el diagnóstico de nuevas especies de *Liolaemus* (CAPÍTULO 5).

## Especies del grupo *Liolaemus fitzingerii*

Para el desarrollo de esta tesis se utilizaron 13 de las especies descriptas para el grupo *fitzingerii*. Todas estas especies son consideradas ovíparas y omnívoras-insectívoras (Pincheira-Donoso *et al.* 2008b), presentes en ambientes con suelos arenosos (Ceí 1986) y con un estatus de conservación de “No amenazadas” (Abdala *et al.* 2012a). Se presenta a continuación una breve reseña de la sistemática, método para su diagnosis, distribución geográfica y una foto de un macho adulto de cada una de ellas.

*Liolaemus camarones* Abdala, Díaz Gómez & Juárez Heredia, 2012

Sistemática: este taxón está situado en el clado *fitzingerii sensu* Abdala *et al.* (2012b) y en el complejo *fitzingerii sensu* Avila *et al.* (2006).

Descripción: basada en una matriz morfológica de datos bajo máxima parsimonia, y comparaciones de coloración, melanismo y de rangos de medidas morfométricas.

Localidad tipo: Playa a 3 kilómetros al sur de Camarones, Bahía Camarones, departamento Florentino Ameghino, Provincia del Chubut, Argentina.

Distribución: Bahía Camarones y áreas cercanas (Abdala *et al.* 2012b).



### ***Liolaemus canqueli* Cei, 1975**

Sistemática: esta especie está propuesta como parte del clado *fitzingerii sensu* Abdala *et al.* (2007; 2012b, 2012c) y *sensu* Avila *et al.* (2006, 2008) está propuesta como parte del complejo *melanops*.

Descripción: basada en rangos de conteos de escamas.

Localidad tipo: Meseta de Canquel, departamento Paso de Indios, Provincia del Chubut, Argentina.

Distribución: bordes arenosos de la Meseta de Canquel, al sur del Río Chubut (Cei 1975b).



### ***Liolaemus casamiquelai* Avila, Pérez, Morando & Sites, 2010**

Sistemática: esta especie está propuesta como parte del complejo *melanops sensu* Avila *et al.* (2010), mientras que Abdala *et al.* (2012b, 2012c) considera este taxón como parte del clado *fitzingerii*.

Descripción: basada en diferencias en



citocromo b y comparaciones de rangos de medidas y conteos de escamas.

Localidad tipo: ubicada a 14 kilómetros al Oeste de Aguada de Guerra (sobre la Ruta Nacional 23), departamento 25 de Mayo, Provincia de Río Negro, Argentina.

Distribución: esta especie está distribuida al Norte y al Este de la ciudad de Ingeniero Jacobacci en la Provincia de Río Negro (Avila *et al.* 2010).

***Liolaemus chehuachekenk* Avila, Morando & Sites, 2008**

Sistemática: esta especie está comprendida en el complejo *fitzingerii sensu* Avila *et al.* (2008) y en el clado *fitzingerii sensu* Abdala *et al.* (2012b, 2012c).

Descripción: basada en diferencias en citocromo b y comparaciones de rangos de medidas y conteos de escamas.

Localidad tipo: pendiente sudoeste de las montañas Calcatapul, Ruta Provincial 13, a 8 kilómetros al Norte de El Molle, departamento de Cushamen, Provincia del Chubut, Argentina.

Distribución: presente en el noroeste de la Provincia del Chubut (Avila *et al.* 2008).



***Liolaemus dumerili* Abdala, Semhan, Moreno Azócar, Bonino, Paz & Cruz, 2012**

Sistemática: esta especie es propuesta como basal al grupo *goetschi sensu* Abdala *et al.* (2012c).

Localidad tipo: Sierra Colorada, sobre la Ruta Provincial 212, a 23 kilómetros de Los Menucos, departamento 9 de Julio, Provincia de Río Negro, Argentina.

Descripción: basada en una matriz morfológica de datos bajo máxima

parsimonia, y comparaciones de coloración, melanismo y de rangos de medidas morfométricas.

Distribución: esta especie solo está reportada para las cercanías de la Sierra Colorada,





Provincia de Río Negro.

***Liolaemus fitzingerii* (Duméril & Bibron, 1837)**

Sistemática: esta especie fue agrupada en el clado *fitzingerii sensu* Abdala (2007) y Abdala *et al.* (2012b, 2012c) y en el complejo *fitzingerii* según Avila *et al.* (2006, 2008, 2010).

Descripción: basada en coloración y comparaciones con rangos de conteos de escamas.



Localidad tipo: Puerto Deseado, departamento Deseado, Provincia de Santa Cruz, Argentina.

Distribución: desde el sureste de la Provincia de Santa Cruz hasta el sur de la Provincia del Chubut.

***Liolaemus goetschi* Müller & Hellmich, 1938**

Sistemática: esta especie fue redescrita por Nori *et al.* (2010a), Abdala (2007; 2012c) consideró a este taxón como parte del clado *cuyanensis*, mientras que Avila *et al.* (2010) lo considera dentro del complejo *melanops*.

Descripción: basada en una matriz morfológica de datos bajo máxima



parsimonia, y comparaciones de coloración, melanismo y de rangos de medidas morfométricas.

Localidad tipo: Laguna Playa, aproximadamente 20 kilómetros al Norte de General Roca, departamento General Roca, Provincia de Río Negro, Argentina.

Distribución: noroeste de la Provincia de Río Negro (Nori *et al.* 2010b).

***Liolaemus martorii* Abdala, 2003**

Sistemática: esta especie fue propuesta para el grupo *telsen sensu* Abdala *et al.* (2012c), mientras que para Avila *et al.* (2006, 2008, 2010) pertenecería al complejo *melanops*.

Descripción: basada en comparaciones de escamación y colores.



Localidad tipo: Médanos a orillas del mar, Las Grutas, departamento de San Antonio Oeste, Provincia de Río Negro, Argentina (Abdala 2003).

Distribución: se encuentra en la localidad tipo y al sur de Viedma, en zonas costeras del departamento Adolfo Alsina.

***Liolaemus melanops* Burmeister, 1888**

Sistemática: esta especie es considerada parte del clado *fitzingerii* según Abdala *et al.* (2012c), como parte del complejo *melanops sensu* Avila (2006, 2008, 2010).

Descripción: basada en comparaciones de escamación.



Localidad tipo: “Quelé-Curá” o Sierra Colorada (Cei 1975b), departamento de Telsen, Provincia del Chubut, Argentina.

Distribución: noroeste de la Provincia del Chubut.

***Liolaemus morenoi* Etheridge & Christie, 2003**

Sistemática: esta especie fue agrupada en el clado *fitzingerii sensu* Abdala *et al.* (2012b, 2012c), mientras que Avila *et al.* (2006, 2008, 2010) agrupa esta especie en el complejo *melanops*.

Descripción: basada en comparaciones de



rangos de medidas y conteos de escamas.

Localidad tipo: dunas de arena sobre la Ruta Nacional 40, 2 kilómetros al Sur de Cerrito Piñón, departamento de Collón Curá, Provincia de Río Negro, Argentina.

Distribución: conocida para cercanías de la localidad tipo y cercanías de la ciudad de Zapala (Etheridge & Christie 2003).

***Liolaemus purul*** Abdala, Semhan, Moreno Azócar, Bonino, Paz & Cruz, 2012

Sistemática: esta especie fue considerada por Abdala *et al.* (2012c) como parte del grupo *telsen*.

Descripción: basada en una matriz morfológica de datos bajo máxima parsimonia, y comparaciones de coloración, melanismo y de rangos de medidas morfométricas.



Localidad tipo: 6 kilómetros al Norte de San Ignacio, sobre la Ruta Nacional 40 camino a Zapala, departamento Catán Lil, Provincia del Neuquén, Argentina (Abdala *et al.* 2012c).

Distribución: toda la región central de la Provincia del Neuquén (Abdala *et al.* 2012c).

***Liolaemus shehuen*** Abdala, Díaz Gómez & Juárez Heredia, 2012

Sistemática: este taxón está situado en el Clado *fitzingerii sensu* Abdala *et al.* (2012b) y en el complejo *fitzingerii sensu* Avila *et al.* (2006).

Descripción: basada en una matriz morfológica de datos bajo máxima parsimonia, y comparaciones de coloración, melanismo y de rangos de medidas morfométricas.



Localidad tipo: ubicada a 60 kilómetros al Oeste de Telsen, Departamento de Telsen, Provincia del Chubut, Argentina.

Distribución: Se encuentra distribuida en la Meseta de Telsen (Provincia del Chubut) y al



este de la Provincia de Río Negro (Abdala *et al.* 2012b).

***Liolaemus xanthoviridis* Cei & Scolaro, 1980**

Sistemática: según Abdala (2012b, 2012c) esta especie está comprendida dentro del clado *fitzingerii*, mientras que Avila *et al.* (2006, 2008, 2010) denomina a esta especie como parte del complejo *fitzingerii*.

Descripción: basada en comparaciones de escamación y coloración.

Localidad tipo: 18 kilómetros al noroeste de la estafeta postal Dos Pozos, departamento Florentino Ameghino, Provincia del Chubut, Argentina.

Distribución: es restringida al centro este de la Provincia del Chubut.





# Capítulo I:

## Conceptos de especie, taxonomía integral. Revisión taxonómica e histórica del grupo *Liolaemus fitzingerii*

### Resumen

El concepto de especie y los métodos relacionados a ellos han sufrido muchos cambios en los últimos tres siglos y simultáneamente se han desarrollados nuevos paradigmas que consideran múltiples fuentes de evidencia. La importancia de delimitar especies, es muchas veces esencial para establecer la base de estudios fisiológicos, ecológicos, etológicos y de muchas otras áreas del estudio de los seres vivos. En la última década han surgido múltiples métodos para diferenciar linajes y especies, aunque muchas veces inconmensurables desde el punto de vista teórico. Un paradigma que ha cobrado mucha vigencia hasta la actualidad es el de la taxonomía integral, el cual permite utilizar diversas fuentes de evidencia independiente para ser analizadas de manera holística. En *Liolaemus* en general y en el grupo *L. fitzingerii* en particular, muchas de sus especies no han sido descritas enmarcadas en un claro concepto de especie o definiendo el criterio operativo. Otro aspecto que vuelve complejo el reconocimiento de un taxón como nuevo, es que muchas de las especies diagnosticadas en este grupo fueron consideradas como distintas, a través de diferencias no cuantificadas con métodos repetibles y sin soportes estadísticos. El grupo *L. fitzingerii* tuvo muchos cambios en el número de especies descritas y se continúan describiendo nuevos taxa hasta años recientes, aunque no ha sido analizado desde diferentes enfoques metodológicos. Este capítulo resume los conceptos de especie más importantes, la importancia de un criterio operacional, el marco de la taxonomía integral, los estudios y descripciones de las especies del grupo *L. fitzingerii*.

### Introducción

El género *Liolaemus* pertenece a la familia Liolaemidae junto con los géneros *Ctenoblepharys* y *Phymaturus* (Frost *et al.* 2001). El género *Liolaemus* es el segundo género de lagartijas con el mayor número de especies en América. Su descripción corresponde a A.F.A. Wiegmann (Ceí 1986; Abdala 2007; Pincheira-Donoso *et al.* 2008b) y actualmente cuenta con un número superior a las 235 especies (Olave *et al.* 2014). La distribución geográfica de este género comprende desde el centro de Perú hasta el extremo sur de Patagonia en Argentina, encontrándose en variados ambientes en Argentina, Bolivia, Chile, Perú, Paraguay, las costas de Uruguay y Brasil (Ceí 1986; Abdala 2007; Pincheira-Donoso *et al.* 2008b). *Liolaemus* presenta una gran diversidad de formas y una distribución geográfica amplia, por ello fueron numerosos los autores que han creado o propuesto nuevos géneros, subgéneros, grupos, especies, subespecies y complejos de especies (Laurent 1984, 1985; Halloy *et al.* 1998; Etheridge & Espinoza 2000; Abdala 2003, 2007; Avila *et al.* 2006; Pincheira-Donoso *et al.* 2008b). Estas agrupaciones propuestas fueron y son materia de debate por parte de los especialistas, debido a que muchas veces son incompatibles desde el punto de vista sistemático-taxonómico y de la metodología utilizada para caracterizar o definir el taxón.

El grupo *Liolaemus fitzingerii* está comprendido dentro del grupo *boulengeri*, denominado también “grupo parche” por poseer un grupo de escamas alargadas en la parte posterior del muslo (Ceí 1986; Avila *et al.* 2006; Abdala 2007). Laurent (1992), reconoce por primera vez este parche femoral de escamas como carácter distintivo del grupo *L. fitzingerii* y está definido como un grupo de escamas agrandadas abruptamente, usualmente con escamas quilladas en la superficie proximal del muslo. Esta presente en ambos sexos, y en los machos adultos el parche femoral conforma una protuberancia semiesférica debido a una mayor hipertrofia de la parte proximal del músculo puboischiotibialis (Etheridge 1995). Las especies de este grupo son predominantemente patagónicas, ya que la mayoría de ellas se encuentran al sur del río Colorado (Ceí 1986; Avila *et al.* 2006). Se encuentran generalmente en ambientes de sustrato arenoso o de suelos sueltos. La mayoría de las especies son relativamente grandes, robustas, alcanzando casi los 100 mm de largo hocico-cloaca. Poseen actividad diurna, son omnívoras-insectívoras y ovíparas (Videla 1983; Ceí 1986; Abdala 2007; Frutos *et al.* 2007). Para lograr entender las relaciones filogenéticas del grupo *fitzingerii*, se realizaron numerosos estudios utilizando caracteres morfológicos, serológicos, ADN mitocondrial y nuclear (véase revisión, Etheridge & Espinoza 2000). Sin

embargo, a pesar del gran número y diversidad de estudios realizados, en la actualidad están poco claras tanto las relaciones filogenéticas, como la biogeografía y límites de especies dentro del grupo (Avila *et al.* 2006, 2008; Abdala 2007; Pincheira-Donoso *et al.* 2008b). El objetivo del presente capítulo es hacer una revisión sobre los conceptos de especie, la taxonomía integral, recopilación de los trabajos en los que se han incluido estas especies, las diferentes propuestas y cambios sistemáticos para el complejo *fitzingerii*.

## **Materiales y Métodos**

Se realizó una extensa revisión bibliográfica relacionada con los conceptos de especie, taxonomía integral y todas las publicaciones que han incluido especies del grupo *Liolaemus fitzingerii*. Se realizó un análisis detallado de cada una de las propuestas taxonómicas recientes, considerando en detalle los métodos empleados en la puesta en prueba de las hipótesis de especies, como analizaron las diferencias al comparar la especie candidata con otros taxa cercanos, sobre que datos o resultados basaron las descripciones-diagnos y los marcos teóricos sobre las cuales estos nuevos taxa fueron postulados.

## **Resultados**

### **Conceptos de especie y taxonomía integral**

Desde la segunda mitad del siglo XX, investigadores de diferentes ramas de la ciencia han dedicado casi toda su vida a la elaboración de un concepto de especie, con el objetivo de que sea aplicable a todas las formas de vida. Son numerosos los autores que han hecho listas de conceptos de especies (*e.g.*, de Queiroz 1998, 2007) y algunos de ellos hicieron revisiones más recientes con perspectivas conceptuales más actuales y relacionadas con los últimos métodos de análisis (Pavlinov 2013). No es el objetivo de esta sección el realizar largos listados incluyendo todos los conceptos de especie, sino explicar los más relevantes, difundidos y útiles para el objeto de esta tesis. Algunos de los conceptos de especie más difundidos en el último siglo son el biológico, el ecológico, el evolutivo y el filogenético. El concepto biológico de especie (Wright 1940; Mayr 1942; Dobzhansky 1950) implica la capacidad de los miembros de una especie de reproducirse entre sí, dando como resultado descendencia reproductivamente viable; mientras que el concepto ecológico de especie (Van Valen 1976; Andersson 1990) está definido por el mismo nicho o zona adaptativa,

incluyendo todos los componentes del ambiente en el cual los individuos conespecíficos interaccionan. El concepto evolutivo de especie (Simpson 1951) hace referencia a un rol evolutivo con una tendencia de los individuos de una especie hacia un destino histórico en común. Uno de los conceptos más difundidos (y heterogéneos) en la actualidad es el concepto filogenético de especie (Hennig 1999), dividiéndose en: monofilético, genealógico y diagnosticable. El concepto de especie enmarcado en el uso del contexto monofilético, consiste de un ancestro y todos sus descendientes inferidos a través de la existencia de caracteres derivados compartidos (Donoghue 1985). La aplicación del concepto filogenético de especie a través de los árboles de genes, implica el uso de alelos exclusivos derivados de un alelo ancestral que no es compartido con otras especies (Shaw 2001). Por otro lado, la visión de la especie filogenética diagnosticable implica la capacidad de diagnosticar con diferencias cuantificadas determinadas poblaciones de una especie (Cracraft 1987, 1989). Por otra parte, el concepto general de especie (*sensu* de Queiroz 1998, 2007) intenta integrar varios de los conceptos anteriores y considera a las especies como metapoblaciones de linajes que evolucionan separadamente, o con segmentos de esos linajes. De manera independiente al concepto de especies utilizado, los métodos empleados para comparar los taxa poseen una gran determinación a la hora de hipotetizar nuevas especies.

La taxonomía integral (Dayrat 2005) es un paradigma actual de trabajo que provee las mejores bases para hipotetizar nuevas especies, implementando más de una línea de evidencia. Este marco teórico es definido como la ciencia que intenta delinear las unidades de la diversidad biológica desde perspectivas múltiples y complementarias, como la filogeografía, morfología comparativa, genética de poblaciones, ecología, comportamiento, etc. (Dayrat 2005). El eje teórico principal es la implementación de más de una única línea de evidencia para hipotetizar un nuevo taxón (*e.g.*, Schlick-Steiner *et al.* 2010) y se han propuesto tres protocolos alternativos: integración por acumulación, integración por congruencia e integración por consenso (Figura 1.1). Cada uno de estos protocolos presentan ventajas y desventajas para delimitar especies y tiene una estrecha relación con el método de análisis seleccionado (Padial *et al.* 2010). Los diferentes protocolos establecen diferentes modos de evaluación integral de los resultados obtenidos.

La integración por acumulación está basada en el supuesto que la divergencia en

cualquier atributo de un organismo constituye un carácter taxonómico, puede proveer evidencia de la existencia de una especie nueva y sostiene que la integración permitiría cualquier fuente de evidencia (incluso una sola) para soportar el descubrimiento de una especie nueva. Por el contrario, la integración por congruencia está definida sobre la base de que la diferenciación de dos o más caracteres taxonómicos es adecuado para validar una especie nueva (Figura 1.1). La integración por acumulación puede sobre-estimar el número de especies identificando una especie como nueva, cuando podría ser una variación intraespecífica de ese carácter utilizado (*e.g.*, solo datos moleculares a través de un único gen). Por otra lado, la integración por congruencia es un enfoque muy estricto que podría subestimar el número de especies al ser ineficaz para detectar especies crípticas o evolutivamente jóvenes (Figura 1.1). El protocolo por consenso de la taxonomía integral es un marco de trabajo que combina las ventajas de los enfoques por acumulación y congruencia, al establecer como criterio la diferencia en por lo menos dos de los métodos independientes implementados (Padial *et al.* 2010). Como resultado de las dificultades en delimitar las especies cercanamente relacionadas, la taxonomía integral con el protocolo de consenso es considerada actualmente como el marco teórico más adecuado para analizar especies crípticas y complejos de especies (véase Padial & De la Riva 2009; Padial *et al.* 2010).

### **Antecedentes del grupo *Liolaemus fitzingerii***

La reseña más antigua referida al grupo *fitzingerii* se remonta al 1837, en “Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles”. En esta obra Duméril y Bibron, designan como nueva especie a *Proctotretus Fitzingeri*, al clasificar los ejemplares designados como procedentes de Chile (Duméril & Bibron 1837). Bell en 1843, clasifica como *Proctotretus Fitzingerii* a un ejemplar colectado por Charles Darwin durante su viaje a bordo del H. M. S. Beagle. Este ejemplar tiene una procedencia de Puerto Deseado (Provincia de Santa Cruz) y el hábitat designado como “Patagonia”. Debido a esto, posteriormente Donoso-Barros (1975) sugiere que estos ejemplares corresponderían a *Proctotretus Darwinii*, *P. Weigmannii* y en cierto grado a *P. Kingii* (Bell 1975). Otra reseña antigua es la de Fitzinger (1843) en su obra “*Systema Reptilium*” propone por primera vez el género *Liolaemus* (Wiegmann 1834) para varias especies. En este trabajo pasa numerosas especies de diferentes géneros a *Liolaemus*. Este autor realiza una sinonimia

entre el género *Proctotretus* y *Ptygodera*, citando así a *Ptygodera Fitzingeri*. El primer registro de *Liolaemus Fitzingerii* fue en 1845 en la obra “Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum” de Gray. Este autor sinonimizó *Leiolaemus Fitzingerii* con *Proctotretus Fitzingerii* (Gray 1845), aunque en realidad según autores contemporáneos pudo haber ocurrido debido a un error ortográfico involuntario (Donoso-Barros & Codoceo 1962). Girard (1858) con material de las expediciones realizadas por los Estados Unidos, describió un nuevo género *Eulaemus*, que incluiría a *Proctotretus fitzingerii* (1858a, 1858b). Al comienzo de la exploración de los territorios patagónicos, Burmeister (1888) describe *Liolaemus melanops* a partir de uno de sus viajes.

A finales del siglo XIX, Koslowsky (1896) a lo largo de sus incursiones en territorio argentino, cita tres ejemplares de *Liolaemus fitzingeri* para la provincia de Catamarca. Al año siguiente, este mismo autor, como producto de sus viajes por los territorios patagónicos de Chubut y Neuquén cita a *Liolaemus Fitzingeri*. Ya en esta cita, el autor remarca características y predice la taxonomía de esta especie como “*Esta lagartija demuestra una variación extraordinariamente grande es sus dibujos y colores, lo que obligará a dividir esta especie en sub-especies*”. Otro aporte sobre este taxón es que, los colores de los ejemplares coleccionados en el territorio de Chubut varían mucho de los ejemplares de Río Negro y Neuquén (Koslowsky 1896). Otro investigador que analizó individuos colectados en Patagonia fue Andersson (1898), quien examinó los ejemplares de reptiles y batracios colectados por la expedición sueca en Tierra del Fuego durante los años 1895-1896. En su trabajo clasificó a cuatro ejemplares como *Liolaemus Fitzingeri* para la ciudad de Puerto Madryn, agregando que son muy comunes en lugares arenosos.

A través de una revisión bibliográfica, Berg (1898) cita a *Liolaemus Fitzingeri* para la Argentina y cita a *Liolaemus melanops* como presente en Patagonia (Quelé Curá). Al presentar *L. Fitzingeri* una gran variabilidad de color, sobre todo en el melanismo ventral, este autor sinonimiza *L. melanops* con *L. Fitzingeri*. Koslowsky en su obra de 1898 “Enumeración sistemática y distribución de los reptiles argentinos”, y cita a *Liolaemus Fitzingeri* como una especie de dibujos muy variados de dos a cuatro hileras de manchas rojizas sobre un fondo verde claro, mientras que otros ejemplares tienen un cuerpo verde esmeralda con cabeza negra. Según este autor la especie habita en Santa Cruz, Chubut, Río Negro, Neuquén, Mendoza y República de Chile (Koslowsky 1898). Los investigadores

alemanes Müller y Hellmich (1938), describen *Liolaemus goetschi* con base en conteos de escamas y mediciones en ejemplares procedentes de General Roca, Río Negro (Figura 2.1).

En Argentina y Chile, después de un considerable período de tiempo sin grandes trabajos sobre reptiles, Donoso-Barros y Codoceo (1962) publicaron “Reptiles de Aysen y Magallanes”. En esta obra citan a *Liolaemus fitzingeri* para la Provincia de Aysén (Chile), dando una detallada descripción para esta especie y una reseña bibliográfica de la especie tomando un macho adulto de Chile Chico (Donoso-Barros & Codoceo 1962). Donoso-Barros (1970) cita en su “Catálogo herpetológico chileno” a *Liolaemus fitzingerii* para Aysén, Patagonia de Chile, cerca del Lago Buenos Aires. En este trabajo sinonimiza *Proctotretus Fitzingerii*, *Eulaemus affinis*, *Liolaemus melanops*, *L. fitzingeri* con *L. fitzingerii*. Luego de varios años de incertidumbre taxonómica sobre la especie *L. fitzingerii*, el herpetólogo José Miguel Cei en el año 1973, publica intentando aclarar su nomenclatura, una revisión de este taxa en “Los *Liolaemus* del grupo *Fitzingeri* en Santa Cruz y Chubut” (Cei 1973a). La propuesta de Cei en este trabajo, fue la de designar dos subespecies en base a caracteres morfológicos y serológicos. Postula la existencia de *L. fitzingeri fitzingeri* para una forma correspondiente a poblaciones de Chubut y Santa Cruz entre los 44°-55° S y para Aysén en Chile, y *L. fitzingeri melanops* para la forma observada en poblaciones al sur del río Chubut. Ese mismo año, Cei hace referencia a *Liolaemus fitzingeri canqueli* y *L. fitzingeri melanops* en un listado herpetológico de la colección correspondiente a la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cuyo (Cei 1973b). Luego, Cei (1975a) basándose en evidencia serológica y morfológica, propone que el grupo más cercano al grupo *darwini-goetschi* es el grupo *fitzingeri*. En este mismo año, Cei (1975b) hace una revisión sobre *Liolaemus melanops* y el estatus subespecífico del grupo *Liolaemus fitzingeri*. Propone la subespecie *Liolaemus fitzingeri canqueli* para las poblaciones comprendidas desde la Meseta de Canquel, yendo al sur hasta las lagunas salinas de Laguna Palacios y Payahilé. También propone pasar *Liolaemus melanops* a categoría de subespecie como *Liolaemus fitzingeri melanops* a través de la descripción de un neotipo y que abarcaría las poblaciones más al norte en Río Negro y Río Chubut. En este mismo trabajo, Cei propone como *Liolaemus fitzingeri fitzingeri* a las poblaciones comprendidas desde el sur de la provincia de Chubut y Santa Cruz.

Luego de exploraciones vastas áreas de Patagonia, Scolaro (1976a) registra a

*Liolaemus fitzingeri fitzingeri* como presente en las islas Tova, Tovita y Galfrascoli en el litoral marítimo de la Provincia del Chubut. Este mismo autor en 1976 realizó un trabajo en Península Valdés (Provincia del Chubut) donde cita como presentes a *Liolaemus fitzingeri melanops* para las localidades Punta Norte, Punta Delgada y Estancia La Cantábrica, y a *Liolaemus goetschi* para Punta Norte, Punta Delgada, Puerto Pirámides y Estancia La Cantábrica (Scolaro 1976b). Basado en criterios serológicos, morfológicos y de distribución, Scolaro propone en 1977 la sinonimia de supuestas poblaciones de *Liolaemus goetschi* colectadas en Puerto Madryn (morfológicamente iguales a *L. goetschi* de Neuquén y Río Negro) con *Liolaemus fitzingeri melanops* (Ceí & Scolaro 1977b). Ceí y Scolaro (1977a) siguiendo con esta propuesta abierta de sinonimia, analiza la posibilidad de comparar serológicamente a ejemplares próximos a la *Terra Typica* de *Liolaemus goetschi* y *Liolaemus fitzingeri melanops* de las poblaciones polimórficas de Puerto Madryn. Las diferencias serológicas en poblaciones morfológicamente indistinguibles hacen que este autor proponga la sinonimia total de la especie *Liolaemus goetschi* con *L. fitzingeri melanops*. Es decir, propone mantener el nivel de subespecie para las formas *L. fitzingeri canqueli*, *L. fitzingeri fitzingeri* y *L. fitzingeri melanops* y la sinonimia de *L. goetschi* con esta última.

En 1980, Ceí utilizando como base las tres subespecies descriptas *Liolaemus fitzingeri melanops* (= *L. goetschi*, *L. f. canqueli* y *L. f. fitzingeri*; Ceí & Scolaro 1977b; Scolaro & Ceí 1977), realiza un trabajo para revelar la identidad de los sintipos de *Proctotretus fitzingerii* (Dumeril y Bibron, 1837) que fueron traídos en los viajes de D'Orbigny y Darwin. Estableció que los sintipos de *Proctotretus fitzingeri* son en realidad *Liolaemus fitzingeri melanops* (Burmeister, 1888). Por esto propone como errónea la localidad tipo "Chile", para los ejemplares clasificados como *Proctotretus fitzingeri* (Ceí & Scolaro 1980). El verdadero *Liolaemus fitzingeri* sería la variedad "C" colectada por Charles Darwin (Figura 2.1) en Puerto Deseado, Santa Cruz (Ceí & Scolaro 1983). Ceí y Scolaro (1980) publican sobre la existencia de dos nuevas subespecies: *Liolaemus fitzingeri cuyanus* y *L. f. xanthoviridis*. Según Ceí y Scolaro, la subespecie *L. f. cuyanus* tiene su localidad tipo a 10 km. de Caucete, provincia de San Juan; mientras que la subespecie *L. f. xanthoviridis* tiene su localidad tipo a 18 km. N.O. de Dos Pozos, Chubut (Ceí & Scolaro 1980). Daciuk y Miranda (1980) en "Notas faunísticas y bioecológicas de Península Valdés" hacen un estudio merístico de *Liolaemus fitzingeri fitzingeri* y *L. f. melanops*. Las



cuatro subespecies consideradas hasta el momento eran: *Liolaemus fitzingeri fitzingeri*, *L. f. canqueli*, *L. f. xanthoviridis*, *L. f. melanops*, *L. f. cuyan*. Luego, Ceí y Scolaro (1983) publican “Un nuevo arreglo taxonómico para los *Liolaemus* del grupo *fitzingeri*”, en el cual proponen una nueva “combinación”: *Liolaemus fitzingeri* (Duméril & Bibron 1837), *L. melanops melanops* (Burmeister 1888), *L. melanops canqueli* (Ceí 1975b), *L. melanops xanthoviridis* (Ceí & Scolaro 1980), *L. cuyan* (Ceí & Scolaro 1980). Ese mismo año, Videla (1983) realizó un trabajo sobre hábitos alimentarios en iguánidos y entre las especie estudiadas se encontraba *Liolaemus fitzingeri cuyan*, y según el autor fue considerado a nivel de subespecie.

El herpetólogo Laurent (1985) hace una revisión de la estructura del género *Liolaemus* y propone un “grupo chileno” y un “grupo argentino” que respectivamente denomina *Liolaemus* y *Eulaemus*. Este autor incluye a *Liolaemus fitzingeri*, *L. melanops melanops*, *L. m. canqueli*, *L. m. xanthoviridis* dentro del “grupo argentino”. Este mismo autor en base a diferencias morfométricas propone pasar a *Liolaemus fitzingeri cuyan* de la categoría de subespecie a categoría de especie *Liolaemus cuyan* (Laurent 1984). Scolaro, Ceí & Arias de Reyna (1985) publicaron un trabajo sobre la identidad de las especies del grupo *Liolaemus fitzingeri – melanops* utilizando el análisis discriminante de caracteres morfológicos. Proponen los autores tres grupos: un primer grupo *Liolaemus cuyan* (en categoría de especie), un segundo grupo formado por *Liolaemus melanops xanthoviridis* y *L. m. melanops*, y el tercer grupo constituido por *L. m. canqueli* y *L. m. fitzingeri*. Brygoo (1989) realiza una revisión de los tipos del Museo Nacional de Historia Natural de París, Francia. En este trabajo se detalla el error de la localidad tipo “Chile” de *Proctotretus fitzingeri* y el estatus taxonómico para ese año de las variedades A, B, C de Duméril y Bibron. Dentro de los ejemplares de la colección clasificados originalmente como *Proctotretus fitzingeri*, la variedad A es sinonimizada con *Liolaemus fitzingerii melanops* (Burmeister, 1888) y *L. signifer* (Dumeril y Bibron, 1837), la variedad B es sinonimizada con *Liolaemus fitzingerii fitzingerii* (Duméril y Bibron, 1837) y *L. kingii* (Bell, 1843), mientras que la variedad C (Figura 2.1) es considerada el holotipo original (Ceí 1980) con Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina) como localidad tipo y sinonimizada con *Liolaemus fitzingerii fitzingerii* (Brygoo 1989).

En trabajos más recientes, Pereyra, Mella & Díaz (1992) proponen que *Liolaemus*

*fitzingerii* esté dentro del grupo *Eulaemus* y que está estrechamente relacionada con *L. cuyanus*. Ávila & Morando (1998) hacen una cita de distribución geográfica de *Liolaemus melanops* para el departamento Curacó, Provincia de la Pampa (pero en realidad se trata de un individuo juvenil de *Liolaemus cuyanus*, no de *Liolaemus melanops*, Ávila com. pers.). A través de un trabajo más detallado, Ceí en 1998 informa sobre el redescubrimiento del holotipo de *Liolaemus melanops* (Burmeister, 1888) y describe al holotipo en aspectos relacionados con la coloración y morfometría (Ceí 1998). Halloy, Etheridge y Burghardt (1998) en un estudio filogenético sobre el comportamiento de enterrarse en la arena, dentro del grupo *boulengeri*, consideran como “complejo” a un subgrupo taxonómico porque está en duda el estatus de su monofilia. En este mismo trabajo se refiere al complejo *fitzingerii* conformado con las siguientes especies: *Liolaemus boulengeri*, *L. canqueli*, *L. donosobarrosi*, *L. fitzingerii*, *L. melanops*, y *L. xanthoviridis*. Estos mismos autores hacen referencia a que las especies del complejo *fitzingerii* se encuentran en sustratos de suelos arenosos sueltos y sustratos rocosos. Cruz, Schulte II, y Bellagamba (1999) citan un nuevo registro de distribución geográfica para *Liolaemus melanops* a 77 Km. al noroeste de Sierra Colorada, Río Negro. También citan el primer registro de *Liolaemus cuyanus* para el departamento Limay Mahuida en la Provincia de La Pampa y *L. xanthoviridis* con el registro más al norte hasta el momento en Península Valdés.

En el siglo XXI, numerosos investigadores estudiaron las especies dentro del grupo *Liolaemus fitzingerii*. Abdala (2002) describe una nueva especie *Liolaemus mapuche*, y considera al complejo *fitzingerii* conformado por *L. canqueli*, *L. cuyanus*, *L. fitzingerii*, *L. melanops* y *L. xanthoviridis*. Al año siguiente, este mismo autor describe 4 especies nuevas dentro del grupo *boulengeri*: *L. tehuelche*, *L. inacayali*, *L. martorii*, *L. lobo*. En este trabajo se sugiere una conformación del complejo *fitzingerii* con *L. canqueli*, *L. cuyanus*, *L. fitzingerii*, *L. mapuche*, *L. melanops*, *L. xanthoviridis* y posiblemente por *L. rothi* (Abdala 2003). Ceí & Scolaro (2003), realizan una rectificación taxonómica y nomenclatural sobre el estatus de *Liolaemus melanops* (Burmeister, 1888). En este trabajo proponen la categoría de especie para *L. melanops* y que estiman “...necesario volver a dar estatus no sinónimo a la especie *Liolaemus goetschi* (Müller y Hellmich, 1937)...”. También estos autores destacan que las poblaciones de Península Valdés, tampoco podrían asignarse al taxón *L. melanops*. Etheridge & Christie (2003) realizan una nueva diagnosis de *Liolaemus rothi* y describen dos especies nuevas *Liolaemus sagei* y *L. morenoi*, todas

incluidas dentro del grupo *boulengeri*. Según estos autores *L. morenoi* está más estrechamente relacionado con *L. cuyanus*, *L. canqueli*, *L. fitzingerii*, *L. melanops* y *L. xanthoviridis*. Pincheira-Donoso & Núñez (2005) en una publicación del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, hacen una revisión del complejo *fitzingerii* (*sensu lato*) y del grupo *darwinii*, proponen el justificado uso de un grupo *fitzingerii* considerandolo diferente al grupo *darwinii*.

Con la inclusión de datos moleculares, Avila, Morando & Sites (2006) realizan un trabajo sobre hipótesis de límites de especies y procesos evolutivos en el grupo *Liolaemus boulengeri*. Dentro del grupo *fitzingerii*, en este trabajo a través de la utilización de ADNmt se sustentó fuertemente la existencia del clado complejo *fitzingerii* + complejo *melanops*. Dentro del complejo *melanops*, proponen una división en un clado norte y un clado sur. Las especies dentro del complejo *melanops* norte serían *L. morenoi* y *L. martorii*, mientras que las especies del complejo *melanops* sur serían *L. canqueli* (considerado como un taxón monofilético) y *L. melanops* (considerado parafilético). Proponen además considerar a *L. martorii* como especie plena, a pesar de la propuesta de resurgimiento de *L. goetschi* como sinonimia para las poblaciones de la Provincia de Río Negro realizada por Ceï & Scolaro tres años antes (véase Ceï & Scolaro 2003). Avila *et al.* (2006) sostienen que dentro del complejo *fitzingerii* en un área relativamente pequeña existen un clado norte y un clado sur. El clado *L. fitzingerii* + *L. xanthoviridis* es un grupo monofilético y que la expansión de la especie ancestral fue desde el norte hacia el sur, donde se encuentra una menor diversidad genética. La especie *L. fitzingerii* sería un grupo parafilético, ya que aparentemente estaría compuesto por dos especies. Sugieren los autores que *L. xanthoviridis* sería el grupo ancestral que dio origen a *L. fitzingerii*. Un año después Abdala, realizó un trabajo de revisión del grupo *boulengeri* en base a caracteres morfológicos y moleculares. En este trabajo reorganizó las especies del complejo *fitzingerii* en un grupo *melanops* y un grupo *goetschi*. Este autor incorpora solo a *Liolaemus cf. martorii* en el grupo *melanops*, mientras que el grupo *goetschi* estaría formado por el clado *cuyanus* (*L. goetschi*), clado *fitzingerii* (*L. canqueli*, *L. cf. canqueli*, *L. fitzingerii*, *L. cf. fitzingerii*, *L. melanops*, *L. morenoi*, *L. xanthoviridis*, *L. sp. 6*, *L. sp. 7*, *L. sp. 8*, *L. sp. 9*) y por último por *L. martorii* (Abdala 2007).

Avila, Morando & Sites (2008) describen por medio diferencias en caracteres

moleculares una nueva especie, *Liolaemus chehuachekenk*. Estos autores consideran un clado *fitzingerii* bien constituido, conformado por el complejo *melanops* y el complejo *fitzingerii*. A partir de este trabajo el complejo *fitzingerii* incluye a tres especies *L. fitzingerii*, *L. xanthoviridis* y *L. chehuachekenk*. Según este trabajo, *L. chehuachekenk* sería el miembro más al norte y la especie más basal dentro del complejo *fitzingerii*. Dentro de este grupo mantienen los dos complejos: *melanops* (*Liolaemus* sp. 29, *L. martorii*, *L. goetschi*, *L. sp. 31*, *L. morenoi*, *L. sp. 32*, *L. canqueli*, *L. melanops*) y *fitzingerii* (*L. xanthoviridis*, *L. cf. fitzingerii*, *L. fitzingerii*, *L. chehuachekenk*). Pincheira-Donoso, Sclaro & Sura (2008b), realizan un catálogo monográfico sobre la sistemática y filogenia de Liolaemidae, en el cual incluyen al clado *fitzingerii* dentro del subgénero *Eulaemus*.

Nuevas especies del grupo *fitzingerii* han sido descritas o re descritas en años posteriores bajo diferentes métodos o paradigmas. La especie *Liolaemus casamiquelai* ha sido descrita por Avila *et al.* (2010) bajo un paradigma molecular, utilizando ADN mitocondrial (citocromo b). En este trabajo vuelven a mantener el arreglo filogenético del grupo *fitzingerii* propuesto en el 2006 con el complejo *melanops* ((*melanops north* = *L. goetschi*, *L. martorii*, *L. casamiquelai*, *L. morenoi*) + (*melanops south* = *L. canqueli*, *L. melanops*)) y complejo *fitzingerii* (*L. chehuachekenk*, *L. fitzingerii*, *L. xanthoviridis*). Ese mismo año con base en diferencias observadas en coloración y rangos de algunas medidas de este taxón con *L. martorii* y *L. melanops*, es redescrita la especie *L. goetschi* (Nori *et al.* 2010a) y se publica una extensión en su distribución geográfica (Nori *et al.* 2010b). Otras especies diagnosticadas con base en diferencias de melanismo y coloración en algunas escamas son *L. dumerili*, *L. purul.* *L. tromei* (Abdala *et al.* 2012c) y cuatro meses más tarde *L. camarones* y *L. shehuen* (Abdala *et al.* 2012b). Según estos trabajos *L. dumerili*, *L. purul.* *L. tromei* estarían comprendidas dentro del grupo propuesto como “*melanops group*” en Abdala *et al.* (2007), y a su vez *L. tromei* en el “*fitzingerii clade*” (ver Abdala *et al.* 2012c); mientras que *L. camarones* y *L. shehuen* están propuestos como parte del “*fitzingerii clade*” (Abdala *et al.* 2012b).

Otros enfoques sobre las especies de este grupo han sido desarrollados en los últimos años con una gran rigurosidad metodológica. Uno de estos ejemplos es el trabajo de Escudero *et al.* (2012), que evalúa el melanismo como herramienta diagnóstica al comparar estas especies con análisis estadísticos que respalden los resultados y conclusiones. Este

trabajo demostró que este tipo de carácter debería utilizarse con mucha precaución al aplicarse en trabajos de taxonómica-sistemática o límites de especies. Otro de los trabajos que fueron más allá del tradicional uso de un único gen mitocondrial, es una filogenia *multilocus* de *Eulaemus* (Olave *et al.* 2014) la cual incluyó a las especies del grupo *fitzingerii* en un análisis con 14 genes y propuso un arreglo en las relaciones filogenéticas entre los taxa similares a los propuestos por Avila *et al.* (2006, 2008, 2010). A pesar de ello, este trabajo no pudo claramente resolver las relaciones de las terminales de especies. Considerando todos los cambios pasados de este grupo de especies, se detallan los métodos implementados para describir los taxa considerados para esta tesis (véase [Tabla 1.1](#)).

## Conclusiones

El grupo *Liolaemus fitzingerii* es un grupo muy diverso de especies, las cuales han sido descritas bajo marcos teóricos y con análisis diferentes, además sin establecer ningún concepto de especie o criterio operacional. Esto hace que el grupo *L. fitzingerii* sea un objeto de estudio ideal para los objetivos de esta tesis, ya que se evaluarán posibles diferencias utilizando nuevos métodos especificando un concepto de especie, un criterio operacional y evaluados en el contexto de la taxonomía integral. Con el fin de investigar las variaciones interespecíficas entre taxa cercanamente relacionados de este grupo de especies, se consideraron para todos los capítulos de esta tesis, 13 de las especies actualmente descritas: *L. canqueli* Cei 1975, *L. casamiquelai* Avila, Pérez, Morando & Sites, 2010, *L. chehuachekenk* Avila, Morando & Sites, 2008, *L. fitzingerii* (Duméril & Bibron, 1837), *L. goetschi* Müller & Hellmich, 1938, *L. martorii* Abdala, 2003, *L. melanops* Burmeister 1888, *L. morenoi* Etheridge & Christie 2003, *L. xanthoviridis* Cei & Scolaro, 1980; y las especies descritas en el transcurso de esta tesis: *Liolaemus camarones* Abdala, Díaz Gómez & Juárez Heredia, 2012, *L. dumerili* Abdala, Semhan, Moreno Azócar, Bonino, Paz & Cruz, 2012, *L. purul* Abdala, Semhan, Moreno Azócar, Bonino, Paz & Cruz, 2012, *L. shehuen* Abdala, Díaz Gómez & Juárez Heredia, 2012 ([Tabla 1.1](#)).

La problemática relacionada al concepto de especie está ampliamente difundida en la literatura científica y la principal dificultad es que los investigadores buscan “rivalizar” conceptos teóricos, en lugar de buscar semejanzas o consenso entre las diferentes

propuestas (de Queiroz 2007). Uno de los conceptos de especie implícito en muchos trabajos sistemáticos-taxonómicos, es el biológico de especie. En la actualidad, este concepto es ampliamente criticado ya que solo abarcaría a organismos de reproducción sexual, y además son necesarios el reconocimiento y el aislamiento reproductivo (Pavlinov 2013). Por otro lado el concepto general de especie (*sensu* de Queiroz 1998), define como especies distintas a dos linajes o metapoblaciones (o segmentos de ellas) que evolucionan separadamente y que en cualquier etapa de su especiación difieren en por lo menos una característica heredable que sea consistente con ese proceso evolutivo. Este mismo autor, define a los linajes como una relación ancestros-descendientes entre organismos (de Queiroz 2007) y son denominadas metapoblaciones extendidas a través del tiempo (Simpson 1951). Esta definición no debe ser confundida con los términos “grupo monofilético” o “clado”, ya que en otro contexto también son denominados linajes. Como conclusión, una especie no representa la totalidad de un linaje, sino una porción diferenciada del mismo. Este concepto considera que las especies dan origen a otras especies, por lo tanto cualquier metapoblación diferenciada en características derivadas de la evolución de ese linaje podría dar origen a una nueva especie. La separación y divergencia de los linajes pueden ser diferentes en relación a las características estudiadas, presentando distintos niveles de diferenciación en función del momento del tiempo en que se está estudiando (de Queiroz 1998, 2005). Este patrón se puede observar en estudios de límites de especies, en los cuales distintos enfoques independientes arrojan resultados no concordantes (*e.g.*, datos moleculares *versus* datos morfológicos). Este podría ser el caso de numerosas especies de *Liolaemus*, en consecuencia este concepto de especie es uno de los más adecuados para este género al unificar varios de los conceptos más modernos adecuándose a diferentes tipos de análisis y condiciones de los organismos de estudio. Otros autores han propuesto la problemática de los conceptos de especies-linajes *versus* criterios operacionales para delimitarlas, y proponen que los conceptos de especies deberían ser considerados criterios (Mayden 2013).

La utilización de múltiples enfoques de análisis es considerado más robusto en combinación con un criterio operacional para hipotetizar especies nuevas y proveen un sustento mayor que implementar un único método. Son pocos los trabajos que han combinado métodos moleculares, morfológicos y ecológicos para hipotetizar nuevas especies (Sanders *et al.* 2006; Leaché *et al.* 2009; Ahmadzadeh *et al.* 2013; Blankers *et al.*

2013), mientras que otros propusieron nuevas especies basados en dos métodos (Wiens & Penkrot 2002; Malhotra & Thorpe 2004; Rivera *et al.* 2011; Florio *et al.* 2012). Sin embargo, la mayoría de los trabajos publicados propusieron nuevas especies utilizando un único método (Kaliontzopoulou *et al.* 2005; Passos *et al.* 2009) y además, en algunos de ellos utilizan un único tipo de datos (*e.g.*, morfología descriptiva) pero sin ninguna hipótesis a poner a prueba con análisis estadísticos (Avila 2003; Abdala & Lobo 2006; Scolaro & Tapari 2009). Este tipo de decisiones metodológicas puede llevar a resultados incorrectos, generando discusiones y constantes arreglos sistemáticos-taxonómicos (*e.g.*, en el género *Liolaemus*, Lobo *et al.* 2010). Estos cambios constantes en la sistemática como sinonimias y redescipciones son muy comunes en *Liolaemus* (Etheridge 1998; Quinteros & Lobo 2009), así como en el grupo *L. fitzingerii* (Ceí & Scolaro 1980, 1983; Nori *et al.* 2010a). El uso de más de un método para diferenciar especies, genera la necesidad de definir claramente el criterio operacional con el umbral bajo el cual se consideran diferentes dos o más taxa. Este criterio debe estar claramente establecido en la metodología a implementar, ya que es indispensable para la repetición e interpretación de los resultados de los análisis realizados. En resumen, el grupo *Liolaemus fitzingerii* es un buen modelo para implementar el análisis de las hipótesis de especies previas bajo el paradigma de la taxonomía integral con métodos nunca antes implementados, utilizando un concepto de especies y criterio operacional definido. En la presente tesis se implementará el concepto general de especie, la taxonomía integral por congruencia considerando como criterio operacional por lo menos dos métodos independientes que presenten diferencias entre dos o más taxa comparados.

## Tablas

Especie	Autor/s	Concepto de especie	Marco teórico	Análisis – comparaciones	Criterio operacional
<i>L. camarones</i>	Abdala, Díaz Gómez & Juárez Heredia, 2012	no definido	Cladística Máxima Parsimonia	coloración en vida / melanismo / mínimo, máximo y media de mediciones de calibre y conteo de escamas	no definido
<i>L. canqueli</i>	Cei, 1975	no definido	no definido	coloración en vida / mínimo y máximo de longitud hocico-cloaca y escamas alrededor del cuerpo	no definido
<i>L. casamiquelai</i>	Avila, Pérez, Morando & Sites, 2010	no definido	Máxima Versosimilitud Análisis Bayesianos	coloración en vida / máximo de longitud hocico-cloaca y escamas	no definido
<i>L. chehuachekenk</i>	Avila, Morando & Sites, 2008	no definido	no definido	coloración en vida / melanismo / máximo de longitud hocico cloaca y conteo de escamas	no definido
<i>L. dumerili</i>	Abdala, Semhan, Moreno Azócar, Bonino, Paz & Cruz, 2012	no definido	Cladística Máxima Parsimonia	coloración en vida / melanismo / máximo de longitud hocico cloaca y conteo de escamas	no definido
<i>L. fitzingerii</i>	Duméril & Bibron, 1837; <u>Cei 1973</u>	no definido	no definido	coloración en vida / melanismo / media, desvío de longitud hocico cloaca y conteo de escamas / análisis serológicos	no definido
<i>L. goetschi</i>	Müller & Hellmich, 1938; Nori et al. 2010	no definido	Cladística Máxima Parsimonia	coloración en vida / melanismo / máximo de longitud hocico cloaca y conteo de escamas	no definido
<i>L. martorii</i>	Abdala, 2003	no definido	no definido	comparaciones visuales con otros taxa en la diagnosis	no definido
<i>L. melanops</i>	Burmeister, 1888, <u>Cei 1973</u>	no definido	no definido	coloración en vida / melanismo / media, desvío de longitud hocico cloaca y conteo de escamas / análisis serológicos	no definido
<i>L. morenoi</i>	Etheridge & Christie, 2003	no definido	no definido	mínimo, máximo, media y desvío de conteo de escamas	no definido



Especie	Autor/s	Concepto de especie	Marco teórico	Análisis – comparaciones	Criterio operacional
<i>L. purul</i>	Abdala, Semhan, Moreno Azócar, Bonino, Paz & Cruz, 2012	no definido	Cladística Máxima Parsimonia	coloración en vida / melanismo / máximo de longitud hocico cloaca y conteo de escamas	no definido
<i>L. shehuen</i>	Abdala, Díaz Gómez & Juárez Heredia, 2012	no definido	Cladística Máxima Parsimonia	coloración en vida / melanismo / mínimo, máximo y media de mediciones de calibre y conteo de escamas	no definido
<i>L. xanthoviridis</i>	Cei & Scolari, 1980	no definido	no definido	comparaciones visuales con otros taxa en la diagnosis	no definido

Tabla 1.1: Tabla con las especies actualmente descritas para el grupo *Liolaemus fitzingerii* incluidas en esta tesis. Referencias: Autor/s: último/s autores en dar estatus de especie; Concepto de especie: determinación explícita del concepto de especie utilizado (en materiales y métodos); Marco teórico: paradigma teórico sobre el cual analizan sus datos e interpretan resultados; Análisis - Comparaciones: nombre de los análisis o comparaciones implementadas para contrastar la nueva especie con taxa ya descriptos y realizar la diagnosis; Criterio operacional: decisión metodológica del umbral necesario para considerar diferentes a dos o más taxa comparados; subrayado: trabajo analizado (al citar más de dos referencias).

## Figuras

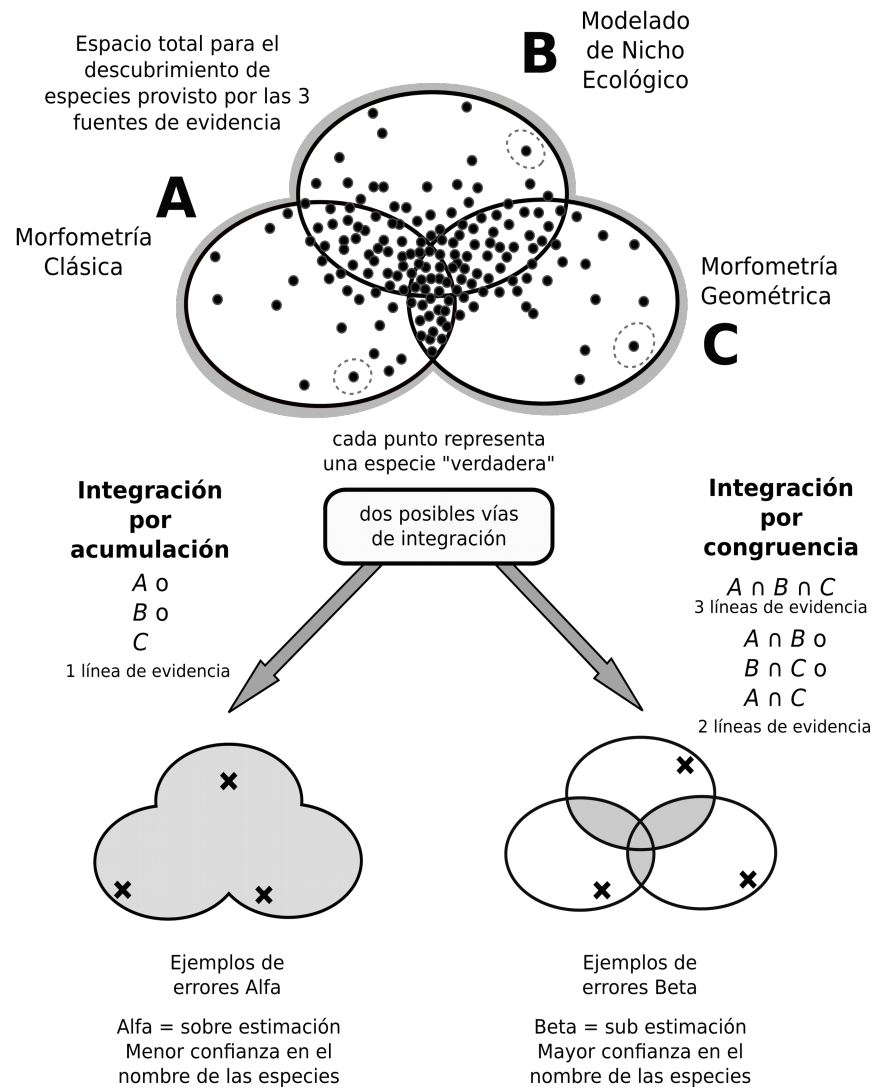


Figura 1.1: Figura explicando las principales vías de integración de los resultados de la taxonomía integral con las ventajas y desventajas de cada una. La opción de integración por congruencia con al menos dos líneas de evidencia es el método seleccionado para esta tesis. Gráfico modificado de Padial *et al.* (2010).



# Capítulo II:

## Análisis comparativos intra e interespecíficos con morfometría clásica

### Resumen

Los límites de especies a través de análisis morfométricos clásicos en complejos de especies de *Liolaemus*, representan un importante desafío en el diseño, implementación e interpretación de los mismos. En el presente capítulo, se evalúa si las especies actualmente descritas para el grupo *L. fitzingerii* presentan diferencias morfométricas que sustenten las diagnósticos originales de estos taxa. Se realizaron análisis morfométricos multivariados (ACP, ADL) y univariados (ANCOVAs, ANOVAs, Kruskal-Wallis). Se encontró soporte para 8 de las 13 hipótesis de especies puestas a prueba. Los resultados aquí presentados sugieren que no habría diferencias entre *L. camarones* y *L. fitzingerii*, ni entre *L. dumerili* versus *L. goetschi* y versus *L. martorii*. Este capítulo demuestra cómo los análisis morfométricos estandarizados en combinación de un concepto de especie y criterio operacional definidos, pueden presentar evidencia que soporte las hipótesis de especies y diagnósticos clásicos en *Liolaemus*.

### Introducción

Desde el comienzo del sistema de clasificación binomial de Linneo, la morfología tuvo de manera implícita o explícita un rol principal para encontrar diferencias entre los organismos clasificados. Esta rama de la ciencia permitió no solamente clasificar a seres vivos muy diversos, sino además poder establecer agrupaciones a escala mayor con base en inferencias relacionadas al modo de reproducción, ambiente, alimentación, etc. (Zug *et al.* 2001). En los últimos dos siglos, la morfología fue una importante herramienta, bajo la cual se ha podido establecer las relaciones evolutivas entre los grandes linajes de reptiles extintos y actuales (Pough *et al.* 2012; Kardong 2014). Hasta mediados del siglo XX, las

variaciones morfológicas se evaluaban mediante la observación de las proporciones, coloración y con términos relativos a la percepción del operador (Claude 2008). Con el surgimiento de la morfometría en las últimas décadas del siglo pasado, comenzaron a implementarse métodos cuantitativos para contestar problemas sistemáticos realizando comparaciones interespecíficas (Marcus *et al.* 1993). La morfometría (*sensu* Elewa 2010) puede ser definida como un conjunto de procedimientos estadísticos para analizar la variación en tamaño y/o forma de los organismos o de sus órganos. La posibilidad de analizar y cuantificar de manera estandarizada las diferencias entre taxa cercanamente relacionados, fue incorporándose lentamente a la Herpetología en general (Hulse 1976), y en particular en lagartijas con estudios anatómicos (Avery 1973) y sistemáticos (Thorpe 1980).

La morfología ha sido utilizada en *Liolaemus* desde las primeras especies descritas, con cambios en la selección de las variables, toma de datos y métodos para compararlas. La gran diversidad morfológica de este género comenzó a registrarse a fines del siglo XIX en trabajos originados a partir de exploraciones en Patagonia y los Andes (Koslowsky 1896). Mucha de esta diversidad morfológica se utilizó como base para describir especies hasta fines de 1930 (Müller & Hellmich 1938), aunque en general la gran variación intrapoblacional nunca fue realmente estudiada. En la década de 1970, numerosos trabajos sistemáticos-taxonómicos del grupo *Liolaemus fitzingerii* han incluido morfología con valores descriptivos (Ceï 1973a; Ceï & Scolaro 1980), coloración (Ceï 1973a, 1975b), proporciones (Ceï 1975b) y melanismo (Ceï 1975b), pero sin tratamiento estadístico para realizar análisis comparativos entre los taxa. Laurent (1984), realiza uno de los primeros trabajos que incluye un taxón de este grupo en un análisis morfométrico. Este autor realiza análisis canónicos y regresiones con variables continuas y discretas. Posteriormente, Scolaro *et al.* (1985) es el primer autor en utilizar métodos estadísticos (análisis discriminante) con el fin de diferenciar taxa del grupo *L. fitzingerii*. Desde este último trabajo a la actualidad, no se ha estudiado nuevamente las especies del grupo *L. fitzingerii* utilizando análisis morfométricos con análisis multivariados y univariados. Las especies del grupo *Liolaemus fitzingerii sensu* Avila *et al.* (2006) y parcialmente equivalente a Abdala *et al.* (2012b, 2012c) presentan una gran diversidad morfológica, con variaciones en tamaño corporal (Pincheira-Donoso *et al.* 2007b), lepidosis (Minoli *et al.* 2014), patrones de coloración dorsal (Abdala *et al.* 2012b) y melanismo (Escudero *et al.* 2012).

Con el fin de evaluar las hipótesis-diagnóstico previas para las especies de este grupo, se analizaron las variaciones morfométricas considerando 13 de las especies actualmente descritas para el grupo *L. fitzingerii* (véase, [Conclusiones, Capítulo I](#)).

En las últimas décadas del siglo XX, este grupo de especies tuvo numerosos arreglos y cambios taxonómicos controversiales, principalmente desde comienzos de la década de 1970 (Ceï 1973a; Ceï & Scolaro 1977a; Scolaro & Ceï 1977) hasta la actualidad (Nori *et al.* 2010a; Abdala *et al.* 2012b, 2012c). Todos estas propuestas de cambios taxonómicos en este grupo utilizan morfología, pero ninguno de ellos analizó las diferencias entre especies mediante la implementación de análisis estadísticos para sustentar las diferencias en las diagnóstico. La implementación de estos análisis representa un paso importante para evaluar las diferencias morfológicas entre estas especies. La morfometría clásica con análisis estadísticos es un método aún no explorado para evaluar los límites de especies en el grupo *Liolaemus fitzingerii*. Por ello, si la inclusión de este análisis permite detectar diferencias entre las poblaciones definidas como parte de un taxón descrito con una diagnóstico tradicional, podrá dar mayor soporte a esa hipótesis de especie. El objetivo de este capítulo es revisar y evaluar la eficacia de los análisis estadísticos multivariados y univariados más frecuentemente utilizados, para detectar diferencias morfológicas considerando variables continuas y merísticas y evaluar el soporte de las especies actualmente descritas-diagnosticadas para el grupo *L. fitzingerii*.

## **Materiales y Métodos**

### ***Muestreo, material examinado, concepto de especie y criterio operacional***

Se realizaron muestreos desde Enero del 2000 hasta Enero del 2013 durante las estaciones de primavera-verano a lo largo de toda la distribución geográfica del grupo *Liolaemus fitzingerii*, el cual está comprendido desde el norte de la Provincia de Río Negro hasta el sur de la Provincia de Santa Cruz en la Patagonia Argentina (Escudero *et al.* 2012). Los ejemplares fueron colectados a mano, con horqueta y a lazo, además se tomaron datos de latitud, longitud y altura con un GPS Garmin 12™. Luego en el laboratorio las lagartijas fueron sacrificadas por un inyección pericárdica con pentotal sódico Pentovet®, fijadas en formol al 10-20% y luego transferidas a etanol al 70% (procedimiento *sensu* Simmons 2002). Los ejemplares fueron depositados en la colección herpetológica del Centro

Nacional Patagónico (LJAMM-CNP; Puerto Madryn, Chubut, Argentina), y se consultaron las colecciones herpetológicas del Museo Monte L. Bean Life Science-Brigham Young University (BYU; Provo, USA), del Museo de La Plata (MLP; La Plata, Argentina) y de la Fundación Miguel Lillo (FML; Tucumán, Argentina). Solo los considerados adultos fueron incluidos en este estudio. Se incluyeron un total de 1096 especímenes (628 machos y 468 hembras) de 247 localidades ([Figura 1.2](#), [Apéndice 1](#)). Para este estudio, se consideró el concepto general de especies *sensu* de Queiroz (1998) y para distinguir un taxón de otro se considerará un criterio operacional para cada análisis (multivariado o univariado; véase, [Análisis estadísticos](#)). Finalmente, se establece un criterio de integración final para interpretar los resultados de los diferentes análisis estadísticos (véase, [Análisis estadísticos](#)).

### ***Diseño de los análisis morfológicos***

A través de análisis multivariados y univariados, se evaluaron las diferencias interespecíficas considerando toda la distribución de cada una de las especies. Finalmente, una vez puestas a prueba las hipótesis previa de las especies ya descritas, se analizó la variación intraespecífica a lo largo de toda la distribución de cada taxón agrupando como niveles de un factor a aquellas poblaciones que poseían un hueco (*gap*) geográfico, diferenciación molecular (obtenido de datos publicados y en prensa) o ambientes considerados diferentes. El sexo y el estado de maduración fue verificado con disecciones, presencia de poros y ensanchamiento de la cola (a la altura de la cloaca). Una vez comprobada su madurez sexual, se utilizaron solo individuos considerados adultos. Estos ejemplares fueron clasificados por especie y removidos los casos con valores extremos a través de un Test de Valores Extremos (*outliers*). Los análisis morfométricos multivariados con un alto número de niveles del factor (mayor a 5) y con un gran número de casos, generalmente presentan grandes problemas para interpretar la dispersión de los individuos estudiados (véase Harlow 2005; Claude 2008; Elewa 2010). Con el objetivo de poder realizar los análisis multivariados de los trece taxa, se compararon en agrupaciones las especies más cercanas entre sí considerando la cercanía en las filogenias ya publicadas y la ubicación geográfica. En todos los análisis se consideraron tres agrupaciones: I) *Liolaemus camarones*, *L. chehuachekenk*, *L. fitzingerii*, *L. shehuen* y *L. xanthoviridis*; II) *L. casamiquelai*, *L. dumerili*, *L. goetschi*, *L. martorii* y III) *L. canqueli*, *L. melanops*, *L.*

*morenoi*, *L. purul*. Por lo tanto se evaluaron: 1- diferencias interespecíficas con estos 3 grupos, utilizando todas las poblaciones conocidas para cada especie (Figura 1.2) y 2- comparaciones exploratorias a nivel intraspecífico analizando diferencias entre metapoblaciones para cada especie.

Con el objetivo de seleccionar las variables morfológicas, se realizó una revisión bibliográfica enfocada en las descripciones de las especies del grupo *L. fitzingerii* (Cei & Scolaro 1980; Avila *et al.* 2008, 2010; Nori *et al.* 2010a; Abdala *et al.* 2012b, 2012c) y se incluyeron un total de 11 variables de medidas lineales continuas y 10 variables discretas de escamación. La terminología de las escamas y mediciones fueron realizadas siguiendo a Smith (1946). Todas las variables o caracteres bilaterales fueron medidas del lado derecho de cada espécimen, pero cuando no fue posible (*e.g.*, la falta de un miembro) los datos fueron registrados del lado izquierdo. Los conteos de escamas se realizaron con un microscopio estereoscópico Stemi DV4 Zeiss ® y las medidas biométricas lineales se tomaron utilizando un calibre electrónico Schwyz ® con precisión de 0.01 mm. Se incluyeron las variables morfométricas: LHC, longitud hocico-cloaca (medida desde el extremo anterior de la escama rostral hasta el borde anterior de la abertura cloacal); DAI, distancia axila-ingle (medida desde el borde posterior de la inserción del miembro anterior hasta el borde de la inserción del miembro posterior); LC, largo cabeza (medido desde el borde anterior del meato auditivo hasta el extremo anterior de la escama rostral); AC, ancho cabeza (medido a la altura de ambos bordes anteriores de los meatos auditivos); ALC, alto cabeza (medido desde la superficie de los parietales hasta la garganta, a la altura del borde anterior de los meatos auditivos); DEN, distancia entre narinas (medida entre los bordes más internos de ambas narinas); DNO, distancia narina-ojo (medida desde la unión de las más anteriores escamas superciliares y preoculares con el extremo anterior de la escama rostral); DRP, distancia rostral-parietal (medida desde el extremo posterior de la escama interparietal hasta la unión de ambas escamas parietales); LEA, largo extremidad anterior (medida desde el codo hasta la lamela más distal del tercer dedo); LT, largo tibial (medida desde la rodilla hasta el talón); LEP, largo extremidad posterior (medida desde el talón hasta la lamela más distal del cuarto dedo). Las variables merísticas registradas fueron: ELL, número de escamas lorilabiales; ESL, número de escamas supralabiales; EIL, número de escamas infralabiales; ECM, número de escamas en contacto con la mental; L3D, número de lamelas del tercer dedo de la extremidad anterior; L4D, número de



lamelas del cuarto dedo pata posterior; EAC, número de escamas alrededor del cuerpo; ED, número de escamas dorsales; EV, número de escamas ventrales y PPC, número de poros precloacales.

### ***Análisis estadísticos***

Se calculó para todas las especies las medidas de dispersión para cada una de las variables. La estadística descriptiva, considerando los caracteres morfológicos es uno de los recursos frecuentemente utilizados para encontrar diferencias entre especies, por lo que se evaluará la utilidad para tal fin. Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) incluyendo las variables continuas y merísticas, y un Análisis Discriminante Lineal (ADL). El ACP es comúnmente utilizado para encontrar en un contexto multivariado un conjunto de combinaciones lineales ortogonales, las cuales en su conjunto explican la variación en las variables originales (Crawley 2007). El ALD es utilizado para encontrar combinaciones lineales de variables que describen las diferencias intergrupo y uno de los objetivos de este análisis es diferenciar a cada grupo por sus características (Claude 2008). Este análisis tiene la posibilidad de proporcionar los errores de clasificación de asignación de los individuos de una especie definida *a priori* a otra especie. La implementación de los ACP y ADL se realizó con las variables divididas por la LHC, ya que modera la fuerte correlación (sin eliminarla totalmente) en el resto de las variables lineales. Se optó por esta decisión metodológica luego de realizar análisis previos con las variables “crudas”, con transformaciones a logaritmo decimal y con los residuos de las regresiones simples de cada variable continua por la LHC. Como criterio operacional para evaluar los resultados gráficos de los ACPs y ALDs (véase Breitman *et al.* 2013), se consideró como insuficiente evidencia para considerar dos especies como diferentes la dispersión de los individuos y solapamiento parcial ( $\geq 50\%$ ) de las elipses de 95 % de confianza alrededor de los baricentros (el vector promedio de cada categoría, véase Abdi *et al.* 2013). Para decidir cuantos ejes retener y analizar de los ACPs, se consideraron los criterios de “*Scree Test*”, “Proporción de Variación Registrada” y que posea un mínimo del 10% de la explicación de la variación (O’Rourke & Hatcher 2013). Para los ACPs se consideró toda variable como correlacionada con el eje retenido, las cuales presentaron una correlación  $\geq 50\%$  y un  $p < 0.05$ . Los ADL tienen como supuestos que las variables utilizadas son independientes, con homogeneidad de covarianzas y están normalmente distribuidas. Estos supuestos fueron

validados con un Test de Correlación de Spearman y Test de Normalidad uni y multivariada de Barlett.

Para los análisis univariados de las comparaciones interespecíficas se puso a prueba la interacción de las variables a través del “Principio de Marginalidad” (Claude 2008), y cuando este fue validado se implementó un Análisis de la Covarianza (ANCOVA) sobre las variables continuas con LHC como covariable, con el fin de ajustar todas las medidas correlacionadas con el tamaño. Cuando la variable no fue influenciada por la LHC, se implementó un Análisis de la Varianza (ANOVA). Cuando los valores paramétricos de  $p$  fueron significativos ( $p \leq 0,05$ ), se realizaron múltiples comparaciones *post-hoc* con un test de la diferencia honestamente significativa de Tukey (TDHS) para muestras desbalanceadas en tamaños (Yandell 1997; Miller & Haden 2006). Los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad fueron puestos a prueba con los Test de Levene (Zar 2010) y Shapiro-Wilks (Claude 2008). Cuando estos supuestos no se cumplieron, se realizó un test no paramétrico de Kruskal-Wallis; además este mismo test se aplicó a todas las variables discretas con comparaciones múltiples *post-hoc* (Conover 1999). En estas comparaciones múltiples univariadas, se consideró como criterio operacional a dos especies como diferentes, al presentar al menos dos variables continuas y dos discretas con diferencias significativas. El criterio operacional para integrar de manera holística los diferentes análisis morfométricos (ACP, ADL y univariados) y considerar a dos taxa como distintos, es la presencia de diferencias en 2 o más de estos análisis. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el software R 3.1.0 (R Core Team 2014), se utilizaron para los ACP los paquetes FactoMineR 1.26 (Lê *et al.* 2008; Husson *et al.* 2014) y para los ADL el paquete MASS (Venables & Ripley 2002).

## Resultados

### *1. Comparaciones interespecíficas*

#### **Análisis descriptivos o medidas de dispersión**

Las comparaciones interespecíficas con las medidas de dispersión (media, desvío estándar, valores mínimos y máximos), mostraron que las variables continuas y discretas están claramente superpuestas entre especies (Tablas 1.2 y 2.2).

## Análisis multivariados

### Grupo de especies I

En los ACP, se han retenido los primeros 3 componentes. Estos tres componentes explicaron el 42.35% de la variación morfológica (Tabla 3.2). Las variables continuas presentaron mayor peso y valores de correlación para el primer componente, mientras que las variables discretas presentaron altas correlaciones para el segundo y tercer componente (Tabla 3.2). La representación gráfica en el espacio de los individuos para los PC1-PC2 y PC1-PC3 con un elipse de confianza del 95 % alrededor del baricentro de cada especie (Figura 2.2, panel izquierdo), presentó un solapamiento  $\geq 50$  % entre *Liolaemus fitzingerii* y *L. camarones*. Estas dos especies presentaron individuos en los primeros 3 componentes sin una tendencia de agrupación entre las observaciones de su nivel de factor. En el espacio de las variables (Figura 2.2, panel derecho), todas las variables continuas presentaron una fuerte correlación entre sí en el PC1, en el PC2 las variables fuertemente correlacionadas fueron ECM, L3D, L4D, EIL y para PC3 fueron las variables PPC, L4D y L3D.

En los ADL las probabilidades posteriores para el grupo de especies I (N = 487) fueron para *Liolaemus camarones* (0.05), *L. chehuachekenk* (0.21), *L. fitzingerii* (0.44), *L. shehuen* (0.20) y *L. xanthoviridis* (0.11). Los primeros dos ejes del análisis discriminante junto con las elipses con 95 % de confianza muestran un solapamiento casi total ( $\geq 50$  %) entre *L. camarones* y *L. fitzingerii*, y  $\leq 50$  % entre *L. chehuachekenk*, *L. shehuen* y *L. xanthoviridis* (Figura 5.2). *L. camarones* fue la especie que presentó la tasa de clasificación más alta (22 de 23 individuos, error = 95.65 %), seguido por *L. xanthoviridis* (30 de 54 individuos, error = 55.56 %), *L. shehuen* (51 de 95 individuos, error = 53.68 %), *L. chehuachekenk* (52 de 100 individuos, error = 52 %) y *L. fitzingerii* (20 de 215 individuos, error = 9.3 %). El grupo de especies I presentó un total de 175 casos mal clasificados (35.93 %) a partir de los 487 especímenes analizados (Tabla 4.2).

### Grupo de especies II

En los ACP, se han retenido los primeros 3 componentes. Estos tres componentes explicaron el 45.87 % de la variación morfológica (Tabla 3.2). Las variables continuas presentaron mayor peso y valores de correlación para el primer y tercer componente, mientras que las variables discretas presentaron altas correlaciones para el segundo

componente (Tabla 3.2). La representación gráfica en el espacio de los individuos para los PC1-PC2 y PC1-PC3 con un elipse de confianza del 95 % alrededor del baricentro de cada especie (Figura 3.2, panel izquierdo), claramente presentó un solapamiento  $\geq 50$  % entre *Liolaemus dumerili* y *L. martorii*, y a casi total ( $\geq 50$  %) entre *L. dumerili* y *L. goetschi*. En el espacio de las variables (Figura 3.2, panel derecho), siete de las variables continuas presentaron una fuerte correlación entre sí en el PC1 (Tabla 3.2), en el PC2 las variables fuertemente correlacionadas fueron ESL, ELL, L4D y L3D, y para PC3 fueron las variables LT, LEP y ELL.

En los ADL las probabilidades posteriores para el grupo de especies II (N = 242) fueron para *Liolaemus casamiquelai* (0.14), *L. dumerili* (0.19), *L. goetschi* (0.4), *L. martorii* (0.26). A través de las elipses con 95 % de confianza de los primeros dos ejes del análisis discriminante, se evidencia un completo solapamiento ( $\geq 50$  %) entre *L. dumerili* y *L. goetschi*; a su vez estas dos especies presentan un solapamiento parcial con *L. martorii* (Figura 6.2). En la clasificación de los individuos, la especie con la tasa de error más alta fue *L. dumerili* (32 de 47 individuos, error = 68.09 %), seguido por *L. martorii* (28 de 63 individuos, error = 44.44 %), *L. goetschi* (34 de 97 individuos, error = 35.05 %) y *L. casamiquelai* (5 de 35 individuos, error = 14.29 %). El grupo de especies II presentó un total de 99 casos mal clasificados (40.91 %) a partir de los 242 especímenes analizados (Tabla 4.2).

### Grupo de especies III

En los ACP, se han retenido los primeros 3 componentes. Estos tres componentes explicaron el 42.61 % de la variación morfológica (Tabla 3.2). Las variables continuas presentaron mayor peso y valores de correlación para el primer y segundo componente, mientras que las variables discretas presentaron altas correlaciones para el tercer componente (Tabla 3.2). La representación gráfica en el espacio de los individuos y las elipses de 95 % de confianza alrededor del baricentro de cada especie (Figura 4.2, panel izquierdo), presentó un solapamiento  $\geq 50$  % entre *Liolaemus canqueli* y *L. melanops* para PC1-PC2. En el espacio de las variables (Figura 4.2, panel derecho), cuatro variables continuas presentaron una fuerte correlación entre sí en el PC1 y PC2 y en el PC3 las variables fuertemente correlacionadas fueron merísticas (EV, EAC, EL).

En los ADL las probabilidades posteriores para el grupo de especies III (N = 367) fueron para *Liolaemus canqueli* (0.26), *L. melanops* (0.63), *L. morenoi* (0.04), *L. purul* (0.07). La interpretación de las elipses con 95 % de confianza de los primeros dos ejes del análisis discriminante presentan un claro solapamiento  $\geq 50$  % para *L. melanops* y *L. morenoi*. Todos los individuos de *L. morenoi* se encuentran incluidos dentro de las elipses de las otras especies (Figura 7.2). Esta especie presentó la tasa de error de clasificación más alta (13 de 13 individuos, error = 100 %), seguido por *L. purul* (15 de 27 individuos, error = 55.56 %), *L. canqueli* (52 de 94 individuos, error = 55.32 %) y *L. melanops* (21 de 233 individuos, error = 9.01 %). El grupo de especies III presentó un total de 101 casos mal clasificados (27.52 %) a partir de los 367 especímenes analizados (Tabla 4.2).

### Análisis Univariados

En los análisis univariados generales se encontraron diferencias significativas para todas las variables. Las variables con diferencias significativas para los test de ANCOVA son DAI ( $F_{12, 1083} = 5.362$ ;  $p = < 0.00001$ ) y para los ANOVAs se encontraron diferencias en LHC ( $F_{12, 1083} = 41.861$ ;  $p = < 0.00001$ ), DEN ( $F_{12, 1083} = 43.813$ ;  $p = < 0.00001$ ), DRP ( $F_{12, 1083} = 40.69$ ;  $p = < 0.00001$ ), LEA ( $F_{12, 1083} = 45.215$ ;  $p = < 0.00001$ ), LT ( $F_{12, 1083} = 30.166$ ;  $p = < 0.00001$ ), LEP ( $F_{12, 1083} = 40.298$ ;  $p = < 0.00001$ ). Los resultados generales de los Test de Kruskal-Wallis mostraron diferencias significativas para LC ( $H_{(12, n=1096)} = 280.1599$ ,  $p = < 0.00001$ ), AC ( $H_{(12, n=1096)} = 351.5574$ ,  $p = < 0.00001$ ), ALC ( $H_{(12, n=1096)} = 318.4557$ ,  $p = < 0.00001$ ), DNO ( $H_{(12, n=1096)} = 348.8365$ ,  $p = < 0.00001$ ), ELL ( $H_{(12, n=1096)} = 106.463$ ,  $p = < 0.00001$ ), ESL ( $H_{(12, n=1096)} = 49.9382$ ,  $p = < 0.00001$ ), EIL ( $H_{(12, n=1096)} = 212.5086$ ,  $p = < 0.00001$ ), ECM ( $H_{(12, n=1096)} = 162.6826$ ,  $p = < 0.00001$ ), L3D ( $H_{(12, n=1096)} = 126.1243$ ,  $p = < 0.00001$ ), L4D ( $H_{(12, n=1096)} = 139.6174$ ,  $p = < 0.00001$ ), EAC ( $H_{(12, n=1096)} = 350.4159$ ,  $p = < 0.00001$ ), ED ( $H_{(12, n=1096)} = 211.4957$ ,  $p = < 0.00001$ ), EV ( $H_{(12, n=1096)} = 538.8115$ ,  $p = < 0.00001$ ), PPC ( $H_{(12, n=1096)} = 75.5016$ ,  $p = < 0.00001$ ).

En las comparaciones múltiples del grupo de especies I, se encontraron 19 variables morfológicas que presentaron diferencias significativas (10 continuas y 9 discretas). Los análisis *post-hoc* entre los taxa, reflejan que todos ellos difieren como mínimo en dos variables continuas y dos merísticas; excepto entre *Liolaemus fitzingerii* y *L. camarones* que difieren en cuatro variables continuas de la cabeza (Tabla 5.2). En el grupo de especies

II, 20 variables morfológicas presentaron diferencias significativas (11 continuas y 9 discretas). Entre estas especies el criterio operacional no es validado en las comparaciones entre *L. dumerili* versus *L. goetschi* (difieren solo en ESL y L3D) y versus *L. martorii* (difieren en ELL y ELS). Este resultado (Tabla 6.2) también es observado en las comparaciones entre *L. goetschi* y *L. martorii*, ya que presentan diferencias en una variable continua (LEP) y 3 discretas (ECM, EAC, ED). En el grupo de especies III, 20 variables morfológicas presentaron diferencias significativas (10 continuas y 10 discretas). Los resultados de las comparaciones de estas especies arrojaron que serían diferentes, de acuerdo al criterio operacional establecido para los análisis univariados (Tabla 7.2). Todas las variables con diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) entre las especies a través de las comparaciones múltiples *post-hoc* están detalladas en tablas cruzadas (Tablas 5.2, 6.2 y 7.2).

## 2. Comparaciones intraespecíficas exploratorias

### Análisis de Componentes Principales

Al analizar la variación intraespecífica de la especie *Liolaemus chehuachekenk* se han retenido los primeros 3 componentes del ACP. Estos tres componentes explicaron el 48.34 % de la variación morfológica entre las dos agrupaciones comparadas (Tabla 8.2). Las variables continuas presentaron mayor peso y valores de correlación (8 variables) y solo una variable de escamas (PPC) para el primer componente, mientras que las variables discretas presentaron altas correlaciones para el segundo (ED y EAC) y el tercer componente por ambos tipos de variables (Tabla 8.2). La representación gráfica en el espacio de los individuos para los PC1-PC2 y PC1-PC3 con un elipse de confianza del 95 % alrededor del baricentro de cada especie (Figura 8.2, panel superior izquierdo), presentó una clara separación entre los dos grupos comparados. Estos dos grupos presentaron individuos en los primeros 3 componentes con una clara tendencia de agrupación considerando las observaciones de su nivel de factor. Al evaluar de manera exploratoria la potencial variación intraespecífica de poblaciones asignadas a *L. dumerili*, se retuvieron los primeros 3 componentes del ACP. Estos ejes explicaron el 44.50 % de la variación morfológica (Tabla 8.2). El primer componente posee 8 variables continuas y 1 discreta fuertemente correlacionada, aportando casi el 22 % de la variación. En el morfoespacio de los individuos, se observa una separación total en PC1-PC2 y un solapamiento parcial entre

los P1-PC2 (Figura 9.2, panel superior izquierdo). Los primeros 3 componentes de las comparaciones intraespecífica para *L. goetschi*, permiten explicar el 50.26 % de la variación entre los dos grupos comparados (Tabla 9.2). Los primeros dos componentes presentan como variables más importantes tanto variables continuas como discretas con altos valores de correlación. En el espacio de los individuos se puede observar en PC1-PC2 y PC1-PC3, una clara separación en el morfoespacio entre los dos grupos y con sus elipses en cuadrantes opuestos (Figura 10.2, panel superior izquierdo). Finalmente, para *L. xanthoviridis* los 3 primeros componentes explicaron el 51.25 % de la variación morfológica para los dos grupos comparados. El primer eje fue explicado en solamente por la fuerte correlación de variables continuas, mientras que los segundo y tercer componente fueron explicados en su mayoría por variables discretas (Tabla 9.2). Los individuos presentan una clara separación y sus elipses de 95 % de confianza no se solapan y se encuentran en cuadrantes opuestos (Figura 11.2, panel superior izquierdo).

### **Análisis Discriminante Lineal**

En la evaluación de la variación en *Liolaemus chehuachekenk* (N = 100) a través del ADL, las probabilidades posteriores fueron para *Liolaemus chehuachekenk* (0.46) y *L. chehuachekenk\_sur* (0.54). A través del histograma con la clasificación de los individuos se observa una separación casi total entre estos dos grupos (Figura 8.2, panel inferior). *L. chehuachekenk* y *L. chehuachekenk\_sur* presentaron errores de clasificación con valores muy bajos (1 de 46 y 3 de 54, respectivamente; Tabla 10.2), con un 4 % de error general. Las variación de los grupos comparados en *Liolaemus dumerili* (N = 48) a través del ADL, las probabilidades posteriores fueron para *Liolaemus dumerili* (0.40) y *L. dumerili\_sp* (0.60). La clasificación de los individuos mediante el histograma, permite observar una separación casi total entre estos dos grupos (Figura 9.2, panel inferior). Estos dos grupos presentaron un error general del 8.33 % y un bajo número de individuos mal clasificados (*L. dumerili* 2 de 19 y *L. dumerili\_sp* 2 de 29; Tabla 10.2). Las comparaciones entre los grupos (N = 97) explorados de *L. goetschi* y *L. goetschi\_cuy* arrojaron probabilidades posteriores de 0.44 y 0.55 respectivamente. En la clasificación representada en el histograma (Figura 10.2, panel inferior) se observa una separación de los dos grupos. El error general es de 14.43 % y se clasificaron erróneamente 5 ejemplares de 43 para *L. goetschi* y 9 de 54 para *L. goetschi\_cuy* (Tabla 10.2). Los grupos comparados (N = 54)

arrojaron probabilidades posteriores de 0.48 para *L. xanthoviridis* y 0.51 para *L. xanthoviridis\_oeste*. La tasa de error general en la clasificación fue baja (11.11 %), con un error para *L. xanthoviridis* en 1 de 26 ejemplares y 5 de 28 para *L. xanthoviridis\_oeste* (Tabla 10.2). Se observa en el histograma la clara separación de los dos grupos comparados (Figura 11.2).

## Discusión y conclusiones

Este es el primer trabajo con análisis estadísticos sobre la morfología externa, que evalúa las diferencias entre las especies diagnosticadas del grupo *Liolaemus fitzingerii*. Estos resultados presentan evidencia de soporte para diferenciar 8 de las 13 hipótesis de especies previas puestas a prueba a través de los análisis morfométricos. En la literatura taxonómica de *Liolaemus*, es usual encontrar descripciones de especies nuevas (*e.g.*, Ocampo *et al.* 2012) con estadística descriptiva o valores de dispersión (usualmente en tablas) como la única evidencia que sustenta la hipótesis de esta nueva especie. Los resultados de este enfoque utilizando medidas de dispersión, muestran que no contribuyen a detectar claras diferencias entre las especies. Estas variables (tanto continuas como discretas) presentaron valores de media, desvíos elevados y mínimos-máximos claramente solapados. En congruencia con lo encontrado en otros grupos y complejos de *Liolaemus* (Abdala 2005; Scolaro & Cei 2006; Nori *et al.* 2010a), los valores de dispersión aquí presentados no presentan diferencias claras o útiles para establecer diferencias entre los taxa. Las variables morfológicas continuas han sido ampliamente estudiadas y presentan una gran variación latitudinal (Cruz *et al.* 2005; Pincheira-Donoso *et al.* 2007b, 2008a), presentando una alta plasticidad fenotípica influenciada por el ambiente (Cruz *et al.* 2005; Naya & Bozinovic 2006; Canale & Henry 2010). Por lo tanto, la utilización de la estadística descriptiva como el único criterio para delimitar especies sin otro tipo de análisis estadísticos, objetivos y repetibles, junto con ninguna otra prueba más que diferencias subjetivas y cualitativas observadas (por ejemplo, patrones de coloración), no representa una herramienta útil para proponer una hipótesis robusta y diagnosticar una nueva especie de *Liolaemus*.

Hasta la actualidad son pocos los trabajos que han implementando el Análisis de Componentes Principales con variables morfológicas para delimitar especies de *Liolaemus*



(Breitman *et al.* 2011b; Aguilar *et al.* 2013). Este análisis permite encontrar en un contexto multivariado, un set de combinaciones lineales ortogonales estandarizadas que en conjunto explican la variación de las variables originales (Crawley 2007). El ACP transforma los datos a un nuevo sistema de coordenadas, de manera que la mayor variación de los datos se encuentra en la primera nueva variable transformada (llamado el primer componente principal), la segunda variable transformada con menor variación, y así sucesivamente. Los ejes ortogonales de la ACP resumen la variación en orden decreciente y la observación de los individuos se proyecta a lo largo de estos ejes. La valores de una observación sobre un componente dado corresponde una proyección de los datos, en la cual los individuos deben ser interpretados en el morfoespacio para cada uno de los ejes (Claude 2008). A pesar de que este tipo de análisis no tiene como objetivo diferenciar niveles de un factor, es de gran utilidad para diferenciar individuos (Claude 2008), la interacción entre las variables (Lê *et al.* 2008) y utilizar variables altamente correlacionadas (Luo *et al.* 1999; Harlow 2005). Los resultados de los ACPs para el grupo de especies I considerando el espacio de los individuos, mostraron un solapamiento total de las especies *Liolaemus camarones* y *L. fitzingerii* tomando como referencia los 3 primeros ejes y las elipses de 95 % de confianza (Figura 2.2, panel izquierdo). Los resultados de este análisis no presentan evidencia que soporte la diferenciación entre estos dos taxa. Los resultados de los ACPs para el grupo de especies II considerando el espacio de los individuos y las elipses de 95 % de confianza, mostraron solapamientos parciales entre *L. dumerili* y *L. martorii* (PC1-PC2) y entre *L. dumerili* y *L. goetschi* (PC1-PC3; Figura 3.2, panel izquierdo). Estos resultados no presentan evidencia concluyente para diferenciar *L. dumerili* de *L. martorii* y de *L. goetschi*. Para el grupo de especies III, los resultados de los ACPs en el espacio de los individuos, mostraron un solapamiento parcial entre *L. canqueli* y *L. melanops* (PC1-PC2; Figura 4.2, panel izquierdo). Estos resultados se podrían considerar de uso parcial para diferenciar estas dos especies, ya que se puede observar la gran dispersión de los individuos de *L. melanops* en el morfoespacio en relación a su baricentro para PC1-PC2 pero no así en PC1-PC3. La gran dispersión morfológica de especies con un amplio rango de distribución en un contexto multivariado, podría estar relacionado con variaciones geográficas en variables continuas (Zapata & Jiménez 2011). La implementación de los ACPs y la gran dispersión de los individuos en la representación gráfica aquí presentada, es congruente con otros trabajos que obtuvieron resultados similares al investigar la

problemática de límites de especies en *Liolaemus* (Breitman *et al.* 2011a; Aguilar *et al.* 2013) y en otros géneros de lagartijas (Barata *et al.* 2012; Ahmadzadeh *et al.* 2013). Sin embargo, el ACP es una gran herramienta para entender cuales son las variables que más contribuyen a la variación morfológica (Claude 2008), así como las interacciones entre las variables (Abdi *et al.* 2013). En todos los grupos comparados la mayor parte de la variación morfológica del PC1 está explicada por variables continuas, mientras que la lepidosis explica la mayor parte de la variación de los PC2 y PC3. Este método de análisis posee diversas opiniones en cuanto a su aplicación. Según Iezzoni & Pritts (1991), el ACP puede ser utilizado para evaluar cuales variables explican la mayor variabilidad entre individuos y utilizarlas para realizar otros análisis comparativos *post-hoc*; mientras que otros autores como Berner (2011), considera que los enfoques basados en los ACP son inapropiados para enfrentar la corrección del tamaño y deberían ser reemplazados a favor de métodos que utilicen modelos lineales generales univariados con una medida de tamaño corporal independiente y adecuada como covariable.

Estudios taxonómicos que se han enfocado en taxa cercanamente relacionados y descripciones nuevas de especies han utilizado frecuentemente análisis discriminante (*e.g.*, Sclaro *et al.* 1985; Passos *et al.* 2009; Medina *et al.* 2013) y los niveles de error en la clasificación de los ejemplares es variable dependiendo del grupo de estudio (para ejemplos de *Liolaemus*, véase Breitman *et al.* 2013). El Análisis Discriminante Lineal es usualmente utilizado para enfatizar las diferencias entre grupos con los pesos previos al análisis, los cuales pueden diferir en su prevalencia en el set de datos (Venables & Ripley 2002; McLachlan 2004) y encontrar combinaciones lineales de las variables que describen las diferencias intergrupo (Claude 2008). Los antecedentes del uso de ADL para discriminar especies en *Liolaemus*, muestran en la mayoría de los casos un solapamiento al menos parcial (Breitman *et al.* 2013; Medina *et al.* 2013) y fueron considerados estos antecedentes para interpretar los resultados de este análisis. Los resultados para este análisis en el grupo de especies I, permite discriminar todas las especies (solapamiento  $\leq 50\%$ ), a excepción de los ejemplares entre *L. fitzingerii* y *L. camarones*. Estas dos especies presentaron un solapamiento casi total (Figura 5.2) y una tasa de error en la clasificación en los ejemplares de *L. camarones* del 95.65 %, asignados a *L. fitzingerii* (Tabla 4.2). En el grupo de especies II, todas las especies fueron discriminadas, excepto *L. dumerili* con un solapamiento total (Figura 6.2) y una clasificación mayor del 50 % de sus individuos como

*L. goetschi* (Tabla 4.2). Los resultados de ADL del grupo de especies III discriminaron todas las especies, a excepción de *L. morenoi* con un solapamiento total con los otros 3 taxa (Figura 7.2) y una tasa de error de clasificación del 100% (Tabla 4.2). Este análisis multivariado paramétrico solo puede aplicarse a variables con una distribución normal (continuas) como las variables de medición lineales y este tipo de caracteres morfométricos pueden tener una gran variación clinal (Oufiero *et al.* 2011; Zapata & Jiménez 2011). La utilización de este análisis como evidencia exclusiva para sustentar nuevas hipótesis y diagnóstico de especies crípticas o cercanamente relacionadas, debería ser implementado con mucha precaución.

Las diferencias morfológicas entre poblaciones de lagartijas han sido estudiadas a través de análisis univariados (Lamborot *et al.* 2003; Metzger & Herrel 2005; Pincheira-Donoso *et al.* 2007a; Pincheira-Donoso & Sclaro 2007), pero solo algunos trabajos los han implementado con el fin de sustentar las descripciones de nuevas especies (Vega *et al.* 2008; Breitman *et al.* 2011a, 2011b). Existen numerosos estudios de morfometría en lagartijas que implementaron análisis estadísticos para detectar diferencias entre especies cercanas y con el fin de incluir tests paramétricos (ANCOVAs, MANOVAs), estandarizaron todas las variables por la longitud hocico cloaca (*e.g.*, Kaliontzopoulou *et al.* 2005), pero sin especificar si esta decisión metodológica esta respaldada por la validación previa de un sesgo originado por interacción o colinealidad en las variables. Considerando el criterio operacional definido anteriormente para los análisis univariados, en las comparaciones de los grupos de especies (Tablas 5.2, 6.2) no se encontraron diferencias suficientes entre *L. camarones* y *L. fitzingerii* (diferencias en solo 4 variables continuas en la cabeza), entre *L. dumerili* y *L. goetschi* (diferencias en 2 variables de escamas) y *L. martorii* (diferencias en 2 variables de escamas). El umbral establecido en el contexto univariado (mínimo 2 variables continuas y 2 discretas con diferencias significativas) para considerar dos taxa diferentes, está basado en que todos los trabajos previos publicados incluyen estos dos tipos de variables (Avila *et al.* 2008; Abdala *et al.* 2012b) y existen muchos aspectos biológicos, etológicos y ecológicos aún no estudiados en el grupo *L. fitzingerii* que podrían originar variaciones. De manera previa a los análisis univariados es importante establecer de manera prudente un criterio operacional con un número de variables diferentes, ya que existen numerosas causas que subyacen en las variaciones de las mediciones lineales en lagartijas. Las potenciales causas de variaciones

en variables continuas son el dimorfismo sexual (Laspiur & Acosta 2007), el tamaño de las presas (Vanhooydonck *et al.* 2010b), los sistemas de reproducción-territorialidad (Robles & Halloy 2010, 2012) y el efecto de la latitud-temperatura (Cruz *et al.* 2005); así como también como en la variación del número de escamas a lo largo de distintos microhábitats (Wegener *et al.* 2014), condiciones climáticas (Soulé & Kerfoot 1972; Wegener *et al.* 2014) y un efecto latitudinal (Oufiero *et al.* 2011). Este tipo de análisis permite evaluar simples mediciones de manera individual y son fáciles de implementar con muy poco conocimiento (Claude 2008), permitiendo realizar ajustes para superar sesgos o influencias producidas por otras variables, cumplir con supuestos estadísticos (Harlow 2005) y presentar que variables son diferentes entre las especies.

Al comparar el desempeño de los tres análisis estadísticos (ACP, ADL, univariados) implementados en este capítulo y en congruencia con Claude (2008), considero que el ACP es el más adecuado para analizar variables correlacionadas y especialmente utilizando los valores *p* asociados a los ejes (Lê *et al.* 2008). Por lo tanto, para identificar en un contexto multivariado que variables continuas delimitan mejor las especies de *Liolaemus*, el uso de el ACP es más adecuado que el ADL. Por otra parte, en coincidencia con Berner (2011) considero que los pasos más adecuados para encontrar diferencias morfométricas entre dos taxa es realizar una exploración previa con un ACP, seguido por análisis univariados de las variables más importantes de los ejes retenidos. La mayor parte de la variación detectada por los ACP fue explicada por las variables continuas, al igual que en los análisis univariados. Por el contrario si el objetivo del trabajo es clasificar individuos de grupos previamente definidos o especies de *Liolaemus* (e.g., poblaciones separadas geográficamente), el ADL puede ser el análisis indicado siempre y cuando se pueda asignar *a priori* los individuos a uno de estos grupos (Claude 2008). La implementación de este análisis tiene limitantes, ya que es relativamente difícil utilizar las variables originales, cumplir con todos los supuestos estadísticos y evaluar las tasas de error en la clasificación de los individuos (Elewa 2010). Las especies del género *Liolaemus* se caracterizan por presentar diversidad morfológica en los hábitats que ocupan (Schulte *et al.* 2004), pero a la vez conservan un diseño corporal general sin diferencias morfométricas observables a simple vista (Pincheira-Donoso *et al.* 2011). Los análisis estadísticos exploratorios a nivel intraespecífico para investigar la variación morfológica en metapoblaciones, podrían identificar grupos de poblaciones que no serían detectadas con descripciones tipológicas no

analíticas. De manera exploratoria este tipo de evidencia fue encontrada en *Liolaemus chehuachekenk*, *L. dumerili*, *L. goetschi* y *L. xanthoviridis*. Con base en estos resultados, considero de gran importancia la inclusión de análisis de variación morfométrica intraespecífica de manera previa a la descripción o cambios taxonómicos en las especies del grupo *L. fitzingerii*.

En resumen, la elección de los análisis a implementar está en estrecha relación con las características del objeto de estudio, pero en función de los resultados aquí presentados la implementación combinada e integral de ACP exploratorios y análisis univariados es el enfoque más adecuado para comparar la morfología de las especies de *Liolaemus*. Este capítulo ilustra cómo, la diagnosis clásica de un nuevo taxón puede ser sustentada con la puesta a prueba de la hipótesis de especie implementando análisis morfométricos multivariados y univariados, con una definición clara del concepto de especie y criterio operacional utilizado.

## Tablas

Especies	LHC	DAI	LC	AC	ALC	DEN	DNO	DRP	LEA	LT	LEP	N
<i>L. cam</i>	90.31±13 (52.02-107.36)	41.39±6.56 (22.62-52.29)	17.67±2.50 (11.15-20.69)	15.78±2.64 (9.41-19.09)	12.06±2.11 (7.26-15.05)	3.44±0.43 (2.53-4.07)	4.21±0.42 (3.12-4.85)	14.43±1.82 (9.45-17.22)	23.33±2.68 (14.91-26.53)	17.80±2.35 (11.05-20.65)	23.20±2.41 (15.93-25.72)	23
<i>L. canq</i>	78.46±12.31 (53.19-101.94)	36.17±6.37 (22.51-48.21)	16±2.19 (11.48-20.84)	12.16±2.15 (7.95-18.40)	9.67±1.87 (4.30-13.16)	3.07±0.49 (2-4.30)	4.16±0.57 (2.90-5.43)	12.57±1.62 (9.32-15.63)	20.83±2.82 (14.49-28.82)	15.95±2.32 (11.20-21.11)	21.55±2.58 (15.99-26.84)	94
<i>L. cas</i>	89±9.59 (61.17-103.85)	42.36±5.78 (27.28-53.32)	16.98±1.75 (12.34-20.90)	13.56±1.93 (9.04-17.79)	10.81±1.40 (7.21-14.63)	3.32±0.36 (2.50-4.23)	4.34±0.59 (2.94-5.41)	13.31±1.34 (9.88-15.96)	23.20±2.03 (15.47-26.88)	17.68±1.81 (12.63-21.69)	23.40±2.06 (15.73-26.64)	35
<i>L. che</i>	88.09±12.03 (42.55-103.69)	39.73±6.77 (14.36-50.70)	17.79±2.21 (10.58-22.19)	13.59±2.48 (6.61-19.07)	10.86±1.77 (4.98-13.93)	3.06±0.53 (1.45-4)	4.26±0.51 (2.70-5.32)	13.79±1.60 (8.18-16.61)	22.70±3.13 (9.26-27.20)	17.24±2.31 (8.87-21.32)	22.93±2.66 (12.20-28.06)	100
<i>L. dum</i>	69.55±8.43 (52.28-84.40)	30.87±4.92 (19.56-40.55)	14.43±1.79 (10.07-18.34)	10.96±1.60 (7.10-14.32)	8.43±1.38 (5.70-11.96)	2.42±0.40 (1.55-3.26)	3.63±0.48 (2.80-5.19)	11.30±1.24 (8.34-13.67)	18.15±2.11 (13.20-22.21)	13.91±1.92 (9.83-19.07)	18.67±2.10 (13.63-22.60)	47
<i>L. fitz</i>	84.43±13.76 (44.77-110.64)	38.66±7.29 (19.05-52.37)	16.41±2.34 (9.51-21.44)	14.01±2.34 (8.17-19.10)	10.58±1.75 (5.99-14.61)	3.24±0.39 (2-4.26)	3.94±0.47 (2.42-5.18)	13.48±1.75 (8.14-17.34)	21.92±3.01 (11.51-29.15)	16.52±2.33 (9.45-21.57)	21.96±2.67 (12.85-27.59)	215
<i>L. goet</i>	70.09±7.42 (56.26-95.87)	31.75±4.81 (23.03-53.60)	14.57±1.37 (12.05-18.98)	10.97±1.16 (7.92-13.49)	8.56±1.13 (6.92-13.54)	2.60±0.47 (1.90-4.11)	3.56±0.54 (2.20-4.71)	11.42±1.08 (8.51-14.14)	18.08±2 (11.80-23.57)	14.21±1.92 (11.28-22.93)	19.08±2.11 (15.30-27.67)	97
<i>L. mart</i>	65.72±5.36 (54.15-76.26)	29.97±2.75 (23.91-36.31)	13.99±1.40 (11.41-17.23)	10.78±1.12 (8.45-13.47)	8.21±0.93 (6.64-10.08)	2.48±0.33 (1.84-3.25)	3.53±0.32 (2.70-4.11)	11.18±0.99 (9.35-13.60)	17.13±1.50 (13.92-20.20)	13.10±1.45 (10.34-17.44)	17.44±1.64 (13.89-21.36)	63
<i>L. mel</i>	70.96±10.28 (45.55-94.32)	32.04±5.19 (17.43-45.46)	14.52±2 (9.87-19.42)	11.18±1.85 (7.50-15.84)	8.72±1.55 (5.50-12.83)	2.59±0.40 (1.60-3.75)	3.47±0.45 (1.94-4.65)	11.44±1.46 (8.13-15.68)	18.86±2.61 (11.24-26.16)	14.85±2.27 (9.23-19.89)	19.66±2.53 (13.15-25.72)	233
<i>L. mor</i>	78.29±7.47 (64.04-89.32)	34.21±3.61 (28.03-39.38)	16.18±1.59 (13.78-19.06)	13.74±1.71 (11.52-16.95)	9.98±1.21 (7.95-12.10)	3.08±0.39 (2.47-3.85)	3.75±0.32 (3.33-4.38)	13.04±1.22 (11.23-15.28)	21.35±1.63 (18.97-23.89)	15.93±1.45 (13.62-18.39)	21.87±1.57 (19.27-24.24)	13
<i>L. pur</i>	67.77±5.95 (56.50-79.89)	29.61±3.13 (22.27-36.45)	14.44±1.40 (11.97-17.52)	12.02±1.11 (9.33-13.98)	9.01±1.10 (6.88-11.22)	2.91±0.55 (2.14-4.33)	3.11±0.56 (1.97-3.97)	11.70±0.99 (9.96-14.01)	18.17±1.37 (15.29-21.20)	13.74±1.45 (11.47-16.70)	18.86±1.55 (15.99-21.48)	27
<i>L. she</i>	77.82±8.72 (50.82-99.84)	34.77±4.53 (20.99-44.88)	15.73±1.68 (10.70-19.59)	13.24±1.83 (8.72-17.42)	9.81±1.39 (5.84-12.36)	2.98±0.41 (1.91-3.95)	3.64±0.36 (2.37-4.66)	12.44±1.10 (8.81-14.77)	21.06±2.33 (13.93-25.81)	15.62±1.72 (9.94-19.39)	21.35±2.19 (14.55-26.26)	95
<i>L. xant</i>	79.93±13.60 (44.11-101.04)	37.14±7.20 (20.21-48.37)	16.25±2.59 (9.70-20.01)	11.83±1.78 (7.48-14.78)	9.80±1.85 (5.03-12.90)	2.85±0.45 (1.85-4.22)	4.18±0.62 (2.39-5.47)	12.75±1.71 (8.12-15.52)	21.24±3.31 (11.79-26.98)	16.07±2.67 (8.89-20.24)	21.28±2.80 (12.89-26.91)	54

Tabla 1.2: Tabla con los valores de dispersión para las variables morfológicas continuas de las especies del grupo *L. fitzingerii*.

Especies	ELL	ESL	EIL	ECM	L3D	L4D	EAC	ED	EV	PPC*	N
<i>L. cam</i>	10±0.74 (8-11)	8.57±0.95 (7-11)	6.74±0.69 (6-8)	4±0 (4-4)	19.61±1.27 (18-22)	26.52±1.56 (24-30)	73.09±3.23 (68-81)	79.39±3.09 (73-84)	117.26±6.33 (104-127)	8.85±0.90 (7-10)	23
<i>L. canq</i>	10.63±1.09 (8-13)	8.62±0.61 (7-10)	6.33±0.54 (5-7)	4.27±0.63 (4-6)	19.26±1.40 (16-23)	27.10±2.15 (23-32)	72.02±3.46 (65-80)	79.40±4.34 (70-90)	117.17±6.10 (104-132)	8.12±1.05 (6-10)	94
<i>L. cas</i>	10.43±1.01 (9-13)	8.69±0.83 (7-10)	6.49±0.56 (5-7)	4.09±0.37 (4-6)	19.69±1.47 (17-23)	27.80±2.07 (22-31)	70.23±4.64 (61-78)	78±4.90 (67-89)	113.06±7.26 (96-129)	8.41±0.87 (7-10)	35
<i>L. che</i>	10.63±1.23 (8-13)	8.78±0.82 (7-11)	6.26±0.54 (5-8)	4.11±0.42 (4-6)	19.97±1.38 (18-24)	28.19±2.01 (24-33)	71.94±3.95 (63-81)	78.89±5.10 (65-96)	118.34±7.08 (98-138)	8.54±1.16 (5-11)	100
<i>L. dum</i>	9.11±1.64 (7-12)	7.89±1.01 (6-10)	6.09±0.46 (5-7)	4.19±0.54 (4-6)	18.57±1.23 (16-21)	27.19±1.64 (24-30)	64.85±3.57 (56-74)	75.49±4.24 (64-87)	101.98±6.51 (92-130)	7.64±1.13 (5-9)	47
<i>L. fitz</i>	10.05±1.24 (7-13)	8.41±0.83 (6-11)	6.80±0.58 (5-8)	4.19±0.55 (4-6)	18.88±1.28 (15-23)	26.56±1.63 (22-31)	71.98±3.35 (62-79)	78.63±3.82 (68-90)	117.35±5.50 (104-135)	8.87±1.32 (5-12)	215
<i>L. goet</i>	9.42±1.60 (7-13)	8.45±0.89 (6-11)	6.23±0.55 (5-8)	4.38±0.76 (4-6)	19.46±1.30 (17-23)	27.27±1.74 (23-32)	66.02±4.68 (57-83)	76.46±5.24 (66-90)	103.24±6.60 (88-121)	7.57±0.98 (6-10)	97
<i>L. mart</i>	9.81±1.53 (6-13)	8.44±0.93 (6-11)	6.05±0.55 (5-7)	4.11±0.44 (4-6)	18.79±1.43 (15-22)	27.05±1.90 (23-32)	63.35±3.25 (54-70)	73.81±4.19 (62-84)	101.48±7.61 (83-118)	7.71±1.41 (5-10)	63
<i>L. mel</i>	9.53±1.52 (5-13)	8.47±0.81 (6-11)	6±0.59 (5-7)	4.07±0.31 (4-6)	19.84±1.42 (16-24)	27.91±1.83 (22-33)	69.05±3.97 (60-79)	77.75±4.56 (66-91)	109.19±6.40 (92-125)	8.24±1.15 (6-11)	233
<i>L. mor</i>	10.31±0.75 (9-11)	8.08±0.49 (7-9)	6.15±0.38 (6-7)	4±0 (4-4)	19.62±1.04 (18-21)	28.15±1.86 (26-31)	67.69±3.71 (64-76)	69±2.80 (64-72)	111.38±6.58 (101-119)	8.11±1.27 (6-10)	13
<i>L. pur</i>	10.70±0.61 (9-12)	8.70±0.78 (7-10)	6.41±0.64 (5-8)	5.52±0.85 (4-6)	18.70±1.23 (16-21)	26.52±2.14 (22-30)	67.63±4.22 (59-76)	72.07±4.91 (63-80)	104±4.06 (97-113)	7.59±0.87 (6-9)	27
<i>L. she</i>	9.79±1.62 (7-13)	8.62±0.91 (6-11)	6.42±0.66 (5-8)	4.16±0.49 (4-6)	19.99±1.27 (16-23)	28.78±1.51 (26-32)	70.14±3.80 (60-80)	74.69±4.48 (62-85)	115.74±6.56 (100-134)	8.76±1.23 (7-11)	95
<i>L. xant</i>	9.54±0.93 (8-11)	8.33±0.78 (7-10)	6.35±0.59 (5-8)	4.52±0.82 (4-6)	20.04±1.37 (18-23)	27.94±2.33 (23-33)	71.65±3.67 (61-80)	82.06±4.90 (72-95)	120.65±5.31 (108-131)	8.48±1.00 (7-11)	54

Tabla 2.2: Tabla con los valores de dispersión para las variables morfológicas discretas de las especies del grupo *L. fitzingerii*. \* Valores obtenidos utilizando solo los machos, las hembras no presentaron poros precloacales.

Especies Grupo I								
PC1			PC2			PC3		
Eig. Comp.	4.47		Eig. Comp.	2.23		Eig. Comp.	1.77	
% Var.	22.33		% Var.	11.15		% Var.	8.87	
% Var.	22.33		% Var.	33.48		% Var.	42.35	
Acum.			Acum.			Acum.		
Correlaciones		valor <i>p</i>	Correlaciones		valor <i>p</i>	Correlaciones		valor <i>p</i>
LEP.LHC	0.79	<0.00001	L4D	0.61	<0.00001	PPC	0.57	<0.00001
LT.LHC	0.75	<0.00001	L3D	0.59	<0.00001	L3D	0.52	<0.00001
DRP.LHC	0.74	<0.00001						
LC.LHC	0.71	<0.00001						
LEA.LHC	0.67	<0.00001						
DAI.LHC	0.60	<0.00001						
Especies Grupo II								
PC1			PC2			PC3		
Eig. Comp.	4.33		Eig. Comp.	2.57		Eig. Comp.	2.27	
% Var.	21.65		% Var.	12.87		% Var.	11.36	
% Var.	21.65		% Var.	34.51		% Var.	45.87	
Acum.			Acum.			Acum.		
Correlaciones		valor <i>p</i>	Correlaciones		valor <i>p</i>	Correlaciones		valor <i>p</i>
LC.LHC	0.84	<0.00001	L3D	0.67	0.00	LT.LHC	0.58	<0.00001
DRP.LHC	0.78	<0.00001	L4D	0.56	0.00	LEP.LHC	0.57	<0.00001
DAI.LHC	0.59	<0.00001	ESL	0.54	0.00	ELL	-0.57	<0.00001
AC.LHC	0.55	<0.00001	ELL	0.52	0.00			
DNO.LHC	0.50	<0.00001						
ED	-0.51	<0.00001						
EV	-0.67	<0.00001						
Especies Grupo III								
PC1			PC2			PC3		
Eig. Comp.	3.55		Eig. Comp.	2.87		Eig. Comp.	2.11	
% Var.	17.74		% Var.	14.34		% Var.	10.53	
% Var.	17.74		% Var.	32.08		% Var.	42.61	
Acum.			Acum.			Acum.		
Correlaciones		valor <i>p</i>	Correlaciones		valor <i>p</i>	Correlaciones		valor <i>p</i>
DRP.LHC	0.80	<0.00001	LEP.LHC	0.74	<0.00001	EV	0.67	<0.00001
AC.LHC	0.73	<0.00001	LT.LHC	0.65	<0.00001	EAC	0.58	<0.00001



LC.LHC	0.61	<0.00001	LEA.LHC	0.56	<0.00001	ELL	0.56	<0.00001
DAI.LHC	0.61	<0.00001						

Tabla 3.2: Resultado de las correlaciones de los ACP entre los PCs de las variables morfológicas en los análisis interespecíficos. Se presentan los valores de correlación mayores al 50% y con un  $p \leq 0.05$ .

<b>Grupo I</b>	<i>L. cam</i>	<i>L. che</i>	<i>L. fitz</i>	<i>L. she</i>	<i>L. xant</i>	N real	Indv Mal Clasif	% Error
<i>L. cam</i>	1	0	21	1	0	23	22	95.65
<i>L. che</i>	1	48	27	15	9	100	52	52.00
<i>L. fitz</i>	0	4	195	15	1	215	20	9.30
<i>L. she</i>	0	5	44	44	2	95	51	53.68
<i>L. xant</i>	0	14	14	2	24	54	30	55.56
<b>Grupo II</b>	<i>L. cas</i>	<i>L. dum</i>	<i>L. goet</i>	<i>L. mart</i>	-----	N real	Indv Mal Clasif	% Error
<i>L. cas</i>	30	1	4	0	-----	35	5	14.29
<i>L. dum</i>	1	15	24	7	-----	47	32	68.09
<i>L. goet</i>	9	9	63	16	-----	97	34	35.05
<i>L. mart</i>	1	1	26	35	-----	63	28	44.44
<b>Grupo III</b>	<i>L. canq</i>	<i>L. mel</i>	<i>L. mor</i>	<i>L. pur</i>	-----	N real	Indv Mal Clasif	% Error
<i>L. canq</i>	42	51	0	1	-----	94	52	55.32
<i>L. mel</i>	16	212	0	5	-----	233	21	9.01
<i>L. mor</i>	0	12	0	1	-----	13	13	100.00
<i>L. pur</i>	0	15	0	12	-----	27	15	55.56

Tabla 4.2: Clasificación de los individuos a partir de los Análisis Lineales Discriminantes a nivel interespecífico con las variables continuas ajustadas por LHC.

Especies	<i>L. camarones</i>	<i>L. chehuachekenk</i>	<i>L. fitzingerii</i>	<i>L. shehuen</i>	<i>L. xanthoviridis</i>
<i>L. camarones</i> (n = 23)	-----	AC+, DEN&, ELL+, EIL+, L4D+	LC+, AC+, ALC+, DNO+	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, EIL+, L4D+, EAC+, ED+	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DRP&, EIL+, ECM+, L4D+, EV+
<i>L. chehuachekenk</i> (n = 100)	AC+, DEN&, ELL+, EIL+, L4D+	-----	LC+, DNO+, ELL+, ESL+, EIL+, L3D+, L4D+	LHC&, LC+, ALC+, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, ELL+, EIL+, L4D+, EAC+, ED+, EV+	LHC&, DAI*, LC+, AC+, ALC+, DRP&, ELL+, ESL+, ECM+, ED+, EV+
<i>L. fitzingerii</i> (n = 215)	LC+, AC+, ALC+, DNO+	LC+, DNO+, ELL+, ESL+, EIL+, L3D+, L4D+	-----	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LT&, EIL+, L3D+, L4D+, EAC+, ED+	AC+, ALC+, DEN&, DNO+, ELL+, EIL+, ECM+, L3D+, ED+, EV+
<i>L. shehuen</i> (n = 95)	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, EIL+, L4D+, EAC+, ED+	LHC&, LC+, ALC+, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, ELL+, EIL+, L4D+, EAC+, ED+, EV+	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LT&, EIL+, L3D+, L4D+, EAC+, ED+	-----	DAI*, AC+, DNO+, ECM+, L4D+, EAC+, ED+, EV+
<i>L. xanthoviridis</i> (n = 54)	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DRP&, EIL+, ECM+, L4D+, EV+	LHC&, DAI*, LC+, AC+, ALC+, DRP&, ELL+, ESL+, ECM+, ED+, EV+	AC+, ALC+, DEN&, DNO+, ELL+, EIL+, ECM+, L3D+, ED+, EV+	DAI*, AC+, DNO+, ECM+, L4D+, EAC+, ED+, EV+	-----

Tabla 5.2: Resultados de las comparaciones múltiples *post hoc* entre las especies del grupo I. Solo se presentan las variables que presentan diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ). Referencias: \*: ANCOVA test, &: ANOVA test, +: Kruskal-Wallis test, LHC: longitud hocico-cloaca, DAI: distancia axila-ingle, LC: longitud cabeza, AC: ancho cabeza, ALC: altura cabeza, DEN: distancia entre narinas, DNO: distancia narina-ojo, DRP: distancia rostral-parietal, LEA: longitud extremidad anterior, LT: longitud tibia, LEP: longitud extremidad posterior, ELL: escamas lorilabiales, ESL: escamas supralabiales, EIL: escamas infralabiales, ECM: escamas en contacto con la mental, L3D: lamelas tercer dedo anterior, L4D: lamelas cuarto dedo posterior, EAC: escamas alrededor del cuerpo, ED: escamas dorsales, EV: escamas ventrales, PPC: poros pre cloacales.

Especies	<i>L. casamiquelai</i>	<i>L. dumerili</i>	<i>L. goetschi</i>	<i>L. martorii</i>
<i>L. casamiquelai</i> (n = 35)	-----	LHC&, DAI*, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, LEP&, ELL+, ESL+, EIL+, L3D+, EAC+, ED+, EV+, PPC+	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, LEP&, ELL+, EIL+, ECM+, EAC+, ED+, EV+, PPC+	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, LEP&, ELL+, EIL+, L3D+, EAC+, ED+, EV+, PPC+
<i>L. dumerili</i> (n = 47)	LHC&, DAI*, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, LEP&, ELL+, ESL+, EIL+, L3D+, EAC+, ED+, EV+, PPC+	-----	ESL+, L3D+	ELL+, ESL+
<i>L. goetschi</i> (n = 97)	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, LEP&, ELL+, EIL+, ECM+, EAC+, ED+, EV+, PPC+	ESL+, L3D+	-----	LEP&, ECM+, EAC+, ED+
<i>L. martorii</i> (n = 63)	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, LEP&, ELL+, EIL+, L3D+, EAC+, ED+, EV+, PPC+	ELL+, ESL+	LEP&, ECM+, EAC+, ED+	-----

Tabla 6.2: Resultados de las comparaciones múltiples *post hoc* entre las especies del grupo II. Solo se presentan las variables que presentan diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ). Referencias: \*: ANCOVA test, &: ANOVA test, +: Kruskal-Wallis test, LHC: longitud hocico-cloaca, DAI: distancia axila-ingle, LC: longitud cabeza, AC: ancho cabeza, ALC: altura cabeza, DEN: distancia entre narinas, DNO: distancia narina-ojo, DRP: distancia rostral-parietal, LEA: longitud extremidad anterior, LT: longitud tibia, LEP: longitud extremidad posterior, ELL: escamas lorilabiales, ESL: escamas supralabiales, EIL: escamas infralabiales, ECM: escamas en contacto con la mental, L3D: lamelas tercer dedo anterior, L4D: lamelas cuarto dedo posterior, EAC: escamas alrededor del cuerpo, ED: escamas dorsales, EV: escamas ventrales, PPC: poros pre cloacales.

Especies	<i>L. canqueli</i>	<i>L. melanops</i>	<i>L. morenoi</i>	<i>L. purul</i>
<i>L. canqueli</i> (n = 94)	-----	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, ELL+, EIL+, ECM+, L3D+, EAC+, EV+	AC+, DNO+, ESL+, ECM+, EAC+, ED+, EV+	LHC&, LC+, ALC+, DNO+, LEA&, LT&, LEP&, ECM+, EAC+, ED+, EV+
<i>L. melanops</i> (n = 233)	LHC&, LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, LT&, ELL+, EIL+, ECM+, L3D+, EAC+, EV+	-----	LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, ELL+, ED+	AC+, DEN&, DNO+, ELL+, EIL+, ECM+, L3D+, L4D+, ED+, EV+, PPC+
<i>L. morenoi</i> (n = 13)	AC+, DNO+, ESL+, ECM+, EAC+, ED+, EV+	LC+, AC+, ALC+, DEN&, DNO+, DRP&, LEA&, ELL+, ED+	-----	LC+, AC+, ALC+, DNO+, LEA&, LEP&, ESL+, ECM+, L3D+, L4D+, EV+
<i>L. purul</i> (n = 27)	LHC&, LC+, ALC+, DNO+, LEA&, LT&, LEP&, ECM+, EAC+, ED+, EV+	AC+, DEN&, DNO+, ELL+, EIL+, ECM+, L3D+, L4D+, ED+, EV+, PPC+	LC+, AC+, ALC+, DNO+, LEA&, LEP&, ESL+, ECM+, L3D+, L4D+, EV+	-----

Tabla 7.2: Resultados de las comparaciones múltiples *post hoc* entre las especies del grupo III. Solo se presentan las variables que presentan diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ). Referencias: \*: ANCOVA test, &: ANOVA test, +: Kruskal-Wallis test, LHC: longitud hocico-cloaca, DAI: distancia axila-ingle, LC: longitud cabeza, AC: ancho cabeza, ALC: altura cabeza, DEN: distancia entre narinas, DNO: distancia narina-ojo, DRP: distancia rostral-parietal, LEA: longitud extremidad anterior, LT: longitud tibia, LEP: longitud extremidad posterior, ELL: escamas lorilabiales, ESL: escamas supralabiales, EIL: escamas infralabiales, ECM: escamas en contacto con la mental, L3D: lamelas tercer dedo anterior, L4D: lamelas cuarto dedo posterior, EAC: escamas alrededor del cuerpo, ED: escamas dorsales, EV: escamas ventrales, PPC: poros pre cloacales.

***L. chehuachekenk vs. L. chehuachekenk\_sur***

PC1			PC2			PC3		
Eig. Comp.	5.06		Eig. Comp.	2.38		Eig. Comp.	2.24	
% Var.	25.29		% Var.	11.88		% Var.	11.18	
% Var. Acum.	25.29		% Var. Acum.	37.16		% Var. Acum.	48.34	
Correlaciones	valor <i>p</i>		Correlaciones	valor <i>p</i>		Correlaciones	valor <i>p</i>	
LEP.LHC	0.78	<0.00001	ED	0.56	<0.00001	EIL	0.67	<0.00001
LT.LHC	0.74	<0.00001	EAC	0.52	<0.00001	DEN.LHC	0.65	<0.00001
DRP.LHC	0.72	<0.00001				L3D	0.56	<0.00001
DAI.LHC	0.68	<0.00001				AC.LHC	0.53	<0.00001
LC.LHC	0.67	<0.00001						
ALC.LHC	0.62	<0.00001						
PPC	0.62	<0.00001						
LEA.LHC	0.60	<0.00001						
AC.LHC	0.58	<0.00001						

***L. dumerili vs. L. dumerili\_sp***

PC1			PC2			PC3		
Eig. Comp.	4.39		Eig. Comp.	2.58		Eig. Comp.	1.93	
% Var.	21.96		% Var.	12.89		% Var.	9.65	
% Var. Acum.	21.96		% Var. Acum.	34.85		% Var. Acum.	44.50	
Correlaciones	valor <i>p</i>		Correlaciones	valor <i>p</i>		Correlaciones	valor <i>p</i>	
LEA.LHC	0.75	<0.00001	ELL	0.55	<0.00001	DEN.LHC	0.53	0.00011
LEP.LHC	0.72	<0.00001	DNO.LHC	-0.55	<0.00001	PPC	-0.59	<0.00001
AC.LHC	0.68	<0.00001	LC.LHC	-0.66	<0.00001			
ELL	0.64	<0.00001						
ALC.LHC	0.60	<0.00001						
LC.LHC	0.58	<0.00001						
LT.LHC	0.58	<0.00001						
DRP.LHC	0.53	0.00010						
DAI.LHC	0.51	0.00018						

Tabla 8.2: Resultado de las correlaciones de los ACP entre los PCs de las variables morfológicas en los análisis intraespecíficos. Se presentan los valores de correlación mayores al 50% y con un  $p \leq 0.005$ .

***L. goetschi vs. L. goetschi\_cuy***

PC1			PC2			PC3		
Eig. Comp.	4.81		Eig. Comp.	2.99		Eig. Comp.	2.25	
% Var.	24.04		% Var.	14.96		% Var.	11.27	
% Var. Acum.	24.04		% Var. Acum.	38.99		% Var. Acum.	50.26	
Correlaciones		valor $p$	Correlaciones		valor $p$	Correlaciones		valor $p$
LC.LHC	0.82	<0.00001	ELL	0.78	<0.00001	L4D	0.79	<0.00001
DRP.LHC	0.81	<0.00001	ECM	0.51	<0.00001	L3D	0.67	<0.00001
AC.LHC	0.75	<0.00001	LEA.LHC	-0.52	<0.00001			
DAI.LHC	0.71	<0.00001	LEP.LHC	-0.56	<0.00001			
PPC	0.66	<0.00001	LT.LHC	-0.57	<0.00001			
ED	-0.52	<0.00001						
EV	-0.66	<0.00001						

***L. xanthoviridis vs. L. xanthoviridis\_oeste***

PC1			PC2			PC3		
Eig. Comp.	5.22		Eig. Comp.	2.91		Eig. Comp.	2.12	
% Var.	26.11		% Var.	14.55		% Var.	10.58	
% Var. Acum.	26.11		% Var. Acum.	40.67		% Var. Acum.	51.25	
Correlaciones		valor $p$	Correlaciones		valor $p$	Correlaciones		valor $p$
DRP.LHC	0.85	<0.00001	L3D	0.67	<0.00001	EIL	0.69	<0.00001
LEP.LHC	0.73	<0.00001	L4D	0.59	<0.00001	EAC	0.58	<0.00001
AC.LHC	0.72	<0.00001	PPC	0.59	<0.00001	ED	0.53	<0.00001
LEA.LHC	0.64	<0.00001	LC.LHC	0.57	<0.00001	ECM	0.50	0.00010
DAI.LHC	0.64	<0.00001						
DNO.LHC	0.63	<0.00001						
LC.LHC	0.58	<0.00001						
DEN.LHC	0.51	0.00007						

Tabla 9.2: Resultado de las correlaciones de los ACP entre los PCs de las variables morfológicas en los análisis intraespecíficos. Se presentan los valores de correlación mayores al 50% y con un  $p \leq 0.005$ .

	<i>L. che</i>	<i>L. che_sur</i>	N real	Indv Mal Clasif	% Error
<i>L. che</i>	45	1	46	1	2.17
<i>L. che_sur</i>	3	51	54	3	5.56
	<i>L. dum</i>	<i>L. dum_sp</i>	N real	Indv Mal Clasif	% Error
<i>L. dum</i>	17	2	19	2	10.53
<i>L. dum_sp</i>	2	27	29	2	6.90
	<i>L. goet</i>	<i>L. goet_cuy</i>	N real	Indv Mal Clasif	% Error
<i>L. goet</i>	38	5	43	5	11.63
<i>L. goet_cuy</i>	9	45	54	9	16.67
	<i>L. xant</i>	<i>L. xant_oeste</i>	N real	Indv Mal Clasif	% Error
<i>L. xant</i>	25	1	26	1	3.85
<i>L. xant_oeste</i>	5	23	28	5	17.86

Tabla 10.2: Clasificación de los individuos a partir de los Análisis Lineales Discriminantes a nivel intraespecífico con las variables continuas ajustadas por LHC.

## Figuras

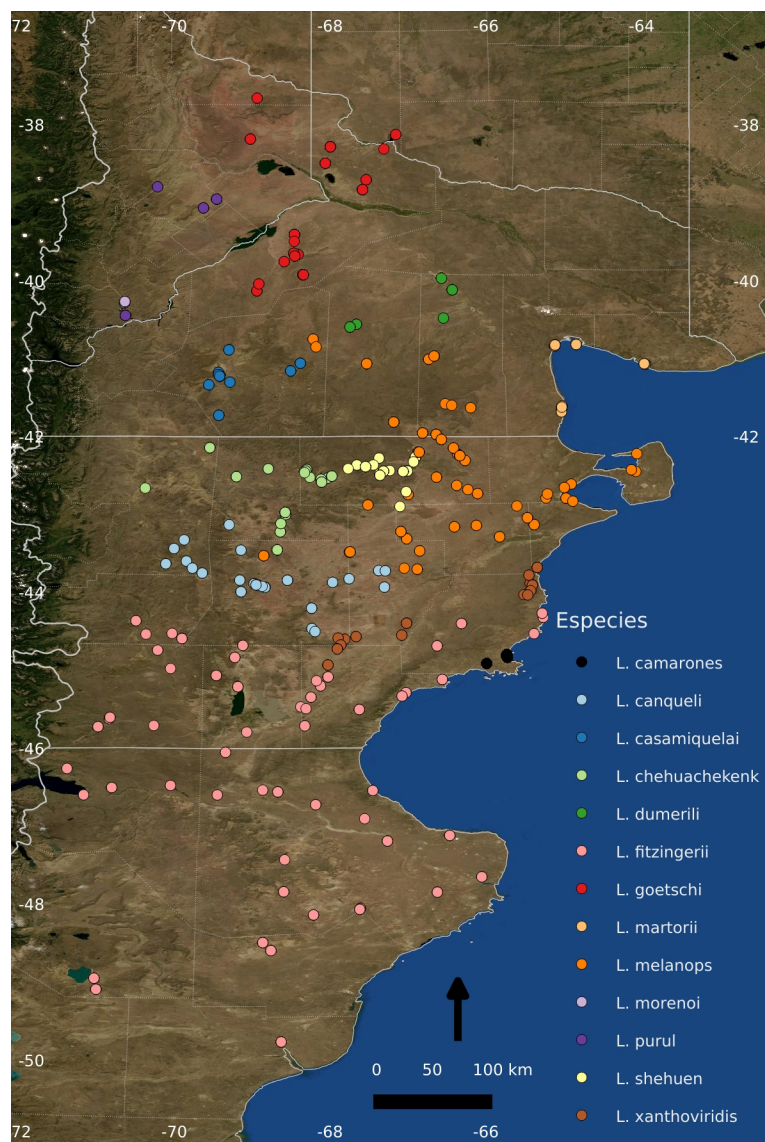


Figura 1.2: Localidades utilizadas para los análisis morfológicos.



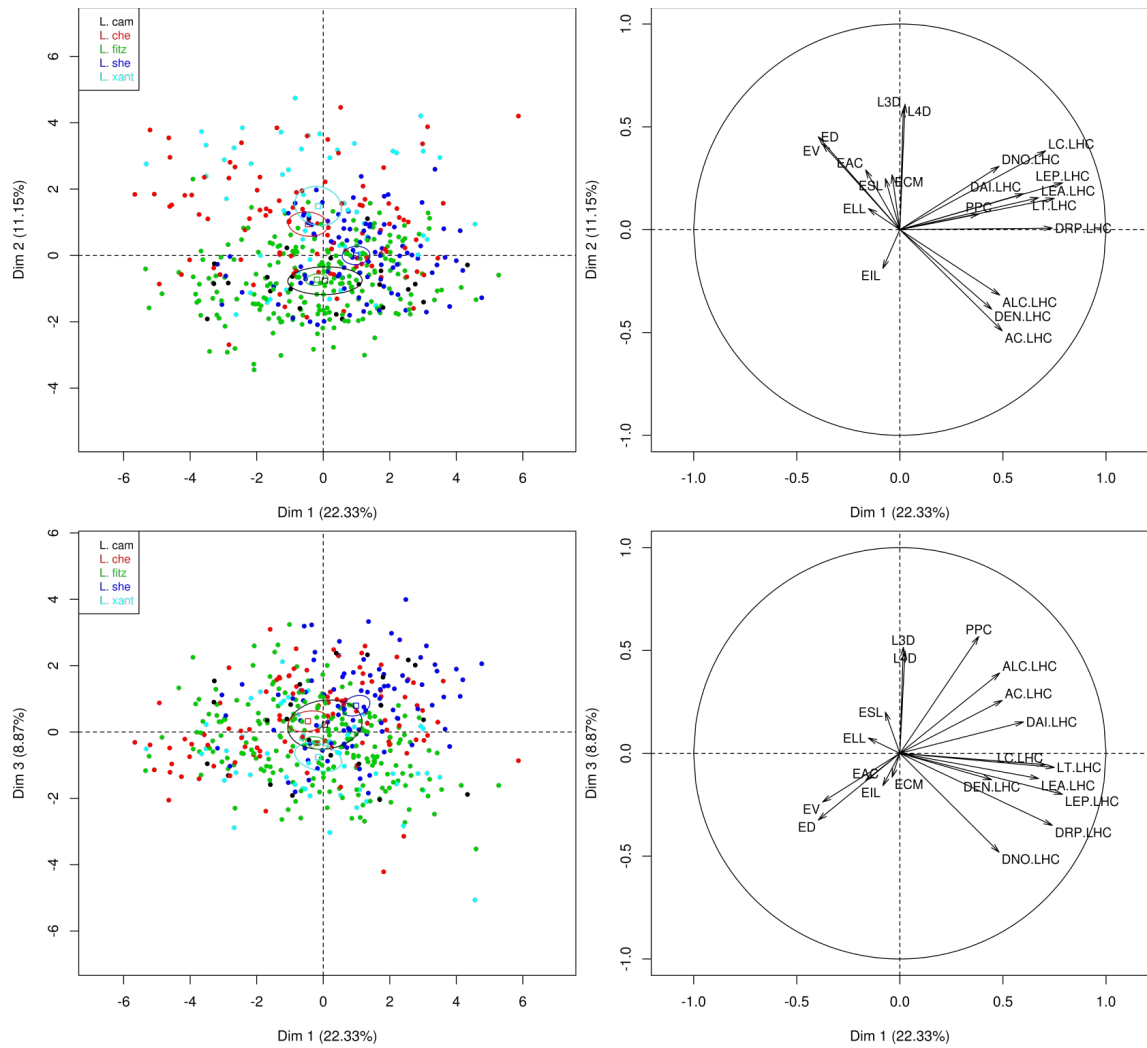


Figura 2.2: Análisis de las variables morfológicas continuas y discretas para el Grupo I de especies, utilizando el Análisis de Componentes Principales. Referencias: elipse de 95% de confianza con círculos; el baricentro de cada nivel del factor con cuadrados.

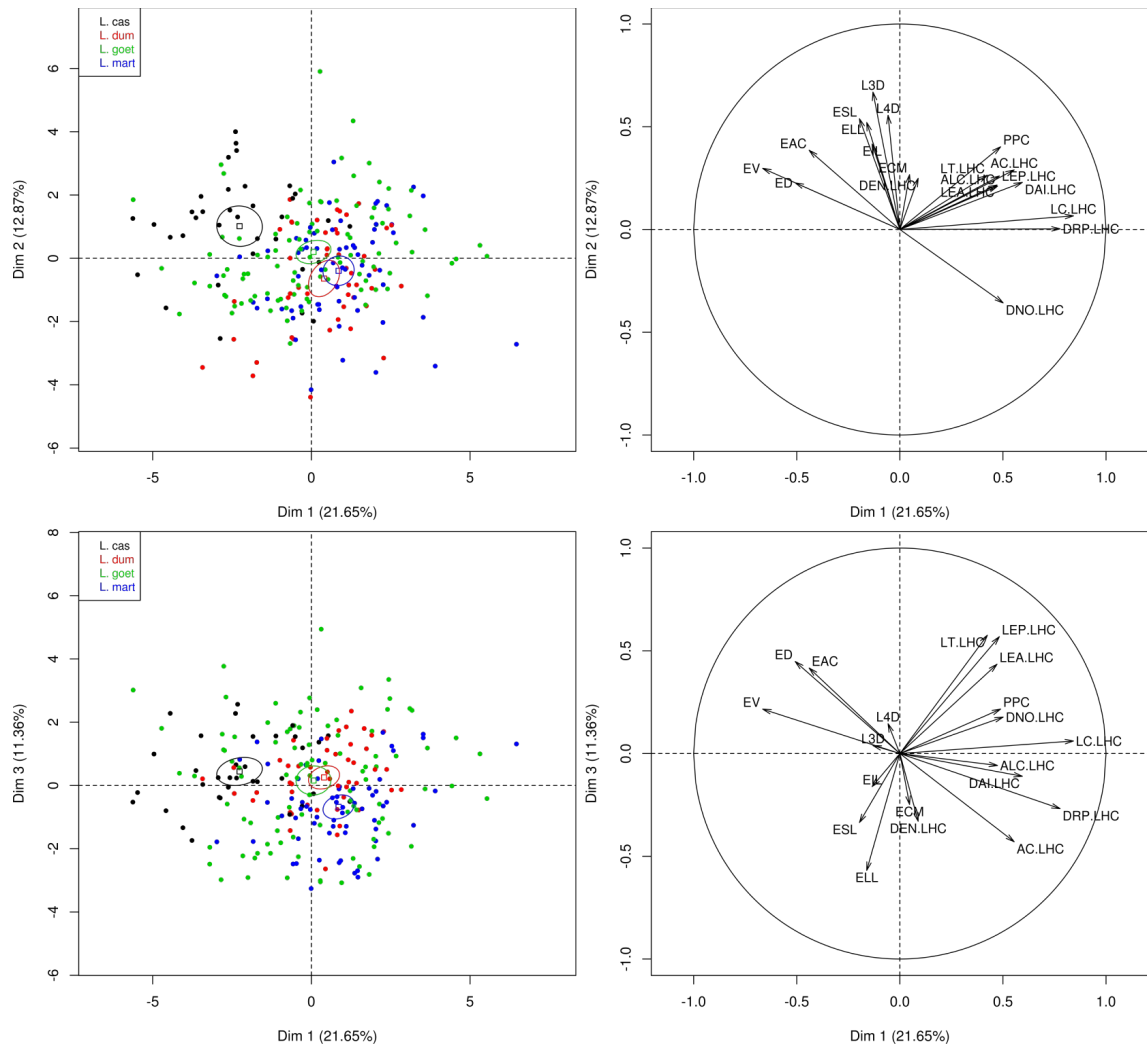


Figura 3.2: Análisis de las variables morfológicas continuas y discretas para el Grupo II de especies, utilizando el Análisis de Componentes Principales. Referencias: elipse de 95% de confianza con círculos; el baricentro de cada nivel del factor con cuadrados.



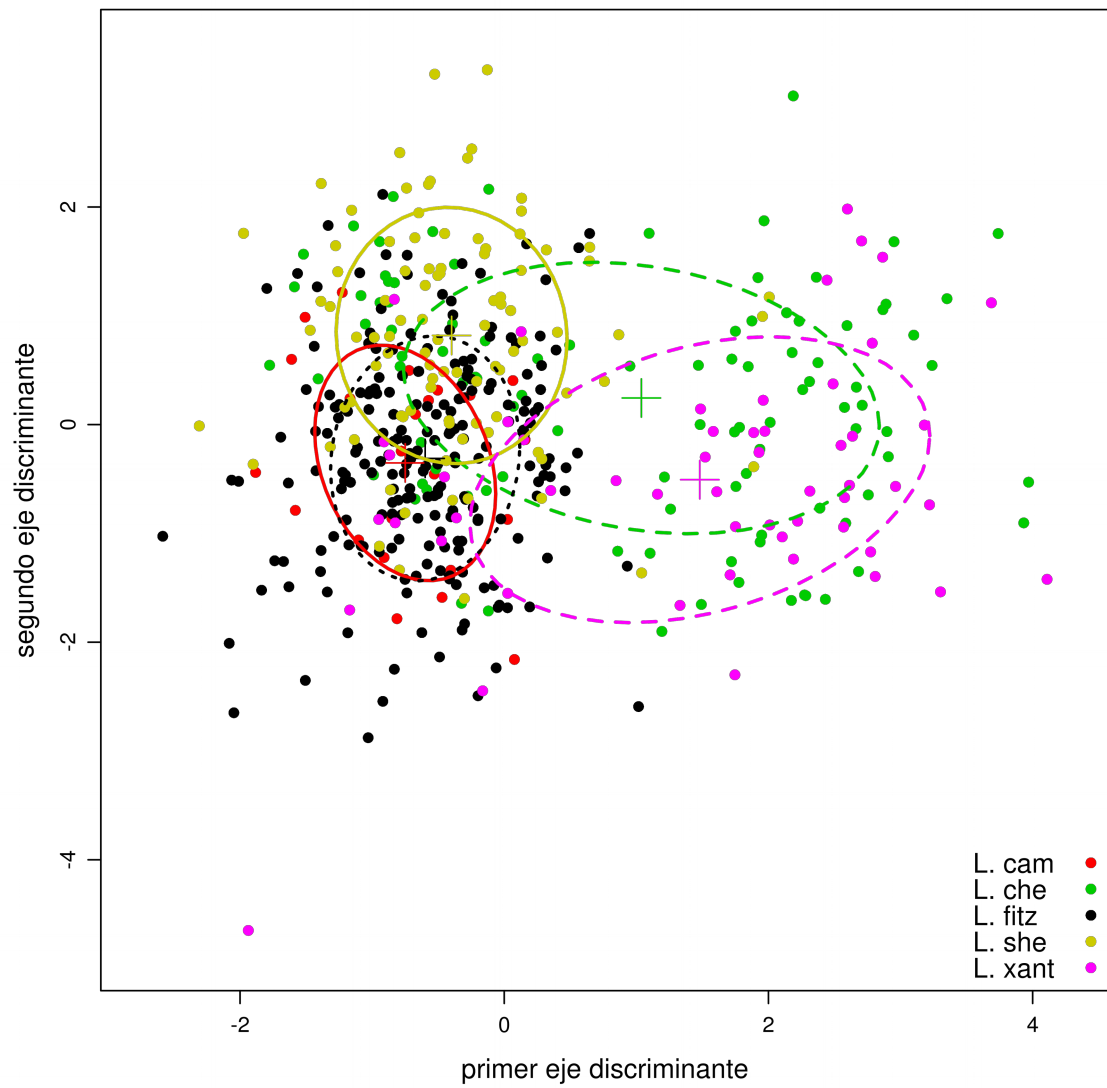


Figura 5.2: Análisis de las variables morfológicas continuas para el Grupo I de especies, utilizando el Análisis Discriminante Lineal. Referencias: elipse de 95% de confianza con círculos; el baricentro de cada nivel del factor con una cruz.

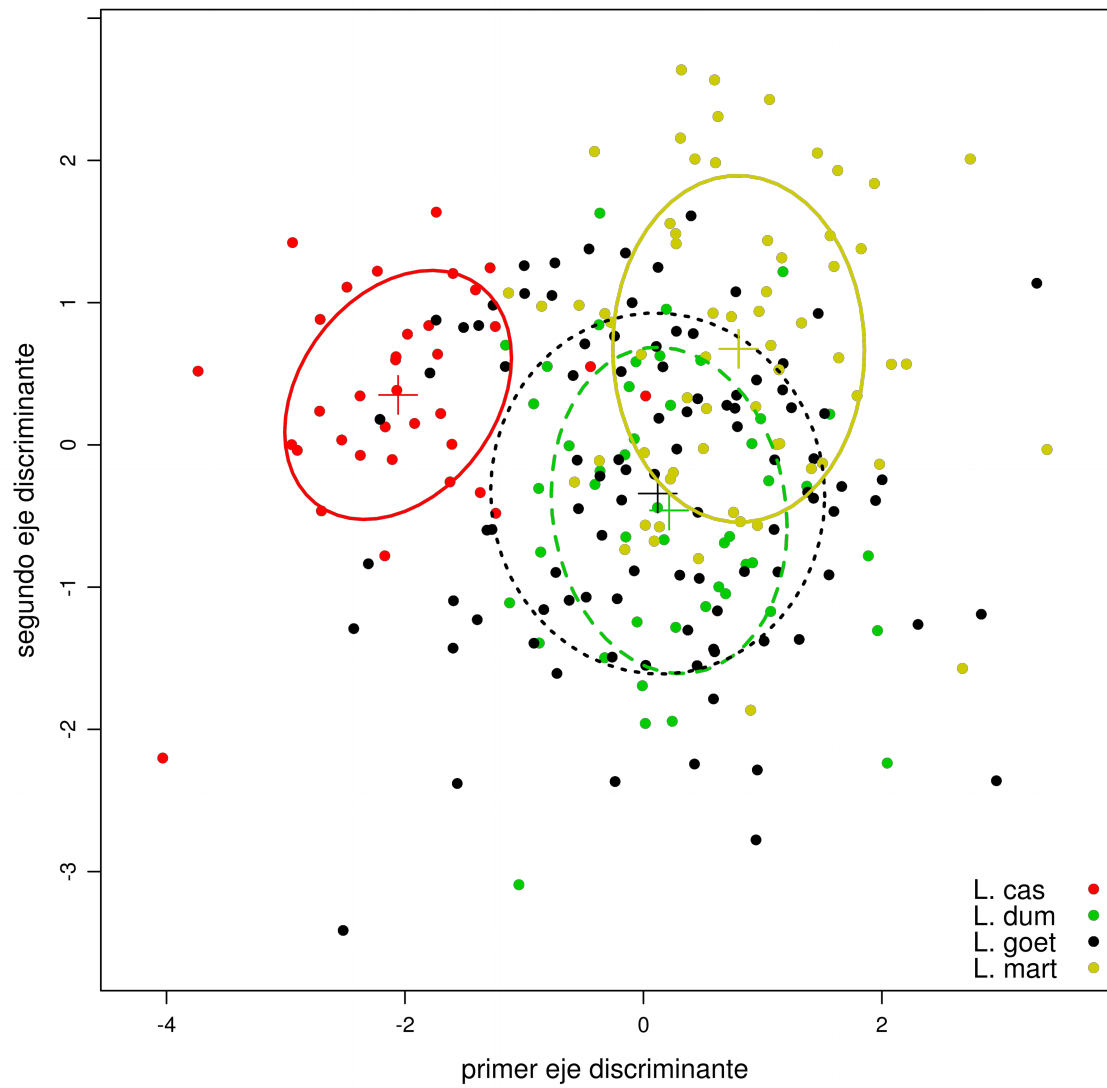


Figura 6.2: Análisis de las variables morfológicas continuas para el Grupo II de especies, utilizando el Análisis Discriminante Lineal. Referencias: elipse de 95% de confianza con círculos; el baricentro de cada nivel del factor con una cruz.

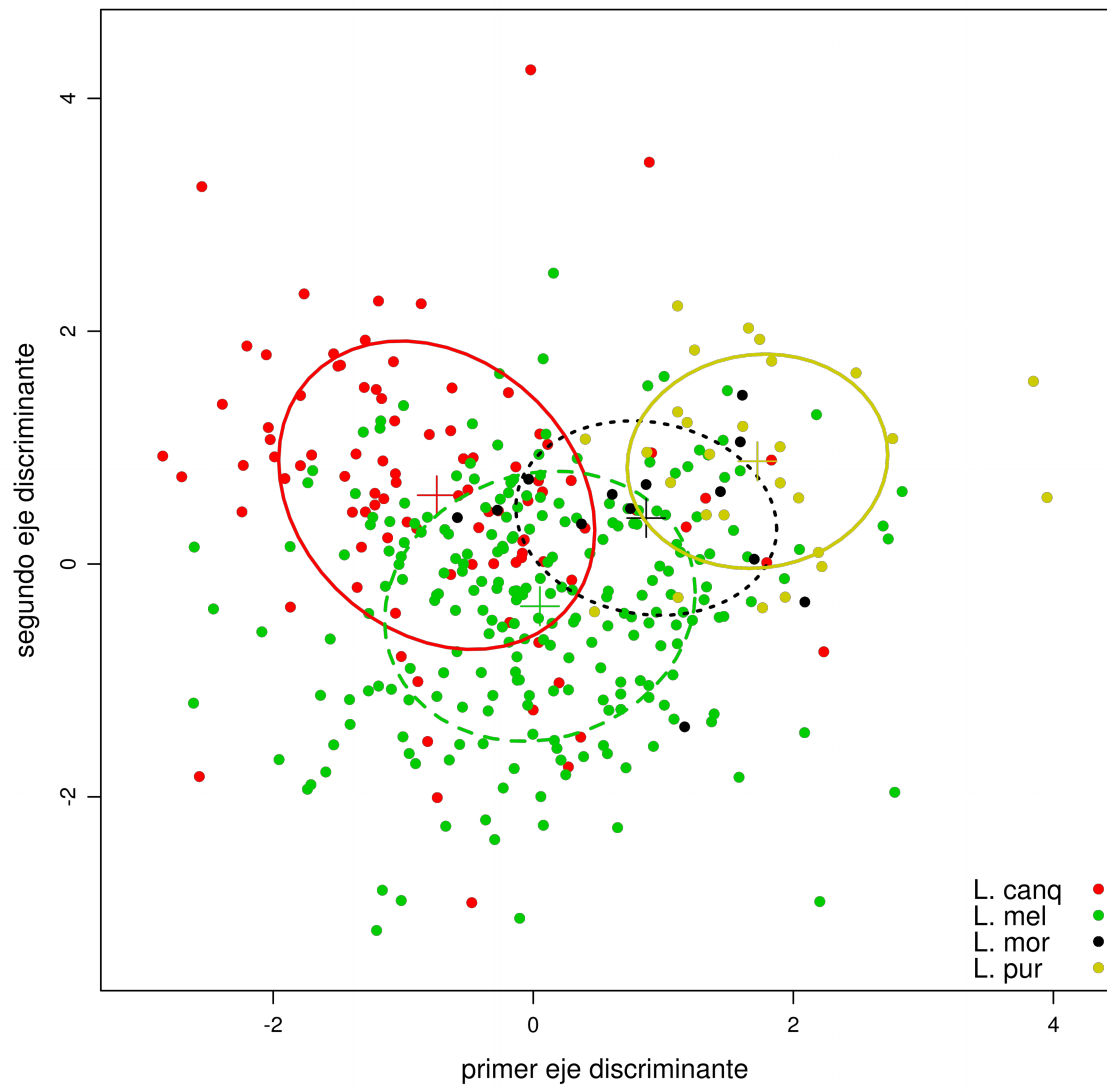


Figura 7.2: Análisis de las variables morfológicas continuas para el Grupo III de especies, utilizando el Análisis Discriminante Lineal. Referencias: elipse de 95% de confianza con círculos; el baricentro de cada nivel del factor con una cruz.

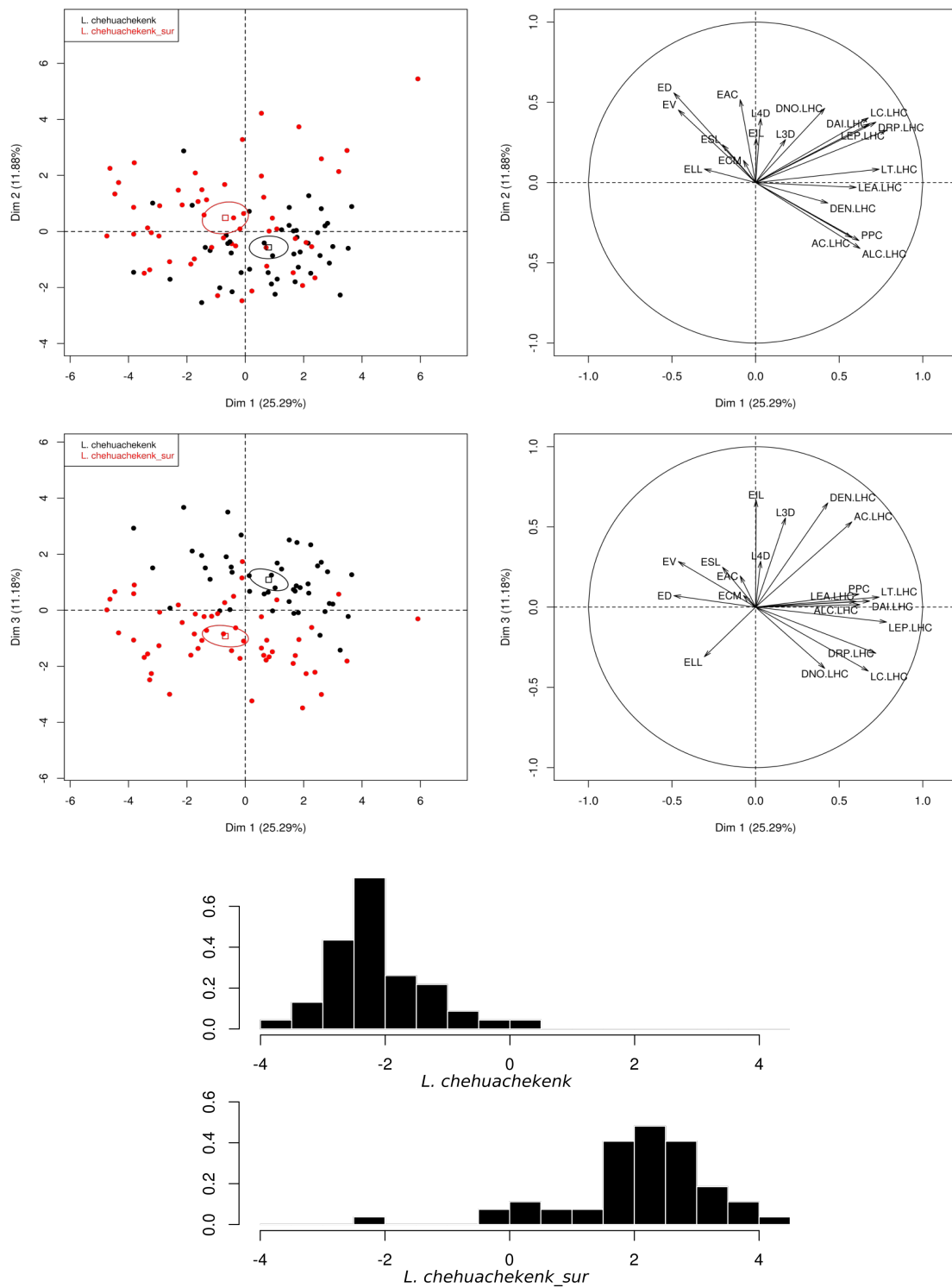


Figura 8.2: Variaciones intraespecíficas a través de análisis multivariados. Arriba: Resultados del ACP, abajo resultados de los LDA.





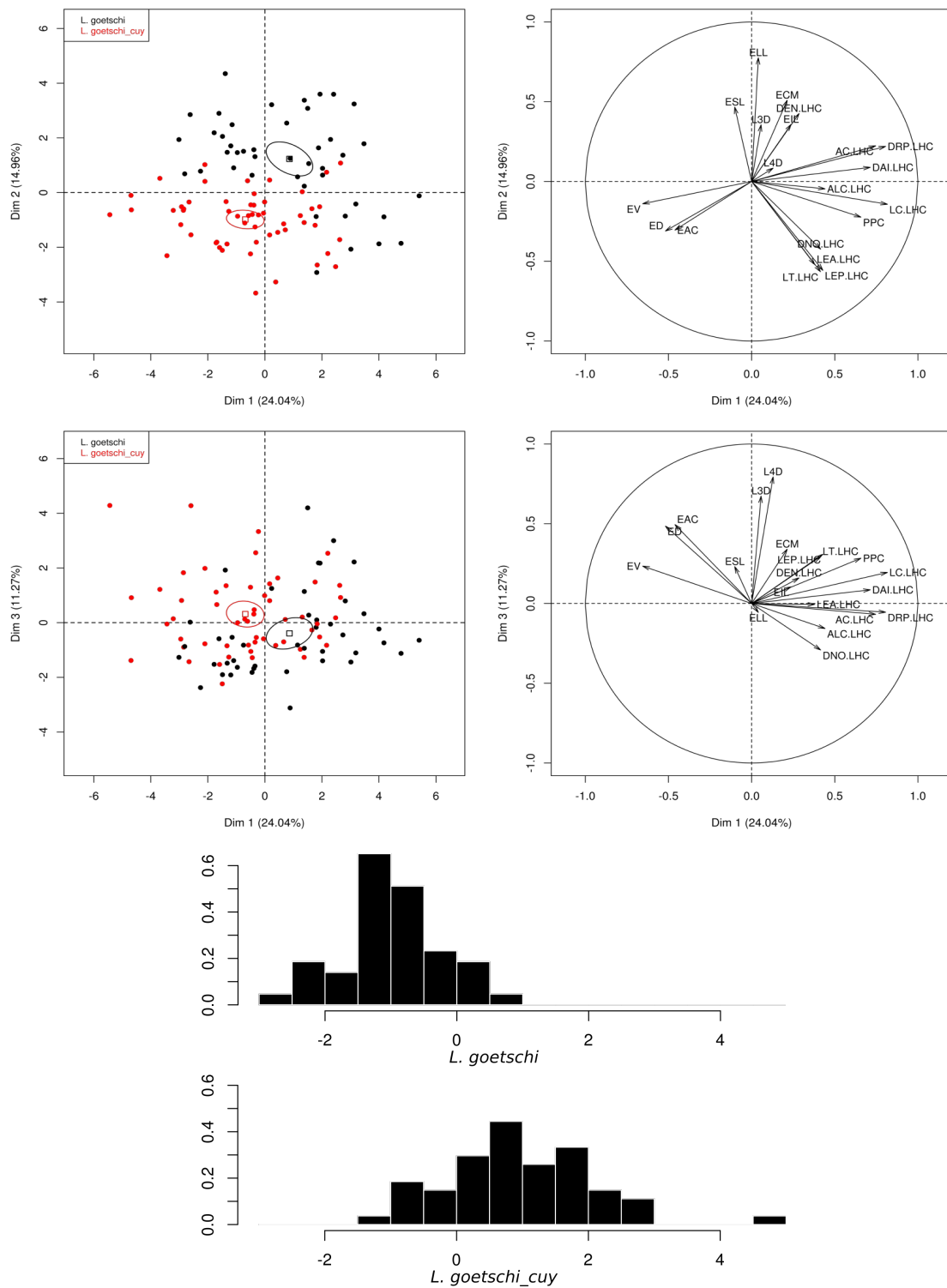


Figura 10.2: Variaciones intraespecíficas a través de análisis multivariados. Arriba: Resultados del ACP, abajo resultados de los LDA.

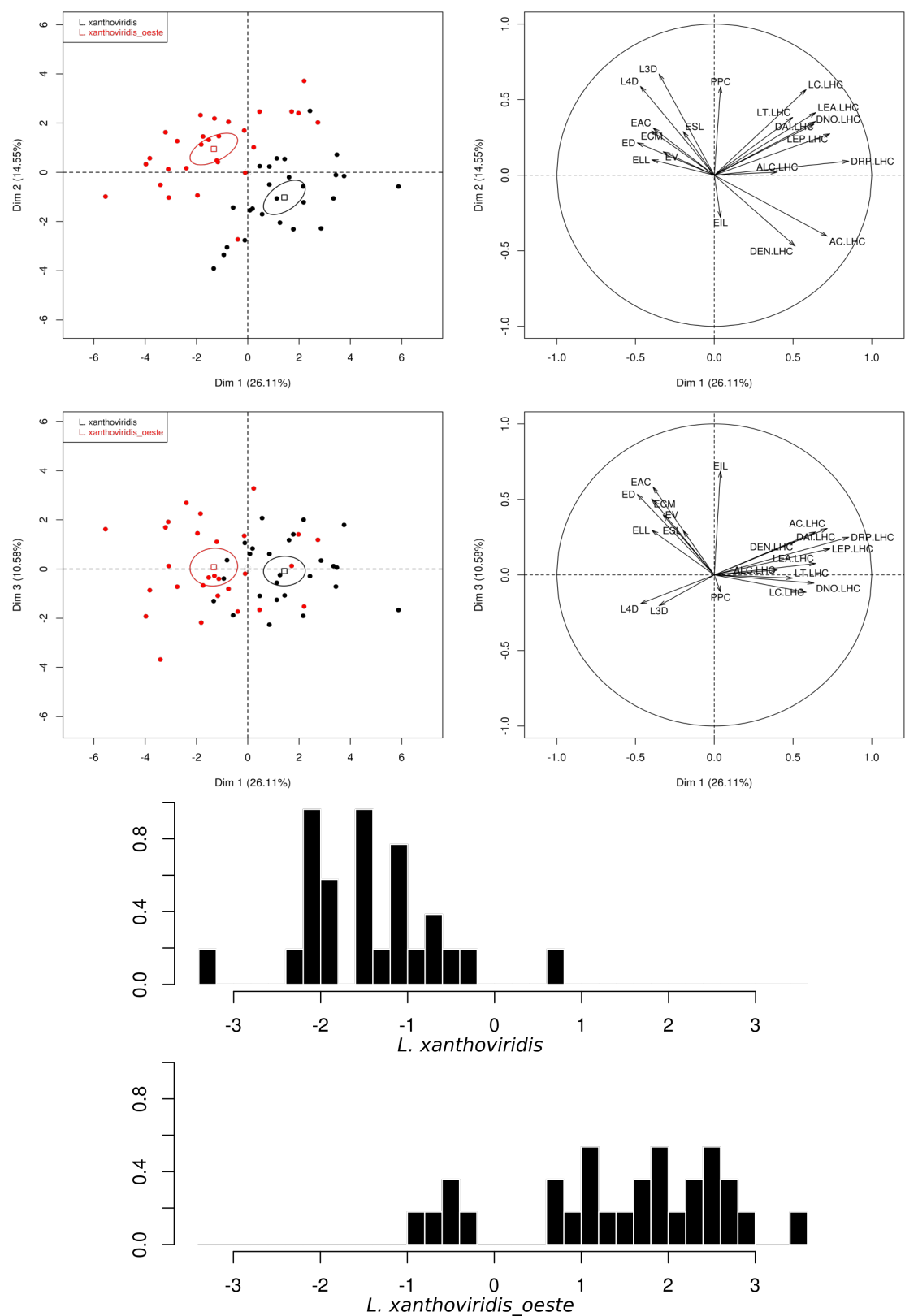


Figura 11.2: Variaciones intraespecíficas a través de análisis multivariados. Arriba: Resultados del ACP, abajo resultados de los LDA.

## Apéndice 1

Ejemplares utilizados en el capítulo II para los análisis de morfometría clásica. En la columna “Especies” se detalla el uso en las comparaciones interespecíficas e intraespecíficas (en el caso que fue presentado). Todos los ejemplares se encuentran depositados en la Colección Herpetológica del Centro Nacional Patagónico (LJAMM-CNP, CENPAT-CONICET), Colección Herpetológica de Brigham Young University (BYU), Colección del Museo de La Plata (MLP.S).

Especies	Individuos	Longitud	Latitud
<i>L. camarones</i>	LJAMM-CNP 2464, 2500, 2502, 2503, 2504	-65.72306	-44.83861
<i>L. camarones</i>	LJAMM-CNP 11736, 11737, 11738, 11739, 11744, 11745, 11746	-65.98861	-44.91531
<i>L. camarones</i>	LJAMM-CNP 15122, 15123, 15124	-65.73689	-44.81528
<i>L. camarones</i>	LJAMM-CNP 15128, 15129, 15130	-65.72869	-44.79897
<i>L. camarones</i>	LJAMM-CNP 15131, 15132, 15133, 15134, 15135	-65.73689	-44.81528
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2148, 2227, 2256	-67.75583	-43.82806
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2149	-68.83333	-43.93333
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2199, 2230, 2231, 2232	-68.83722	-43.93889
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2270, 2271	-68.95750	-43.89778
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2900, 2902, 2903, 2904	-69.64103	-43.75517
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2927	-69.29542	-43.13475
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2930, 2932	-69.14394	-43.46081
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 3211, 3212	-67.37517	-43.72186
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 3737, 3738, 3739, 3740, 3741, 3742	-68.23717	-44.20608
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 3743, 3744, 3745	-68.23244	-44.46728
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 4602, 4603, 4604, 4605, 4606, 4607, 4608	-68.54731	-43.84733
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 4613, 4614	-67.29097	-43.72611
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 4725, 4726, 4727	-69.15892	-43.84622
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 9102, 9103, 9104, 9105, 9106, 9107, 9108	-69.14347	-43.99453
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 11056, 11057, 11058	-67.30242	-43.93594
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 11081	-68.19358	-44.50475
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 11083, 11084	-69.84422	-43.60094
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 11085, 11086	-69.87356	-43.32828
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 11618, 11619, 11620	-67.96775	-43.87394
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12166, 12167	-69.76781	-43.69181
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12357, 12358, 12359, 12360, 12361	-68.97467	-43.89161

<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12362, 12363, 12364, 12366, 12367, 12368, 12369, 12370, 12917	-68.95017	-43.90650
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12365, 12371, 12372, 12373, 12374, 12375, 12376, 12377, 12378	-68.91583	-43.91406
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12379	-68.87139	-43.92517
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12918, 12919, 12920, 12921, 12922, 12923, 12924, 12925	-70.10861	-43.63542
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 13095, 13096	-70.00353	-43.43997
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 184, BYU 12594	-69.41796	-41.22694
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 2807, 2808	-69.55746	-41.33797
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 2948, 2949	-69.41217	-41.21911
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 2973, 2974, 2975, 2976	-69.29858	-40.88958
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 2977, 2979, 2980, 2986, 4878	-68.50639	-41.16033
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 8665, 8666, 8667, 8668	-68.38156	-41.06206
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 11090, 11091, 11092	-69.41547	-41.23106
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 11101, 11102	-69.28586	-41.30444
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 12266, 12267, 12268, 12269, 12270, 12271, 12272, 12273	-69.42825	-41.73000
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 13530	-69.43244	-41.17850
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 13533, 13534	-69.43136	-41.20642
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 3412, 3413, 3414	-68.33031	-42.45075
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 3418, 3419, 3420	-68.29997	-42.42525
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 3852, 3854, 3855	-68.31183	-42.44581
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 5425	-68.25822	-42.52661
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 5436, 5463	-68.03031	-42.53578
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 5926, 5927, 5928, 5929, 5930, 5931, 5932	-69.54361	-42.14575
<i>L. chehuachekenk</i> / <i>L. chehuachekenk.sur</i>	LJAMM-CNP 5936, 5937, 5938, 5939	-68.57058	-43.00506
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 5961, 5962, 5963, 5964, 5965	-69.20236	-42.51736
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 6096, 6097, 6098, 6099	-67.97819	-42.51108
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 6742, 6743	-68.79328	-42.41628
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 6750	-68.32761	-42.46622
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 6753, 6754	-67.97730	-42.51035
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 7852, 7858, 7859, 7862, 7865, 7866	-68.11556	-42.55091
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 8171, 8172, 8173, 8174, 8175, 8176	-68.10888	-42.58720
<i>L. chehuachekenk</i> / <i>L. chehuachekenk.sur</i>	LJAMM-CNP 8825, 8826, 8827, 8828, 8829, 8830	-68.63889	-43.22544
<i>L. chehuachekenk</i> / <i>L. chehuachekenk.sur</i>	LJAMM-CNP 8832, 8833, 8834	-68.63172	-43.11972

<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 8851	-70.37225	-42.66406
<i>L. chehuachekenk</i> / <i>L. chehuachekenk.sur</i>	LJAMM-CNP 12344, 12345, 12346, 12347, 12348, 12349, 12350, 12351, 12352, 12353, 12354, 12355, 12380, 12381, 12382, 12402, 12403, 12404, 12405, 12406, 12407, 12408	-68.67772	-43.45761
<i>L. chehuachekenk</i> / <i>L. chehuachekenk.sur</i>	LJAMM-CNP 12356, 12383, 12384, 12385, 12386, 12387, 12388, 12389, 12390, 12393, 12395, 12396, 12398, 12399, 12409, 12410, 12411, 12412, 12959	-68.57656	-42.97625
<i>L. dumerili</i>	LJAMM-CNP 4771, 4772, 4773, 4887	-67.66208	-40.56167
<i>L. dumerili</i> / <i>L. dum_sp</i>	LJAMM-CNP 7027, 7028, 7029, 7030, 7031, 7032, 7033, 7034, 7035, 7036, 7037, 7038, 7039, 7040	-66.43172	-40.11939
<i>L. dumerili</i> / <i>L. dum_sp</i>	LJAMM-CNP 8322, 8413	-66.54481	-40.48203
<i>L. dumerili</i> / <i>L. dum_sp</i>	LJAMM-CNP 8367, 8415, 8416, 8417, 8418, 8419, 8420, 8421, 8422, 8423, 8424, 8425	-66.57042	-39.96975
<i>L. dumerili</i>	LJAMM-CNP 11207, 11208, 11209, 11210, 11211, 11212, 11213, 11214, 11215, 11216, 11217, 11218, 11231, 11342, 11343	-67.74392	-40.59708
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2215	-69.07000	-45.79583
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2491, 2492, 2493, 2494, 2495, 2552	-65.26278	-44.32306
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2871, 2872	-67.61408	-48.06331
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2875, 2876, 2877	-71.16481	-46.60075
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2879, 4888	-68.32428	-45.71583
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2882, 2883, 2884, 2885, 2886, 2887	-68.67119	-46.56403
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2888, 4890	-70.21339	-44.74369
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2889	-70.26367	-45.71125
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2891, 2892, 4875, 4876, 4877	-67.26322	-47.19389
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2895, 2896, 2897, 4879	-67.45100	-46.54550
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2913, 2914	-70.04900	-46.48064
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2918, 2919, 2920, 4891	-66.05161	-47.65347
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2921, 2922, 2925	-70.49200	-44.36603
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3768, 3769, 3770, 3771, 3880, 3881	-68.02694	-44.93544
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3844, 3845, 3846, 3866, 3867, 3868	-68.02533	-45.08725
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3865	-68.37658	-45.47206
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3875, 3876, 3889, 3890	-68.12267	-45.20261
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3919, 3920, 3921, 3922,	-70.97939	-45.72639

	3923, 3924		
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3925, 3926, 3927, 3928	-70.83481	-45.62397
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3929, 3930, 3931, 3932, 3933	-68.59539	-47.84603
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3935, 3936, 3937	-70.82533	-45.60656
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4576	-70.04814	-44.97967
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4612	-67.55592	-46.90769
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4618, 4619, 4620	-68.18469	-46.72850
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4634, 4635, 4636, 4655, 4656, 4657, 4658	-70.80378	-46.50725
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4637, 4638, 4639	-67.61064	-48.05689
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4675, 4676, 4677, 4678	-67.61822	-48.07089
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 6482	-68.86497	-46.54054
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 7340, 7342, 7343	-71.03242	-48.95425
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 8152	-65.38112	-44.53237
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9007, 9008, 9009, 9010, 9011	-69.90167	-44.59517
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9017	-70.02811	-44.52919
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9020	-70.36339	-44.53853
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9079, 9080, 9081	-69.46081	-45.06914
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9117, 9118, 9119	-69.11950	-44.68353
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9137, 9138	-69.34192	-46.05606
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9139, A1, A2, A3, A4, A5	-69.18372	-45.21331
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9145, 9146, 9147, 9148, 9149, 9150	-69.22275	-44.83758
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9265	-71.37761	-46.26281
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9282, 9283, 9284	-71.03200	-48.95456
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9292, 9293, 9294, 9295, 9296, 9297, 9298	-71.00647	-49.09697
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9630, 9631	-69.44783	-46.60203
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9644, 9645, 9646, 9647	-66.62592	-44.68964
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9681, 9682, 9683, 9684, 9685, 9686, 9687, 9688, 9689, 9690, 9692	-66.46303	-47.12261
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9828, 9829, 9830, 9831	-66.62217	-47.85033
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9984, 9985, 9986, 10068, 10069, 10070, 10071	-68.21300	-48.14275
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9987, 9988, 9989, 9990, 9991, 9992	-68.75969	-48.60075
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 10027, 10028, 10029, 10030, 10031, 10032, 10033, 10034	-68.86383	-48.49839
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 10125	-68.58308	-47.43475
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 10214	-68.30842	-45.49519
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 10226, 10227, 10228, 10229, 10230	-68.24550	-45.34731
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 10243	-68.17400	-45.13708

<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11074, 11075, 11076, 11077	-67.62422	-45.50606
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11456, 11457, 11458, 11459, 11460, 11461, 11462	-68.62749	-49.77281
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11747, 11748, 11749, 11750	-66.55917	-45.11958
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11751, 11752, 11753, 11754, 11755	-67.02583	-45.28892
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11756, 11757	-67.07573	-45.33367
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11758, 11759, 11763	-66.31333	-44.40250
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 14304, 14306	-65.27572	-44.27025
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 179, 180	-67.15643	-38.12639
<i>L. goetschi / L. goetschi_cuy</i>	LJAMM-CNP 1714, 1839, 1840, 1841	-68.34361	-39.92583
<i>L. goetschi / L. goetschi_cuy</i>	LJAMM-CNP 1768, 1769, 1770, 1771, 1773, 1774	-68.34917	-39.92583
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 5199, 5200, 5201, 5202	-67.53671	-38.70656
<i>L. goetschi / L. goetschi_cuy</i>	LJAMM-CNP 5685, 5698	-68.58853	-39.75814
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 5708, 5709, 5710, 5728	-69.02292	-38.18469
<i>L. goetschi / L. goetschi_cuy</i>	LJAMM-CNP 7004, 7005, 7006, 7007, 7008, 7009, 7010, 7011, 7012, 7013, 7014, 7015, 7016, 7041, 7042, 7043, 7044, 7045, 7046, 7047, 7048, 7049, 7050	-68.45742	-39.41006
<i>L. goetschi / L. goetschi_cuy</i>	LJAMM-CNP 7018, 7019, 7020, 7021	-68.93964	-40.13281
<i>L. goetschi / L. goetschi_cuy</i>	LJAMM-CNP 7051, 7052, 7053	-68.41014	-39.66611
<i>L. goetschi / L. goetschi_cuy</i>	LJAMM-CNP 11099, 11100	-68.91475	-40.04383
<i>L. goetschi / L. goetschi_cuy</i>	LJAMM-CNP 11232	-68.46042	-39.49708
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 13414, 13415	-68.93681	-37.65889
<i>L. goetschi / L. goetschi_cuy</i>	LJAMM-CNP 13478, 13479, 13480	-68.46553	-39.65011
<i>L. goetschi / L. goetschi_cuy</i>	LJAMM-CNP 13484, 13485, 13486, 13487, 13488, 13489	-68.45300	-39.68606
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 13714, 13715, 13764, 13765, 13766, 13767, 13768, 13769, 13770, 13771, 13772, 13773, 13775, 13776	-67.58331	-38.83333
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 13747, 13748, 13749, 13750, 13751	-68.06094	-38.49436
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 13779, 13780, 13781, 13783, 13784, 13785, 13786, 13787, 13788, 13789, 13790	-67.99628	-38.28386
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 13802	-67.30964	-38.31150
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 2421, 2422, 2423, 2481, 2482, 2511, 2512, 2513, MLP.S 2454	-65.02500	-41.62528

<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 2461, 2584, 2585, 2586, 2659, 2660	-63.95333	-41.07250
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 2560, 2561, 2562, 2563, 2564, 2565, 2566, 2567, 2568, 2570, 2571, 2669, 2670	-65.11778	-40.84056
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 4567, 4568	-65.10987	-40.82368
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 4570, 11724, 11725	-65.11147	-40.82794
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 6126, 6128, 6129	-65.02413	-41.61808
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 11677, 11678, 11679, 11680, 11681, 11682, 11683, 11684, 11685, 11686	-63.96728	-41.06778
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 11719, 11720, 11721, 11722	-64.84069	-40.82061
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 13585, 13586, 13589, 13590, 13591, 13593, 13594, 13596	-65.02558	-41.64819
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 13606	-65.02861	-41.68553
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 14369, 14370, 14371, 14372	-65.02208	-41.61092
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2415, 2416	-64.90383	-42.61233
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2617, 2618	-64.99222	-42.65694
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2934, 2939, 2940, 2941	-66.36156	-42.22744
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2942, 2943, 2944, 2945, 3041, 3042	-64.97092	-42.79344
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2951, 2955, 2956, 2957, 4883, 4884, 4885	-66.73392	-41.01044
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2960, 2961, 2962, 2963, 2964, 2965, 2966, 2967	-67.53047	-41.06736
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 3270	-66.52222	-41.58233
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 3275, 3276	-66.19519	-41.63261
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 3304	-66.43819	-41.60167
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 3375, 3376, 3377	-68.21781	-40.75178
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 3421, 3451	-64.88293	-42.83263
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4513, 4514	-65.22722	-42.79094
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4767	-68.18022	-40.85183
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4880, 4881, 4882	-67.53047	-41.06722
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4886	-66.66042	-40.96958
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4896	-64.06247	-42.22222
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5442, 5443, 5444, 5445	-66.10636	-42.73408
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5468, 5469	-66.23036	-42.68358
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5497, 5498, 5499, 5634, 5635	-65.37981	-43.13267
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5941, 5942, 5943	-67.51414	-42.88125
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5948, 5949, 5950, 5951, 6136, 6137	-66.99856	-42.74689
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5952, 5953, 5954, 5955, 5956, 5957, 5958	-67.01660	-43.31473



<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5986, 5987, 5988, 5989, 5990, 5991, 5992, 5994, 5995, 6009, 6010, 6011, 6012, 6013, 6014, 6015, 6016, 6018, 6019	-67.18286	-41.81681
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6001, 6002, 6003, 6004, 6005, 6006, 6007, 6008	-66.63808	-41.97556
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6035	-64.07428	-42.45081
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6111	-65.20912	-42.73928
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6119	-67.04728	-43.69292
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6874, 6875, 6876	-66.66500	-40.96967
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6895, 6896	-66.37458	-42.62936
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6929, 6930, 6931, 6932, 6933	-66.63431	-42.52439
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 8109, 8110, 8111, 8112, 8113, 8114, 8115, 8116	-66.41531	-42.14978
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 8781, 8783, 8784	-66.84883	-43.46981
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 8790	-67.75439	-43.48772
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 8837, 8839, 8840, 8841, 8842, 8843	-68.85169	-43.53244
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 11153, 11154, 11155, 11156, 11157, 11158, 11159, 11161, 11162, 11163	-66.57125	-42.03944
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 11180, 11181, 11182, 11183, 11184, 11185, 11186, 11187, 11188	-66.81236	-41.95689
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 11189, 11190, 11191, 11192, 11193, 11194, 11195	-66.86886	-42.20144
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 12180, 12181, 12182, 12183, 12184, 12185	-67.74364	-43.48325
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 12327, 13621, 13622, 13623, 13624, 13625, 13626, 13628	-67.09158	-43.22244
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 12996, 12997, 12998, 12999, 13000	-66.88108	-43.70539
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13009, 13010	-64.13096	-42.42935
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13213	-66.26683	-42.30881
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13240	-66.86917	-42.20267
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13273, 13274, 13275	-65.82294	-43.28917
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13280, 13281, 13282, 13283	-66.12178	-43.14356
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13550, 13551, 13552, 13553, 13554, 13555, 13556, 13557, 13559, 13560, 13561, 13562, 13563, 13564, 13565, 13566, 13567, 13568, 13569	-66.33358	-42.24847
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13668, 13669, 13670, 13671, 13672	-66.40381	-43.16139
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13686, 13687, 13688, 13689, 13690, 13691, 13692, 13693,	-66.85628	-42.20283

	13694, 13695, 13696, 13697, 13698		
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13754	-66.57031	-39.96961
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 14456, 14457, 14458, 14459, 14460, 14461, 14462	-65.46622	-43.04503
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 14466	-65.60172	-42.89375
<i>L. morenoi</i>	LJAMM-CNP 6477, 6478	-70.63806	-40.28489
<i>L. morenoi</i>	LJAMM-CNP 11246, 11247, 11391, 11392	-70.63803	-40.28478
<i>L. morenoi</i>	LJAMM-CNP 14267, 14268, 14269, 14270, 14271, 14272, 14273	-70.63444	-40.26956
<i>L. purul</i>	LJAMM-CNP 2593, 2594, 2595, 2642, 2643, 2644, 2645	-69.62528	-39.06861
<i>L. purul</i>	LJAMM-CNP 5440, 5441, 5451, 5452, 5453, 5454, 5455, 5456	-70.62700	-40.44847
<i>L. purul</i>	LJAMM-CNP 5876, 5877, 5878, 5879, 5880, 5881, 5882, 5883, 5889, 5890	-69.45570	-38.95495
<i>L. purul</i>	LJAMM-CNP 14157, 14158	-70.21458	-38.79792
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 3223, 3224	-67.37153	-42.27933
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 3225	-67.36492	-42.47919
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 5466	-67.44411	-42.36714
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 5520, 5521, 5522, 5523, 5524, 5525, 5665	-67.65611	-42.36772
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 5971, 5972, 5973, 5974, 5975, 5976, 5977, 5978, 5984	-67.00728	-42.44456
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 6883	-67.76778	-42.41528
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 6935, 6936	-67.23419	-42.43892
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 6943, 6944, 6945, 6946, 6947, 6948, 6950, 6951, 6952, 6961	-67.31433	-42.44794
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 8938, 8940, 8942, 8943, 8944, 8945, 8946, 8947, 8948, 8950, 8951, 8952, 8953, 8955, 8956, 8957, 8958	-67.35989	-42.50000
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 11023, 11024, 11025, 11026, 11027, 11028, 11029, 11030, 11031, 11032, 11033, 11034, 11035, 11036, 11037	-67.54481	-42.38895
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 11196, 11197, 11198	-66.90897	-42.27831
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 13247, 13248, 13249, 13250, 13251	-66.90372	-42.26658
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 13252	-66.92922	-42.32728
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 13634, 13681, 13682, 13683, 13684, 13685, 13700, 13701, 13702, 13703, 13704, 13705, 13706, 13709, 13710, 13712, 13856	-67.06211	-42.45067
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 13655, 13656, 13657	-67.02278	-42.71019
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 13663	-67.10300	-42.90031
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2201, 2202, 2203, 2487, 2551	-65.33972	-43.68194

<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2204	-65.51028	-44.03194
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2220, 2284, 2285, 2527, 2528, 2529, 2530	-65.40278	-43.91028
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2221, 2222	-65.43083	-43.88750
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2418, 2689	-65.44703	-43.78152
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2427, 2428, 2505, 2506, 2507, 2508, 2658	-65.42389	-43.98139
<i>L. xanthoviridis</i> / <i>L. xanthoviridis_oeste</i>	LJAMM-CNP 2907, 2908, 2909	-67.07919	-44.55192
<i>L. xanthoviridis</i> / <i>L. xanthoviridis_oeste</i>	LJAMM-CNP 2911, 2912	-67.81039	-44.60419
<i>L. xanthoviridis</i> / <i>L. xanthoviridis_oeste</i>	LJAMM-CNP 3760, 3761	-67.89644	-44.58897
<i>L. xanthoviridis</i> / <i>L. xanthoviridis_oeste</i>	LJAMM-CNP 10267, 10268	-67.86228	-44.67742
<i>L. xanthoviridis</i> / <i>L. xanthoviridis_oeste</i>	LJAMM-CNP 10296, 10297, 10298, 10299, 10300, 10301, 10302, 1030	-67.90667	-44.72872
<i>L. xanthoviridis</i> / <i>L. xanthoviridis_oeste</i>	LJAMM-CNP 10304, 10305, 10306	-67.66622	-44.57039
<i>L. xanthoviridis</i> / <i>L. xanthoviridis_oeste</i>	LJAMM-CNP 11068, 11069, 11070, 11071, 11072	-67.01800	-44.39842
<i>L. xanthoviridis</i> / <i>L. xanthoviridis_oeste</i>	LJAMM-CNP 11078, 11079, 11080	-68.02661	-44.93433
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 14341, 14342	-65.46208	-44.03539

---

# Capítulo III:

## Análisis comparativos intra e interespecíficos con morfometría geométrica

### Resumen

Los límites de especies a través de la morfología en complejos de especies de *Liolaemus*, representan un importante desafío que pueden ser estudiados por nuevos métodos como la Morfometría Geométrica (MG). En el presente capítulo, se investiga si las especies actualmente descritas para el grupo *L. fitzingerii* presentan diferencias en forma y tamaño a través de la MG que soporten las diagnósis originales de estos taxa. Se encontró variación intraespecífica (dimorfismo sexual) para la mayoría de las especies, diferencias interespecíficas en forma - tamaño entre 11 de los 13 taxa comparados y ausencia de señal filogenética. Estos resultados sugieren que no habría diferencias entre *L. goetschi* y *L. dumerili* para la configuración de *landmarks* estudiada. Este capítulo ilustra como puede ser implementada la MG en el análisis de un grupo de especies y como soporte de hipótesis de nuevos taxa de *Liolaemus*.

### Introducción

Desde las últimas dos décadas, nuevos enfoques metodológicos cambiaron los enfoques para realizar análisis de variaciones morfológicas, los cuales han sido de gran importancia como base para estudios ecológicos, sistemáticos o taxonómicos. Uno de estos métodos es la Morfometría Geométrica (MG), la cual ha sido ampliamente utilizada para evaluar variaciones intra-interespecíficas en reptiles, revolucionando la manera de estudiar, medir y comprender la diversidad morfológica (Rohlf & Marcus 1993; Adams *et al.* 2004). La MG establece una fuerte base matemática para el estudio de la formas de los organismos manteniendo las propiedades geométricas de las estructuras de interés (Zelditch *et al.* 2004; Kaliontzopoulou 2011), considerando el conjunto de los atributos o

variables de los objetos utilizados para la descripción del tamaño (o centroide) y la forma (Claude 2008). Los métodos implementados en MG representan una poderosa herramienta de análisis para el estudio y expone las diferencias morfológicas de una manera más unificada y pragmática que las herramientas morfométricas anteriores (véase Bookstein 1996; Rohlf 2000; Zelditch *et al.* 2004). Muchos estudios sobre reptiles y anfibios han utilizado la MG para evaluar las variaciones intra e interespecíficas y su relación con variables ecológicas (Daza *et al.* 2009; Kaliontzopoulou *et al.* 2010), ontogenia (Piras *et al.* 2010, 2011), dimorfismo sexual (Vidal *et al.* 2005; Kaliontzopoulou *et al.* 2007, 2008b; Alcorn *et al.* 2013) y diferencias entre especies (Ivanović *et al.* 2008, 2009; Llorente *et al.* 2012; Tancioni *et al.* 2013; Showalter *et al.* 2014). Trabajos recientes implementaron este enfoque para delimitar las especies de lagartijas dentro del paradigma de la taxonomía integral (*e.g.*, Florio *et al.* 2012); sin embargo, para algunos linajes son muy escasos los estudios que han utilizado este método (*e.g.*, *Liolaemus*; véase Vidal *et al.* 2005; Vidal Maldonado 2011).

*Liolaemus* a lo largo de su historia evolutiva atravesó un importante proceso de especiación, lo cual es reflejado actualmente en el gran número de especies, la amplia variación morfológica, los constantes reordenamientos de propuestas sistemáticas y un sostenido incremento en la descripción de nuevos taxa. Este género de lagartijas posee más de 230 especies (Breitman *et al.* 2011b; Abdala *et al.* 2012b) incluyendo complejos de especies (Morando *et al.* 2003; Avila *et al.* 2006), especies crípticas (Lobo & Espinoza 2004; Pincheira-Donoso *et al.* 2007a) y bien documentadas variaciones fenotípicas y clinales (Pincheira-Donoso *et al.* 2007b, 2008a; Escudero *et al.* 2012), lo que hace muy difícil la evaluación de las diferencias morfológicas entre especies filogenéticamente cercanas. Esta cuestión es particularmente relevante para el grupo *Liolaemus fitzingerii*, que a pesar de ser un grupo de organismos muy diverso morfológicamente (véase Abdala 2007), está integrado de taxa diagnosticados o descriptos con base en diferencias presentadas como morfometría descriptiva y sin ningún tipo de análisis estadístico (*e.g.*, Etheridge & Christie 2003). Con el fin de evaluar las variaciones interespecíficas entre taxa cercanamente relacionados para este grupo de especies, se consideraron 13 de las especies actualmente descriptas (véase, [Discusión y Conclusiones, Capítulo I](#)). Se han propuesto varios arreglos y cambios taxonómicos controversiales para este grupo desde comienzos de la década de 1970 (Ceï 1973a; Ceï & Scolaro 1977a; Scolaro & Ceï 1977) hasta el presente

(Nori *et al.* 2010a; Abdala *et al.* 2012b, 2012c). Además, ningún trabajo previo analizó las diferencias entre especies filogenéticamente cercanas de *Liolaemus* mediante el uso de herramientas de MG; por lo tanto, su implementación representa un paso importante para evaluar la variación y diferencias morfológicas en este género y estimar diferencias entre los taxa utilizando este método no explorado.

La MG es un potencial enfoque innovador en la taxonomía alfa de *Liolaemus*, ya que si la inclusión de este análisis permite detectar diferencias entre las poblaciones definidas como parte de un taxón descrito con una diagnosis tradicional, podrá dar mayor soporte a esa hipótesis de especie. El objetivo de este capítulo es revisar y evaluar la eficacia de los análisis de MG para detectar diferencias morfológicas en forma, tamaño y señal filogenética entre las especies actualmente descritas del grupo *Liolaemus fitzingerii*.

## **Materiales y Métodos**

### ***Muestreo, material examinado, concepto de especie y criterio operacional***

Se realizaron muestreos desde Marzo del 2010 hasta el mismo mes del 2012 durante las estaciones Primavera-Verano a lo largo de la distribución de las especies del grupo *fitzingerii*. Los ejemplares fueron colectados a mano y se tomaron datos de latitud, longitud y altura con un GPS Garmin 12™. Luego en el laboratorio las lagartijas fueron sacrificadas por un inyección pericárdica con pentotal sódico Pentovet®, fijadas en formol al 10-20% y luego transferidas a etanol al 70% (procedimiento *sensu* Simmons 2002). Los ejemplares fueron depositados en la colección herpetológica del Centro Nacional Patagónico (LJAMM-CNP; Puerto Madryn, Chubut, Argentina). El sexo y el estado de maduración fue verificado con disecciones, presencia de poros y ensanchamiento de la cola (a la altura de la cloaca). Solo los considerados adultos fueron incluidos en este estudio. Se incluyeron un total de 270 especímenes de 43 localidades ([Apéndice 2](#)) de las 13 localidades tipo y sus alrededores ([Figura 1.3](#)). Se consideró como criterio de reconocimiento para distinguir el dimorfismo sexual, la presencia de una o más diferencias exclusivas (en la forma o en el tamaño del centroide). El criterio operacional definido para considerar a dos especies como distintas fue evidencia de diferencias significativas en la forma y el tamaño del centroide para ambos sexos de los taxa comparados. Para la discusión de los resultados de este capítulo, se consideró el concepto general de especies *sensu* de Queiroz (1998).

## *Análisis de Morfometría Geométrica*

Se tomaron fotografías de alta resolución para todos los individuos seleccionados utilizando una cámara digital (Nikon P-500 Coolpix, resolución 12.10 MP 36X) adentro de una caja de luz y fijada con una mesa-trípode, considerando la misma distancia-altura y ángulo para todas las fotografías. Se registró la vista dorsal de la cabeza de cada lagartija acompañada de una regla milimetrada para registrar la escala. Las imágenes fueron descargadas a una PC y utilizando tpsUtil 1.58 (Rohlf 1997b) se creó un archivo .tps para cada una de las especies estudiadas. Los *landmarks* se seleccionaron siguiendo a Zelditch *et al.* (2004), con el propósito de cuantificar las diferencias detectables entre los especímenes y cumpliendo con estos supuestos: (1) son estructuras anatómicas homólogas, (2) proveen una adecuada cobertura de la morfología de la estructura a estudiar, (3) pueden ser encontrados repetidamente y con seguridad, y (4) yacen en el mismo plano. De manera complementaria a esta selección de *landmarks*, se realizó una búsqueda bibliográfica sobre análisis de MG en *Liolaemus* (Vidal *et al.* 2005; Fontanella *et al.* 2012). Se incluyeron un total de 16 *landmarks* Tipo I o anatómicos (véase Bookstein 1997; Zelditch *et al.* 2004) en los individuos adultos fijados y todos estos landmarks fueron digitalizados en el lado derecho dorsal de la cabeza para cada espécimen (Figura 2.3) utilizando tpsDig 2.17 (Rohlf 1997a). Se han excluido de los análisis individuos con anomalías en su morfología (golpes, cicatrices, mordeduras, cabezas dobladas, etc.), las cuales han hecho imposible colocar al menos un *landmark* de manera precisa.

Dada la sutileza de la MG para detectar diferencias, se consideró evaluar en primer lugar la variación intraespecífica antes de analizar diferencias interespecíficas; por ello, lo que primero que se puso a prueba fue el dimorfismo sexual (DS) dentro de cada especie. Si la mayoría de las especies presentaran DS, se tomará la decisión metodológica de realizar las comparaciones interespecíficas con los sexos por separado. Con base en el elevado número de niveles del factor (13 taxa) y a fines de poder implementar los análisis multivariados, se compararon las especies más cercanas entre sí considerando en conjunto las diferentes propuestas incluidas en su diagnosis. Los análisis multivariados se consideraron en dos agrupaciones: 1) *Liolaemus camarones*, *L. chehuachekenk*, *L. fitzingerii*, *L. shehuen* y *L. xanthoviridis*; y 2) *L. canqueli*, *L. casamiquelai*, *L. dumerili*, *L. goetschi*, *L. martorii*, *L. melanops*, *L. morenoi*, *L. purul*.

## ***Análisis estadísticos***

Se utilizó el software MorphoJ 1.05f (Klingenberg 2011) y se aplicó un “Ajuste de Procrustes Completo” o de “Superposición” (véase Zelditch *et al.* 2004) para estandarizar el tamaño, trasladar y rotar las coordenadas de las configuraciones de *landmarks* (Rohlf & Slice 1990). El Ajuste de Procrustes Completo asigna menos peso a las observaciones que se encuentran lejos de la “forma consenso” o “forma promedio” y por lo tanto será más robusta a la influencia de los valores extremos o *outliers* (Zelditch *et al.* 2004). Adicionalmente, se realizó un “Test de Outliers” (véase Viscosi & Cardini 2011) para controlar y excluir cualquier individuo fuertemente desviado de la forma promedio y un “Test de Alometría” con un umbral no mayor al 3 %, para evaluar un fuerte sesgo potencial debido a la correlación entre forma y tamaño (Zelditch *et al.* 2004; Claude 2008). Luego, una vez confirmada que la variación de forma entre los individuos intragrupo es suficientemente pequeña y sin la fuerte influencia de estos potenciales sesgos, puede ser representado en una distribución satisfactoria en el espacio tangencial para realizar los análisis estadísticos.

Para evaluar el DS para cada especie, se implementó un Análisis Discriminante (DA) y Test-T con los logaritmos de los centroides (LC). El DA es de gran utilidad para determinar si un conjunto de variables son eficaces en la predicción de individuos asignados a una categoría determinada (Harlow 2005), y especialmente cuando son solo dos grupos lo que son comparados (Viscosi & Cardini 2011). El DA se implementó con la validación cruzada de “dejar-uno-afuera” utilizando un test de permutación con 1000 iteraciones. Para validar los supuestos de los Test-T, se implementó un Test de Fisher para la homogeneidad de varianzas y un Test de Shapiro-Wilks para la distribución normal de los datos. Para representar y visualizar las diferencias entre los grupos comparados, se realizó un promedio de la configuración consenso por especie y por sexo. Una vez que el DS fue validado para la mayoría de las especies, se analizaron las diferencias interespecíficas considerando los sexos por separado con un Análisis Canónico de Variación (ACV) y ANOVAs con los valores de LC. El ACV es un método utilizado para detectar formas características que maximicen la separación entre tres o más grupos (Viscosi & Cardini 2011) al construir variables para describir las posiciones relativas de los grupos (o subsets de individuos) de la muestra estudiada (Zelditch *et al.* 2004), y asume que el agrupamiento



de los individuos es conocido *a priori*. Adicionalmente, cuando los valores de  $p$  sean significativos ( $p \leq 0.05$ ) para los ANOVAs generales, se realizarán comparaciones múltiples *post-hoc* utilizando el test de la diferencia honestamente significativa de Tukey (TDHS) para muestras desbalanceadas en tamaños (Yandell 1997; Miller & Haden 2006). Los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad fueron validados con Test de Levenne (Zar 2010) y Test de Shapiro-Wilks (Claude 2008). Todos los análisis estadísticos relacionados con los LC fueron realizados con R 3.1.1 (R Core Team 2014).

### ***Análisis de señal filogenética***

Con el objetivo de evaluar la correlación de entre la forma de la cabeza y las filogenias ya propuestas del grupo, se realizó una revisión de aquellas que cumplen con los requisitos para este análisis (largo de ramas, soportes de los nodos). Se utilizó la filogenia disponible más reciente de este grupo, que contaba con la información necesaria para estos análisis. Esta filogenia (a partir de Olave *et al.* 2014) incluye 9 de las 13 especies aquí estudiadas y está basada en 14 *loci* representados en diferentes partes del genoma (ADNmt, *loci* nucleares anónimos y *loci* nucleares codificadores de proteínas). Para realizar este análisis, se realizaron tres ACP en MorphoJ considerando ambos sexos, hembras y machos por separado de 9 de los taxa aquí estudiados: *Liolaemus canqueli*, *L. casamiquelai*, *L. chehuachekenk*, *L. fitzingerii*, *L. goetschi*, *L. martorii*, *L. melanops*, *L. morenoi* y *L. xanthoviridis*.

La señal filogenética esta definida como la tendencia en especies relacionadas a ser más similares entre sí, que de las especies tomadas al azar del árbol (*sensu* Blomberg & Garland 2002). Una fuerte señal filogenética implica que especies cercanamente relacionadas tienden a ubicarse más cerca en el morfoespacio que especies que están más lejanamente relacionadas (véase Klingenberg & Gidaszewski 2010). Una forma de evaluar el grado de esta correlación es mapear la filogenia en el morfoespacio. Esto requiere un estado de reconstrucción ancestral de los datos morfo-geométricos (valores del ACP) para cada nodo interno en el árbol, que se realiza en MorphoJ mediante cambio al cuadrado parsimonioso (Maddison 1991; Klingenberg 2011). Este algoritmo compara la suma de los cambios al cuadrados de los valores del ACP (que son caracteres continuos) a lo largo de todas las ramas del árbol y calcula los estados ancestrales más parsimoniosos para cada

nodo, reduciendo al mínimo la suma total de cambio al cuadrado en toda la filogenia. La configuración óptima se describe matemáticamente por el valor de longitud del árbol (= longitud al cuadrado), que puede ser utilizado para determinar la fuerza de la correlación entre la forma y la filogenia (si hay una fuerte correlación entonces el valor de la longitud del árbol debe ser pequeña). La estadística significativa de la longitud del árbol se calcula mediante un test de permutación realizado en MorphoJ, en el cual la topología de un filogenia de entrada (supone que es la "verdadera" filogenia del grupo en cuestión) incluyendo las longitudes de rama y se mantiene constante. Los valores del ACP para cada taxón se permutan al azar a través de los árboles 10000 veces (Laurin 2004; Klingenberg & Gidaszewski 2010). Si la longitud del árbol de la "verdadera" filogenia es menor que en al menos el 95% de los árboles generados al azar, entonces se dice que hay una correlación estadísticamente significativa a un umbral del 5% entre la filogenia y los resultados del ACP (la forma de la cabeza). Se utilizaron los valores de los componentes principales de cada ACP para poner a prueba la señal filogenética con estas opciones: “*Weighting by branch lengths (if available)*”, “*Mapping with rooted tree. (This is the usual option)*” y “*Permutation test for phylogenetic signal*”, con 10000 permutaciones. El análisis de permutaciones computa contrastes independientes entre los taxa y a lo largo de las ramas de la filogenia. La hipótesis nula de no señal filogenética es descartada si el resultado de las permutaciones es  $p \leq 0.05$ , calculado utilizando el cambio al cuadrado parsimonioso no ponderado (“*unweighted squared-change parsimony*”).

## Resultados

### *Dimorfismo Sexual (DS)*

#### *Forma*

Los resultados de los AD sobre la forma, mostraron que 8 de las 13 especies presentaban diferencias entre los sexos (Figura 3.3, Figura 4.3). El AD mostró una alta proporción de individuos correctamente asignados (> 90%) para los grupos *a priori* definidos por sexo, sin errores en la clasificación en el grupo 1 y con un máximo de error de clasificación para 1 ejemplar en las especies del grupo 2.

#### *Tamaño*

Los Test-T intraespecíficos con los LC presentaron diferencias en 6 de las 13 especies entre sexos (Figura 5.3, Figura 6.3). En el grupo de especies 1, se encontraron diferencias significativas en tamaño entre sexos (Tabla 1.3) solo para *Liolaemus xanthoviridis*  $t_{(26)} = -2.37900$ ,  $p = 0.02499$ , siendo mayores los machos ( $\bar{x} = 0.59572$ , DS = 0.06968) que las hembras ( $\bar{x} = 0.51163$ , DS = 0.11240). En las comparaciones del grupo de especies 2, se encontraron diferencias significativas en tamaño entre sexos para *Liolaemus canqueli*  $t_{(19)} = -2.1978$ ,  $p = 0.04056$ , con un mayor tamaño para los machos ( $\bar{x} = 0.61036$ , DS = 0.08135) que para las hembras ( $\bar{x} = 0.53094$ , DS = 0.08278); *L. dumerili*  $t_{(12)} = -4.003$ ,  $p = 0.001752$ , con mayor tamaño para los machos ( $\bar{x} = 0.56164$ , DS = 0.05907) que las hembras ( $\bar{x} = 0.41575$ , DS = 0.07291); *L. martorii*  $t_{(16)} = -6.2462$ ,  $p = 0.00001$ , con mayores tamaños para los machos ( $\bar{x} = 0.49040$ , DS = 0.04872) que las hembras ( $\bar{x} = 0.34425$ , DS = 0.05054); *L. melanops*  $t_{(19)} = -4.2466$ ,  $p = 0.00044$ , con mayores tamaños para los machos ( $\bar{x} = 0.53506$ , DS = 0.08277) que las hembras ( $\bar{x} = 0.39597$ , DS = 0.05173) y *L. morenoi*  $t_{(11)} = -3.7615$ ,  $p = 0.00315$ , con mayores tamaños para los machos ( $\bar{x} = 0.60952$ , DS = 0.06611) que las hembras ( $\bar{x} = 0.47062$ , DS = 0.04684). Todas las especies con dimorfismo en el tamaño, presentaron mayores tamaños para los machos que para las hembras. Los supuestos estadísticos fueron validados y los resultados de los Test-T son presentados en la Tabla 1.3.

### **Variación interespecífica**

#### **Forma**

La variación en la forma dorsal de la cabeza entre las especies del grupo 1, fue explicada por los dos primeros ejes del ACV en un 67.29 % para las hembras y un 61.56 % para los machos (Figura 10.3). La distancia Mahalanobis de los ACV en las hembras, mostraron una alta variabilidad morfológica entre las 5 especies comparadas, presentando *L. shehuen* los valores más bajos de diferenciación (Tabla 2.3). Los valores para estos dos primeros ejes para las hembras, revelaron una clara discriminación en los individuos de *L. xanthoviridis* y una discriminación moderada para *L. chehuachekenk* y *L. fitzingerii*, mientras *L. camarones* y *L. shehuen* presentan una baja discriminación con ejemplares dispersos y solapados con los otros taxa (Figura 10.3). Las mayores diferencias de forma fueron explicadas por CV1 para las especies *L. xanthoviridis*, *L. camarones* y *L. fitzingerii*.

La especie *L. xanthoviridis* (Figura 10.3) la grilla de deformación muestra órbitas más amplias (*landmarks* 10, 11, 12, 13 y 14) y una sección postrostral más compacta (*landmarks* 2, 3) y con las narinas más anteriores (*landmark* 15). En contraposición, en el cuadrante negativo de este eje las especies *L. camarones* y *L. fitzingerii* tienen una grilla de deformación para estos individuos opuesta con órbitas más cortas (*landmark* 12) y la apertura de las narinas más posterior (*landmark* 15). Con respecto al CV2, explica diferencias entre *L. chehuachekenk* y *L. fitzingerii*. Los individuos de *L. chehuachekenk* presentan órbitas más cortas en su parte anterior (*landmarks* 13 y 14) y narinas más posteriores (*landmark* 15). La distancia Mahalanobis de los ACV en las machos, mostraron una alta variabilidad morfológica entre 4 de las 5 especies comparadas, ya que no hubo diferencias significativas entre *L. chehuachekenk* y *L. fitzingerii* (Tabla 2.3). Los primeros dos ejes de los ACV entre machos mostraron una discriminación moderada entre *L. shehuen* y *L. camarones* de las otras especies (Figura 10.3). La mayor diferencia en forma representada por el CV2 es una región postrostral más compacta para *L. shehuen* (*landmarks* 2 y 3) y una región más compacta en la unión de las escamas interparietales (*landmarks* 6 y 7).

La variación en forma craneal entre las especies del grupo 2 a través de los primeros dos ejes del ACV, fue explicada en un 53.32 % para las hembras y un 49.83 % para los machos (Figura 11.3). Con respecto a las comparaciones de las hembras, la distancia Mahalanobis de los ACV mostraron una alta variabilidad morfológica entre siete especies (Tabla 3.3), excepto para *Liolaemus dumerili* versus *L. goetschi* (sin diferencias significativas). Los valores de estos dos primeros ejes para las hembras, revelaron una discriminación moderada de especímenes entre *L. canqueli* y *L. purul*, y una baja discriminación de ejemplares de *L. goetschi* y *L. martorii* de las otras especies que presentaron individuos dispersos (Figura 11.3). Los valores para *L. goetschi* presentaron dos grupos, uno de los cuales está parcialmente solapado con individuos de *L. dumerili*. Al comparar los valores de *L. canqueli*, *L. casamiquelai*, *L. martorii* y *L. goetschi*, las mayores diferencias en forma fueron explicadas por el CV1 (Figura 11.3) especialmente la órbita del ojo (*landmarks* 11, 12 y 13), una sección post-rostral más corta (*landmarks* 3 y 4) y la orientación de la narina hacia el eje sagital del cuerpo (*landmarks* 15 y 16). Los valores de *L. purul* del CV2, claramente lo separa del resto de los taxa y presenta cambios en la forma con una la órbita del ojo más corta (*landmarks* 10, 11, 12, 13 y 14). Las

comparaciones a partir de la distancia Mahalanobis de los ACV entre machos, mostraron una variación morfológica moderada entre las ocho especies, entre las cuales no se observaron diferencias al comparar *L. casamiquelai* versus *L. melanops*, y *L. dumerili* versus *L. goetschi* o *L. purul* (Tabla 3.3). Los primeros dos ejes de los ACV entre machos mostraron una clara discriminación entre *L. morenoi*, *L. martorii* y *L. purul*, *L. canqueli* de las otras especies (Figura 11.3). La mayor diferencia en forma representada por el CV1 (Figura 11.3) fue la órbita del ojo (*landmarks* 9, 10 y 14) orientada hacia el eje sagital del cuerpo para *L. morenoi* y en la dirección opuesta para *L. martorii* y *L. purul*. A lo largo del CV2, se observa una agrupación separada de los individuos de *L. morenoi* y *L. martorii*. Los cambios en la forma de la cabeza para estas especies fue marcada para el área post-rostral (*landmarks* 11, 12, 13, 14) con una configuración morfológica más corta y compacta (Figura 11.3). Las formas promedio o consenso para cada especie y separado por sexos son presentadas para una simple apreciación de las diferencias interespecíficas (Figura 8.3, Figura 9.3).

### Tamaño

Al comparar las especies del grupo 1, se encontraron diferencias significativas para el ANOVA ( $F_{4,55} = 4.495$ ;  $p = 0.00326$ ) en las hembras y en los machos ( $F_{4,71} = 5.179$ ;  $p = 0.00102$ ). Las comparaciones múltiples *post-hoc* entre las hembras (Figura 12.3) presentaron diferencias significativas entre *Liolaemus xanthoviridis* versus *L. chehuachekenk* ( $p = 0.00495$ ), mientras que los en los machos se diferenciaron *L. camarones* versus *L. xanthoviridis* ( $p = 0.04546$ ) y versus *L. shehuen* ( $p = 0.00333$ ), y se diferenciaron *L. chehuachekenk* versus *L. shehuen* ( $p = 0.01334$ , Figura 12.3).

Las comparaciones en conjunto del tamaño entre las especies del grupo 2, mostraron diferencias significativas para el ANOVA ( $F_{7,58} = 4.296$ ;  $p = 0.00069$ ) en las hembras y en los machos ( $F_{7,60} = 3.789$ ;  $p = 0.00182$ ). Las comparaciones múltiples *post-hoc* entre las hembras (Figura 13.3) presentaron diferencias significativas entre *L. martorii* versus *L. canqueli* ( $p = 0.00059$ ), *L. martorii* versus *L. casamiquelai* ( $p = 0.02611$ ), *L. melanops* versus *L. canqueli* ( $p = 0.04038$ ), *L. purul* versus *L. canqueli* ( $p = 0.01134$ ). Con respecto a los machos (Figura 13.3), las comparaciones múltiples arrojaron diferencias entre *L. goetschi* versus *L. canqueli* ( $p = 0.00466$ ) y *L. goetschi* versus *L. morenoi* ( $p = 0.00976$ ).

## Señal filogenética

Los análisis de señal filogenética a través de los valores de los CP (Figura 14.3), indican que los taxa del grupo 1 (*Liolaemus chehuachekenk*, *L. fitzingerii* y *L. xanthoviridis*) presentan una correlación estadísticamente significativa entre la forma de la cabeza y la filogenia basada en ADMmt cuando se consideran ambos sexos (3-taxa, ambos sexos: largo del árbol = 0.0013078,  $p = <.0001$ ), pero no así cuando se analizan los sexos por separado (3-taxa, hembras: largo del árbol = 0.00263945,  $p = 0.3338$ ; 3-taxa, machos: largo del árbol = 0.001084,  $p = 0.6680$ ). Los análisis de señal filogenética a través de los valores de los CP (Figura 15.3), indican que los taxa del grupo 2 (*Liolaemus canqueli*, *L. casamiquelai*, *L. goetschi*, *L. martorii*, *L. melanops* y *L. morenoi*) no presentan una correlación estadísticamente significativa entre la forma de la cabeza y la filogenia basada en ADMmt: 6-taxa, ambos sexos: largo del árbol = 0.00312,  $p = 0.7735$ ; 6-taxa, hembras: largo del árbol = 0.00532,  $p = 0.6561$ ; 6-taxa, machos: largo del árbol = 0.00487,  $p = 0.8384$ .

## Discusión y conclusiones

Actualmente las investigaciones relacionadas a la Sistemática y Taxonomía, han incrementado considerablemente el uso de nuevos métodos para la búsqueda de diferencias entre taxa estrechamente relacionados. En este sentido, la implementación de métodos como la Morfometría Geométrica es una nueva alternativa cada vez utilizada con mayor frecuencia en el campo de la Herpetología. Los resultados aquí presentados, revelan por primera vez la utilidad de la MG en la taxonomía-sistemática para especies cercanamente relacionadas de *Liolaemus*. Mediante el estudio multivariado de los patrones de tamaño de la cabeza y la variación de la forma en y entre las especies del grupo *Liolaemus fitzingerii*, se observó de manera general una discriminación moderada de los taxa. Por otro lado, a través de los contrastes independientes, se observó una diferencia de tamaño en la cabeza y la forma entre once de los trece taxa. A partir de la ausencia de una señal filogenética en la mayoría de estos análisis, se llega a la conclusión de que los estados de caracteres observados no son determinados por la ascendencia común, y por lo tanto que la filogenia incorporada para este análisis no es relevante en la detección de la variación entre las especies de *Liolaemus* foco de estudio. Considerando los resultados de ambos sexos por

separado, se encontró evidencia de dimorfismo sexual en la mayoría de los taxa y diferencias interespecíficas en la forma y tamaño para 11 y 4 especies respectivamente. Las diferencias interespecíficas fueron mayores entre las hembras que entre los machos.

Las evidencias de la existencia del dimorfismo sexual en la cabeza-cráneo en lagartijas a través de la MG, ha sido ampliamente registrada para *Lacerta* (Bruner *et al.* 2005), *Podarcis* (Kaliontzopoulou *et al.* 2007, 2008b) y escasamente para *Liolaemus* (Vidal *et al.* 2005; Fontanella *et al.* 2012). En concordancia con estos trabajos, se encontró que para todas las especies aquí analizadas, los machos presentaron mayores tamaños en la región cefálica que las hembras. Esta tendencia ya registrada en otros géneros de lagartijas, puede implicar importantes líneas nuevas de trabajo así como importantes sesgos (al no discriminar machos y hembras) en estudios al comparar especies (véase revisión, Kaliontzopoulou 2011). Son muy variadas las hipótesis que formulan una explicación para el DS en lagartijas como los aspectos ontogenéticos (Kaliontzopoulou *et al.* 2010), selección de tamaño corporal (Alcorn *et al.* 2013), de selección sexual (Vidal Maldonado 2011) o selección de presas (*e.g.*, *Liolaemus*, Vanhooydonck *et al.* 2010a; Azócar & Acosta 2011). Los escasos trabajos de MG en *Liolaemus* han propuesto que las variaciones en la cabeza de este género, pueden ser resultado de adaptaciones relacionadas con el dimorfismo sexual (Vidal *et al.* 2005) y relacionados a determinados sistemas de apareamiento (Vidal Maldonado 2011). La detección de DS en análisis previos (así como cualquier otra variación intraespecífica), puede representar un desafío al momento de tomar decisiones metodológicas antes de realizar análisis entre especies cercanamente relacionadas (véase Viscosi & Cardini 2011).

La utilización de resultados a partir de las comparaciones interespecíficas en el ámbito de la sistemática-taxonomía, deberían utilizarse con un umbral definido e incluido en un criterio operativo a la hora decidir cuando dos grupos comparados son diferentes (Zelditch *et al.* 2004). Los umbrales aquí definidos son diferencias en los contrastes entre especies para la forma a través de la distancia Mahalanobis del ACV y/o tamaño mediante los ANOVAS y Test de Tukey. Estas comparaciones múltiples considerando de manera integral los resultados para hembras y machos arrojaron diferencias entre todos los taxa, excepto entre las especies *L. goetschi* y *L. dumerili* que no tuvieron diferencias significativas en forma ni tamaño. La mayores diferencias entre las especies del grupo *L.*

*fitzingerii* radica en la forma de la cabeza, lo cual ha sido previamente relacionado en otros grupos de lagartijas con diferencias en el uso de microhábitats (e.g., Openshaw & Keogh 2014). A diferencia de otros géneros de lagartijas, la falta de estudios de MG en *Liolaemus* en búsqueda de relaciones con procesos evolutivos, ecológicos, alimentación y sistemas reproductivos, no permite desarrollar hipótesis alternativas sobre las causas de las diferencias aquí encontradas. La utilización de MG para establecer diferencias entre especies es considerada actualmente como uno de los campos más prometedores a futuro para análisis de morfología (Schlick-Steiner *et al.* 2010), ya que posibilita el análisis de la forma y tamaño de manera independiente y a la vez permite la estandarización de las variables, los métodos y análisis a realizar.

En general, se espera la existencia de una señal filogenética en ciertos rasgos fenotípicos en un grupo monofilético, ya que comparten la historia evolutiva y de desarrollo del linaje al que pertenecen. Por otro lado existen diversos grupos de lagartijas con grandes radiaciones que son atribuidas a divergencias ecológicas (e.g., *Anolis sp.*; Losos 2010). Numerosos trabajos han demostrado la importancia del ambiente y la selección como principales factores que inciden en la variación morfológica fenotípica del cuerpo (Pincheira-Donoso *et al.* 2008a) y de la cabeza en lagartijas (Stayton 2005). No se detectó la existencia de una señal filogenética en la forma de la cabeza, lo que sugiere que las relaciones filogenéticas no limitan o afectan el patrón de la variación en la forma de la cabeza o bien, las adaptaciones a los factores ambientales actuales superan los efectos filogenéticos (Klingenberg 2010; Klingenberg & Gidaszewski 2010). Sin embargo, no se pueden sacar conclusiones finales con respecto a la señal filogenética, ya que se han utilizado solo nueve de las trece especies descritas para el grupo. Los resultados de ausencia de señal filogenética presentados en este capítulo, fue registrada para otros grupos de lagartijas estudiados anteriormente (Vanhooydonck & Van Damme 1999; Kohlsdorf *et al.* 2008), aunque futuros estudios podrían arrojar nuevos resultados en *Liolaemus*.

La MG ha sido ampliamente utilizada por la robustez matemática para poner a prueba hipótesis biológicas relacionadas con la variación en forma-tamaño, aunque ha sido cuestionada en relación al diseño y los pasos metodológicos implementados. El diseño de la configuración de *landmarks* debe ser informativo al momento de evaluar diferencias, pero a su vez, si no son estructuras anatómicas homólogas y con posibilidad de repetir su



ubicación, pueden dar resultados e interpretaciones erróneas (Zelditch *et al.* 2004). Otro aspecto importante a considerar es el número de *landmarks* utilizados en relación con el número de ejemplares empleados, ya que este aspecto es importante por el sesgo potencial en los resultados e interpretaciones (Cardini & Elton 2007). Son numerosos los autores que propician el uso de el ACP para poner a prueba las diferencias entre individuos (Bruner *et al.* 2005; Alcorn *et al.* 2013) e incluso desarrollando software y algoritmos con ACP como único análisis multivariado disponible (*e.g.*, Adams & Otárola-Castillo 2013). En contraparte a esta decisión metodológica, otros autores utilizan ACV para diferenciar grupos o especies (Kaliontzopoulou *et al.* 2007; Ivanović *et al.* 2008; Moreno-Barajas *et al.* 2013). En los análisis aquí presentados se optó por implementar el ACV, ya que maximizan las diferencias de los grupos definidos *a priori* (Elewa 2010) y pueden ser utilizados si se determina con certeza la identidad específica de cada individuo (Zelditch *et al.* 2004; Claude 2008; Viscosi & Cardini 2011). Este es el caso aquí presentado, donde se utilizaron poblaciones alrededor de las localidades tipo de los taxa descriptos y geográficamente alopátricas. Entre los factores que más sesgos ocasionan en la MG, se encuentran la variación intragrupo por dimorfismo sexual, la ontogenia y la variación geográfica (Zelditch *et al.* 2004; Viscosi & Cardini 2011), los cuales han sido tomados en cuenta en los análisis de este capítulo.

Las principales críticas teóricas al uso de la MG en un contexto de filogenia están relacionadas al uso de las variables de forma como caracteres cladísticos (Adams *et al.* 2013). Estos autores están en contra de esta aplicación de la MG, argumentando bases teóricas que están asociadas a el uso de las variables de forma (*e.g.*, ACP) como caracteres cladísticos (Adams *et al.* 2011), y que la principal dificultad metodológica que presenta es la transformación de datos de forma continuos y multivariados en estados de caracteres discretos para realizar inferencias basadas en parsimonia (Monteiro 2000). Por el contrario, otros autores validan su implementación para poner a prueba la señal filogenética entre especies de un linaje (Catalano *et al.* 2010; Klingenberg & Gidaszewski 2010; González-José *et al.* 2011). A pesar de las diversas posturas ante la posibilidad de inferir con MG la existencia de una señal filogenética en un grupo de especies, hasta el momento solo permite establecer la importancia de tener en cuenta o no, la filogenia al momento de comparar la forma de la estructura morfológica (configuración de *landmarks*) comparada entre taxa. La determinación de una señal filogenética es un resultado importante en la

historia evolutiva de un linaje, pero el desafío futuro en la integración de estos dos métodos es una clara aplicación inmediata a la taxonomía-sistemática.

A pesar de los numerosos recaudos que deben ser tomados en cuenta y quizás basados en la efectividad de la MG para capturar variaciones en la forma, este método ha sido utilizado para evaluar diferencias en la forma de especies crípticas de un complejo de especies (Leaché *et al.* 2009), para establecer diferencias entre linajes con diferencias genéticas (Chiari & Claude 2011) y desde un punto de vista estrictamente taxonómico para evaluar un carácter diagnóstico (*e.g.*, Familia Bataguridae, Jamniczky & Russell 2004). De esta manera, la MG ha sido utilizada en el campo de la herpetología como una herramienta complementaria que puede aportar evidencia adicional para soportar o rechazar hipótesis formuladas (*e.g.*, Piras *et al.* 2010) con otros enfoques metodológicos como estudios moleculares (Clemente-Carvalho *et al.* 2011; Florio *et al.* 2012) o morfométricos lineales (Kaliontzopoulou *et al.* 2007). En el ámbito de la Taxonomía, uno de los principales desafíos a futuro de la MG es la posibilidad de incorporarla en la formulación de hipótesis de nuevas especies. El principal problema en este sentido, es que a pesar de poder encontrar diferencias entre taxa comparados, no convierte a la MG una herramienta *per se* para incorporarla como clave dicotómica o información diagnóstica para ser guardada en museos. En consecuencia, especialistas en MG han propuesto algunas potenciales soluciones en este sentido (*e.g.*, tomar medidas lineales entre dos *landmarks* que definen diferencias entre dos taxa; Zelditch *et al.* 2012). Los resultados de este capítulo demuestran que la MG puede ser una herramienta muy útil, con un gran potencial para el análisis de diferencias en forma y tamaño entre taxa cercanamente relacionados. Por otro lado, la sutileza de este enfoque para encontrar diferencias es muy alto, por lo cual debe ser implementada e interpretada con mucha precaución. En resumen, tomando los recaudos metodológicos necesarios y al utilizarlo junto con otros enfoques metodológicos, es una gran herramienta para la puesta a prueba de hipótesis de nuevos taxa de *Liolaemus* y para acompañar a modo de soporte las diagnósticas morfológicas formales de nuevas hipótesis de especies.

## Tablas

Especies	Hembras			Machos			Homogeneidad de Varianza			Test de Normalidad		Test-t	
	media	ds	N	media	ds	N	F	gl	<i>p</i>	<i>p</i>	gl	t	<i>p</i>
<i>L. cam</i>	0.6357	0.1408	10	0.7011	0.0781	13	3.2556	9	0.0604	0.0605	21	-1.4210	0.1700
<i>L. che</i>	0.6571	0.0663	15	0.6834	0.0903	14	0.5387	14	0.2639	0.7868	27	-0.8993	0.3765
<i>L. fitz</i>	0.6137	0.1244	11	0.6094	0.1665	14	0.5589	10	0.3613	0.0604	23	0.0713	0.9438
<i>L. she</i>	0.5396	0.0883	10	0.5741	0.0541	21	2.6665	9	0.0650	0.0650	29	-1.3464	0.1886
<i>L. xant</i>	0.5116	0.1124	14	0.5957	0.0697	14	2.6024	13	0.0966	0.0058	26	-2.3790	<b>0.0250</b>
<i>L. canq</i>	0.5309	0.0828	9	0.6104	0.0813	12	1.0356	8	0.9307	0.2495	19	-2.1978	<b>0.0406</b>
<i>L. cas</i>	0.4860	0.1703	8	0.5084	0.2311	7	0.5427	7	0.4423	0.0618	13	-0.2158	0.8325
<i>L. dum</i>	0.4158	0.0729	8	0.5616	0.0591	6	1.5235	7	0.6646	0.6677	12	-4.0030	<b>0.0018</b>
<i>L. goet</i>	0.4327	0.0645	12	0.4222	0.0599	7	1.1572	11	0.9009	0.1341	17	0.3509	0.7299
<i>L. mart</i>	0.3443	0.0505	9	0.4904	0.0487	9	1.0762	8	0.9199	0.9612	16	-6.2462	<b>0.0000</b>
<i>L. mel</i>	0.3960	0.0517	8	0.5351	0.0828	13	0.3906	7	0.2191	0.5370	19	-4.2466	<b>0.0004</b>
<i>L. mor</i>	0.4706	0.0468	4	0.6095	0.0661	9	0.5020	3	0.6172	0.9565	11	-3.7615	<b>0.0032</b>
<i>L. pur</i>	0.3771	0.0788	8	0.4573	0.0866	5	0.8282	7	0.7743	0.3778	11	-1.7231	0.1128

Tabla 1.3: Resultados de los Test-T utilizando los LC en comparaciones entre los sexos. Referencias: en negrita diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ).

Hembras	<i>L. cam</i>	<i>L. che</i>	<i>L. fitz</i>	<i>L. she</i>
<i>L. che</i>	3.2787 ( $<0.0001$ )	-----	-----	-----
<i>L. fitz</i>	3.2222 (0.0006)	3.2001 ( $<0.0001$ )	-----	-----
<i>L. she</i>	3.3029 (0.0011)	2.932 (0.0005)	2.8875 (0.0045)	-----
<i>L. xant</i>	4.4489 ( $<0.0001$ )	3.4616 ( $<0.0001$ )	4.0411 ( $<0.0001$ )	3.9031 ( $<0.0001$ )
Machos	<i>L. cam</i>	<i>L. che</i>	<i>L. fitz</i>	<i>L. she</i>
<i>L. che</i>	3.2161 ( $<0.0001$ )	-----	-----	-----
<i>L. fitz</i>	3.0908 ( $<0.0001$ )	2.2141 (0.1449)*	-----	-----
<i>L. she</i>	2.8749 ( $<0.0001$ )	2.7341 ( $<0.0001$ )	2.6266 ( $<0.0001$ )	-----
<i>L. xant</i>	2.9958 (0.0002)	2.8643 (0.0009)	2.8362 ( $<0.0001$ )	2.6379 ( $<0.0001$ )

Tabla 2.3: Comparaciones de a pares por el CVA realizado entre las especies del grupo 1. Los resultados son la distancia Mahalanobis y los valores de *p* asociados (resultados no significativos con un asterisco) después de 10000 iteraciones.

Hembras	<i>L. canq</i>	<i>L. cas</i>	<i>L. dum</i>	<i>L. goet</i>	<i>L. mart</i>	<i>L. mel</i>	<i>L. mor</i>
<i>L. cas</i>	3.9175 (0.0005)	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>L. dum</i>	4.7358 (0.0001)	4.1318 (0.0006)	-----	-----	-----	-----	-----
<i>L. goet</i>	4.7625 (<.0001)	4.3387 (0.0001)	2.6566 (0.0973)*	-----	-----	-----	-----
<i>L. mart</i>	4.3933 (<.0001)	4.1929 (<.0001)	3.3328 (0.0071)	3.5012 (<.0001)	-----	-----	-----
<i>L. mel</i>	4.1632 (0.0004)	4.1151 (0.0004)	3.7545 (0.0002)	3.4748 (0.0003)	3.6301 (0.0015)	-----	-----
<i>L. mor</i>	5.1863 (0.0011)	4.9245 (0.0056)	4.1202 (0.0132)	4.1157 (0.0049)	4.1069 (0.0244)	4.972 (<.0001)	-----
<i>L. pur</i>	4.4331 (<.0001)	4.8543 (0.0003)	4.6478 (0.0001)	3.8693 (<.0001)	3.3959 (0.0069)	4.3559 (0.0003)	4.1295 (0.0296)
Machos	<i>L. canq</i>	<i>L. cas</i>	<i>L. dum</i>	<i>L. goet</i>	<i>L. mart</i>	<i>L. mel</i>	<i>L. mor</i>
<i>L. cas</i>	3.6465 (0.0002)	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>L. dum</i>	3.9061 (0.0002)	4.0032 (0.0024)	-----	-----	-----	-----	-----
<i>L. goet</i>	3.0825 (0.0176)	3.8586 (0.001)	3.2712 (0.1862)*	-----	-----	-----	-----
<i>L. mart</i>	4.2265 (<.0001)	3.4525 (0.001)	3.4486 (0.0168)	4.1052 (0.0003)	-----	-----	-----
<i>L. mel</i>	3.3325 (<.0001)	2.4273 (0.4378)*	3.774 (0.0005)	3.5759 (0.0002)	3.8056 (<.0001)	-----	-----
<i>L. mor</i>	3.7918 (<.0001)	3.8158 (0.0004)	4.3539 (0.0013)	3.8793 (0.0008)	4.4292 (0.0002)	4.0424 (<.0001)	-----
<i>L. pur</i>	4.8727 (<.0001)	4.222 (0.0052)	3.4453 (0.2778)*	4.5601 (0.0019)	4.777 (<.0001)	4.1458 (<.0001)	5.7789 (0.0001)

Tabla 3.3: Comparaciones de a pares por el CVA realizado entre las especies del grupo 2. Los resultados son la distancia Mahalanobis y los valores de  $p$  asociados (resultados no significativos con un asterisco) después de 10000 iteraciones.

## Figuras

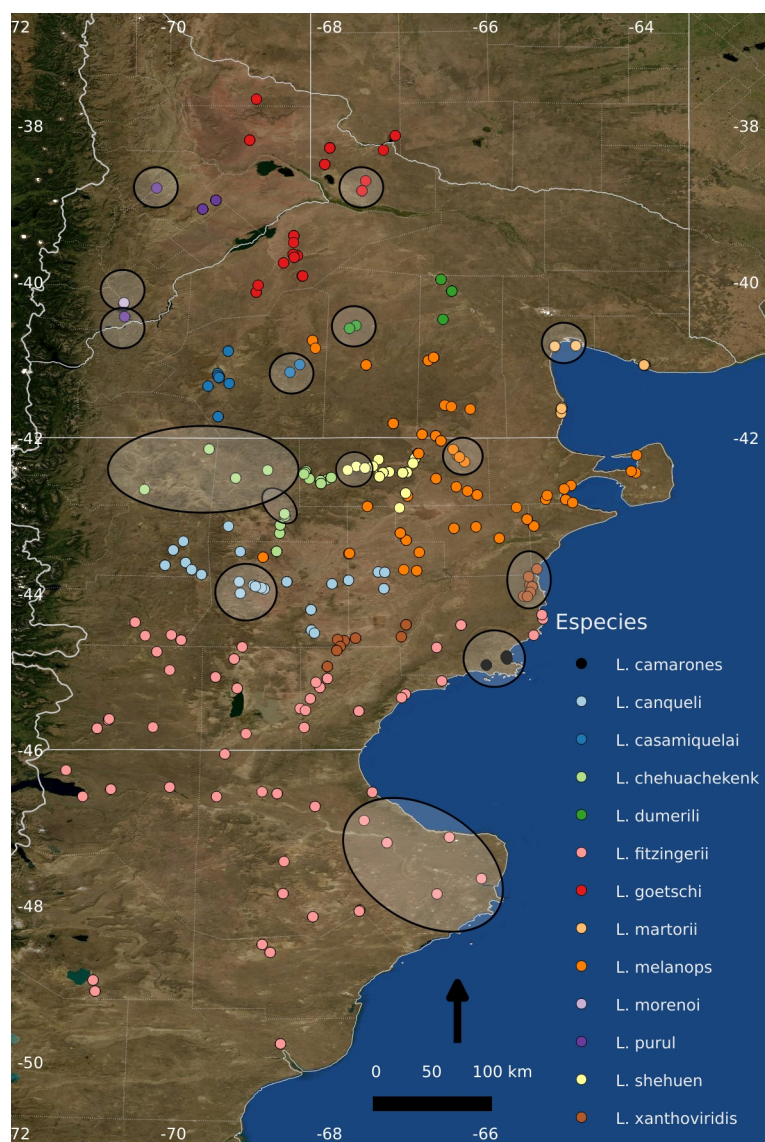


Figura 1.3: Ubicación geográfica de las localidades tipo y alrededores utilizados para los análisis de morfometría geométrica.

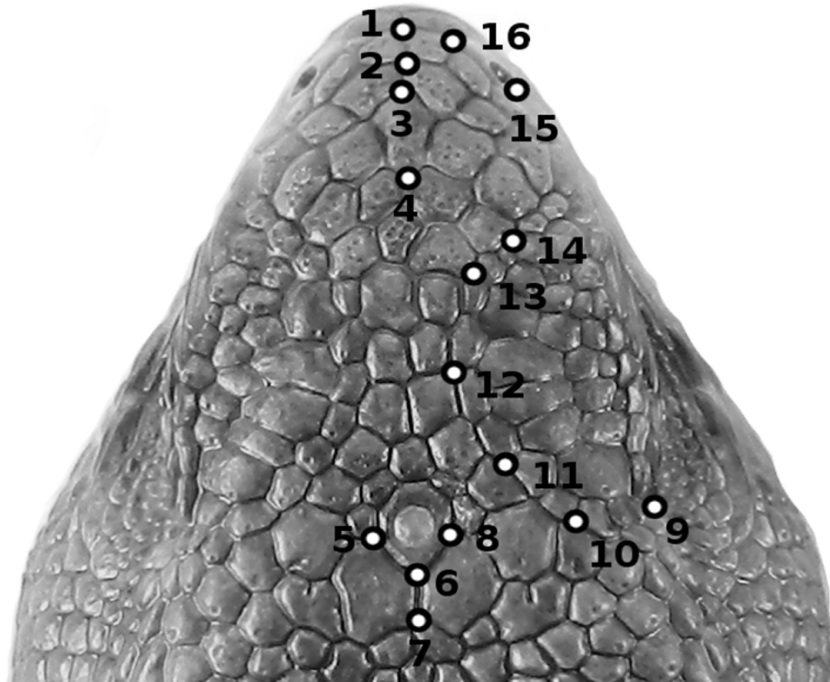


Figura 2.3: Ubicación de los 16 *landmarks* utilizados en este estudio. Todos los *landmarks* fueron digitalizados en el lado derecho de la vista dorsal de la cabeza. La descripción de los *landmarks* homólogos en dos dimensiones para estudiar la morfología de la cabeza son: 1, Unión de las escamas postrostral y el primer par de internasales; 2, Unión del primer y segundo par de escamas internasales; 3, Unión del segundo par de escamas internasales y la escama medial; 4, Punto más posterior de la escama medial; 5, Unión más anterior de las escamas parietal izquierda y escamas interparietales; 6, Unión más anterior de las escamas parietales e interparietales; 7, Unión más posterior de ambas escamas parietales; 8, Unión más anterior de la escama parietal derecha y las escamas interparietales; 9, Extremo posterior de la décima escama circumorbital; 10, Unión central de las escamas circumorbitales novena y octava; 11, Unión central de las escamas circumorbitales séptima y sexta; 12, Unión central de las escamas circumorbitales quinta y cuarta; 13, Unión central de las escamas circumorbitales tercera y segunda; 14, Extremo más anterior de la primera escama circumorbital; 15, Extremo más posterior de la narina; 16, Extremo de unión más anterior entre las escamas nasales e internasales.

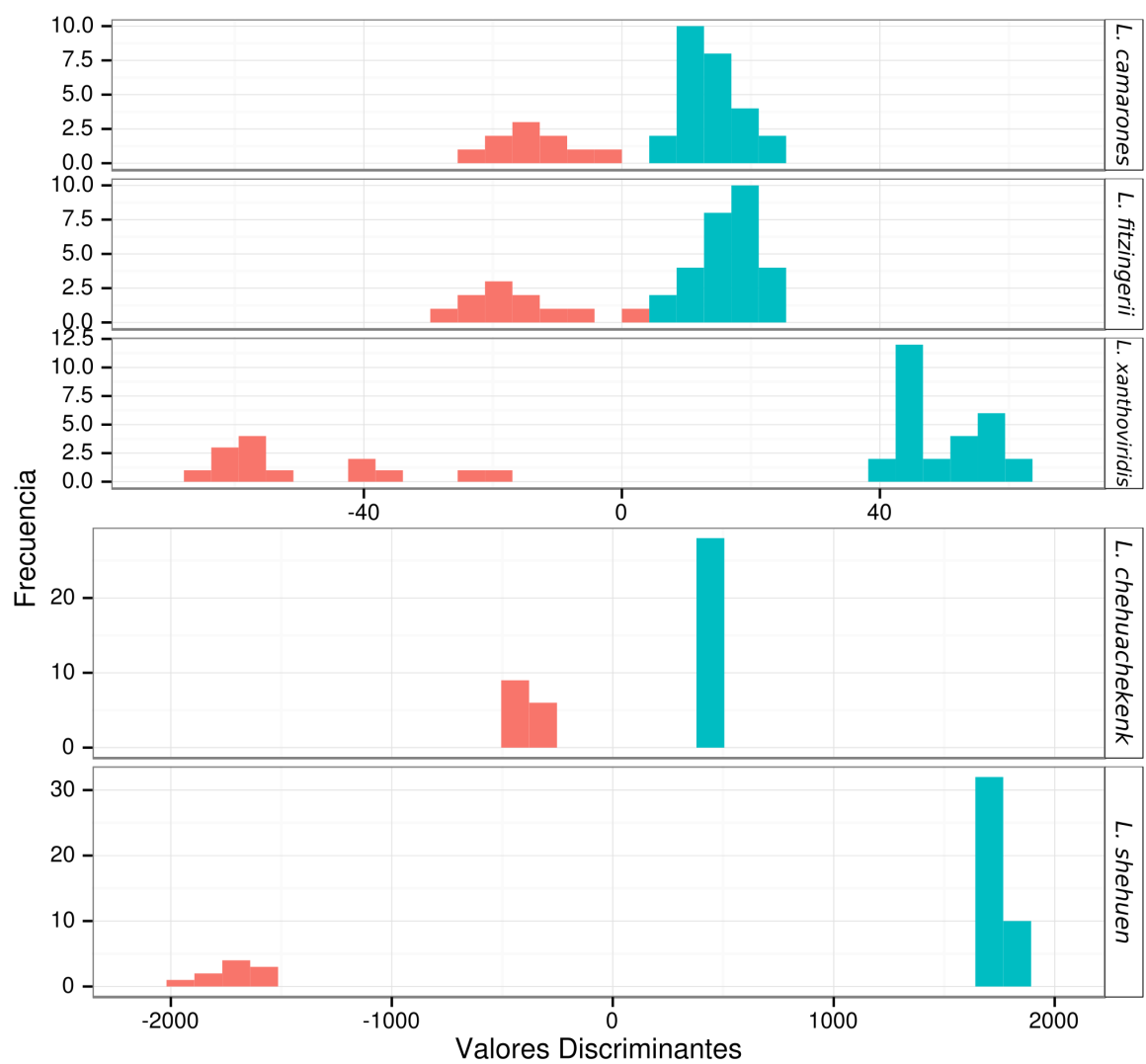


Figura 3.3: Gráfica con las diferencias en forma entre los sexos de cada especie  
Referencias: celeste: machos, rosa: hembras.

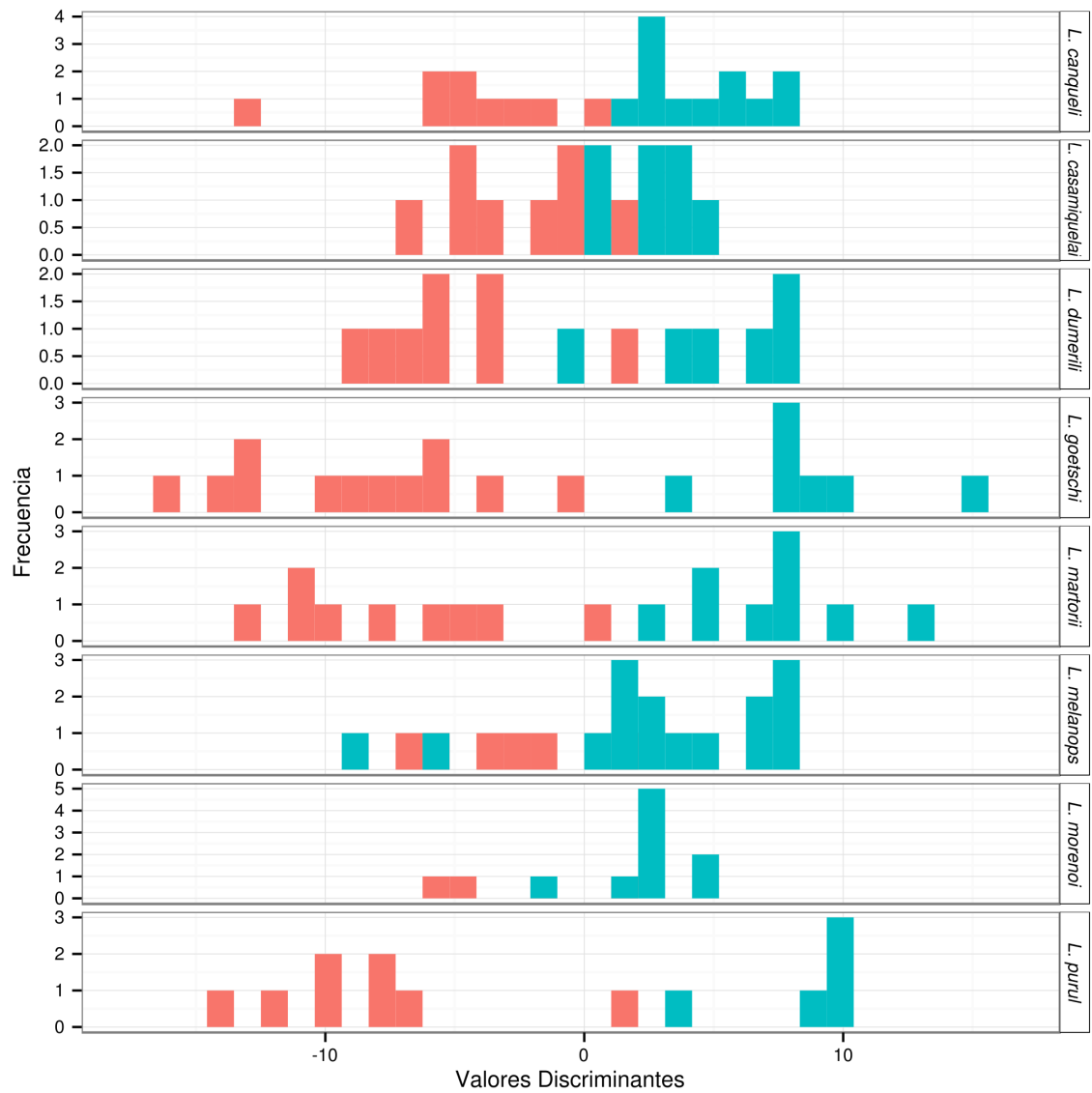


Figura 4.3: Gráfica con las diferencias en forma entre los sexos de cada especie  
Referencias: celeste: machos, rosa: hembras.



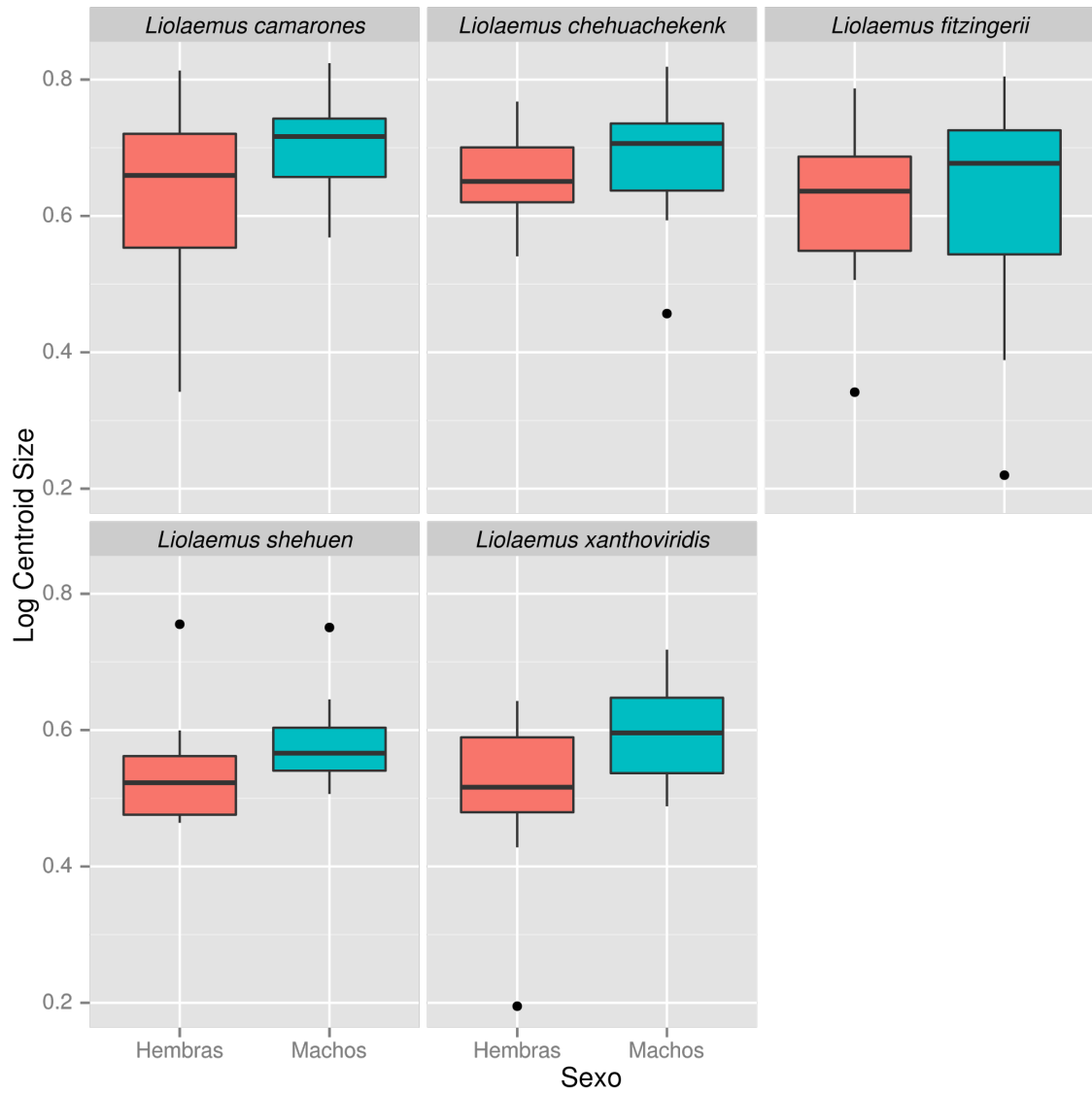


Figura 5.3: Gráfico de cajas de los LC de las diferencias entre sexos por especie.  
Referencias: celeste: machos, rosa: hembras.

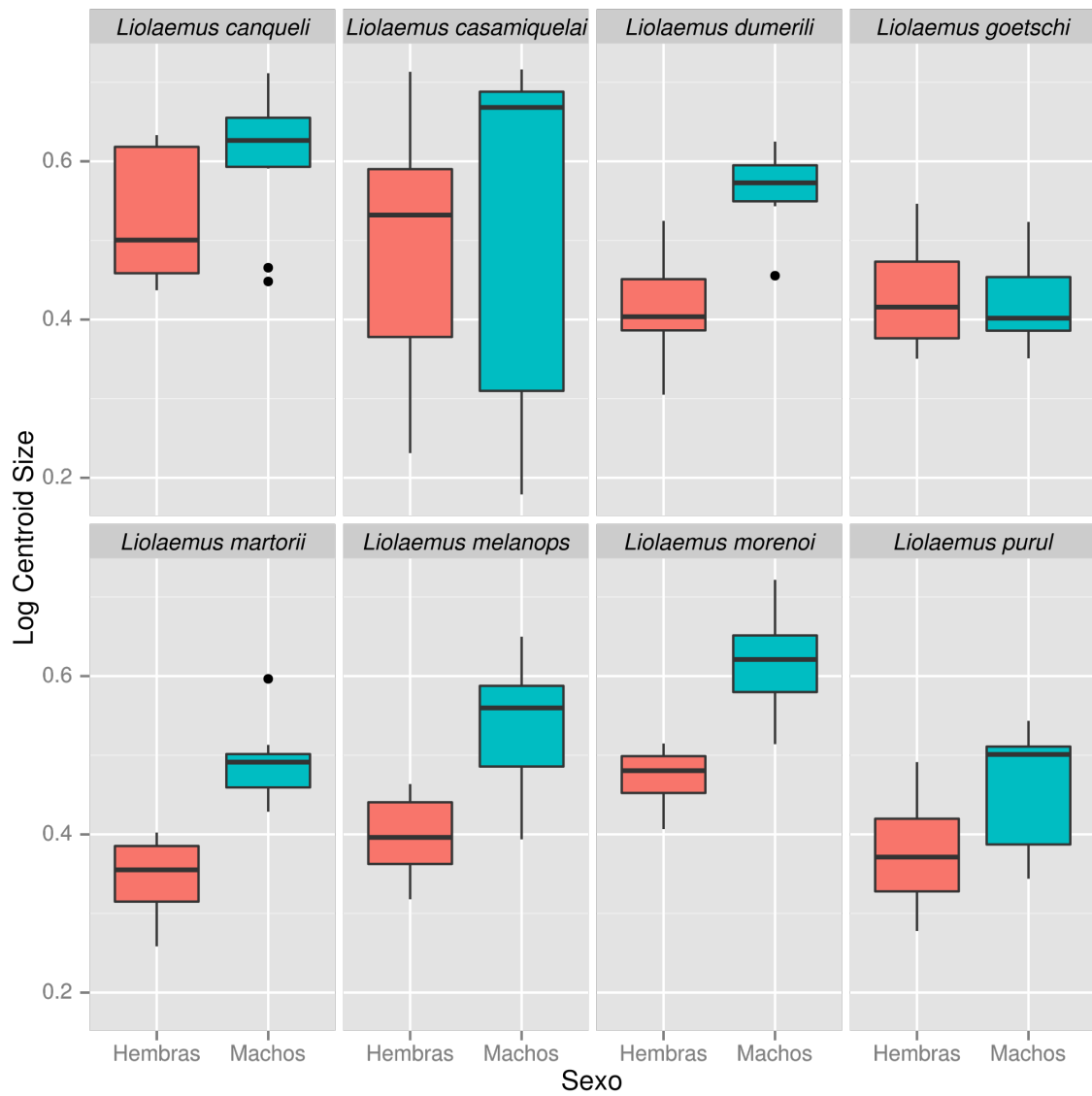


Figura 6.3: Gráfico de cajas de los LC de las diferencias entre sexos por especie. Referencias: celeste: machos, rosa: hembras.

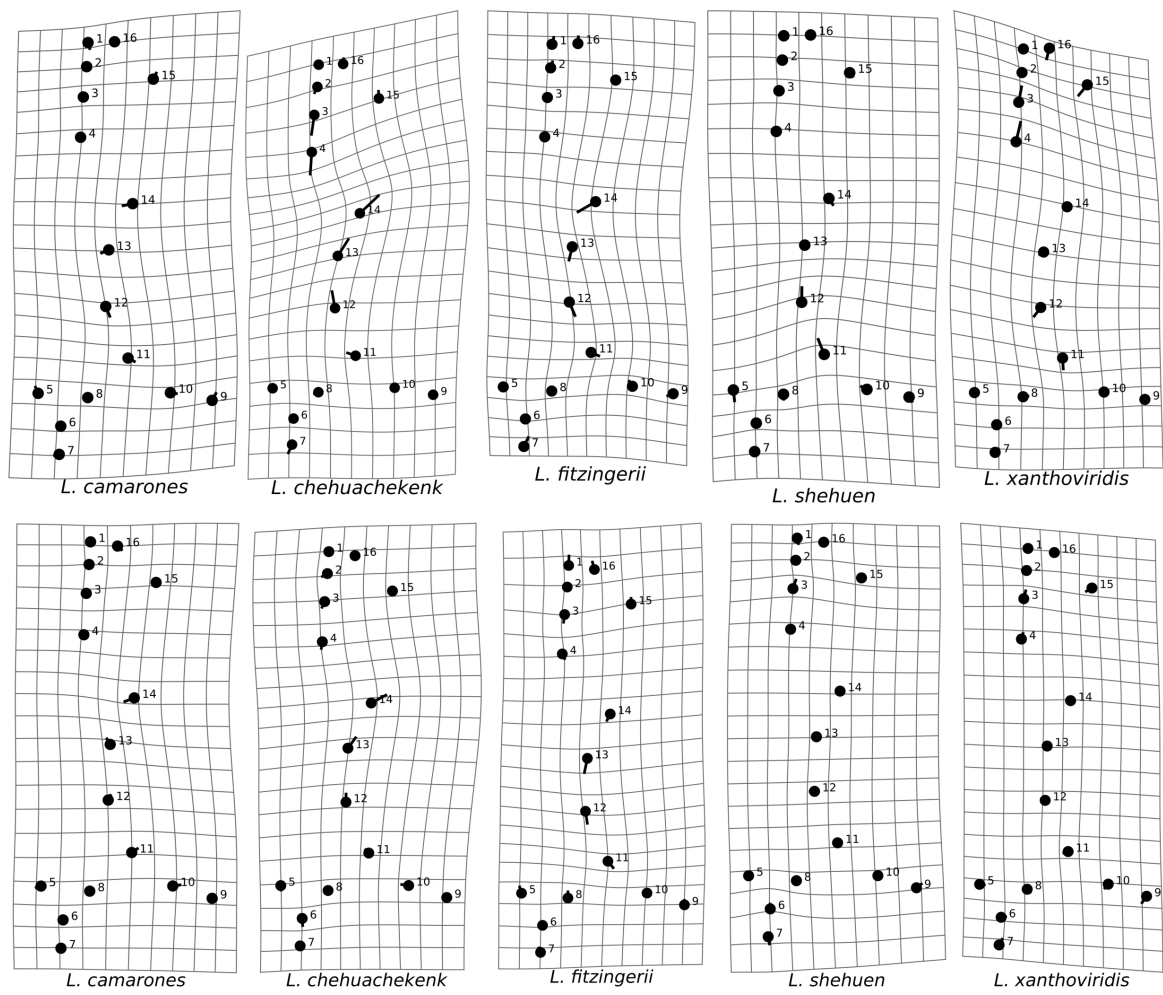


Figura 7.3: Formas promedio o consenso de las especies del grupo 1. Fila superior: hembras, fila inferior: machos.

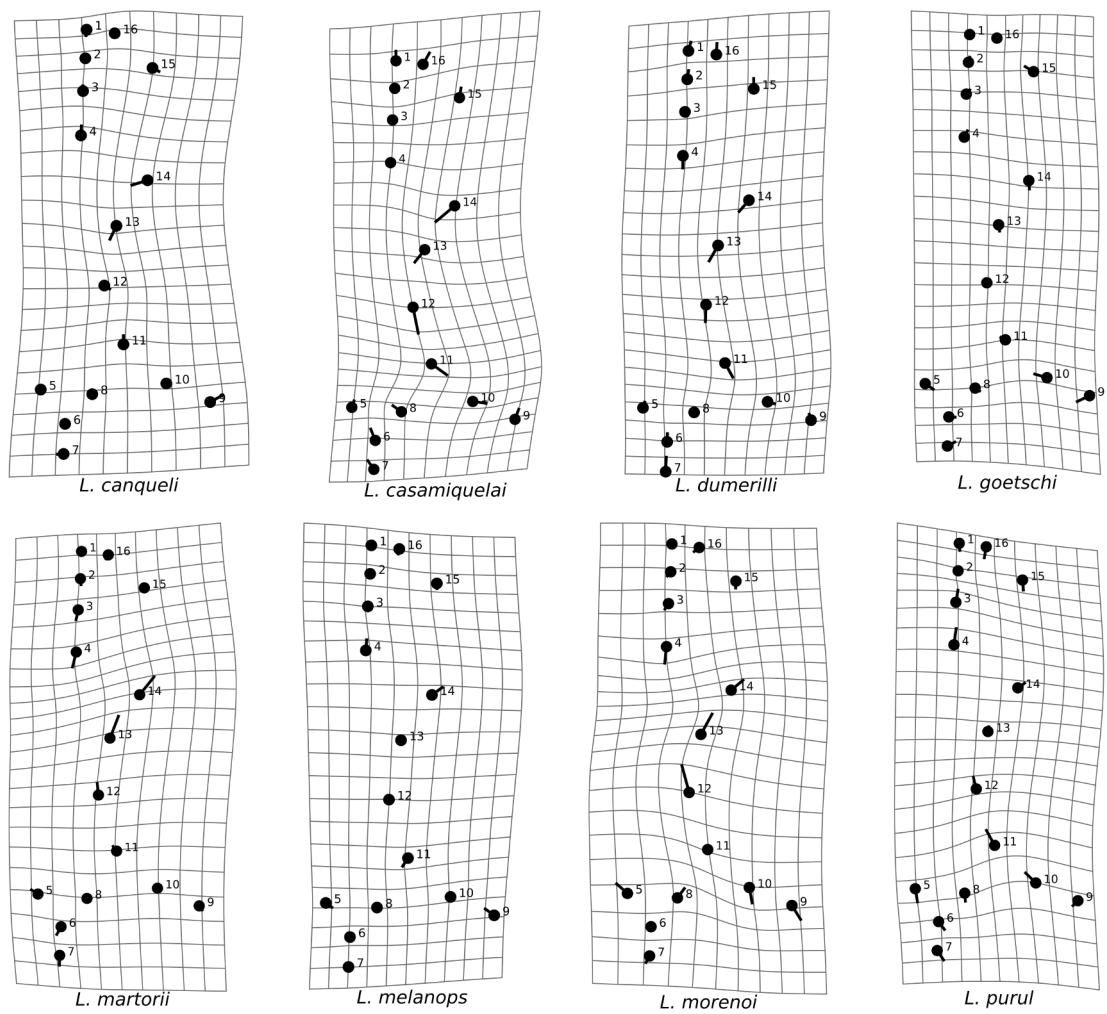


Figura 8.3: Formas promedio o consenso de las hembras del grupo 2.

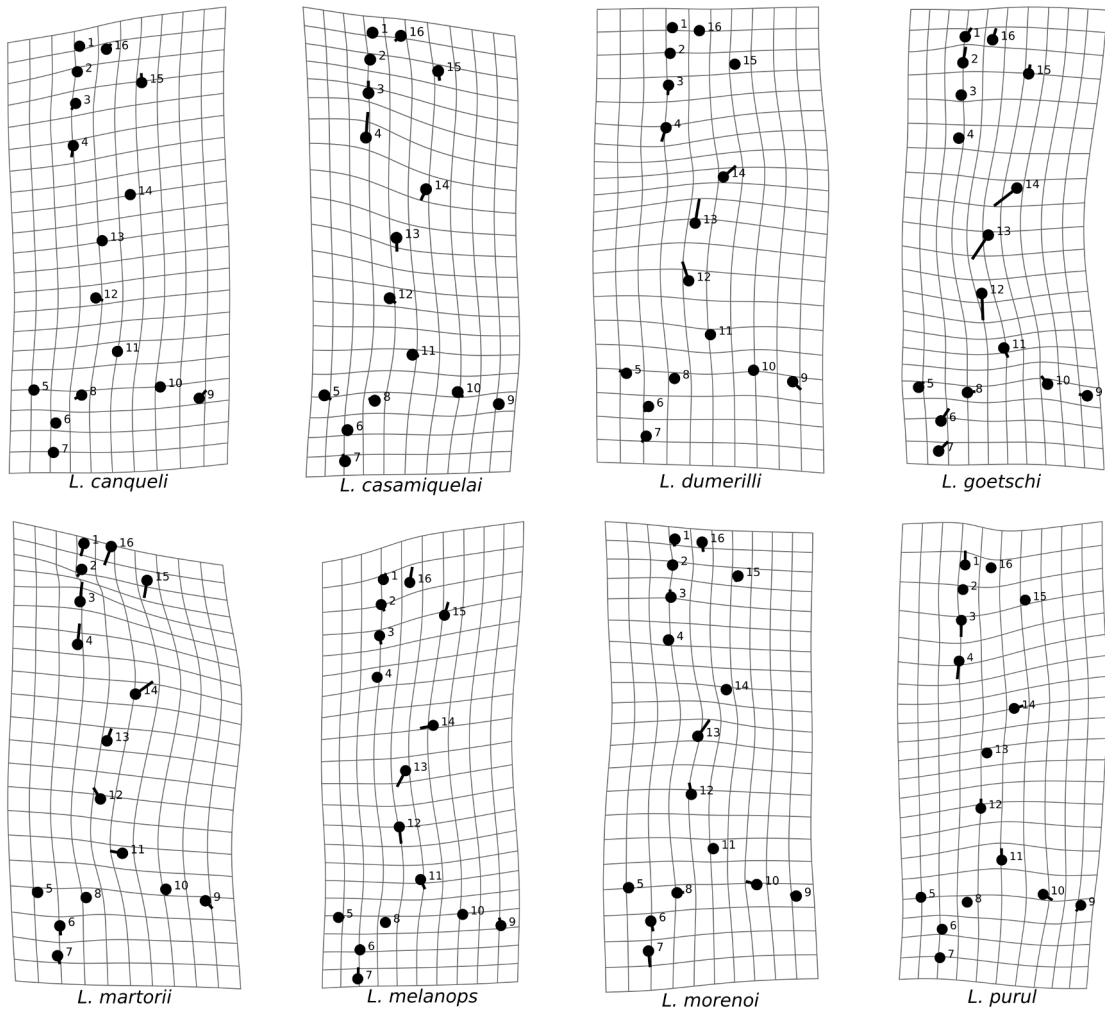
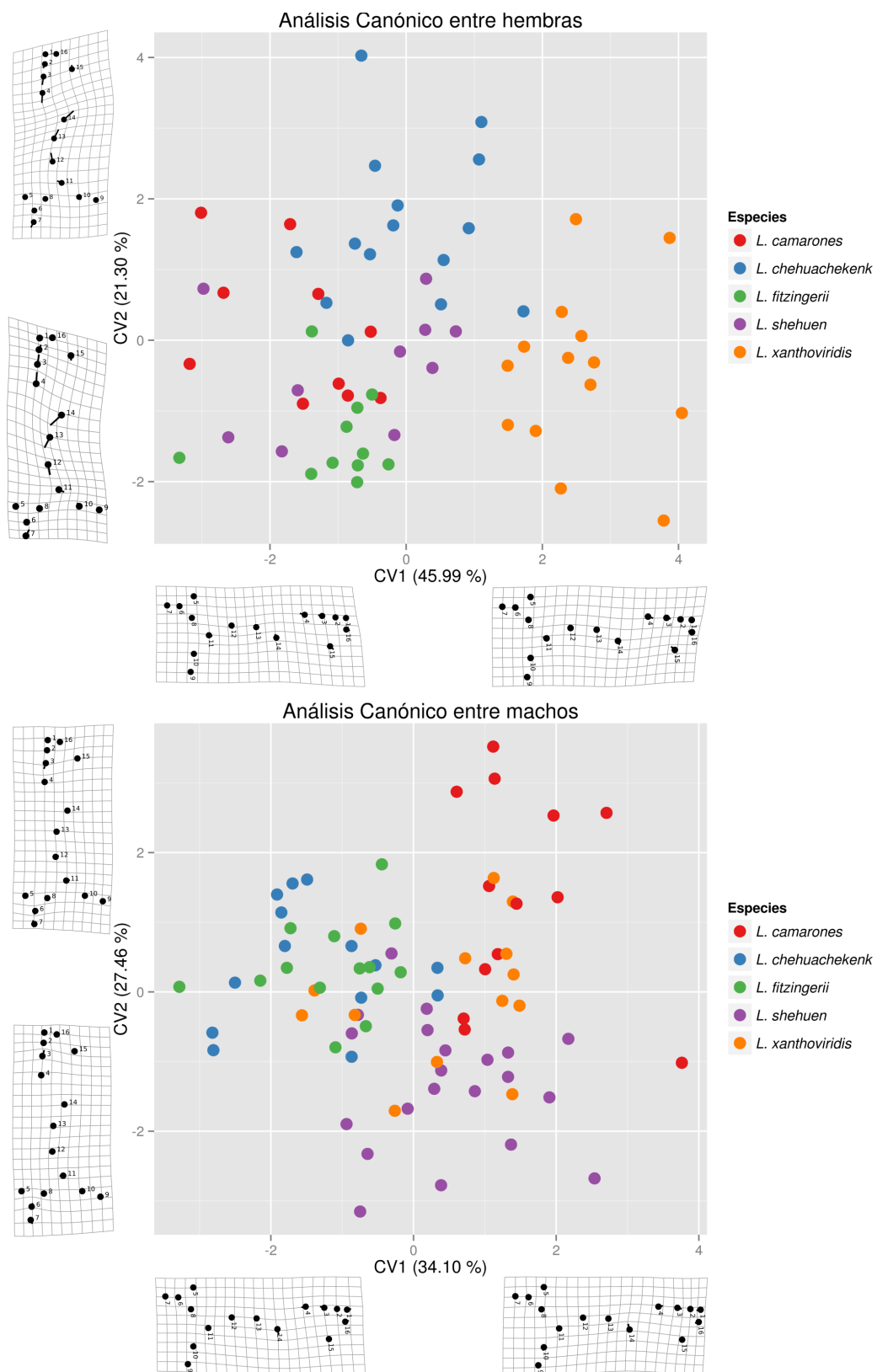


Figura 9.3: Formas promedio o consenso de las machos del grupo 2.



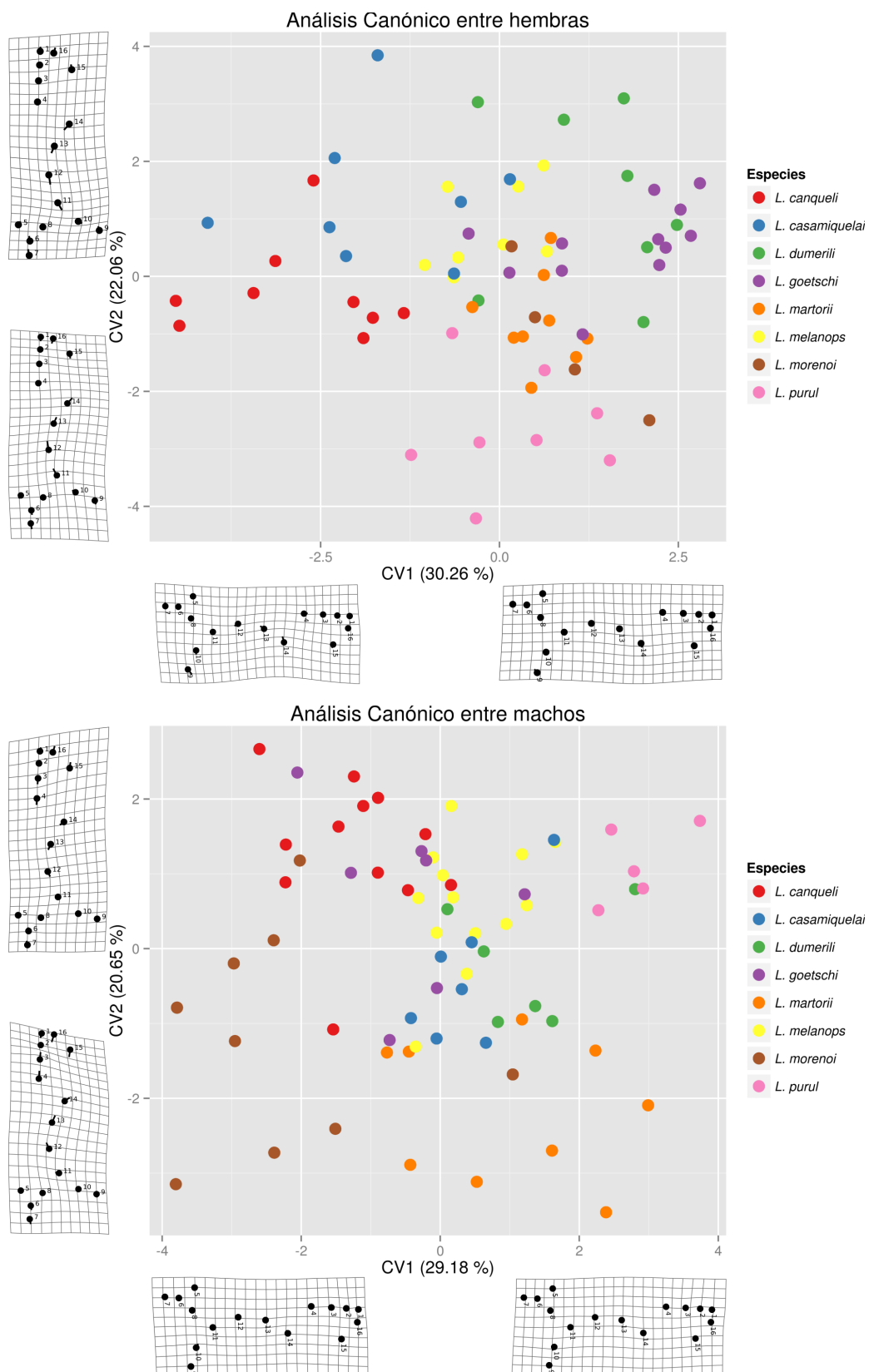


Figura 11.3: Gráficas con los AVC para el grupo 2 de especies.

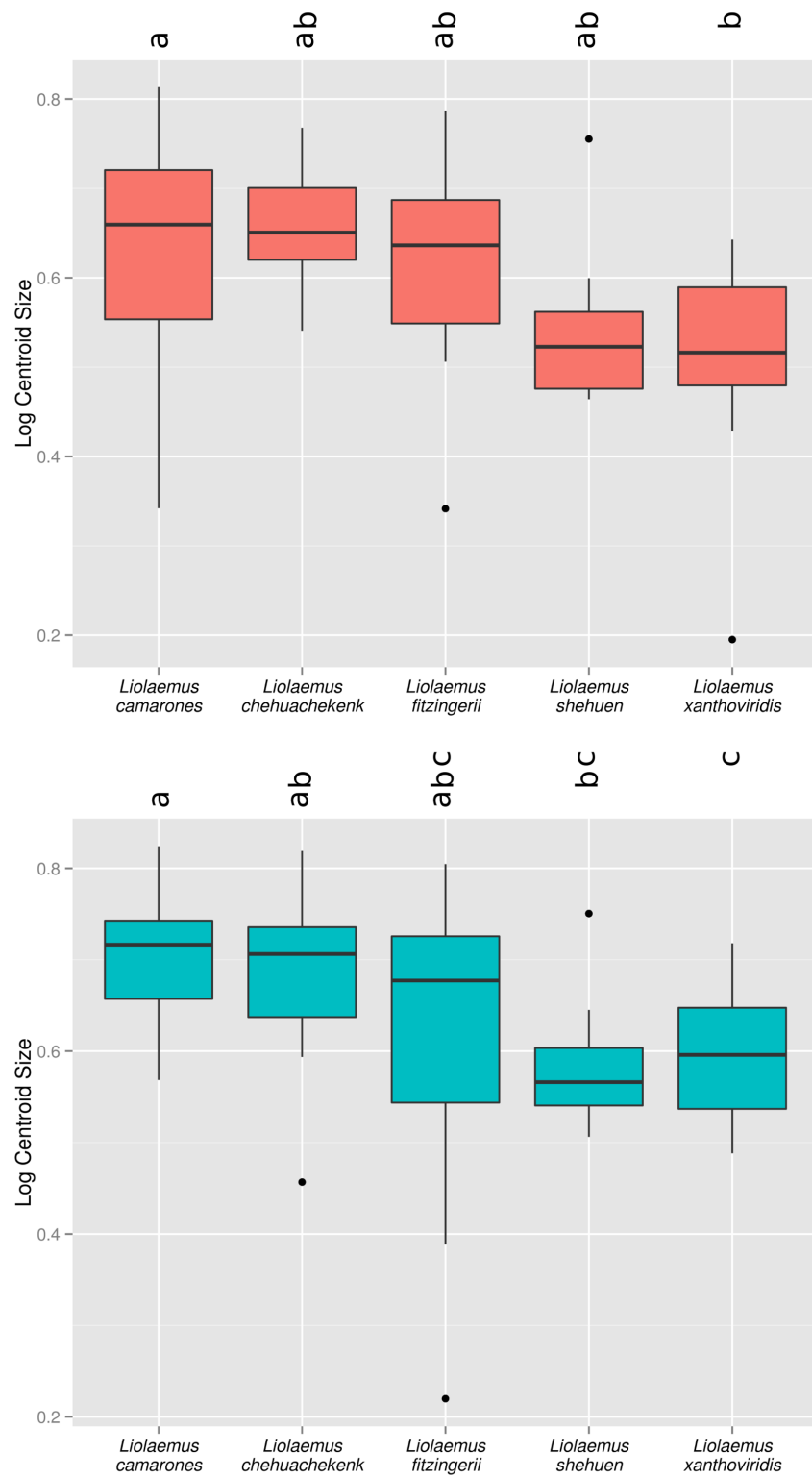


Figura 12.3: Diferencias de LC entre las especies del grupo 1. Letras diferentes muestran diferencias significativas de los análisis de Tukey *post-hoc*. Panel superior: hembras; panel inferior: machos.



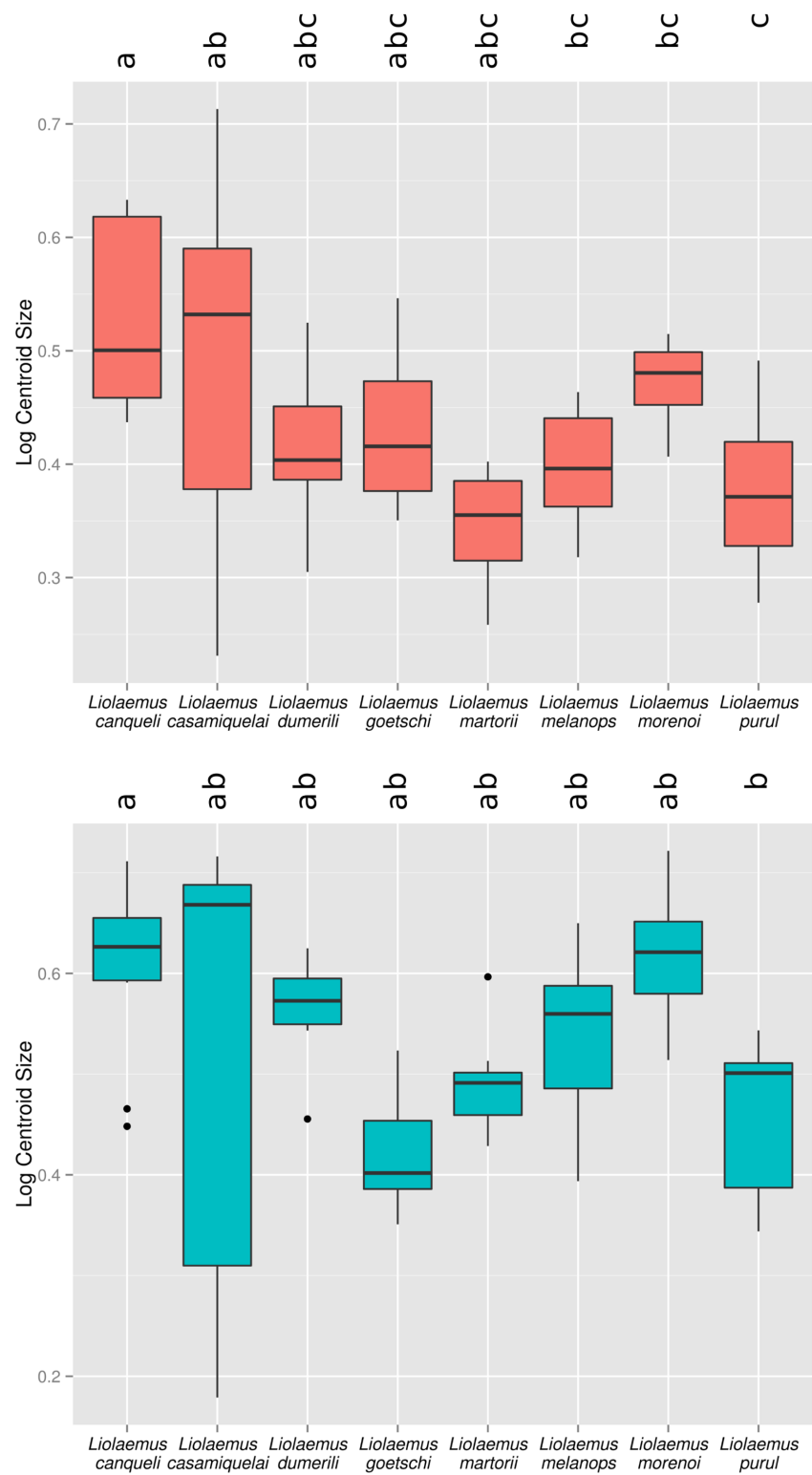


Figura 13.3: Diferencias de LC entre las especies del grupo 2. Letras diferentes muestran diferencias significativas de los análisis de Tukey *post-hoc*. Panel superior: hembras; panel inferior: machos.

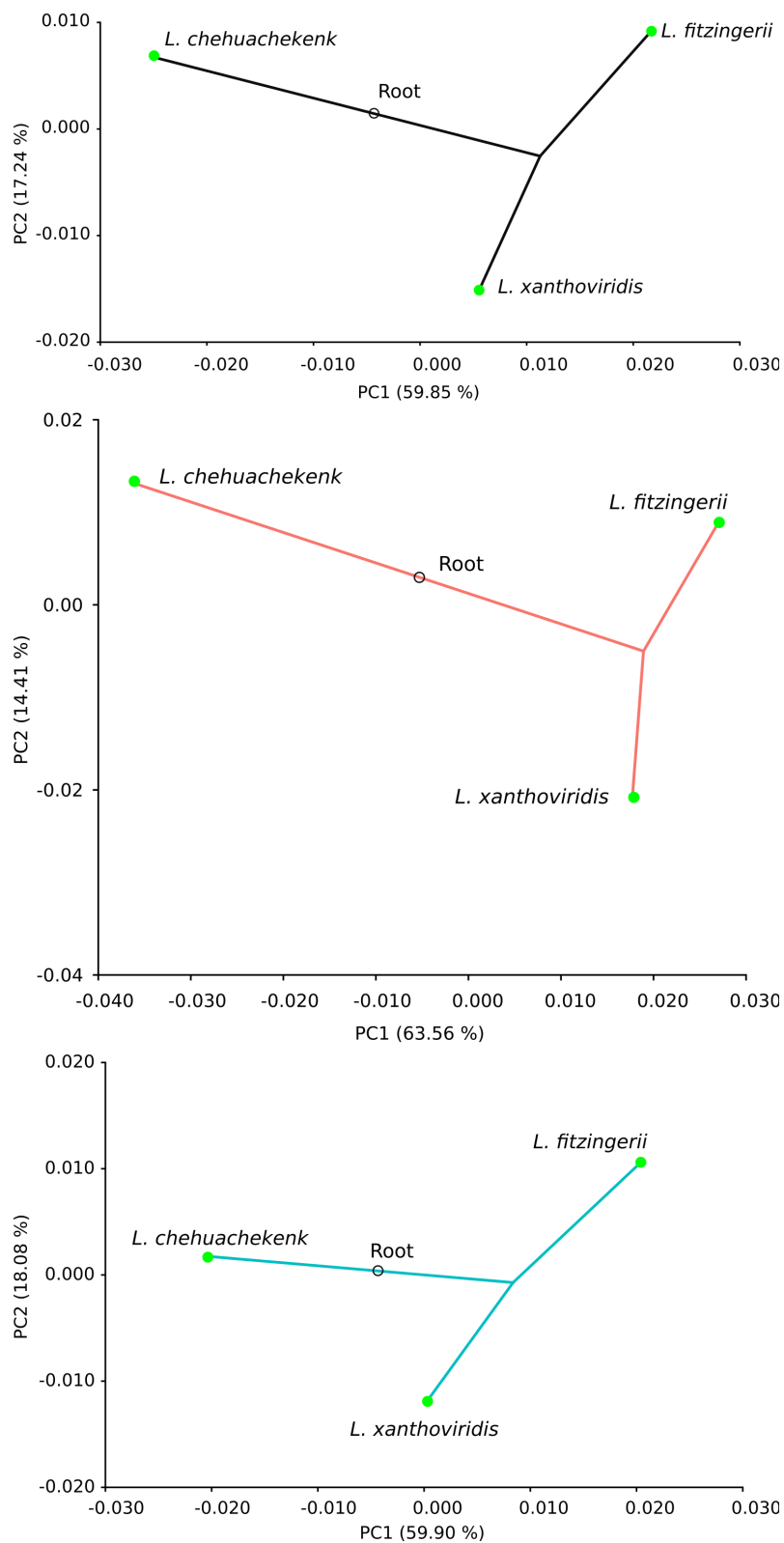


Figura 14.3: Señal filogenética en el grupo de especies 1. Superior: ambos sexos; medio: hembras; inferior: machos.

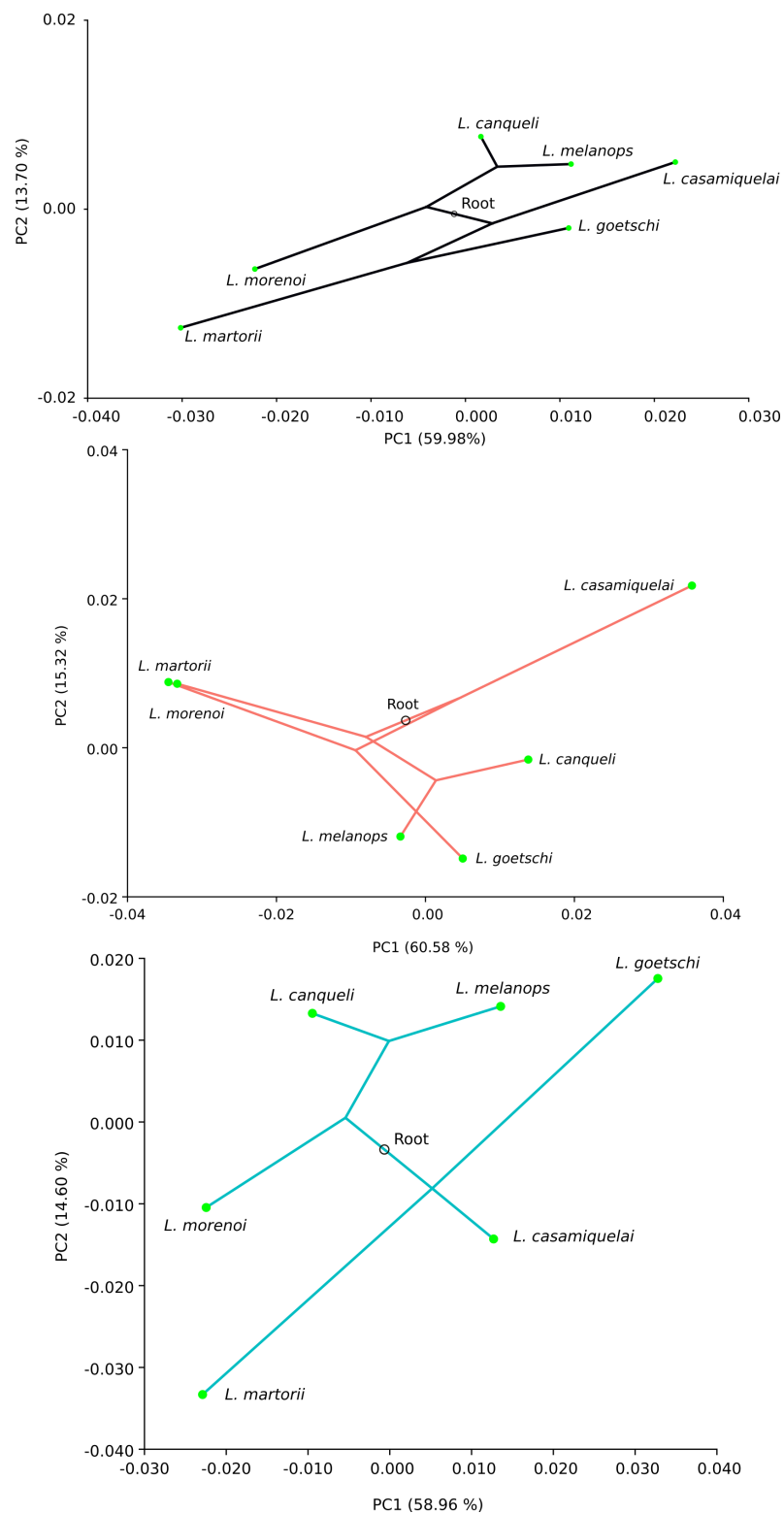


Figura 15.3: Señal filogenética en el grupo de especies 2. Superior: ambos sexos; medio: hembras; inferior: machos.

## Apéndice 2

Especies con número de voucher y coordenadas utilizadas para los análisis de este capítulo. Todos los ejemplares se encuentran depositados en la Colección Herpetológica del Centro Nacional Patagónico (LJAMM-CNP, CENPAT-CONICET).

Especies	Sexo	Individuos	Longitud	Latitud
<i>L. camarones</i>	hembras	LJAMM-CNP 2464, 2500, 2504	-65.72306	-44.83861
<i>L. camarones</i>	machos	LJAMM-CNP 2502, 2503	-65.72306	-44.83861
<i>L. camarones</i>	machos	LJAMM-CNP 15128, 15129, 15130	-65.72869	-44.79897
<i>L. camarones</i>	hembras	LJAMM-CNP 15133, 15134, 15135	-65.73689	-44.81528
<i>L. camarones</i>	machos	LJAMM-CNP 15122, 15123, 15124, 15131, 15132	-65.73689	-44.81528
<i>L. camarones</i>	hembras	LJAMM-CNP 11738, 11739, 11745, 11746	-65.98861	-44.91531
<i>L. camarones</i>	machos	LJAMM-CNP 11736, 11737, 11744	-65.98861	-44.91531
<i>L. canqueli</i>	hembras	LJAMM-CNP 12375, 12376, 12377, 12378	-68.91583	-43.91406
<i>L. canqueli</i>	machos	LJAMM-CNP 12365, 12371, 12372, 12373, 12374	-68.91583	-43.91406
<i>L. canqueli</i>	hembras	LJAMM-CNP 12360, 12361	-68.97467	-43.89161
<i>L. canqueli</i>	machos	LJAMM-CNP 12357, 12358, 12359	-68.97467	-43.89161
<i>L. canqueli</i>	hembras	LJAMM-CNP 9106, 9107, 9108	-69.14347	-43.99453
<i>L. canqueli</i>	machos	LJAMM-CNP 9102, 9103, 9104, 9105	-69.14347	-43.99453
<i>L. casamiquelai</i>	hembras	LJAMM-CNP 8667, 8668, 8669, 8671, 8672	-68.38156	-41.06206
<i>L. casamiquelai</i>	machos	LJAMM-CNP 8665, 8666, 8670, 8675, 8676	-68.38156	-41.06206
<i>L. casamiquelai</i>	hembras	LJAMM-CNP 2977, 2979, 2980	-68.50639	-41.16033
<i>L. casamiquelai</i>	machos	LJAMM-CNP 2986, 4878	-68.50639	-41.16033
<i>L. chehuachekenk</i>	hembras	LJAMM-CNP 12386, 12387, 12388, 12389, 12390, 12393, 12395, 12396, 12398, 12399	-68.57656	-42.97625
<i>L. chehuachekenk</i>	machos	LJAMM-CNP 12383, 12384, 12385, 12410, 12411, 12412	-68.57656	-42.97625
<i>L. chehuachekenk</i>	hembras	LJAMM-CNP 5964, 5965	-69.20236	-42.51736
<i>L. chehuachekenk</i>	machos	LJAMM-CNP 5961, 5962, 5963	-69.20236	-42.51736
<i>L. chehuachekenk</i>	hembras	LJAMM-CNP 5930, 5931, 5932	-69.54361	-42.14575
<i>L. chehuachekenk</i>	machos	LJAMM-CNP 5926, 5927, 5928, 5929	-69.54361	-42.14575
<i>L. chehuachekenk</i>	machos	LJAMM-CNP 8851	-70.37225	-42.66406
<i>L. dumerili</i>	hembras	LJAMM-CNP 11212, 11213, 11214, 11215, 11216, 11217, 11218, 11343	-67.74392	-40.59708
<i>L. dumerili</i>	machos	LJAMM-CNP 11207, 11208, 11209, 11210, 11211, 11342	-67.74392	-40.59708
<i>L. fitzingerii</i>	hembras	LJAMM-CNP 2918, 2919	-66.05161	-47.65347
<i>L. fitzingerii</i>	machos	LJAMM-CNP 2920, 4891	-66.05161	-47.65347
<i>L. fitzingerii</i>	hembras	LJAMM-CNP 9686, 9687, 9688, 9690	-66.46303	-47.12261
<i>L. fitzingerii</i>	machos	LJAMM-CNP 9681, 9682, 9683, 9684,	-66.46303	-47.12261

		9685, 9689, 9692		
<i>L. fitzingerii</i>	hembras	LJAMM-CNP 9831	-66.62217	-47.85033
<i>L. fitzingerii</i>	machos	LJAMM-CNP 9828, 9829, 9830	-66.62217	-47.85033
<i>L. fitzingerii</i>	hembras	LJAMM-CNP 2892, 4875, 4876, 4877	-67.26322	-47.19389
<i>L. fitzingerii</i>	machos	LJAMM-CNP 2891	-67.26322	-47.19389
<i>L. fitzingerii</i>	machos	LJAMM-CNP 4612	-67.55592	-46.90769
<i>L. goetschi</i>	machos	LJAMM-CNP 5199, 5200, 5201	-67.53671	-38.70656
<i>L. goetschi</i>	hembras	LJAMM-CNP 8235, 13714, 13715, 13768, 13769, 13770, 13771, 13772, 13773, 13775, 13776, 13777	-67.58331	-38.83333
<i>L. goetschi</i>	machos	LJAMM-CNP 13764, 13765, 13766, 13767	-67.58331	-38.83333
<i>L. martorii</i>	hembras	LJAMM-CNP 4568	-65.10987	-40.82368
<i>L. martorii</i>	machos	LJAMM-CNP 4567, 4570	-65.10987	-40.82368
<i>L. martorii</i>	hembras	LJAMM-CNP 11725	-65.11147	-40.82794
<i>L. martorii</i>	machos	LJAMM-CNP 11724	-65.11147	-40.82794
<i>L. martorii</i>	hembras	LJAMM-CNP 2562, 2565, 2566, 2567, 2568, 2571, 2670	-65.11778	-40.84056
<i>L. martorii</i>	machos	LJAMM-CNP 2560, 2561, 2563, 2564, 2570, 2669	-65.11778	-40.84056
<i>L. melanops</i>	hembras	LJAMM-CNP 13216, 13217, 13561, 13562, 13567, 13568, 14141	-66.33358	-42.24847
<i>L. melanops</i>	machos	LJAMM-CNP 13550, 13551, 13552, 13553, 13554, 13555, 13556, 13557, 13559, 13560	-66.33358	-42.24847
<i>L. melanops</i>	hembras	LJAMM-CNP 2940	-66.36156	-42.22744
<i>L. melanops</i>	machos	LJAMM-CNP 2934, 2939, 2941	-66.36156	-42.22744
<i>L. morenoi</i>	hembras	LJAMM-CNP 14271, 14272, 14273	-70.63444	-40.26956
<i>L. morenoi</i>	machos	LJAMM-CNP 14267, 14268, 14269, 14270	-70.63444	-40.26956
<i>L. morenoi</i>	hembras	LJAMM-CNP 11392	-70.63803	-40.28478
<i>L. morenoi</i>	machos	LJAMM-CNP 11246, 11247, 11391	-70.63803	-40.28478
<i>L. morenoi</i>	machos	LJAMM-CNP 6477, 6478	-70.63806	-40.28489
<i>L. purul</i>	hembras	LJAMM-CNP 14157, 14158, 14159, 14211, 14212	-70.21458	-38.79792
<i>L. purul</i>	hembras	LJAMM-CNP 5440, 5441, 5453	-70.62700	-40.44847
<i>L. purul</i>	machos	LJAMM-CNP 5451, 5452, 5454, 5455, 5456	-70.62700	-40.44847
<i>L. shehuen</i>	hembras	LJAMM-CNP 6949, 6951, 6952, 6961	-67.31433	-42.44794
<i>L. shehuen</i>	machos	LJAMM-CNP 6943, 6944, 6945, 6946, 6947, 6948	-67.31433	-42.44794
<i>L. shehuen</i>	machos	LJAMM-CNP 11023, 11024, 11026, 11027, 11028, 11029, 11030, 11031, 11032, 11033, 11034, 11036, 11037	-67.54481	-42.38895
<i>L. shehuen</i>	hembras	LJAMM-CNP 5520, 5521, 5522, 5523, 5524, 5525	-67.65611	-42.36772
<i>L. shehuen</i>	machos	LJAMM-CNP 5665, 6883	-67.65611	-42.36772
<i>L. xanthoviridis</i>	hembras	LJAMM-CNP 2202, 2487	-65.33972	-43.68194

<i>L. xanthoviridis</i>	machos	LJAMM-CNP 2201, 2203, 2551	-65.33972	-43.68194
<i>L. xanthoviridis</i>	hembras	LJAMM-CNP 14350	-65.34144	-43.68456
<i>L. xanthoviridis</i>	machos	LJAMM-CNP 14351, 14352, 14353,	-65.34144	-43.68456
<i>L. xanthoviridis</i>	hembras	LJAMM-CNP 2220, 2527, 2528	-65.40278	-43.91028
<i>L. xanthoviridis</i>	machos	LJAMM-CNP 2284, 2285	-65.40278	-43.91028
<i>L. xanthoviridis</i>	hembras	LJAMM-CNP 2428, 2505, 2506, 2507, 2508	-65.42389	-43.98139
<i>L. xanthoviridis</i>	machos	LJAMM-CNP 2427, 2658	-65.42389	-43.98139
<i>L. xanthoviridis</i>	hembras	LJAMM-CNP 2221, 2222	-65.43083	-43.88750
<i>L. xanthoviridis</i>	machos	LJAMM-CNP 2418, 2689	-65.44703	-43.78152
<i>L. xanthoviridis</i>	machos	LJAMM-CNP 14341, 14342	-65.46208	-44.03539
<i>L. xanthoviridis</i>	hembras	LJAMM-CNP 2204	-65.51028	-44.03194

## Capítulo IV:

# Comparaciones con modelado de nicho ecológico pasado y presente

### Resumen

Los límites de especies a través modelado de nicho ecológico en especies de *Liolaemus*, representan un área de investigación poco explorada y con un gran potencial al ser implementada con criterios establecidos para discriminar los taxa. El presente capítulo, evalúa si las especies actualmente descriptas para el grupo *L. fitzingerii* presentan diferencias en sus áreas de “hábitat adecuado” pasadas-actuales y si los modelos actuales permiten diferenciar los 13 taxa considerados. A través de las comparaciones de los modelos actuales, se encontró soporte para considerar diferentes los hábitats de 7 de las 13 especies analizadas. Los resultados sugieren que no habría diferencias entre *L. fitzingerii* y *L. camarones*, entre *L. melanops* versus *L. dumerili*, ni entre *L. morenoi* versus *L. purul*. Este capítulo demuestra cómo los modelados de nicho ecológicos en combinación de un criterio operacional definido, pueden proveer evidencia de diferencias ecológicas que soporten las hipótesis de especies en *Liolaemus*.

### Introducción

La amplia disponibilidad actual de registros geográficos de ocurrencia de especies e información ambiental a nivel global, en combinación con el desarrollo de herramientas informáticas y estadísticas, son la base de una nueva área de estudio que permite estudiar la ecología de los seres vivos a una escala espacial regional o global. Esta nueva área de estudio permite modelar los nichos ecológicos de las especies al utilizar de manera conjunta su presencia (y algunos casos ausencia) con datos ambientales. A pesar del poco consenso de los numerosos conceptos relacionados a esta nueva área de estudio (Diniz-Filho & Loyola 2012), los modelados de nicho ecológico (MNE), también llamados modelos de distribución de especies (SDMs, por sus siglas en inglés) o modelos de “sobre” climático (BEMs, por sus siglas en inglés) permiten entender cómo están caracterizados los

nichos y como evolucionaron, comprendiendo la dinámica de cambios de rangos pasados-actuales o actuales-futuros (Araújo & Peterson 2012). Existe una estrecha relación entre la definición del MNE y el concepto de nicho ecológico (NE), y sus diferencias poseen una gran importancia operacional en la etapa de análisis de los resultados. Uno de los conceptos de NE más utilizados es el de Hutchinson (1957), quien definió al NE como una región (hipervolumen de  $n$  dimensiones) en un espacio multi dimensional de factores ambientales, en la cual los organismos interactúan y pueden vivir exitosamente. De acuerdo con Soberón & Peterson (2005), dentro de este concepto de nicho ecológico podemos encontrar: el nicho fundamental (NF) que está definido como la región geográfica con el set apropiado de factores abióticos para una especie, el nicho realizado (NR) definido como una región con la combinación adecuada de condiciones bióticas para que la especie este presente y superpuesta con NF, una región sin barreras para la dispersión y definida como alcanzable en tiempos ecológicos por las especies desde áreas con poblaciones ya establecidas, y finalmente una área óptima con el set de factores bióticos y abióticos más adecuados y accesibles geográficamente para la especie (Figura 1.4).

El paisaje árido en Patagonia que predomina en la actualidad, se originó durante el Mioceno (23.03-5.33 Ma) y se considera una consecuencia de la elevación de la cordillera de los Andes al bloquear los vientos húmedos del Océano Pacífico (Compagnucci 2011). En épocas más recientes (valores *sensu* Cohen *et al.* 2013), el Pleistoceno (2.58-0.0117 Ma) estuvo caracterizado por varios ciclos glaciales y un descenso estimado de 6° C en la temperatura con respecto a los valores actuales (Hulton *et al.* 2002). Estos ciclos glaciales (*sensu* Rabassa *et al.* 2005) son identificados como la Gran Glaciación Patagónica (GGP ~ 1.68 – 1,016 Ma), la Glaciación Pleistocénica más Fría (GPMF ~ 0.7 Ma), la Última Glaciación Patagónica del Sur (UGPS ~ 0.180 – 0.140Ma) y el Último Máximo Glacial (UMG; ~ 0.025 – 0.016 Ma). Los períodos con avances de los glaciares, ocasionaron la formación de permafrost en el suelo (Trombott 2000) y el desplazamiento en ~ 450 km del litoral marítimo de Patagonia hacia el este, con un descenso en el nivel del mar de 120 a 140 metros en relación a los valores actuales (Ponce *et al.* 2011). La región patagónica que abarca la distribución actual de las especies del grupo *Liolaemus fitzingerii*, se encuentra localizada aproximadamente entre los 38°-50° S y los 71.5°-64° O. Esta superficie está caracterizada por dos regiones geológicas diferenciadas: una región andina, confinada a una estrecha banda de montañas graníticas y metamórficas al oeste y una



región extra andina con presencia de mesetas y terrazas volcánicas producto de eventos geológicos del Terciario y Cuaternario (Scoppa 1998; Teruggi 1998). El clima actual de la región en la que se distribuye el complejo *L. fitzingerii*, es en general seco y frío con valores de temperatura mínimos-máximo muy variables y con grandes variaciones en las precipitaciones (Teruggi 1998).

De manera implícita o explícita, la mayoría de los trabajos que han empleado MNEs estudiaron el NF para evaluar la adecuación de hábitat, ya que muchos de ellos solo consideran variables obtenidas a partir de factores abióticos (Townsend Peterson & Soberón 2012). La definición del segmento de dimensiones a investigar del NE a través de los MNE, muchas veces no es especificado y el uso incorrecto de conceptos ha llevado a muchos autores a sacar conclusiones erróneas con afirmaciones más allá de lo soportado por sus propios resultados (McInerney & Etienne 2012). Los MNE de especies con variables climáticas han sido utilizado en la herpetología para una gran variedad de taxa y disciplinas, como biogeografía (Kaliontzopoulou *et al.* 2008a), ecología (Debandi *et al.* 2012), invasión de especies (Rödder & Lötters 2009), conservación (Corbalán *et al.* 2011), impacto del cambio climático (Zank *et al.* 2014) y taxonomía (Zhang *et al.* 2014). El género *Liolaemus* representa un interesante objeto de estudio para este tipo de análisis, al presentar una amplia distribución geográfica, diversidad específica y ambiental. En consecuencia, en años recientes numerosos trabajos han utilizado los MNE para analizar especies de *Liolaemus* en relación al cambio climático (Bonino *et al.* 2014), conservación (Winck *et al.* 2014), biogeografía y demografía (Vera-Escalona *et al.* 2012; Camargo *et al.* 2013). A pesar de ello, son escasos los trabajos que evalúan los límites de especies de este género a través de los MNE (Aguilar *et al.* 2013). En particular, las lagartijas del grupo *L. fitzingerii* proveen un excelente modelo para poner a prueba los MNE y su utilidad para establecer diferencias al comparar los taxa actualmente descriptos para este grupo. Se consideraron 13 de las especies actualmente descriptas para este grupo (véase, [Discusión y Conclusiones, Capítulo I](#)). Los objetivos de este capítulo son 1 - evaluar diferencias del área de hábitat adecuado pasado-presente para cada una de las especies y 2 - utilizar los MNE del presente para evaluar diferencias en el hábitat adecuado y su utilidad para distinguir los taxa en función de estas áreas.

## **Materiales y Métodos**

Se analizaron las diferencias ecológicas del nicho fundamental (*sensu* Soberón & Peterson 2005) con variables topográficas y climáticas entre las especies utilizando modelados de nicho ecológico actual y pasado (UMG). Se revisaron y seleccionaron localidades un total de 813 registros geográficos para los 13 taxa del grupo *Liolaemus fitzingerii* (Figura 2.4, Apéndice 3). Numerosos trabajos analizaron el potencial de los MNE utilizando diferentes números de localidades y destacan la posibilidad de aplicarlos aún con un bajo número de localidades (Anderson *et al.* 2002; Pearson *et al.* 2007). Los modelos probabilísticos de las especies fueron creados a partir de 227 localidades: *L. camarones* (n = 11), *L. canqueli* (n = 24), *L. casamiquelai* (n = 11), *L. chehuachekenk* (n = 19), *L. dumerili* (n = 8), *L. fitzingerii* (n = 56), *L. goetschi* (n = 6), *L. martorii* (n = 12), *L. melanops* (n = 42), *L. morenoi* (n = 12), *L. purul* (n = 9), *L. shehuen* (n = 7), *L. xanthoviridis* (n = 10). Considerando la variabilidad en las condiciones topográficas y climáticas del área de estudio, y con el fin de minimizar la posibilidad de sobre estimar los modelos utilizando localidades espacialmente autocorrelacionadas (Hampe 2004; Luoto *et al.* 2005), se consideraron como localidades independientes y separadas aquellas que presentaron una distancia  $\geq 5$  kilómetros en línea recta. Algunas de estas especies presentan una distribución restringida (*e.g.*, *L. morenoi*), mientras que otras recientemente descritas (en el transcurso de esta tesis) se han registrado solo en las localidades tipo (*L. camarones*, *L. dumerili*, *L. shehuen* y *L. purul*, véase Abdala *et al.* 2012b, 2012c). Para aquellas especies con un número bajo de localidades ( $n \leq 5$ ), se implementó alrededor de los registros de presencia la creación de un polígono vectorial circular a través de un *buffer* espacial con 5 km. de radio y se colocaron cuatro registros adicionales potenciales. Finalmente, se removieron los registros duplicados para cada especie.

Los MNE se realizaron con Maxent 3.3.3k (Phillips & Dudík 2008) utilizando solo registros de presencia para cada una de las especies. Al igual que otros modelados de nicho basados solo en datos de presencia, las potenciales distribuciones describen adecuación en el espacio ecológico (principalmente climatológico), el cual al ser proyectado en el espacio geográfico revela una probabilidad de la distribución geográfica del taxón de estudio (Phillips *et al.* 2006). Para los análisis de este capítulo, se utilizaron 19 variables ambientales de precipitación y temperatura para las condiciones actuales (1950-2000) y una variable de altitud; todas ellas con una resolución de 30 arc-segundos (~1 km x 1 km) del área estudiada (WorldClim – Global Climate Data; <http://www.worldclim.org/tiles.php?>

Zone=43). Para las condiciones pasadas se utilizó una base de datos del Último Máximo Glacial (UMG; ~ 21.000 años atrás) con las mismas variables de precipitación y temperatura proyectadas. Las variables topográficas y bioclimáticas incluidas fueron: ALT = altura, BIO1 = temperatura media anual, BIO2 = rango diurno medio, BIO3 = isothermalidad o índice de variabilidad de la temperatura  $(BIO2/BIO7)*(100)$ , BIO4 = estacionalidad de la temperatura (desvío estándar \*100), BIO5 = temperatura máxima del mes más cálido, BIO6 = temperatura mínima del mes más frío, BIO7 = rango de temperatura anual, BIO8 = temperatura media del mes más húmedo, BIO9 = temperatura media del cuatrimestre más seco, BIO10 = temperatura media del cuatrimestre más cálido, BIO11 = temperatura media del cuatrimestre más frío, BIO12 = precipitación anual, BIO13 = precipitación del mes más húmedo, BIO14 = precipitación del mes más seco, BIO15 = estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación), BIO16 = precipitación del cuatrimestre más húmedo, BIO17 = precipitación del cuatrimestre más seco, BIO18 = precipitación del cuatrimestre más caluroso, BIO19 = precipitación del cuatrimestre más frío.

Considerando las diferencias en el número de localidades de los taxa estudiados, para los modelados se seleccionaron en Maxent las configuraciones por defecto, excepto: crear curvas de respuesta, Test de *Jackknife* para medir la importancia de las variables, 10 réplicas, 20 % de las localidades para el set de prueba, *cross-validate* y número máximo de iteraciones 1000. Para evaluar el desempeño de cada uno de los modelos promedio, se utilizaron los valores del área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) de la curva ROC (*Receiver Operating Characteristics Curve* - ROC) con los resultados resumidos de la validación cruzada (Yu *et al.* 2013; Lyu & Sun 2014). Los valores de AUC pueden oscilar entre 0.5 para modelos sin poder predictivo y 1 con un poder predictivo casi perfecto (Swets 1988). En relación al desempeño de los modelos y los valores de AUC, se consideró un poder predictivo “muy bueno”, aquellos con  $AUC \geq 0.9$  un poder predictivo “bueno” y un AUC entre 0.8 y 0.7 se considera “útil” (Swets 1988). Para evaluar los modelos de distribución actuales, se analizó de manera comparativa la contribución de las variables bio-climáticas y de altitud, considerando a todas aquellas con valores  $\geq 10\%$ .

Para establecer un criterio de “hábitat adecuado” o “hábitat no adecuado” se utilizó como umbral el “10 percentile training presence logistic threshold” y se realizaron mapas

binarios de presencia-ausencia para los modelos actuales y pasados. Este criterio utiliza el umbral de adecuación asociado con el registro de presencia que ocurre en el décimo percentil de los registros de presencia. Es decir, este criterio utiliza la adecuación asociada con el registro de entrenamiento del modelo menos adecuado como umbral o criterio y se define como hábitat adecuado el 90 % de los registros utilizados para desarrollar el modelo. Con el fin de utilizar la adecuación de hábitat de manera cuantificable y comparativa entre las especies, se realizaron análisis espaciales de solapamiento con las salidas de los modelos promedio de Maxent (Waltari *et al.* 2007). Se re clasificaron los *rasters* de salida del promedio de los modelos utilizando los valores umbrales de los resultados, para crear nuevos *rasters* binarios con 0 = ausencia y 1 = presencia. Un *raster* es un modelo de datos espaciales que define un espacio de arreglos de celdas con tamaños iguales presentado en un arreglo de filas y columnas, pudiendo estar compuesto de una o múltiples bandas y cada celda contiene un atributo con un valor y las coordenadas geográficas (Smith *et al.* 2007). Estos nuevos *rasters* fueron transformados en polígonos vectoriales para calcular la superficie total de presencia en kilómetros cuadrados (km<sup>2</sup>). Se evaluaron los cambios en tamaño de área (aumento o disminución) de las distribuciones pasadas y actuales para cada especie. El solapamiento de área de presencia entre taxa de los modelos actuales, fue evaluado a través de comparaciones múltiples cruzadas. Una vez obtenidos los km<sup>2</sup> de solapamiento a través de una función de intersección espacial, se calculó el porcentaje de la superficie de la especie con menor área contenida en la del taxa con mayor superficie. Se estableció el criterio operacional de un solapamiento  $\geq 50$  % para considerar las áreas de hábitats adecuados de las especies como no diferentes.

De manera adicional, para examinar la importancia de las variables en la divergencia del nicho ecológico, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con las localidades de las especies utilizando las 19 variables del WorldClim y de altitud (solo en las variables actuales) extraídas de cada capa climática a partir las los registros de localidades. Como criterio operacional, se consideraron como correlacionadas aquellas variables del ACP que presentaron un  $p \leq 0.00001$  y una correlación  $\geq$  al 60 %. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con R 3.0.2 (R Core Team 2014) y los análisis espaciales con QGIS 2.4.0-Chugiak (Open Source Geospatial Foundation Project Development Team 2014).

## Resultados

### Validación de los modelos

Los modelos actuales y pasados de todas las especies fueron validados con valores de AUC mayores a 0.96 (Tabla 1.4), lo cual podría indicar una alto poder de predictibilidad de los mismos.

### Contribución de las variables

La distribución de las especies estudiadas no estarían ligadas a determinadas variables ambientales, que a través de su contribución permita contrastar de una manera distinguible a un taxón de los otros (Tabla 2.4). Las variables actuales con valores superiores al 10 % en su contribución de los modelos son BIO9 (8 especies), BIO 15 (6 especies) y ALT, BIO4 y BIO13 (5 de los 13 taxa). Las variables de UMG más importantes en la contribución de los modelos son BIO4 (10 especies), BIO8 (8 especies) y BIO18 para 6 taxa. El número de variables que contribuyó por encima del umbral del 10 % en cada especie fue: *L. shehuen* (4), *L. fitzingerii* (5), *L. camarones*, *L. martorii*, *L. purul* (6), *L. canqueli*, *L. casamiquelai* y *L. goetschi* (7), *L. chehuachekenk*, *L. dumerili*, *L. melanops* , *L. morenoi* y *L. xanthoviridis* (8). El aporte de cada variable se encuentra detallado para los modelos pasados y presentes en la Tabla 2.4.

### Mapas de adecuación de hábitat

Al comparar la distribución pasada *versus* la actual de cada especie, todas experimentaron cambios en el tamaño del área de “hábitat adecuado” en función del umbral seleccionado para tal fin. En un sentido temporal pasado-presente, son 10 las especies que mostraron una disminución de esta superficie (*L. camarones*, *L. canqueli*, *L. casamiquelai*, *L. chehuachekenk*, *L. dumerili*, *L. fitzingerii*, *L. goetschi*, *L. martorii*, *L. melanops*, *L. xanthoviridis*), y aquellas que aumentaron el área del hábitat adecuado son *L. morenoi*, *L. purul* y *L. shehuen* (Tabla 3.4). En las comparaciones múltiples cruzadas al intersectar de las áreas de presencia, se consideraron diferentes todas las especies analizadas excepto por *L. camarones* y *L. fitzingerii* (100 % de solapamiento), *L. melanops* y *L. dumerili* (51.1 %) y *L. morenoi* y *L. purul* (98.35 % de superposición). Se presentan

mapas probabilísticos de adecuación de hábitat para cada una de las especies, determinados por los promedios de los modelos (Figuras 5.4, 6.4 y 7.4).

### **ACP con las variables climáticas y de altitud.**

Los análisis de ACP revelaron que los primeros 3 componentes explicaron el 82.61 % de la variación en los modelados actuales y el 82.65 % en los modelados del UMG (Tabla 4.4). En modelados actuales, la representación gráfica de las diferencias entre las localidades de las especies, presentan una clara separación sin solapamiento en todas las especies, a excepción de *Liolaemus casamiquelai* y *L. chehuachekenk* (PC1-PC3; Figura 3.4, panel izquierdo). En el espacio de las variables se encuentra una fuerte correlación de variables relacionadas a las precipitaciones para el segundo componente y variables de temperatura y altitud para el tercer componente (Tabla 4.4; Figura 3.4, panel derecho). Las localidades de los modelados de UMG, presentaron solapamiento las especies *L. xanthoviridis* y *L. melanops*, *L. shehuen* con *L. chehuachekenk* y *L. canqueli* (PC1-PC2), así también *L. canqueli* con *L. purul* en PC1-PC3 (Figura 4.4, panel izquierdo). En el espacio de las variables se encuentra una fuerte correlación para el primer componente únicamente de variables de temperaturas, y solo variables de precipitaciones para el segundo componente (Tabla 4.4; Figura 4.4, panel derecho).

## **Discusión y conclusiones**

La adecuación de hábitat inferida a partir de los MNE no representa una predicción absoluta del nicho ecológico, ya que no considera en sus etapas de análisis todas las *n* dimensiones relacionadas al organismo de estudio. Sin embargo, los MNE pueden proveer un método razonable para poner a prueba hipótesis de preferencia o caracterización de nicho utilizando condiciones ambientales generales bajo las cuales viven los organismos (Kozak *et al.* 2008). En general, los MNE se conservan en el sentido de que las poblaciones descendientes habitarán áreas geográficas o nichos ecológicos similares a sus antepasados inmediatos (Wiens & Graham 2005; Pearman *et al.* 2008). Los resultados aquí presentados, revelan la utilidad de los MNE en la taxonomía-sistemática para especies cercanamente relacionadas de *Liolaemus*. En particular en el grupo *L. fitzingerii*, en el estudio del “hábitat adecuado” pasado-presente se observó una diferencia en el rango del área para todas las especies. En las comparaciones entre los modelos actuales se registraron

diferencias en siete de los 13 taxa.

Los procesos evolutivos que subyacen en las poblaciones de organismos son influenciados por el ambiente en diferentes dimensiones a lo largo del espacio y tiempo, incluyendo eventos de especiación, cambios evolutivos en la morfología, fisiología y comportamiento. La integración de la extensa información ambiental pasada-presente georreferenciada con los registros de presencia de las especies y nuevas herramientas, pueden arrojar luz a los cambios en distribución y de adecuación de hábitat para estas especies (Kozak *et al.* 2008). Numerosos estudios evalúan la distribución pasada de diferentes taxa a través de estimaciones filogeográficas en Patagonia (Cosacov *et al.* 2010; Lessa *et al.* 2010; Sérsic *et al.* 2011) y en *Liolaemus* (Breitman *et al.* 2012). En los estudios filogeográficos de este género, solo unos pocos autores utilizan MNEs de manera complementaria para estudiar la distribución pasada (Fontanella *et al.* 2012; Vera-Escalona *et al.* 2012; Camargo *et al.* 2013). A pesar de ello, existen revisiones con evidencia de que estos dos enfoques para evaluar hábitats adecuados pasados pueden presentar grandes diferencias entre sí, especialmente en anfibios y reptiles (véase, Waltari *et al.* 2007). En congruencia con otros trabajos (Vera-Escalona *et al.* 2012), los modelos pasados y presentes de las especies del grupo *L. fitzingerii*, no presentaron grandes cambios de rangos latitudinales ni longitudinales y podría indicar una tendencia general hacia el conservadurismo de nicho (*sensu* Wiens & Graham 2005). Sin embargo, todas las especies estudiadas presentaron en menor o mayor magnitud, cambios en sus áreas de adecuación de hábitat desde el UMG al presente, lo que podría sugerir que los requerimientos bioclimáticos de cada una de ellas no ha sido conservado de manera idéntica durante el período de 21.000 años al presente. En congruencia con el único trabajo de MNE durante el UMG en la región y género de estudio (Fontanella *et al.* 2012), algunas especies aquí estudiadas mostraron en el presente una fuerte retracción en el área del hábitat adecuado (*L. camarones*, *L. canqueli*, *L. dumerili*, *L. fitzingerii*, *L. goetschi*, *L. martorii*, *L. melanops* y *L. xanthoviridis*), mientras que otras han aumentado dicha área (*L. morenoi*, *L. purul* y *L. shehuen*). Existe evidencia similar en un trabajo realizado para *L. pictus* en la Patagonia chilena (Vera-Escalona *et al.* 2012), en el cual se encontró un área de adecuación de hábitat mayor en el UMG, con un área menor y más restringida para el tiempo presente.

Los resultados de la variación en el área de hábitat adecuado para cada especie, podrían

ser explicados por la flexibilidad evolutiva en la fisiología térmica de *Liolaemus* (Rodríguez-Serrano *et al.* 2009) y esta plasticidad ecológica podría ser la causa de los cambios en los rangos de distribución a lo largo del espectro ambiental disponible (Medina *et al.* 2012). Estos cambios en las áreas con condiciones bio-climáticas adecuadas en Patagonia, podrían estar fuertemente influenciados por la contracción y expansión de la disponibilidad de nuevos ambientes a colonizar (Rodbell *et al.* 2009; Ponce *et al.* 2011). Una gran variedad de potenciales ambientes adecuados, pudieron tener su origen en la gran planicie emergida y disponible desde los ~ 21000 a los ~ 11000 años, reconstruida por Ponce *et al.* (2011) para la superficie terrestre para Patagonia en el período UMG-presente. Un caso particular es el de *L. xanthoviridis*, con una distribución geográfica y adecuación de hábitat actual al este y oeste de la Meseta de Montemayor (Chubut), mientras que la adecuación de hábitat para el UMG es una superficie continua a ambos lados de la meseta (Figura 7.4). Las especies *L. casamiquelai* y *L. chehuachekenk* han conservado el área total de adecuación de hábitat en los modelos pasados - presentes, por lo tanto no habrían experimentado grandes cambios en su distribución (Tabla 3.4, Figura 5.4).

Los estudios taxonómicos que implementan MNE actuales con el objetivo de encontrar diferencias entre taxa son escasos y principalmente se enfocan en el solapamiento de los nichos adecuados (Aguilar *et al.* 2013; Orr *et al.* 2014). Este solapamiento puede ser estudiado a través del uso de índices de identidad o de similitud de nicho (Warren *et al.* 2008), mientras que otros trabajos más recientes realizan una propuesta de análisis de solapamiento espacial directamente sobre los resultados de los modelos de Maxent (véase Orr *et al.* 2014). Con el objetivo de tener un resultado fácilmente interpretable, cuantitativo y de práctica aplicación, en las comparaciones interespecíficas de las áreas de hábitat adecuado se aplicó una variante de la metodología de Orr *et al.* (2014) con un criterio operacional definido de solapamiento. Esta decisión metodológica con un estricto criterio puede ser controversial, pero el elevado valor umbral para considerar las áreas de adecuación como útiles para diferenciar los taxa está basado en que solo se consideran las variables climáticas y altitud de su distribución (nicho fundamental), no considerando muchas otras dimensiones que definen su nicho óptimo. En consecuencia, los resultados aquí presentados de adecuación de hábitat deben ser considerados a fines de discriminar las especies y no como la distribución óptima de las mismas (Figura 1.4).



En la actualidad los MNEs para discriminar especies en *Liolaemus* son escasos (Aguilar *et al.* 2013), aunque también han sido utilizados en el género hermano *Phymaturus* (Debandi *et al.* 2012; Scolaro *et al.* 2013) con fines sistemáticos. Los MNE están basados en el principio de Máxima Entropía (Phillips *et al.* 2006) para calcular la probabilidad de distribución de un taxa estudiado con base en registros de presencia (Elith *et al.* 2011). En consecuencia, el área potencial de distribución de cada especie representa un set único de condiciones climáticas y topográficas características de esa especie. Las especies del grupo *L. fitzingerii* presentaron áreas de hábitat adecuado claramente diferentes, excepto por *L. fitzingerii* versus *L. camarones*, *L. melanops* versus *L. dumerili* y *L. morenoi* versus *L. purul*. Las especies *L. chehuachekenk* y *L. casamiquelai* tuvieron un alto solapamiento (44.9 %, [Tabla 3.4](#)), por lo que se podría inferir una similitud parcial en su adecuación de hábitat, aunque ambos taxa se encuentran geográficamente separados por las Sierras Calcatapul y Lonco Trapial. A pesar de que el diseño metodológico para algunas especies con un número bajo de localidades (véase, Zank *et al.* 2014) podría haber sesgado parcialmente los resultados aquí presentados, considero confiables las inferencias basadas en los resultados.

La caracterización de los MNE con variables de temperatura, precipitación y altitud, pueden representar para las especies de *Liolaemus* una herramienta útil para distinguir diferentes tipos de adaptaciones ecológicas, etológicas y fisiológicas al ambiente. Numerosos trabajos destacan la singular flexibilidad evolutiva de la biología termal para este género (Espinoza *et al.* 2004) y consideran a estas especies como excelentes termoreguladoras (Medina *et al.* 2012), por lo tanto las variables bio-climáticas podrían ser un importante factor en la selección y caracterización del microhábitat (incluso en especies hermanas, Rodríguez-Serrano *et al.* 2009) y hábitos alimenticios (Espinoza *et al.* 2004). Por otro lado, la influencia en *Liolaemus* de las precipitaciones no ha sido estudiada desde un enfoque eco-fisiológico y su relación con los hábitats o distribuciones. Actualmente son necesarios estudios futuros sobre estas variables y como podrían afectar procesos eco-fisiológicos, actividad o su microhábitat (*e.g.*, forrajeo y oviposición).

Son numerosos los trabajos que utilizaron modelado de nicho ecológico para determinar diferencias entre especies de reptiles estrechamente relacionadas (Gvoždík *et al.* 2008; Crespi *et al.* 2010; Rivera *et al.* 2011; Scolaro *et al.* 2013). Este tipo de análisis

incluso fue de utilidad para evaluar áreas de contacto entre especies (Martínez-Freiría *et al.*, 2008) y probabilidad de distribución con muy pocas localidades (Pearson *et al.* 2007), pudiendo establecer diferencias en las variables bioclimáticas. En resumen, este tipo de análisis puede contribuir a la detección de diferencias entre taxa estrechamente relacionados si se considera dentro del marco de la taxonomía integral. Los análisis presentados en este capítulo de la tesis representan un gran avance en el conocimiento de los MNEs para este grupo de especies de *Liolaemus*. Aunque la caracterización del hábitat adecuado para cada taxón puede seguir siendo limitada, se necesita un mayor muestreo de algunas especies recientemente descritas y aquellas de distribución restringida. Un gran desafío a futuro, es la creación de nuevas metodologías relacionadas a los MNE que implementen la evaluación y/o contramedidas para las comparaciones conjuntas de especies con distribuciones amplias y restringidas.

## Tablas

	Modelado Nicho Actual			Modelado UMG		
Especies	AUC promedio datos de entrenamiento	AUC promedio datos prueba	DS de AUC promedio datos prueba	AUC promedio datos de entrenamiento	AUC promedio datos prueba	DS de AUC promedio datos prueba
<i>L. camarones</i>	0.9994	0.9994	<0.0001	0.9997	0.9996	<0.0001
<i>L. canqueli</i>	0.9962	0.9924	0.0050	0.9979	0.9967	0.0014
<i>L. casamiquelai</i>	0.9987	0.9964	0.0040	0.9995	0.9988	0.0010
<i>L. chehuachekenk</i>	0.9961	0.9891	0.0100	0.9982	0.9957	0.0060
<i>L. dumerili</i>	0.9996	0.9988	0.0010	0.9996	0.9995	0.0010
<i>L. fitzingerii</i>	0.9753	0.9607	0.0100	0.9871	0.9786	0.0080
<i>L. goetschi</i>	0.9968	0.9934	0.0080	0.9971	0.9960	0.0030
<i>L. martorii</i>	0.9994	0.9992	<0.0001	0.9984	0.9975	0.0010
<i>L. melanops</i>	0.9875	0.9801	0.0066	0.9919	0.9847	0.0080
<i>L. morenoi</i>	0.9995	0.9994	0.0010	0.9996	0.9996	<0.0001
<i>L. purul</i>	0.9978	0.9954	0.0030	0.9990	0.9983	0.0010
<i>L. shehuen</i>	0.9996	0.9989	<0.0001	0.9999	0.9988	0.0010
<i>L. xanthoviridis</i>	0.9980	0.9924	0.0120	0.9984	0.9956	0.0060

Tabla 1.4: Valores obtenido de AUC y desvío estándar asociado (DS) para los modelos de las 13 especies en estudio.

Variable	<i>L. cam</i>	<i>L. canq</i>	<i>L. cas</i>	<i>L. che</i>	<i>L. dum</i>	<i>L. fitz</i>	<i>L. goet</i>	<i>L. mart</i>	<i>L. mel</i>	<i>L. mor</i>	<i>L. pur</i>	<i>L. she</i>	<i>L. xant</i>
ALT	<b>32.99</b>	1.13	<b>18.83</b>	2.88	<b>11.78</b>	7.84	5.23	<b>29.86</b>	1.25	6.01	<b>15.39</b>	1.24	1.25
BIO1	0.11	0.02	0.85	0.00	0.11	1.73	0.34	1.01	1.50	0.00	0.02	3.29	3.87
UMG BIO1	0.00	0.22	<b>10.40</b>	3.26	0.31	0.21	1.43	0.91	0.53	0.55	0.00	8.14	0.22
BIO2	0.59	<b>21.40</b>	1.92	1.65	6.43	<b>26.49</b>	<b>16.71</b>	0.75	1.27	7.03	0.00	7.47	7.00
UMG BIO2	3.60	5.91	0.69	1.50	0.67	8.17	0.58	2.08	0.40	4.54	1.37	4.44	0.77
BIO3	<b>21.59</b>	0.27	0.52	1.11	1.43	4.41	9.36	4.77	0.06	0.54	0.02	8.40	0.40
UMG BIO3	0.57	3.20	0.09	<b>10.80</b>	0.99	6.74	2.20	1.62	0.29	1.33	0.10	1.48	0.17
BIO4	0.92	4.91	<b>17.47</b>	<b>21.21</b>	<b>22.86</b>	4.85	<b>12.36</b>	0.94	0.40	<b>15.36</b>	4.43	9.06	4.72
UMG BIO4	7.10	<b>20.65</b>	<b>31.84</b>	<b>28.11</b>	<b>41.93</b>	<b>19.05</b>	<b>40.84</b>	<b>27.91</b>	<b>18.83</b>	4.40	2.96	<b>32.27</b>	<b>29.33</b>
BIO5	1.83	0.19	0.42	1.58	1.74	1.26	1.50	2.18	<b>34.92</b>	0.02	0.00	2.84	0.85
UMG BIO5	0.70	0.98	0.52	3.91	0.49	0.34	0.71	1.16	0.69	0.10	0.00	0.90	0.00
BIO6	0.98	0.03	1.28	0.49	2.72	0.30	1.33	7.03	0.00	<b>11.03</b>	<b>14.43</b>	3.45	<b>13.44</b>
UMG BIO6	<b>15.56</b>	0.00	1.59	0.12	0.44	6.18	1.74	3.99	0.33	1.11	1.86	0.22	4.24
BIO7	0.64	<b>15.51</b>	0.24	0.31	1.55	0.33	8.79	0.62	2.11	0.02	0.03	4.03	7.97
UMG BIO7	2.24	7.44	0.14	0.87	0.15	2.10	<b>10.66</b>	2.24	0.57	0.41	0.08	0.14	0.11
BIO8	1.25	7.30	4.48	<b>31.43</b>	2.76	1.58	0.18	2.51	0.52	0.21	<b>13.13</b>	7.00	<b>12.19</b>
UMG BIO8	8.33	<b>20.60</b>	<b>20.18</b>	<b>25.27</b>	<b>11.32</b>	9.34	0.00	1.91	7.03	<b>31.86</b>	<b>42.85</b>	<b>27.91</b>	<b>13.68</b>
BIO9	0.43	<b>20.28</b>	<b>24.57</b>	<b>21.52</b>	<b>20.98</b>	9.45	9.48	<b>12.16</b>	1.10	<b>12.69</b>	<b>25.08</b>	<b>11.11</b>	6.48
UMG BIO9	1.79	4.18	6.94	5.56	<b>21.89</b>	4.01	9.71	0.00	1.21	<b>13.65</b>	<b>18.45</b>	3.50	3.46
BIO10	0.19	0.03	0.15	0.17	0.03	2.19	0.56	2.46	3.93	0.00	0.00	0.25	2.84
UMG BIO10	0.00	0.24	2.64	1.21	0.34	1.10	0.28	2.59	<b>11.70</b>	0.05	0.00	0.38	3.64
BIO11	0.14	0.00	<b>18.56</b>	0.51	2.38	0.26	1.16	1.47	0.14	0.02	0.06	6.68	1.73
UMG BIO11	0.34	0.13	<b>13.35</b>	0.42	<b>16.51</b>	0.06	0.42	4.74	0.31	5.86	6.91	9.63	1.36
BIO12	5.52	0.60	1.98	<b>13.71</b>	0.20	4.70	0.14	1.62	4.20	1.79	0.16	0.26	0.70

Variable	<i>L. cam</i>	<i>L. canq</i>	<i>L. cas</i>	<i>L. che</i>	<i>L. dum</i>	<i>L. fitz</i>	<i>L. goet</i>	<i>L. mart</i>	<i>L. mel</i>	<i>L. mor</i>	<i>L. pur</i>	<i>L. she</i>	<i>L. xant</i>
UMG BIO12	3.17	6.21	0.92	1.78	2.97	3.69	0.22	1.64	<b>27.06</b>	0.65	0.05	0.52	<b>11.70</b>
BIO13	0.24	<b>14.33</b>	3.06	1.12	0.16	5.14	0.45	<b>16.16</b>	<b>16.30</b>	1.85	0.99	<b>21.16</b>	<b>11.46</b>
UMG BIO13	1.88	2.77	0.02	0.12	0.08	1.36	0.77	<b>16.13</b>	2.06	2.39	0.78	3.27	0.81
BIO14	1.16	0.10	0.00	0.01	0.25	0.22	0.13	0.04	0.42	0.70	2.54	0.02	0.08
UMG BIO14	7.19	0.98	0.19	0.01	0.16	0.26	0.00	3.72	1.75	0.68	0.09	0.12	4.35
BIO15	<b>18.39</b>	4.83	1.72	0.28	3.79	1.92	1.64	<b>15.09</b>	<b>11.98</b>	<b>10.89</b>	<b>18.14</b>	<b>12.67</b>	3.39
UMG BIO15	<b>19.95</b>	4.45	2.76	0.00	0.67	1.01	1.53	<b>17.33</b>	9.07	<b>17.83</b>	<b>20.14</b>	5.71	0.85
BIO16	2.27	1.92	1.37	0.56	<b>18.80</b>	0.31	<b>27.28</b>	0.19	6.94	0.90	0.23	0.12	<b>19.81</b>
UMG BIO16	7.07	0.31	1.42	0.07	0.65	0.51	<b>23.64</b>	1.15	2.27	0.51	0.06	0.82	1.75
BIO17	0.01	0.39	0.00	0.43	1.83	0.00	0.00	0.00	0.06	1.29	0.00	0.02	0.47
UMG BIO6	0.21	0.01	0.01	0.29	0.00	0.03	0.01	3.72	3.19	0.19	0.00	0.30	3.06
BIO18	<b>10.71</b>	4.30	0.90	0.59	0.15	<b>24.83</b>	2.89	1.00	<b>11.77</b>	0.00	0.05	0.05	0.50
UMG BIO18	<b>13.88</b>	<b>19.15</b>	5.33	<b>16.71</b>	0.42	<b>34.74</b>	4.15	6.22	<b>10.36</b>	0.00	0.64	0.20	<b>20.46</b>
BIO19	0.04	2.46	1.70	0.42	0.02	2.19	0.45	0.17	1.13	<b>29.64</b>	5.29	0.91	0.85
UMG BIO19	6.42	2.56	0.97	0.01	0.00	1.09	1.10	0.94	2.36	<b>13.90</b>	3.66	0.05	0.03

Tabla 2.4: Contribuciones relativas de las variables ambientales actuales y pasadas (Último Máximo Glacial – UMG; ~ 21000 años) a partir de los modelos de Maxent. Los valores mostrados son los promedios de las replicas de los modelos. Referencias: en negrita valores  $\geq 10$  %.

Cambios de rango				MNE actual solapamiento en km <sup>2</sup> solapamiento en % en relación con la especie de menor área actual												
Especies	MNE UMG	MNE actual	Cambio en %	<i>L. cam</i>	<i>L. canq</i>	<i>L. cas</i>	<i>L. che</i>	<i>L. dum</i>	<i>L. fitz</i>	<i>L. goet</i>	<i>L. mart</i>	<i>L. mel</i>	<i>L. mor</i>	<i>L. pur</i>	<i>L. she</i>	<i>L. xant</i>
<i>L. cam</i>	717.88	141.6	-80.28	---	0	0	0	0	141.6	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. canq</i>	14186.41	10647.06	-24.95	0	---	0	0	0	0	0	0	744.31	0	0	0	0
<i>L. cas</i>	7265.86	7045.33	-3.04	0	0	---	3163.08	0	0	0	0	351.57	0	1.32	0	0
<i>L. che</i>	17278.71	17240.94	-0.22	0	0	44.9	---	0	0	0	0	540.25	0	0	41.32	0
<i>L. dum</i>	1600.97	763.54	-52.31	0	0	0	0	---	0	0.66	0	427.96	0	0	0	0
<i>L. fitz</i>	166446.44	113499.62	-31.81	<b>100</b>	0	0	0	0	---	0	0	1023.56	0	0	0	1514.67
<i>L. goet</i>	33900.28	15566.08	-54.08	0	0	0	0	0.09	0	---	0	0	0	0	0	0
<i>L. mart</i>	23067.72	898.58	-96.1	0	0	0	0	0	0	0	---	24.36	0	0	0	0
<i>L. mel</i>	98162.46	58456.3	-40.45	0	6.99	4.99	3.13	<b>51.1</b>	1.75	0	2.71	---	0	0	0	943.45
<i>L. mor</i>	927.66	1923.6	+107.36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	---	1891.94	0	0
<i>L. pur</i>	10808.62	14518.5	+34.32	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	<b>98.35</b>	---	0	0
<i>L. she</i>	127.2	176.34	+38.63	0	0	0	23.43	0	0	0	0	0	0	0	---	0
<i>L. xant</i>	14526.24	4277.79	-70.55	0	0	0	0	0	35.41	0	0	22.05	0	0	0	---

Tabla 3.4: Análisis espaciales comparativos de los cambios en kilómetros cuadrados de los modelos para el UMG -presente y comparaciones múltiples del solapamiento entre especies de las áreas consideradas “hábitat adecuado” (a partir de los resultados de los modelos actuales). Referencias: MNE, modelado de nicho ecológico; UMG, Último Máximo Glacial; Cambio en %, + aumento, - disminución; negrita, solapamiento espacial  $\geq 50$  %.

<b>Actual</b>								
PC1			PC2			PC3		
Eig. Comp.	6.35		Eig. Comp.	5.42		Eig. Comp.	4.75	
% Var.	31.77		% Var.	27.09		% Var.	23.75	
% Var. Acum	31.77		% Var. Acum	58.86		% Var. Acum	82.61	
Correlaciones	Valor $p$		Correlaciones	Valor $p$		Correlaciones	Valor $p$	
BIO10	0.93	$\leq 0.00001$	BIO12	0.88	$\leq 0.00001$	BIO6	0.82	$\leq 0.00001$
BIO1	0.89	$\leq 0.00001$	BIO16	0.81	$\leq 0.00001$	BIO11	0.58	$\leq 0.00001$
BIO8	0.85	$\leq 0.00001$	BIO13	0.80	$\leq 0.00001$	ALT	-0.76	$\leq 0.00001$
BIO5	0.81	$\leq 0.00001$	BIO19	0.78	$\leq 0.00001$	BIO2	-0.80	$\leq 0.00001$
BIO11	0.76	$\leq 0.00001$	BIO17	0.74	$\leq 0.00001$	BIO7	-0.83	$\leq 0.00001$
BIO15	-0.66	$\leq 0.00001$	BIO14	0.74	$\leq 0.00001$	BIO4	-0.85	$\leq 0.00001$
			BIO3	0.66	$\leq 0.00001$			
			BIO18	0.61	$\leq 0.00001$			
<b>UMG</b>								
PC1			PC2			PC3		
Eig. Comp.	7.32		Eig. Comp.	5.54		Eig. Comp.	2.85	
% Var.	38.51		% Var.	29.15		% Var.	14.98	
% Var. Acum	38.51		% Var. Acum	67.67		% Var. Acum	82.65	
Correlaciones	Valor $p$		Correlaciones	Valor $p$		Correlaciones	Valor $p$	
BIO5	0.97	$\leq 0.00001$	BIO12	0.96	$\leq 0.00001$	BIO15	0.63	$\leq 0.00001$
BIO10	0.96	$\leq 0.00001$	BIO16	0.93	$\leq 0.00001$	BIO9	0.60	$\leq 0.00001$
BIO1	0.94	$\leq 0.00001$	BIO13	0.93	$\leq 0.00001$			
BIO7	0.90	$\leq 0.00001$	BIO19	0.92	$\leq 0.00001$			
BIO2	0.89	$\leq 0.00001$	BIO17	0.71	$\leq 0.00001$			
BIO8	0.89	$\leq 0.00001$	BIO14	0.68	$\leq 0.00001$			
BIO11	0.89	$\leq 0.00001$	BIO18	0.62	$\leq 0.00001$			
BIO3	0.82	$\leq 0.00001$						

Tabla 4.4: Resultado de las correlaciones de los ACP entre los PCs y las variables actuales y pasadas (UMG; ~ 21.000 años). Se presentan los valores de correlación mayores al 60% y con un  $p \leq 0.00001$ .

## Figuras

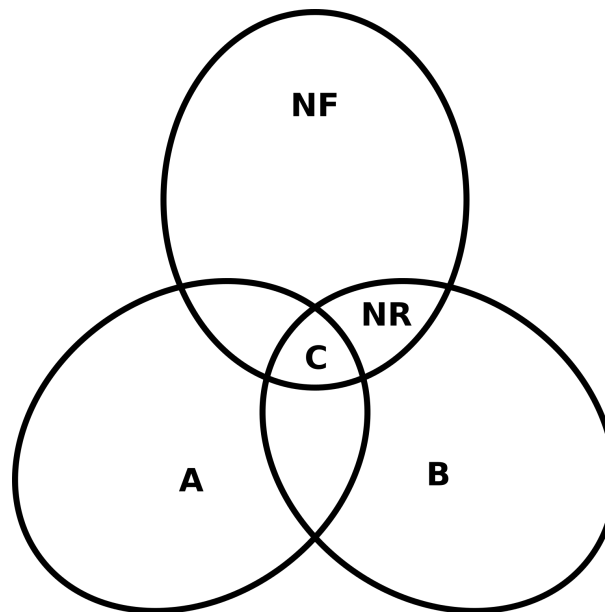


Figura 1.4: Esquema gráfico de los conceptos relacionados con el nicho ecológico. Referencias: nicho fundamental (NF), región geográfica con el set apropiado de factores abióticos para una especie; nicho realizado ( $NR = NF \cap B$ ), región con la combinación adecuada de NF con las condiciones bióticas para que la especie este presente; región A, definida como ambiente alcanzable en tiempos ecológicos por las especies desde áreas con poblaciones ya establecidas sin barreras para la dispersión;  $C = NF \cap A \cap B$  es la región con el set de factores bióticos - abióticos óptimos y accesibles geográficamente para la especie.



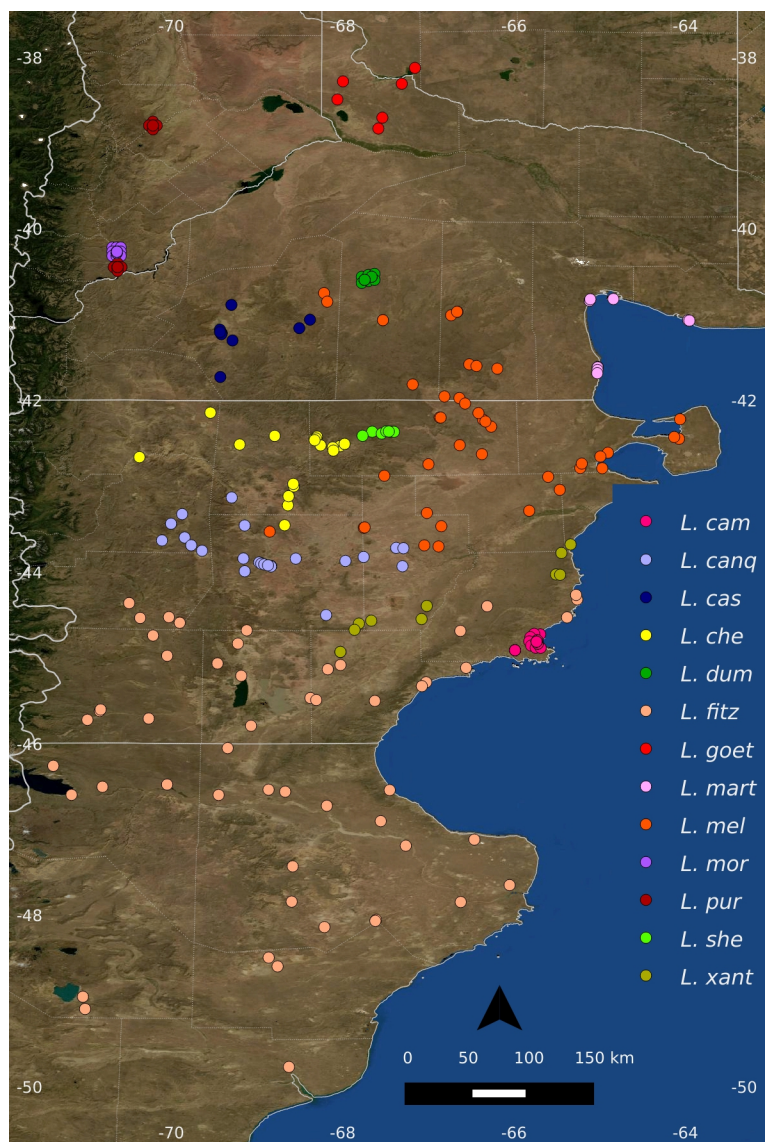


Figura 2.4: Localidades utilizadas para los modelados de nicho.

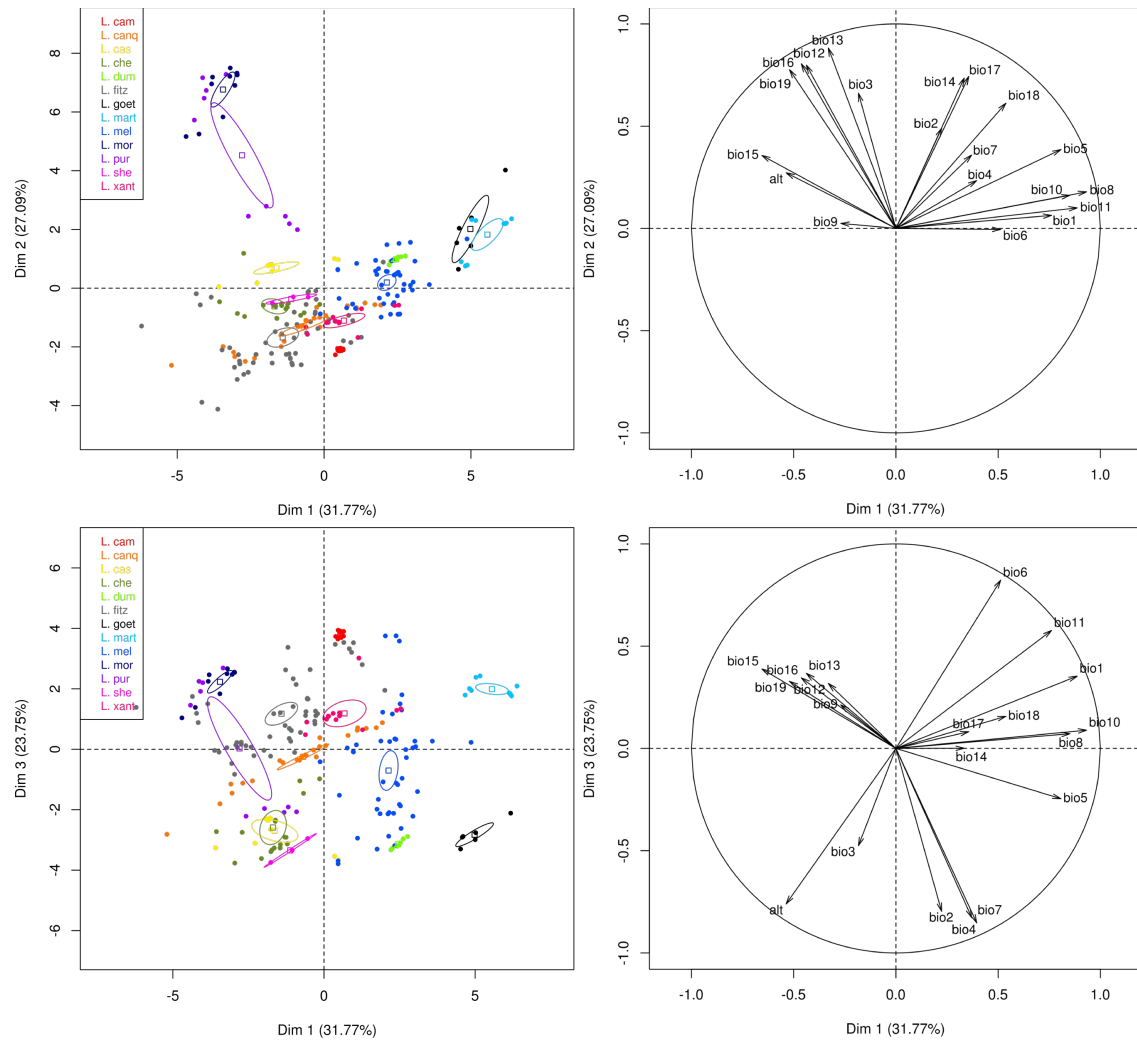


Figura 3.4: Análisis de Componentes Principales de las localidades de las 13 especies del grupo *fitzingerii*, utilizando las 19 variables bioclimáticas más altitud actuales del Bioclim (WorldClim). Los 3 primeros componentes son retenidos para el espacio de las localidades y variables.

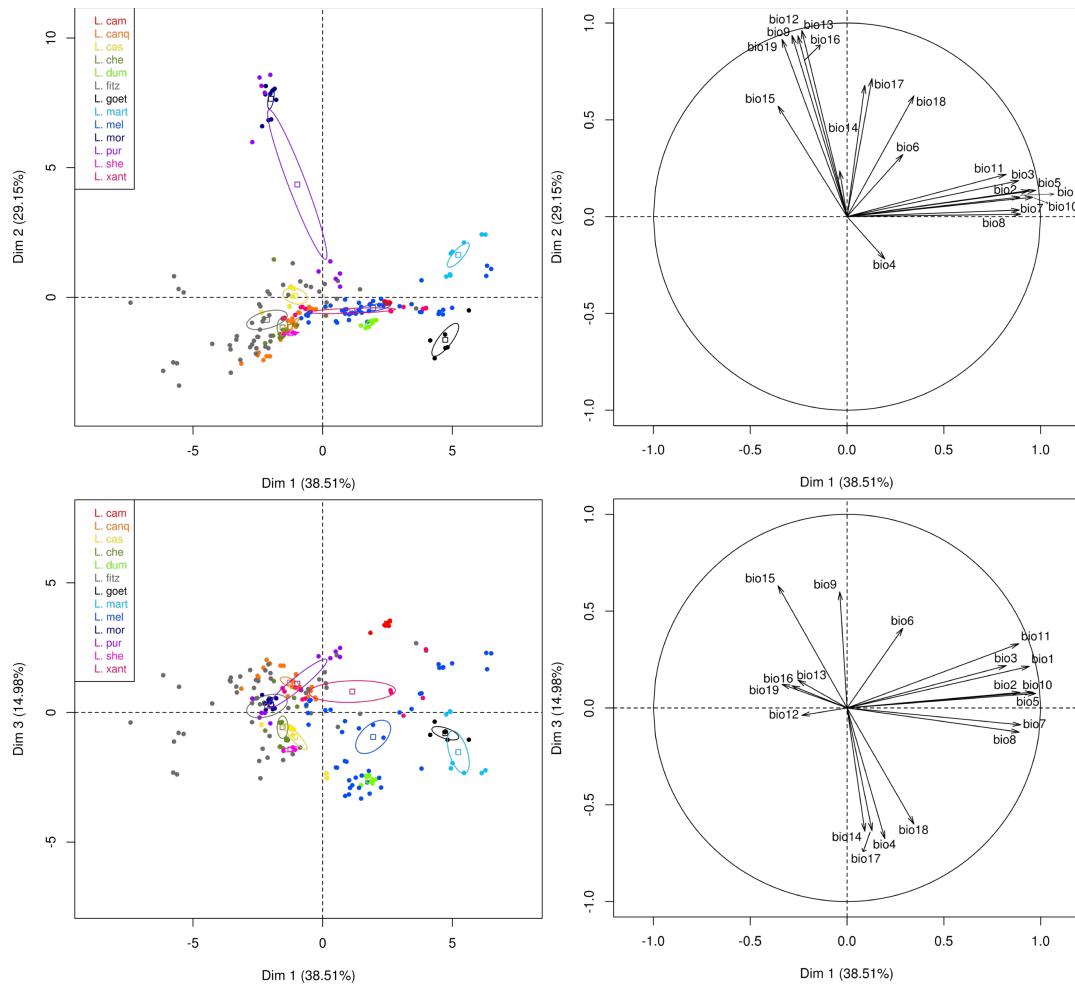


Figura 4.4: Análisis de Componentes Principales de las localidades de las 13 especies del grupo *fitzingerii*, utilizando las 19 variables bioclimáticas más altitud pasadas (Último Máximo Glacial – UMG; ~ 21000 años) del WorldClim. Los 3 primeros componentes son retenidos para el espacio de las localidades y variables.

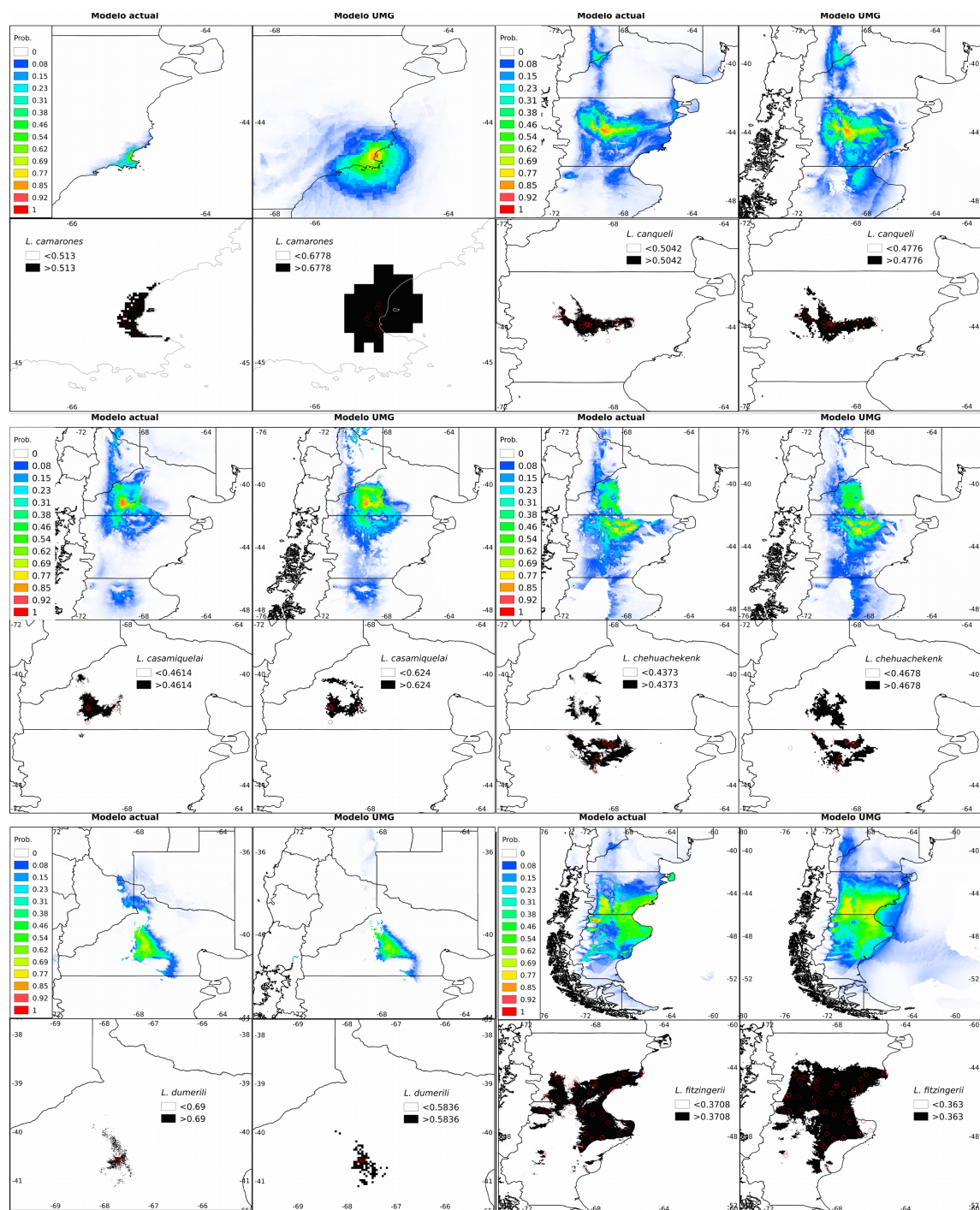


Figura 5.4: Mapas probabilísticos de adecuación de hábitat para cada una de las especies determinados por modelos de máxima entropía. Referencias: panel superior: mapas de adecuación de hábitat promedio, panel inferior: mapas binarios de presencia ausencia.



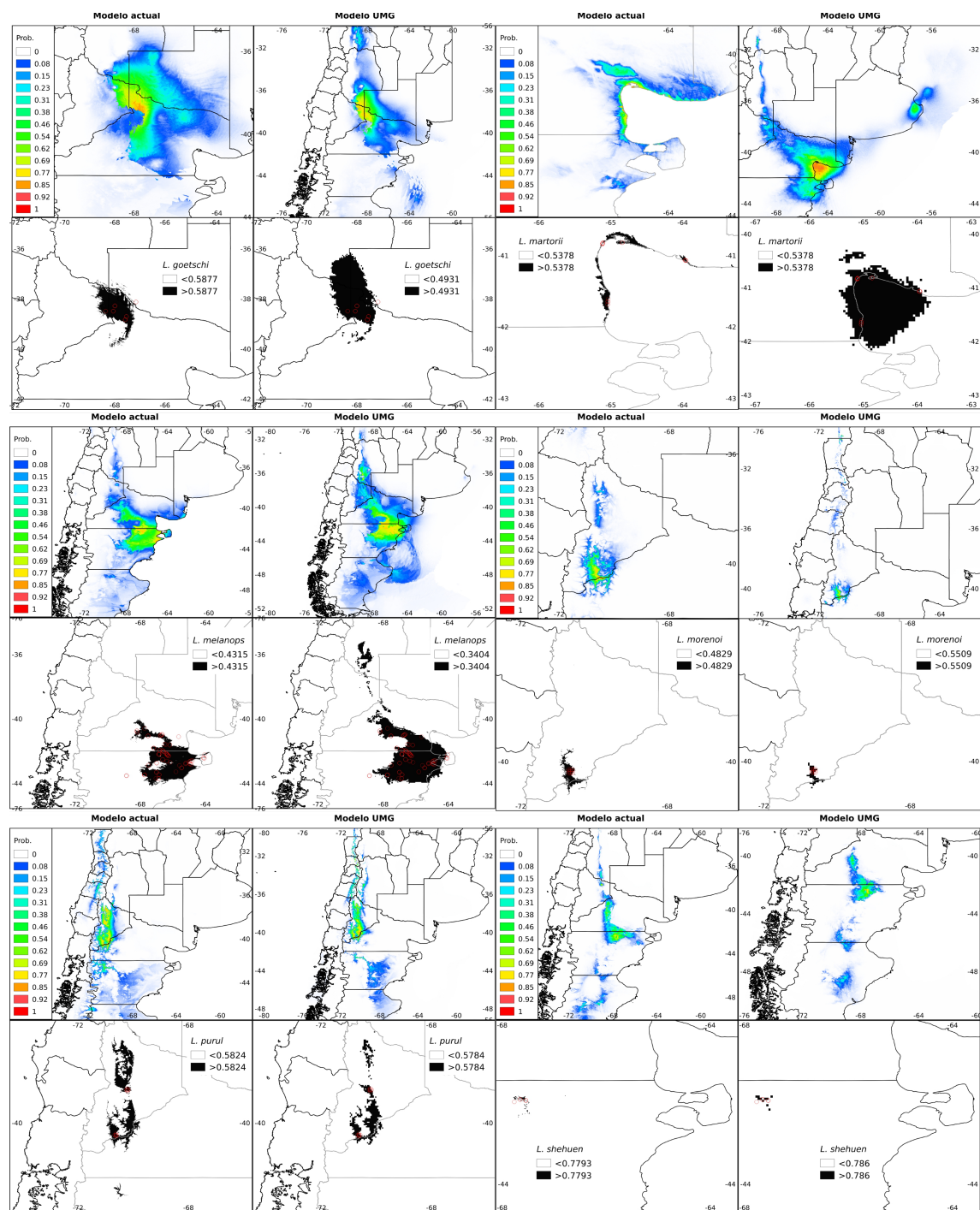


Figura 6.4: Mapas probabilísticos de adecuación de hábitat para cada una de las especies determinados por modelos de máxima entropía. Referencias: panel superior: mapas de adecuación de hábitat promedio, panel inferior: mapas binarios de presencia ausencia.

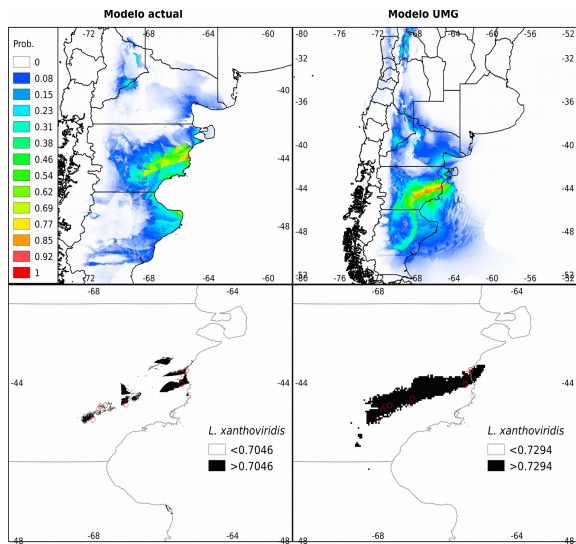


Figura 7.4: Mapas probabilísticos de adecuación de hábitat para cada una de las especies determinados por modelos de máxima entropía. Referencias: panel superior: mapas de adecuación de hábitat promedio, panel inferior: mapas binarios de presencia ausencia.

## Apéndice 3

Localidades de las especies, número de voucher y coordenadas utilizadas para los análisis de este capítulo.

Especies	Individuo	Longitud	Latitud
<i>L. camarones</i>	LJAMM-CNP 2464, 2500, 2502, 2503, 2504, 11736, 11737, 11738, 11739, 11744, 11745, 11746	-65.72306	-44.83861
<i>L. camarones</i>	LJAMM-CNP 15122, 15123, 15124, 15131, 15132, 15133, 15134, 15135	-65.73689	-44.81528
<i>L. camarones</i>	LJAMM-CNP 15128, 15129, 15130	-65.72869	-44.79897
<i>L. camarones</i>	11736	-65.98861	-44.91531
<i>L. camarones</i>	-----	-65.69433	-44.72968
<i>L. camarones</i>	-----	-65.76476	-44.72362
<i>L. camarones</i>	-----	-65.80944	-44.76300
<i>L. camarones</i>	-----	-65.82232	-44.81223
<i>L. camarones</i>	-----	-65.80035	-44.86145
<i>L. camarones</i>	-----	-65.74658	-44.88645
<i>L. camarones</i>	-----	-65.68902	-44.88720
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2148, 2227, 2256	-67.75583	-43.82806
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2149	-68.83333	-43.93333
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2199, 2230, 2231, 2232	-68.83722	-43.93889
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2270, 2271	-68.95750	-43.89778
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2900, 2902, 2903, 2904	-69.64103	-43.75517
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2927	-69.29542	-43.13475
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 2930, 2932	-69.14394	-43.46081
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 3211, 3212	-67.37517	-43.72186
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 4602, 4603, 4604, 4605, 4606, 4607, 4608	-68.54731	-43.84733
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 4613, 4614	-67.29097	-43.72611
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 4725, 4726, 4727	-69.15892	-43.84622
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 9102, 9103, 9104, 9105, 9106, 9107, 9108	-69.14347	-43.99453
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 11056, 11057, 11058	-67.30242	-43.93594
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 11081	-68.19358	-44.50475
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 11083, 11084	-69.84422	-43.60094
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 11085, 11086	-69.87356	-43.32828
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 11618, 11619, 11620	-67.96775	-43.87394
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12166, 12167	-69.76781	-43.69181

<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12357, 12358, 12359, 12360, 12361	-68.97467	-43.89161
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12362, 12363, 12364, 12366, 12367, 12368, 12369, 12370, 12917	-68.95017	-43.90650
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12365, 12371, 12372, 12373, 12374, 12375, 12376, 12377, 12378	-68.91583	-43.91406
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12379	-68.87139	-43.92517
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 12918, 12919, 12920, 12921, 12922, 12923, 12924, 12925	-70.10861	-43.63542
<i>L. canqueli</i>	LJAMM-CNP 13095, 13096	-70.00353	-43.43997
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 184, BYU 12594	-69.41796	-41.22694
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 2948, 2949	-69.41217	-41.21911
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 2973, 2974, 2975, 2976	-69.29858	-40.88958
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 2977, 2979, 2980, 2986, 4878	-68.50639	-41.16033
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 6564	-69.41217	-41.21889
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 8665, 8666, 8667, 8668	-68.38156	-41.06206
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 11090, 11091, 11092	-69.41547	-41.23106
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 11101, 11102	-69.28586	-41.30444
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 12266, 12267, 12268, 12269, 12270, 12271, 12272, 12273	-69.42825	-41.73000
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 13530, 13531	-69.43244	-41.17850
<i>L. casamiquelai</i>	LJAMM-CNP 13533, 13534	-69.43136	-41.20642
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 3412, 3413, 3414	-68.33031	-42.45075
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 3418, 3419, 3420	-68.29997	-42.42525
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 3852, 3854, 3855	-68.31183	-42.44581
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 5425	-68.25822	-42.52661
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 5436, 5463	-68.03031	-42.53578
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 5926, 5927, 5928, 5929, 5930, 5931, 5932	-69.54361	-42.14575
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 5936, 5937, 5938, 5939	-68.57058	-43.00506
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 5961, 5962, 5963, 5964, 5965	-69.20236	-42.51736
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 6096, 6097, 6098, 6099	-67.97819	-42.51108
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 6742, 6743	-68.79328	-42.41628
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 6750	-68.32761	-42.46622
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 6753, 6754	-67.97730	-42.51035



<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 7852, 7858, 7859, 7862, 7865, 7866	-68.11556	-42.55091
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 8171, 8172, 8173, 8174, 8175, 8176	-68.10888	-42.58720
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 8825, 8826, 8827, 8828, 8829, 8830	-68.63889	-43.22544
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 8832, 8833, 8834	-68.63172	-43.11972
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 8851	-70.37225	-42.66406
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 12344, 12345, 12346, 12347, 12348, 12349, 12350, 12351, 12352, 12353, 12354, 12355, 12380, 12381, 12382, 12402, 12403, 12404, 12405, 12406, 12407, 12408	-68.67772	-43.45761
<i>L. chehuachekenk</i>	LJAMM-CNP 12356, 12383, 12384, 12385, 12386, 12387, 12388, 12389, 12390, 12393, 12395, 12396, 12398, 12399, 12409, 12410, 12411, 12412, 12959	-68.57656	-42.97625
<i>L. dumerili</i>	LJAMM-CNP 4771, 4772, 4773, 4887	-67.66208	-40.56167
<i>L. dumerili</i>	LJAMM-CNP 11207, 11208, 11209, 11210, 11211, 11212, 11213, 11214, 11215, 11216, 11217, 11218, 11231, 11342, 11343	-67.74392	-40.59708
<i>L. dumerili</i>	-----	-67.78	-40.56220
<i>L. dumerili</i>	-----	-67.7	-40.54125
<i>L. dumerili</i>	-----	-67.63	-40.52728
<i>L. dumerili</i>	-----	-67.78	-40.63238
<i>L. dumerili</i>	-----	-67.7	-40.61142
<i>L. dumerili</i>	-----	-67.63	-40.59746
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2215	-69.07000	-45.79583
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2491, 2492, 2493, 2494, 2495, 2497, 2552	-65.26278	-44.32306
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2871, 2872	-67.61408	-48.06331
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2875, 2876, 2877	-71.16481	-46.60075
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2882, 2883, 2884, 2885, 2886, 2887	-68.67119	-46.56403
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2888, 4890	-70.21339	-44.74369
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2889	-70.26367	-45.71125
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2891, 2892	-67.26322	-47.19389
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2895, 2896, 2897, 4879	-67.45100	-46.54550
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2913, 2914	-70.04900	-46.48064

<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2918, 2919, 2920, 4891	-66.05161	-47.65347
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 2921, 2922, 2925	-70.49200	-44.36603
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3768, 3769, 3770, 3771, 3880, 3881	-68.02694	-44.93544
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3844, 3845, 3846, 3866, 3867, 3868	-68.02533	-45.08725
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3865	-68.37658	-45.47206
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3919, 3920, 3921, 3922, 3923, 3924	-70.97939	-45.72639
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3925, 3926, 3927, 3928	-70.83481	-45.62397
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3929, 3930, 3931, 3932, 3933	-68.59539	-47.84603
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 3935, 3936, 3937	-70.82533	-45.60656
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4576	-70.04814	-44.97967
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4612	-67.55592	-46.90769
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4618, 4619, 4620	-68.18469	-46.72850
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4634, 4635, 4636, 4655, 4656, 4657, 4658	-70.80378	-46.50725
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4637, 4638, 4639	-67.61064	-48.05689
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 4675, 4676, 4677, 4678, 4875, 4876, 4877	-67.61822	-48.07089
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 6482	-68.86497	-46.54054
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 7340, 7342, 7343	-71.03242	-48.95425
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 8152	-65.38112	-44.53237
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9007, 9008, 9009, 9010, 9011	-69.90167	-44.59517
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9017	-70.02811	-44.52919
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9020	-70.36339	-44.53853
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9079, 9080, 9081	-69.46081	-45.06914
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9117, 9118, 9119	-69.11950	-44.68353
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9137, 9138	-69.34192	-46.05606
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9139, A1, A2, A3, A4, A5	-69.18372	-45.21331
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9145, 9146, 9147, 9148, 9149, 9150	-69.22275	-44.83758
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9265	-71.37761	-46.26281
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9282, 9283, 9284	-71.03200	-48.95456
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9292, 9293, 9294, 9295, 9296, 9297, 9298	-71.00647	-49.09697
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9630, 9631	-69.44783	-46.60203

<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9644, 9645, 9646, 9647	-66.62592	-44.68964
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9681, 9682, 9683, 9684, 9685, 9686, 9687, 9688, 9689, 9690, 9691, 9692	-66.46303	-47.12261
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9828, 9829, 9830, 9831	-66.62217	-47.85033
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9984, 9985, 9986, 10068, 10069, 10070, 10071, 10125	-68.21300	-48.14275
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 9987, 9988, 9989, 9990, 9991, 9992	-68.75969	-48.60075
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 10027, 10028, 10029, 10030, 10031, 10032, 10033, 10034	-68.86383	-48.49839
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 10214	-68.30842	-45.49519
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 10243	-68.17400	-45.13708
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11074, 11075, 11076, 11077	-67.62422	-45.50606
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11456, 11457, 11458, 11459, 11460, 11461, 11462	-68.62749	-49.77281
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11747, 11748, 11749, 11750	-66.55917	-45.11958
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11751, 11752, 11753, 11754, 11755	-67.02583	-45.28892
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11756, 11757	-67.07573	-45.33367
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 11758, 11759, 11760, 11761, 11762, 11763	-66.31333	-44.40250
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 14304, 14306	-65.27572	-44.27025
<i>L. fitzingerii</i>	LJAMM-CNP 10125	-68.58308	-47.43475
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 179, 180	-67.15643	-38.12639
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 5199, 5200, 5201, 5202, 5203	-67.53671	-38.70656
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 13714, 13715, 13764, 13765, 13766, 13767, 13768, 13769, 13770, 13771, 13772, 13773, 13775, 13776	-67.58331	-38.83333
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 13747, 13748, 13749, 13750, 13751	-68.06094	-38.49436
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 13779, 13780, 13781, 13783, 13784, 13785, 13786, 13787, 13788, 13789, 13790	-67.99628	-38.28386
<i>L. goetschi</i>	LJAMM-CNP 13802	-67.30964	-38.31150
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 2515, 2516, 2421, 2422, 2423, MLP.S 2454, 2481, 2482, 2511, 2512, 2513, 2514	-65.02500	-41.62528

<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 11685, 11686, 11677, 11678, 11679, 11680, 11681, 11682, 11683, 11684	-63.96728	-41.06778
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 11719, 11720, 11721, 11722	-64.84069	-40.82061
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 11724, 4570	-65.11147	-40.82794
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 11725	-65.11147	-40.82794
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 2560, 2561, 2562, 2563, 2564, 2565, 2566, 2567, 2568, 2570, 2571, 2669, 2670	-65.11778	-40.84056
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 14369, 14370, 14371, 14372	-65.02208	-41.61092
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 2584, 2585, 2586, 2659, 2660, 2461	-63.95333	-41.07250
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 6126, 6128, 6129	-65.02413	-41.61808
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 4567, 4568	-65.10987	-40.82368
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 13585, 13586, 13589, 13590, 13591, 13593, 13594, 13595, 13596	-65.02558	-41.64819
<i>L. martorii</i>	LJAMM-CNP 13606	-65.02861	-41.68553
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2415, 2416	-64.90383	-42.61233
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2617, 2618	-64.99222	-42.65694
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2934, 2939, 2940, 2941	-66.36156	-42.22744
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2942, 2943, 2944, 2945, 2951, 2955, 2956, 2957, 3041, 3042	-64.97092	-42.79344
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 2960, 2961, 2962, 2963, 2964, 2965, 2966, 2967	-67.53047	-41.06736
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 3270	-66.52222	-41.58233
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 3275, 3276	-66.19519	-41.63261
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 3304	-66.43819	-41.60167
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 3375, 3376, 3377, 3378	-68.21781	-40.75178
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4513, 4514	-65.22722	-42.79094
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4767	-68.18022	-40.85183
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4880, 4881, 4882	-67.53047	-41.06722
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4883, 4884, 4885	-66.73392	-41.01044
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4886	-66.66042	-40.96958
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 4896	-64.06247	-42.22222
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5941, 5942, 5943	-67.51414	-42.88125

<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5948, 5949, 5950, 5951, 6136, 6137	-66.99856	-42.74689
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5952, 5953, 5954, 5955, 5956, 5957, 5958	-67.01660	-43.31473
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 5986, 5987, 5988, 5989, 5990, 5991, 5992, 5994, 5995, 6009, 6010, 6011, 6012, 6013, 6014, 6015, 6016, 6017, 6018, 6019	-67.18286	-41.81681
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6001, 6002, 6003, 6004, 6005, 6006, 6007, 6008	-66.63808	-41.97556
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6035	-64.07428	-42.45081
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6111	-65.20912	-42.73928
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6119	-67.04728	-43.69292
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6874, 6875, 6876	-66.66500	-40.96967
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6895, 6896	-66.37458	-42.62936
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 6929, 6930, 6931, 6932, 6933	-66.63431	-42.52439
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 8109, 8110, 8111, 8112, 8113, 8114, 8115, 8116	-66.41531	-42.14978
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 8781, 8783, 8784	-66.84883	-43.46981
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 8790	-67.75439	-43.48772
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 8837, 8839, 8840, 8841, 8842, 8843	-68.85169	-43.53244
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 11153, 11154, 11155, 11156, 11157, 11158, 11159, 11161, 11162, 11163	-66.57125	-42.03944
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 11180, 11181, 11182, 11183, 11184, 11185, 11186, 11187, 11188	-66.81236	-41.95689
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 11189, 11190, 11191, 11192, 11193, 11194, 11195	-66.86886	-42.20144
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 12180, 12181, 12182, 12183, 12184, 12185	-67.74364	-43.48325
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 12996, 12997, 12998, 12999, 13000	-66.88108	-43.70539
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13009, 13010	-64.13096	-42.42935
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13213, 13214, 13215	-66.26683	-42.30881
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13273, 13274, 13275	-65.82294	-43.28917

<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13550, 13551, 13552, 13553, 13554, 13555, 13556, 13557, 13559, 13560, 13561, 13562, 13563, 13564, 13565, 13566, 13567, 13568, 13569	-66.33358	-42.24847
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 13686, 13687, 13688, 13689, 13690, 13691, 13692, 13693, 13694, 13695, 13696, 13697, 13698	-66.85628	-42.20283
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 14456, 14457, 14458, 14459, 14460, 14461, 14462, 14463	-65.46622	-43.04503
<i>L. melanops</i>	LJAMM-CNP 14466	-65.60172	-42.89375
<i>L. morenoi</i>	LJAMM-CNP 6477, 6478	-70.63806	-40.28489
<i>L. morenoi</i>	LJAMM-CNP 11246, 11247, 11391, 11392	-70.63803	-40.28478
<i>L. morenoi</i>	LJAMM-CNP 14267, 14268, 14269, 14270, 14271, 14272, 14273	-70.63444	-40.26956
<i>L. morenoi</i>	-----	-70.68806	-40.21956
<i>L. morenoi</i>	-----	-70.63917	-40.21956
<i>L. morenoi</i>	-----	-70.59028	-40.21956
<i>L. morenoi</i>	-----	-70.68806	-40.26844
<i>L. morenoi</i>	-----	-70.63917	-40.26844
<i>L. morenoi</i>	-----	-70.59028	-40.26844
<i>L. morenoi</i>	-----	-70.68806	-40.31733
<i>L. morenoi</i>	-----	-70.63917	-40.31733
<i>L. morenoi</i>	-----	-70.59028	-40.31733
<i>L. purul</i>	LJAMM-CNP 14157, 14158	-70.21458	-38.79792
<i>L. purul</i>	-----	-70.21472	-38.75285
<i>L. purul</i>	-----	-70.25944	-38.79757
<i>L. purul</i>	-----	-70.17000	-38.79757
<i>L. purul</i>	-----	-70.21472	-38.84229
<i>L. purul</i>	-----	-70.62706	-40.40423
<i>L. purul</i>	-----	-70.67178	-40.44895
<i>L. purul</i>	-----	-70.58234	-40.44895
<i>L. purul</i>	-----	-70.62706	-40.49368
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 5520, 5521, 5522, 5523, 5524, 5525, 5665	-67.65611	-42.36772
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 6883	-67.76778	-42.41528

<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 11023, 11024, 11025, 11026, 11027, 11028, 11029, 11030, 11031, 11032, 11033, 11034, 11035, 11036, 11037	-67.54481	-42.38895
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 5465	-67.49	-42.36339
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 5466	-67.44	-42.36714
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 5596, 5597, 5598, 5599	-67.4	-42.36858
<i>L. shehuen</i>	LJAMM-CNP 6738, 6739, 6740	-67.46	-42.36522
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2204	-65.51028	-44.03194
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2418, 2689	-65.44703	-43.78152
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2907, 2908, 2909	-67.07919	-44.55192
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2911, 2912	-67.81039	-44.60419
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 10267, 10268	-67.86228	-44.67742
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 10304, 10305, 10306	-67.66622	-44.57039
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 11068, 11069, 11070, 11071, 11072	-67.01800	-44.39842
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 11078, 11079, 11080	-68.02661	-44.93433
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 14341, 14342	-65.46208	-44.03539
<i>L. xanthoviridis</i>	LJAMM-CNP 2201, 2202, 2203, 2551, 2485, 2487	-65.33972	-43.68194

# Capítulo V:

## Conclusiones finales en el marco de la taxonomía integral

El género *Liolaemus* posee una gran diversidad morfológica, molecular y ecológica, y es considerada una de las mayores radiaciones en el mundo (Pyron *et al.* 2013) con un constante aumento de las especies descriptas cada año (Abdala & Quinteros 2014). El aumento progresivo en el tiempo del conocimiento sobre la diversidad específica de un género, puede dar origen a períodos caracterizados por la descripción de numerosas especies nuevas. Durante este proceso de descubrimiento pueden surgir en el ambiente científico muchos conceptos de especie, paradigmas de trabajo, métodos relacionados a la hipótesis y descripción de nuevos taxa. En las áreas de la sistemática y taxonomía, estos cambios conceptuales y metodológicos pueden llevar a pequeñas revoluciones científicas con cambios de paradigmas. Los cambios hacia nuevos métodos y marcos teóricos de trabajo, pueden ser asimilados en distintos grados y niveles dependiendo del contexto social, tecnológico y de formación académica-científica de las personas dedicadas a estas áreas del conocimiento (Chalmers 2000). Estas son las causas que subyacen en el problema central de la hipótesis, diagnosis y clasificación de especies del género *Liolaemus* y desencadenan muchos cambios en las propuestas sobre las relaciones entre las especies, sinonimias, re validaciones y muchos nuevos taxa descriptos por año.

El criterio operacional tuvo un protagonismo fundamental a lo largo de los tres enfoques metodológicos implementados (morfometría clásica, geométrica y modelado de nicho ecológico) y en la integración final de todos sus resultados. De manera adicional, este criterio tuvo un rol decisivo a nivel metodológico a la hora de integrar los resultados de los distintos análisis de cada método (*e.g.*, análisis multivariados y univariados en el capítulo de morfometría clásica). A pesar de que una definición clara del criterio operacional utilizado fue clave para integrar los resultados de esta tesis, muchos trabajos multidisciplinarios no especifican de manera explícita qué umbral o criterio emplean para



considerar dos taxa como diferentes (Padial *et al.* 2010). La asignación de un peso subjetivo y diferente a cada método, es otra de las frecuentes implementaciones erróneas de la taxonomía integral (Schlick-Steiner *et al.* 2010). En este sentido, muchos trabajos afirman evaluar los resultados de diferentes métodos en un marco integral, pero consideran algunos de ellos como complementarios o secundarios de un método “principal” (*e.g.*, morfometría clásica *versus* datos moleculares, Esquerré *et al.* 2014). Es de gran importancia para la correcta implementación del paradigma de la taxonomía integral, no asignar diferentes pesos a las diferentes líneas de evidencia (véase, Schlick-Steiner *et al.* 2010).

Las principales preguntas que esta tesis intenta dilucidar son: 1 - ¿Cuál es la diversidad de especies del grupo *L. fitzingerii* en el marco de la taxonomía integral? 2 - ¿Qué métodos proveen más evidencia de soporte para las hipótesis de especies? ¿Hubo patrones de diversificación asociados a cambios climáticos pasados? 1 - La integración por congruencia de los resultados de los métodos de morfometría clásica, geométrica y modelado de nicho ecológico con un criterio operacional mínimo de 2 métodos con diferencias, proveen evidencia de soporte para considerar 9 de las 13 hipótesis de especies como diferentes. No se encontraron diferencias en dos o más métodos que sustenten como especies distintas a *L. fitzingerii* *versus* *L. camarones* o a *L. goetschi* *versus* *L. dumerili* (Tabla 1.5). Aunque el patrón de coloración pudo haber sido utilizado como carácter diagnóstico para algunas especies aquí estudiadas, si el mismo no es analizado a través de análisis apropiados y repetibles (*e.g.*, Corso *et al.* 2012; Teasdale *et al.* 2013) en lugar de la detección subjetiva de diferencias en la coloración, no provee un soporte robusto para hipotetizar una nueva especie de *Liolaemus* (especialmente para complejos de especies, véase Escudero *et al.* 2012). En consecuencia, en función de los resultados aquí presentados la diversidad específica de este grupo de especies sería menor a la actualmente considerada. 2 – En función de los resultados, el método más robusto para detectar diferencias entre los taxa estudiados fue la morfometría clásica. El potencial exploratorio de los análisis multivariados y la posibilidad de un tratamiento adecuado e individual de las variables en los test univariados, representaron la fuente de evidencia más robusta a la hora de detectar diferencias entre las especies. 3 – No se detectaron patrones de diversificación pasada con grandes variaciones latitudinales o longitudinales del nicho fundamental adecuado, aunque si se observó una tendencia general al conservadurismo de nicho.

En resumen, esta tesis tuvo como objetivo central plantear el uso del paradigma de la taxonomía integral como marco teórico, de manera conjunta con un concepto de especie y criterio operacional definido. Esto permitiría establecer una base sobre la cual poder analizar diferentes enfoques metodológicos de manera independiente y así poder evaluar diferencias entre las hipótesis de especies nuevas de *Liolaemus*. Este tipo de propuesta al utilizar métodos cuantificables, estandarizados y repetibles, representa un marco de trabajo sólido que podría dar una mayor estabilidad a la descripción/diagnóstico de nuevas especies de *Liolaemus*.

## Tablas

Especies	Métodos de análisis		
	Morfometría Clásica	Morfometría Geométrica	Modelado de nicho ecológico
<i>L. camarones</i>	sin $\neq$ con <i>L. fitzingerii</i>	---	sin $\neq$ con <i>L. fitzingerii</i>
<i>L. canqueli</i>	---	---	---
<i>L. casamiquelai</i>	---	---	---
<i>L. chehuachekenk</i>	---	---	---
<i>L. dumerili</i>	sin $\neq$ con <i>L. goetschi</i> o <i>L. martorii</i>	sin $\neq$ con <i>L. goetschi</i>	sin $\neq$ con <i>L. melanops</i>
<i>L. fitzingerii</i>	sin $\neq$ con <i>L. camarones</i>	---	sin $\neq$ con <i>L. camarones</i>
<i>L. goetschi</i>	sin $\neq$ con <i>L. dumerili</i>	sin $\neq$ con <i>L. dumerili</i>	---
<i>L. martorii</i>	sin $\neq$ con <i>L. dumerili</i>	---	---
<i>L. melanops</i>	---	---	sin $\neq$ con <i>L. dumerili</i>
<i>L. morenoi</i>	---	---	sin $\neq$ con <i>L. purul</i>
<i>L. purul</i>	---	---	sin $\neq$ con <i>L. morenoi</i>
<i>L. shehuen</i>	---	---	---
<i>L. xanthoviridis</i>	---	---	---

Tabla 1.5: Resumen integral de los 3 métodos implementados mediante una integración por congruencia. El criterio operacional establecido para que dos taxa sean considerados distintos, es presentar diferencias en al menos 2 líneas de evidencia.

# Bibliografía

- Abdala C.S. (2002) Nuevo *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) perteneciente al grupo *boulengeri* de la provincia de Neuquén, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 16: 3–13.
- Abdala C.S. (2003) Cuatro nuevas especies del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae), pertenecientes al grupo *boulengeri*, de la Patagonia Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 17, (1-2): 3–32.
- Abdala C.S. (2005) Dos nuevas especies del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) y redescrición de *Liolaemus boulengeri* (Koslowky, 1898). *Cuadernos de Herpetología* 19, (1): 3–33.
- Abdala C.S. (2007) Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa* 1538: 1–84.
- Abdala C.S., Acosta J.L., Acosta J.C., Álvarez B.B., Arias F., Avila L.J., Blanco G.M., Bonino M.F., Boretto J.M., Brancatelli G., Breitman M.F., Cabrera M.R., Cairo S., Corbalán V., Hernando A., Ibargüengoytía N.R., Kacoliris F., Laspiur A., Montero R., Morando M., Pelegrin N., Pérez C.H.F., Quinteros A.S., Semhan R.V., Tedesco M.E., Vega L. & Zalba S.M. (2012a) Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26, (3): 215–248.
- Abdala C.S., Díaz Gómez J.M. & Juárez Heredia V.I. (2012b) From the far reaches of Patagonia: new phylogenetic analyses and description of two new species of the *Liolaemus fitzingerii* clade (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 3301: 34–60.
- Abdala C.S. & Lobo F. (2006) Nueva especie para el grupo de *Liolaemus darwini* (Iguania: Liolaemidae) del noroeste de Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 19, (2): 3–18.
- Abdala C.S. & Quinteros A.S. (2014) Los últimos 30 años de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. *Cuadernos de Herpetología* 28, (2): 55–82.
- Abdala C.S., Semhan R.V., Moreno Azócar D.L., Bonino M.F., Paz M.M. & Cruz F.B. (2012c) Taxonomic study and morphology based phylogeny of the patagonic clade *Liolaemus melanops* group (Iguania: Liolaemidae), with the description of three new taxa. *Zootaxa* 3163: 1–32.
- Abdi H., Williams L.J. & Valentin D. (2013) Multiple factor analysis: principal component analysis for multitable and multiblock data sets. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics* 5, (2): 149–179. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/wics.1246>
- Adams D.C., Cardini A., Monteiro L.R., O'Higgins P. & Rohlf F.J. (2011) Morphometrics

- and phylogenetics: Principal components of shape from cranial modules are neither appropriate nor effective cladistic characters. *Journal of Human Evolution* 60, (2): 240–243. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.02.003>
- Adams D.C. & Otárola-Castillo E. (2013) Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data Paradis E. (Ed). *Methods in Ecology and Evolution* 4, (4): 393–399. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12035>
- Adams D.C., Rohlf F.J. & Slice D.E. (2004) Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution.’ *Italian Journal of Zoology* 71, (1): 5–16.
- Adams D.C., Rohlf F.J. & Slice D.E. (2013) A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24, (1): 7–14.
- Aguilar C., Wood P., Cusi J.C., Guzman A., Huari F., Lundberg M., Mortensen E., Ramirez C., Robles D., Suarez J., Ticona A., Vargas V., Venegas P.J. & Sites J. (2013) Integrative taxonomy and preliminary assessment of species limits in the *Liolaemus walkeri* complex (Squamata, Liolaemidae) with descriptions of three new species from Peru. *ZooKeys* 364: 47–91. doi: <http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.364.6109>
- Ahmadzadeh F., Flecks M., Carretero M.A., Mozaffari O., Böhme W., Harris D.J., Freitas S. & Rödder D. (2013) Cryptic Speciation Patterns in Iranian Rock Lizards Uncovered by Integrative Taxonomy. *PLoS ONE* 8, (12): e80563. doi: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0080563>
- Alcorn M.A., Deitloff J., Graham S.P. & Timpe E.K. (2013) Sexual Dimorphism in Head Shape, Relative Head Width, and Body Size of *Eurycea aquatica* and *Eurycea cirrigera*. *Journal of Herpetology* 47, (2): 321–327. doi: <http://dx.doi.org/10.1670/11-317>
- Anderson R.P., Gómez-Laverde M. & Peterson A.T. (2002) Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography* 11, (2): 131–141. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1046/j.1466-822x.2002.00275.x>
- Andersson L. (1990) The Driving Force: Species Concepts and Ecology. *Taxon* 39, (3): 375. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/1223084>
- Andersson L.G. (1898) List of reptiles and batrachians collected by the Swedish Expedition to Tierra del Fuego (1895-1896) under direction of Dr. Otto Nordenskiöld. 1898, (7): 457–462.
- Araújo M.B. & Peterson A.T. (2012) Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology* 93, (7): 1527–1539. doi: <http://dx.doi.org/10.1890/11-1930.1>
- Avery R.A. (1973) Morphometric and functional studies on the stomach of the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Zoology* 169, (2): 157–167. doi:

<http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1973.tb04551.x>

- Avila L.J. (2003) A new species of *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from northeastern Argentina and southern Paraguay. *Herpetologica* 59, (2): 283–292. doi: [http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1655/0018-0831\(2003\)059\[0283:ansols\]2.0.co;2](http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1655/0018-0831(2003)059[0283:ansols]2.0.co;2)
- Avila L.J. & Morando M. (1998) Geographic distribution. *Liolaemus melanops*. *Herpetological Review* 29, (3): 174–175.
- Avila L.J., Morando M. & Sites Jr. J.W. (2006) Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society* 89, (2): 241–275. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00666.x>
- Avila L.J., Morando M. & Sites Jr J.W. (2008) New species of the iguanian lizard genus *Liolaemus* (Squamata, Iguania, Liolaemini) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Herpetology* 42, (1): 186–196. doi: <http://dx.doi.org/10.1670/06-244r2.1>
- Avila L.J., Perez C.H.F., Morando M. & Sites Jr J.W. (2010) A new species of *Liolaemus* (Reptilia: Squamata) from southwestern Rio Negro province, northern Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 2434: 47–59.
- Azócar L.M. & Acosta J.C. (2011) Feeding Habits of *Liolaemus cuyanus* (Iguania: Liolaemidae) from the Monte Biogeographic Province of San Juan, Argentina. *Journal of Herpetology* 45, (3): 283–286. doi: <http://dx.doi.org/10.1670/10-071.1>
- Barata M., Perera A., Martínez-Freiría F. & Harris D.J. (2012) Cryptic diversity within the Moroccan endemic day geckos *Quedenfeldtia* (Squamata: Gekkonidae): a multidisciplinary approach using genetic, morphological and ecological data. *Biological Journal of the Linnean Society* 106, (4): 828–850. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01903.x>
- Bell T. (1975) The Zoology of the voyage of H.M.S. “Beagle”. Part 5, Reptiles / by Thomas Bell, edited by Charles Darwin, with a new introduction by Roberto Donoso-Barros. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ohio , USA, 51 pp.
- Berg C. (1898) Contribuciones al conocimiento de la fauna erpetológica argentina y de los países limítrofes. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 6: 1–35.
- Berner D. (2011) Size correction in biology: how reliable are approaches based on (common) principal component analysis? *Oecologia* 166, (4): 961–971. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-011-1934-z>
- Blankers T., Townsend T.M., Pepe K., Reeder T.W. & Wiens J.J. (2013) Contrasting global-scale evolutionary radiations: phylogeny, diversification, and morphological evolution in the major clades of iguanian lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 108, (1): 127–143. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01988.x>

- Blomberg S.P. & Garland T. (2002) Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology* 15, (6): 899–910. doi: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x>
- Bonino M.F., Azócar D.L.M., Ii J.A.S. & Cruz F.B. (2014) Climate change and lizards: changing species' geographic ranges in Patagonia. *Regional Environmental Change*: 1–12. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s10113-014-0693-x>
- Bookstein F.L. (1996) Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bulletin of mathematical biology* 58, (2): 313–365.
- Bookstein F.L. (1997) Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology. Cambridge University Press, 435 pp.
- Breitman M.F., Avila L.J., Sites J.W. & Morando M. (2012) How lizards survived blizzards: phylogeography of the *Liolaemus lineomaculatus* group (Liolaemidae) reveals multiple breaks and refugia in southern Patagonia and their concordance with other codistributed taxa. *Molecular Ecology* 21, (24): 6068–6085. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/mec.12075>
- Breitman M.F., Morando M. & Avila L.J. (2013) Past and present taxonomy of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Liolaemidae): is the morphological arrangement hypothesis valid?. *Zoological Journal of the Linnean Society* 168, (3): 612–668. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/zoj.12037>
- Breitman M.F., Parra M. & Pérez C.H.F. (2011a) Two new species of lizards from the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemidae) from southern Patagonia. *Zootaxa* 3120: 1–28.
- Breitman M.F., Pérez C.H.F., Parra M., Morando M., Sites Jr J.W. & Avila L.J. (2011b) New species of lizard from the *magellanicus* clade of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemidae) from southern Patagonia. *Zootaxa* 3123: 32–48.
- Bruner E., Costantini D., Fanfani A. & Dell'Omo G. (2005) Morphological variation and sexual dimorphism of the cephalic scales in *Lacerta bilineata*. *Acta Zoologica* 86, (4): 245–254.
- Brygoo É.R. (1989) Les types d'Iguanidés (Reptiles, Sauriens) du Muséum national d'Histoire naturelle Catalogue critique. *Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle* 4, (11): 1–112.
- Burmeister H. (1888) Algunas Noticias sobre la Fauna de la Patagonia. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 237–252.
- Camargo A., Sinervo B. & Sites JR J.W. (2010) Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies. *Molecular Ecology* 19, (16): 3250–3270. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294x.2010.04722.x>
- Camargo A. & Sites J.W. (2013) Species Delimitation: A Decade After the Renaissance.

En: Pavlinov I.Y. (Ed) The species problem - ongoing issues. Dragana Manestar, Croatia, pp. 225–247. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.5772/52664>.

- Camargo A., Werneck F.P., Morando M., Sites J.W. & Avila L.J. (2013) Quaternary range and demographic expansion of *Liolaemus darwini* (Squamata: Liolaemidae) in the Monte Desert of Central Argentina using Bayesian phylogeography and ecological niche modelling. *Molecular Ecology* 22, (15): 4038–4054. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/mec.12369>
- Canale C.I. & Henry P.Y. (2010) Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. *Climate Research* 43, (1): 135–147. doi: <http://dx.doi.org/10.3354/cr00897>
- Cardini A. & Elton S. (2007) Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology* 126, (2): 121–134. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00435-007-0036-2>
- Catalano S.A., Goloboff P.A. & Giannini N.P. (2010) Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics* 26, (5): 539–549. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2010.00302.x>
- Cei J.M. (1973a) Herpetología patagónica. VI. Los *Liolaemus* del grupo *fitzingeri* en Santa Cruz y Chubut (Sauria, Iguanidae). *Physis* 32, (85): 447–458.
- Cei J.M. (1973b) Lista de los ejemplares tipos de la colección herpetológica del Instituto de Biología Animal, Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cuyo. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias* 19, (1-2): 1–9.
- Cei J.M. (1975a) Herpetología patagónica. IX. *Liolaemus goetschi* y el conjunto *Liolaemus darwini-boulengeri*. *Physis* 34, (89): 199–202.
- Cei J.M. (1975b) *Liolaemus melanops* (Burmeister) and the subspecific status of the *Liolaemus Fitzingeri* group (Sauria, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 9, (2): 217–222. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/1563040>
- Cei J.M. (1980) L'identité des syntypes de *Proctotretus Fitzingeri* Duméril & Bibron, 1837. *Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle* 4, A 2, (1): 317–320.
- Cei J.M. (1986) Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino, 527 pp.
- Cei J.M. (1998) La mélanocéphalie chez les lézards liolaemines et redécouverte de l'holotype de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 longtemps considéré comme perdu (Reptilia: Squamata: Iguania: Tropiduridae). *Revue Française de Aquariologie* 25, (1-2): 59–62.
- Cei J.M. & Sclaro J.A. (1977a) Herpetología Patagónica. XIII. La identidad de *Liolaemus goetschi* y de la forma *melanops* del grupo *Liolaemus fitzingerii*, en Rio Negro y Chubut. *Physis* 36, (92): 225–226.



- Cei J.M. & Scolaro J.A. (1977b) Herpetología Patagónica. XIV. Nuevos datos inmunológicos sobre iguanidos argentinos del grupo *Liolaemus fitzingerii*. *Physis* 37, (93): 223–226.
- Cei J.M. & Scolaro J.A. (1980) Two new subspecies of the *Liolaemus fitzingeri* complex from Argentina. *Journal of Herpetology* 14, (1): 37–43. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/1563873>
- Cei J.M. & Scolaro J.A. (1983) Un nuevo arreglo taxonómico para los *Liolaemus* del grupo *Fitzingeri*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 1, (3): 15–16.
- Cei J.M. & Scolaro J.A. (2003) Rectificación taxonómica y nomenclatural del presente status del taxon *Liolaemus melanops* Burmeister 1888. *Facena* 19: 163–164.
- Chalmers A.F. (2000) Qué es esa cosa llamada ciencia?: Una valoración de la naturaleza y el estatuto de la ciencia y sus métodos. Siglo XXI de España, 276 pp.
- Chiari Y. & Claude J. (2011) Study of the carapace shape and growth in two Galápagos tortoise lineages. *Journal of Morphology* 272, (3): 379–386. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.10923>
- Claude J. (2008) *Morphometrics with R*. XVIII. Springer, New York, 318 pp.
- Clemente-Carvalho R.B.G., Alves A.C.R., Perez S.I., Haddad C.F.B. & dos Reis S.F. (2011) Morphological and molecular variation in the Pumpkin Toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Anura: Brachycephalidae). *Journal of Herpetology* 45, (1): 94–99. doi: <http://dx.doi.org/10.1670/09-164.1>
- Cohen K.M., Finney S.C., Gibbard P.L. & Fan J.X. (2013) The ICS International Chronostratigraphic Chart. *The ICS International Chronostratigraphic Chart* 36, (3): 199–204.
- Compagnucci R.H. (2011) Atmospheric circulation over Patagonia from the Jurassic to present: a review through proxy data and climatic modelling scenarios. *Biological Journal of the Linnean Society* 103, (2): 229–249. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01655.x>
- Conover W.J. (1999) *Practical Nonparameteric Statistics*. Third Edition. Wiley, 592 pp.
- Corbalán V., Tognelli M.F., Scolaro J.A. & Roig-Juñent S.A. (2011) Lizards as conservation targets in Argentinean Patagonia. *Journal for Nature Conservation* 19, (1): 60–67. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jnc.2010.05.004>
- Corso J., Gonçalves G.L. & de Freitas T.R.O. (2012) Sequence variation in the melanocortin-1 receptor (MC1R) pigmentation gene and its role in the cryptic coloration of two South American sand lizards. *Genetics and Molecular Biology* 35, (1): 81–87. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1590/s1415-47572012005000015>
- Cosacov A., Sérsic A.N., Sosa V., Johnson L.A. & Cocucci A.A. (2010) Multiple

- periglacial refugia in the Patagonian steppe and post-glacial colonization of the Andes: the phylogeography of *Calceolaria polyrhiza*. *Journal of Biogeography* 37, (8): 1463–1477. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02307.x>
- Cracraft J. (1987) Species concepts and the ontology of evolution. *Biology and philosophy* 2, (3): 329–346.
- Cracraft J. (1989) Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. *Speciation and its Consequences*: 28–59.
- Crawley M.J. (2007) The R Book. John Wiley & Sons Ltd, England, 1-951 pp. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1007/s00362-008-0118-3>.
- Crespi E.J., Browne R.A. & Rissler L.J. (2010) Taxonomic revision of *Desmognathus wrighti* (Caudata: Plethodontidae). *Herpetologica* 66, (3): 283–295. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1655/herpetologica-d-09-00002.1>
- Cruz F.B., Fitzgerald L.A., Espinoza R.E. & Schulte II J.A. (2005) The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards: Bergmann's and Rapoport's rules in lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18, (6): 1559–1574. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00936.x>
- Cruz F.B., Schulte II J.A. & Bellagamba P. (1999) New distributional records and natural history notes for reptiles from southern Argentina. *Herpetological Review* 30, (3): 182–183.
- Daciuk J. & Miranda M.E. (1980) Notas faunísticas y bioecológicas de Península Valdés y Patagonia XXV. Batraco-herpetofauna de la Península Valdés y costas patagónicas (Río Negro, Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego, Republica Argentina). *Neotropica* 26, (75): 99–115.
- Dayrat B. (2005) Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85, (3): 407–415. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>
- Daza J.D., Herrera A., Thomas R. & Claudio H.J. (2009) Are you what you eat? A geometric morphometric analysis of gekkotan skull shape. *Biological Journal of the Linnean Society* 97, (3): 677–707.
- Debandi G., Corbalán V., Scolaro J.A. & Roig-Juñent S.A. (2012) Predicting the environmental niche of the genus *Phymaturus*: Are *palluma* and *patagonicus* groups ecologically differentiated?. *Austral Ecology* 37, (3): 392–400. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02295.x>
- Diniz-Filho J.A.F. & Loyola R.D. (2012) A Conceptual and Methodological Synthesis on Modeling Ecological Niches and Geographical Distributions. *Natureza & Conservação* 10, (2): 235–238. doi: <http://dx.doi.org/10.4322/natcon.2012.028>

- Dobzhansky T. (1950) Mendelian Populations and Their Evolution. *The American Naturalist* 84, (819): 401–418.
- Donoghue M.J. (1985) A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *The Bryologist* 88, (3): 172. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/3243026>
- Donoso-Barros R. (1970) Catálogo herpetológico chileno. *Apartado del boletín del Museo Nacional Historia Natural de Chile* 31: 49–124.
- Donoso-Barros R. & Codoceo M. (1962) Reptiles de Aysén y Magallanes. *Boletín del Museo Nacional Historia Natural (Santiago)* 28, (1): 1–45.
- Duméril A.M.C. & Bibron G. (1837) 4 Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. ii. Roret, Paris, 571 pp.
- Elewa A.M.T. ed. (2010) 124 Morphometrics for Nonmorphometricians. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. Disponible en: <http://link.springer.com/10.1007/978-3-540-95853-6> (consultado el 07/04/2014).
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E. & Yates C.J. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists: Statistical explanation of MaxEnt. *Diversity and Distributions* 17, (1): 43–57. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Escudero P.E., Minoli I., Frutos N., Avila L.J. & Morando M. (2012) Estudio comparativo del melanismo en lagartijas del grupo *Liolaemus fitzingerii* (Liolaemini: *Liolaemus*). *Cuadernos de Herpetología* 26, (2): 79–89.
- Espinoza R.E., Wiens J.J. & Tracy C.R. (2004) Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, (48): 16819.
- Esquerré D., Troncoso-Palacios J., Garín C.F. & Núñez H. (2014) The missing leopard lizard: *Liolaemus ubaghsi* sp. nov., a new species of the *leopardinus* clade (Reptilia: Squamata: Liolaemidae) from the Andes of the O'Higgins Region in Chile. *Zootaxa* 3815, (4): 507. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3815.4.3>
- Etheridge R. (1998) Redescription and status of *Liolaemus hatcheri* Stejneger, 1909 (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *Cuadernos de Herpetología* 12, (1): 31–36.
- Etheridge R. & Christie M.I. (2003) Two new species of the lizard genus *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from northern Patagonia, with comments on *Liolaemus rothi*. *Journal of Herpetology* 37, (2): 325–341. doi: [http://dx.doi.org/10.1670/0022-1511\(2003\)037\[0325:tnsotl\]2.0.co;2](http://dx.doi.org/10.1670/0022-1511(2003)037[0325:tnsotl]2.0.co;2)
- Etheridge R.E. (1995) Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum of Natural History Novitates* 3142: 1–34.

- Etheridge R. & Espinoza R.E. (2000) Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropiduridae) and a semi-annotated bibliography. *Smithsonian Herpetological Information Service* 1, (26): 1–64.
- Fitzinger L. (1843) *Systema Reptilium. Fasciculus primus*, Amblyglossae. Bramüller et Seidel, Vienna, Austria, 106 pp.
- Florio A.M., Ingram C.M., Rakotondravony H.A., Louis E.E. & Raxworthy C.J. (2012) Detecting cryptic speciation in the widespread and morphologically conservative carpet chameleon (*Furcifer lateralis*) of Madagascar. *Journal of Evolutionary Biology* 25, (7): 1399–1414. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02528.x>
- Fontanella F.M., Feltrin N., Avila L.J., Sites J.W. & Morando M. (2012) Early stages of divergence: phylogeography, climate modeling, and morphological differentiation in the South American lizard *Liolaemus petrophilus* (Squamata: Liolaemidae). *Ecology and Evolution* 2, (4): 792–808. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.78>
- Frost D.R., Etheridge R., Janies D. & Titus T.A. (2001) Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *American Museum Novitates*: 1–39. doi: [http://dx.doi.org/10.1206/0003-0082\(2001\)343<0001:tesaeo>2.0.co;2](http://dx.doi.org/10.1206/0003-0082(2001)343<0001:tesaeo>2.0.co;2)
- Frutos N., Camporro L.A. & Avila L.J. (2007) Ambito de hogar de *Liolaemus melanops* burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina. *Gayana (Concepc.)* 71, (2): 142–149.
- Girard C. (1858a) Descriptions of some new reptiles collected by the U.S. Exploring Expedition, under the command of Capt. Charles Wilkes, U.S.N., Fourth part. - Including the species of Saurians, exotic to North America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 9, (1857): 195–199.
- Girard C. (1858b) 20 United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842, under the command of Charles Wilkes, U.S.N. J. B. Lippincott and Co., Philadelphia, 496 pp.
- González-José R., Escapa I., Neves W.A., Cúneo R. & Pucciarelli H.M. (2011) Morphometric variables can be analyzed using cladistic methods: A reply to Adams et al. *Journal of Human Evolution* 60, (2): 244–245. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.11.001>
- Gray J.E. (1845) xxviii Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum. Trustees of the British Museum, London, 289 pp.
- Gvoždík V., Moravec J. & Kratochvíl L. (2008) Geographic morphological variation in parapatric Western Palearctic tree frogs, *Hyla arborea* and *Hyla savignyi*: are related species similarly affected by climatic conditions?. *Biological Journal of the Linnean Society* 95, (3): 539–556. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01056.x>

- Halloy M., Etheridge R. & Burghardt G.M. (1998) To Bury in Sand: Phylogenetic Relationships among Lizard Species of the *Boulengeri* Group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae), Based on Behavioral Characters. *Herpetological Monographs* 12: 1. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/1467019>
- Hampe A. (2004) Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography* 13, (5): 469–471.
- Harlow L. (2005) The essence of multivariate thinking: Basic Themes and Methods. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, New Jersey, 240 pp. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1177/1094428107310086>.
- Hennig W. (1999) Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, 284 pp.
- Hulse A.C. (1976) Growth and Morphometrics of *Kinosternon sonoriense* (Reptilia, Testudines, Kinosternidae). *Journal of Herpetology* 10, (4): 341–348. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/1563072>
- Hulton N.R.J., Purves R.S., McCulloch R.D., Sugden D.E. & Bentley M.J. (2002) The Last Glacial Maximum and deglaciation in southern South America. *Quaternary Science Reviews* 21, (1–3): 233–241. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0277-3791\(01\)00103-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00103-2)
- Husson F., Josse J., Le S. & Mazet J. (2014) FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining with R. R package version 1.27. Disponible en: <http://CRAN.R-project.org/package=FactoMineR> (consultado el 11/21/2014).
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427. doi: <http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Iezzoni A.F. & Pritts M.P. (1991) Applications of principal component analysis to horticultural research. *HortScience* 26, (4): 334–338.
- Ivanović A., Sotiropoulos K., Džukić G. & Kalezić M.L. (2009) Skull size and shape variation versus molecular phylogeny: a case study of alpine newts (*Mesotriton alpestris*, Salamandridae) from the Balkan Peninsula. *Zoomorphology* 128, (2): 157–167. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00435-009-0085-9>
- Ivanović A., Sotiropoulos K., Vukov T.D., Eleftherakos K., Džukić G., Polymeni R.M. & Kalezić M.L. (2008) Cranial shape variation and molecular phylogenetic structure of crested newts (*Triturus cristatus* superspecies: Caudata, Salamandridae) in the Balkans. *Biological Journal of the Linnean Society* 95, (2): 348–360.
- Jamniczky H.A. & Russell A.P. (2004) A geometric morphometric assessment of the ‘batagurine process’ of testudinoid turtles. *Amphibia-Reptilia* 25, (4): 369–379. doi: <http://dx.doi.org/10.1163/1568538042788906>
- Kaliontzopoulou A. (2011) Geometrics morphometrics in herpetology: modern tools for enhancing the study of morphological variation in amphibians and reptiles. *Basic*

*and Applied Herpetology* 25: 5–32.

- Kaliontzopoulou A., Brito J.C., Carretero M.A., Larbes S. & Harris D.J. (2008a) Modelling the partially unknown distribution of wall lizards (*Podarcis*) in North Africa: ecological affinities, potential areas of occurrence, and methodological constraints. *Canadian Journal of Zoology* 86, (9): 992–1001. doi: <http://dx.doi.org/10.1139/Z08-078>
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A. & Llorente G.A. (2005) Differences in the pholidotic patterns of *Podarcis bocagei* and *P. carbonelli* and their implications for species determination. *Revista Española de Herpetología* 19: 71–86.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A. & Llorente G.A. (2007) Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards. *Journal of Morphology* 268, (2): 152–165.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A. & Llorente G.A. (2008b) Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society* 93, (1): 111–124.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A. & Llorente G.A. (2010) Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 23, (6): 1234–1244.
- Kardong K. (2014) Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution. 7 edition. McGraw-Hill Science/Engineering/Math, New York, NY, 816 pp.
- Klingenberg C.P. (2010) Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature Reviews Genetics*. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/nrg2829>
- Klingenberg C.P. (2011) MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11, (2): 353–357. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Klingenberg C.P. & Gidaszewski N.A. (2010) Testing and Quantifying Phylogenetic Signals and Homoplasy in Morphometric Data. *Systematic Biology* 59, (3): 245–261. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/sysbio/syp106>
- Kohlsdorf T., Grizante M.B., Navas C.A. & Herrel A. (2008) Head shape evolution in Tropidurinae lizards: does locomotion constrain diet? *Journal of Evolutionary Biology* 21, (3): 781–790. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01516.x>
- Koslowsky J. (1896) Sobre algunos reptiles de patagonia y otras regiones argentinas. *Revista del Museo de La Plata* 7: 447–457.
- Koslowsky J. (1898) Enumeración sistemática y distribución geográfica de los reptiles argentinos. *Revista del Museo de La Plata* 8: 161–200.

- Kozak K.H., Graham C.H. & Wiens J.J. (2008) Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23, (3): 141–148. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.001>
- Lamborot M., Eaton L. & Carrasco B.A. (2003) The Aconcagua River as another barrier to *Liolaemus monticola* (Sauria: Iguanidae) chromosomal races of central Chile. *Revista chilena de historia natural* 76, (1): 23–34. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.4067/s0716-078x2003000100003>
- Laspiur A. & Acosta J.C. (2007) Dimorfismo sexual de *Liolaemus cuyanus* Cei & Scolaro, 1980 (Iguania: Liolaemidae) en una población de San Juan, Argentina. *Rev. peru biol* 14, (1): 47–50.
- Laurent R.F. (1984) On Some Iguanid Genera Related to or Previously Confused with *Liolaemus Wiegmann*. *Journal of Herpetology* 18, (4): 357. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/1564098>
- Laurent R.F. (1985) Segunda contribucion al conocimiento de la estructura taxonomica del genero *LioLaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología* 1, (6): 1–37.
- Laurent R.F. (1992) On some overlooked species of the genus *Liolaemus* Wiegmann (Reptilia Tropiduridae) from Peru. *Breviora* 494: 1–33.
- Laurin M. (2004) The Evolution of Body Size, Cope's Rule and the Origin of Amniotes. *Systematic Biology* 53, (4): 594–622. doi: <http://dx.doi.org/10.1080/10635150490445706>
- Leaché A.D., Koo M.S., Spencer C.L., Papenfuss T.J., Fisher R.N. & McGuire J.A. (2009) Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard species complex (*Phrynosoma*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, (30): 12418–12423. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0906380106>
- Lê S., Josse J. & Husson F. (2008) FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of statistical software* 25, (1): 1–18.
- Lessa E.P., D'elía G. & Pardiñas U.F.J. (2010) Genetic footprints of late Quaternary climate change in the diversity of Patagonian-Fueguian rodents. *Molecular Ecology* 19, (15): 3031–3037. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04734.x>
- Llorente G.A., Vidal-García M., Garriga N., Carranza S., Pleguezuelos J.M. & Santos X. (2012) Lessons from a complex biogeographical scenario: morphological characters match mitochondrial lineages within Iberian *Coronella austriaca* (Reptilia: Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 106, (1): 210–223. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01844.x>
- Lobo F. & Espinoza R.E. (2004) Two new *Liolaemus* from the Puna region of Argentina and Chile: further resolution of purported reproductive bimodality in *Liolaemus alticolor* (Iguania: Liolaemidae). *Copeia* 2004, (4): 850–867. doi:

<http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1643/ch-03-241r1>

- Lobo F., Espinoza R.E. & Quinteros S. (2010) A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for Liolaemid lizards. *Zootaxa* 2549: 1–30.
- Losos J.B. (2010) Adaptive Radiation, Ecological Opportunity, and Evolutionary Determinism. *The American Naturalist* 175, (6): 623–639. doi: <http://dx.doi.org/10.1086/648324>
- Luo R., Misra M. & Himmelblau D.M. (1999) Sensor Fault Detection via Multiscale Analysis and Dynamic PCA. *Industrial & Engineering Chemistry Research* 38, (4): 1489–1495. doi: <http://dx.doi.org/10.1021/ie980557b>
- Luoto M., Pöyry J., Heikkinen R.K. & Saarinen K. (2005) Uncertainty of bioclimate envelope models based on the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography* 14, (6): 575–584. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00186.x>
- Lyu N. & Sun Y.-H. (2014) Predicting threat of climate change to the Chinese grouse on the Qinghai Tibet plateau. *Wildlife Biology* 20, (2): 73–82. doi: <http://dx.doi.org/10.2981/wlb.13024>
- Maddison W.P. (1991) Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. *Systematic Zoology* 40, (3): 304–314. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/2992324>
- Malhotra A. & Thorpe R.S. (2004) Maximizing information in systematic revisions: a combined molecular and morphological analysis of a cryptic green pitviper complex (*Trimeresurus stejnegeri*). *Biological Journal of the Linnean Society* 82, (2): 219–235. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00354.x>
- Marcus L.F., Bello E. & García-Valdecasas A. (1993) Contributions to Morphometrics. Editorial CSIC - CSIC Press, 268 pp.
- Martínez-Freiría F., Sillero N., Lizana M. & Brito J.C. (2008) GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. *Diversity and Distributions* 14, (3): 452–461. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00446.x>
- Mayden R.L. (2013) Species, Trees, Characters, and Concepts: Ongoing Issues, Diverse Ideologies, and a Time for Reflection and Change. En: Pavlinov I.Y. (Ed) The species problem - ongoing issues. Dragana Manestar, Croatia, pp. 171–191. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.5772/55046>.
- Mayr E. (1942) Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist. Harvard University Press, 376 pp.
- McInerney G.J. & Etienne R.S. (2012) Pitch the niche - taking responsibility for the concepts we use in ecology and species distribution modelling Higgins S. (Ed).



*Journal of Biogeography* 39, (12): 2112–2118. doi:  
<http://dx.doi.org/10.1111/jbi.12031>

- McLachlan G.J. (2004) Discriminant analysis and statistical pattern recognition. Wiley-Interscience, Hoboken, N.J., 519 pp. Disponible en:  
<http://dx.doi.org/10.1002/0471725293>.
- Medina C.D., Avila L.J. & Morando M. (2013) Hacia una Taxonomía Integral: poniendo a prueba especies candidatas relacionadas a *Liolaemus buergeri* Werner 1907 (Iguania: Liolaemini) mediante análisis morfológicos. *Cuadernos de Herpetología* 7, (1): 27–34.
- Medina M., Scolari A., Méndez-De la Cruz F., Sinervo B., Miles D.B. & Ibarquengoytia N. (2012) Thermal Biology of genus *Liolaemus*: A phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology* 37, (8): 579–586.
- Metzger K.A. & Herrel A. (2005) Correlations between lizard cranial shape and diet: a quantitative, phylogenetically informed analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 86, (4): 433–466. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00546.x>
- Miller J. & Haden P. (2006) Statistical Analysis with The General Linear Model. 274 pp. Disponible en: <http://www.uv.es/~friasnav/librofactorial.pdf> (consultado el 04/29/2013).
- Minoli I., Morando M. & Avila L.J. (2014) Integrative taxonomy in the *Liolaemus fitzingerii* complex (Squamata: Liolaemini) based on morphological analyses and niche modeling. *Zootaxa* 3856, (4): 501–528. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3856.4.3>
- Monteiro L.R. (2000) Why Morphometrics is Special: The Problem With Using Partial Warps as Characters for Phylogenetic Inference. *Systematic Biology* 49, (4): 796–800. doi: <http://dx.doi.org/10.1080/106351500750049833>
- Morando M., Avila L.J. & Sites J.W. (2003) Sampling Strategies for Delimiting Species: Genes, Individuals, and Populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* Complex (Squamata: Liolaemidae) in Andean–Patagonian South America. *Systematic Biology* 52, (2): 159–185. doi: <http://dx.doi.org/10.1080/10635150390192717>
- Moreno-Barajas R., Rodríguez-Romero F., Valázquez-Rodríguez A. & Aragón-Martínez A. (2013) Variación geográfica en *Phrynosoma orbiculare* (Sauria: Phrynosomatidae): análisis de las subespecies. *Acta zoológica mexicana* 29, (1): 129–143.
- Müller L. & Hellmich W. (1938) *Liolaemus* -Arten aus dem westlichen Argentinien (ergebnisse der argentinienreise von Prof. Dr. W. Goetsch, Breslau). I. *Liolaemus darwini* (Bell) und *Liolaemus goetschi* n. sp. *Zoologischer Anzeiger* 123, (5-6): 129–142.
- Naya D.E. & Bozinovic F. (2006) The role of ecological interactions on the physiological

- flexibility of lizards. *Functional Ecology* 20, (4): 601–608. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01137.x>
- Nori J., Abdala C.S. & Scrocchi G.J. (2010a) *Liolaemus goetschi* (Iguania: Liolaemidae): redescription and phylogenetic relationships within the *L. boulengeri* group. *Zootaxa* 2440: 49–59.
- Nori J., Abdala C.S. & Scrocchi G.J. (2010b) Reptilia, Iguania, Liolaemidae, *Liolaemus goetschi* Müller and Hellmich, 1938: Distribution extension. *Check List* 6, (1): 3–4.
- Ocampo M., Aguilar-Kirigin Á. & Quinteros S. (2012) A New Species of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) of the *alticolor* group from La Paz, Bolivia. *Herpetologica* 68, (3): 410–417. doi: <http://dx.doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-12-00001.1>
- Olave M., Avila L.J., Sites J.W. & Morando M. (2014) Multilocus phylogeny of the widely distributed South American lizard clade *Eulaemus* (Liolaemini, *Liolaemus*). *Zoologica Scripta* 43, (4): 323–337. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/zsc.12053>
- Openshaw G.H. & Keogh J.S. (2014) Head shape evolution in monitor lizards (*Varanus*): interactions between extreme size disparity, phylogeny and ecology. *Journal of Evolutionary Biology* 27, (2): 363–373. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/jeb.12299>
- Open Source Geospatial Foundation Project Development Team (2014) Quantum GIS Geographic Information System. Disponible en: <http://qgis.osgeo.org> (consultado el 11/15/2014).
- O'Rourke N. & Hatcher L. (2013) A Step-By-Step Approach to Using SAS for Factor Analysis and Structural Equation Modeling. Second Edition. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA, 428 pp. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.2307/1270628>.
- Orr M.C., Koch J.B., Griswold T.L. & Pitts J.P. (2014) Taxonomic utility of niche models in validating species concepts: A case study in *Anthophora* (*Heliophila*) (Hymenoptera: Apidae). *Zootaxa* 3846, (3): 411–429. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3846.3.5>
- Oufiero C.E., Gartner G.E.A., Adolph S.C. & Garland Jr T. (2011) Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus* lizards: a phylogenetic perspective. *Evolution* 65, (12): 3590–3607. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01405.x>
- Padial J.M., Miralles A., De la Riva I. & Vences M. (2010) The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7, (16): 1–14. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
- Padial J.M. & De la Riva I. (2009) Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 155, (1): 97–122. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00424.x>
- Passos P., Chiesse A., Torres-Carvajal O. & Savage J.M. (2009) Testing Species

- Boundaries within the *Atractus occipitoalbus* Complex (Serpentes: Dipsadidae). *Herpetologica* 65, (4): 384–403. doi: <http://dx.doi.org/10.1655/08-024.1>
- Pavlinov I.Y. (2013) The species problem - ongoing issues. Dragana Manestar, Croatia, 280 pp. Disponible en: [www.intechopen.com](http://www.intechopen.com).
- Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O. & Randin C.F. (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 23, (3): 149–158. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>
- Pearson R.G., Raxworthy C.J., Nakamura M. & Townsend Peterson A. (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34, (1): 102–117. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Pereyra E., Mella J. & Díaz N.F. (1992) Análisis merístico preliminar de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann. *Acta Zoológica Lilloana* 41: 277–286.
- Phillips S.J., Anderson R.P. & Schapire R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, (3-4): 231–259. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips S.J. & Dudík M. (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31, (2): 161–175.
- Pincheira-Donoso D., Fox S.F., Scolaro J.A., Ibargüengoytia N.R., Acosta J.C., Corbalan V., Medina M., Boretto J., Villavicencio H.J. & Hodgson D.J. (2011) Body size dimensions in lizard ecological and evolutionary research: exploring the predictive power of mass estimation equations in two Liolaemidae radiations. *The Herpetological Journal* 21, (1): 35–42.
- Pincheira-Donoso D., Hodgson D.J. & Tregenza T. (2008a) The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC Evolutionary Biology* 8, (1): 1–13. doi: <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-8-68>
- Pincheira-Donoso D. & Núñez H.C. (2005) 59/2005 Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropiduridae: Liolaeminae) Taxonomía, Sistemática y Evolución. Museo Nacional de Historia Natural, Santiago de Chile, 486 pp.
- Pincheira-Donoso D. & Scolaro J.A. (2007) Iguanian species-richness in the Andes of boreal Patagonia: Evidence for an additional new *Liolaemus* lizard from Argentina lacking precloacal glands (Iguania, Liolaeminae). *Zootaxa* 1452: 55–68.
- Pincheira-Donoso D., Scolaro J.A. & Schulte J.A. (2007a) The limits of polymorphism in *Liolaemus rothi*: molecular and phenotypic evidence for a new species of the *Liolaemus boulengeri* clade (Iguanidae, Liolaemini) from boreal Patagonia of Chile. *Zootaxa* 1452: 25–42.

- Pincheira-Donoso D., Scolaro J.A. & Sura P. (2008b) A monographic catalogue on the systematics and phylogeny of the South American iguanian lizard family Liolaemidae (Squamata, Iguania). *Zootaxa* 1800: 1–85.
- Pincheira-Donoso D., Tregenza T. & Hodgson D.J. (2007b) Body size evolution in South American *Liolaemus* lizards of the *boulengeri* clade: a contrasting reassessment. *Journal of Evolutionary Biology* 20, (5): 2067–2071. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01394.x>
- Piras P., Colangelo P., Adams D.C., Buscalioni A., Cubo J., Kotsakis T., Meloro C. & Raia P. (2010) The Gavialis-Tomistoma debate: the contribution of skull ontogenetic allometry and growth trajectories to the study of crocodylian relationships: *Gavialis* and *Tomistoma* skull ontogeny. *Evolution & Development* 12, (6): 568–579. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1525-142X.2010.00442.x>
- Piras P., Salvi D., Ferrara G., Maiorino L., Delfino M., Pedde L. & Kotsakis T. (2011) The role of post-natal ontogeny in the evolution of phenotypic diversity in *Podarcis* lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 24, (12): 2705–2720. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02396.x>
- Ponce J.F., Rabassa J., Coronato A. & Borromei A.M. (2011) Palaeogeographical evolution of the Atlantic coast of Pampa and Patagonia from the last glacial maximum to the Middle Holocene. *Biological Journal of the Linnean Society* 103, (2): 363–379. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01653.x>
- Pough F.H., Janis C.M. & Heiser J.B. (2012) *Vertebrate Life*. 9 edition. Benjamin Cummings, Boston, 720 pp.
- Pyron R.A., Burbrink F.T. & Wiens J.J. (2013) A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology* 13, (1): 93.
- De Queiroz K. (1998) The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. En: Howard D.J. & Berlocher S.H. (Eds) *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press, Oxford, USA, pp. 57–75.
- De Queiroz K. (2005) Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, (Suppl. 1): 6600 – 6607. doi: <http://dx.doi.org/www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0502030102>
- De Queiroz K. (2007) Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology* 56, (6): 879–886. doi: <http://dx.doi.org/10.1080/10635150701701083>
- Quinteros A.S. & Lobo F. (2009) The Iguanian Lizard *Liolaemus barbarae* Pincheira-Donoso and Núñez Is a Junior Synonym of *Liolaemus puna* Lobo and Espinoza. *Journal of Herpetology* 43, (2): 336–339. doi: <http://dx.doi.org/10.1670/08-108R2.1>
- Rabassa J., Coronato A.M. & Salemme M. (2005) Chronology of the Late Cenozoic

- Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20, (1–2): 81–103. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2005.07.004>
- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.R-project.org/> (consultado el 10/31/2014).
- Rivera P.C., Di Cola V., Martínez J.J., Gardenal C.N. & Chiaraviglio M. (2011) Species Delimitation in the Continental Forms of the Genus *Epicrates* (Serpentes, Boidae) Integrating Phylogenetics and Environmental Niche Models Stepanova A. (Ed). *PLoS ONE* 6, (9): 1–13. doi: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0022199>
- Robles C.I. & Halloy M. (2010) Core area overlap in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes*: relationship with territoriality and reproductive strategy. *The Herpetological Journal* 20, (4): 243–248.
- Robles C.I. & Halloy M. (2012) Lack of evidence for mate choice in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): weight, colour and familiarity. *Salamandra* 48, (2): 115–121.
- Rodbell D.T., Smith J.A. & Mark B.G. (2009) Glaciation in the Andes during the Lateglacial and Holocene. *Quaternary Science Reviews* 28, (21): 2165–2212.
- Rödger D. & Lötters S. (2009) Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography* 18, (6): 674–687. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00477.x>
- Rodríguez-Serrano E., Navas C.A. & Bozinovic F. (2009) The comparative field body temperature among *Liolaemus* lizards: Testing the static and the labile hypotheses. *Journal of Thermal Biology* 34, (6): 306–309. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtherbio.2009.04.002>
- Rohlf F.J. (1997a) tpsDig. *Morphometrics at Suny Stony Brook*. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (consultado el 04/15/2014).
- Rohlf F.J. (1997b) tpsUtil. *Morphometrics at Suny Stony Brook*. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (consultado el 04/15/2014).
- Rohlf F.J. (2000) On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 11, (1): 9–25.
- Rohlf F.J. & Marcus L.F. (1993) A revolution morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution* 8, (4): 129–132.
- Rohlf F.J. & Slice D. (1990) Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology* 39, (1): 40–59.
- Sanders K.L., Malhotra A. & Thorpe R.S. (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. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00568.x>
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Seifert B., Stauffer C., Christian E. & Crozier R.H. (2010) Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. *Annual review of entomology* 55: 421–438. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085432>
- Schulte J.A., Losos J.B., Cruz F.B. & Núñez H. (2004) The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology* 17, (2): 408–420. doi: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00659.x>
- Scolaro J.A. (1976a) Fauna herpetológica de algunas islas del litoral de Chubut. *Physis* 35, (91): 273–277.
- Scolaro J.A. (1976b) Lista sistemática de reptiles de la Península de Valdés (Chubut). *Physis* 35, (91): 267–271.
- Scolaro J.A. & Ceí J.M. (1977) Herpetología Patagónica. XII. Los iguanidos del grupo *Liolaemus fitzingerii* en Chubut: datos serológicos y posición taxonómica. *Physis* 36, (92): 36–92.
- Scolaro J.A. & Ceí J.M. (2006) A new species of *Liolaemus* from central steppes of Chubut, Patagonia Argentina (Reptilia: Iguania: Iguanidae). *Zootaxa* 1133: 61–68.
- Scolaro J.A., Ceí J.M. & Arias de Reyna L. (1985) La identidad de las especies del grupo *Liolaemus fitzingeri* - *melanops* por medio del análisis discriminante de caracteres morfológicos (Sauria: Iguanidae). *Historia Natural* 5, (2): 13–22.
- Scolaro J.A., Jara M. & Pincheira-Donoso D. (2013) The sexual signals of speciation? A new sexually dimorphic *Phymaturus* species of the *patagonicus* clade from Patagonia Argentina. *Zootaxa* 3722, (3): 317–332. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3722.3.2>
- Scolaro J.A. & Tapari F.O. (2009) Una nueva especie del género *Phymaturus* del “grupo *patagonicus*” en los afloramientos rocosos del sudoeste de la provincia de Río Negro, Patagonia Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). *Naturalia patagónica* 5, (1): 80–93.
- Scoppa C.A. (1998) Los suelos. En: Correa M.N. (Ed) Flora Patagónica. Colección científica del INTA, Buenos Aires, Argentina, pp. 15–30.
- Sérsic A.N., Cosacov A., Cocucci A.A., Johnson L.A., Pozner R., Avila L.J., Sites JR J.W. & Morando M. (2011) Emerging phylogeographical patterns of plants and terrestrial vertebrates from Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society* 103, (2): 475–494.
- Shaw K.L. (2001) The genealogical view of speciation. *Journal of Evolutionary Biology*

- 14, (6): 880–882. doi: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00337.x>
- Showalter I., Todd B.D. & Brennan P.L. (2014) Intraspecific and interspecific variation of female genitalia in two species of watersnake. *Biological Journal of the Linnean Society* 111, (1): 183–191.
- Simmons J.E. (2002) Herpetological Collecting and Collections Managements. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 159 pp.
- Simpson G.G. (1951) The Species Concept. *Evolution* 5, (4): 285–298. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/2405675>
- Sites J.W. & Crandall K.A. (1997) Testing species boundaries in biodiversity studies. *Conservation Biology* 11, (6): 1289–1297. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96254.x>
- Sites J.W. & Marshall J.C. (2004) Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, (1): 199–227. doi: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130128>
- Smith H.M. (1946) Handbook of lizards. Comstock Publishing Company. Ithaca, New York, U.S.A, 557 pp.
- Smith M.J.D., Goodchild M.F. & Longley P. (2007) Geospatial Analysis: A Comprehensive Guide to Principles, Techniques and Software Tools. Troubador Publishing Ltd, 418 pp.
- Soberón J. & Peterson A.T. (2005) Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics* 2, (0): 1–10.
- Soulé M. & Kerfoot C. (1972) On the climatic determination of scale size in a lizard. *Systematic Biology* 21, (1): 97–105.
- Stayton C.T. (2005) Morphological evolution of the lizard skull: A geometric morphometrics survey. *Journal of Morphology* 263, (1): 47–59. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.10288>
- Swets J.A. (1988) Measurement the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240, (4857): 1285–1293.
- Tancioni L., Russo T., Cataudella S., Milana V., Hett A.K., Corsi E. & Rossi A.R. (2013) Testing Species Delimitations in Four Italian Sympatric Leuciscine Fishes in the Tiber River: A Combined Morphological and Molecular Approach Salamin N. (Ed). *PLoS ONE* 8, (4): e60392. doi: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0060392>
- Teasdale L.C., Stevens M. & Stuart-Fox D. (2013) Discrete colour polymorphism in the tawny dragon lizard (*Ctenophorus decresii*) and differences in signal conspicuousness among morphs. *Journal of Evolutionary Biology* 26, (5): 1035–1046. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/jeb.12115>

- Teruggi M.E. (1998) Los materiales originarios de los suelos. En: Correa M.N. (Ed) Flora Patagónica. Colección científica del INTA, Buenos Aires, Argentina, pp. 3–14.
- Thorpe R.S. (1980) Microevolution and taxonomy of European reptiles with particular reference to the grass snake *Natrix natrix* and the wall lizards *Podarcis sicula* and *P. melisellensis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 14, (2): 215–233. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.1980.tb00106.x>
- Townsend Peterson A. & Soberón J. (2012) Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação* 10, (2): 102–107.
- Trombott D. (2000) Survey of cryogenic processes, periglacial forms and permafrost conditions in South America. *Revista do Instituto Geológico* 21, (1-2): 33–55. doi: <http://dx.doi.org/10.5935/0100-929X.20000004>
- Van Valen L. (1976) Ecological Species, Multispecies, and Oaks. *Taxon* 25, (2/3): 233. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/1219444>
- Vanhooydonck B., Cruz F.B., Abdala C.S., Azócar D.L.M., Bonino M.F. & Herrel A. (2010a) Sex-specific evolution of bite performance in *Liolaemus* lizards (Iguania: Liolaemidae): the battle of the sexes. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 461–475.
- Vanhooydonck B., Cruz F.B., Abdala C.S., Azócar Moreno D.L., Bonino M.F. & Herrel A. (2010b) Sex-specific evolution of bite performance in *Liolaemus* lizards (Iguania: Liolaemidae): the battle of the sexes. *Biological Journal of the Linnean Society* 101, (2): 461–475.
- Vanhooydonck B. & Van Damme R. (1999) Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertid lizards. *Evolutionary Ecology Research* 1, (7): 785–805.
- Vega L.E., Bellagamba P.J. & Lobo F. (2008) A new endemic species of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the mountain range of Tandilia, Buenos Aires Province, Argentina. *Herpetologica* 64, (1): 81–91. doi: <http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1655/06-062.1>
- Venables W.N. & Ripley B.D. (2002) Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York, 495 pp.
- Vera-Escalona I., D'Elia G., Gouin N., Fontanella F.M., Muñoz-Mendoza C. & Sites Jr J.W. (2012) Lizards on ice: evidence for multiple refugia in *Liolaemus pictus* (Liolaemidae) during the last glacial maximum in the southern andean beech forests. *PLoS ONE* 7, (11): e48358.
- Vidal Maldonado M. (2011) Eye orbit geometric shape in *Liolaemus* as an indicator of polygyny or monogamy. *Gayana* 75, (2): 155–160.
- Vidal M.A., Ortiz J.C., Ramírez C.C. & Lamborot M. (2005) Intraspecific variation in



- morphology and sexual dimorphism in *Liolaemus tenuis* (Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia* 26, (3): 343–351.
- Videla F. (1983) Hábitos alimentarios en iguánidos del oeste árido de la Argentina. *Deserta (Mendoza)* 7: 192–202.
- Viscosi V. & Cardini A. (2011) Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners. *PLoS ONE* 6, (10): e25630. doi: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0025630>
- Waltari E., Hijmans R.J., Peterson A.T., Nyári Á.S., Perkins S.L. & Guralnick R.P. (2007) Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions Chave J. (Ed). *PLoS ONE* 2, (7): e563. doi: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0000563>
- Warren D.L., Glor R.E. & Turelli M. (2008) Environmental Niche Equivalency Versus Conservatism: Quantitative Approaches to Niche Evolution. *Evolution* 62, (11): 2868–2883. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Wegener J.E., Gartner G.E.A. & Losos J.B. (2014) Lizard scales in an adaptive radiation: variation in scale number follows climatic and structural habitat diversity in *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 113, (2): 570–579. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/bij.12380>
- Wiegmann A.F.A. (1834) Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise um die Erde, von Dr. Meyen FJF, M.D.A.D.N. Siebente Abhandlung. Amphibien. *Nova Acta Physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum* 17: 183–268.
- Wiens J.J. & Graham C.H. (2005) Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519–539.
- Wiens J.J. & Penkrot T.A. (2002) Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51, (1): 69–91.
- Winck G., Almeida-Santos P. & Rocha C. (2014) Potential distribution of the endangered endemic lizard *Liolaemus lutzae* Mertens, 1938 (Liolaemidae): are there other suitable areas for a geographically restricted species?. *Brazilian Journal of Biology* 74, (2): 338–348. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.18612>
- Wright S. (1940) The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation. En: Huxley J. (Ed) *The new systematics*. Oxford University Press, Oxford, pp. 161–183.
- Yandell B.S. (1997) *Practical Data Analysis for Designed Experiments*. Chapman & Hall, 437 pp. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4899-3035-4>.
- Yeates D.K., Seago A., Nelson L., Cameron S.L., Joseph L. & Trueman J.W.H. (2011)

- Integrative taxonomy, or iterative taxonomy? *Systematic Entomology* 36, (2): 209–217. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3113.2010.00558.x>
- Yu D., Chen M., Zhou Z., Eric R., Tang Q. & Liu H. (2013) Global climate change will severely decrease potential distribution of the East Asian coldwater fish *Rhynchocypris oxycephalus* (Actinopterygii, Cyprinidae). *Hydrobiologia* 700, (1): 23–32. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-012-1213-y>
- Zank C., Becker F.G., Abadie M., Baldo D., Maneyro R. & Borges-Martins M. (2014) Climate Change and the Distribution of Neotropical Red-Bellied Toads (*Melanophryniscus*, Anura, Amphibia): How to Prioritize Species and Populations? Hérault B. (Ed). *PLoS ONE* 9, (4): e94625. doi: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0094625>
- Zapata F. & Jiménez I. (2011) Species Delimitation: Inferring Gaps in Morphology across Geography. *Systematic Biology* 61, (2): 179–194. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/sysbio/syr084>
- Zar J.H. (2010) Biostatistical analysis. Prentice-Hall/Pearson, Upper Saddle River, N.J., 944 pp.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L. & Sheets H.D. (2012) Geometric Morphometrics for Biologists, Second Edition: A Primer. Second Edition. Academic Press, San Diego, 488 pp.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. & Fink W.L. (2004) Geometric morphometrics for biologists a primer. Elsevier Academic Press, Amsterdam; Boston. Disponible en: <http://www.sciencedirect.com/science/book/9780127784601> (consultado el 04/29/2013).
- Zhang Y., Chen C., Li L., Zhao C., Chen W. & Huang Y. (2014) Insights from ecological niche modeling on the taxonomic distinction and niche differentiation between the black-spotted and red-spotted tokay geckoes (*Gekko gecko*). *Ecology and Evolution* 4, (17): 3383–3394. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.1183>
- Zug G.R., Vitt L.J. & Caldwell J.P. (2001) Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Second Edition. Academic Press, 630 pp.