

# **FILOGENIA Y TAXONOMÍA DE TRES ESPECIES DE ANOLIS (SQUAMATA: ANOLIDAE) PRESENTES EN LOS ANDES COLOMBIANOS**

**Daniel Enrique Espitia Sanabria**

Universidad de Caldas  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Ciencias Biológicas  
Manizales, Colombia  
2023

# FILOGENIA Y TAXONOMÍA DE TRES ESPECIES DE ANOLIS (SQUAMATA: ANOLIDAE) PRESENTES EN LOS ANDES COLOMBIANOS

**Daniel Enrique Espitia Sanabria**

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:  
**Biólogo**

Director:

Ph. D. Paul David Alfonso Gutiérrez Cárdenas

Codirector:

Ph. D. Ghennie Tatiana Rodríguez Rey

Asesora:

Ph. D. Juliana Ramírez Candamil

Grupo de Investigación:

GEDAR (Grupo de Ecología y Diversidad de Anfibios y Reptiles)

Línea de Investigación:

Estudios sobre Ecología y Diversidad de anfibios y reptiles

Universidad de Caldas

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Ciencias Biológicas

Manizales, Colombia

2023

*Lema*

*“El amor por todas las criaturas vivientes es el más noble atributo  
del hombre”*

*Charles Darwin*

## Agradecimientos

Agradezco a Manuel Hernando Bernal (CZUT, Colección de Zoología de la Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia), Juan Manuel Daza (MHUA, Museo de Herpetología Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia) y Héctor E. Ramírez-Chaves (MHN-UCa, Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas, Manizales, Colombia) por permitir el acceso a las colecciones bajo su custodia. A Lucimar Gómez Díaz (Laboratorio de Colecciones biológicas) y Arnubio Valencia Jiménez (Laboratorio de Biología Vegetal y Molecular) por facilitar los laboratorios y equipos para realizar los análisis moleculares. A Jaime Vicente Estévez (Laboratorio de Ecología) por permitirme usar su laboratorio para fotografiar y describir los hemipenes.

Agradezco profundamente el asesoramiento de Juliana Ramírez Candamil para los procesos estadísticos y por compartirme su cariño hacia esta área de las matemáticas. A Carlos Alberto Moreno Mena por su acompañamiento a algunas localidades tipo de los especímenes utilizados en este trabajo y, en su momento, ayudar a enhebrar el primer hilo de esta idea que culmina con mi trabajo de grado. A José Jaime Henao Osorio por acompañarme en esas tardes largas en el museo tomando medidas y siempre tener un espacio para ir por el algo, así mismo, por ayudarme con la preparación de todos los hemipenes y aprender del ensayo y error. Al semillero de Ecología y Diversidad de Anfibios y Reptiles por abrirme las puertas y enseñarme todo lo que sé acerca de estos grandes organismos. Por último, a mis directores por su acompañamiento y resiliencia en este largo viaje, por todo el tiempo invertido y siempre tener ánimo para responderme una última pregunta, a ellos gracias.



## Resumen

El grupo *Anolis fuscoauratus* comprende 23 especies reconocidas por su carácter críptico y similitudes en la coloración de sus abanicos gulares, entre las cuales se encuentra un pequeño subgrupo endémico de cuatro especies restringidas a los Andes colombianos. Estudios recientes revelaron que la evolución de este pequeño grupo de lagartijas andinas es muy compleja y podría albergar mayor diversidad de la que conocemos actualmente. Por esto, mediante un amplio muestreo y la aplicación de un marco taxonómico integrador, evaluamos la delimitación tres especies andinas del grupo *A. fuscoauratus* (*A. antonii*, *A. mariarum* y *A. tolimensis*) utilizando un conjunto de datos morfológicos (morfometría y escamación), hemipeniales y moleculares (un marcador mitocondrial). Nuestros resultados proporcionaron evidencia de la existencia de siete linajes evolutivos independientes en estos taxones andinos. También, revelaron el estado no monofilético de los taxones reconocidos previamente como *A. antonii*. Tres de estos linajes evolutivos independientes pueden ser identificados morfológicamente con base en el número de escamas entre las segundas cantales, el número de escamas postrostrales y el número de escamas entre la escama interparietal y la nuca. Discutimos algunos posibles escenarios taxonómicos para los linajes encontrados en el eje cafetero y la posible simpatria entre diferentes especies del grupo *fuscoauratus*. Todo lo anterior, sugiere que la diversidad existente en este grupo de lagartos es aún desconocida, por tanto, es necesario realizar un mayor muestreo taxonómico del grupo y adicionar conjuntos de datos ecológicos o comportamentales para apoyar la delimitación de los linajes aquí analizados.

**Palabras clave:** Andes colombianos, Anoles andinos, Especies crípticas, Filogenia, Taxonomía integrativa.

## Abstract

The *Anolis fuscoauratus* group comprises 23 species recognized for their cryptic character and similarities in the coloration of their dewlap, among which is a small endemic subgroup of four species restricted to the Colombian andean. Recent studies revealed that the evolution of this small group of Andean lizards is very complex and could harbor greater diversity than we currently know. Therefore, through extensive sampling and the application of an integrative taxonomic framework, we evaluated the delimitation of three Andean species of group *A. fuscoauratus* (*A. antonii*, *A. mariarum* and *A. tolimensis*) using a set of morphological data (morphometry and scalation), hemipenial and molecular (a mitochondrial marker). Our results provided evidence of the existence of seven independent evolutionary lineages in these Andean taxa. They also revealed the non-monophyletic status of taxa previously recognized as *A. antonii*. Three of these independent evolutionary lineages can be identified morphologically based on the number of scales between the second canthal, the number of postrostral scales, and the number of scales between the interparietal scale and the nape scale. We discussed some possible taxonomic scenarios for the lineages found in the coffee belt and the possible sympathy between different species of the fuscoauratus group. All of the above suggests that the diversity existing in this group of lizards is still unknown, Therefore, it is necessary to carry out a greater taxonomic sampling of the group and to add sets of ecological or behavioral data to support the delimitation of the lineages analyzed here.

**Keywords:** Andean anoles, Colombian andean, Cryptic species, Integrative taxonomy, Phylogeny.

## Tabla de contenido

1. Metodología.....	4
1.1 Muestreo taxonómico.....	4
1.2 Concepto de especie.....	5
1.3 Datos moleculares.....	6
1.3.1 Extracción, amplificación y secuenciación.....	6
1.3.2 Análisis filogenéticos y delimitación de especies.....	7
1.4 Datos morfológicos.....	9
1.4.1 Caracteres morfológicos.....	9
1.4.2 Morfología hemipenial.....	10
1.4.3 Análisis univariado de los caracteres morfométricos.....	11
1.4.4 Análisis multivariado de los caracteres morfométricos.....	12
2. Resultados.....	15
2.1 Análisis univariado.....	15
2.2 Análisis multivariado.....	16
2.3 Morfología hemipenial.....	18
2.4 Análisis filogenéticos y delimitación de especies.....	24
3. Discusión.....	35
4. Conclusiones y recomendaciones.....	41
5. Anexos.....	43

## Lista de figuras

- Figura 1.** Coloración del abanico gular en las tres especies de *Anolis* andinos del grupo *A. fuscoauratus*: A-C) *A. antonii*; D-E) *A. mariarum*; y F) *A. tolimensis*. Fotografías: A, D y F: Tomado de Grisales-Martínez et al. (2017); B: Gilder Esteban Montenegro; C: Daniel Enrique Espitia Sanabria; y E: Tomado de Rubio-Rocha & Agudelo-Sánchez (2020). .....2
- Figura 2.** Mapa de distribución de 60 especímenes de las tres especies del grupo *Anolis fuscoauratus* incluidas en este estudio. Las estrellas indican los individuos colectados en la localidad tipo. ....5
- Figura 3.** Gráficos de violines de la longitud rostro-cloaca (SVL; A) y largo de cabeza (HL; B) que muestran superposición parcial entre especies identificadas *a priori* como *Anolis antonii*, *A. mariarum* y *A. tolimensis* previo a los análisis filogenéticos. Las líneas dentro de las cajas representan la mediana de los datos, los límites inferiores y superiores muestran el cuartil uno (Q1) y tres (Q3), los bigotes son el valor mínimo y máximo del conjunto de datos, y el ancho del violín representa la densidad de los datos. El asterisco rojo indica los grupos significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ). ..... 16
- Figura 4.** Análisis de componentes principales de 21 variables morfométricas medidas en hembras (H) y machos (M) de las tres especies de *Anolis* identificadas *a priori* como *A. antonii* (A), *A. mariarum* (M) y *A. tolimensis* (T) previo a los análisis filogenéticos. .... 17
- Figura 5.** Análisis de componentes principales de 21 variables morfométricas medidas en hembras (H) y machos (M) con el número óptimo de agrupaciones ( $k=2$ ) de tres especies del grupo *Anolis fuscoauratus* identificadas *a priori* análisis filogenéticos: *A. antonii* (A), *A. mariarum* (M) y *A. tolimensis* (T). ..... 18
- Figura 6.** Hemipene de los especímenes MHN-UCa 908 (A, C y E) MHN-UCa 684 (B, D y F) de la MOTU *Anolis* EC1. A–B. Cara sulcada; C–D. Cara asulcada; E–F. Lóbulo. Fotografías: Daniel Enrique Espitia-Sanabria. ....20
- Figura 7.** Hemipene de los especímenes MHN-UCa 687 (A, C y E) y MHN-UCa 686 (B, D y F). de la MOTU *A. mariarum*. A–B. Cara sulcada; C–D. Cara asulcada; E–F. Lóbulo.



Fotografías: Daniel Enrique Espitia-Sanabria. La fecha sobre las imágenes indica la explosión de una zona del hemipene por un error metodológico.....21

**Figura 8.** Hemipene del espécimen MHN-UCa 946 de la MOTU *A. tolimensis*. **A.** Cara sulcada; **B.** Cara asulcada; **C.** Lóbulo. Fotografías: Daniel Enrique Espitia-Sanabria. La fecha negra sobre las imágenes A y B indica la explosión de una zona del hemipene por un error metodológico. ....22

**Figura 9.** Hemipene del espécimen MHN-UCa 611 del grupo *A. antonii* s.s. **A.** Cara sulcada; **B.** Cara asulcada; **C.** Lóbulo. Fotografías: Daniel Enrique Espitia-Sanabria.....23

**Figura 10.** Hemipene del espécimen chami-004 del grupo *Anolis* EC4. **A.** Cara sulcada. **B.** Cara asulcada. **C.** Lóbulo **D.** Vista lateral. Fotografías: Daniel Enrique Espitia-Sanabria.....24

**Figura 11.** Filogenia Bayesiana de lagartos del género *Anolis* del grupo *fuscoauratus*. En cada nodo se muestran los valores de Máxima Verosimilitud filogenética  $> 50\%$  y la probabilidad posterior bayesiana  $> 0.5$ . La barra de consenso muestra las MOTUs finales extraídas considerando los análisis de delimitación. EC = especie candidata. Las fotos corresponden a los hemipenes de algunos de los especímenes incluidos en las MOTUs. ....26

**Figura 12.** Gráficos de violines de la longitud rostro-cloaca (SVL; A) y largo de cabeza (HL; B) para cinco MOTUs recuperadas. Las líneas dentro de las cajas representan la mediana de los datos, los límites inferiores y superiores muestran el cuartil uno (Q1) y tres (Q3), los bigotes son el valor mínimo y máximo del conjunto de datos, y el ancho del violín representa la densidad de los datos. Los clados están ordenados en la figura de acuerdo con como se muestra en el árbol filogenético (Fig. 11). ....29

**Figura 13.** Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC) para 21 caracteres morfométricos (A) y 11 merísticos cuantitativos (B) de 23 especímenes (puntos) de las MOTUs recuperadas (colores y elipses del 95%) de *Anolis* del grupo *fuscoauratus*. En (A): recuadro abajo a la derecha mostrando los primeros dos componentes principales recogidos del PCA que acumularon el 54% de la varianza total de los datos para la discriminación de los grupos. En (B): recuadro arriba a la izquierda mostrando los primeros tres componentes principales

recogidos del PCA que acumularon >59% de la variabilidad total de los datos para la discriminación de los grupos. ....31

**Figura 14.** Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC) para 21 caracteres morfométricos y 11 merísticos cuantitativos de 23 individuos (puntos) de las MOTUs recuperadas (colores y elipses del 95%) de *Anolis* del grupo *fuscoauratus*. Recuadro abajo a la izquierda los primeros cinco componentes principales recogidos del PCA que acumularon >60% de la variabilidad total de los datos para la discriminación de los grupos.....32

**Figura 15.** Mapa de distribución de las MOTUs recuperadas y los demás especímenes examinados del grupo *Anolis fuscoauratus* incluidas en este estudio. El color amarillo denota los especímenes a los cuales no se les pudo asignar un nombre válido por falta de evidencia molecular o hemipenial. ....33

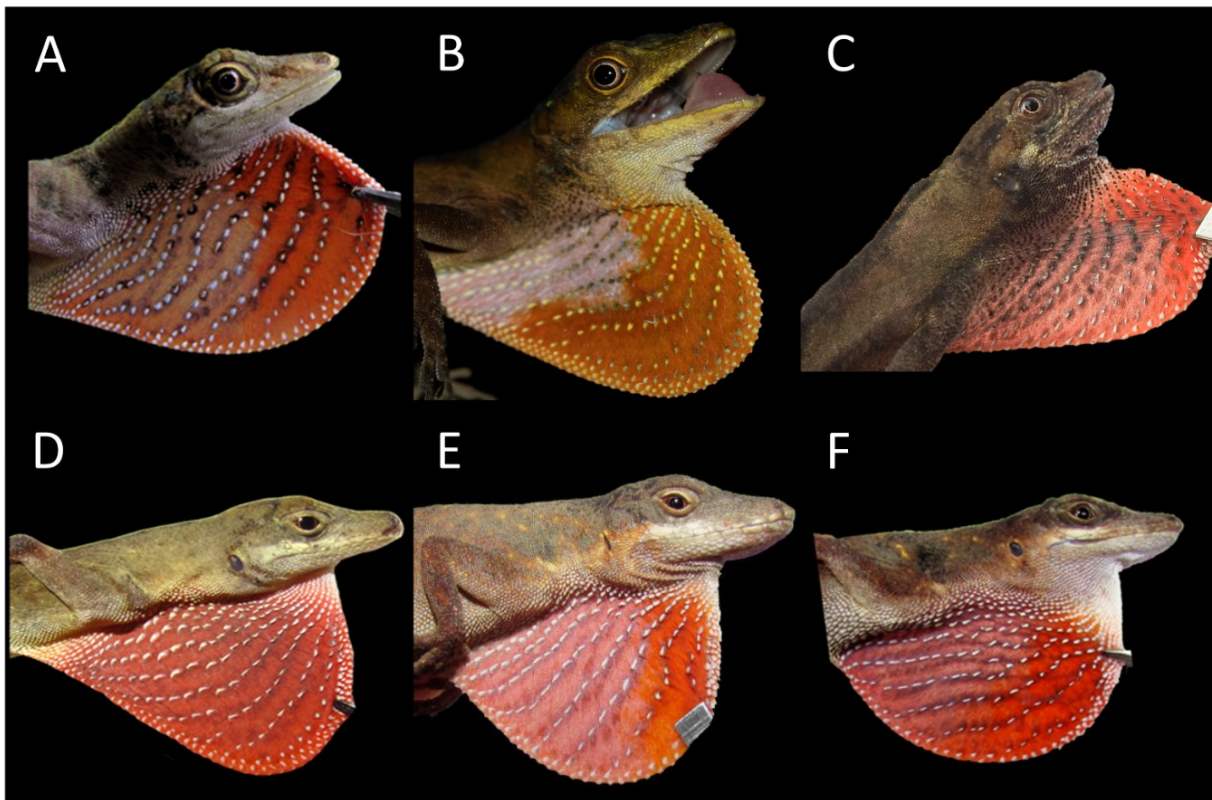
## Introducción

*Anolis* es un género de lagartos neotropicales con más de 437 especies reconocidas (Uetz *et al.* 2023), que ha sido utilizado como modelo de estudio en biogeografía (e.g., Roughgarden 1974; Glor *et al.* 2005), comportamiento (e.g., Leal & Rodríguez-Robles 1997; Greenberg 2002; Losos 2009), ecología (e.g., Losos 1994; Lovern *et al.* 2004), evolución (e.g., Ord & Martins 2006; Sanger *et al.* 2008; Losos 2009), y ecomorfología (e.g., Velasco & Herrel 2007; Cortés-Parra *et al.* 2022), entre otras áreas de conocimiento. Desde 1990s, las relaciones filogenéticas entre las especies de *Anolis* han sido reevaluadas distintas veces debido a la implementación de datos moleculares, con la consecuente conformación de nuevos grupos de anoles (Jackman *et al.* 1999; Glor *et al.* 2001; Nicholson 2002; Nicholson *et al.* 2005), que a su vez no coincidían con aquellas basadas solo en caracteres morfológicos (Cannatella & de Queiroz 1989; Losos 1990; Poe 2004). Esta nueva perspectiva de evaluación de los grupos taxonómicos permitió reconsiderar los caracteres utilizados para la delimitación de especies de anoles, especialmente cuando se trata de grupos con amplia variabilidad morfológica y presencia de especies crípticas (Guarnizo *et al.* 2016; Hofmann *et al.* 2019; Myers *et al.* 2020).

La contribución en los últimos años de herramientas como la taxonomía integradora al descubrimiento de especies del género *Anolis* ha sido crucial para diagnosticar mejor los linajes de este diverso grupo de lagartos (Velasco & Hurtado-Gómez 2014; Grisales-Martínez *et al.* 2017; Yáñez-Muñoz *et al.* 2018; Prates *et al.* 2020; Ayala-Varela *et al.* 2021). El análisis conjunto de caracteres moleculares y morfológicos para la descripción de especies ha sido el más utilizado, siendo en el caso de los análisis morfológicos, las características hemipeniales, merísticas y osteológicas los caracteres que han demostrado ser más relevantes para el diagnóstico de nuevas especies del género *Anolis* (McCranie & Köhler 2015; Köhler *et al.* 2019; Ayala-Varela *et al.* 2021; Díaz *et al.* 2022).

El grupo de especies *Anolis fuscoauratus* (*sensu* Williams 1976; Nicholson 2002) comprende actualmente 23 especies (Grisales-Martínez *et al.* 2017), entre las cuales se encuentra un pequeño subgrupo endémico de cuatro especies restringidas a los Andes colombianos: *A. antonii*

Boulenger 1908, *A. mariarum* Barbour 1932, *A. tolimensis* Werner 1916 y *A. urraoi* Grisales-Martínez *et al.* 2017. Estos anoles andinos se consideran entre sí un grupo críptico, ya que son muy similares tanto en sus caracteres merísticos como en su morfología externa, además, no es muy clara la variación intraespecífica en el color de su abanico gular (Fig. 1). Entre las primeras tres especies mencionadas anteriormente existe una gran similitud en su morfología y en su coloración corporal, junto con el hecho de que las coloraciones en su abanico gular poseen patrones semejantes (Fig. 1) en todo el rango de sus distribuciones geográficas (Grisales-Martínez *et al.* 2017; Rubio-Rocha & Agudelo-Sánchez 2020). También, existe un solapamiento en la mayoría de sus caracteres merísticos (Tabla 1; Espitia-Sanabria Obs. Pers.), que puede llevar a una confusión de la identidad real de las especies.



**Figura 1.** Coloración del abanico gular en las tres especies de *Anolis* andinos del grupo *A. fuscoauratus*: A-C) *A. antonii*; D-E) *A. mariarum*; y F) *A. tolimensis*. Fotografías: A, D y F: Tomado de Grisales-Martínez *et al.* (2017); B: Gilder Esteban Montenegro; C: Daniel Enrique Espitia Sanabria; y E: Tomado de Rubio-Rocha & Agudelo-Sánchez (2020).

*Anolis antonii*, *A. mariarum* y *A. tolimensis* son, como ya mencionó, especies con rangos de distribución históricamente en la región Andina, como sigue: *Anolis antonii* ha sido limitada a los valles interandinos de los ríos Cauca y Magdalena (departamentos del Cauca, Valle del Cauca, Huila, Tolima, Risaralda y Quindío) entre los 1000–2000 m.s.n.m. (Castro-Herrera & Vargas-Salinas 2008; Llano-Mejía *et al.* 2010; Uetz *et al.* 2023); *A. mariarum* se distribuye sobre la cordillera central y flanco oriental de la cordillera Occidental (departamento de Antioquia) entre los 1000–2740 m.s.n.m. (Bock *et al.* 2009; Rubio-Rocha & Agudelo-Sánchez 2020); *A. tolimensis* se distribuye en las cordilleras Central y Oriental (departamentos de Antioquia, Boyacá, Caldas, Cundinamarca, Santander y Tolima), entre los 1000–2300 m.s.n.m. (Páez *et al.* 2002; Ardila-Marín *et al.* 2008). Sin embargo, existen algunos registros de *A. antonii* y *A. tolimensis* en el departamento de Caldas (Rojas-Morales *et al.* 2014; Espitia-Sanabria & Cárdenas-Ortega 2021; Caicedo-Martínez *et al.* 2022) (Fig. 2), para los cuales su identificación taxonómica puede ser cuestionable en algunos casos por la falta de caracteres diagnósticos para diferenciarlos (Espitia-Sanabria Obs. Pers.).

**Tabla 1.** Comparación de algunos caracteres merísticos entre las tres especies del grupo andino *Anolis fuscoauratus*, combinando la información de Grisales-Martínez *et al.* (2017) y de especímenes frescos de la localidad tipo (Tabla 2).

Caracteres merísticos	<i>A. antonii</i>	<i>A. mariarum</i>	<i>A. tolimensis</i>
Escamas entre los semicírculos supraoculares	1	1-2	1-3
Escamas entre las segundas cantales	8	8-10	9-11
Fila de escamas loreales	5-6	5-7	6-7
Escamas supralabiales hasta el centro del ojo	6-7	6-7	6-8
Lamelas entre falanges II y III del 4° dedo del pie	16	15-16	13-18

Por lo anterior, nos planteamos la pregunta de investigación: ¿Cuál es el conjunto de datos morfométricos, merísticos, hemipeniales y moleculares que permiten delimitar las tres especies andinas del grupo *Anolis fuscoauratus* (*A. antonii*, *A. mariarum* y *A. tolimensis*)?

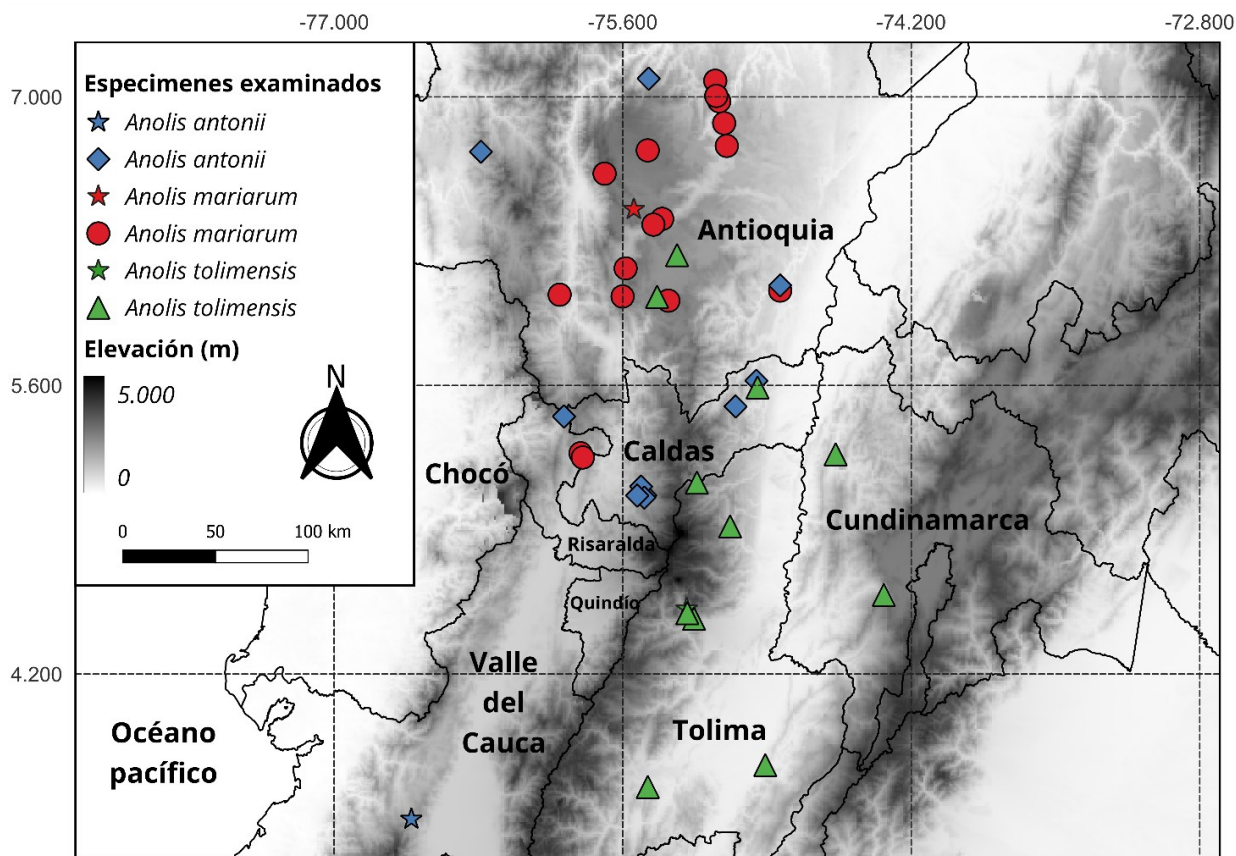
# 1. Metodología

## 1.1 Muestreo taxonómico

Con el fin de asegurar la fiabilidad de las características morfológicas y moleculares para cada una de las especies de estudio, se colectaron especímenes de *Anolis antonii*, *A. mariarum* y *A. tolimensis* en sus localidades tipo (Tabla 2). Los especímenes fueron sacrificados con una inyección pericárdica de formol 5% y, se almacenaron en alcohol al 70%. Se colectó una muestra de tejido correspondiente a la extremidad posterior derecha de cada individuo para los análisis moleculares, la cual fue conservada en alcohol al 90%. Los individuos colectados se depositaron en la colección herpetológica del Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas (MHN-UCa; Manizales, Colombia). Adicionalmente, se examinaron especímenes de las siguientes colecciones herpetológicas: MHN-UCa, Museo de Herpetología Universidad de Antioquia (MHUA, Medellín, Colombia) y Colección Zoológica de la Universidad del Tolima (CZUT, Ibagué, Colombia). El sexo se determinó por la presencia del abanico gular y hemipenes en los machos. En QGIS 3.18.3 (<https://www.qgis.org>) fueron mapeadas las coordenadas de todos los especímenes examinados en (Fig. 2; Anexo 1).

Tabla 2. Localidades tipo de *Anolis antonii*, *A. mariarum* y *A. tolimensis*.

Especie	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud (m)	Referencia
<i>Anolis antonii</i>	Vereda San Antonio, Dagua, Valle del cauca	3.50055	-76.63375	1800	Boulenger 1908
<i>Anolis mariarum</i>	San Pedro de los Milagros, Antioquia	6.45944	-75.55777	2560	Barbour 1932
<i>Anolis tolimensis</i>	Vereda La Cascada- La Plata, Ibagué, Tolima	4.57746	-75.33161	1700	Werner 1916



**Figura 2.** Mapa de distribución de 60 especímenes de las tres especies del grupo *Anolis fuscoauratus* incluidas en este estudio. Las estrellas indican los individuos colectados en la localidad tipo.

## 1.2 Concepto de especie

En este trabajo se adoptó el concepto de especie evolutiva (Wiley 1978), el cual trata a las poblaciones aisladas geográficamente como unidades independientes con sus propias tendencias evolutivas, reconociendo especies por su diversidad genética actual. Este concepto asume que esta diversidad puede ser reticulada, produciendo la unión de poblaciones previamente aisladas y generando especies híbridas que deben ser reconocidas como unidades taxonómicas autónomas. Así mismo, siguiendo a Hillis (2019), se reconocerán las poblaciones como linajes

evolutivos distintos cuando tengan un notable grado de aislamiento reproductivo (alopátrico/simpátrico) para considerarse independientes.

## 1.3 Datos moleculares

### 1.3.1 Extracción, amplificación y secuenciación

Se empleó un fragmento de aproximadamente 1350 pb que incluye un fragmento de la subunidad II de la deshidrogenasa NADH (ND2), tres ARN de transferencia (tRNA) completos (tRNA<sup>Trp</sup>, tRNA<sup>Ala</sup>, tRNA<sup>Asn</sup>), un fragmento incompleto del tRNA<sup>Cys</sup> y el origen de la replicación de la cadena de luz (OL) (Macey *et al.* 1997), para 11 individuos de las tres especies andinas. El ADN genómico (ADNg) se extrajo de tejido muscular preservado en alcohol al 90% utilizando el protocolo de extracción salina (modificado de Miller *et al.* 1988). La concentración de cada extracto de ADNg se determinó mediante un espectrofotómetro Thermo Scientific™ NanoDrop 2000/2000c y se realizaron diluciones para garantizar una concentración final entre 30-50 ng de ADN/μl. La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se realizó en un termociclador SimpliAmp™ Thermal Cycler utilizando los cebadores METf.6 (5' AAG CTT TCG GGC CCA TAC C 3') y CO1R.1 (5' AGR GTG CCA ATG TCT TTG TGR TT 3') (Macey *et al.* 1997; Castañeda & de Queiroz 2011). La PCR incluyó los siguientes componentes: 2 μL de ADNg, 1.25 unidades de DreamTaq DNA polymerase (ThermoFisher Scientific), 1X de buffer de reacción (con MgCl<sub>2</sub>), 200 μM de dNTP Mix, y 0.3 μM de cada cebador, en un volumen total de reacción de 20 μL. Las condiciones de la PCR fueron las siguientes: pre-desnaturalización a 95°C por 5 min, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 95°C por 35s, con una temperatura de hibridación de 50°C por 45s, y una extensión de cebadores a 72°C por 60s. Los productos de PCR fueron visualizados en gel de agarosa al 1.5%, teñido con Midori Green y se empleó el marcador de peso molecular 100 bp Opti-ADN Marker. Posteriormente, los productos fueron purificados y secuenciados en las dos direcciones por Macrogen, Inc. (Corea del Sur). Los electroferogramas se editaron manualmente utilizando la versión 7.0.0 del programa SeqManII (DNASTAR Inc.). Los procedimientos de laboratorio fueron llevados a



cabo en el Laboratorio de Colecciones Biológicas y en el Laboratorio de Biología Vegetal y Molecular de la Universidad de Caldas.

### 1.3.2 Análisis filogenéticos y delimitación de especies

Se recopilaron del GenBank secuencias de ADN para la región ND2 y tRNA de 53 terminales de 13 especies del género *Anolis* pertenecientes al grupo *fuscoauratus* sensu Poe *et al.* (2017), y una secuencia de *A. pachypus* Cope, 1875, la cual fue empleada como *outgroup* en los análisis filogenéticos (Anexo 2). Todas las secuencias fueron alineadas en Mega 11.0.13 (Tamura *et al.* 2021) con el algoritmo Muscle (Robert 2004) y se determinó el mejor esquema de partición y modelo de sustitución a partir del criterio de información bayesiano (BIC) empleando el programa ModelFinder (Kalyaanamoorthy *et al.* 2017) del servidor web IQ-TREE (Trifinopoulos *et al.* 2016). El modelo seleccionado fue TN+F+I+G4, que para efectos prácticos fue reemplazado por el modelo GTR+I+G4 en los análisis posteriores (Lecocq *et al.* 2013). Los árboles filogenéticos se obtuvieron empleando el método de máxima verosimilitud (ML) e inferencia bayesiana (IB). El primero se realizó en el servidor web IQ-TREE utilizando un *bootstrap* ultrarápido de 1000 réplicas (Hoang *et al.* 2018), mientras que el segundo se obtuvo en el programa MrBayes v3.2.7 (Ronquist *et al.* 2012) en la plataforma de CIPRES Science Gateway (Miller *et al.* 2010). Se corrieron cuatro cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) con  $30 \times 10^6$  generaciones y una frecuencia de muestreo a cada 1000 generaciones, descartando el 25% de los árboles iniciales como *burn-in*. La convergencia de las cadenas fue verificada con el programa TRACER v1.5 (Rambaut & Drummond 2009) y los árboles fueron visualizados en FigTree v1.4.4 (Rambaut 2010).

Con el fin de identificar Unidades Taxonómicas Operacionales Moleculares (MOTUs), se realizó la delimitación de especies aplicando cinco métodos diferentes: ABGD (*Automatic Barcode Gap Discovery*) se empleó para dividir estadísticamente las especies candidatas sobre la base de una brecha o gap en las distancias genéticas por parejas de muestras (Puillandre *et al.* 2012); ASAP (*Assemble Species by Automatic Partitioning*) que funciona como un algoritmo

de agrupamiento jerárquico que solo utiliza distancias genéticas por parejas de muestras (Puillandre *et al.* 2021); bPTP (*Poisson Tree Processes model*) el cual es un método que se basa en filogenias no ultramétricas para dividir especies candidatas (Zhang *et al.* 2013); GMYC (*General Mixed Yule Coalescent*) que encuentra la solución de máxima probabilidad (ML) para un modelo combinado entre la diversificación interespecífica y la ramificación genealógica intraespecífica en un árbol ultramétrico (Pons *et al.* 2006). Por último, se utilizó el método STACEY (*Species Tree And Classification Estimation, Yarely*) que emplea un modelo coalescente de ramificación intraespecífica combinado con un modelo de Yule para la ramificación interespecífica, en el cual el número posible de especies candidatas varía entre uno y el número de agrupaciones mínimas especificadas (Bouckaert *et al.* 2014).

Mediante el método ABGD, se infirió el número de especies de la particional inicial utilizando la distancia K2P y un espacio de gap de 1.0, en la interfaz web (<https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/abgd/abgdweb.html>, último acceso 13/julio/2023). En el método ASAP se calcularon distancias genéticas entre las agrupaciones en la interfaz web (<https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/asap/asapweb.html>, último acceso 13/julio/2023), utilizando el modelo de sustitución K2P. Para bPTP se corrieron  $10 \times 10^5$  generaciones de MCMC con un *thinning* de 100 y un 10% de *burn-in* en la plataforma virtual (<https://species.h-its.org/ptp/>, último acceso 13 de julio de 2023). Para el método GMYC se empleó el árbol obtenido por el método de máxima verosimilitud (ML), el cuál fue transformado en un árbol ultramétrico empleando el paquete ape (Paradis *et al.* 2019) antes de implementar la prueba GMYC (método = umbral múltiple) mediante el paquete splits (Fujisawa *et al.* 2013) del programa estadístico R (R Core Team 2022). Por último, los archivos de entrada para el método STACEY se crearon usando el programa BEAUTi, en BEAST2 v2.7.5 (Bouckaert *et al.* 2019), implementando como prior del árbol de especies el modelo Yule [*priors: collapse height* = 0.0001; *collapse weight* = 0.5 (*Alpha* = 1.0 *Beta* = 1.0; *bdcGrowthRate* = log normal (M = 4.6, S = 2.0); *popPriorScale* = log normal (M = 1.0, S = 1.25); *relativeDeathRate* = uniform (*lower* = -0.5, *upper* = 0.5); *Ploidy* = 0.5] y se definió un reloj molecular relajado (log normal). Se corrieron  $10 \times 10^8$  generaciones de MCMC en este análisis, con una frecuencia de muestreo cada 50000 generaciones. La convergencia de las cadenas fue verificada en TRACER. Los archivos de registro se procesaron usando el programa SpeciesDelimitationAnalyser (Jones *et al.* 2015) para examinar la

asignación de las MOTUs. Finalmente, se calcularon las distancias genéticas K2P para el fragmento utilizado, dentro y entre MOTUs, con el software MEGA.

## 1.4 Datos morfológicos

### 1.4.1 Caracteres morfológicos

Con el fin de conocer la variación morfológica de las especies de estudio y obtener evidencia para la diagnosis de las especies, para cada uno de los especímenes se midieron 21 variables morfométricas (abreviatura y definición entre paréntesis) con calibrador digital (precisión  $\pm 0.1$  mm) sugeridos por diferentes autores para las lagartijas *Anolis* (Lee 1980; Williams *et al.* 1995; Köhler 2014): 1) longitud hocico-cloaca (SVL; desde la punta del hocico hasta el borde anterior de la cloaca); 2) longitud de la cabeza (HL; desde la punta del hocico hasta el borde anterior del canal auditivo externo); 3) ancho de cabeza (HW; medido en el punto más ancho de la cabeza); 4) longitud del hocico (SL; distancia desde el borde anterior de la órbita ocular hasta el borde anterior del rostro); 5) distancia interorbital (IoD; medida a través del hueso frontal = distancia mínima entre las órbitas oculares); 6) distancia entre narinas (InD; distancia mínima entre narinas vistas desde arriba); 7) diámetro nasal (ND; diámetro máximo de una narina en vista lateral); 8) diámetro del canal auditivo externo (DAM; diámetro máximo del canal auditivo externo); 9) longitud del canal auditivo externo (EL; longitud máxima del canal auditivo externo); 10) longitud de la mandíbula (JL; distancia entre el borde del hocico hasta el inicio de la mandíbula); 11) distancia mandíbula-meato (JMD; distancia desde el borde anterior del meato auditivo externo al inicio de la mandíbula); 12) distancia narina-rostro (NRD; distancia desde el borde anterior de la narina hasta la punta del hocico); 13) longitud interparietal (IpL; longitud máxima de la escama interparietal); 14) ancho interparietal (IpW; ancho máximo de la escama interparietal); 15) ancho mental (MW; ancho máximo de ambas escamas mentales vistas desde abajo); 16) distancia axila-ingle (AGD; distancia entre la axila y la ingle medida con las extremidades colocadas a 90 grados en relación al cuerpo); 17) longitud del húmero (HuL; desde

el punto en el que la extremidad anterior entra en el cuerpo hasta el codo); 18) longitud del cubito (UIL; desde el vértice del codo hasta el centro de la muñeca); 19) longitud del fémur (FL; desde la inserción del fémur en el cuerpo hasta la rodilla); 20) longitud de la pierna (ShL; la longitud de la pierna se mide entre el nivel de la rodilla y el talón del pie, ubicado en una posición de 90 grados en relación al muslo) y 21) la longitud del cuarto dedo del pie (tL; desde la punta de la garra en el cuarto dedo del pie hasta la inserción del dedo en el pie).

Se evaluaron también 17 variables merísticas cuantitativas (i.e., número de escamas) y 15 merísticas cualitativas (presencia, forma y textura). El conteo de escamas fue siguiendo la terminología propuesta por Williams *et al.* (1995) y Köhler (2014): 1) número de escamas entre segundas cantales; 2) número de escamas postrostrales; 3) número de escamas entre la nasal y la rostral; 4) número de escamas entre los semicírculos supraoculares; 5) número de escamas en el disco supraocular; 6) número de escamas supraciliares alargadas; 7) número de escamas presentes en la fila de escamas loreales; 8) número total de escamas loreales, contados dentro del triángulo imaginario definido por los cantales anteriores, supralabiales y el borde anterior del ojo; 9) número de escamas entre la escama interparietal y semicírculos supraoculares; 10) número de escamas entre la escama interparietal y la nuca; 11) número de escamas supralabiales hasta debajo del centro del ojo; 12) Número de lamelas entre falanges II–III del cuarto dedo pedial; 13) número de escamas postmentales; 14) número de filas de escamas entre suboculares y supralabiales; 15) número de escamas sublabiales; 16) número de escamas sublabiales en contacto con infralabiales y 17) número de filas de escamas medio dorsales agrandadas. Las variables merísticas cualitativas fueron: 18) textura de la cabeza; 19) forma de la escama nasal; 20) forma de las series de superciliares; 21) tamaño relativo de la escama interparietal respecto al oído; 22) textura de las escamas dorsales; 23) forma de las escamas de los flancos; 24) presencia de crestas nucales; 25) forma de escamas ventrales; 26) textura de escamas ventrales; 27) presencia de escamas postanales; 28) almohadillas de los dedos del pie; 29) forma de crestas mediodorsales; 30) tamaño de escamas ventrales respecto a las dorsales; 31) forma de la cola y 32) forma de la cresta de la cola.

### **1.4.2 Morfología hemipenial**

La eversión de los hemipenes de especímenes fijados fue siguiendo una combinación de técnicas descritas en Pesantes (1994), Myers & Cadle (2003), Zaher & Prudente (2003) y D'Angiolella *et al.* (2016). El relleno de los hemipenes siguió a Smith & Ferrari-Castro (2008) y la tinción a Jadin & Smith (2010), lo anterior para contrastar algunas características del órgano genital. La terminología utilizada para la morfología hemipenial siguió a Klaver & Böhme (1986) y D'Angiolella *et al.* (2016). Todas las fotografías fueron tomadas en un microscopio estéreo con Zoom (Nikon SMZ1270) con una cámara de microscopio (Nikon DS-Fi2) en el laboratorio de Ecología de la Universidad de Caldas. La asignación de los hemipenes se realizó con base en los linajes recuperados molecularmente (MOTUs).

### **1.4.3 Análisis univariado de los caracteres morfométricos**

Primero se evaluó si las especies de *Anolis* pueden ser separadas utilizando las mediciones de caracteres individuales considerando la identificación taxonómica asignada a los especímenes revisados (identificación *a priori*). Cada uno de los caracteres morfométricos individuales fueron analizados visualmente a través de diagramas de violín y se utilizaron pruebas comparativas para muestras independientes para probar diferencias en cada uno de los caracteres entre especies. Lo anterior fue realizado luego de haber probado primero los supuestos de normalidad de los datos utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov con la corrección de Lilliefors (asumiendo media y varianza desconocidas; Lilliefors 1967); y de homogeneidad de varianza para aquellos caracteres con distribución normal utilizando el test de Bartlett. Dado que la matriz de datos tenía un diseño no balanceado, para los caracteres que cumplieron con el supuesto de normalidad y homocedasticidad se probaron las diferencias mediante un Anova de una vía, mientras que para aquellos caracteres que no fueron homocedásticos, las diferencias se probaron utilizando un Anova de Welch (McDonald 2014). Para ambas pruebas se utilizó una prueba *post-hoc* de Tukey para determinar entre cuales parejas de especies existían las

diferencias significativas. Para el resto de caracteres se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis con una prueba *post hoc* de Mann-Whitney, con la corrección del nivel de significancia de Bonferroni. Una vez explorados los especímenes con una identificación *a priori*, realizamos los análisis mencionados anteriormente utilizando los linajes recuperados molecularmente (clasificación *a posteriori* - MOTUs). Los análisis fueron realizados en R usando los paquetes ggplot2 (Wickham 2016), dplyr (Wickham *et al.* 2022), stats (R Core Team 2020) y biostat (Gegzna 2023) en R.

#### **1.4.4 Análisis multivariado de los caracteres morfométricos**

Con el fin de corregir los efectos alométricos en todos los individuos, se realizaron regresiones de las 20 variables morfométricas contra la longitud rostro-cloaca (SVL) y se extrajeron sus residuos estandarizados. Posteriormente, se probó la normalidad para estos residuos y para aquellos que no cumplieron con este supuesto fueron transformados a logaritmo base 10. Con esta nueva matriz de datos morfométricos y sin incluir el SVL, primero se comprobó visualmente si existía dimorfismo sexual sobre todo el conjunto de datos por medio de un Análisis de Componentes Principales (PCA) con el paquete factoextra en R (Kassambara & Mundt 2017). Dado que no se observó dimorfismo sexual entre los caracteres, los datos de ambos sexos fueron agrupados y evaluados mediante un Análisis Jerárquico de Conglomerados (Clúster) (Kassambara 2017). Para identificar los grupos morfométricos se utilizó un análisis de particionamiento *k-means* (MacQueen 1967), en el cual cada clúster está representado por la media de los puntos pertenecientes al clúster. Para elegir la mejor agrupación posible se utilizó el valor medio máximo de cohesión del análisis de silueta, el cual mide de manera gráfica la calidad de un agrupamiento y toma valores de -1 a +1, indicando cuán similar es un objeto a su propio grupo en comparación con otros grupos. Estos análisis se realizaron en R con los paquetes factoextra (Kassambara & Mundt 2017), cluster (Maechler 2019) y NbClust (Charrad *et al.* 2014). No obstante, el número óptimo de clúster identificado ( $K=2$ ), plasmado en el PCA, no presentó algún patrón biológico coherente en términos de proximidad en sus distribuciones geográficas, identificaciones taxonómicas *a priori* de los individuos. Por lo tanto, los datos

morfométricos fueron abordados con otro análisis que permitieran rescatar los linajes recuperados molecularmente (clasificación *a posteriori* - MOTUs).

Para lo anterior, primero se identificaron las características merísticas diagnósticas para las cinco MOTUs identificadas en los análisis moleculares. Posteriormente, se construyó una nueva matriz con los especímenes que presentaran las mismas características merísticas de las MOTUs definidas (23 de los 73 especímenes utilizados anteriormente), con las variables morfométricas sin transformar, incluido el SVL, y 11 caracteres merísticos cuantitativos que presentaran alguna variación relevante entre las MOTUs. Con esta nueva matriz se realizó un análisis discriminante acoplado al análisis de componentes principales DAPC (Jombart *et al.* 2010) para comprobar que los linajes/clados recuperados podían diferenciarse por medio de un conjunto combinado de caracteres merísticos y morfométricos. Este análisis discrimina grupos de individuos y predice la pertenencia a estos grupos mediante una combinación lineal de descriptores intercorrelacionados previamente resumidos por el análisis de componentes principales (PCA). Se utilizó como factor de agrupamiento para el DAPC la identidad de las cinco MOTUs recuperadas en el análisis molecular y se realizó un escalamiento a la matriz de los datos para tener en cuenta las diferencias de varianza entre los caracteres. También, para estimar el número de componentes principales recogidos que mejor conformaron y predijeron los grupos con base a la morfología, se utilizó la validación cruzada con el 70% de los datos como entrenamiento y el 30% restante como validación. Por último, y para cada valor de los componentes principales (PCs) retenidos, se utilizaron 10000 réplicas para estimar la asignación media exitosa de *Anolis* al clado correcto, junto al valor del error cuadrado medio de la raíz asociado (RMSE). Posteriormente se seleccionó el número de PCs que maximizaron la conformación de los grupos y que estuviera asociada idóneamente a un RMSE menor al 35%. Al final, se ejecutó el DAPC con el número seleccionado de componentes principales y el número de funciones discriminantes que condujeran a un éxito de identificación aceptable. Este mismo procedimiento se realizó para una matriz con los caracteres morfométricos y merísticos cuantitativos por separado, con el fin de observar el efecto de la prueba DPCA sobre la discriminación de los grupos. Todos los análisis de esta sección se realizaron con el paquete adegenet de R (Jombart

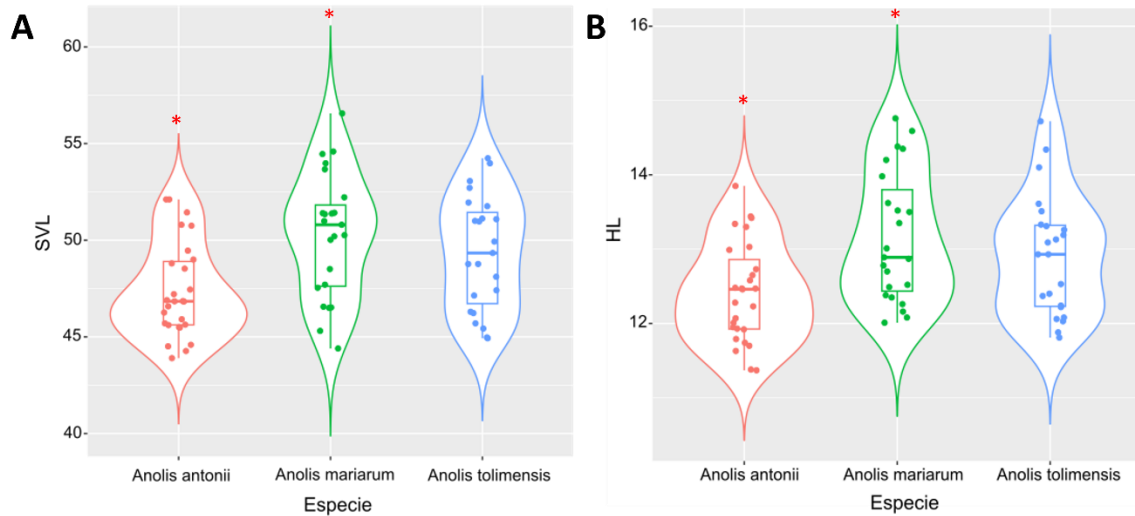
& Ahmed 2011). Por último, se mapearon todos los especímenes examinados con base en la identidad dada por lo análisis filogenéticos.



## 2. Resultados

### 2.1 Análisis univariado

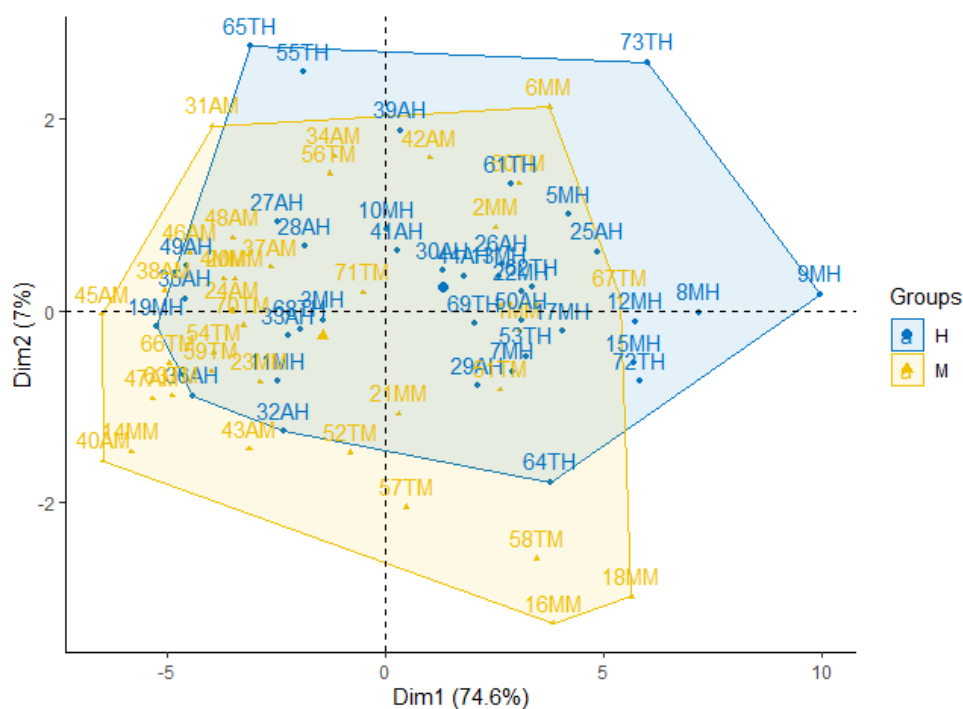
Cada uno de los caracteres evaluados mostraron distribuciones parcialmente, o en gran parte, superpuestas entre las especies identificadas *a priori* (Fig. 3; Anexo 3). Seis de los caracteres fueron significativamente diferentes (SVL, HL, HW, AGD, JL y SL) (Fig. 3; Anexos 4–5). Sin embargo, al analizar detalladamente cada carácter con la prueba *post-hoc* correspondiente a cada análisis, se observó que para cada especie existían algunos individuos que aportaban mucha variación a los caracteres significativamente diferentes y procedían de localidades muy separadas de los especímenes de la tendencia central de los datos.



**Figura 3.** Gráficos de violines de la longitud rostro-cloaca (SVL; A) y largo de cabeza (HL; B) que muestran superposición parcial entre especies identificadas *a priori* como *Anolis antonii*, *A. mariarum* y *A. tolimensis* previo a los análisis filogenéticos. Las líneas dentro de las cajas representan la mediana de los datos, los límites inferiores y superiores muestran el cuartil uno (Q1) y tres (Q3), los bigotes son el valor mínimo y máximo del conjunto de datos, y el ancho del violín representa la densidad de los datos. El asterisco rojo indica los grupos significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ).

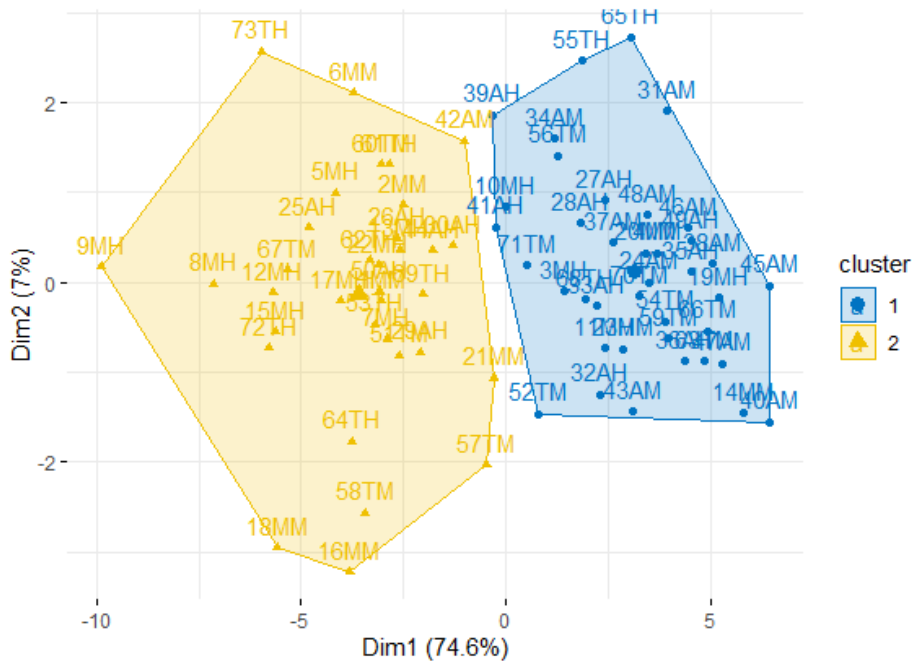
## 2.2 Análisis multivariado

El PCA realizado con 21 variables morfométricas y 73 especímenes (Anexo 6) mostró un claro solapamiento entre machos y hembras de las tres especies de *Anolis* (Fig. 4). Los dos primeros ejes en el PCA explicaron el 81.6 % de la variación total, en la cual el ancho (IpW) y el largo (IpL) de la escama interparietal (IpW, IpL) y el diámetro oído externo (DAM) aportaron más a la variación en el componente principal uno (PC1) (Anexo 7).



**Figura 4.** Análisis de componentes principales de 21 variables morfométricas medidas en hembras (H) y machos (M) de las tres especies de *Anolis* identificadas *a priori* como *A. antonii* (A), *A. mariarum* (M) y *A. tolimensis* (T) previo a los análisis filogenéticos.

Los dos agrupamientos detectados por el análisis de clúster tuvieron un valor de cohesión aceptable (anchura media de la silueta: 0.49), donde la variabilidad del primer componente (PC1) sigue siendo aportada por las características del primer PCA por sexos (Fig. 5) (Anexo 6). No obstante, cabe resaltar que estos agrupamientos no permiten evidenciar algún patrón sugerido por el sexo o la identificación *a priori*.



**Figura 5.** Análisis de componentes principales de 21 variables morfométricas medidas en hembras (H) y machos (M) con el número óptimo de agrupaciones ( $k=2$ ) de tres especies del grupo *Anolis fuscoauratus* identificadas *a priori* análisis filogenéticos: *A. antonii* (A), *A. mariarum* (M) y *A. tolimensis* (T).

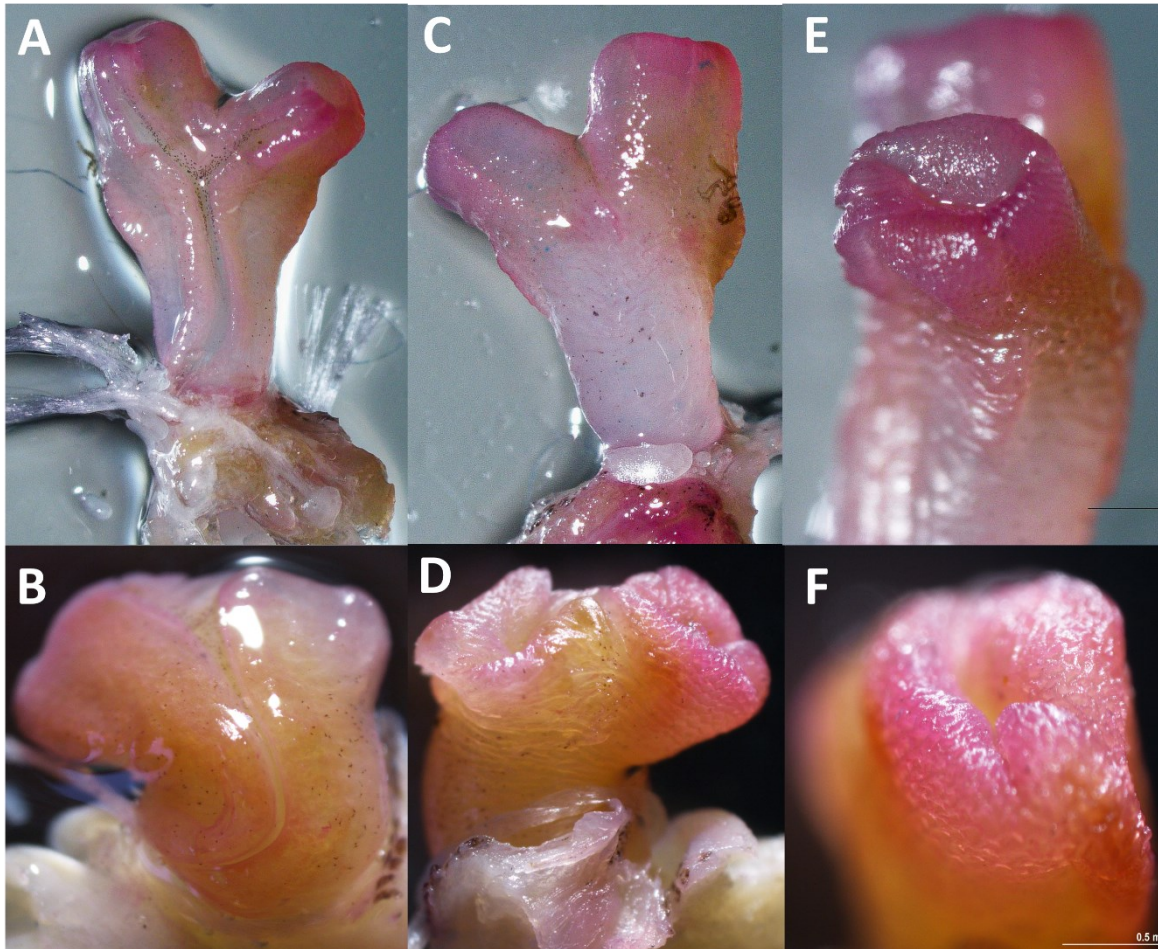
### 2.3 Morfología hemipenial

Se identificaron siete tipos de morfología hemipenial diferentes entre los 10 hemipenes evertidos y analizados. Cinco tipos de hemipenes se asignaron a cada una de las MOTUs identificadas o en su defecto a algún individuo relacionado estrechamente con ese grupo, ya sea por caracteres morfológicos o merísticos (ver Fig. 11). Aunque los hemipenes de los especímenes MHN-UCa 002 (Samaná, Caldas) y MHN-UCa 897 (Manizales, Caldas) presentaban una morfología hemipenial única, no fue posible asignarlos a alguna de las MOTUs obtenidas del análisis molecular, porque al no haber podido incluirlos en esos análisis moleculares, no se cuenta con la información suficiente para asignarlos a un clado. Las características resaltadas en negrilla en las descripciones denotan nuevos caracteres útiles para la morfología hemipenial propuestos y utilizados en este trabajo por su facilidad de observación

y unicidad en cada hemipene. A continuación, se presenta la descripción de los cinco tipos de hemipenes observados en este trabajo y asignados a las MOTUs:

### **Hemipene MOTU *Anolis* EC1**

Hemipene bilobulado con lóbulos no globulares que representan menos de la mitad de la longitud del hemipene. Sulco espermático profundo y **bifurcación en forma de Y hacia los lóbulos, pero en forma de J (izquierdo) hacia la base del hemipene**, con labios sulcales desarrollados. Los labios se abren en un disco desnudo con forma de cráter sobre la superficie. El tronco es completamente liso en ambas caras del hemipene. El hemipene no presenta porosidades, pero si tiene puntos oscuros distribuidos en toda la cara sulcada y hasta dentro del sulco espermático (Fig. 6). El hemipene del individuo MHN-UCa 684 no presentó una extensión completa del tronco cuando paso por el proceso de relleno (Fig. 6B), pudiendo cambiar algunas características a primera vista, pero sin ser tan relevante como para afectar la descripción.

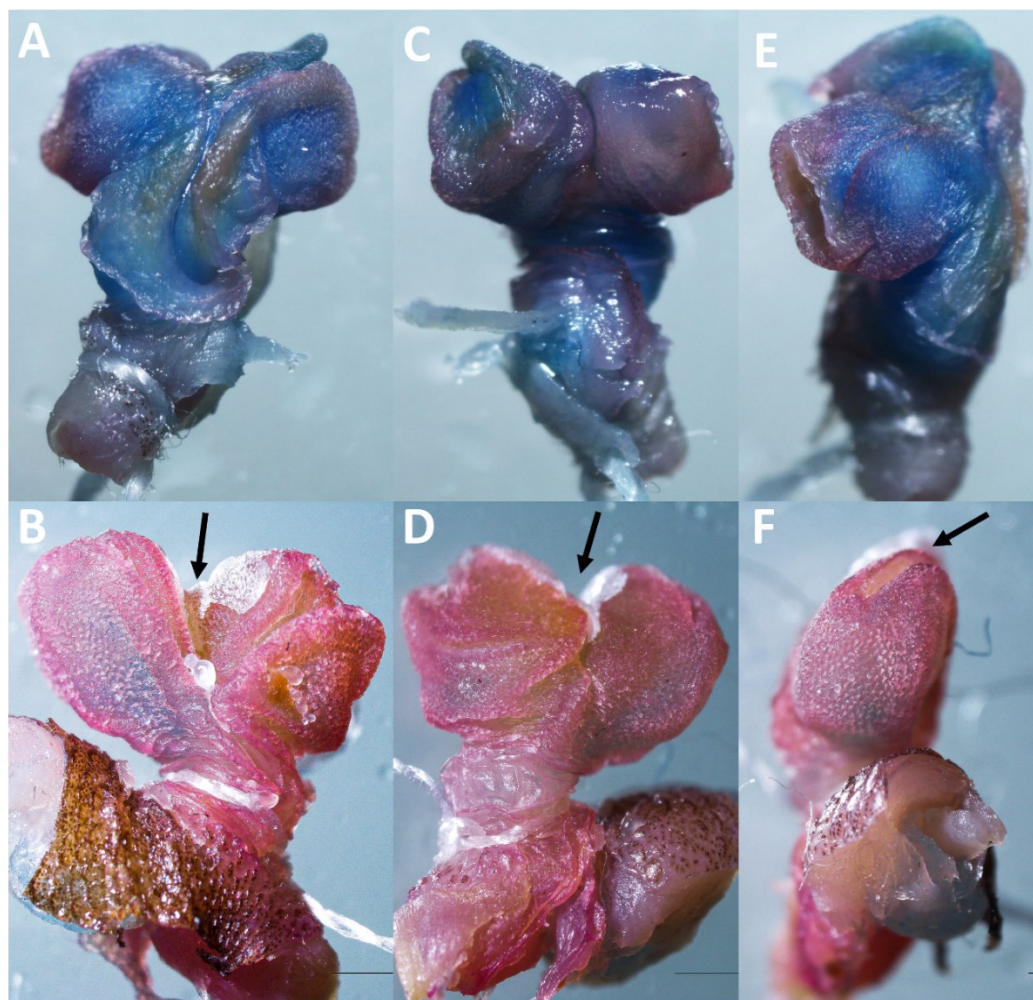


**Figura 6.** Hemipene de los especímenes MHN-UCa 908 (A, C y E) MHN-UCa 684 (B, D y F) de la MOTU *Anolis* EC1. A–B. Cara sulcada; C–D. Cara asulcada; E–F. Lóbulo. Fotografías: Daniel Enrique Espitia-Sanabria.

### Hemipene MOTU *Anolis mariarum*

Hemipene bilobulado, con lóbulos globulares que representan posiblemente menos de la mitad de longitud del hemipene (Fig. 7). Sulco espermático profundo y **bifurcado en forma de Y hacia los lóbulos, pero con forma J (derecho) hacia la base del hemipene**, con labios sulcales muy desarrollados. Los labios se abren en un disco desnudo redondo que se extiende lateralmente desde la base de los lóbulos hasta casi el ápice. El tronco está cubierto por pequeños pliegues tanto en la cara sulcada como en la asulcada. Además, en la superficie asulcada se presenta una cresta medial de piel carnosa, desde la mitad del tronco hasta el punto de bifurcación de los lóbulos. El hemipene del espécimen MHN-UCA-686 presentó la explosión

de uno de sus lóbulos cuando se procedía a rellenarlo, sin embargo, esto no interfirió con la descripción.

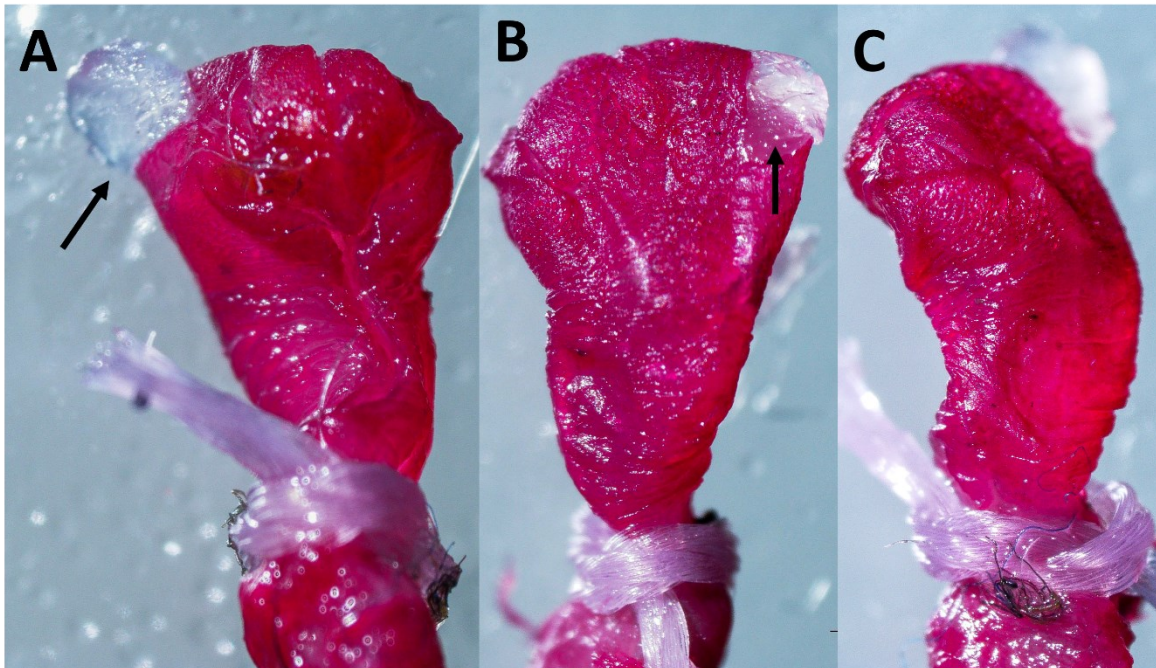


**Figura 7.** Hemipene de los especímenes MHN-UCa 687 (A, C y E) y MHN-UCa 686 (B, D y F), de la MOTU *A. mariarum*. A–B. Cara sulcada; C–D. Cara asulcada; E–F. Lóbulo. Fotografías: Daniel Enrique Espitia-Sanabria. La fecha sobre las imágenes indica la explosión de una zona del hemipene por un error metodológico.

#### Hemipene MOTU *Anolis tolimensis*

Hemipene bilobulado, con lóbulos globulares que representan la mitad de la longitud del hemipene (Fig. 8). Sulco espermático profundo y **bifurcado en forma de Y hacia los lóbulos**,

pero con posible forma de J (izquierda) hacia la base, con labios profundos y muy poco carnosos. Los labios se abren en un disco posiblemente desnudo con forma de cráter sobre la superficie. El tronco presenta algunos pliegues en su extensión, pero pueden ser a causa de la preparación del mismo, igualmente la parte asulcada los presenta. El hemipene es densamente poroso en ambas caras. Este hemipene presentó la explosión de uno de sus lóbulos cuando se procedía a rellenarlo, sin embargo, esto no interfirió con la descripción.



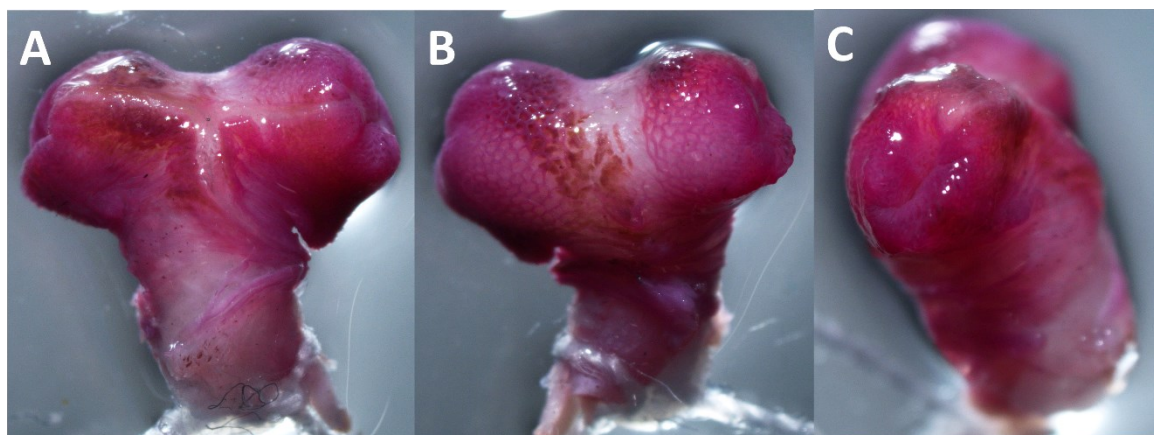
**Figura 8.** Hemipene del espécimen MHN-UCa 946 de la MOTU *A. tolimensis*. **A.** Cara sulcada; **B.** Cara asulcada; **C.** Lóbulo. Fotografías: Daniel Enrique Espitia-Sanabria. La fecha negra sobre las imágenes A y B indica la explosión de una zona del hemipene por un error metodológico.

#### **Hemipene MOTU *Anolis antonii* s.s.**

Hemipene bilobulado, con lóbulos globulares que representan menos de la mitad de la longitud del hemipene (Fig. 9). Sulco espermático profundo y **bifurcado en forma de T hacia los lóbulos, pero en forma de J (izquierdo) hacia la base del hemipene**, con labios desarrollados. Los labios se abren en un disco desnudo redondo con forma de cráter sobre la superficie y se extiende lateralmente en la base del lóbulo. El tronco es liso en la parte sulcada pero tiene



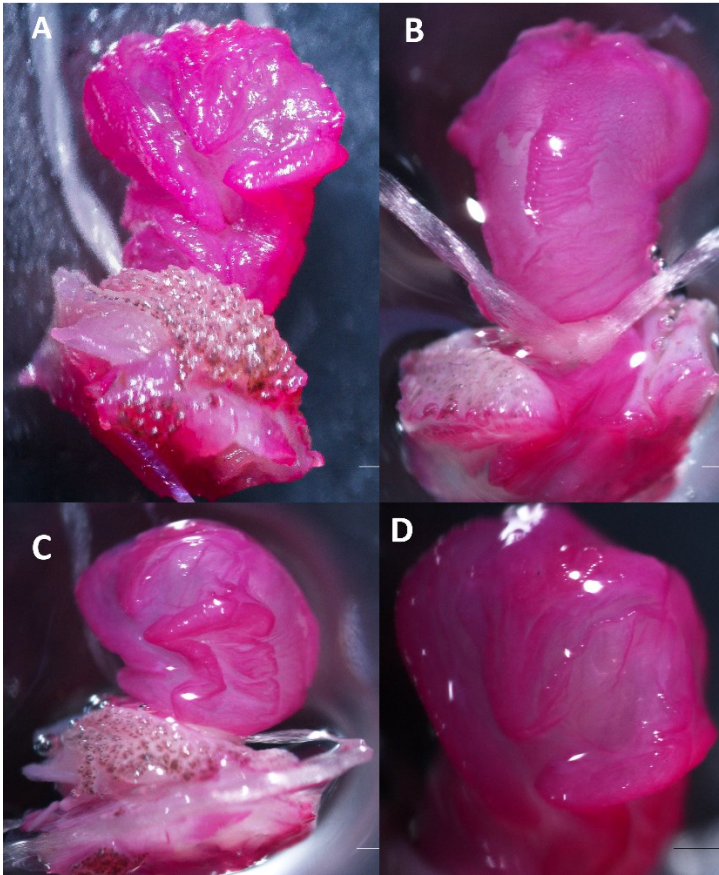
algunos pliegues en la parte asulcada. Así mismo, posee una leve pigmentación en la zona de separación de los dos lóbulos. El hemipene es densamente poroso en la zona asulcada (Fig. 9B).



**Figura 9.** Hemipene del espécimen MHN-UCa 611 del grupo *A. antonii* s.s. A. Cara sulcada; B. Cara asulcada; C. Lóbulo. Fotografías: Daniel Enrique Espitia-Sanabria.

#### **Hemipene MOTU *Anolis* EC4**

Hemipene bilobulado, con lóbulos no globulares que representan menos de la mitad de la longitud del hemipene (Fig. 10). Sulco espermático muy profundo y **bifurcación en forma de Y hacia los lóbulos, pero en forma de J (izquierdo) hacia la base del hemipene**, con labios sulcales muy desarrollados. Los labios se abren en una zona desnuda con unas paredes de tejido muy gruesas que se extienden hacia el lateral del hemipene. El tronco presenta pliegues en la cara asulcada y la parte lateral, mientras que en la cara sulcada es medianamente liso. El hemipene es poroso en ambas caras del hemipene y la zona del lóbulo.



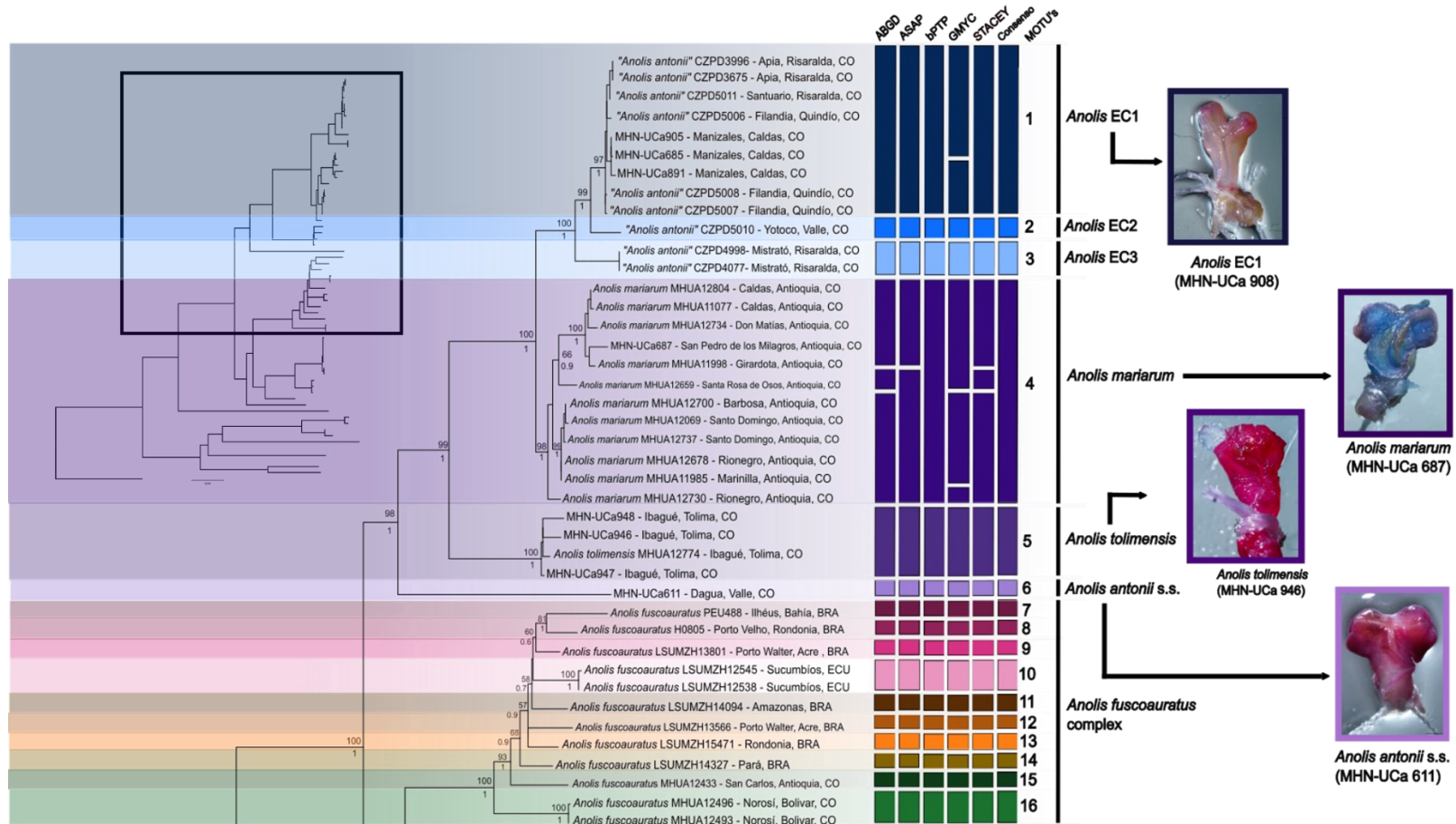
**Figura 10.** Hemipene del espécimen chami-004 del grupo *Anolis* EC4. **A.** Cara sulcada. **B.** Cara asulcada. **C.** Lóbulo **D.** Vista lateral. Fotografías: Daniel Enrique Espitia-Sanabria.

## 2.4 Análisis filogenéticos y delimitación de especies

Se obtuvo un alineamiento final de 1340 pares de bases (pb) para la región previamente amplificada para 64 especímenes de lagartos *Anolis* del grupo *Anolis fuscoauratus*. Dado que los árboles filogenéticos obtenidos a partir del fragmento analizado fueron muy similares en topología, sólo se muestra uno de ellos con valores de soporte estadístico superiores a 50% de ML y 0.5 de IB (Fig. 11). A partir de los métodos de delimitación de especies se obtuvieron 27 MOTUs que incluyen los especímenes analizados que estaban asignados previamente a 13 especies. Las distancias genéticas (K2P) interMOTUs variaron en un rango entre 2.46% y 27.03%, siendo la menor distancia entre las MOTUs 1 y 2, mientras que el mayor valor se dio

entre la MOTU 23 y las MOTUs 2 y 3 por igual (Anexo 8). Las distancias intraMOTUs variaron en un rango entre 0% y 2.01%, siendo la menor distancia la observada entre los especímenes de la MOTU 3 y la más alta entre los especímenes de la MOTU 4 (Anexo 8). El taxón *A. antonii* se recuperó como parafilético, ya que este resultó con más de un linaje genético, debido a que los individuos aquí analizados asignados *a priori* a esta especie no conformaron un clado monofilético incluyendo al colectado en la localidad tipo de esa especie (Tabla 2). Por lo tanto, la MOTU 6 conformado solo por el espécimen MHN-UCa 611 fue asignada al taxón *A. antonii sensu stricto* (s.s.), mientras que las MOTUs 1–3 se propusieron como especies candidatas (EC) para una posterior descripción. En la MOTU 1 se anidaron los especímenes MHN-UCa 905, 685 y 891, colectados en la ciudad de Manizales (Caldas) junto con especímenes colectados en los departamentos aledaños de Quindío y Risaralda. Las MOTUs 2–3 estuvieron conformadas por especímenes de los municipios de Yotoco (Valle del Cauca) y Mistrató (Risaralda), respectivamente. Por otro lado, los especímenes chami-004 y 010–011 colectados en San Antonio del Chami (Risaralda), identificados *a priori* como *A. antonii*, conformaron un linaje independiente (MOTU 18) con un fuerte soporte (ML >90% e IB >0.90). Por lo tanto, se propone la MOTU 18 también como una especie candidata. En relación con las MOTUs 7–16 y las MOTUs 22–23, los resultados de delimitación sugieren que lo actualmente conocido como *A. fuscoauratus* y *A. trachyderma* realmente son complejos de especies que contienen, en el caso de *A. fuscoauratus* al menos siete MOTUs para Brasil con distancias genéticas entre 4.81–5.83%, dos MOTUs para Colombia con una distancia de 6.67% y una en Ecuador, mientras que *A. trachyderma* al menos dos MOTUs para Brasil con una distancia de 8.39%.

Por último, la MOTU 4 fue conformada por todos los especímenes de *A. mariarum*, incluyendo el MHN-UCa 687 colectado en la localidad tipo de la especie (Tabla 2). La MOTU 5 constituida por el único espécimen MHUA-12774 de *A. tolimensis* encontrado en el GenBank y por los especímenes MHN-UCa 946–948 colectados en la localidad tipo (Tabla 2), conformaron un clado fuertemente soportado (ML >90%; IB >0.90). Las MOTUs 19–27 corresponden, con excepción de *A. medemi*, a especímenes de localidades fuera de Colombia que conforman clados monofiléticos.



**Figura 11.** Filogenia Bayesiana de lagartos del género *Anolis* del grupo *fuscoauratus*. En cada nodo se muestran los valores de Máxima Verosimilitud filogenética > 50% y la probabilidad posterior bayesiana > 0.5. La barra de consenso muestra las MOTUs finales extraídas considerando los análisis de delimitación. EC = especie candidata. Las fotos corresponden a los hemipenes de algunos de los especímenes incluidos en las MOTUs.

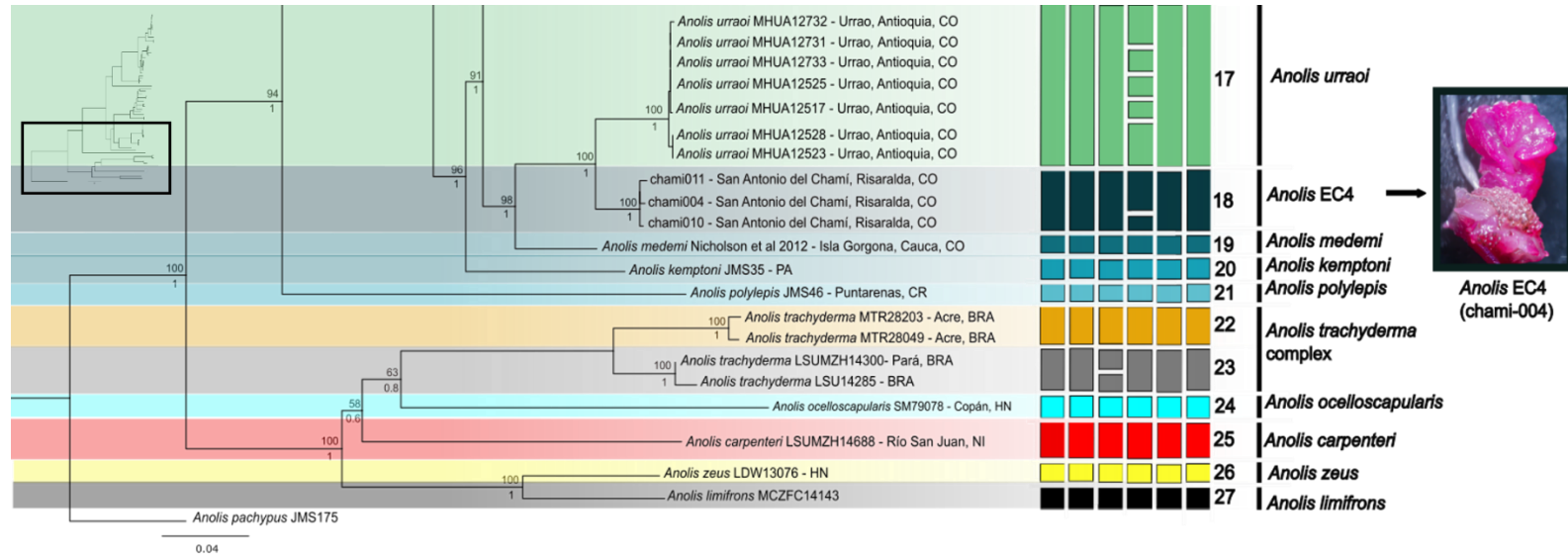


Figura 11. Continuación.

Los caracteres merísticos que permitieron diagnosticar a tres de las cinco MOTUs fueron las escamas entre las segundas cantales (*A. EC4*), las escamas entre interparietal y la nuca (*A. tolimensis*) y las escamas postrostrales (*A. EC1*) (Tabla 3). Sin embargo, solo se adicionaron nuevos individuos a alguno de estos tres grupos, si adicionalmente procedían de lugares geográficamente cercanos a las muestras anidadas en el árbol (Fig. 11). Entonces, *A. EC1* quedo conformada por nueve individuos, *A. mariarum* por tres individuos, *A. tolimensis* por siete individuos, *A. antonii* s.s. por un único individuo y *A. EC4* por tres individuos.

**Tabla 3.** Comparación de los caracteres merísticos diagnósticos entre las cinco MOTUs recuperadas. EC. = especie candidata; s.s. sensu stricto.

<b>Caracteres diagnósticos</b>	<i>Anolis</i> <b>EC1</b>	<i>Anolis</i> <i>mariarum</i>	<i>Anolis</i> <i>tolimensis</i>	<i>Anolis</i> <i>antonii</i> s.s.	<i>Anolis</i> <b>EC4</b>
Escamas entre segundas cantales	8-11	10	9-11	8	12-16
Filas de escamas loreales	7-8	5-7	7	6	8
Número de lamelas entre falanges II–III del cuarto dedo pedial	15-16	16	15-18	16	16-17
Escamas supralabiales hasta el centro del ojo	7-8	6	6-8	7	6-8
Escamas entre interparietal y la nuca	4-7	5	9-10	5	5-8
Escamas entre interparietal y los semicírculos oculares	3-4	4	2-3	2	4-5
Escamas postrostrales	8-9	7	9-10	7	8-9

Los caracteres evaluados con las nuevas identificaciones mostraron distribuciones parcialmente superpuestas entre al menos tres de los cinco grupos (Fig. 12; Anexo 9). No se realizaron pruebas comparativas por falta de individuos en *A. antonii* s.s.

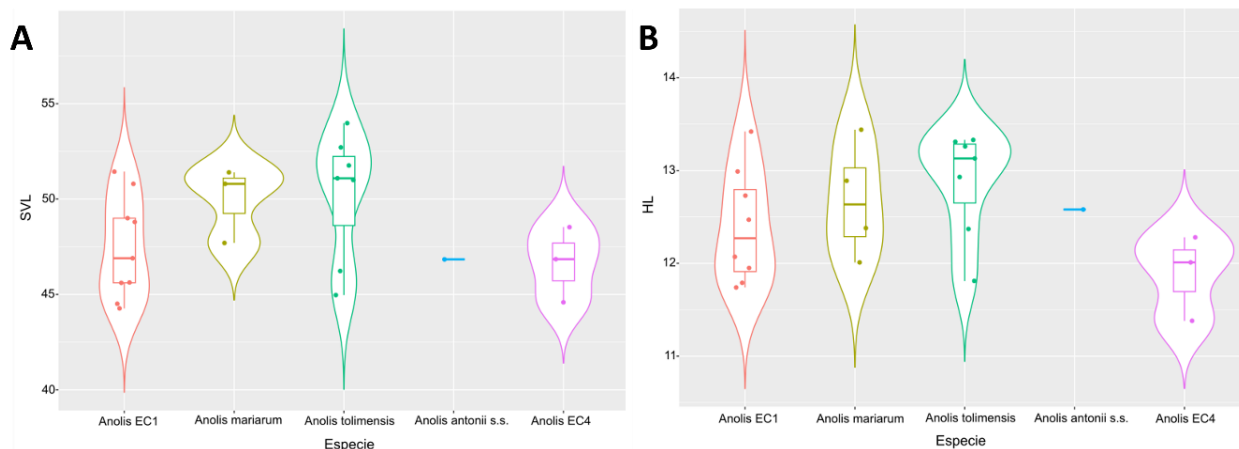
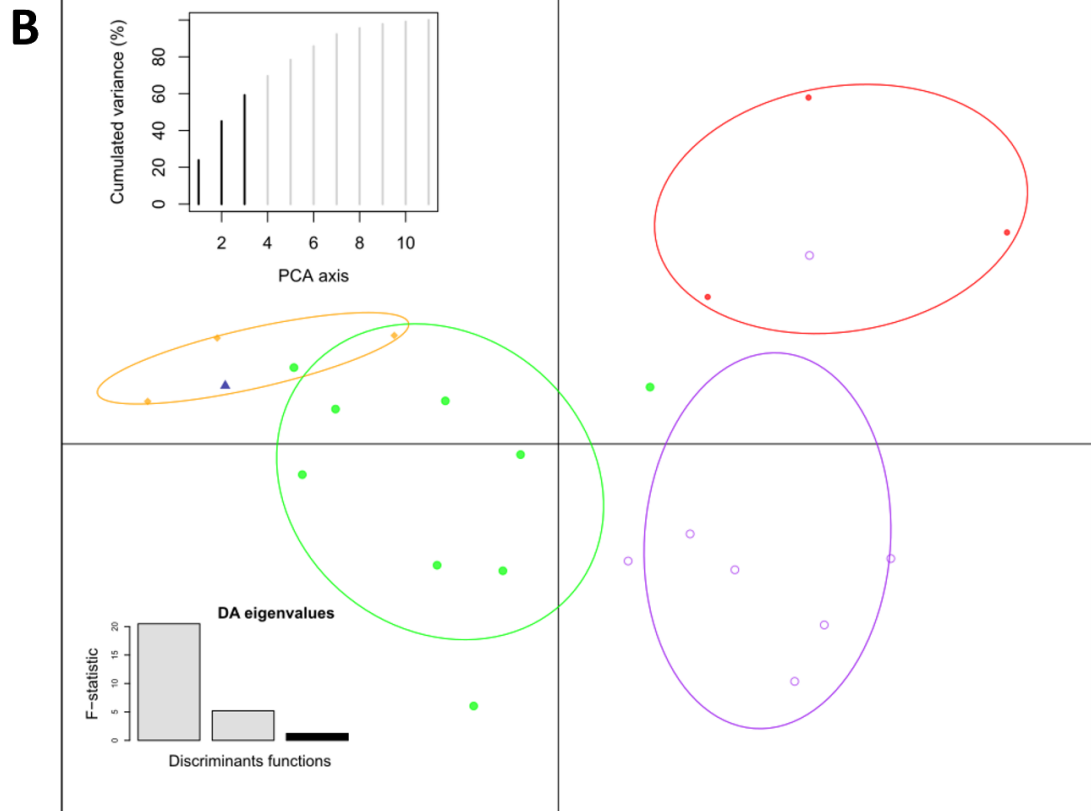
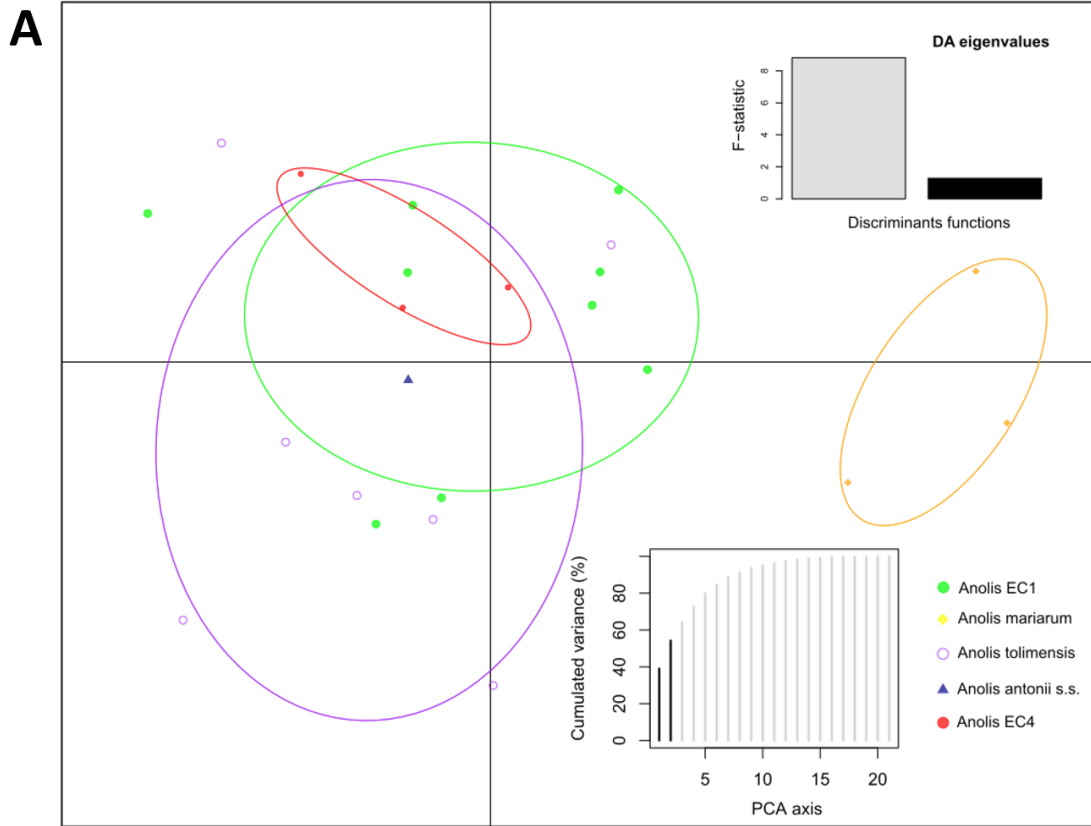


Figura 12. Gráficos de violines de la longitud rostro-cloaca (SVL; A) y largo de cabeza (HL; B) para cinco MOTUs recuperadas. Las líneas dentro de las cajas representan la mediana de los datos, los límites inferiores y superiores muestran el cuartil uno (Q1) y tres (Q3), los bigotes son el valor mínimo y máximo del conjunto de datos, y el ancho del violín representa la densidad de los datos. Los clados están ordenados en la figura de acuerdo con como se muestra en el árbol filogenético (Fig. 11).

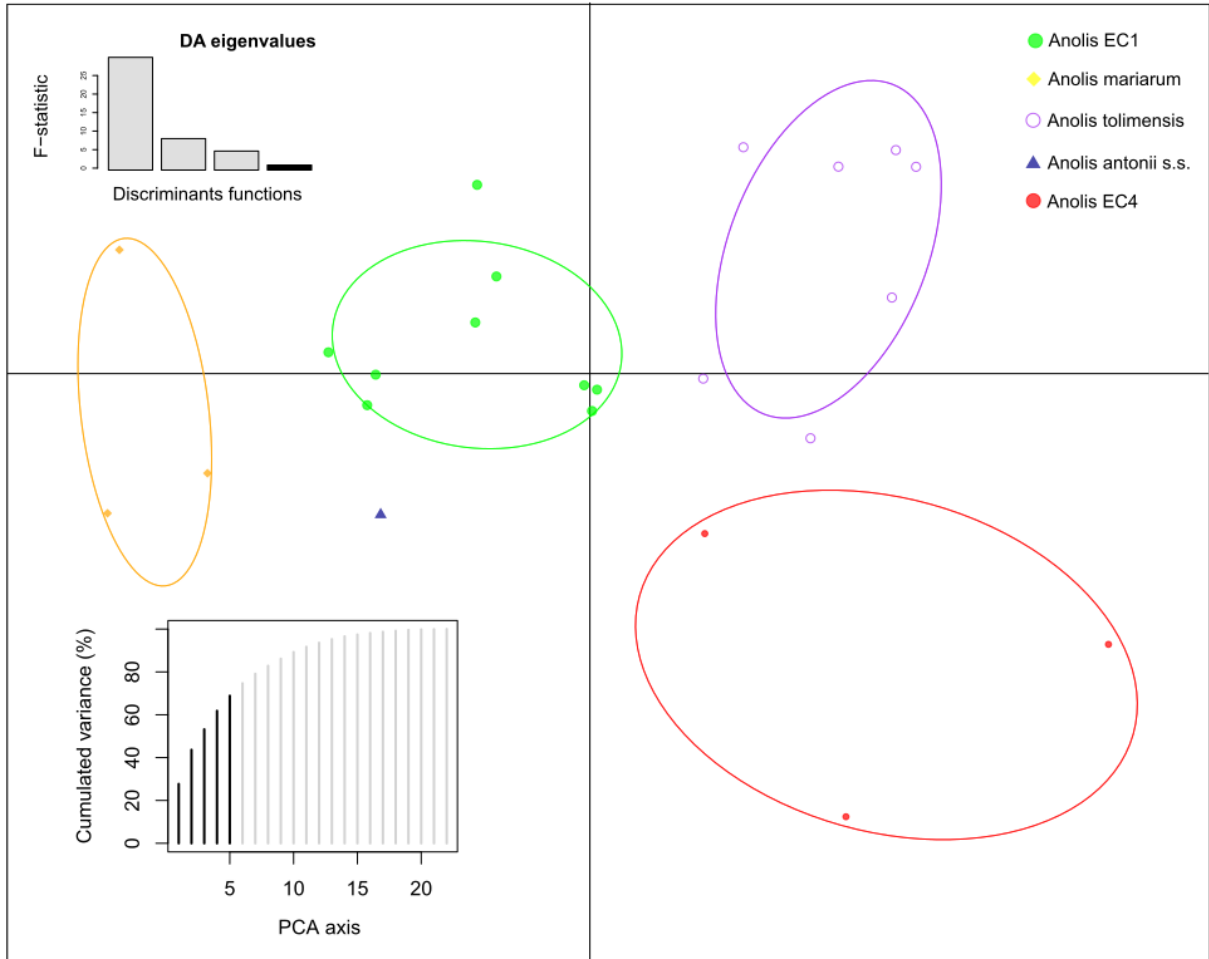
Considerando la matriz que contenía solo caracteres morfométricos, el análisis de validación cruzada del DPCA indicó que los dos primeros componentes principales acumularon la mayor varianza como para llevar a cabo la identificación de los individuos. Sin embargo, estos dos componentes estuvieron asociados a un RMSE del 43% y clasificaron erróneamente a 20 de los 23 individuos analizados, por lo tanto, asignando correctamente el 13% de los especímenes del análisis (Fig. 13A). En el caso de la matriz con solo datos merísticos sucedió algo similar, ya que se recogieron tres componentes principales que permitieron identificar correctamente a 11 de los 23 especímenes, con una asignación correcta del 48% de ellos (Fig. 13B).





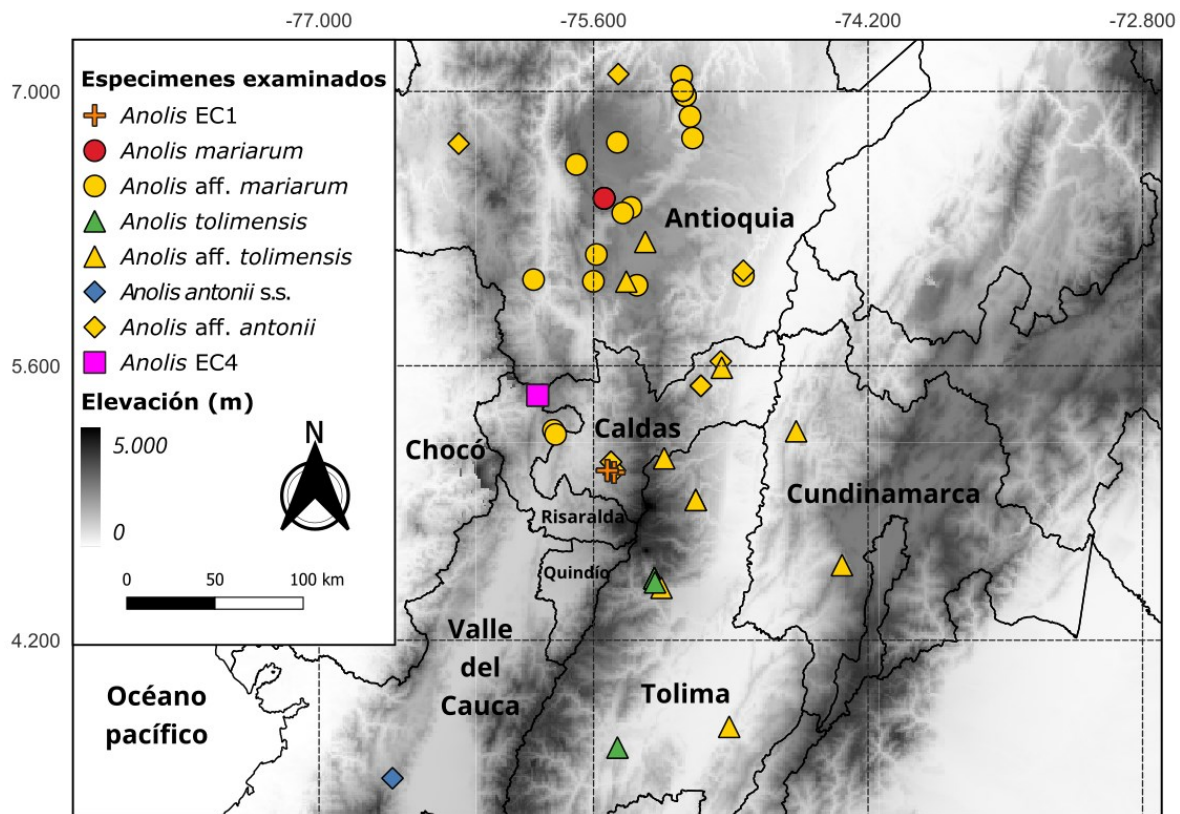
**Figura 13.** Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC) para 21 caracteres morfométricos (A) y 11 merísticos cuantitativos (B) de 23 especímenes (puntos) de las MOTUs recuperadas (colores y elipses del 95%) de *Anolis* del grupo *fuscoauratus*. En (A): recuadro abajo a la derecha mostrando los primeros dos componentes principales recogidos del PCA que acumularon el 54% de la varianza total de los datos para la discriminación de los grupos. En (B): recuadro arriba a la izquierda mostrando los primeros tres componentes principales recogidos del PCA que acumularon >59% de la variabilidad total de los datos para la discriminación de los grupos.

Por otra parte, el primer análisis de validación cruzada del DPCA para la matriz de los caracteres en conjunto (Anexo 10), indicó que los primeros cinco componentes principales acumularon la variación suficiente como para llevar a cabo la identificación de los individuos. Solo cuatro de los 23 individuos analizados fue asignado en el grupo equivocado. Por lo tanto, el DPCA asignó de manera correcta el 82% de los especímenes del análisis (Fig. 14).



**Figura 14.** Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC) para 21 caracteres morfométricos y 11 merísticos cuantitativos de 23 individuos (puntos) de las MOTUs recuperadas (colores y elipses del 95%) de *Anolis* del grupo *fuscoauratus*. Recuadro abajo a la izquierda los primeros cinco componentes principales recogidos del PCA que acumularon >60% de la variabilidad total de los datos para la discriminación de los grupos.

Las distribuciones de las cinco MOTUs se limitan a las localidades de los especímenes utilizados en los análisis filogenéticos (Fig. 11) y aquellos adicionados por los caracteres merísticos diagnósticos (Tabla 3). Las identificaciones de los 37 especímenes restantes se trataron como *affinis* (aff.) a una de las tres especies identificaciones *a priori* ya que no se cuenta con la evidencia suficiente para asignarlos completamente (Fig. 15).



**Figura 15.** Mapa de distribución de las MOTUs recuperadas y los demás especímenes examinados del grupo *Anolis fuscoauratus* incluidas en este estudio. El color amarillo denota los especímenes a los cuales no se les pudo asignar un nombre válido por falta de evidencia molecular o hemipenial.



### 3. Discusión

Este trabajo presenta datos morfológicos, merísticos, hemipeniales y moleculares, que permitieron determinar una diversidad de taxones subestimada dentro de un subgrupo de lagartos anoles del grupo *Anolis fuscoauratus* presentes en los Andes colombianos (*A. antonii*, *A. mariarum*, y *A. tolimensis*). Particularmente, el análisis de los genes mitocondriales reveló altos niveles de variabilidad genética dentro de este grupo de taxones a lo largo de su rango de distribución conocido, que, junto con las demás líneas de evidencia, resultó en siete clados/linajes evolutivos independientes, es decir, una mayor cantidad de taxones de lo que hasta el momento se conoce.

El análisis univariado no mostró marcadas diferencias en el conjunto de datos que permitieran diagnosticar alguna de las tres especies identificadas *a priori* (Fig. 3), aunque, las pruebas comparativas permitieron encontrar algunas diferencias significativas entre algunos caracteres individuales, los cuales mayoritariamente eran de especímenes distanciados geográficamente (Anexos 4–5). El comportamiento de estos datos podría estar sugiriendo que esos caracteres reflejan adaptaciones locales individuales que no permiten un diagnóstico certero entre las especies (Butler *et al.* 2007; Cadena *et al.* 2018). Calderón-Espinosa *et al.* (2012) encontraron adaptaciones locales de algunos caracteres morfométricos (e.g HL, FL, tL) en poblaciones distanciadas geográficamente de *A. ventrimaculatus*, sugiriendo que una distribución discontinua podría estar influenciando la divergencia genética interpoblacional, con un consecuente reflejo en la variación morfométrica. Así mismo, también se ha

demostrado adaptaciones locales en otros aspectos relacionados con el flujo génico, variación de coloración gular y termorregulación (Card *et al.* 2018; Prates *et al.* 2018; Scherrer *et al.* 2022). No obstante, cuando se realizó el análisis con las MOTUs recuperadas en la filogenia se pudieron detectar diferencias en algunos caracteres morfológicos (Fig. 14; Anexo 9).

El análisis multivariado de caracteres morfométricos mostró dos grandes clústeres de especímenes, pero debido al alto grado de solapamiento de las mediciones entre especímenes de los tres taxones, no se evidenció una separación clara de los taxones (Fig. 5). Myers *et al.* (2020), mediante un análisis de caracteres morfométricos, tampoco lograron determinar límites entre seis especies candidatas dentro del complejo de especies crípticas *Anolis distichus*. conocidos previamente por su carácter críptico entre los integrantes del grupo. Lo anterior demuestra que los caracteres morfológicos externos pueden llegar a ser en muchas ocasiones insuficientes para suponer límites entre especies con una amplia similitud en esos caracteres (Singhal *et al.* 2018; Myers *et al.* 2020). La ocupación de hábitats y ambientes similares puede conducir a una falta de selección divergente entre las especies que puede ser reflejo de lo que se conoce como estasis morfológica (Lee & Frost 2002; Lavoué *et al.* 2011; Smith *et al.* 2011, Singhal *et al.* 2018), definida esta como el mantenimiento de un modelo morfológico estándar durante extensos periodos de tiempo acompañados por muchos cambios ambientales (Wake *et al.* 1983). Este fenómeno imposibilita aún más la búsqueda continua de caracteres morfológicos externos que puedan apoyar los límites de las especies.

La morfología de los órganos reproductivos masculinos proporciona caracteres taxonómicos útiles en muchos grupos de organismos (e.g Vats & Vasu 1993; Kirti & Sodhi 2007; Köhler *et al.* 2007). Particularmente, la exploración de las características de los hemipenes en lagartos ha sido clave para resolver incertezas taxonómicas hasta el nivel de especie en grupos crípticos de organismos (Köhler & Veselý 2010; Yáñez-Muñoz *et al.* 2018; Ayala *et al.* 2021). Dado que la morfología hemipenial de los anoles tienen tasas evolutivas mucho más rápidas que otros caracteres morfológicos no genitales, y su morfología tiene una mayor variabilidad a nivel interespecífico que intraespecífico (Klaczko *et al.* 2015; D'Angiolella *et al.* 2016), es consecuente asumir que los hemipenes juegan un papel importante en el aislamiento reproductivo y son útiles para proporcionar caracteres filogenéticos adicionales para la delimitación de especies. Las estructuras hemipeniales

analizadas en este trabajo presentaban morfologías únicas y apoyaban directamente cinco de los clados recuperados por los análisis moleculares. Por otro parte, resaltamos la utilización de los caracteres propuestos en este trabajo sobre la orientación del sulco espermático hacia la zona de los lóbulos y la base del hemipene ya que fue un carácter relevante y complementario para todas las descripciones.

Los análisis filogenéticos recuperaron 27 Unidades Taxonómicas Operacionales Moleculares (MOTUs) con buen soporte (ML >50%, IB >0.5; Fig. 11) y distancias genéticas K2P entre MOTUs, que, en su mayoría fueron similares a las observadas (rango 5–22.5%) en otros trabajos entre taxones de *Anolis* estrechamente relacionados (e.g., Glor *et al.* 2005; D'Angiolella *et al.* 2011; Moreno-Arias *et al.* 2023), mientras que las distancias genéticas intraespecíficas (intraMOTU) variaron entre 0.6 y 9% (e.g., Glor *et al.* 2001; Kolbe *et al.* 2008; Tollis *et al.* 2012). La variación observada entre 2.46% y 4.29% en las distancias K2P entre las MOTUs 1–3 (Anexo 8) sugiere dos escenarios posibles: (i) una divergencia muy reciente entre las especies; o (ii) una fuerte estructuración poblacional intraespecífica, aunque los métodos de delimitación de especies las consideraran linajes independientes (Moreno-Arias *et al.* 2023). Examinar el primer escenario requeriría comprender que la diferenciación morfológica entre especies crípticas se debe únicamente al tiempo desde su divergencia (Fišer *et al.* 2018), junto con conocer su polimorfismo ancestral y el tamaño efectivo de la población (Egea *et al.* 2016). El uso de marcadores mitocondriales y nucleares sería una buena opción para conocer tiempos de divergencia en especies crípticas de anoles (e.g., Cádiz *et al.* 2018). Examinar el segundo escenario requeriría utilizar microsatélites o SNP nucleares para conocer de mejor manera las dinámicas de flujo génico entre poblaciones (e.g., Thorpe *et al.* 2008).

El que *A. antonii* se haya recuperado como un grupo parafilético demuestra que las poblaciones actualmente asignadas a este taxón (Fig. 2), serían varias especies distribuidas entre las cordilleras Central y Occidental (MOTUs 1–3, 6 y 18; Fig. 2, 11) de Colombia. A la MOTU 6 se le asignó el nombre *A. antonii* sensu stricto (s.s.), debido a que esta la conforma un espécimen colectado en la localidad tipo de esa especie en el municipio de Dagua, Valle del Cauca (Tabla 1). Por consiguiente, las MOTUs 1–3 (*Anolis* EC1–EC3) y MOTU 18

(*Anolis* EC4) son tratadas como especies candidatas. Lo anterior también tiene apoyo en la amplia distancia genética encontrada entre la MOTU 6 con cualquiera de las otras cuatro MOTUs (rango 14.35–16.27%; Anexo 8). Las MOTUs 1–3, de hecho, están más estrechamente relacionadas con la MOTU 4 (*Anolis mariarum*), con una distancia genética promedio de 5.54% (Anexo 8). A la MOTU 4 se le asignó el nombre *A. mariarum*, porque también una de sus terminales es un espécimen colectado en la localidad tipo en San Pedro de los Milagros, Antioquia (Tabla 2). Así mismo, a la MOTU 5 se le asignó el nombre *A. tolimensis*, porque tres de sus cuatro terminales son especímenes de la localidad tipo (Tabla 2).

La MOTU 18, identificada *a priori* como *A. antonii*, realmente corresponde a una especie candidata (*Anolis* EC4), que en la topología del árbol es el taxón hermano de *A. urraoi* (Fig. 11), con una distancia genética interMOTUs de 4.84%. Aunque los especímenes de la MOTU 18 (*Anolis* EC4) fueron colectados en Mistrató (Risaralda), al igual que los especímenes de la MOTU 3, no se evidenció una relación estrecha filogenética entre ellos. Tal hecho sugiere la posible existencia de simpatria entre diferentes especies del grupo *fuscoauratus* a lo largo de su distribución. En cuanto a los demás linajes del grupo *fuscoauratus* que presentaron varias MOTUs (*A. fuscouratus* complex y *A. trachyderma* complex), se requiere análisis más robustos morfológicos y moleculares para considerarlos como linajes evolutivos diferentes, pero las posibles inferencias sobre las relaciones de estos grupos no eran parte de los objetivos de este trabajo.

Los cinco grupos identificados molecularmente, y soportados por la morfología hemipenial, no pudieron ser diagnosticados por alguno de los caracteres morfométricos y merísticos cuantitativos por separado (Fig. 13). Sin embargo, estos últimos demostraron ser caracteres que pueden aportar más información a la discriminación entre lagartos fenotípicamente similares (Fig. 13B). Dado lo anterior, se recurrió a la combinación de diferentes caracteres merísticos para la posible identificación externa de los grupos (Tabla 3). En este nuevo espacio multivariado se pudo detectar las cinco MOTUs recuperadas con separaciones claras entre ellos (Fig. 14). Estas agrupaciones no mostraron relación con las distancias genéticas entre las MOTUs, puesto que grupos con amplias distancias genéticas (e.g., MOTU 4 vs MOTU 6) se encontraron cercanos en el espacio morfológico, de manera



similar como ocurrió con las MOTUs con distancias genéticas más pequeñas (e.g., MOTU 1 - MOTU 4) (Fig. 14). Lo anterior sugiere que las amplias divergencias genéticas entre las especies de este grupo no garantizan grandes diferencias fenotípicas (Singhal *et al.* 2018). Por el contrario, fortalece más nuestra hipótesis acerca del conservadurismo morfológico en este grupo de anoles andinos.

Finalmente, este trabajo demuestra la necesidad de explorar datos de diferentes orígenes para la delimitación de especies, especialmente al evaluar especies crípticas. En este caso particular, cuando se tiene una gran cantidad de individuos con caracteres morfológicos externos muy similares e independientes a sus distribuciones geográficas, la utilización de otros caracteres ecológicos o comportamentales es de suma importancia para intentar establecer con mejor claridad los linajes aquí analizados, aunque esto se convierta en una tarea más complicada (Singhal *et al.* 2018; Myers *et al.* 2020). También, dado la convergencia de colores en sus abanicos gulares, se recomienda utilizar análisis más profundos que puedan encontrar alguna diferencia en el reconocimiento individual de las especies. Por ejemplo, Moreno-Arias *et al.* (2023) utilizaron una combinación de colores y patrones de los abanicos gulares en relación con el patrón corporal de los individuos analizados para apoyar la diferenciación entre sus grupos morfológicamente similares. Adicionalmente, sugirieron utilizar mediciones espectrofotométricas para identificar de una manera más detallada las coloraciones presentes los abanicos gulares de los lagartos.



## 4. Conclusiones y recomendaciones

La utilización de diferentes líneas de evidencia en el marco de la taxonomía integrativa permitió identificar a siete linajes evolutivos independientes dentro de un subgrupo de lagartos anoles del grupo *Anolis fuscoauratus* presentes en los Andes colombianos. Puntualmente, los caracteres merísticos, hemipeniales y moleculares demostraron ser los más informativos para analizar grupos de especies crípticas, aunque no deben utilizarse como única evidencia. En este sentido, se recomienda la implementación de datos merísticos sobre texturas, formas y disposiciones de escamas, que no siempre son tenidas en cuenta en los trabajos taxonómicos de anoles, y pueden ser una manera de abordar la diversidad oculta bajo linajes fenotípicamente similares. Así mismo, la exploración de caracteres ecológicos o comportamentales son de suma importancia para comprender la dinámica de reconocimiento intraespecífica que se puede estar dando en los ambientes con simpatria de más de una especie del grupo.

El descubrimiento de morfologías hemipeniales únicas que no pudieron ser asignadas a un clado y aquellos linajes de lo denominado como *A. fuscouratus* complex presentes en el país, demuestran que la diversidad de estos anoles andinos sigue siendo subestimada. Por ende, es necesario un mayor esfuerzo taxonómico para conocer realmente la diversidad que se oculta bajo estos linajes fenotípicamente similares, así como, sus límites geográficos y altitudinales. Esta información es muy necesaria para delimitar unidades de conservación biológicamente significativas, lo que podría permitir la adopción de decisiones sólidas sobre las acciones y prioridades de conservación.

## Tabla de anexos

Anexo 1.....	43
Anexo 2.....	48
Anexo 3.....	51
Anexo 4.....	57
Anexo 5.....	58
Anexo 6.....	59
Anexo 7.....	65
Anexo 8.....	66
Anexo 9.....	69
Anexo 10.....	78

## 5. Anexos

**Anexo 1: Lista de especímenes de Anolis revisados en este estudio, incluyendo números de voucher, sexo, localidad, estado, provincia/departamento, país, elevación y coordenadas. EC = especie candidata; s.s. = sensu stricto.**

Nombre de especímenes		Voucher	Sexo	Localidad	Elev. (m)	Coordenadas
<i>A priori análisis filogenéticos</i>	<i>A posteriori análisis filogenéticos</i>					
<i>A. antonii</i>	<i>A. antonii</i> s.s.	MHN-UCa 611	M	Dagua, Valle del Cauca, Colombia	2186	3.495890, -76.625298
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 540	H	Samaná, Caldas, Colombia	1219	5.4981, -75.0522
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 538	H	Samaná, Caldas, Colombia	937	5.622960, -74.951140
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 0226	H	Manizales, Caldas, Colombia	-	-
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 0043	H	Neira, Caldas, Colombia	-	-
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 0219	H	Manizales, Caldas, Colombia	1741	5.109970, -75.510810
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 539	H	Samaná, Caldas, Colombia	1219	5.4981, -75.0522
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 673	M	Manizales, Caldas, Colombia	2143	5.066376, -75.490362
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHUA 11581	H	Frontino, Antioquia, Colombia	1940	6.7339, -76.2878

<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHUA 12367	H	Valdivia, Antioquia, Colombia	1890	7.088877, -75.473911
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHUA 10220	M	San Carlos, Antioquia, Colombia	700	6.08536, -74.83585
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 215	H	Manizales, Caldas, Colombia	1741	5.109970, -75.510810
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 042	H	Neira, Caldas, Colombia	-	
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC4</i>	chami-004	M	San Antonio del Chami, Risaralda, Colombia	1599	5.450017, -75.884977
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC4</i>	chami-010	M	San Antonio del Chami, Risaralda, Colombia	1599	5.450017, -75.884977
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC4</i>	chami-011	H	San Antonio del Chami, Risaralda, Colombia	1599	5.450017, -75.884977
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC1</i>	MHN-UCa 682	M	Manizales, Caldas, Colombia	2104	5.056286, -75.494991
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC1</i>	MHN-UCa 685	H	Manizales, Caldas, Colombia	2104	5.056286, -75.494991
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC1</i>	MHN-UCa 681	M	Manizales, Caldas, Colombia	2104	5.056286, -75.494991
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC1</i>	MHN-UCa 684	M	Manizales, Caldas, Colombia	2104	5.056286, -75.494991
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC1</i>	MHN-UCa 891	H	Manizales, Caldas, Colombia	1907	5.0661, -75.5295
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 895	M	Manizales, Caldas, Colombia	1907	5.0661, -75.5295
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. aff. antonii</i>	MHN-UCa 897	M	Manizales, Caldas, Colombia	1907	5.0661, -75.5295
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC1</i>	MHN-UCa 908	M	Manizales, Caldas, Colombia	1907	5.0661, -75.5295
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC1</i>	MHN-UCa 905	M	Manizales, Caldas, Colombia	1907	5.0661, -75.5295

<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC1</i>	MHN-UCa 906	H	Manizales, Caldas, Colombia	1907	5.0661, -75.5295
<i>A. cf. antonii</i>	<i>A. EC1</i>	MHN-UCa 907	H	Manizales, Caldas, Colombia	1907	5.0661, -75.5295
<i>A. mariarum</i>	<i>A. mariarum</i>	MHN-UCa 686	M	San Pedro de los Milagros, Antioquia, Colombia	2534	6.455, -75.545
<i>A. mariarum</i>	<i>A. mariarum</i>	MHN-UCa 687	M	San Pedro de los Milagros, Antioquia, Colombia	2534	6.455, -75.545
<i>A. mariarum</i>	<i>A. mariarum</i>	MHN-UCa 688	H	San Pedro de los Milagros, Antioquia, Colombia	2534	6.455, -75.545
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHN-UCa 371	M	Anserma, Caldas, Colombia	1946	5.271270, -75.804450
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHN-UCa 657	H	Anserma, Caldas, Colombia	1687	5.250563, -75.793583
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11266	M	Retiro, Antioquia, Colombia	2185	6.06027, -74.83585
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11340	H	Anorí, Antioquia, Colombia	1640	7.0049, -75.1457
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 10118	H	Yarumal, Antioquia, Colombia	1115	6.762407, -75.094894
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11225	H	Anorí, Antioquia, Colombia	1732	6.978969, -75.131388
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11546	H	Barbosa, Antioquia, Colombia	1362	6.4083, -75.4083
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 10516	H	Santa Rosa de Osos, Antioquia, Colombia	2600	6.7408, -75.4783
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11219	H	Anorí, Antioquia, Colombia	1732	6.978969, -75.131388

<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 10349	H	Belmira, Antioquia, Colombia	2675	6.6277, -75.6878
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11710	M	Amalfi, Antioquia, Colombia	1809	6.8725, -75.1076
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11227	H	Anorí, Antioquia, Colombia	1570	7.078425, -75.150666
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11335	M	Caldas, Antioquia, Colombia	2000	6.0317, -75.6006
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11222	H	Anorí, Antioquia, Colombia	1640	7.0049, -75.1457
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11731	M	La Unión, Antioquia, Colombia	2621	6.011389, -75.378333
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11339	H	Anorí, Antioquia, Colombia	1640	7.0049, -75.1457
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 12006	M	Girardota, Antioquia, Colombia	1375	6.3803, -75.4508
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11338	M	Anorí, Antioquia, Colombia	1640	7.0049, -75.1457
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 11543	H	Envigado, Antioquia, Colombia	2211	6.16837, -75.58572
<i>A. cf. mariarum</i>	<i>A. aff. mariarum</i>	MHUA 10440	M	Caldas, Antioquia, Colombia	1900	6.0404, -75.9058
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	MHN-UCa 321	M	Samaná, Caldas, Colombia	-	-
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	MHN-UCa 002	M	Samaná, Caldas, Colombia	-	-
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	MHN-UCa 001	H	Samaná, Caldas, Colombia	-	-
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. tolimensis</i>	MHN-UCa 461	M	Manzanares, Caldas, Colombia	-	-
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	MHN-UCa 302	H	Norcasia, Caldas, Colombia	815	5.590830, -74.945720
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	MHUA 10714	M	Cachipay, Cundinamarca, Colombia	1500	5.2667, -74.5667



<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	MHUA 10607	M	La Ceja, Antioquia, Colombia	2100	6.03043, -75.43303
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	MHUA 11966	M	San Vicente, Antioquia, Colombia	2108	6.2328, -75.3361
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	MHUA 11919	M	Herveo, Tolima, Colombia	1977	5.12852, -75.23975
<i>A. tolimensis</i>	<i>A. tolimensis</i>	MHN-UCa 946	M	Ibagué, Tolima, Colombia	1741	4.516755, -75.289500
<i>A. tolimensis</i>	<i>A. tolimensis</i>	MHN-UCa 947	H	Ibagué, Tolima, Colombia	1741	4.516755, -75.289500
<i>A. tolimensis</i>	<i>A. tolimensis</i>	MHN-UCa 948	H	Ibagué, Tolima, Colombia	1741	4.516755, -75.289500
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	CZUT 625	M	Anzoátegui, Tolima, Colombia	1601	4.64336, -75.10048
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	CZUT 174	H	Ibagué, Tolima, Colombia	1547	4.46805, -75.25377
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	CZUT 107	H	Prado, Tolima, Colombia	309	3.75833, -74.90813
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	CZUT 176	M	Ibagué, Tolima, Colombia		
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. tolimensis</i>	CZUT 177	M	Ibagué, Tolima, Colombia		
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	CZUT 529	H	San Antonio del Tequendama, Cundinamarca, Colombia	1870	4.58321, -74.33284
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	CZUT 677	H	Ibagué, Tolima, Colombia	1450	4.46242, -75.23619
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. tolimensis</i>	CZUT 456	M	Ibagué, Tolima, Colombia	1625	4.4955, -75.2863
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	CZUT 621	M	Líbano, Tolima, Colombia	1610	4.91601, -75.07865

<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. aff. tolimensis</i>	CZUT 623	H	Líbano, Tolima, Colombia	1610	4.91601, -75.07865
<i>A. cf. tolimensis</i>	<i>A. tolimensis</i>	CZUT 164	H	Chaparral, Tolima, Colombia	581	3.652520, -75.478050

**Anexo 2: Lista de especímenes de *Anolis* utilizados en este estudio, incluyendo números de voucher, localidad, estado, provincia/departamento, país, números de acceso al GenBank y referencia. Los datos de distribución modificados aparecen con un asterisco. EC = especie candidata. Referencias (Ref.): (1) Este estudio; (2) Glor *et al.* (2001); (3) Grisales-Martínez *et al.* (2017); (4) Jackman *et al.* (1999); (5) Jackman *et al.* (2002); (6) Nicholson (2002); (7) Nicholson *et al.* (2012); (8) Prates *et al.* (2016).**

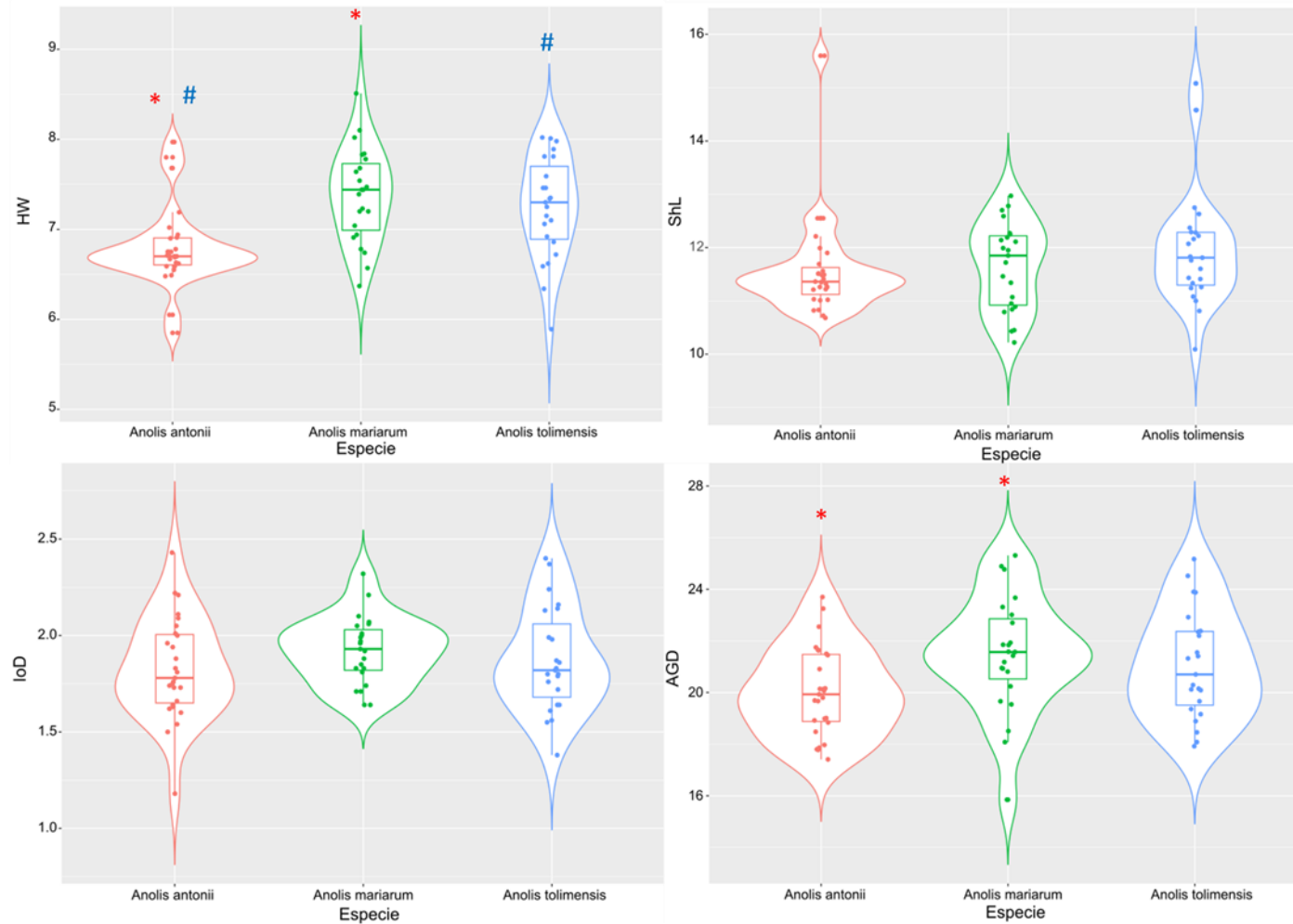
Especie (MOTU)	Voucher	Localidad	GenBank access	Ref.
<i>A. antonii</i> (3)	CZPD 4998	Mistrató, Risaralda, Colombia	MF449485	3
<i>A. antonii</i> (3)	CZPD 4077	Mistrató, Risaralda, Colombia	MF449484	3
<i>A. antonii</i> (2)	CZPD 5010	Yotoco, Valle del Cauca, Colombia	MF449483	3
<i>A. antonii</i> (1)	CZPD 5008	Filandia, Quindío, Colombia*	MF449482	3
<i>A. antonii</i> (1)	CZPD 5007	Filandia, Quindío, Colombia*	MF449481	3
<i>A. antonii</i> (1)	CZPD 3996	Apia, Risaralda, Colombia	MF449480	3
<i>A. antonii</i> (1)	CZPD 3675	Apia, Risaralda, Colombia	MF449479	3
<i>A. antonii</i> (1)	CZPD 5011	Santuario, Risaralda, Colombia	MF449478	3
<i>A. antonii</i> (1)	CZPD 5006	Filandia, Quindío, Colombia*	MF449477	3
<i>A. antonii</i> s. s. (6)	MHN-UCa 611	Dagua, Valle del Cauca, Colombia	-	1
<i>A. carpenteri</i> (25)	LSUMZ H-14688	Río San Juan, Nicaragua	AF337781	2
<i>A. fuscoauratus</i> (16)	MHUA-12496	Norosí, Bolívar, Colombia	MF449500	3
<i>A. fuscoauratus</i> (16)	MHUA-12493	Norosí, Bolívar, Colombia	MF449499	3
<i>A. fuscoauratus</i> (15)	MHUA-12433	San Carlos, Antioquia, Colombia	MF449498	3
<i>A. fuscoauratus</i> (13)	LSUMZ H-15471	Parque Estadual Guajara Mirdim, Rondônia, Brasil	AF337792	2
<i>A. fuscoauratus</i> (14)	LSUMZ H-14327	Agropecuaria Treviso, Pará, Brasil	AF337791	2
<i>A. fuscoauratus</i> (11)	LSUMZ H-14094	Río Ituxí en el Madeirera, Amazonas, Brasil	AF337790	2

<i>A. fuscoauratus</i> (10)	LSUMZ H-12538	Reserva Faunística Cuyabeno, Sucumbíos, Ecuador	AF337789	2
<i>A. fuscoauratus</i> (10)	LSUMZ H-12545	Reserva Faunística Cuyabeno, Sucumbíos, Ecuador	AF337788	2
<i>A. fuscoauratus</i> (9)	LSUMZ H-13801	5 km N Porto Walter, tierra adentro desde el Río Juruá, Acre, Brasil	AF337787	2
<i>A. fuscoauratus</i> (12)	LSUMZ H-13566	5 km N Porto Walter, tierra adentro desde el Río Juruá, Acre, Brasil	AF337786	2
<i>A. fuscoauratus</i> (7)	PEU-488	Ilhéus, Bahia, Brasil	KX760529	8
<i>A. fuscoauratus</i> (8)	H-0805	Porto Velho, Rondônia, Brasil	KX760528	8
<i>A. kemptoni</i> (20)	JMS-35	Panamá	AY909770	6
<i>A. limifrons</i> (27)	MCZ FC-14143	Desconocida	AF337783	4
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-12734	Don Matías, Antioquia, Colombia	MF449496	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-12659	Santa Rosa de Osos, Antioquia, Colombia	MF449495	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-12730	Rionegro, Antioquia, Colombia	MF449494	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-12700	Barbosa, Antioquia, Colombia	MF449493	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-12069	Santo Domingo, Antioquia, Colombia	MF449492	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-12737	Santo Domingo, Antioquia, Colombia	MF449491	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-12678	Rionegro, Antioquia, Colombia	MF449490	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-11985	Marinilla, Antioquia, Colombia	MF449489	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-11998	Girardota, Antioquia, Colombia	MF449488	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-12804	Caldas, Antioquia, Colombia	MF449487	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHUA-11077	Caldas, Antioquia, Colombia	MF449486	3
<i>A. mariarum</i> (4)	MHN-UCa 687	San Pedro de los Milagros, Antioquia, Colombia	-	1
<i>A. medemi</i> (20)	Nicholson et al (2012)	Isla Gorgona, Cauca, Colombia	KJ953921	7
<i>A. ocelloscapularis</i> (24)	SMF-79078	Quebrada Grande, Copán, Honduras	AY909767	6
<i>A. pachypus</i>	JMS-175	Cresta de Rincón de la Vieja, Alajuela, Costa Rica	AY909769	6
<i>A. polylepis</i> (21)	JMS-46	Las Alturas, Puntarenas, Costa Rica	AY909772	6
<i>A. EC1</i> (1)	MHN-UCa 905	Manizales, Caldas, Colombia	-	1
<i>A. EC1</i> (1)	MHN-UCa 685	Manizales, Caldas, Colombia	-	1
<i>A. EC1</i> (1)	MHN-UCa 891	Manizales, Caldas, Colombia	-	1
<i>A. EC4</i> (18)	chami-004	San Antonio del Chamí, Risaralda, Colombia	-	1
<i>A. EC4</i> (18)	chami-010	San Antonio del Chamí, Risaralda, Colombia	-	1
<i>A. EC4</i> (18)	chami-011	San Antonio del Chamí, Risaralda, Colombia	-	1
<i>A. tolimensis</i> (5)	MHUA-12774	Ibagué, Tolima, Colombia	MF449497	3

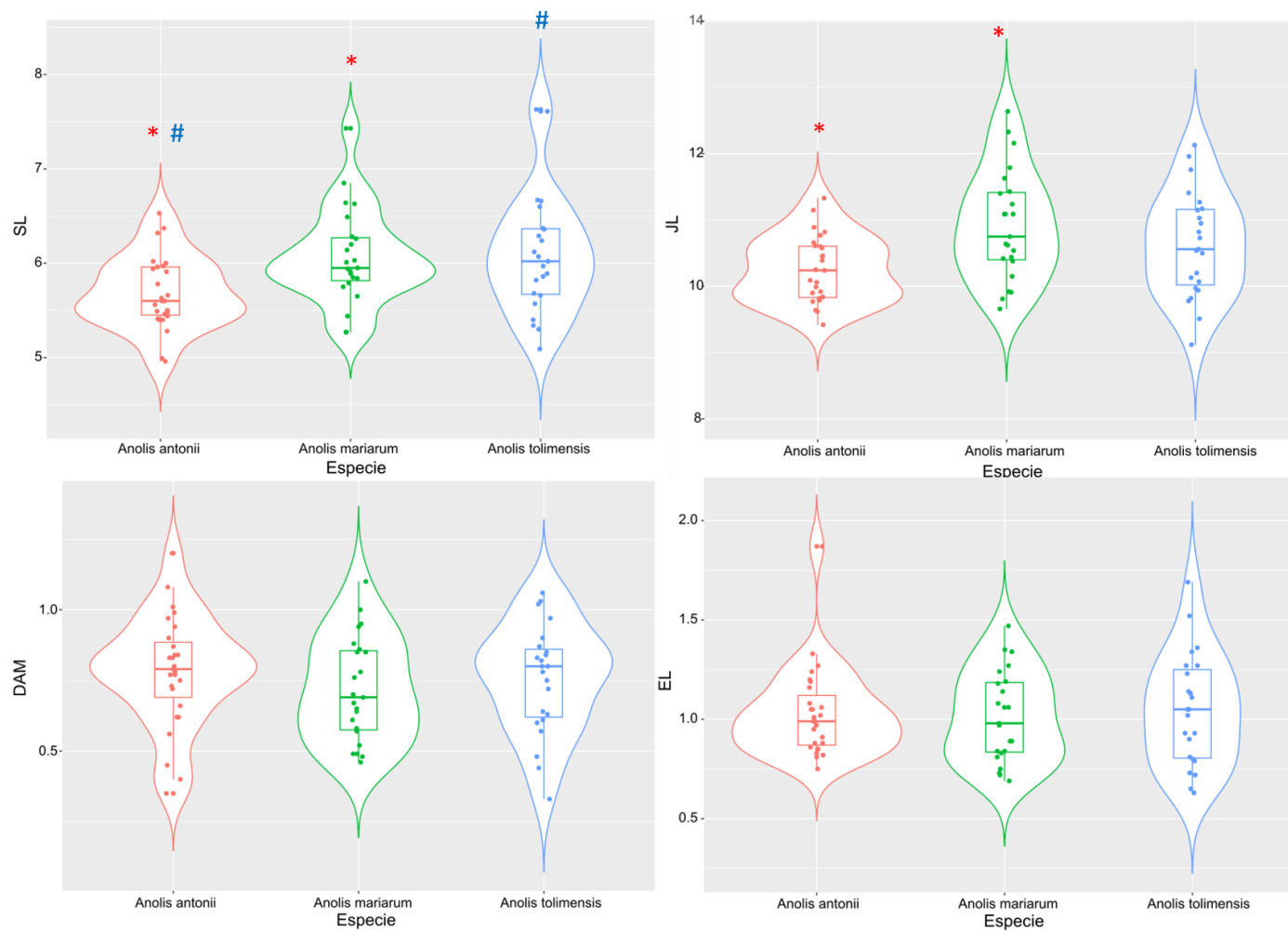
<i>A. tolimensis</i> (5)	MHN-UCa 948	Ibagué, Tolima, Colombia	-	1
<i>A. tolimensis</i> (5)	MHN-UCa 946	Ibagué, Tolima, Colombia	-	1
<i>A. tolimensis</i> (5)	MHN-UCa 947	Ibagué, Tolima, Colombia	-	1
<i>A. trachyderma</i> (23)	LSUMZ H-14300	Pará, Brasil	AF337785	2
<i>A. trachyderma</i> (22)	MTR-28203	Parque Nacional Serra do Divisor, Acre, Brasil	KX760657	8
<i>A. trachyderma</i> (22)	MTR-28049	Granja Experimental Catuaba, Acre, Brasil	KX760656	8
<i>A. trachyderma</i> (23)	LSU-14285	Brasil	AF294285	5
<i>A. urraoi</i> (17)	MHUA-12732	Urrao, Antioquia, Colombia	MF449507	3
<i>A. urraoi</i> (17)	MHUA-12731	Urrao, Antioquia, Colombia	MF449506	3
<i>A. urraoi</i> (17)	MHUA-12733	Urrao, Antioquia, Colombia	MF449505	3
<i>A. urraoi</i> (17)	MHUA-12525	Urrao, Antioquia, Colombia	MF449504	3
<i>A. urraoi</i> (17)	MHUA-12528	Urrao, Antioquia, Colombia	MF449503	3
<i>A. urraoi</i> (17)	MHUA-12523	Urrao, Antioquia, Colombia	MF449502	3
<i>A. urraoi</i> (17)	MHUA-12517	Urrao, Antioquia, Colombia	MF449501	3
<i>A. zeus</i> (26)	LDW-13076	Honduras	AY909786	6

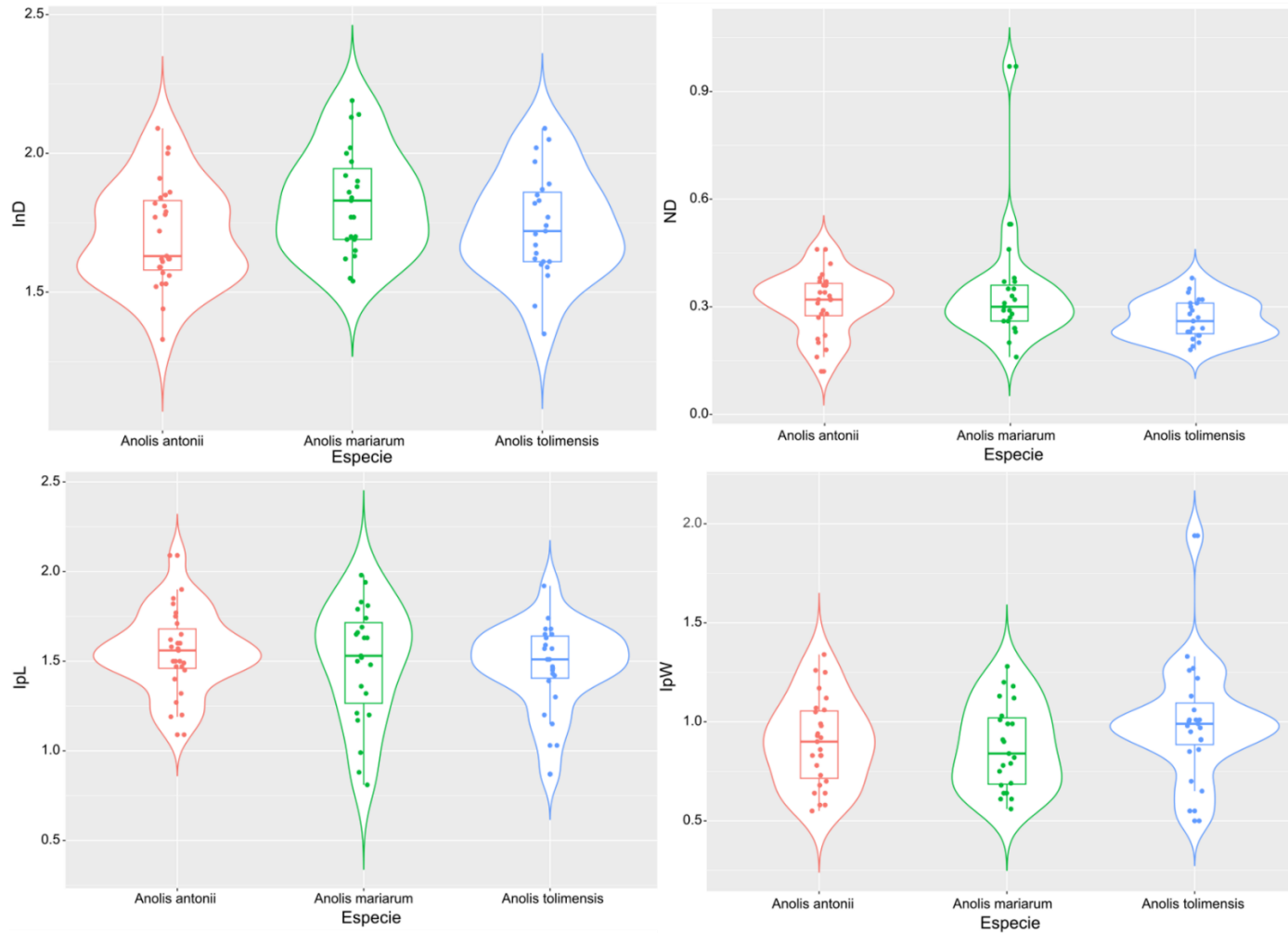


**Anexo 3: Gráficos de violines para las 19 variables morfométricas restantes entre especies identificadas *a priori análisis filogenéticos*. Las líneas dentro de las cajas representan la mediana de los datos, los límites inferiores y superiores muestran el cuartil uno (Q1) y tres (Q3), los bigotes son el valor mínimo y máximo del conjunto de datos, y el ancho del violín representa la densidad de los datos. Las abreviaturas de caracteres se enumeran en Metodología. El asterisco y el numeral indican los grupos significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ).**

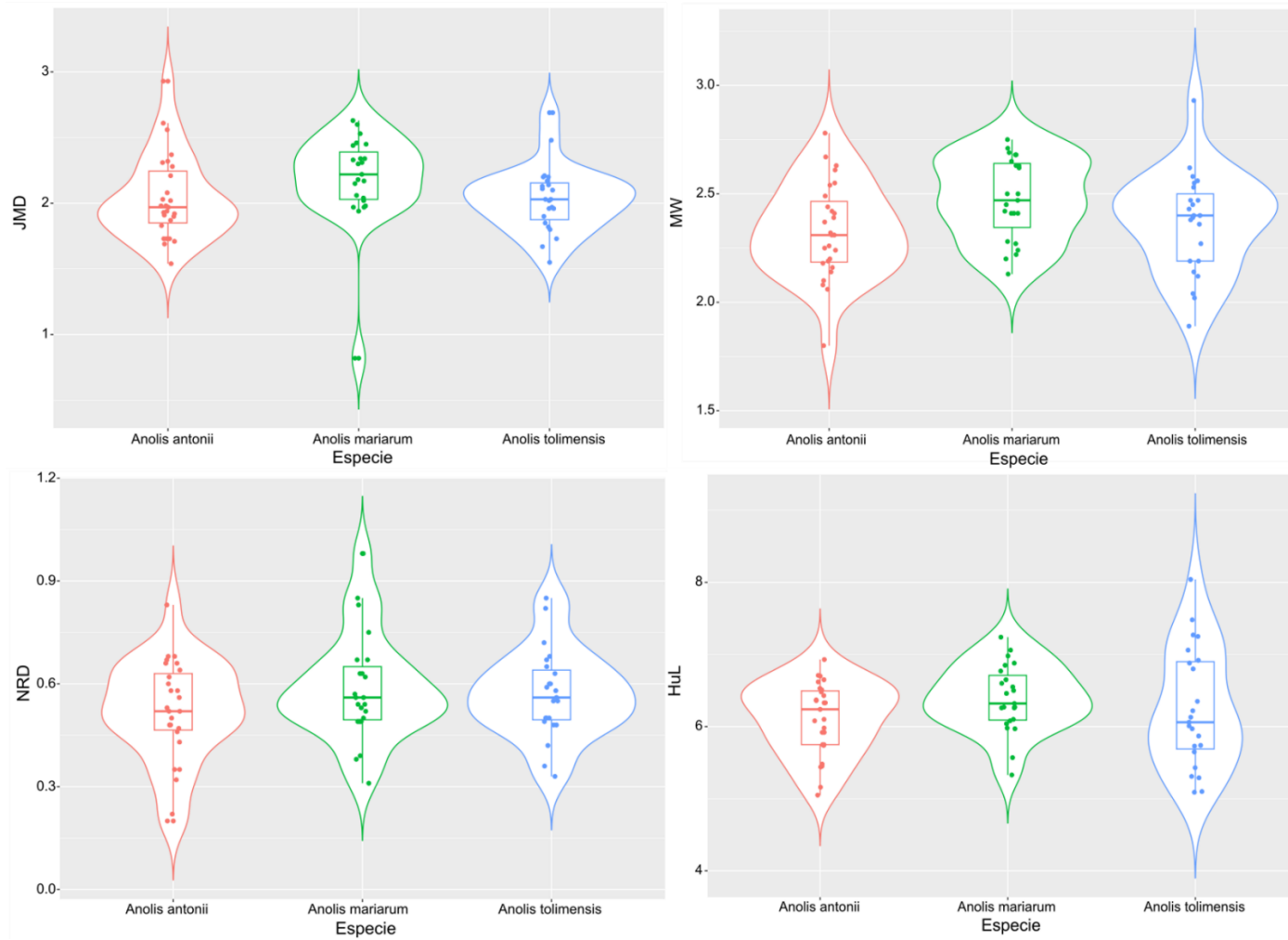


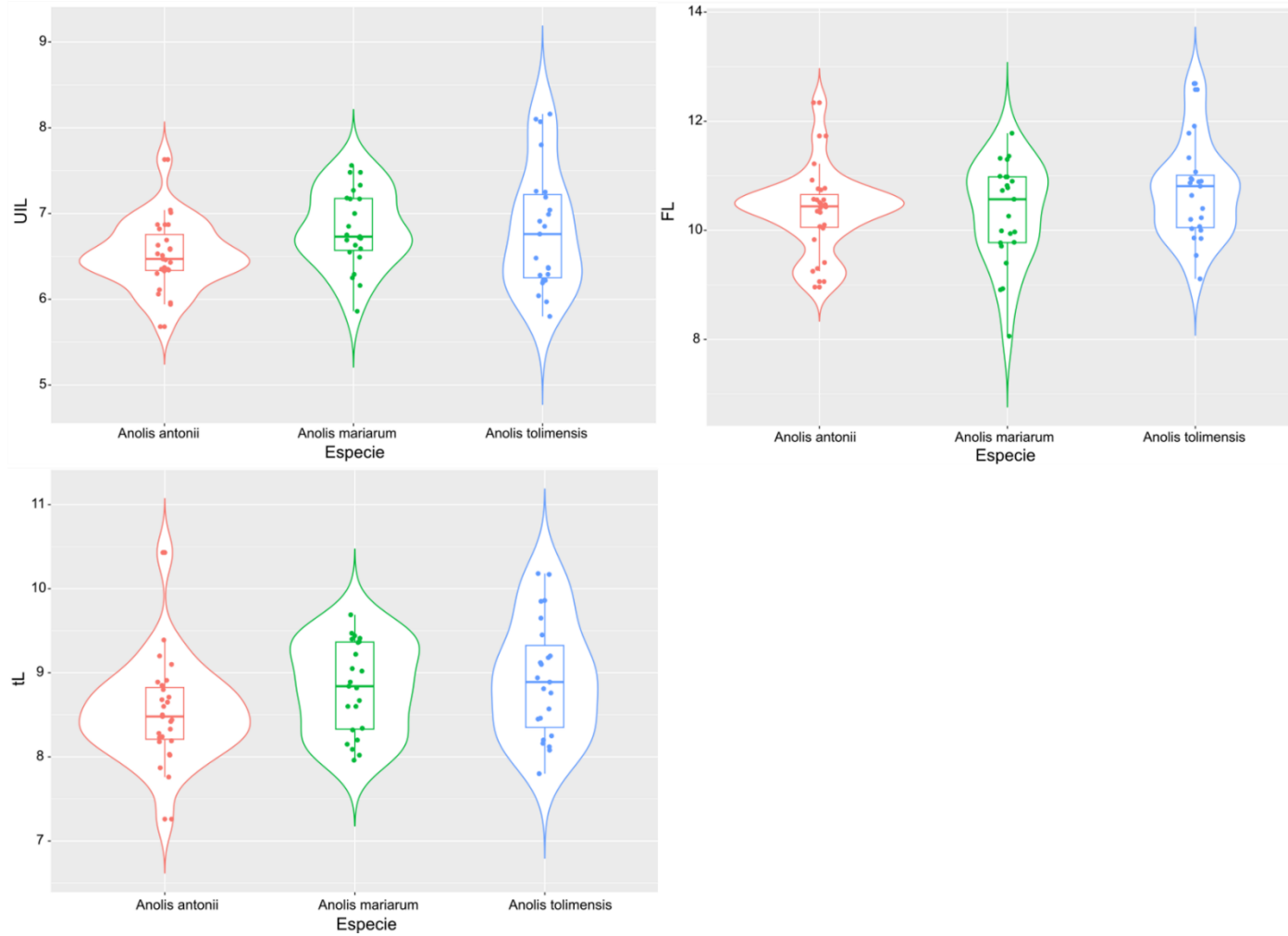
**Anexo 3:** Continuación.



**Anexo 3: Continuación.**



**Anexo 3:** Continuación.

**Anexo 3: Continuación.**



**Anexo 4: Comparación de caracteres morfométricos con una distribución normal entre especies identificadas a priori. Para cada carácter, se dan los valores F y de probabilidad (p). Los asteriscos indican aquellos caracteres heterocedásticos. Las abreviaturas de caracteres se describen en Metodología. El asterisco y numeral indican los grupos significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ).**

Caracteres morfométricos	Anova test	Anova de Welch	Prueba <i>post-hoc</i> de Tukey		
	F (p)	F (p)	<i>A. antonii</i> (n = 27)	<i>A. mariarum</i> (n = 23)	<i>A. tolimensis</i> (n = 23)
IoD	0.93 (0.39)				
AGD	3.36 (0.04)		*	*	
JL*	-	6.30 (0.00)	*	*	
DAM	0.65 (0.52)				
EL	0.10 (0.90)				
InD	2.68 (0.07)				
SL*		6.00 (0.00)	* #	*	#
ND*		3.81 (0.03)			
IpW	1.78 (0.17)				
JMD	1.75 (0.18)				
MW	3.07 (0.05)				
HuL*		2.04 (0.14)			
UIL*		3.76 (0.05)			
FL	1.60 (0.20)				
tL	2.73 (0.07)				

**Anexo 5: Comparación de caracteres morfométricos con una distribución no normal entre especies identificadas *a priori*. Para cada carácter, se dan los valores K y de probabilidad (p). Las letras indican diferencias significativas entre parejas de especies. Las abreviaturas de caracteres se describen en Metodología. El asterisco y numeral indican los grupos significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ).**

Caracteres morfométricos	Kruskall-Wallis test K (p)	Prueba <i>post-hoc</i> de Mann-Whitney con corrección de Bonferroni		
		<i>A. antonii</i> (n=27)	<i>A. mariarum</i> (n=23)	<i>A. tolimensis</i> (n=23)
SVL	10.369 (0.00)	*	*	
HL	9.937 (0.00)	*	*	
HW	16.514 (0.00)	* #	*	#
ShL	3.014(0.22)			
IpL	0.912 (0.63)			
NRD	1.814 (0.40)			

**Anexo 6: Caracteres morfométricos (en mm) de 73 individuos hembras (H) y machos (M) identificados *a priori* como *Anolis antonii* (A), *A. mariarum* (M) y *A. tolimensis* (T) utilizados para el Análisis de Componentes Principales (ACP) y el Análisis Jerárquico de Conglomerados (Clúster). Las abreviaturas de caracteres se describen en Metodología.**

Taxón identificado <i>a priori</i> (ind.)	Carácter morfométrico														
	SVL	HL	HW	HW	ShL	IoD	AGD	SL	DAM	EL	InD	ND	IpL	IpW	JMD
<i>A. mariarum</i> (1MM)	51.40	12.89	7.68	12.27	2.01	21.18	6.28	11.24	0.86	1.19	2.00	0.33	0.81	0.61	2.63
<i>A. mariarum</i> (2MM)	50.80	12.38	7.54	12.14	1.93	20.81	5.79	10.75	0.49	1.14	1.88	0.53	0.88	0.64	2.53
<i>A. mariarum</i> (3MH)	47.70	12.01	6.91	10.22	2.21	19.54	6.03	10.44	0.58	1.18	1.86	0.31	0.99	0.56	2.33
<i>A. mariarum</i> (4MM)	46.50	12.49	6.78	11.85	2.05	21.58	5.44	10.38	0.85	0.89	1.62	0.32	1.50	0.84	1.94
<i>A. mariarum</i> (5MH)	51.42	13.01	7.23	11.99	2.06	20.93	5.27	10.64	0.65	0.73	1.77	0.24	1.79	0.99	2.04
<i>A. mariarum</i> (6MM)	50.26	12.35	6.74	10.84	1.71	22.70	5.27	9.91	0.85	1.08	1.70	0.26	1.20	0.75	1.97
<i>A. mariarum</i> (7MH)	51.35	13.62	7.20	12.19	1.64	21.57	6.01	11.40	0.76	1.24	2.02	0.37	1.74	0.68	2.45
<i>A. mariarum</i> (8MH)	54.59	13.98	7.83	12.97	1.71	21.93	6.26	11.43	0.88	1.34	2.14	0.38	1.98	1.13	2.44
<i>A. mariarum</i> (9MH)	56.56	14.38	8.02	12.70	1.83	25.31	6.49	12.16	1.10	1.35	2.13	0.46	1.69	0.99	2.31
<i>A. mariarum</i> (10MH)	48.51	12.52	7.64	10.89	1.85	21.85	5.95	9.66	0.70	0.89	1.63	0.27	1.17	0.69	2.46
<i>A. mariarum</i> (11MH)	47.54	12.70	7.44	11.34	2.10	21.43	5.84	10.62	0.64	0.97	1.92	0.29	1.63	0.91	2.34
<i>A. mariarum</i> (12MH)	53.67	14.20	8.10	12.59	2.00	24.89	6.20	11.63	0.48	0.81	1.83	0.37	1.53	1.03	2.02
<i>A. mariarum</i> (13MH)	50.20	12.87	7.44	10.95	1.97	21.84	5.91	10.54	0.49	0.69	1.69	0.35	1.32	0.82	2.06
<i>A. mariarum</i> (14MM)	44.40	12.16	6.57	10.43	1.81	15.85	5.65	10.15	0.61	0.84	1.65	0.24	1.63	0.90	1.97
<i>A. mariarum</i> (15MH)	53.98	14.59	7.84	12.78	1.96	24.77	6.63	11.79	0.67	1.06	1.84	0.97	1.48	1.20	2.22
<i>A. mariarum</i> (16MM)	52.22	14.35	7.78	12.25	1.92	19.66	6.85	12.33	0.52	0.84	1.97	0.16	1.65	0.64	2.18
<i>A. mariarum</i> (17MH)	51.38	13.50	7.47	10.79	1.74	23.67	5.94	11.09	0.69	0.98	1.90	0.23	1.94	1.18	0.82
<i>A. mariarum</i> (18MM)	54.46	14.76	8.51	11.95	2.32	23.31	7.43	12.64	0.95	1.06	2.19	0.35	1.83	0.61	2.34
<i>A. mariarum</i> (19MH)	45.31	12.08	7.04	10.45	1.83	18.08	5.85	9.81	0.78	0.83	1.55	0.29	1.81	1.28	1.98
<i>A. mariarum</i> (20MM)	46.56	12.26	7.20	11.07	1.88	20.95	5.89	9.92	1.00	1.27	1.69	0.20	1.21	0.79	2.15
<i>A. mariarum</i> (21MM)	50.02	13.52	7.39	12.11	1.99	20.24	6.64	11.09	0.94	1.47	1.77	0.30	1.66	1.12	2.30

<i>A. mariarum</i> (22MH)	50.99	13.35	6.94	11.72	2.07	23.01	6.14	11.09	0.46	0.72	1.70	0.28	1.52	1.01	2.60
<i>A. mariarum</i> (23MM)	46.52	12.78	6.37	11.46	1.64	18.51	5.75	10.42	0.57	0.75	1.54	0.26	1.36	0.78	2.17
<i>A. antonii</i> (24AM)	46.84	12.58	6.59	12.21	2.43	19.80	5.40	10.77	0.79	0.91	1.33	0.37	2.09	1.12	2.31
<i>A. antonii</i> (25AH)	52.11	13.30	7.02	11.56	1.74	22.55	6.02	11.15	0.94	0.95	1.86	0.37	1.50	1.07	2.32
<i>A. antonii</i> (26AH)	52.11	13.85	7.97	15.60	1.66	20.16	6.00	10.60	1.20	1.87	2.02	0.36	1.90	1.06	2.56
<i>A. antonii</i> (27AH)	46.26	11.70	6.62	11.26	1.62	19.93	5.50	9.82	0.84	1.05	1.61	0.34	1.27	0.73	1.87
<i>A. antonii</i> (28AH)	47.45	12.46	6.78	11.02	2.11	21.63	5.78	10.24	0.35	0.88	1.44	0.46	1.50	0.99	1.83
<i>A. antonii</i> (29AH)	50.75	13.34	7.80	11.32	2.22	20.91	5.97	10.82	0.77	0.83	2.09	0.42	1.58	0.83	2.61
<i>A. antonii</i> (30AH)	49.46	13.03	6.75	11.35	1.73	21.50	5.63	10.58	0.78	1.08	1.81	0.39	1.45	0.78	2.02
<i>A. antonii</i> (31AM)	45.91	11.37	6.05	11.36	2.05	21.45	5.60	9.84	0.87	0.85	1.62	0.46	1.71	1.26	1.91
<i>A. antonii</i> (32AH)	46.83	12.48	6.70	10.68	1.81	18.92	6.37	10.61	0.80	0.88	1.59	0.38	1.75	0.90	1.98
<i>A. antonii</i> (33AH)	47.21	12.47	6.71	11.69	1.96	18.84	5.91	10.45	0.72	1.05	1.53	0.36	1.62	1.25	2.28
<i>A. antonii</i> (34AM)	46.58	11.63	5.85	11.41	1.18	19.01	5.60	9.62	0.84	1.33	1.52	0.33	1.49	0.94	1.73
<i>A. antonii</i> (35AH)	45.70	12.23	6.75	11.49	2.01	18.99	5.48	9.79	0.45	1.06	1.85	0.27	1.20	0.55	1.92
<i>A. antonii</i> (36AH)	45.48	12.65	6.59	11.26	1.83	17.80	5.56	9.80	0.75	1.02	1.82	0.21	1.57	0.70	2.93
<i>A. antonii</i> (37AM)	46.85	12.28	6.69	11.21	1.64	20.07	5.96	10.06	0.66	0.85	1.62	0.32	1.32	0.83	1.97
<i>A. antonii</i> (38AM)	44.59	11.38	6.48	11.22	1.54	17.86	5.28	9.99	0.73	1.20	1.57	0.28	1.60	1.05	1.71
<i>A. antonii</i> (39AH)	48.53	12.01	6.75	10.72	1.76	21.66	5.66	9.77	0.40	1.19	1.63	0.32	1.47	1.17	2.03
<i>A. antonii</i> (40AM)	44.27	12.47	6.55	11.51	2.21	17.41	4.96	10.46	1.08	1.27	1.77	0.29	1.85	0.98	1.93
<i>A. antonii</i> (41AH)	49.00	12.73	6.67	11.01	2.09	21.75	5.96	10.66	1.01	1.24	1.59	0.28	1.40	0.64	2.37
<i>A. antonii</i> (42AM)	48.80	11.74	6.91	11.51	1.75	19.69	4.99	10.25	0.77	1.01	1.91	0.31	1.19	0.58	2.08
<i>A. antonii</i> (43AM)	46.90	13.42	6.70	10.83	1.94	20.13	5.94	10.39	0.83	1.16	1.84	0.36	1.65	0.93	1.73
<i>A. antonii</i> (44AH)	50.80	12.99	7.68	12.55	2.00	23.70	6.32	10.89	0.62	0.97	2.00	0.34	1.82	0.86	1.69
<i>A. antonii</i> (45AM)	43.90	11.92	6.49	11.99	1.78	17.78	5.44	9.42	0.99	0.86	1.72	0.12	1.60	0.92	1.98
<i>A. antonii</i> (46AM)	45.50	11.93	6.70	11.90	1.63	19.67	5.46	9.92	0.97	0.82	1.62	0.16	1.50	0.64	1.54
<i>A. antonii</i> (47AM)	44.51	11.95	6.94	11.03	1.60	17.97	5.49	10.09	0.56	0.81	1.56	0.20	1.56	1.34	1.73
<i>A. antonii</i> (48AM)	45.63	11.79	6.63	10.82	1.73	18.48	5.41	9.64	0.90	0.99	1.53	0.18	1.09	0.58	1.90
<i>A. antonii</i> (49AH)	45.61	12.07	6.90	11.48	1.50	20.14	5.40	9.90	0.62	0.99	1.78	0.22	1.47	0.83	1.94
<i>A. antonii</i> (50AH)	51.44	13.44	7.19	12.55	1.88	23.25	6.53	11.33	0.83	0.75	1.79	0.32	1.77	0.68	2.21
<i>A. tolimensis</i> (51TM)	49.93	13.19	6.59	11.24	1.64	20.15	5.68	11.17	0.64	0.80	1.89	0.24	1.46	1.01	2.02
<i>A. tolimensis</i> (52TM)	48.77	12.40	7.30	11.81	2.13	20.09	6.02	11.76	1.02	0.90	2.02	0.22	1.92	0.86	1.85
<i>A. tolimensis</i> (53TH)	50.97	13.09	7.59	11.33	2.14	22.38	6.29	11.03	0.44	1.14	1.82	0.29	1.42	0.99	1.96
<i>A. tolimensis</i> (54TM)	44.97	11.81	6.72	10.09	1.72	18.89	5.66	9.82	0.72	0.81	1.61	0.18	1.51	1.22	1.55
<i>A. tolimensis</i> (55TH)	46.30	11.88	5.89	11.41	1.55	20.12	5.09	9.12	1.03	0.65	1.45	0.21	1.43	0.95	1.90
<i>A. tolimensis</i> (56TM)	47.41	12.06	6.34	12.29	1.83	18.46	5.34	9.78	0.78	1.27	1.60	0.31	1.63	1.13	2.21
<i>A. tolimensis</i> (57TM)	49.34	13.51	6.62	11.08	1.99	18.08	6.12	11.27	0.61	0.73	2.05	0.22	1.51	0.70	2.03



<i>A. tolimensis</i> (58TM)	53.06	14.72	7.98	12.75	2.24	21.32	7.63	12.13	0.60	0.72	1.85	0.32	1.39	0.85	2.14
<i>A. tolimensis</i> (59TM)	45.70	12.24	7.25	10.81	1.76	19.36	5.97	10.13	0.33	0.63	1.35	0.23	1.20	1.94	1.97
<i>A. tolimensis</i> (60TM)	51.76	13.33	7.46	12.16	1.82	23.88	6.66	10.56	0.85	0.93	1.59	0.20	1.68	1.33	2.69
<i>A. tolimensis</i> (61TH)	51.09	13.13	7.35	12.63	1.56	23.90	6.07	10.54	0.82	1.34	1.77	0.23	1.45	1.01	2.20
<i>A. tolimensis</i> (62TH)	51.00	12.93	7.15	12.37	1.61	22.35	6.37	10.95	0.80	1.27	1.83	0.19	1.59	1.27	2.11
<i>A. tolimensis</i> (63TM)	44.93	12.08	7.10	11.00	1.64	17.92	5.30	9.94	0.63	1.11	1.74	0.24	1.30	1.06	2.10
<i>A. tolimensis</i> (64TH)	51.95	13.61	8.02	11.83	2.16	20.29	6.67	11.41	0.57	1.13	2.09	0.28	1.57	0.91	2.17
<i>A. tolimensis</i> (65TH)	47.14	12.03	6.86	14.58	1.38	21.41	5.40	9.51	0.84	1.69	1.62	0.32	0.87	0.50	1.67
<i>A. tolimensis</i> (66TM)	45.43	12.22	6.92	11.26	1.80	19.66	5.86	10.07	0.48	0.79	1.71	0.26	1.47	1.00	2.03
<i>A. tolimensis</i> (67TM)	52.71	13.31	8.01	11.60	1.87	22.20	6.60	11.15	0.87	1.23	1.61	0.30	1.65	0.98	2.20
<i>A. tolimensis</i> (68TH)	48.11	12.53	7.46	12.07	1.86	21.55	6.24	10.73	0.80	0.93	1.67	0.31	1.68	0.91	1.73
<i>A. tolimensis</i> (69TH)	51.12	14.34	7.81	12.28	2.37	24.52	5.89	10.50	0.97	1.52	1.97	0.35	1.57	1.01	1.80
<i>A. tolimensis</i> (70TM)	46.23	12.37	7.06	11.43	1.79	19.16	5.57	9.97	1.06	1.36	1.56	0.34	1.15	0.55	1.96
<i>A. tolimensis</i> (71TM)	48.77	12.93	7.34	11.76	1.80	20.70	6.36	10.20	0.75	1.05	1.64	0.23	1.65	1.26	1.82
<i>A. tolimensis</i> (72TH)	54.24	14.10	7.89	12.22	2.40	25.17	7.61	11.96	0.90	1.02	1.87	0.38	1.74	0.97	2.13
<i>A. tolimensis</i> (73TH)	53.98	13.26	7.81	15.08	1.98	22.92	5.82	10.82	0.83	1.05	1.72	0.27	1.03	0.65	2.48

**Anexo 6:** Continuación.

Taxón identificado <i>a priori</i> (ind.)	Carácter morfométrico				
	MW	HuL	UIL	FL	tL
<i>A. mariarum</i> (1MM)	2.41	6.55	6.75	9.99	8.89
<i>A. mariarum</i> (2MM)	2.63	6.26	6.55	9.77	9.22
<i>A. mariarum</i> (3MH)	2.50	6.46	6.63	8.06	7.96
<i>A. mariarum</i> (4MM)	2.28	5.97	6.25	10.98	9.36
<i>A. mariarum</i> (5MH)	2.41	6.27	6.72	10.99	9.37
<i>A. mariarum</i> (6MM)	2.47	5.33	5.86	9.94	8.60
<i>A. mariarum</i> (7MH)	2.69	6.65	6.73	10.73	8.60
<i>A. mariarum</i> (8MH)	2.75	6.88	7.27	11.30	9.47
<i>A. mariarum</i> (9MH)	2.24	7.24	7.48	9.97	9.41
<i>A. mariarum</i> (10MH)	2.41	6.27	6.59	8.91	8.15
<i>A. mariarum</i> (11MH)	2.65	6.50	6.71	8.93	8.20
<i>A. mariarum</i> (12MH)	2.63	7.06	7.18	10.82	9.44
<i>A. mariarum</i> (13MH)	2.20	6.10	6.29	10.57	8.34
<i>A. mariarum</i> (14MM)	2.27	6.04	6.16	9.78	8.09
<i>A. mariarum</i> (15MH)	2.68	6.77	7.00	10.78	9.40
<i>A. mariarum</i> (16MM)	2.45	6.32	7.56	9.40	9.69
<i>A. mariarum</i> (17MH)	2.71	6.60	6.49	11.32	8.02
<i>A. mariarum</i> (18MM)	2.68	6.26	7.33	11.78	9.02
<i>A. mariarum</i> (19MH)	2.42	6.98	7.17	9.71	8.67
<i>A. mariarum</i> (20MM)	2.13	5.98	6.85	10.26	8.82
<i>A. mariarum</i> (21MM)	2.62	6.85	7.48	10.98	9.05
<i>A. mariarum</i> (22MH)	2.22	6.08	6.69	10.90	8.84
<i>A. mariarum</i> (23MM)	2.50	5.57	7.17	11.36	8.32
<i>A. antonii</i> (24AM)	2.78	6.10	6.82	10.49	9.39
<i>A. antonii</i> (25AH)	2.06	6.70	6.87	10.44	8.89
<i>A. antonii</i> (26AH)	2.14	6.93	7.63	12.34	10.43
<i>A. antonii</i> (27AH)	2.42	5.75	5.94	10.04	7.26
<i>A. antonii</i> (28AH)	2.54	6.24	6.46	9.41	8.60
<i>A. antonii</i> (29AH)	2.55	5.98	6.69	10.57	8.85





<i>A. antonii</i> (30AH)	2.31	6.33	6.43	10.10	7.87
<i>A. antonii</i> (31AM)	2.44	5.92	6.34	10.41	8.71
<i>A. antonii</i> (32AH)	2.49	5.48	6.06	9.30	7.76
<i>A. antonii</i> (33AH)	2.26	5.75	6.37	10.33	9.10
<i>A. antonii</i> (34AM)	1.80	5.44	6.35	10.07	8.03
<i>A. antonii</i> (35AH)	2.39	6.43	6.87	10.47	8.28
<i>A. antonii</i> (36AH)	2.20	5.45	6.30	9.25	8.02
<i>A. antonii</i> (37AM)	2.19	6.48	6.51	10.51	8.91
<i>A. antonii</i> (38AM)	2.16	5.05	6.47	10.56	8.65
<i>A. antonii</i> (39AH)	2.63	6.08	6.33	10.56	8.24
<i>A. antonii</i> (40AM)	2.18	5.16	5.68	9.06	8.68
<i>A. antonii</i> (41AH)	2.32	6.71	6.87	9.83	8.33
<i>A. antonii</i> (42AM)	2.08	6.53	6.58	10.43	8.19
<i>A. antonii</i> (43AM)	2.67	5.92	6.53	8.96	8.42
<i>A. antonii</i> (44AH)	2.61	6.51	6.63	11.73	8.80
<i>A. antonii</i> (45AM)	2.25	6.36	6.59	10.92	8.23
<i>A. antonii</i> (46AM)	2.37	6.62	7.04	11.22	8.50
<i>A. antonii</i> (47AM)	2.41	5.74	5.96	10.35	8.48
<i>A. antonii</i> (48AM)	2.10	6.33	6.35	10.76	8.18
<i>A. antonii</i> (49AH)	2.24	6.65	6.11	10.74	8.44
<i>A. antonii</i> (50AH)	2.31	6.37	7.01	10.77	9.20
<i>A. tolimensis</i> (51TM)	2.19	5.29	5.97	10.89	8.45
<i>A. tolimensis</i> (52TM)	2.47	5.73	6.22	10.90	9.45
<i>A. tolimensis</i> (53TH)	2.62	5.74	6.04	9.11	8.25
<i>A. tolimensis</i> (54TM)	2.02	5.10	5.80	9.54	8.08
<i>A. tolimensis</i> (55TH)	1.89	6.35	6.48	10.07	8.16
<i>A. tolimensis</i> (56TM)	2.04	6.01	6.37	10.23	8.76
<i>A. tolimensis</i> (57TM)	2.53	5.97	7.25	10.40	9.18
<i>A. tolimensis</i> (58TM)	2.93	7.48	8.16	11.78	9.85
<i>A. tolimensis</i> (59TM)	2.55	5.87	6.29	9.85	7.80
<i>A. tolimensis</i> (60TM)	2.43	7.27	8.07	11.07	10.17
<i>A. tolimensis</i> (61TH)	2.40	6.80	7.19	10.93	8.94
<i>A. tolimensis</i> (62TH)	2.27	5.65	6.85	10.95	8.57
<i>A. tolimensis</i> (63TM)	2.36	5.09	6.19	10.00	8.12

<i>A. tolimensis</i> (64TH)	2.47	6.06	6.22	10.81	9.10
<i>A. tolimensis</i> (65TH)	2.14	7.25	7.80	12.58	9.20
<i>A. tolimensis</i> (66TM)	2.38	5.43	6.28	10.20	8.81
<i>A. tolimensis</i> (67TM)	2.19	6.88	7.04	10.03	9.12
<i>A. tolimensis</i> (68TH)	2.56	6.22	6.36	10.64	9.86
<i>A. tolimensis</i> (69TH)	2.40	6.13	6.91	10.87	8.89
<i>A. tolimensis</i> (70TM)	2.12	5.31	6.76	9.86	8.20
<i>A. tolimensis</i> (71TM)	2.39	7.06	7.26	11.33	8.46
<i>A. tolimensis</i> (72TH)	2.58	6.92	6.99	11.91	9.65
<i>A. tolimensis</i> (73TH)	2.45	8.04	8.10	12.69	10.18



**Anexo 7: Contribución de las variables morfométricas en la separación de hembras y machos de las tres especies de anoles andinas. Las variables más importantes para cada eje están en negrilla. Las abreviaturas de caracteres se enumeran en Metodología.**

Carácter morfométrico	PC1	PC2
HL	0.611	<b>0.589</b>
HW	0.700	0.273
SL	0.780	<b>0.359</b>
IoD	0.959	0.049
InD	0.793	0.220
ND	0.912	-0.117
DAM	<b>0.980</b>	-0.094
EL	0.968	0.121
JL	0.643	<b>0.642</b>
JMD	0.944	-0.066
NRD	0.907	-0.118
IpL	<b>0.976</b>	-0.028
IpW	<b>0.981</b>	-0.082
MW	0.943	0.071
AGD	0.600	-0.410
HuL	0.855	-0.245
UIL	0.872	-0.104
FL	0.926	-0.161
ShL	0.879	-0.218
tL	0.858	-0.055

**Anexo 8: Porcentaje de distancia genética (K2P) intraMOTU (en la diagonal) e interMOTU (debajo de la diagonal) de *Anolis* estimadas a partir del fragmento mitocondrial amplificado. Número de especímenes para cada MOTU en paréntesis. EC = especie candidata; s.s. = sensu stricto.**

Número y nombre de la MOTU (n)	Numero de la MOTU												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>A. EC1</i> (9)	0.42												
2. <i>A. EC2</i> (1)	2.46	-											
3. <i>A. EC3</i> (2)	3.70	4.29	0										
4. <i>A. mariarum</i> (12)	5.37	5.47	5.78	2.01									
5. <i>A. tolimensis</i> (4)	10.57	11.33	11.95	9.61	1.19								
6. <i>A. antonii</i> s. s. (1)	14.35	14.66	16.27	15.03	14.08	-							
7. <i>A. fuscoauratus</i> complex (1)	16.50	16.47	17.84	15.96	14.74	18.62	-						
8. <i>A. fuscoauratus</i> complex (1)	15.36	15.72	16.23	14.96	14.03	17.54	4.81	-					
9. <i>A. fuscoauratus</i> complex (1)	14.05	14.29	15.33	14.25	13.76	14.54	5.11	3.28	-				
10. <i>A. fuscoauratus</i> complex (2)	14.36	14.89	15.80	14.78	14.26	15.79	5.42	4.71	3.58	0.15			
11. <i>A. fuscoauratus</i> complex (1)	14.65	14.67	15.49	14.63	14.25	15.59	5.83	3.88	2.95	4.05	-		
12. <i>A. fuscoauratus</i> complex (1)	14.25	14.02	15.66	14.07	13.73	15.43	5.53	3.99	3.66	4.30	4.05	-	
13. <i>A. fuscoauratus</i> complex (1)	14.35	14.29	16.05	14.79	14.48	15.03	5.23	3.89	2.95	3.98	3.18	3.59	-
14. <i>A. fuscoauratus</i> complex (1)	14.49	14.57	16.16	14.78	14.00	14.73	5.54	4.60	3.58	4.05	3.65	3.98	3.42
15. <i>A. fuscoauratus</i> complex (1)	14.85	15.20	15.36	14.31	14.56	16.84	6.80	5.43	4.60	5.42	5.41	5.15	4.88
16. <i>A. fuscoauratus</i> complex (2)	15.56	15.18	16.19	15.20	14.17	15.16	7.88	6.62	6.06	7.88	6.42	6.62	6.73
17. <i>A. urraoi</i> (7)	14.49	15.21	15.01	13.86	13.27	14.70	14.60	13.46	11.70	12.09	12.84	11.94	12.55
18. <i>A. EC4</i> (3)	13.65	13.92	14.52	13.72	12.53	13.77	14.01	12.11	11.38	11.22	11.53	10.93	11.22
19. <i>A. medemi</i> (1)	12.68	12.71	14.50	12.90	12.23	13.05	12.29	11.01	9.33	9.60	10.38	8.92	9.69
20. <i>A. kemptoni</i> (1)	13.84	14.50	15.47	14.40	12.07	13.95	13.92	12.84	10.91	11.93	12.00	11.19	11.46
21. <i>A. polylepis</i> (1)	19.79	19.86	21.13	21.32	21.32	20.09	22.29	20.67	18.75	18.23	19.36	18.67	18.17



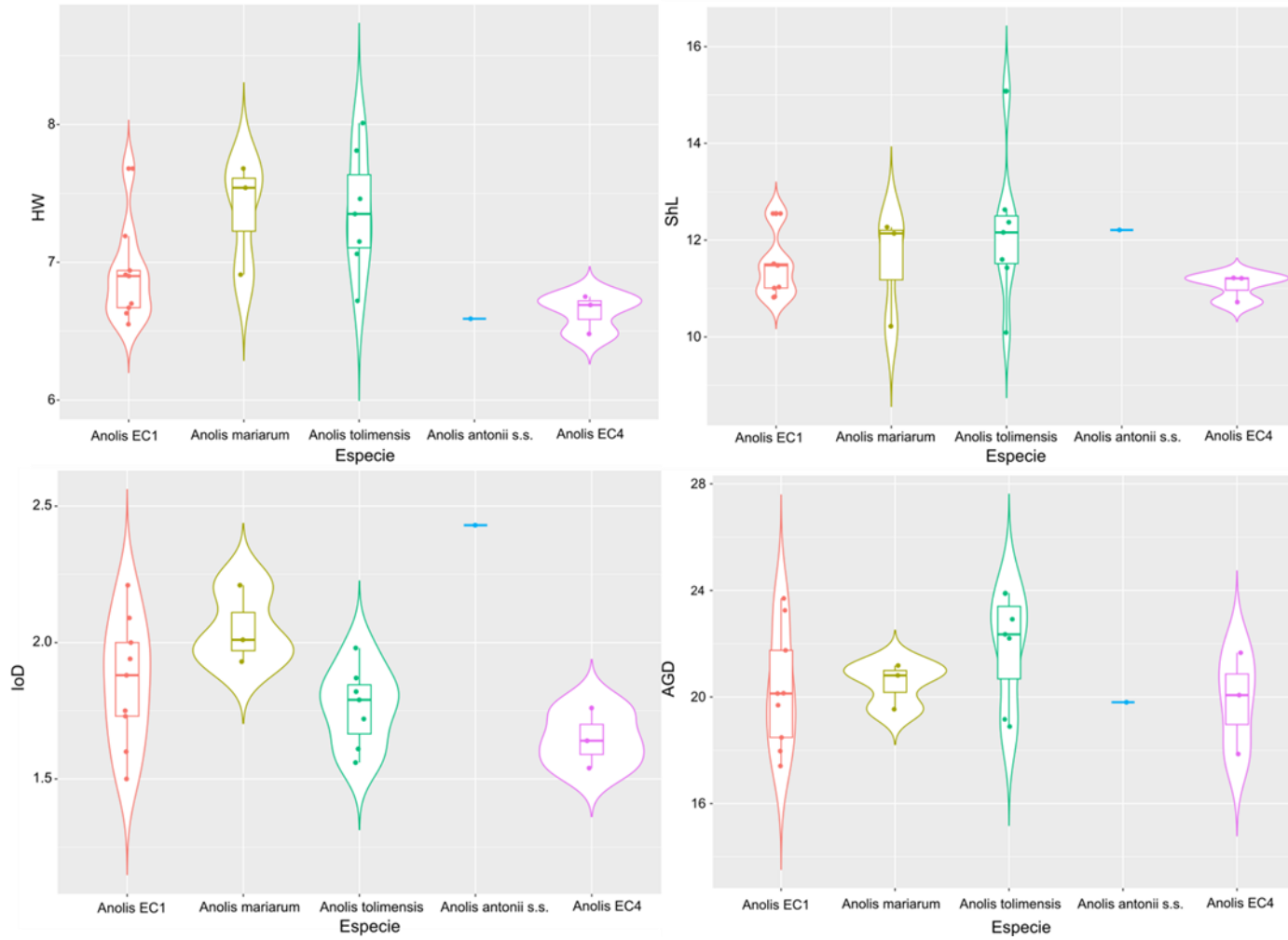
22. <i>A. trachyderma</i> complex (2)	26.69	22.49	23.94	26.55	26.69	25.80	26.61	26.28	25.50	26.51	26.06	25.86	26.13
23. <i>A. trachyderma</i> complex (2)	21.91	27.03	27.03	22.29	23.68	21.55	24.01	22.87	20.61	21.18	21.08	20.85	20.83
24. <i>A. ocelloscapularis</i> (1)	22.57	23.17	25.13	24.64	23.91	23.14	25.01	23.41	20.78	20.93	21.58	21.40	20.35
25. <i>A. carpenteri</i> (2)	20.50	20.47	21.96	22.31	22.94	21.58	23.48	22.63	22.03	20.32	20.65	20.28	20.68
26. <i>A. zeus</i> (1)	20.78	21.21	22.07	21.08	22.19	22.99	24.53	23.23	20.29	20.90	20.79	20.21	20.61
27. <i>A. limifrons</i> (1)	20.69	20.75	22.82	22.22	21.56	21.81	24.18	23.45	20.48	20.67	20.89	20.30	20.49

## Anexo 8: Continuación.

Numero de la MOTU	Numero de la MOTU													
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
14	-													
15	5.06	-												
16	6.37	6.67	0.09											
17	12.43	13.34	13.17	0.18										
18	10.98	12.69	12.19	4.84	0.42									
19	9.25	11.26	10.49	8.21	7.44	-								
20	11.54	13.30	12.65	11.46	9.87	9.48	-							
21	18.69	20.87	21.17	19.45	18.16	18.63	17.85	-						
22	25.67	27.00	26.65	25.60	25.85	24.71	24.47	26.76	1.04					
23	20.92	23.61	23.62	21.46	21.31	19.88	20.79	22.54	8.39	0.89				
24	20.55	23.68	25.15	23.03	22.39	20.71	21.10	22.36	23.77	18.57	-			
25	20.58	22.03	21.52	21.98	20.88	20.01	20.63	22.71	19.57	17.08	1828	0		
26	20.70	22.78	22.56	21.58	20.02	18.77	20.89	21.42	19.26	15.79	20.69	18.65	-	
27	20.37	23.56	22.60	21.92	19.98	18.46	19.82	21.35	19.49	16.30	20.86	17.75	9.95	-



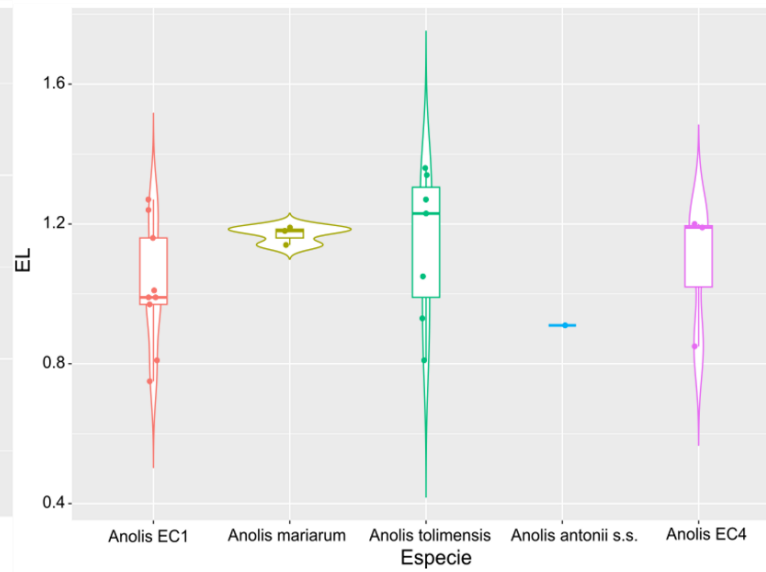
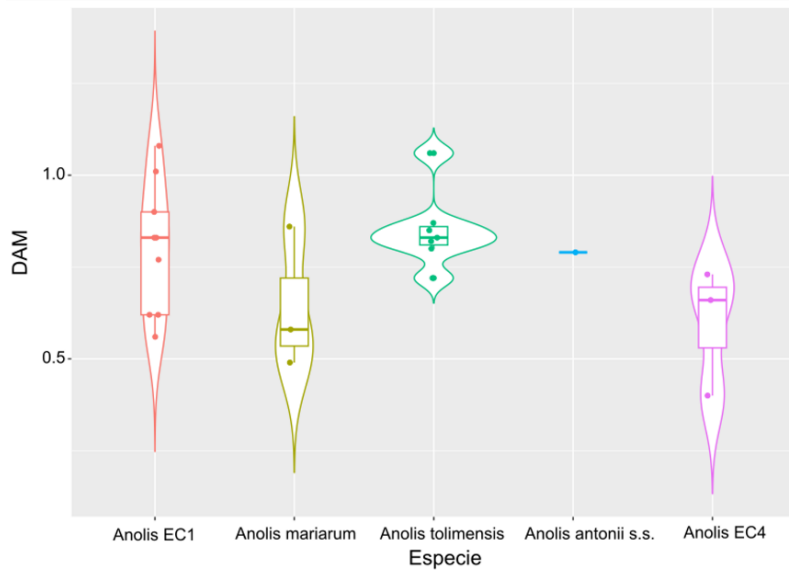
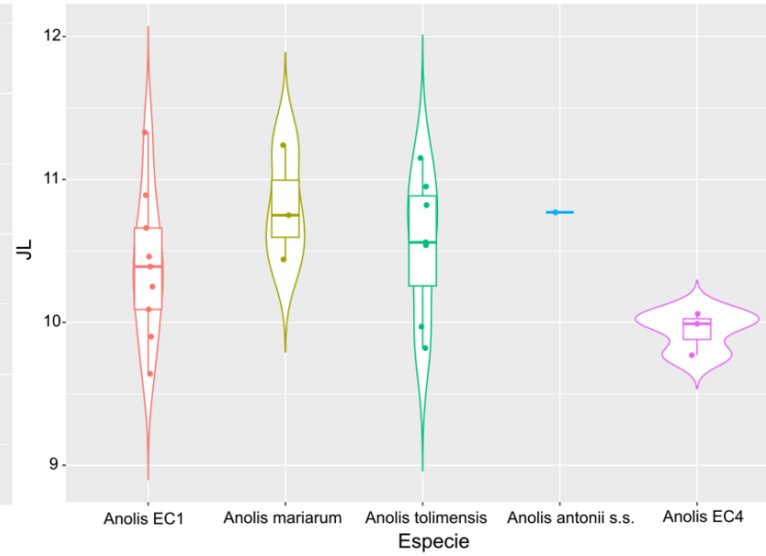
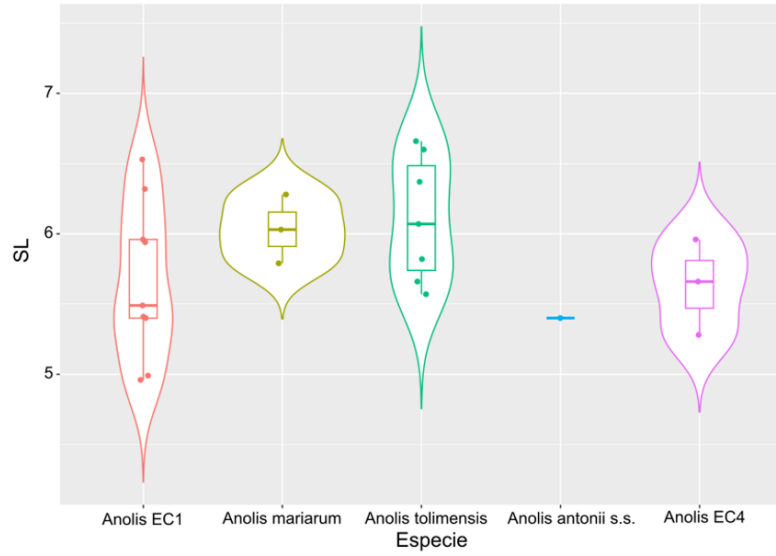
**Anexo 9: Gráficos de violines para las 19 variables morfométricas restantes entre especies identificadas *a posteriori*. Las líneas dentro de las cajas representan la mediana de los datos, los límites inferiores y superiores muestran el cuartil uno (Q1) y tres (Q3), los bigotes son el valor mínimo y máximo del conjunto de datos, y el ancho del violín representa la densidad de los datos. Las abreviaturas de caracteres se enumeran en Metodología.**





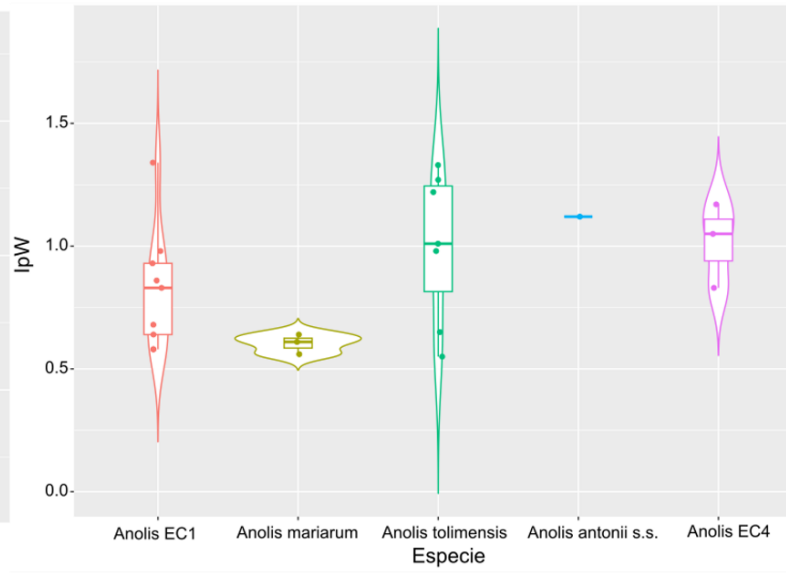
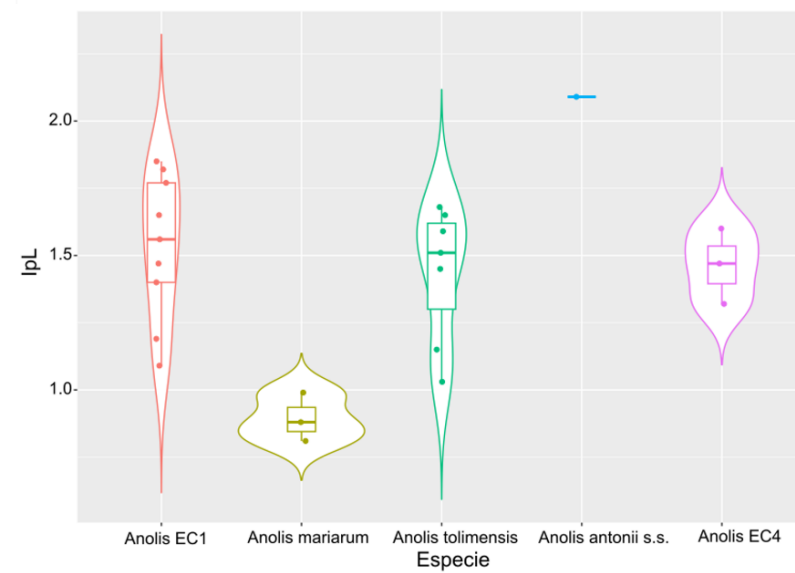
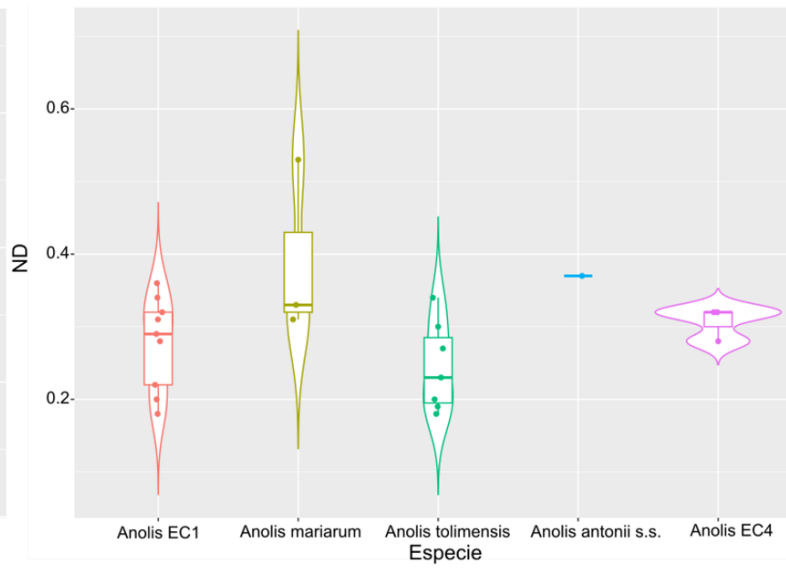
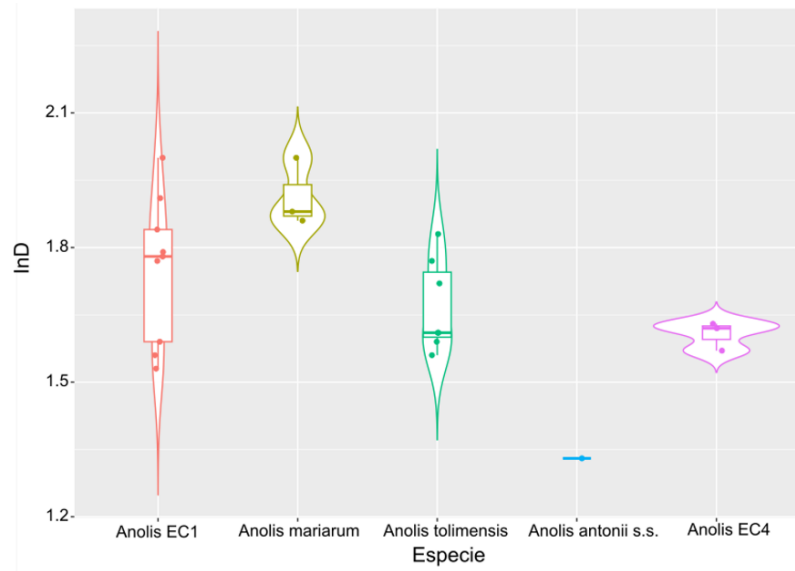


**Anexo 9:** Continuación.



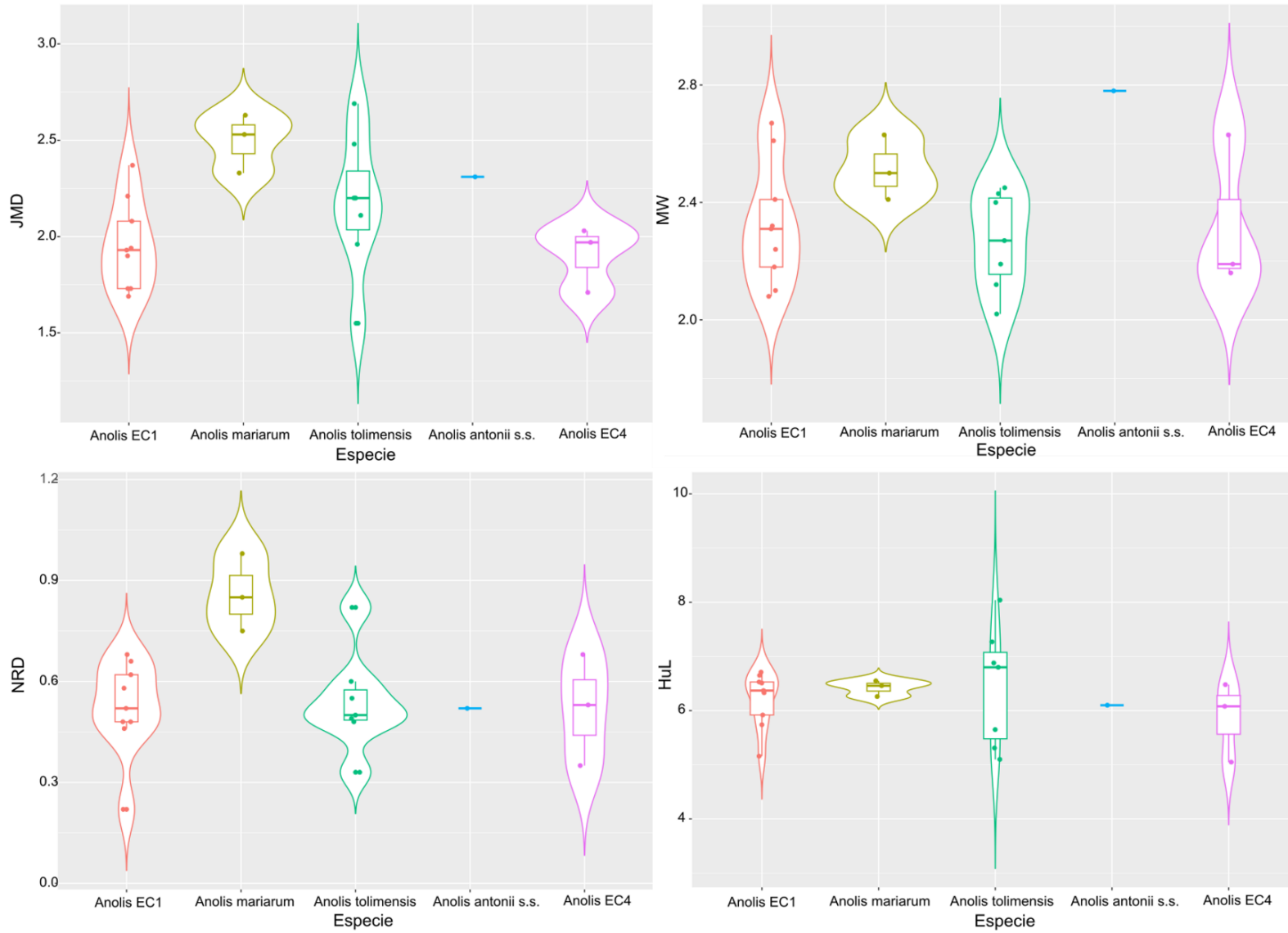


**Anexo 9:** Continuación.

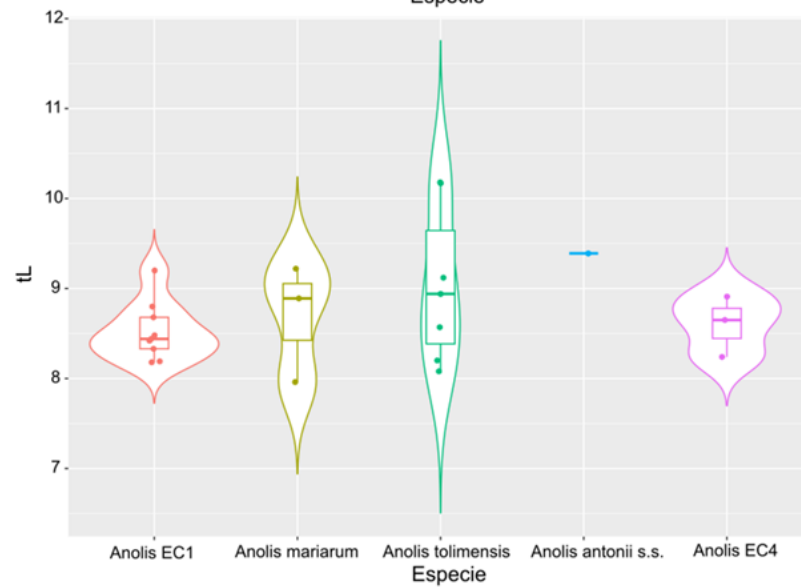
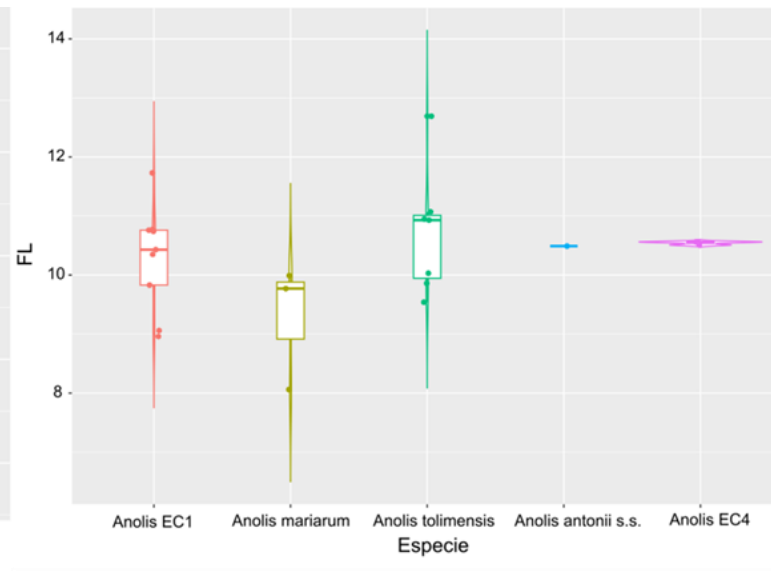
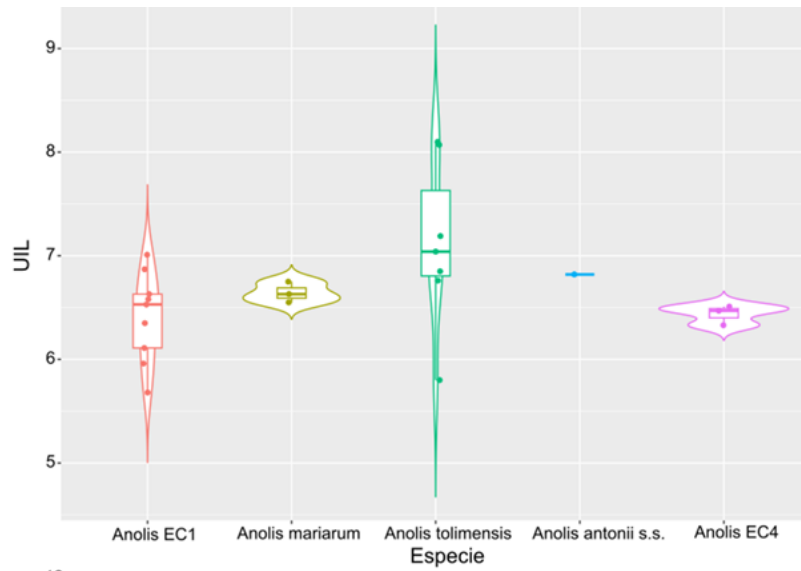




**Anexo 9:** Continuación.



**Anexo 9:** Continuación.



**Anexo 10: Caracteres morfométricos (en mm) y merísticos de los cinco clados recuperados de *Anolis*. Las características marcadas con un asterisco fueron utilizadas para el análisis DAPC. Todos los datos son promedio  $\pm$  d.e. (mínimo-máximo). EC = especie candidata; s.s. = sensu stricto.**

Carácter	Clado				
	<i>Anolis</i> EC1 (n=9)	<i>Anolis</i> <i>mariarum</i> (n=3)	<i>Anolis</i> <i>tolimensis</i> (n=7)	<i>Anolis antonii</i> s.s. (n=1)	<i>Anolis</i> EC2 (n=3)
SVL	47.44 $\pm$ 2.67 (44.27-51.44)	49.97 $\pm$ 1.99 (47.7-51.4)	50.25 $\pm$ 3.36 (44.97-53.98)	46.84	46.66 $\pm$ 1.98 (44.59-48.53)
HL*	12.51 $\pm$ 0.67 (11.74-13.44)	12.43 $\pm$ 0.44 (12.01-12.89)	12.88 $\pm$ 0.58 (11.81-13.33)	12.58	11.89 $\pm$ 0.46 (11.38-12.28)
HW*	6.91 $\pm$ 0.35 (6.55-7.68)	7.38 $\pm$ 0.41 (6.91-7.68)	7.37 $\pm$ 0.44 (6.72-8.01)	6.59	6.64 $\pm$ 0.14 (47-51.4)
ShL*	11.48 $\pm$ 0.67 (10.82-12.55)	11.54 $\pm$ 1.15 (10.22-12.27)	12.19 $\pm$ 1.52 (10.09-15.08)	12.21	11.05 $\pm$ 0.29 (10.72-11.22)
IoD*	1.86 $\pm$ 0.23 (1.50-2.21)	2.05 $\pm$ 0.14 (1.93-2.21)	1.76 $\pm$ 0.15 (1.56-1.98)	2.43	1.65 $\pm$ 0.11 (1.54-1.76)
AGD*	20.28 $\pm$ 2.23 (17.41-23.70)	20.51 $\pm$ 0.86 (19.54-21.18)	21.90 $\pm$ 2.07 (18.89-23.90)	19.8	19.86 $\pm$ 1.91 (17.86-21.66)
SL*	5.67 $\pm$ 0.55 (4.96-6.53)	6.03 $\pm$ 0.25 (5.79-6.28)	6.11 $\pm$ 0.45 (5.57-6.66)	5.4	5.63 $\pm$ 0.34 (5.28-5.96)
JL*	10.40 $\pm$ 0.52 (9.64-11.33)	10.81 $\pm$ 0.40 (10.44-11.24)	10.54 $\pm$ 0.49 (9.82-11.15)	10.77	9.94 $\pm$ 0.15 (9.77-10.06)
DAM*	0.80 $\pm$ 0.18 (0.56-1.08)	0.64 $\pm$ 0.19 (0.49-0.86)	0.85 $\pm$ 0.10 (0.72-1.06)	0.79	0.60 $\pm$ 0.17 (0.40-0.73)
EL*	1.02 $\pm$ 0.18 (0.75-1.27)	1.17 $\pm$ 0.19 (0.49-0.86)	1.14 $\pm$ 0.21 (0.81-1.36)	0.91	1.08 $\pm$ 0.20 (0.85-1.20)
InD*	1.75 $\pm$ 0.16	1.91 $\pm$ 0.08	1.67 $\pm$ 0.10	1.33	1.61 $\pm$ 0.03





	(1.53-2.00)	(1.86-2.00)	(1.56-1.83)		(1.57-1.63)
ND*	0.28±0.06 (0.18-0.36)	0.39±0.12 (0.31-0.53)	0.24±0.06 (0.18-0.34)	0.37	0.31±0.02 (0.28-0.32)
IpL*	1.53±0.27 (1.09-1.85)	0.89±0.09 (0.81-0.99)	1.44±0.25 (1.03-1.68)	2.09	1.46±0.14 (1.32-1.60)
IpW*	0.82±0.24 (0.58-1.34)	0.60±0.04 (0.56-0.64)	1.00±0.30 (0.55-1.33)	1.12	1.02±0.17 (0.83-1.17)
JMD*	1.95±0.23 (1.69-2.37)	2.50±0.15 (2.33-2.63)	2.17±0.37 (1.55-2.69)	2.31	1.90±0.17 (1.71-2.03)
MW*	2.32±0.21 (2.08-2.67)	2.51±0.11 (2.41-2.63)	2.27±0.17 (2.02-1.45)	2.78	2.33±0.26 (2.16-2.63)
NRD*	0.52±0.14 (0.22-0.68)	0.86±0.12 (0.75-0.98)	0.54±0.15 (0.33-0.82)	0.52	0.52±0.17 (0.35-0.68)
HuL*	6.21±0.51 (5.16-7.01)	6.42±0.15 (6.26-6.55)	6.44±1.10 (5.10-8.04)	6.1	5.87±0.74 (5.05-6.48)
UIL*	6.41±0.43 (5.68-6.71)	6.64±0.10 (6.55-6.75)	7.12±0.80 (5.80-8.10)	6.82	6.44±0.09 (6.33-6.51)
FL*	10.29±0.88 (8.96-11.73)	9.27±1.06 (8.06-9.99)	10.72±1.06 (9.54-12.69)	10.49	10.54±0.03 (10.51-10.56)
4tL*	8.52±0.32 (8.18-9.20)	8.69±0.65 (7.96-9.22)	9.04±0.86 (8.08-10.18)	9.39	8.60±0.34 (8.24-8.91)
Entre 2das cantales*	8.67±1.22 (7-12)	10	10.71±1.80 (9-14)	8	13.67±2.08 (12-16)
Postrostrales*	8.22±0.44 (8-9)	7	9.00±0.58 (8-10)	7	8.67±0.58 (8-9)
Entre nasal y rostral	0	0	0	0	0
Entre el semicírculo ocular*	1.33±0.50 (1-2)	2	2.00±1.00 (1-4)	2	2
Del disco supraocular*	3.33±1.00 (2-5)	3.67±0.58 (3-4)	3.57±1.13 (2-5)	2	1.67±1.53 (0-3)
Superciliares alargadas*	2.22±0.67 (1-3)	2.33±0.57 (2-3)	2.86±0.69 (2-4)	2	3.00±1.00 (2-4)
Filas de loreales*	6.89±0.78 (6-8)	6.00±1.00 (5-7)	6.71±0.49 (6-7)	8	8

Loreales totales	46.00±5.39 (41-56)	41.33±8.14 (32-47)	49.57±6.88 (37-56)	52	49.00±4.58 (45-54)
Entre interparietal y semicírculos*	3.22±0.67 (2-4)	4.00	3.00±0.82 (2-4)	4	4.33±0.58 (4-5)
Entre la interparietal y la nuca*	5.56±1.59 (3-7)	5.00	9.29±0.49 (9-10)	5	7.00±1.73 (5-8)
Supralabiales hasta el centro del ojo*	7.11±0.60 (6-8)	6.00	7.29±0.95 (6-8)	7	7.00±1.00 (6-8)
Lamelas entre falanges II Y III del 4° dedo del pie*	16.00±1.22 (15-18)	16.00	16.86±1.07 (15-18)	15	16.33±0.58 (16-17)
Escamas postmentales*	6.44±0.73 (6-8)	7±1.00 (6-8)	6.14±0.69 (5-7)	6	7.67±1.53 (6-9)
Filas entre las suboculares y supralabiales	0	0	0	0	0
Sublabiales	0	0	0	0	0
Sublabiales en contacto con las infralabiales	0	0	0	0	0
Filas mediodorsales agrandadas	0	0	0	0	0

## Referencias bibliográficas

- Alibardi, L. (2003) Adaptation to the land: the skin of reptiles in comparison to that of amphibians and endotherm amniotes. *Journal of Experimental Zoology Part B-Molecular and Developmental Evolution*, 298 (1), 12–41.
- Ardila-Marín, D.A., Gaitán-Reyes, D.G. & Hernández-Ruz, E.J. (2008) Biología reproductiva de una población de *Anolis tolimensis* (Sauria: Iguanidae) en los Andes colombianos. *Caldasia*, 30 (1), 151–159.
- Arosemena, F.A. & Ibáñez, R. (1993) Una especie nueva de *Anolis* (Squamata: Iguanidae) del grupo *fuscoauratus* de Fortuna, Panamá. *Revista de Biología Tropical*, 41 (2), 267–272.
- Arosemena, F.A. & Ibáñez, R. (1994) Un saurio nuevo del *Anolis* (Reptilia: Polychridae), grupo *fuscoauratus*, de las Tierras Altas de Chiriqui, Panama. *Caribbean Journal of Science*, 30 (3–4), 222–227.
- Ayala-Varela, F., Valverde, S., Poe, S., Narváez, A.E., Yáñez-Muñoz, M.H. & Torres-Carvajal, O. (2021) A new giant anole (Squamata: Iguanidae: Dactyloinae) from southwestern Ecuador. *Zootaxa*, 4991 (2), 295–317.
- Barbour, T. (1932) New Anoles. *Proceedings of the New England Zoölogical Club*, 12, 97–102.
- Bock, B.C., Ortega, A.M., Zapata, A.M. & Páez, V. (2009) Microgeographic body size variation in a high elevation Andean anole (*Anolis mariarum*; Squamata, Polychrotidae). *Revista de Biología Tropical*, 57 (4), 1253–1262.

- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C., Xie, D., Suchard, M. A., Rambaut, A. & Drummond, A. J. (2014) BEAST 2: A Software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 10 (4), e1003537.
- Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A. & Drummond, A.J. (2019) BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 15 (4), e1006650.
- Boulenger, G.A. (1908) Descriptions of new batrachians and reptiles discovered by Mr. M.G. Palmer in south-western Colombia. *Annals and Magazine of Natural History*, 8 (2), 515–522.
- Butler, M.A., Sawyer, S.A. & Losos, J.B. (2007) Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature*, 447 (7141), 202–205.
- Cadena, C.D., Zapata, F. & Jiménez, I. (2018) Issues and perspectives in species delimitation using phenotypic data: atlantean evolution in Darwin’s finches. *Systematic Biology*, 67 (2), 181–194.
- Cádiz, A., Nagata, N., Díaz, L.M., Suzuki-Ohno, Y., Echenique-Díaz, L.M., Akashi, H.D & Kawata, M. (2018) Factors affecting interspecific differences in genetic divergence among populations of *Anolis* lizards in Cuba. *Zoological Letters*, 4 (1), 1–12.
- Caicedo-Martínez, L.S., Mejía-Fontecha, Y.I., Rojas-Morales, J.A., Caicedo-Portilla, J.R. & Ramírez-Chaves, H.E. (2022) Tail abnormalities in four lizard species (*Anolis*, *Hemidactylus*, *Iguana*, *Kentropyx*) from Colombia. *Herpetology Notes*, 15, 797–803.
- Calsbeek, R., Knouft, J.H. & Smith, T.B. (2006) Variation in scale numbers is consistent with ecologically based natural selection acting within and between lizard species. *Evolutionary Ecology*, 20, 377–394.
- Cannatella, D.C. & de Queiroz, K. (1989) Phylogenetic systematics of the anoles: is a new taxonomy warranted? *Systematic Zoology*, 38 (1), 57–69.
- Card, D.C., Schield, D.R. & Castoe, T.A. (2018) Plasticity and local adaptation explain lizard cold tolerance. *Molecular Ecology*, 27 (9), 2173–2175.

- Castañeda, M.R. & de Queiroz, K. (2011) Phylogenetic relationships of the *Dactyloa* clade of *Anolis* lizards based on nuclear and mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61 (3), 784–800.
- Castro-Herrera, F. & Vargas-Salinas, F. (2008) Anfibios y reptiles en el departamento del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 9 (2), 251–277.
- Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V. & Niknafs, A. (2014) NbClust: an R package for determining the relevant number of clusters in a data set. *Journal of statistical software*, 61 (6), 1–36.
- Cope, E.D. (1875). On the Batrachia and Reptilia of Costa Rica with notes on the herpetology and ichthyology of Nicaragua and Peru. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia N.S.*, 8: 93–183.
- Cortés-Parra, C., Calderón-Espinosa, M.L. & Jerez, A. (2022) Claws and toepads in mainland and island *Anolis* (Squamata: Dactyloidae): Different adaptive radiations with intersectional morphospacial zones. *Journal of anatomy*, 240 (5), 850–866.
- D'Angiolella, A., Gamble, T., Ávila-Pires, T.C.S., Colli, G.R., Noonan, B.P. & Vitt, L.J. (2011) *Anolis chrysolepis* Duméril and Bibron, 1837 (Squamata:Iguanidae) revisited: Molecular phylogeny and taxonomy of the *Anolis chrysolepis* species group. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 160 (2), 35–63.
- D'Angiolella, A.B., Klaczko, J., Rodrigues, M.T. & Avila-Pires, T.C.S. (2016) Hemipenial morphology and diversity in South American anoles (Squamata: Dactyloidae). *Canadian Journal of Zoology*, 94 (4), 251–256.
- Díaz, L. M., Cádiz, A., Velazco, K. & Kawata, M. (2022) A new dwarf green anole (Squamata: Dactyloidae) of the *Anolis carolinensis* species group, from western Cuba. *Caribbean Herpetology*, 84, 1–16.
- Egea, E., David, B., Choné, T., Laurin, B., Féral, J.P. & Chenuil, A. (2016) Morphological and genetic analyses reveal a cryptic species complex in the echinoid *Echinocardium*

- cordatum* and rule out a stabilizing selection explanation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 207–220.
- Espitia-Sanabria, D.E. & Cárdenas-Ortega, M.S. (2021) *Anolis tolimensis*. Predation. *Herpetological Review*, 52, 854.
- Fišer, C., Robinson, C.T. & Malard, F. (2018) Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Molecular Ecology*, 27 (3), 613–635.
- Fujisawa, T. & Barraclough, T.G. (2013) Delimiting species using single-locus data and the Generalized Mixed Yule Coalescent approach: a revised method and evaluation on simulated data sets. *Systematic biology*, 62 (5), 707–724.
- Gegzna, V. (2023) biostat. R package. <https://gegznv.github.io/RcmdrPlugin.biostat/>, <https://github.com/GegznaV/RcmdrPlugin.biostat/>. Acceso el 28 de marzo del 2023.
- Glor, R.E., Losos, J.B. & Larson, A. (2005) Out of Cuba: Overwater dispersal and speciation among lizards in the *Anolis carolinensis* subgroup. *Molecular Ecology*, 14 (8), 2419–2432.
- Glor, R.E., Vitt, L.J. & Larson, A. (2001) A molecular phylogenetic analysis of diversification in Amazonian *Anolis* lizards. *Molecular Ecology*, 10 (11), 2661–2668.
- Greenberg, N. (2002) Ethological aspects of stress in a model lizard, *Anolis carolinensis*. *Integrative and Comparative Biology*, 42 (3), 526–540.
- Grisales-Martínez, F.A., Velasco, J.A., Bolívar, W., Williams, E.E. & Daza, J.M. (2017) The taxonomic and phylogenetic status of some poorly known *Anolis* species from the Andes of Colombia with the description of a nomen nudum taxon. *Zootaxa*, 4303 (2), 213–230.
- Guarnizo, C.E., Werneck, F.P., Giugliano, L.G., Santos, M.G., Fenker, J., Sousa, L. & Colli, G.R. (2016) Cryptic lineages and diversification of an endemic anole lizard (Squamata, Dactyloidae) of the Cerrado hotspot. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 279–289.
- Hillis, D.M. (2019) Species delimitation in herpetology. *Journal of Herpetology*, 53 (1), 3–12.

- Hoang, D.T., Chernomor, O., von Haeseler, A., Minh, B.Q. & Vinh, L.S. (2018) UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular Biology and Evolution*, 35 (2), 518–522.
- Hofmann, E.P., Nicholson, K.E., Luque-Montes, I.R., Köhler, G., Cerrato-Mendoza, C.A., Medina-Flores, M., Wilson, L.D. & Townsend, J.H. (2019) Cryptic diversity, but to what extent? Discordance between single-locus species delimitation methods within mainland Anoles (Squamata: Dactyloidae) of northern Central America. *Frontiers in Genetics*, 10, 11–13.
- Howell, B.K., Winchell, K.M. & Hagey, T.J. (2022) Geometric morphometrics reveal shape differences in the toes of urban lizards. *Integrative Organismal Biology*, 4 (1), obac028.
- ICZN (1999) International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. London: International Trust for Zoological Nomenclature, London, xxix + 306 pp. <https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/>. Acceso el 20 de agosto del 2023.
- Jackman, T.R., Irschick, D.J., De Queiroz, K., Losos, J.B. & Larson, A. (2002) Molecular phylogenetic perspective on evolution of lizards of the *Anolis grahami* series. *Journal of Experimental Zoology*, 294 (1), 1–16.
- Jackman, T.R., Larson, A., De Queiroz, K. & Losos, J.B. (1999) Phylogenetic relationships and tempo of early diversification in *Anolis* lizards. *Systematic Biology*, 48 (2), 254–285.
- Jadin, R.C. & Smith, E.N. (2010) The hemipenis of *Trimorphodon quadruplex*. *Herpetological Review*, 41 (2), 157.
- Jombart, T. & Ahmed, I. (2011) adegenet 1.3-1: New tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*, 27 (21), 3070–3071.
- Jombart, T., Devillard, S. & Balloux, F. (2010) Discriminant analysis of principal components: A new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*, 11 (1), 94–94.

- Jones, G., Aydin, Z. & Oxelman, B. (2015) DISSECT: An assignment-free Bayesian discovery method for species delimitation under the multispecies coalescent. *Bioinformatics*, 31 (7), 991–998.
- Kalyaanamoorthy, S., Minh, B.Q., Wong, T.K., Von Haeseler, A. & Jermini, L.S. (2017) ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature methods*, 14 (6), 587–589.
- Kassambara, A. & Mundt, F. (2017) factoextra. R package. <https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/factoextra.pdf>. Acceso 28 de marzo de 2023.
- Kassambara, A. (2017) *Practical Guide to Cluster Analysis in R: Unsupervised Machine Learning. Vol 1*. STHDA, 188 pp.
- Kirti, J.S. & Sodhi, J.S. (2007) Taxonomic significance of internal male reproductive organs of three Indian species of genus *Areas* Walker (Arctiidae: Lepidoptera). *Journal of Entomological Research*, 31 (2), 177–180.
- Klaczko, J., Ingram, T. & Losos, J. (2015) Genitals evolve faster than other traits in *Anolis* lizards. *Journal of Zoology*, 295 (1), 44–48.
- Klaver, C. & Böhme, W. (1986) Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. *Bonner Zoologische Monographien*, 22, 1–64.
- Köhler, G. & Vesely, M. (2010) A revision of the *Anolis sericeus* complex with the resurrection of *A. wellbornae* and the description of a new species (Squamata: Polychrotidae). *Herpetologica*, 66 (2), 207–228.
- Köhler, G. (2014) Characters of external morphology used in *Anolis* taxonomy—Definition of terms, advice on usage, and illustrated examples. *Zootaxa*, 3774 (3), 201–257.
- Köhler, G., Ponce, M., Sunyer, J. & Batista, A. (2007) Four new species of anoles (genus *Anolis*) from the Serranía de Tabasará, west-central Panama (Squamata: Polychrotidae). *Herpetologica*, 63 (3), 375–391.



- Köhler, G., Zimmer, C., McGrath, K. & Hedges, S.B. (2019) A revision of the genus *Audantia* of Hispaniola with description of four new species (Reptilia: Squamata: Dactyloidae). *Novitates caribaea*, 14, 1–104.
- Kolbe, J.J., Larson, A., Losos, J.B. & de Queiroz, K. (2008) Admixture determines genetic diversity and population differentiation in the biological invasion of a lizard species. *Biology Letters*, 4 (4), 434–437.
- Lavoué, S., Miya, M., Arnegard, M.E., McIntyre, P.B., Mamonekene, V. & Nishida, M. (2011) Remarkable morphological stasis in an extant vertebrate despite tens of millions of years of divergence. *Proceedings of the Royal Society B*, 278 (1708), 1003–1008.
- Leal, M. & Rodríguez-Robles, J.A. (1997) Signalling displays during predator–prey interactions in a Puerto Rican anole, *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour*, 54 (5), 1147–1154.
- Lecocq, T., Vereecken, N.J., Michez, D., Dellicour, S., Lhomme, P., Valterova, I. & Rasmont, P. (2013) Patterns of genetic and reproductive traits differentiation in mainland vs. Corsican populations of bumblebees. *PLoS One*, 8 (6), e65642.
- Lee, C.E. & Frost, B.W. (2002) Morphological stasis in the *Eurytemora affinis* species complex (Copepoda: Temoridae). *Hydrobiologia*, 480, 111–128.
- Lee, J.C. (1980) Variation and systematics of the *Anolis sericeus* complex (Sauria: Iguanidae). *Copeia*, 1980 (2), 310–320.
- Lilliefors, H.W. (1967) On the Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *Journal of the American statistical Association*, 62 (318), 399–402.
- Llano-Mejía, J., Cortéz-Gómez, A.M. & Castro-Herrera, F. (2010) Lista de anfibios y reptiles del departamento del Tolima, Colombia. *Biota Colombiana*, 11 (1–2), 89–106.
- Losos, J. B. (2009) *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of Anoles. Vol 1*. University of California Press, Berkeley, 528 pp.

- Losos, J.B. (1990) Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs*, 60 (3), 369–388.
- Losos, J.B. (1994) Integrative approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as model systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25 (1), 467–493.
- Lovern, M.B., Holmes, M.M. & Wade, J. (2004) The green anole (*Anolis carolinensis*): a reptilian model for laboratory studies of reproductive morphology and behavior. *Illar Journal*, 45 (1), 54–64.
- Macey, J.R., Larson, A., Ananjeva, N.B., Fang, Z. & Papenfuss, T.J. (1997) Two novel gene orders and the role of lightstrand replication in rearrangement of the vertebrate mitochondrial genome. *Molecular Biology and Evolution*, 14, 91–104.
- MacQueen, J. (1967) Some methods for classification and analysis of multivariate observations. In: Le Cam, L.M. & Neyman, J. (Eds.), *Proceedings of the Fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability. Vol 1*. University of California Press, Berkeley, pp. 281–297.
- Maechler, M. (2019) cluster. R package. <https://mirrors.ucr.ac.cr/CRAN/web/packages/cluster/cluster.pdf>. Acceso 28 de marzo del 2023.
- McCranie, J.R. & Köhler, G. (2015) The anoles (Reptilia: Squamata: Dactyloidae: *Anolis: Norops*) of Honduras. Systematics, distribution, and conservation. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 161 (11), 1–280.
- McDonald, J.H. (2014) *Handbook of Biological Statistics. Vol 1*. Sparky House Publishing, Baltimore, 299 pp.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop*, 1, 1–8.
- Miller, S.A., Dykes, D.D. & Polesky, H.F. (1988) A simple salting procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acid Research*, 16 (3), 1215.

- Moreno-Arias, R.A. & Calderón-Espinosa, M.L. (2016) Patterns of morphological diversification of mainland *Anolis* lizards from northwestern South America. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 176 (3), 632–647.
- Moreno-Arias, R.A., Méndez-Galeano, M.A., Beltrán, I. & Vargas-Ramírez, M. (2023) Revealing anole diversity in the highlands of the Northern Andes: New and resurrected species of the *Anolis heterodermus* species group. *Vertebrate Zoology*, 73, 161–188.
- Myers, C.W. & Cadle, J.E. (2003) Points of view. *Herpetological Review*, 34 (4), 295–302.
- Myers, T.C., De Mello, P.L. & Glor, R.E. (2020) A morphometric assessment of species boundaries in a widespread anole lizard (Squamata: Dactyloidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 130 (4), 813–825.
- Nicholson, K.E. (2002) Phylogenetic analysis and a test of the current infrageneric classification of *Norops* (beta *Anolis*). *Herpetological Monographs*, 16 (1), 93–120.
- Nicholson, K.E., Glor, R.E., Kolbe, J.J., Larson, A., Blair Hedges, S. & Losos, J.B. (2005) Mainland colonization by island lizards. *Journal of Biogeography*, 32 (6), 929–938.
- Nicholson, K.E., Harmon, L.J. & Losos, J.B. (2007) Evolution of *Anolis* lizard dewlap diversity. *PLoS One*, 2 (3), 1–12.
- Nicholson, K.E., Crother, B.I., Guyer, C. & Savage, J.M. (2012) It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa*, 3477 (1), 1–108.
- Ord, T.J. & Martins, E.P. (2006) Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour*, 71 (6), 1411–1429.
- Oufiero, C.E., Gartner, G.E.A., Adolph, S.C. & Garland, T.J. (2011) Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus* lizards: a phylogenetic perspective. *Evolution*, 65 (12), 3590–3607.

- Páez, V.P., Bock, B.C., Estrada, J.J., Ortega, A.M., Daza, J.M. & Gutiérrez-Cárdenas, P.D. (2002) Guía de Campo de algunas Especies de Anfibios y Reptiles de Antioquia. MultiImpresos Ltda, Medellín, 136 pp.
- Paradis, E., Blomberg, S., Bolker, B., Brown, J., Claude, J., Cuong, H.S. & Desper, R. (2019) ape. R package. <https://cran.stat.unipd.it/web/packages/ape/ape.pdf>. Acceso el 28 de marzo del 2023.
- Pesantes, O.S. (1994) A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. *Journal of Herpetology*, 28 (1), 93–95.
- Poe, S. (2004) Phylogeny of anoles. *Herpetological Monographs*, 18 (1), 37–89.
- Poe, S., Nieto-Montes de Oca, A., Torres-Carvajal, O., De Queiroz, K., Velasco, J.A., Truett, B. & Latella, I. (2017) A phylogenetic, biogeographic, and taxonomic study of all extant species of *Anolis* (Squamata; Iguanidae). *Systematic biology*, 66 (5), 663–697.
- Pons, J., Barraclough, T.G., Gomez-Zurita, J., Cardoso, A., Duran, D.P., Hazell, S., Kamoun, S., Sumlin, W.D. & Vogler, A.P. (2006) Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology*, 55 (4), 595–609.
- Prates, I., Melo-Sampaio, P.R., de Queiroz, K., Carnaval, A.C., Rodrigues, M.T. & de Oliveira Drummond, L. (2020) Discovery of a new species of *Anolis* lizards from Brazil and its implications for the historical biogeography of montane Atlantic Forest endemics. *Amphibia-Reptilia*, 41 (1), 87–103.
- Prates, I., Penna, A., Rodrigues, M.T. & Carnaval, A.C. (2018) Local adaptation in mainland anole lizards: Integrating population history and genome–environment associations. *Ecology and Evolution*, 8 (23), 11932–11944.
- Prates, I., Rivera, D., Rodrigues, M.T. & Carnaval, A.C. (2016) A mid-Pleistocene rainforest corridor enabled synchronous invasions of the Atlantic Forest by Amazonian anole lizards. *Molecular ecology*, 25 (20), 5174–5186.
- Puillandre, N., Brouillet, S. & Achaz, G. (2021) ASAP: assemble species by automatic partitioning. *Molecular Ecology Resources*, 21 (2), 609–620.

- Puillandre, N., Lambert, A., Brouillet, S. & Achaz, G. (2012) ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery form primary species delimitation. *Molecular Ecology*, 21 (8), 1864–1877.
- QGIS.org (2021). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>.
- R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rambaut, A. & Drummond, A.J. (2009) Tracer v1.5. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>. Acceso el 28 de marzo del 2023.
- Rambaut, A. (2010) FigTree v1.3.1. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>. Acceso el 28 de marzo del 2023.
- Robert, C.E. (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32 (5), 1792–1797.
- Rojas-Morales, J.A., Arias-Monsalve, H.F. & González-Durán, G.A. (2014) Anfibios y reptiles de la región centro-sur del departamento de Caldas, Colombia. *Biota Colombiana*, 15 (1), 73–93.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61 (3), 539–542.
- Roughgarden, J. (1974) Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *The American Naturalist*, 108 (962), 429–442.
- Rubio-Rocha, L. & Agudelo-Sánchez, W. (2020) *Anolis mariarum* Barbour, 1932. *Catálogo de Anfibios y Reptiles de Colombia*, 6 (1), 1–8.

- Sanger, T.J., Losos, J.B. & Gibson-Brown, J.J. (2008) A developmental staging series for the lizard genus *Anolis*: a new system for the integration of evolution, development, and ecology. *Journal of Morphology*, 269 (2), 129–137.
- Scherrer, R., Donihue, C.M., Reynolds, R.G., Losos, J.B. & Geneva, A.J. (2022) Dewlap colour variation in *Anolis sagrei* is maintained among habitats within islands of the West Indies. *Journal of Evolutionary Biology*, 35(5), 680–692.
- Singhal, S., Hoskin, C.J., Couper, P., Potter, S. & Moritz, C. (2018) A framework for resolving cryptic species: a case study from the lizards of the Australian wet tropics. *Systematic Biology*, 67 (6), 1061–1075.
- Smith, E.N. & Ferrari-Castro, J.A. (2008) A new species of jumping pitviper of the genus *Atropoides* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) from the Sierra de Botaderos and the Sierra La Muralla, Honduras. *Zootaxa*, 1948, 57–68
- Smith, K.L., Harmon, L.J., Shoo, L.P. & Melville, J. (2011) Evidence of constrained phenotypic evolution in a cryptic species complex of agamid lizards. *Evolution*, 65 (4), 976–992.
- Tamura, K., Stecher, G. & Kumar, S. (2021) MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38 (7), 3022–3027.
- Thorpe, R. S., & Baez, M. (1993). Geographic variation in scalation of the lizard *Gallotia stehlini* within the island of Gran Canaria. *Biological Journal of the Linnean Society* 48,75–87.
- Thorpe, R.S., Surget-Groba, Y. & Johansson, H. (2008) The relative importance of ecology and geographic isolation for speciation in anoles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363 (1506), 3071–3081.
- Tollis, M., Ausubel, G., Ghimire, D. & Boissinot, S. (2012) Multilocus phylogeographic and population genetic analysis of *Anolis carolinensis*: historical demography of a genomic model species. *PLoS ONE*, 7 (6), e38474.

- Trifinopoulos, J., Nguyen, L.M., Haeseler, A.V. & Minh, B.Q. (2016) W-IQ-Tree: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research*, 44 (1), 232–235.
- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R. & Hošek, J. (2022) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>. Acceso el 28 de marzo de 2023.
- Vats, L.K. & Vasu, V. (1993) A comparative account to evaluate the taxonomic importance of the male reproductive organs of click beetles (Coleoptera: Elateridae). *Journal of Entomological Research*, 17 (4), 233–238.
- Velasco, J.A. & Herrel, A. (2007) Ecomorphology of *Anolis* lizards of the Choco' region in Colombia and comparisons with Greater Antillean ecomorphs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92 (1), 29–39.
- Velasco, J.A. & Hurtado-Gómez, J.P. (2014) A new green anole lizard of the "*Dactyloa*" clade (Squamata: Dactyloidae) from the Magdalena River valley of Colombia. *Zootaxa*, 3785 (2), 201–216.
- Wake, D.B., Roth, G. & Wake, M.H. (1983) On the problem of stasis in organismal evolution. *Journal of Theoretical Biology*, 101 (2), 211–224.
- Wegener, J.E., Gartner, G.E. & 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.
- Werner, F. (1916) Bemerkungen über einige niedere Wirbeltiere der Anden von Kolumbien mit Beschreibungen neuer Arten. *Zoologischer Anzeiger*, 47, 301–311.
- Wickham, H. (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer, New York, 213 pp.
- Wickham, H., François, R., Henry, L. & Müller, K. (2022) dplyr. R package. <https://cran.r-hub.io/web/packages/dplyr/dplyr.pdf>. Acceso el 28 de marzo del 2013

- Wiley, E. (1978) The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Biology*, 27 (1), 17–26.
- Williams, E.E. (1976) South American anoles; the species groups. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 29, 259–268.
- Williams, E.E., Rand, H., Rand, A.S. & O’Hara, R.J. (1995) A computer approach to the comparison and identification of species in difficult taxonomic groups. *Breviora*, 502, 1–47.
- Yáñez-Muñoz, M.H., Reyes-Puig, C., Reyes-Puig, J.P., Velasco, J.A., Ayala-Varela, F. & Torres-Carvajal, O. (2018) A new cryptic species of *Anolis* lizard from northwestern South America (Iguanidae, Dactyloinae). *ZooKeys*, 794, 135–163.
- Zaher, H. & Prudente, A.L.C. (2003) Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. *Herpetological Review*, 34 (4), 302–307.
- Zhang, J., Kapli, P., Pavlidis, P. & Stamatakis, A. (2013) A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 29 (22), 2869–2876.