

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Comparación morfológica de las lagartijas *A. festae* y *A. nigrolineatus*
(Squamata: Iguanidae) del occidente del Ecuador.**

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

MARÍA EMILIA GUDIÑO NEGRETE

Quito, 2023

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Sta. María Emilia Gudiño Negrete ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.



Dr. Omar Torres Carvajal

Director de la Disertación

19 de junio de 2023

A mi familia, incluidos Beto y Thiago, que me acompañaron durante esta etapa y siempre me dieron ánimos para cumplir mis sueños.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Dios por darme la capacidad de luchar y de persistir por lo que anhelo. A mis padres, que siempre me apoyaron, principalmente a mi mamá que me ha dado el valor de seguir adelante y me ha cubierto de su amor. A mi hermano, que ha sido un ejemplo de ser siempre uno mismo y no dejarse caer. A toda mi familia, que me ha apoyado y ha creído en mí.

Gracias a Omar Torres, que me acompañó durante este proceso y me demostró su paciencia y guía a cada momento, incluso a la distancia.

Un agradecimiento especial a Santiago Ron y Diego Paucar, de quienes aprendí mucho durante mi proceso de tesis y en clases, me enseñaron realmente lo que es sentir pasión por la Biología y el campo.

Gracias al Laboratorio de Herpetología QCAZ (PUCE), al Laboratorio de Herpetología de la Escuela Politécnica Nacional, a la División de Herpetología del Instituto Nacional de Biodiversidad, a la Fundación Herpetológica Gustavo Orcés y al Centro de Investigación de Biodiversidad del Perú por la colaboración de sus especímenes para el presente estudio.

Gracias al Dr. Kevin de Queiroz, curador de herpetología del *National Museum of Natural History* (Smithsonian Institution) por abrirme sus puertas a examinar y tomar fotografías de los ejemplares presentes, gracias a Esther Langan, Addison Wynn, Teresa Hsu y todas las personas que me ayudaron esos días, me demostraron que la ciencia se comparte y que cada día hay algo nuevo que aprender.

A Andrés Merino y Jhael Ortega quienes me ayudaron en distintas etapas de la tesis.

TABLA DE CONTENIDOS

1	RESUMEN.....	1
2	ABSTRACT	2
3	INTRODUCCIÓN.....	3
3.1	OBJETIVOS.....	6
3.1.1	OBJETIVO GENERAL.....	6
3.1.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	6
4	MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
4.1	Área de estudio	7
4.2	Datos Morfológicos y Morfométricos	7
4.3	Análisis estadísticos	9
5	RESULTADOS	11
5.1	Datos morfológicos	11
5.2	Datos de coloración.....	11
5.3	Análisis Estadísticos.....	12
6	DISCUSIÓN.....	13
7	CONCLUSIONES.....	15
8	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	16
9	FIGURAS.....	20
10	TABLAS.....	30
11	ANEXOS.....	36

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución según la Hipótesis A.....	20
Figura 2. Mapa de distribución según la Hipótesis B.....	21
Figura 3. Dimorfismo sexual en <i>Anolis festae</i> y <i>A. nigrolineatus</i>	22
Figura 4. Patrón de coloración dorsal en hembras de <i>Anolis festae</i> y <i>A. nigrolineatus</i>	23
Figura 5. Coloración dorsal, lateral y ventral de especímenes de <i>Anolis festae</i> y <i>A. nigrolineatus</i> en vida.....	24
Figura 6. Diferencia de coloración del iris en ejemplares de <i>Anolis festae</i> y <i>A. nigrolineatus</i> de distintas provincias.....	25
Figura 7. Coloración de los especímenes de <i>A. festae</i> y <i>A. nigrolineatus</i> del museo QCAZ en preservado.....	26
Figura 8. Línea dorsal negra y mancha ocular presente en <i>A. festae</i> y <i>A. nigrolineatus</i>	27
Figura 9. Análisis de Componentes Principales (PCA) de variables morfométricas, merísticas y variables morfológicas de especímenes machos.	28

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Variación ontogenética de SVL en los especímenes de <i>Anolis festae</i> y <i>A. nigrolineatus</i>	30
Tabla 2. Variación de lepidosis, medidas (mm) y coloración de especímenes adultos de <i>A. festae</i> y <i>A. nigrolineatus</i>	30
Tabla 3. Resultados de la prueba <i>t de Welch</i> para cada una de las variables en ambas hipótesis.	32
Tabla 4. Cargas de las variables utilizadas para el Análisis de Componentes Principales (PCA) de medidas morfométricas.	33
Tabla 5. Cargas de las variables utilizadas para el Análisis de Componentes Principales (PCA) de lepidosis.	34
Tabla 6. Cargas de las variables utilizadas para el Análisis de Componentes Principales (PCA) de medidas morfométricas en machos.....	34

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Lista de ejemplares de <i>Anolis festae</i> y <i>A. nigrolineatus</i> revisados dentro de la investigación.....	36
Anexo 2. Lista de ejemplares de <i>A. festae</i> y <i>A. nigrolineatus</i> presentes en Sur América.....	39

1 RESUMEN

Especies del género *Anolis* son abundantes en el Ecuador; investigadores extranjeros y nacionales han ayudado a la identificación de algunas de sus especies. Antecedentes como la distribución, morfología, ecología, historia natural, datos moleculares, entre otros, son relevantes para el estudio de nuevas especies. En el presente trabajo se analizó la morfología de dos especies pertenecientes a la zona occidental del país; en la zona norte, *Anolis festae* y en la zona sur, *A. nigrolineatus*. El estudio surgió por la similitud en su morfología, priorizada por la coloración de su pliegue gular y la distribución de ambas especies. Se realizaron análisis estadísticos para visualizar diferencias morfológicas y merísticas. Durante el proceso de investigación se observó un patrón de coloración diferente en el iris de especímenes de una provincia del norte del país, por lo cual se incrementó otra hipótesis dentro del estudio. Los resultados sugieren que las especies no muestran diferencias significativas y se propone realizar análisis moleculares para aclarar su estatus taxonómico. Estudios similares han sugerido la existencia de especies crípticas.

Palabras clave: Comparación morfológica, coloración del iris, *Anolis festae*, *Anolis nigrolineatus*, especies crípticas.

2 ABSTRACT

Species of the genus *Anolis* are abundant in Ecuador; foreign and national researchers have helped in the identification of some of its species. Background information such as distribution, morphology, ecology, natural history, molecular data, among others, are relevant for the study of new species. In the present work, the morphology of two species belonging to the western zone of the country was analyzed; in the northern zone *Anolis festae* and in the southern zone *Anolis nigrolineatus*. The study arose from the similarity in their morphology, prioritized by the coloration of its gular fold and the distribution of both species. Statistical analyses were performed to visualize morphological and meristic differences. During the research process, a different coloration pattern was observed in the iris of specimens from a northern province of the country, thus increasing another hypothesis within the study. The results suggest that the species do not show significant differences and molecular analyses are proposed to clarify their taxonomic status. Similar studies have suggested the existence of cryptic species.

Keywords: Morphological comparison, iris coloration, *Anolis festae*, *Anolis nigrolineatus*, cryptic species.

3 INTRODUCCIÓN

Ecuador es uno de los países megadiversos con mayor densidad de riqueza de especies de reptiles por unidad de superficie (Torres-Carvajal et al., 2019). Dentro del Ecuador, la mayor riqueza de especies de lagartijas se encuentra en los Andes occidentales, en comparación con los Andes orientales (Torres-Carvajal, 2011; Torres-Carvajal et al., 2018). Actualmente se han registrado 500 especies de reptiles en Ecuador, entre ellas 44 especies de lagartijas del género *Anolis*, siendo 15 de ellas endémicas (Torres-Carvajal et al., 2021).

El nombre *Anolis* proviene del francés l'anole derivado de *anoli* y *anoali*, en referencia a *Anolis roquet*, procedente de la Isla Martinica (Nicholson et al., 2012). Los *Anolis* han sufrido varias radiaciones adaptativas y diferentes eventos de dispersión dentro del continente americano; uno de ellos hacia el norte del Caribe en la era del Paleoceno-Eoceno (64,4- 46,3 Ma), otro hacia las Antillas Menores en la era del Eoceno-Oligoceno (40,1- 23,9 Ma), regresando hacia América del Sur y América Central con una dispersión posterior durante el Mioceno (10 Ma) (Burress & Muñoz, 2022; Feiner et al., 2021; Poe et al., 2017). Es un grupo de lagartijas que está bien representado en estudios ecológicos, morfológicos, evolutivos y sistemáticos (Ord & Martins, 2006; Losos, 2011).

El estudio de lagartijas del género *Anolis* de Ecuador y Colombia en los años 60 y 70 del siglo XX fue significativo gracias al trabajo del célebre herpetólogo Ernest E. Williams y otros, quienes describieron aproximadamente el 70 % de las especies de *Anolis* que se conocen en la actualidad (Yáñez-Muñoz et al., 2018). Una de las especies descritas por Williams durante esa época fue *Anolis nigrolineatus* (1965), cuyo holotipo fue recolectado en Machala, provincia de El Oro. Williams nombró a *A. nigrolineatus* en referencia a la línea dorsal negra característica de esta especie. La descripción de *A. nigrolineatus* fue realizada con base en especímenes de Machala, El Oro (localidad tipo) y Guayaquil, Guayas (Williams, 1965).

Inicialmente, Williams propuso que *A. nigrolineatus* era similar a *A. punctatus* (Williams, 1965). Sin embargo, más adelante se sugirió una relación cercana

entre *A. nigrolineatus* y *A. nigropunctatus* (conocido ahora como *A. jacare*), y más recientemente Williams (1982) propuso que *A. nigrolineatus* podría ser un sinónimo estricto de *A. festae*. Poe (s.f.), luego de examinar poblaciones de *A. festae* del sur y norte del occidente de Ecuador, comentó que la posible sinonimia de ambas especies propuesta por Williams en 1982 debería estudiarse.

A. festae (1904) fue descrito por Mario G. Peracca y su holotipo fue recolectado en Balzar, provincia del Guayas. Peracca nombró a *A. festae* en honor al naturalista Enrico Festae (1868-1939) quien describió algunos animales en sus viajes a diferentes países, entre ellos Ecuador (Peracca, 1904). *A. festae* era considerada una especie endémica del occidente ecuatoriano; sin embargo, esta especie fue registrada recientemente en el suroccidente de Colombia, cerca de la frontera con Ecuador (Medina-Rangel et al., 2018) y en la provincia de Tumbes, Perú.

Actualmente se presume que la distribución de *A. nigrolineatus* corresponde a las provincias de El Oro y Guayas (suroccidente del Ecuador), a diferencia de *A. festae*, la cual se encuentra en la mayoría de las provincias de la costa ecuatoriana (excepto Santa Elena), así como en Cotopaxi y Chimborazo bajo los 350 metros de elevación (Ayala-Varela & Carvajal-Campos, 2019a; Ayala-Varela & Carvajal-Campos, 2019b). Las regiones biogeográficas en donde se encuentra *A. festae* en Ecuador son Matorral Seco de la Costa, Bosque Deciduo de la Costa, Bosque Húmedo Tropical del Chocó y Bosque Piemontano Occidental; por el contrario, *A. nigrolineatus* únicamente ha sido registrada en Bosque Deciduo de la Costa (Torres-Carvajal et al., 2019). Ambas especies están adaptadas morfológicamente a una vida en los troncos (Medina-Rangel et al., 2018; Fitch et al., 1976; Miyata, 2013).

Un rasgo importante es la coloración de su pliegue gular presente en machos, el cual es muy similar en ambas especies. En *A. festae*, este pliegue se extiende hasta el pecho y presenta una franja negra o café oscura intensa a cada lado en la parte posterior (Peracca, 1904). Este patrón de coloración es parecido al descrito para *A. nigrolineatus* que, según Williams, es de coloración clara en el borde con una mancha negra larga en la base (Williams, 1965).

Como se mencionó anteriormente, Williams mantenía la sospecha de que *A. nigrolineatus* es un sinónimo de *A. festae* reconociendo la similitud en el patrón de coloración gular (Williams, 1982). Fitch et al. (1976) notaron que los individuos de *A. nigrolineatus* del sur (El Oro) eran relativamente grandes y tenían un iris amarillo, a diferencia de Miyata, quien, en comunicación personal con Williams, informó que las poblaciones del norte (anteriormente provincia de Pichincha, ahora provincia de Santo Domingo de los Tsáchilas) asignadas a *A. festae* son de menor tamaño y con coloración azul en el iris (Williams, 1982).

En el presente trabajo se buscará aclarar el estatus de *A. festae* y *A. nigrolineatus* del occidente ecuatoriano con base en el análisis de datos morfológicos y de coloración. Al igual que Williams (1982), se hipotetiza que *A. nigrolineatus* es un sinónimo junior de *A. festae*.

3.1 OBJETIVOS

3.1.1 OBJETIVO GENERAL

- Comparar morfológicamente a las poblaciones de *A. festae* y *A. nigrolineatus* del occidente del Ecuador, para determinar y reconocer si existen diferencias que justifiquen su reconocimiento como especies distintas.

3.1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Comparar las características mencionadas por Fitch et al. (1976) sobre las poblaciones del sur (*A. nigrolineatus*) con las mencionadas por Miyata (Williams, 1982) de las poblaciones del norte (*A. festae*), para analizar la variación morfológica de ambas especies y determinar si existen diferencias interespecíficas significativas.
- Comparar morfológicamente los especímenes de Esmeraldas con el resto del país, para determinar si existen otras diferencias aparte de la coloración del iris.

4 MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

El área de estudio es el occidente ecuatoriano, provincias de Esmeraldas, Manabí, Santo Domingo de los Tsáchilas, Los Ríos, Guayas, Chimborazo, Cotopaxi y El Oro. Estas provincias incluyen regiones naturales como Matorral Seco de la Costa, Bosque Deciduo de la Costa, Bosque Húmedo Tropical de Chocó y Bosque Piemontano Occidental (Ron, 2020), entre los 0 y 350 m.s.n.m. (Ayala-Varela & Carvajal-Campos, 2019a; Ayala-Varela & Carvajal-Campos, 2019b). Se añadió al estudio un espécimen del noroeste de Tumbes, Perú (CORBIDI 7916) cuyas características morfológicas coinciden con las de *A. festae*. Para realizar los análisis, se conjeturó que *A. nigrolineatus* se encontraría mayormente en la provincia de El Oro, en donde su holotipo fue recolectado.

Tomando en cuenta los cambios de coloración en el iris y las diferencias mencionadas por Fitch et al. (1976) y Miyata (Williams, 1982) se pueden formular dos hipótesis. La Hipótesis A reconoce a las especies *Anolis festae* y *Anolis nigrolineatus*, *A. festae* ocurre en las provincias de Esmeraldas, Manabí, Sto. Domingo, Los Ríos, Cotopaxi, Chimborazo, Guayas y el espécimen de Tumbes, Perú y *A. nigrolineatus* ocurre en la provincia de El Oro (Figura 1). La Hipótesis B reconoce a las poblaciones de Esmeraldas de *A. festae* como un taxon distinto a las poblaciones del resto del país, incluido el espécimen del Perú. Dentro de la Hipótesis B se asume una sinonimia entre *A. festae* y *A. nigrolineatus* y una posible nueva especie críptica presente en la provincia de Esmeraldas (Figura 2).

4.2 Datos Morfológicos y Morfométricos

Fueron estudiados 90 ejemplares (♀ 40; ♂ 50), de los que 73 están depositados en la colección herpetológica del Museo de Zoología (Laboratorio de Herpetología) de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), seis en el Laboratorio de Herpetología de la Escuela Politécnica Nacional (EPN), seis en la División de Herpetología del Instituto Nacional de Biodiversidad

(DHMECN), cuatro en la Fundación Herpetológica Gustavo Orcés (FHGO) y un ejemplar del Centro de Investigación de Biodiversidad del Perú (CORBIDI).

Se utilizó la terminología de caracteres externos propuesta por Williams et al. (1995), Poe (2004) y Koehler (2014). Fueron tomadas 24 medidas morfológicas con calibrador (0-150 mm) del lado izquierdo del cuerpo, con excepción de los especímenes dañados en el lado izquierdo, a los cuales se les tomó medidas del lado derecho.

La terminología de caracteres es la siguiente, cada una con sus respectivas siglas entre paréntesis: longitud hocico-cloaca (SVL), longitud interorbital (IL), longitud del hocico (SL), altura de la cabeza (HH), longitud de la cabeza (HL), anchura de la cabeza (HW), longitud del fémur (FL), longitud de la tibia (TIBL), longitud del pie (FoL), longitud de las extremidades posteriores (HLL), longitud del húmero (HuL), longitud de la ulna (UL), longitud de la mano (HaL), longitud de las extremidades anteriores (ForL), altura del oído (EH), longitud de la escama interparietal (IPL), longitud de la segunda escama interparietal (IP2L), longitud de la cola (TL), longitud del dedo IV pie (ToL), longitud de la almohadilla digital (TPW), altura del pliegue gular (DH), longitud del pliegue gular (DfL).

Se dividió por 5% al número obtenido en SVL de cada individuo, al número resultado de cada división se lo colocó en el calibrador y se lo ubicó sobre las escamas Dorsales (D5) y Ventrals (V5) para obtener y contabilizar el número de escamas presentes.

Se registraron 49 caracteres de lepidosis: escamas dorsales del cuerpo (D), hileras medio-dorsales (MIDDR), ventrales (15V), disposición de las ventrales (16V), bolsillo axilar (Axpocket), escamas nucales (nuchal.scales), cresta mediodorsal (middcrst), pliegue nucal, almohadillas digitales (TP), postanales (PA), cola insólita (insol.tail), cresta de la cola (tailcrest), base de la cola (tailbase), escamas medio dorsales de la cola (tailmiddors), escamas supradigitales (sd), número de lamelas (#lam), pliegue gular (dlap), escamas del pliegue gular (dlap.scales), color pliegue gular, barbas del pliegue gular (dlap.barbls), escamas de los flancos (lat.scales), extremidad posterior extendida

anteriormente, extremidad anterior extendida anteriormente, escamas entre las segundas cantales (sncs), escamas entre semicírculos supraorbitales (sosc), escamas entre interparietal y semicírculos supraorbitales (ip.sosc), preoccipital (preocc), postrostrales (pr), escamas de la cabeza en la región supraorbital (hs.so), escamas de la cabeza en la región frontal (hs.frnt), supraorbitales (so), borde de las supraoculares (so.edge), hileras de loreales (lorr), número de loreales (#lor), hileras paralelas en el hocico (prll.rows), rostral (rstrl), depresión frontal (fd), hocico (snout), nasal (nsl), tímpano (ear), escamas de anteojos (sunglasses), escamas entre suboculares y supralabiales (suboc.suplpls), número de supralabiales hasta la mitad del ojo (suplpls2eye), supraciliares (supercilires), mental dividida (mntl.div), mental vs. Rostral (mntl.v.r), borde posterior de la mental (mntl), número de sublabiales (#sublpls) y número de postmentales (pm).

Se reconoció a los especímenes machos por la presencia de pliegue gular con una línea negra en la base y dos escamas postanales; a diferencia de las hembras, las cuales no cuentan con una línea negra en su pliegue gular, ni con la presencia de escamas postanales (Figura 3).

Adicionalmente, se registraron 11 caracteres de coloración en especímenes preservados: barra interorbital (58interorb.bar), bandas en la cola (59tail), franja mediodorsal (60middors.stripe), patrón lira en la región occipital (61lyre.occp), franja lateral (62lateral.stripe), patrón de flancos (patternofflanks), barra en el mentón (63chin.bar), ocelo lateral (64lat.ocelli), patrón dorsal en diamante (65dors.diam), manchas post oculares (stain.post.oc) y manchas en bloque (stain.dors.bloch).

4.3 Análisis estadísticos

Para los análisis se tomaron en cuenta únicamente a los especímenes adultos (n=71; ♀ 27; ♂ 44). Se dividieron todas las variables morfométricas y métricas para el valor de SVL de cada individuo. Se eliminaron las variables

morfométricas de TL, DH y DFL por carecer de datos para algunos especímenes; sin embargo, DH y DFL se usaron en los análisis de machos.

Se utilizó el Software Rstudio versión 4.2.1. (Rstudio team, 2019) para todos los análisis estadísticos. Se realizó una prueba no paramétrica (Kolmogorov-Smirnov) para comprobar que las variables cumplan los requisitos de normalidad. Con las variables que presentaron normalidad, se realizó una prueba de *t* de Welch bajo ambas hipótesis. Las variables que no mostraron una distribución normal fueron transformadas a logaritmos; las que aún así no mostraron una distribución normal no fueron tomadas en cuenta; fueron eliminadas las variables morfométricas HLL, TL, TOL y TPW y las variables merísticas *sosc*, *ip.sosc*, *pr*, *pm*. La única variable a la cual se la incluyó dentro de los análisis por mostrar una distribución normal transformada a logaritmo fue D5.

Posteriormente se realizaron tres Análisis de Componentes Principales (PCA) por cada hipótesis para distinguir diferencias entre medidas merísticas, morfométricas y entre machos de cada grupo.

5 RESULTADOS

5.1 Datos morfológicos

Los resultados del estudio fueron obtenidos con base en características morfológicas y patrones de coloración pertenecientes a los 90 ejemplares examinados (Anexo 1).

Los especímenes adultos del noroccidente del país presentan un tamaño de SVL superior (*Anolis festae* ♂ 56,18 mm; ♀ 52,17 mm; *Anolis nigrolineatus* ♂ 53,68 mm; ♀ 49,2 mm). No se contó con especímenes machos neonatos, ni tampoco hembras en estado juvenil para ambas especies (Tabla 1). No se encontraron diferencias morfológicas significativas entre *A. festae* y *A. nigrolineatus*, los datos muestran un solapamiento en los rangos (Tabla 2).

5.2 Datos de coloración

En hembras de *Anolis* es común la presencia de una franja longitudinal medio dorsal, sin embargo, en este estudio solamente se hallaron tres ejemplares de las provincias de Los Ríos, El Oro y Guayas con esta franja (Figura 4). Los especímenes mostraron una variación de coloración dorsal en vida desde verde hacia marrón; la coloración ventral fue similar en todos los ejemplares (Figura 5). Los colores más claros, en tonos de verde, se mostraron en las provincias de Esmeraldas, Sto. Domingo y Los Ríos. La coloración más oscura y en tonos crema se evidenció en las demás provincias costaneras y del sur del Ecuador (Manabí, Guayas y El Oro), además que en El Oro se encontraron la mayor cantidad de especímenes de coloración marrón. La coloración del iris en los individuos de Esmeraldas corresponde a tonos verdes, mientras que en las demás provincias es azul (Figura 6).

La coloración de los especímenes preservados varía entre tonos café, gris y crema en el área dorsal y crema en el área ventral; algunos con líneas o pequeños puntos negros o cafés en el área lateral (Figura 7). El espécimen CORBIDI 7916, del noroeste de Perú muestra una coloración en preservado de color crema, tanto dorsal como ventral, similar a lo observado en los

especímenes de Ecuador de las provincias de Manabí, Guayas y El Oro. Adicionalmente se observó una línea dorsal negra a lo largo de la columna vertebral y una mancha post ocular (Figura 8) en 56 de los 90 ejemplares.

5.3 Análisis Estadísticos

La prueba *t* de Welch reveló cuatro variables con diferencias significativas para la hipótesis A (pr, pm, V5, UL) y ocho variables—ip.soso, pr, lorr, D5, V5, UL, TL y TPW—para la hipótesis B (Tabla 3).

Las variables que presentaron una distribución normal para ambas hipótesis fueron snsc, lorr, suplbs2eye, #lam, \log_n D5, V5, IL, SL, HH, HL, HW, FL, TIBL, FOL, HUL, UL, HAL, FORL, EH, IPL, IP2L, DH y DF; por lo tanto, se las tomó en cuenta para los Análisis de Componentes Principales (PCA). Los PCA de variables morfométricas (Figura 9) demostraron que existe un solapamiento en ambas hipótesis, es decir, no hay diferencias significativas entre sus variables, a diferencia de las variables merísticas (Figura 9D) en donde se logra diferenciar un menor solapamiento para la hipótesis B. Para las variables morfométricas, los dos primeros componentes explican el 54.19% de la variación total, el CP1 (Componente principal 1) explica el 33.01% de la variación, obteniendo la mayor carga en las variables FORL, HUL y TIBL, el CP2 (Componente principal 2) explica el 21.18% de la variación, obteniendo la mayor carga en las variables HH, HW y FL (Tabla 4). El PCA de variables merísticas explica un 58.35% de la variación total, el CP1 explica el 36.53%, obteniendo la mayor carga en las variables D5, lorr y suplbs2eye y el CP2 explica el 21.82%, teniendo la mayor carga en V5, lam y snsc (Tabla 5). Además, se realizó un PCA con datos únicamente de machos, con el fin de utilizar las variables de pliegue gular (DH y DLF) y observar si existen diferencias significativas entre poblaciones; los dos primeros componentes explicaron el 35.47% de la variación total, obteniendo 22.41% en PC1 en las variables FORL, HUL, TIBL y el 13.06% en PC2 en las variables SL, IPL y FL (Tabla 6).

6 DISCUSIÓN

La comparación morfológica entre *Anolis festae* y *A. nigrolineatus* mostró un solapamiento de datos, sugiriendo que no hay características morfológicas que diferencien a estas dos especies. Según las observaciones de Fitch et al (1976) y Miyata (Williams, 1982), quienes mencionaron que las poblaciones del sur eran de mayor tamaño a las poblaciones del norte, se evidenció que, al contrario, las poblaciones del norte (*A. festae*) presentan mayor tamaño con respecto a las del sur (*A. nigrolineatus*) (Tabla 1). La similitud morfológica puede evolucionar de forma independiente por procesos estocásticos; mientras más tiempo haya transcurrido entre la divergencia de las especies más clara será su diferenciación morfológica (Fišer et al, 2018). Se podría asumir que no ha pasado mucho tiempo de divergencia para desarrollar diferencias morfológicas entre ambas especies, dado que no presentan alguna diferenciación visible, o posiblemente sean una sola especie. Es necesario conocer el tiempo de divergencia filogenético entre *A. festae* y *A. nigrolineatus*, lo que ayudará también a aclarar el estatus de los especímenes de Esmeraldas.

Se pueden observar ligeras diferencias en la lepidosis entre las poblaciones de Esmeraldas y las del resto de la costa ecuatoriana además de la diferencia de coloración del iris, que es verde en Esmeraldas y azul en el resto del país. Estas diferencias podrían ser interespecíficas si en futuros estudios se concluye que las poblaciones de Esmeraldas corresponden a una especie críptica nueva. Las especies crípticas son especies con morfología indistinguible o similar, pero filogenéticamente separadas; este tipo de especies son comunes en la mayoría de filos animales (Calahorra-Oliart et al, 2021; Bickford et al, 2007; Kuijt et al, 2022; Fišer et al, 2018). El descubrimiento de especies crípticas de reptiles en el Ecuador no es nuevo. Por ejemplo, Yáñez-Muñoz et al. (2018) describieron una nueva especie críptica de *Anolis* de las estribaciones noroccidentales del Ecuador y suroccidentales de Colombia; la nueva especie *A. dracula* es hermana de *A. aequatorialis*, cuya morfología y distribución de hábitat es similar. De igual manera, Torres-Carvajal & Mafla-Endara (2013), describieron *Stenocercus cadlei*, una especie muy similar a *S. guentheri*, que además ocurre en parapatría.

Existe un caso similar en especies de *Anolis* cercanamente emparentadas, las cuales se diferencian, entre otras características, por la coloración del iris; *A. fitchi* y *A. podocarpus*, dos especies de las estribaciones orientales de Ecuador. Según Ayala-Varela & Torres-Carvajal (2010), el iris es marrón oscuro en *A. fitchi* y turquesa azulado en *A. podocarpus*. Dentro del orden Squamata también han existido casos similares; en el continente asiático descubrieron una nueva especie de serpiente *Gonyosoma* al observar especímenes en vida. Gracias a diferencias morfológicas, entre ellas la coloración del iris, realizaron análisis filogenéticos que llevaron al descubrimiento de una especie nueva (Liu et al, 2021).

Con respecto a la coloración del iris, Miyata (Williams, 1982) había mencionado que las poblaciones del norte presentaban coloración azul en el iris, lo cual no es del todo cierto debido a la coloración verde presente en el iris de los especímenes de Esmeraldas; también se descarta lo observado por Fitch et al (1976), quien mencionó una coloración del iris amarilla para las especies del sur, posiblemente esta observación se debió a un error. Efectivamente hay una coloración amarilla presente entre el iris y la pupila (Figura 6), sin embargo, en este estudio no se observó ningún individuo con el iris totalmente amarillo.

El género *Anolis* tiende a cambiar de color en condiciones de estrés, cambiando partes de su cuerpo a tonalidades más oscuras o negras, particularmente cambian en la parte posterior del ojo, causando lo que se conoce como “mancha ocular” (Greenberg, 2002). Esto ha sido estudiado mayormente en *Anolis carolinensis*, sin embargo, en este estudio se observó el mismo fenómeno en *A. festae* y *A. nigrolineatus*. La línea dorsal negra fue la característica por la cual se identificó y se nombró a *A. nigrolineatus* (Williams, 1965), sin embargo, en esta investigación 34 especímenes de *A. festae* presentaron también una línea dorsal negra (Figura 8).

7 CONCLUSIONES

- *Anolis nigrolineatus* y *Anolis festae* no presentan diferencias significativas en morfología y coloración.
- La diferencia de coloración en el iris entre especímenes de Esmeraldas y del resto del país podría deberse a que se trata de dos especies crípticas. Por lo tanto, se sugiere realizar análisis filogenómicos para explorar esta hipótesis.
- Se sugieren más observaciones morfológicas de especímenes en vida de la provincia de Esmeraldas, dado que en el presente estudio se contó únicamente con fotos de un espécimen macho (sin fotos presentes del pliegue gular extendido) y dos hembras.
- Posiblemente la población de *A. festae* registrada en Colombia puede ser parte de la “nueva especie críptica” de Esmeraldas, aunque no se ha registrado la coloración del iris en dicha población. Por lo tanto, se sugiere incluir individuos de Colombia en los análisis filogenómicos mencionados anteriormente. También se sugiere registrar el color del iris en esas poblaciones.

8 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ayala-Varela, F. P., & Torres-Carvajal, O. (2010). A new species of dactyloid anole (Iguanidae, Polychrotinae, *Anolis*) from the southeastern slopes of the Andes of Ecuador. *ZooKeys*, (53), 59.
- Ayala-Varela, F. P., & Carvajal-Campos, A. (2021a). *Anolis festae*, *Anolis de Festa*, *Peracca (1904)*. Bioweb. Recuperado el 28 de agosto de 2021 de <https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb/FichaEspecie/Anolis%20festae>.
- Ayala-Varela, F., Carvajal-Campos, A. (2021b). *Anolis nigrolineatus*, *Anolis de franja negra*, *Williams, E. E. (1965)*. Bioweb. Recuperado el 28 de agosto de 2021 de <https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb/FichaEspecie/Anolis%20nigrolineatus>.
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K., Meier, R., Winker, K., ... & Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(3), 148-155.
- Burrell, E. D., & Muñoz, M. M. (2022). Ecological Opportunity from Innovation, not Islands, Drove the Anole Lizard Adaptive Radiation. *Systematic Biology*, 71(1), 93-104.
- Calahorra-Oliart, A., Ospina-Garcés, S. M., & León-Paniagua, L. (2021). Cryptic species in *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae): do morphological data support molecular evidence?. *Journal of Mammalogy*, 102(1), 54-68.
- Feiner, N., Jackson, I. S., Stanley, E. L., & Uller, T. (2021). Evolution of the locomotor skeleton in *Anolis* lizards reflects the interplay between ecological opportunity and phylogenetic inertia. *Nature Communications*, 12(1), 1525.
- 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.
- Fitch, H. S., Echelle, A. F., & Echelle A. A. (1976). Field observations on rare or little known mainland anoles. Observaciones de campo sobre anólididos continentales

- raros o poco conocidos. *The University of Kansas Science Bulletin*, 51(3), 91-128.
- Greenberg, N. (2002). Ethological Aspects of Stress in a Model Lizard, *Anolis carolinensis*. *Integrative and Comparative Biology*, 42(3), 526-540.
- Koehler, G. (2014). Characters of external morphology used in *Anolis* taxonomy- Definition of terms, advice on usage, and illustrated examples. *Zootaxa*, 37774(3), 201-257.
- Kuijt, M., Oskam, L., den Boer, I., Dufresnes, C., France, J., Gilbert, M. J., ... & Wielstra, B. (2022). The introduction of three cryptic tree frog species in the Dutch coastal dunes challenges conservation paradigms. *Amphibia-Reptilia*, 1(aop), 1-10.
- Liu, S., Hou, M., Lwin, Y. H., Wang, Q., & Rao, D. (2021). A new species of *Gonyosoma* Wagler, 1828 (Serpentes, Colubridae), previously confused with *G. prasinum* (Blyth, 1854). *Evolutionary Systematics*, 5, 129-139.
- Losos, J. B. (2011). *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptative radiation of anoles* (Vol. 10). Univ of California Press.
- Medina-Rangel, G. F., Pinto, M. A., & Calderón-Espinosa, M. L. (2018). First record of the Veronica's Anolis *Anolis festae* (Squamata, Dactyloidae) in Colombia. *Herpetology Notes*, 11, 725-728.
- Miyata, K. I. (2013). Studies on the Ecology and Population Biology of Little Known Ecuadorian Anoles. *Bulletin of the museum of comparative zoology*, 161(2), 45-78.
- 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.

- Peracca, M. G. (1904). Viaggio del Dr. Enrico Festa nell'Ecuador e regione vicine. *Bolletino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata, Università di Torino*, 465, 1-41.
- Poe, S. (s.f.). *Evaluations of validity for some species of Anolis, species list and type descriptions*. Poe Lab. <http://www.stevenpoe.net/species-list-and-type-descriptions.html>.
- 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.
- Ron, S. (2020). *Regiones naturales del Ecuador*. Bioweb. Recuperado el 28 de agosto de 2021 de <https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb/RegionesNaturales>.
- RStudio Team. (2019). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Torres-Carvajal, O. (2011). Lista actualizada de lagartijas de Ecuador con comentarios acerca de su diversidad. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas*, 32(1-2), 119-133.
- Torres-Carvajal, O., & Mafla-Endara, P. (2013). Evolutionary history of Andean *Pholidobulus* and *Macropholidus* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68(2), 212-217.
- Torres-Carvajal, O., Ayala-Varela, F. P., Lobos, S. E., Poe, S., & Narváez, A. E. (2018). Two new Andean species of *Anolis* lizard (Iguanidae: Dactyloinae) from southern Ecuador. *Journal of Natural History*, 52(13-16), 1067-1089.
- Torres-Carvajal, O., Pazmiño-Otamendi, G., & Salazar-Valenzuela, D. (2019). Reptiles of Ecuador: a resource-rich portal, with dynamic checklist and photographic guides. *Amphibian & Reptile Conservation*, 13(1), 209-229.

Torres-Carvajal, O., Pazmiño-Otamendi, G., & Salazar-Valenzuela, D. (2021). *Anolis*. Bioweb. Recuperado el 28 de agosto de 2021 de <https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb/BusquedaSencilla/Anolis>.

Williams, E. E. (1965). *South American Anolis (Sauria, Iguanidae): two new species of the punctatus group*. The Museum.

Williams, E. E. (1982). *Three new species of the Anolis punctatus complex from Amazonian and inter-Andean Colombia, with comments on the eastern members of the punctatus species group*. Museum of Comparative Zoology.

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-Puij, 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.

9 FIGURAS

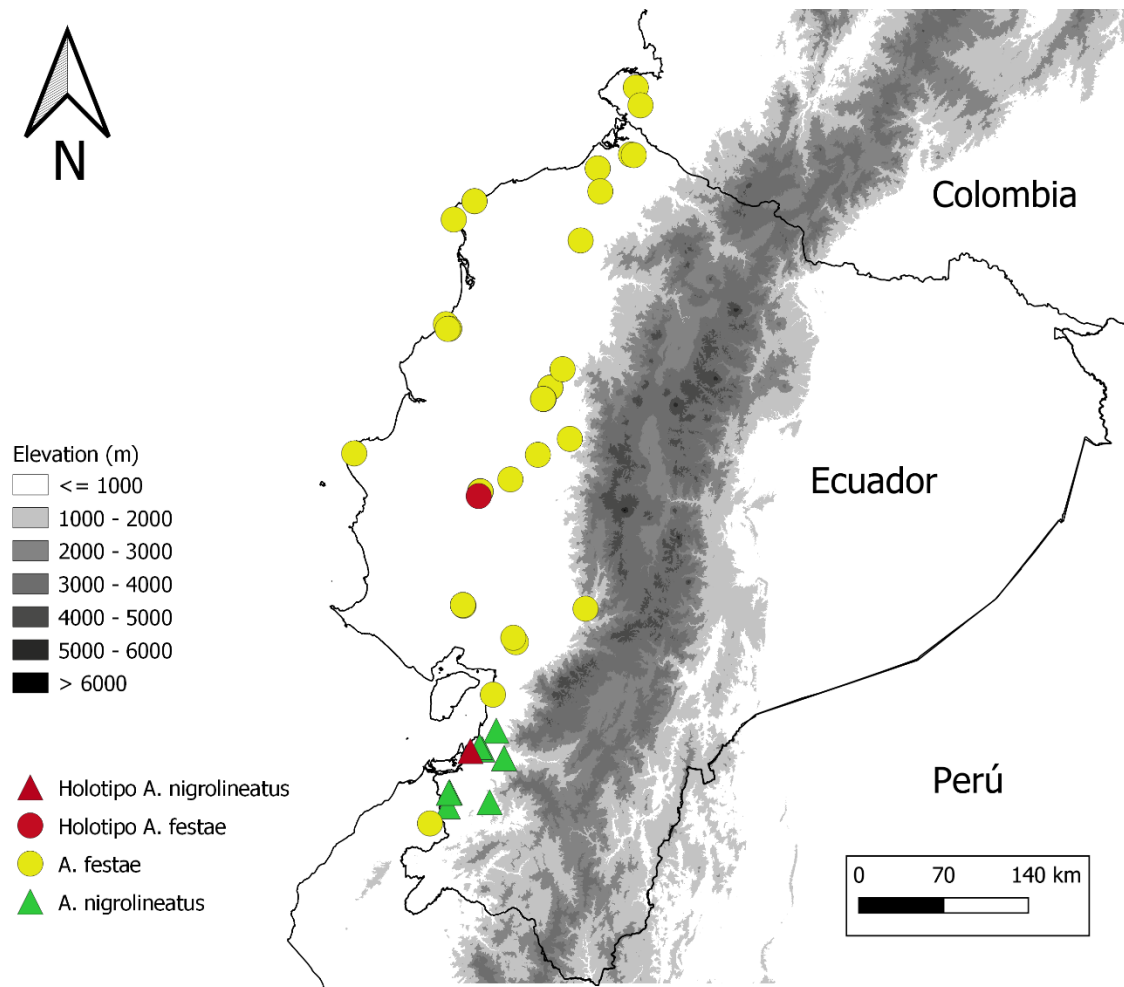


Figura 1. Mapa de distribución según la Hipótesis A. Se muestran las localidades registradas en BioWeb y iNaturalist, junto con los especímenes de registrados en Colombia y Perú (Anexo 2).

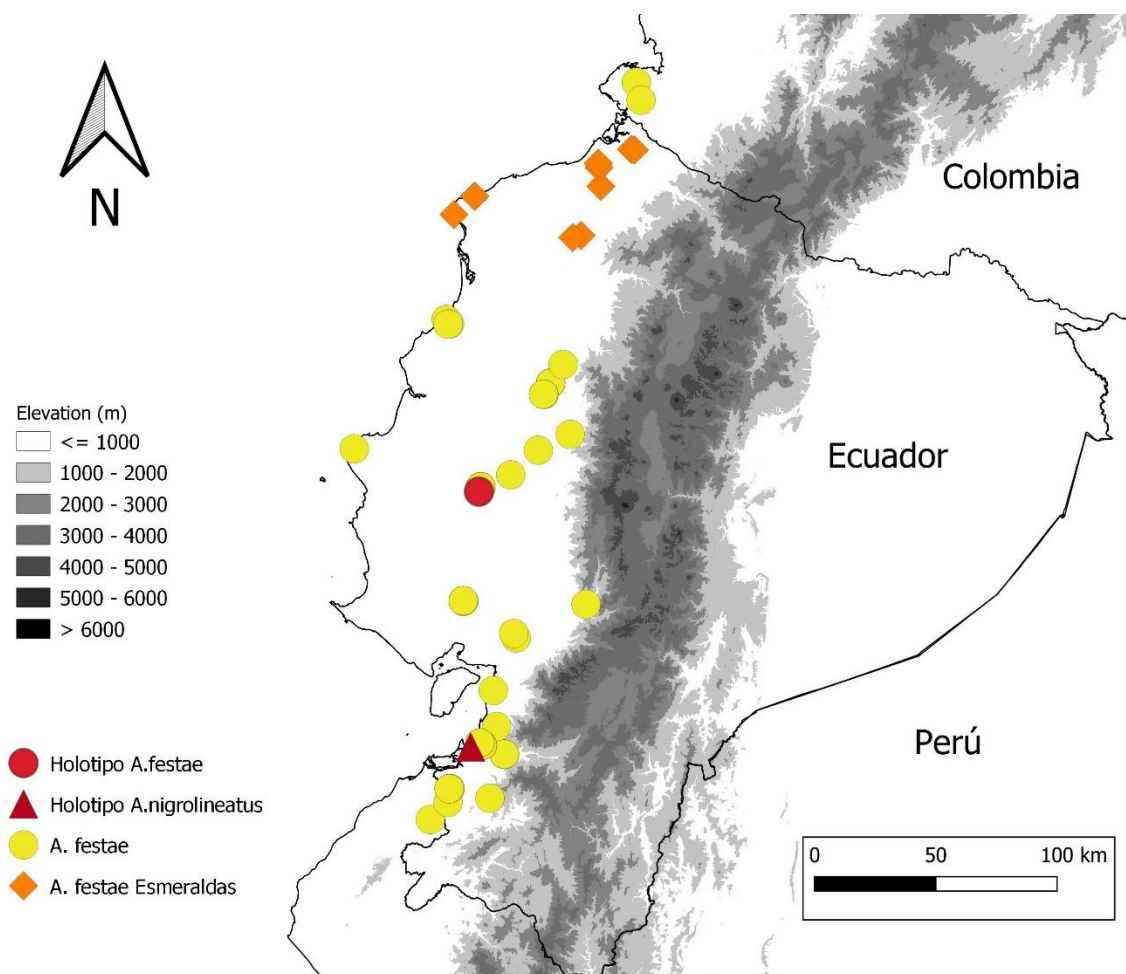


Figura 2. Mapa de distribución según la Hipótesis B. Se muestran las localidades registradas en BioWeb y iNaturalist, junto con los especímenes registrados en Colombia y Perú (Anexo 2).

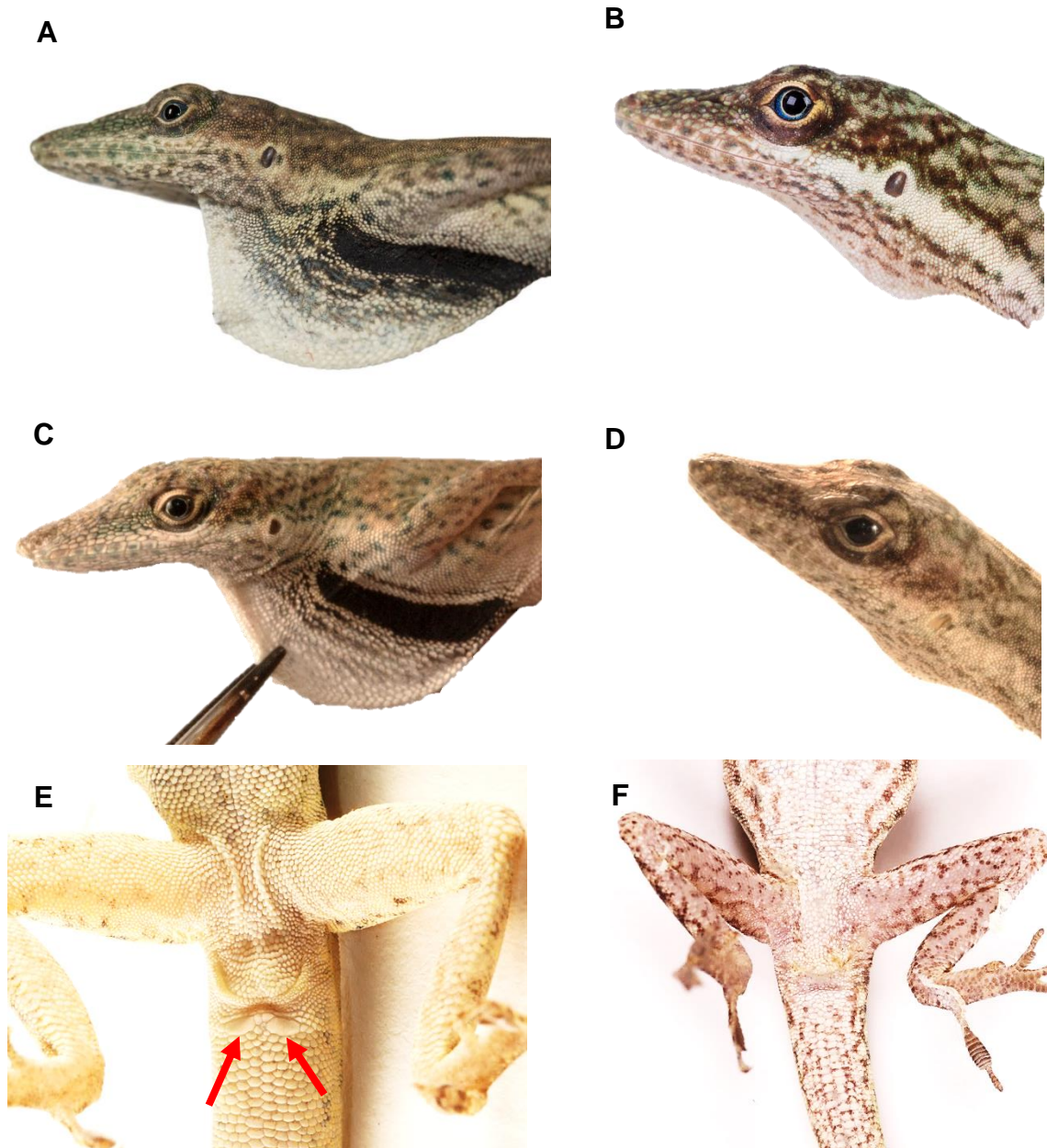


Figura 3. Dimorfismo sexual en *Anolis festae* y *A. nigrolineatus*. **A** Macho con pliegue gular extendido de *A. festae* (QCAZ 14160), **B** hembra con pliegue gular extendido de *A. festae* (QCAZ 17077), **C** macho con pliegue gular extendido de *A. nigrolineatus* (QCAZ 17065) y **D** hembra con pliegue gular extendido de *A. nigrolineatus* (QCAZ 17027), **E** escamas postanales presentes en machos de *A. festae* y *A. nigrolineatus* (flechas rojas) (QCAZ 17059) y **F** ausencia de escamas postanales en hembras (QCAZ 15576). Fotografías: Ma. José Quiroz y Alex Achig.

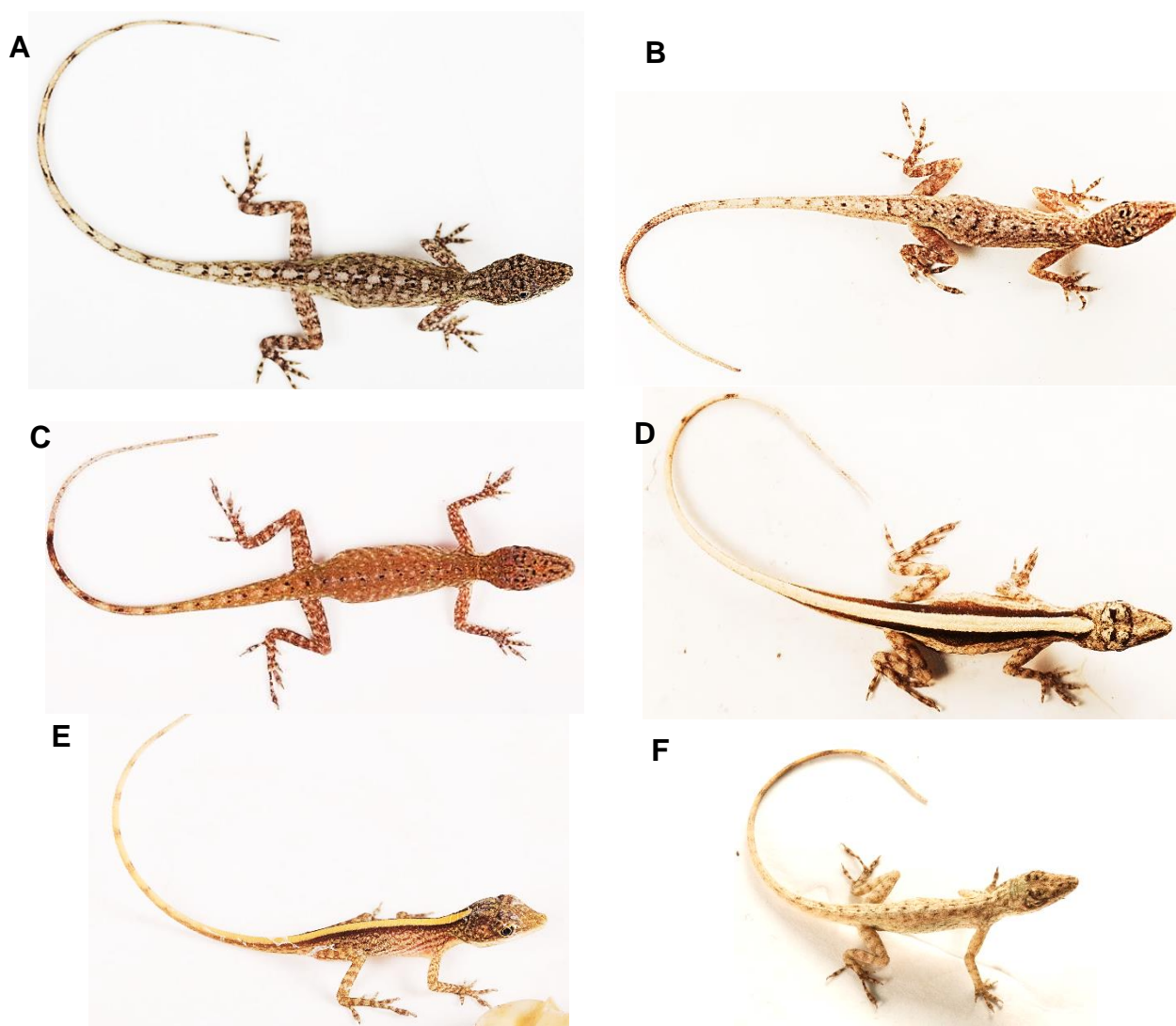


Figura 4. Patrón de coloración dorsal en hembras de *Anolis festae* y *A. nigrolineatus*. **A** Espacios discontinuos blancos con franjas negras en *A. festae* (QCAZ 16289), **B** franjas negras discontinuas en *A. festae* (QCAZ 17068), **C** puntos negros discontinuos en *A. festae* (QCAZ 15576), **D** presencia de franja medio dorsal en espécimen adulto de *A. nigrolineatus* (QCAZ 17057), **E** presencia de franja medio dorsal en espécimen neonato de *A. nigrolineatus* (QCAZ 14642) y **F** espacios discontinuos con manchas negras en *A. nigrolineatus* (QCAZ 17027). Fotografías de Diego Almeida y A. Achig.

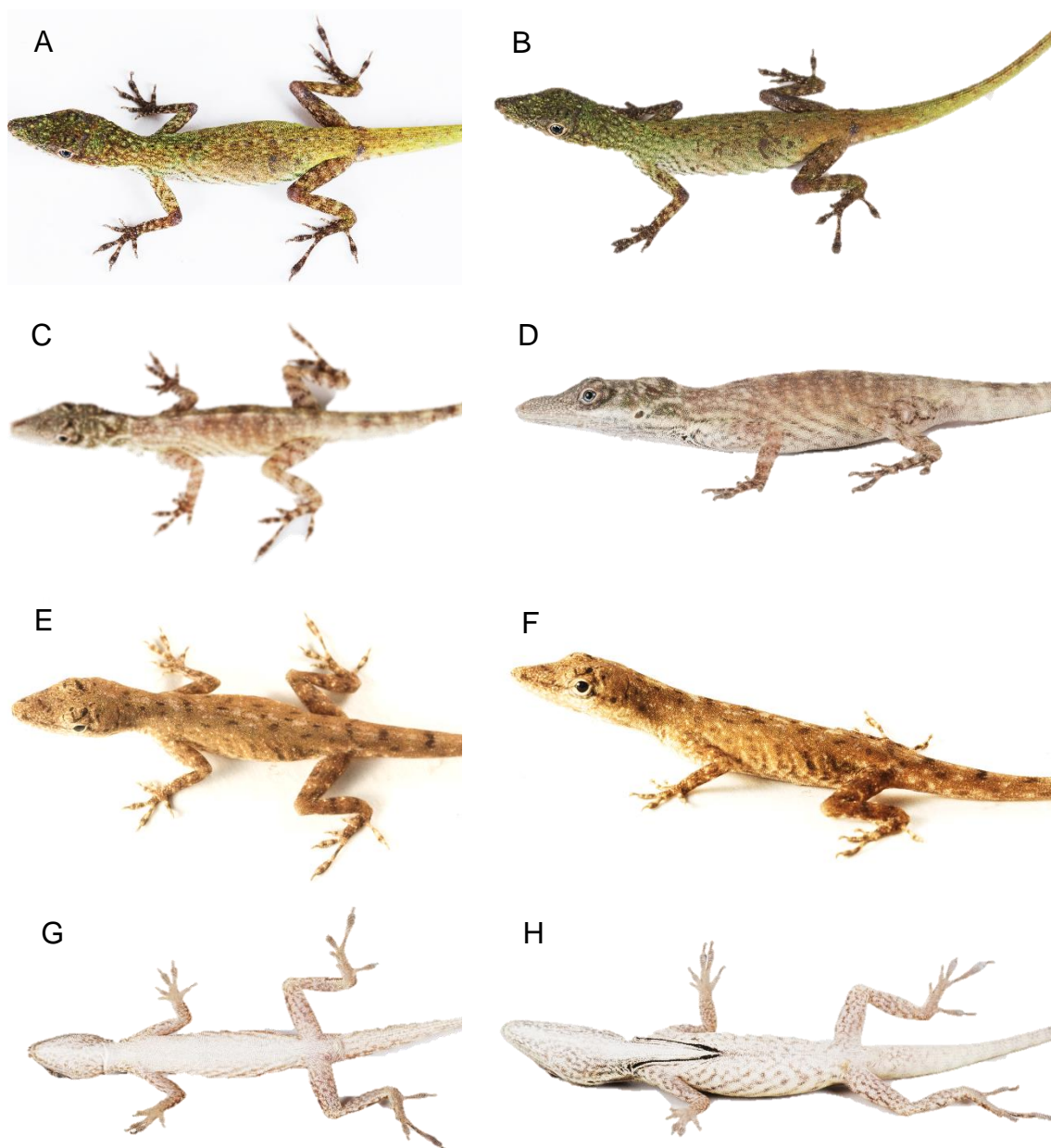


Figura 5. Coloración dorsal, lateral y ventral de especímenes de *Anolis festae* y *A. nigrolineatus* en vida. A Vista dorsal y **B** lateral de un espécimen de *A. festae* de la provincia de Sto. Domingo (QCAZ 14164), **C** vista dorsal y **D** lateral de un espécimen de *A. festae* de la provincia de Los Ríos (QCAZ 17077), **E** vista dorsal y **F** lateral de un espécimen de *A. nigrolineatus* la provincia de El Oro (QCAZ 17058), **G** vista ventral de un espécimen hembra de la provincia del Guayas (QCAZ 14162) y **H** vista ventral de un espécimen macho de la provincia del Guayas (QCAZ 17072). Ambas especies muestran el mismo patrón de coloración ventral. Fotografías de A. Achig.

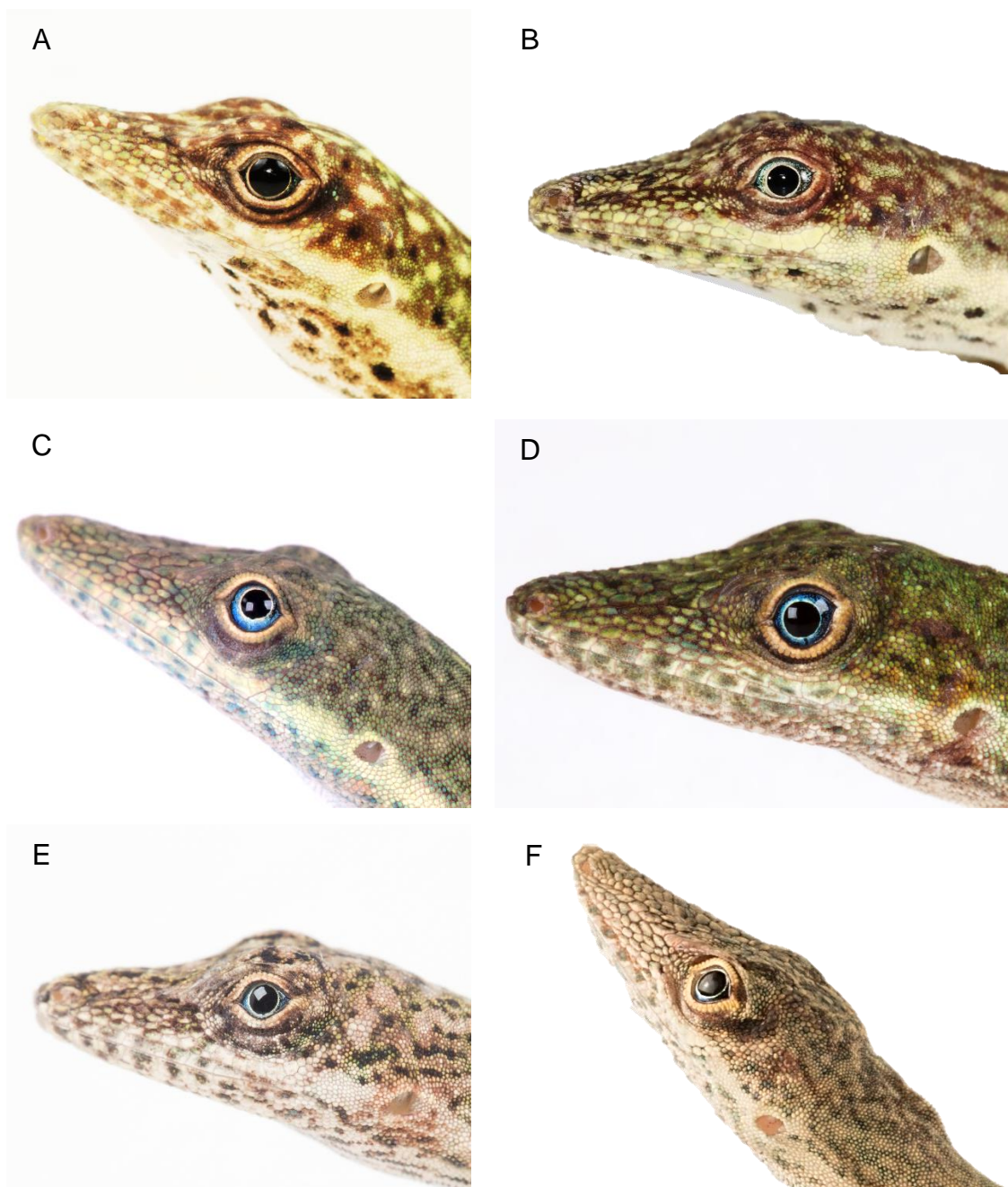


Figura 6. Diferencia de coloración del iris en ejemplares de *Anolis festae* y *A. nigrolineatus* de distintas provincias. A y B Coloración verde en el iris en especímenes de *A. festae* la provincia de Esmeraldas (QCAZ 15043/ QCAZ 17963), coloración azul en especímenes de *A. festae* las provincias de **C** Los Ríos (QCAZ 17074), **D** Sto. Domingo (QCAZ 14164), **E** Guayas (QCAZ 16289) y **F** en espécimen de *A. nigrolineatus* de la provincia de El Oro (QCAZ 17066). Fotografías de A. Achig, D. Almeida y F. Ayala.

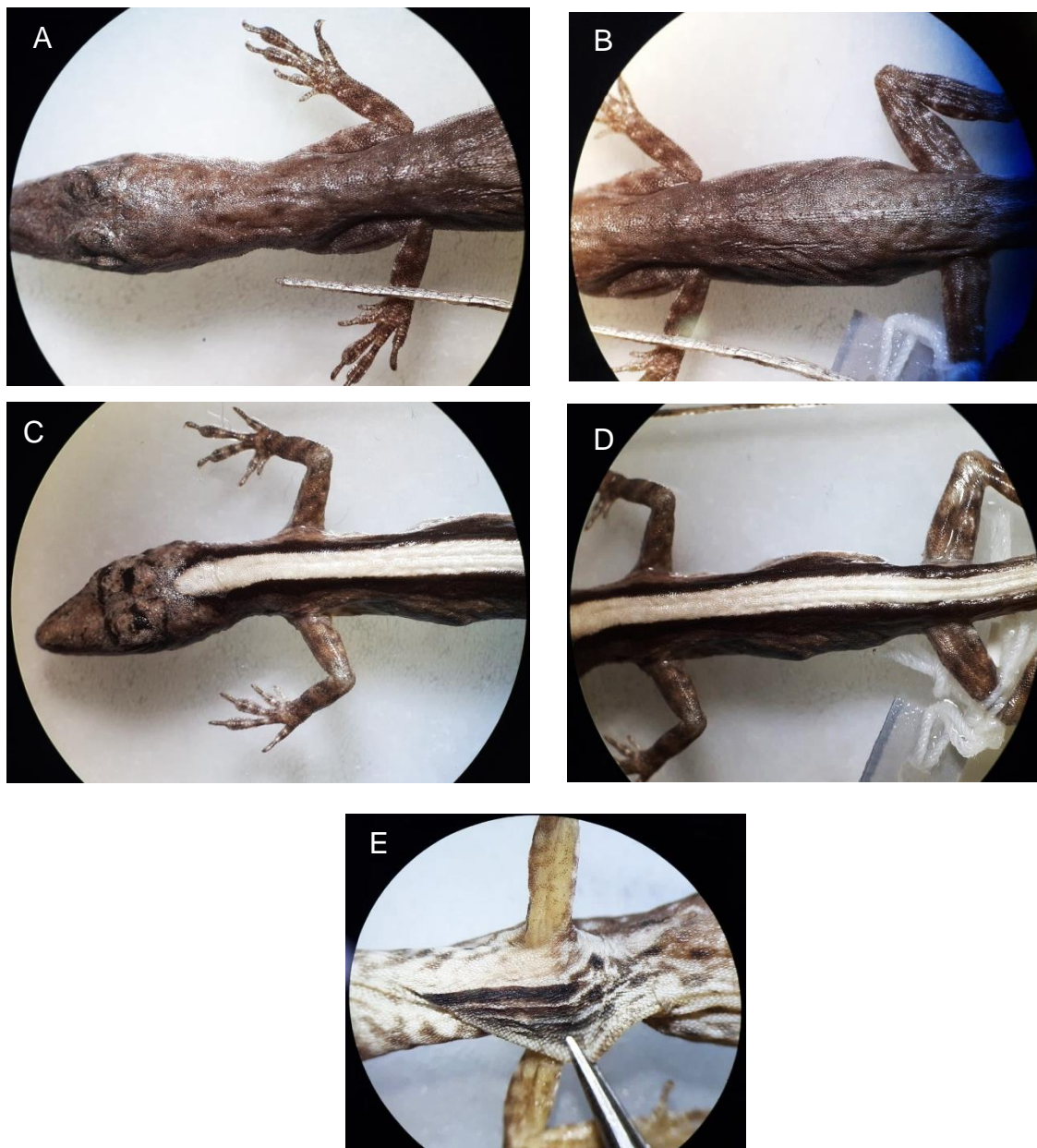


Figura 7. Coloración de los especímenes de *A. festae* y *A. nigrolineatus* del museo QCAZ en preservado. A y B vista dorsal de macho adulto (QCAZ 16289), C y D vista dorsal de hembra adulta (QCAZ 16284) y E coloración de pliegue gular de macho adulto (QCAZ 16289). Ambas especies muestran el mismo patrón de coloración en preservado. Fotografías obtenidas en estereoscopio 10x.

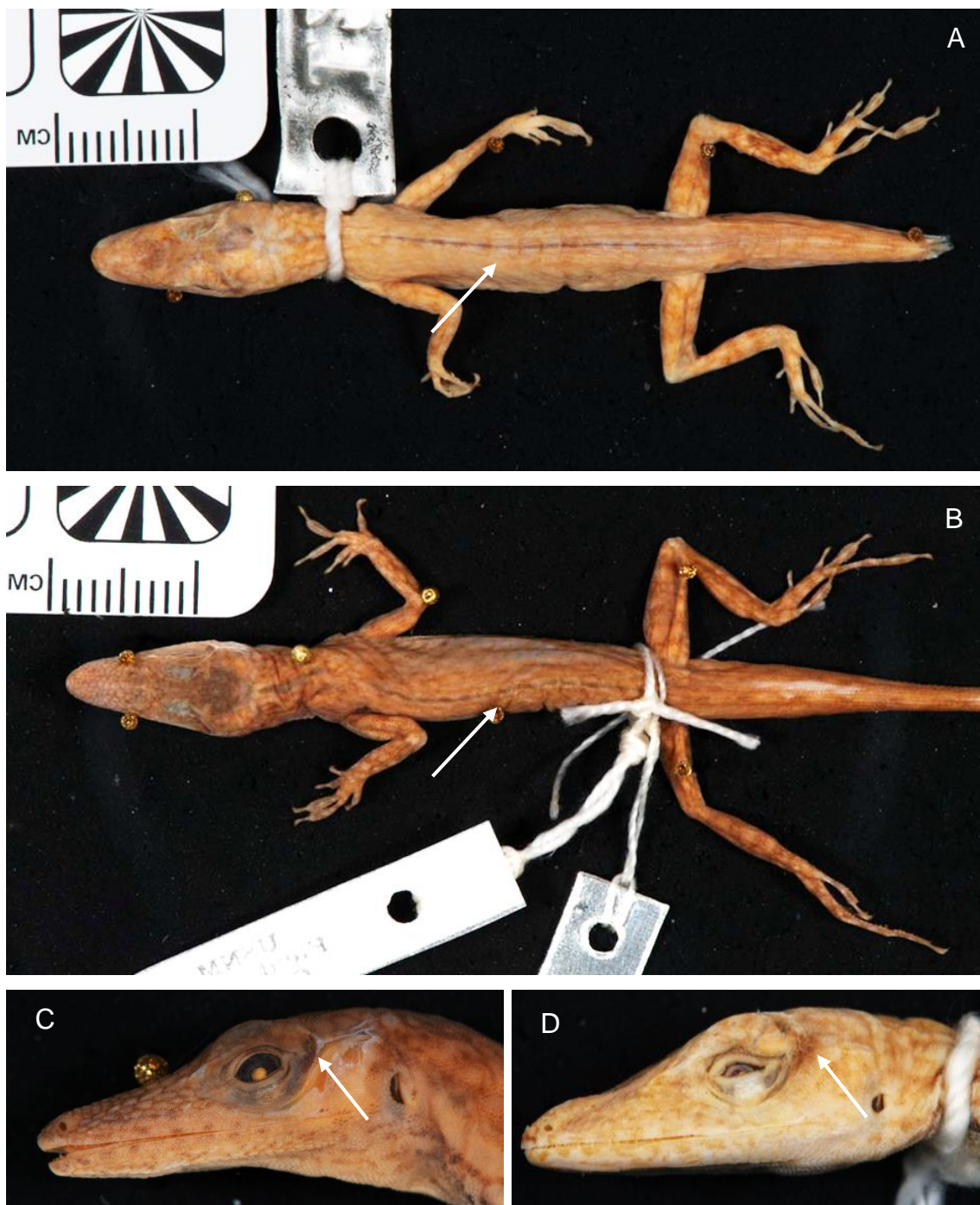


Figura 8. Línea dorsal negra y mancha ocular presente en *A. festae* y *A. nigrolineatus*. A Paratipo de *A. nigrolineatus* (USNM 12280) de la provincia de Guayas y **B** ejemplar de *A. festae* (USNM 234609) de la provincia de El Oro. Ambos presentan una línea negra en la parte dorsal y mancha post ocular **C** (USNM 234609) y **D** (USMM 12280). Fotografías de Ma. Emilia Gudiño y Teresa Hsu.

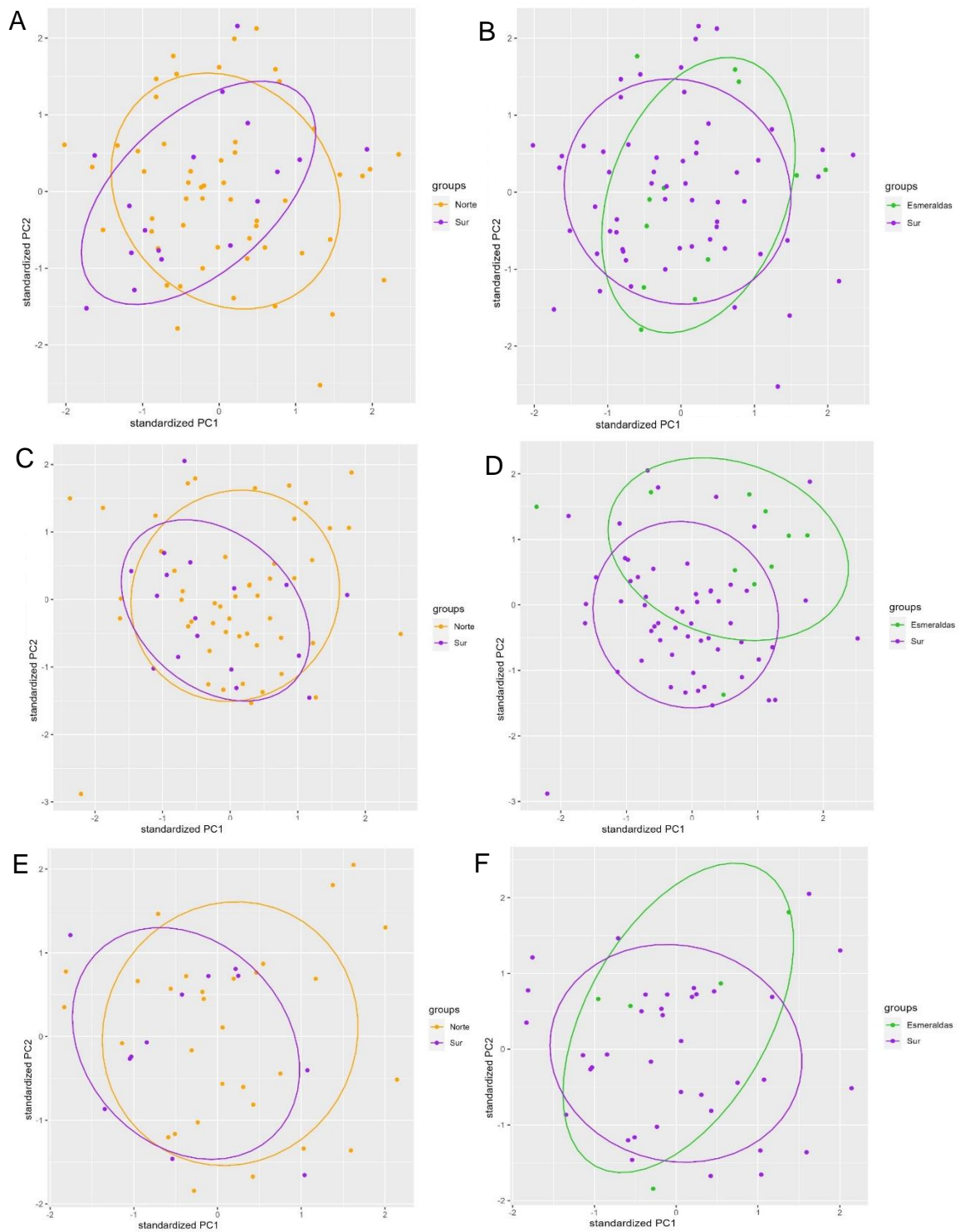


Figura 9. Análisis de Componentes Principales (PCA) de variables morfométricas, merísticas y variables morfológicas de especímenes machos. A Variables morfométricas para la hipótesis A; **B** Variables morfométricas para la hipótesis B; **C** Variables merísticas para la hipótesis A; **D** Variables merísticas para la hipótesis B; **E** Variables morfométricas y merísticas

de machos para la hipótesis A y **F** Variables morfométricas y merísticas de machos para la hipótesis B.

10 TABLAS

Tabla 1. Variación ontogenética de SVL en los especímenes de *Anolis festae* y *A. nigrolineatus*. Los datos se presentan en mm. M= machos, H= hembras.

Estadio	<i>A. festae</i>	<i>A. festae</i>	<i>A. nigrolineatus</i>	<i>A. nigrolineatus</i>
	M	H	M	H
Neonato	—	21.79	—	18.99
Juvenil	30.6–34.35	—	33.49	—
Subadulto	35.7–37.56	35.44–42.03	39.19	34.64–39.60
Adulto	42.28–56.18	42.3–52.17	45.2–53.68	42.51–49.2

Tabla 2. Variación de lepidosis, medidas (mm) y coloración de especímenes adultos de *A. festae* y *A. nigrolineatus*. En la primera fila se muestra la media y desviación estándar (DE), acompañados del rango en la segunda fila. Significado de las abreviaturas disponibles en “Materiales y Métodos”.

Carácter	<i>A. festae</i> (n=55)	<i>A. nigrolineatus</i> (n=16)
snc	9.52 ± 0.11 [7–12]	10.18 ± 0.12 [9–13]
pr	6.32 ± 0.12 [4–8]	6 ± 0.1 [5–7]
sosc	1.14 ± 0.31 [1–2]	1.06 ± 0.23 [1–2]
lorr	5.43 ± 0.13 [4–7]	5.75 ± 0.13 [5–8]
ip.sosc	3.01 ± 0.28 [1–5]	2.81 ± 0.23 [2–4]
suplbs2eye	8.27 ± 0.08 [6–10]	8.37 ± 0.05 [8–9]
pm	5.07 ± 0.17 [4–7]	4.62 ± 0.19 [4–6]
#lam	16.96 ± 0.08 [15–20]	17.75 ± 0.05 [16–19]

Dorsal 5%/SVL	10.63 ± 0.14 [7–14]	10.75 ± 0.11 [8–12]
Ventral 5%/SVL	7.96 ± 0.14 [5–10]	7.68 ± 0.11 [6–10]
HL	13.35 ± 0.08 [11.4–16.25]	13.91 ± 0.07 [11.43–15.22]
HW	6.48 ± 0.09 [5.21–8.06]	6.65 ± 0.07 [5.88–7.38]
HH	4.97 ± 0.09 [3.82–6.08]	5.16 ± 0.07 [4.34–5.77]
SL	7.19 ± 0.10 [5.4–9.03]	7.69 ± 0.08 [6.55–8.62]
IL	1.42 ± 0.21 [0.98–2.54]	1.46 ± 0.18 [1.1–1.97]
IPL	1.10 ± 0.23 [0.57–1.72]	1.10 ± 0.15 [0.69–1.35]
EH	0.86 ± 0.21 [0.43–1.59]	0.93 ± 0.24 [0.42–1.29]
HuL	7.83 ± 0.10 [6.54–10.13]	8.04 ± 0.07 [7.17–9.32]
UL	6.08 ± 0.10 [5.03–7.52]	6.08 ± 0.09 [5.07–6.87]
HaL	6.81 ± 0.09 [5.83–8.69]	7.05 ± 0.06 [6.49–7.65]
FL	9.61 ± 0.12 [6.56–15.53]	9.96 ± 0.06 [9.06–11.58]
TIBL	9.10 ± 0.09 [7.43–11]	9.09 ± 0.07 [8.07–10.28]
FoL	12.84 ± 0.09 [10.18–15.94]	13.37 ± 0.05 [12.2–14.32]
ToL	7.34 ± 0.11 [4.42–9.41]	7.82 ± 0.05 [7.05–8.78]
TPW	0.95 ± 0.16 [0.55–1.34]	1.02 ± 0.09 [0.83–1.21]
TL	80.35 ± 0.28 [14.85–105.06]	85.10 ± 0.2 [42.09–103.06]

Coloración pliegue gular hembras	Crema con manchas café o negras	Crema con manchas café o negras
Coloración pliegue gular machos stain.post.oc	Crema con línea negra extendida en la base n= 34	Crema con línea negra extendida en la base n= 9

Tabla 3. Resultados de la prueba *t* de Welch para cada una de las variables en ambas hipótesis. Primer número demuestra el estadístico de prueba (*t*), seguido por el valor crítico (*p*). Datos ≤ 0.05 en *p* valor demuestran que las medias de las poblaciones no son iguales (valores en negrita). Significado de las abreviaturas disponibles en “Materiales y Métodos”.

Variable	Hipótesis A	Hipótesis B
sns	(-0.30265; 0.7647)	(-0.79145; 0.4389)
sosc	(-0.32736; 0.7444)	(1.486.; 0.1687)
ip.sosc	(1.7794; 0.08188)	(2.738.; 0.0204)
pr	(2.4016; 0.0259)	(3.5378.; 0.003308)
lorr	(-0.050176; 0.9603)	(3.0474.; 0.0085)
supbls2eye	(1.392; 0.1726)	(-0.625; 0.5439)
pm	(2.5972; 0.01486)	(1.3009; 0.2176)
lam	(-0.018798; 0.9851)	(-1.1786; 0.2639)
D5	(0.40155; 0.6904)	(2.1859; 0.05128)
V5	(2.2776; 0.0271)	(2.2418; 0.04393)
IL	(-0.24757; 0.8065)	(0.91769; 0.3698)
SL	(-1.3092; 0.1997)	(-1.9848; 0.0633)
HH	(0.88814; 0.3819)	(0.62021; 0.5438)
HL	(-0.065968; 0.9478)	(-1.3798; 0.1859)
HW	(-0.50147; 0.6197)	(0.79717; 0.4402)
FL	(-0.80499; 0.4274)	(0.75882; 0.4574)
TIBL	(1.6484; 0.1124)	(0.5598; 0.5835)
FOL	(-0.22599; 0.8231)	(0.50533; 0.6197)
HLL	(0.95379; 0.3528)	(1.0848; 0.2901)
HUL	(0.42466; 0.6737)	(0.67242; 0.5079)
UL	(2.1197; 0.0425)	(2.7056; 0.01625)
HAL	(0.39486; 0.6966)	(-0.37855; 0.7091)

FORL	(1.358.; 0.186)	(1.588; 0.1309)
EH	(-0.56732; 0.5762)	(0.34773; 0.7322)
IPL	(0.74941; 0.4587)	(-1.7876; 0.09289)
IP2L	(0.48262; 0.6333)	(-1.7624; 0.09551)
TL	(0.094311; 0.9258)	(-4.2146; 0.001677)
TOL	(-1.912; 0.06114)	(0.62531; 0.5422)
TPW	(-1.0407; 0.3045)	(-3.2166; 0.003357)
DH	(-0.45776; 0.6515)	(1.326; 0.2384)
DLF	(-1.7769; 0.08697)	(-0.77436; 0.4714)

Tabla 4. Cargas de las variables utilizadas para el Análisis de Componentes Principales (PCA) de medidas morfométricas. Valores en negrita representan las variables con cargas más altas en cada Componente Principal (PC).

Variables	PC1	PC2
IL	-0.03	0.04
SL	-0.00	-0.09
HH	0.19	-0.55
HL	0.20	-0.09
HW	0.13	-0.49
FL	0.13	0.51
TIBL	0.36	0.06
FOL	0.34	0.19
HUL	0.37	-0.10
UL	0.30	0.04
HAL	0.31	0.14
FORL	0.51	0.00
EH	-0.02	-0.28
IPL	-0.00	0.09
IP2L	0.17	-0.00
Porcentaje explicado %	33.01	21.18
Porcentaje acumulado %	33.01	54.19

Tabla 5. Cargas de las variables utilizadas para el Análisis de Componentes Principales (PCA) de lepidosis. Valores en negrita representan las variables con cargas más altas en cada Componente Principal (PC).

Variables	PC1	PC2
snc	0.24	-0.42
lorr	0.48	0.03
supbls2eye	0.45	-0.37
lam	0.28	-0.47
D5	0.53	0.32
V5	0.36	0.58
Porcentaje explicado %	36.53	21.82
Porcentaje acumulado %	36.53	58.35

Tabla 6. Cargas de las variables utilizadas para el Análisis de Componentes Principales (PCA) de medidas morfométricas en machos. Valores en negrita representan las variables con cargas más altas en cada Componente Principal (CP).

Variables	PC1	PC2
IL	0.04	-0.16
SL	0.16	-0.44
HH	0.24	-0.28
HL	0.32	-0.21
HW	0.19	-0.12
FL	0.04	0.38
TIBL	0.32	0.17
FOL	0.27	0.02
HUL	0.35	0.20
UL	0.30	-0.00
HAL	0.32	-0.03
FORL	0.44	0.07
EH	-0.06	0.11
IPL	0.03	-0.43
IP2L	0.20	0.31

DH	-0.03	-0.05
DLF	-0.08	-0.32
Porcentaje explicado %	22.41	13.06
Porcentaje acumulado %	22.41	35.47

11 ANEXOS

Anexo 1. Lista de ejemplares de *Anolis festae* y *A. nigrolineatus* revisados dentro de la investigación. Se muestra el número de voucher y la localidad de cada espécimen.

Espece	Voucher	Localidad
<i>A. festae</i>	CORBIDI7916	Tumbes, Perú
<i>A. festae</i>	QCAZ12203	Esmeraldas, Tundaloma Lodge
<i>A. festae</i>	QCAZ12132	Esmeraldas, Recinto Caimito
<i>A. festae</i>	QCAZ6821	Esmeraldas, Borbón
<i>A. festae</i>	QCAZ6823	Esmeraldas, Borbón
<i>A. festae</i>	QCAZ6930	Esmeraldas, cerca de San Lorenzo, Hostería Tundaloma
<i>A. festae</i>	QCAZ7210	Esmeraldas, Pichiyachu
<i>A. festae</i>	QCAZ15043	Esmeraldas, Reserva Tesoro Escondido. Casa de la Reserva
<i>A. festae</i>	QCAZ4531	Manabí, El Aromo
<i>A. festae</i>	QCAZ11437	Manabí, Jama Coaque, 3,12 km OE. de Camarones
<i>A. festae</i>	QCAZ11438	Manabí, Jama Coaque, 3,12 km OE. de Camarones
<i>A. festae</i>	QCAZ11439	Manabí, Jama Coaque, 3,12 km OE. de Camarones
<i>A. festae</i>	QCAZ15576	Manabí, Camarones
<i>A. festae</i>	QCAZ14164	Sto. Domingo de los Tsáchilas, El Esfuerzo, Malecón
<i>A. festae</i>	QCAZ2769	Cotopaxi, La Maná
<i>A. festae</i>	QCAZ4470	Los Ríos, Recinto Jauneche, Reserva Ecológica Pedro Franco Dávila
<i>A. festae</i>	QCAZ9797	Los Ríos, A 50,7 km S de Santo Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ9798	Los Ríos, A 50,7 km S de Santo Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ9799	Los Ríos, A 50,7 km S de Santo Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ9800	Los Ríos, A 50,7 km S de Santo Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ9801	Los Ríos, A 50,7 km S de Santo Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ9802	Los Ríos, A 50,7 km S de Santo Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ9803	Los Ríos, A 50,7 km S de Santo Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ739	Los Ríos, El Desquite, Quevedo
<i>A. festae</i>	QCAZ17030	Los Ríos, Hacienda Cerro Chico, 43 km (por carretera) N de Quevedo vía a Sto Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ17074	Los Ríos, Hacienda Cerro Chico, 43 km (por carretera) N de Quevedo vía a Sto Domingo

<i>A. festae</i>	QCAZ17075	Los Ríos, Hacienda Cerro Chico, 43 km (por carretera) N de Quevedo vía a Sto Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ17076	Los Ríos, Hacienda Cerro Chico, 43 km (por carretera) N de Quevedo vía a Sto Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ17077	Los Ríos, Hacienda Cerro Chico, 43 km (por carretera) N de Quevedo vía a Sto Domingo
<i>A. festae</i>	QCAZ3432	Chimborazo, Bucay, Mayaguan
<i>A. festae</i>	QCAZ16284	Guayas, Reserva Ecológica Manglares-Churute, alrededores de las oficinas administrativas de la reserva al pie del Cerro El Mate
<i>A. festae</i>	QCAZ9160	Guayas, Bosque Protector Cerro Blanco
<i>A. festae</i>	QCAZ10916	Guayas, La Soledad, hacienda la Soledad del Sr. Javier Ordoñez
<i>A. festae</i>	QCAZ14157	Guayas, Bosque Protector Cerro Blanco, alrededores de Oficinas
<i>A. festae</i>	QCAZ16284	Guayas, Reserva Ecológica Manglares-Churute, alrededores de las oficinas administrativas de la Reserva al pie del Cerro El Mate
<i>A. festae</i>	QCAZ16289	Guayas, Reserva Ecológica Manglares-Churute, Laguna del Sendero Los Aulladores del Cerro Pancho Diablo
<i>A. festae</i>	QCAZ14158	Guayas, Bosque Protector Cerro Blanco, Quebrada Canoa
<i>A. festae</i>	QCAZ14159	Guayas, Bosque Protector Cerro Blanco, Quebrada Canoa
<i>A. festae</i>	QCAZ14160	Guayas, Bosque Protector Cerro Blanco, Quebrada Canoa
<i>A. festae</i>	QCAZ14161	Guayas, Bosque Protector Cerro Blanco, Quebrada Canoa
<i>A. festae</i>	QCAZ14162	Guayas, Bosque Protector Cerro Blanco, Quebrada Canoa
<i>A. festae</i>	QCAZ14163	Guayas, Bosque Protector Cerro Blanco, Quebrada Canoa
<i>A. festae</i>	QCAZ17029	Guayas, Quinta Caoba, ~2.5 km NNEde Balzar, orilla NE del Río Daule
<i>A. festae</i>	QCAZ17068	Guayas, Quinta Caoba, ~2.5 km NNEde Balzar, orilla NE del Río Daule
<i>A. festae</i>	QCAZ17069	Guayas, Quinta Caoba, ~2.5 km NNEde Balzar, orilla NE del Río Daule
<i>A. festae</i>	QCAZ17070	Guayas, Quinta Caoba, ~2.5 km NNEde Balzar, orilla NE del Río Daule
<i>A. festae</i>	QCAZ17071	Guayas, Quinta Caoba, ~2.5 km NNEde Balzar, orilla NE del Río Daule

<i>A. festae</i>	QCAZ17072	Guayas, Quinta Caoba, ~2.5 km NNEde Balzar, orilla NE del Río Daule
<i>A. festae</i>	QCAZ17073	Guayas, Quinta Caoba, ~2.5 km NNEde Balzar, orilla NE del Río Daule
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ16616	El Oro, Río Bonito, 6 km SO de Camilo Ponce Enríquez
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ14487	El Oro, San Pedro
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ14043	El Oro, Reserva Ecológica Arenillas
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ14642	El Oro, Este de Pasaje
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ14383	El Oro, Este de Pasaje
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ14384	El Oro, Este de Pasaje
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ14385	El Oro, Este de Pasaje
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ14386	El Oro, Este de Pasaje
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ14387	El Oro, A 24,0 km SO de Piñas
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17027	El Oro, Reserva Ecológica Arenillas, alrededores de Destacamento Montúfar
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17057	El Oro, Reserva Ecológica Arenillas, alrededores de Destacamento Montúfar
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17058	El Oro, Reserva Ecológica Arenillas, alrededores de Destacamento Montúfar
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17059	El Oro, Reserva Ecológica Arenillas, alrededores de Destacamento Montúfar
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17028	El Oro, Hacienda "El Matal", 5 km por carretera NE de Machala, orilla del Río Jubones
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17063	El Oro, Hacienda "El Matal", 5 km por carretera NE de Machala, orilla del Río Jubones
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17064	El Oro, Hacienda "El Matal", 5 km por carretera NE de Machala, orilla del Río Jubones
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17065	El Oro, Hacienda "El Matal", 5 km por carretera NE de Machala, orilla del Río Jubones
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17066	El Oro, Hacienda "El Matal", 5 km por carretera NE de Machala, orilla del Río Jubones
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17067	El Oro, Hacienda "El Matal", 5 km por carretera NE de Machala, orilla del Río Jubones
<i>A.nigrolineatus</i>	QCAZ17060	El Oro, Vía Primavera 8 km E de Machala, alrededores de bananera a orilla del Río Jubones

<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZ17061	El Oro, Vía Primavera 8 km E de Machala, alrededores de bananera a orilla del Río Jubones
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZ17062	El Oro, Vía Primavera 8 km E de Machala, alrededores de bananera a orilla del Río Jubones
<i>A. festae</i>	QCAZ17987	Guayas
<i>A. festae</i>	EPN 13722	Esmeraldas, Muisne, Cerro Ceibo
<i>A. festae</i>	EPN13732	Esmeraldas, La Concordia, Sector La Perla
<i>A. festae</i>	EPN13790	Manabí, Jama
<i>A. festae</i>	EPN13791	Manabí, Jama
<i>A. festae</i>	EPN15869	Guayas, Durán, San Jacinto, Isla Santay
<i>A. festae</i>	EPN15870	Guayas, Durán, San Jacinto, Isla Santay
<i>A. festae</i>	DHMECN14793	Guayas, Milagro, Milagro-El Ceibo
<i>A. festae</i>	DHMECN5404	Esmeraldas, San Lorenzo, Carretera San Lorenzo, Lita
<i>A. festae</i>	DHMECN15045	Esmeraldas, San Mateo, Cerro Mulite
<i>A. festae</i>	DHMECN13926	Esmeraldas, San Mateo, Cerro Zapallo
<i>A. festae</i>	DHMECN5406	Esmeraldas, Carretera San Lorenzo, Lita
<i>A. festae</i>	DHMECN11663	Bolivar, Calceta, Manabí
<i>A. festae</i>	FHGO12704	Guayas, Turqui
<i>A. festae</i>	FHGO12668	Guayas, Turqui
<i>A. festae</i>	FHGO12593	Esmeraldas, Cayapas
<i>A. festae</i>	FHGO12592	Esmeraldas, Cayapas
<i>A. festae</i>	QCAZ17962	Esmeraldas, Hostería El Acantilado, vía Same-Tonchigue
<i>A. festae</i>	QCAZ17963	Esmeraldas, Hostería El Acantilado, vía Same-Tonchigue

Anexo 2. Lista de ejemplares de *A. festae* y *A. nigrolineatus* presentes en Suramérica. Datos de los especímenes utilizados para la realización de ambos mapas. Se muestra el nombre de la especie, voucher de museo, país de procedencia, latitud y longitud.

Especie	Voucher	País	Latitud	Longitud
<i>A. festae</i>	ICN-R 12644	Colombia	1.6833	-78.7333
<i>A. festae</i>	iNaturalist	Colombia	1.549824	-78.69841
<i>A. festae</i>	MRSNR2895	Ecuador	-1.36501	-79.90494
<i>A. festae</i>	QCAZR739	Ecuador	-1.05688	-79.46305
<i>A. festae</i>	QCAZR2769	Ecuador	-0.938389	-79.22535

<i>A.festae</i>	QCAZR6821	Ecuador	1.079283	-79.01738
<i>A.festae</i>	QCAZR6823	Ecuador	1.079283	-79.01738
<i>A.festae</i>	QCAZR6930	Ecuador	1.183056	-78.76972
<i>A.festae</i>	QCAZR9160	Ecuador	-2.18	-80.01972
<i>A.festae</i>	QCAZR9797	Ecuador	-0.556566	-79.37058
<i>A.festae</i>	QCAZR9798	Ecuador	-0.556566	-79.37058
<i>A.festae</i>	QCAZR9799	Ecuador	-0.556566	-79.37058
<i>A.festae</i>	QCAZR9800	Ecuador	-0.556566	-79.37058
<i>A.festae</i>	QCAZR9801	Ecuador	-0.556566	-79.37058
<i>A.festae</i>	QCAZR9802	Ecuador	-0.556566	-79.37058
<i>A.festae</i>	QCAZR9803	Ecuador	-0.556566	-79.37058
<i>A.festae</i>	QCAZR7210	Ecuador	0.9081	-78.998
<i>A.festae</i>	QCAZR10916	Ecuador	-2.84619	-79.7985
<i>A.festae</i>	QCAZR11437	Ecuador	-0.116199	-80.12439
<i>A.festae</i>	QCAZR11438	Ecuador	-0.083	-80.14939
<i>A.festae</i>	QCAZR11439	Ecuador	-0.116019	-80.12449
<i>A.festae</i>	QCAZR3432	Ecuador	-2.205103	-79.10806
<i>A.festae</i>	QCAZR4470	Ecuador	-1.24038	-79.66826
<i>A.festae</i>	QCAZR4531	Ecuador	-1.04665	-80.83275
<i>A.festae</i>	QCAZR12132	Ecuador	0.6979555	-80.09052
<i>A.festae</i>	QCAZR12203	Ecuador	1.1782083	-78.74837
<i>A.festae</i>	QCAZR14157	Ecuador	-2.182879	-80.01861
<i>A.festae</i>	QCAZR14158	Ecuador	-2.177379	-80.02204
<i>A.festae</i>	QCAZR14159	Ecuador	-2.177379	-80.02204
<i>A.festae</i>	QCAZR14160	Ecuador	-2.177379	-80.02204
<i>A.festae</i>	QCAZR14161	Ecuador	-2.177379	-80.02204
<i>A.festae</i>	QCAZR14162	Ecuador	-2.177379	-80.02204
<i>A.festae</i>	QCAZR14163	Ecuador	-2.177379	-80.02204
<i>A.festae</i>	QCAZR14164	Ecuador	-0.41852	-79.27935
<i>A.festae</i>	QCAZR15043	Ecuador	0.542	-79.1449
<i>A.festae</i>	QCAZR15576	Ecuador	-0.118099	-80.13558
<i>A.festae</i>	QCAZR16284	Ecuador	-2.45478	-79.62748
<i>A.festae</i>	QCAZR16289	Ecuador	-2.42176	-79.64652
<i>A.festae</i>	QCAZR17068	Ecuador	-1.33069	-79.88992
<i>A.festae</i>	QCAZR17069	Ecuador	-1.32998	-79.8904
<i>A.festae</i>	QCAZR17070	Ecuador	-1.32977	-79.8916

<i>A. festae</i>	QCAZR17029	Ecuador	-1.32977	-79.8916
<i>A. festae</i>	QCAZR17071	Ecuador	-1.32895	-79.89333
<i>A. festae</i>	QCAZR17072	Ecuador	-1.32859	-79.89346
<i>A. festae</i>	QCAZR17073	Ecuador	-1.32964	-79.89118
<i>A. festae</i>	QCAZR17074	Ecuador	-0.64126	-79.42168
<i>A. festae</i>	QCAZR17075	Ecuador	-0.64126	-79.42168
<i>A. festae</i>	QCAZR17076	Ecuador	-0.64049	-79.42433
<i>A. festae</i>	QCAZR17030	Ecuador	-0.64005	-79.42451
<i>A. festae</i>	QCAZR17077	Ecuador	-0.64005	-79.42451
<i>A. festae</i>	QCAZR17962	Ecuador	0.83473	-79.9361
<i>A. festae</i>	QCAZR17963	Ecuador	0.83473	-79.9361
<i>A. festae</i>	CORBIDI 7916	Perú	-3.806805	-80.26758
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR14043	Ecuador	-3.576678	-80.12101
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR14383	Ecuador	-3.3207	-79.71528
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR14384	Ecuador	-3.3207	-79.71528
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR14385	Ecuador	-3.3207	-79.71528
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR14386	Ecuador	-3.3207	-79.71528
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR14387	Ecuador	-3.648089	-79.82331
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR14487	Ecuador	-3.679501	-80.1354
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR14642	Ecuador	-3.3207	-79.71528
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR16616	Ecuador	-3.11472	-79.77353
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17057	Ecuador	-3.57652	-80.12025
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17058	Ecuador	-3.5763	-80.12057
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17027	Ecuador	-3.5772	-80.12733
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17059	Ecuador	-3.578	-80.1272
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17060	Ecuador	-3.2538	-79.8782
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17061	Ecuador	-3.2538	-79.8782
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17062	Ecuador	-3.25281	-79.87965
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17063	Ecuador	-3.23656	-79.89761
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17064	Ecuador	-3.23656	-79.89761
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17028	Ecuador	-3.23649	-79.89829
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17065	Ecuador	-3.23665	-79.89827
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17066	Ecuador	-3.23643	-79.89925
<i>A. nigrolineatus</i>	QCAZR17067	Ecuador	-3.23668	-79.89808
<i>A. nigrolineatus</i>	MCZ38940	Ecuador	-3.266700	-79.96670