

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE BIOLOGIA

**Sistemática de las culebras bobas (*Erythrolamprus epinephelus*) del
Ecuador**

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

KATHERIN CRISTINA HINOJOSA ALMEIDA

QUITO, 2019

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas, de la Srta. Katherin Cristina Hinojosa Almeida ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para las calificaciones pertinentes.

Dr. Omar Torres Carvajal

Director de la Disertación

Quito, 2019

El futuro pertenece a quienes creen en la belleza de sus sueños.

Gracias por apoyarme.

A mi familia y amigos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Omar Torres Carvajal por darme la oportunidad de aprender esta rama fascinante de la sistemática, por brindarme consejos, confianza y paciencia para desarrollar el presente estudio. A Anita Almendáriz del Museo de Historia Natural de la Escuela Politécnica Nacional por el préstamo de muestras de tejido de *Erythrolamprus epinephelus*, a Jorge Valencia de la Fundación Herpetológica Gustavo Orcés y a Mario Yáñez del Instituto Nacional de Biodiversidad por sus consejos y guías en la revisión de los especímenes. Igualmente, al Dr. Daniel Fernandes da Silva de la Universidad Federal do Rio de Janeiro especialista en el género, por la información morfológica proporcionada, a Claudia Terán directora del Laboratorio de Molecular, y a Anita Belén Carillo por la paciencia y consejos en el Laboratorio. A mis amigos y miembros del QCAZ por sus consejos y ayuda durante el desarrollo de mis tesis, principalmente a Yerka Sagredo, Marcel Carminer, María José Quiroz, Diego Paucar, Fernando Ayala y Simón Lobos.

Gracias al apoyo de mis padres, hermana, abuelos y tíos y a su amor incondicional este estudio pudo ser posible. De igual manera para Jonathan Calderón por su invaluable paciencia y cariño. Finalmente, a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador y al proyecto de Sistemática y Diversidad de Anfibios y reptiles Neotropicales: Fase I - código M13406, bajo la dirección del Dr. Omar Torres Carvajal por el financiamiento de la presente investigación

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	V
TABLA DE CONTENIDOS	VI
LISTA DE FIGURAS	VIII
LISTA DE TABLAS	IX
LISTA DE ANEXOS	XI
1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT	2
3. INTRODUCCIÓN	3
3.1. TAXONOMÍA DE <i>Erythrolamprus epinephelus</i>	4
3.2. OBJETIVOS	7
4. MATERIALES Y MÉTODOS	8
4.1. RECOLECCIÓN DE MUESTRAS	8
4.2. EXTRACCIÓN, AMPLIFICACIÓN Y SECUENCIAMIENTO DE ADN	8
4.3. ENSAMBLAJE, EDICIÓN Y ALINEAMIENTO DE SECUENCIAS.....	9
4.4. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS	10

4.5.	DISTANCIAS GENÉTICAS	11
4.6.	ANÁLISIS MORFOLÓGICOS.....	11
5.	RESULTADOS.....	13
5.1.	ANÁLISIS FILOGENÉTICOS	13
5.2.	ANÁLISIS DE DATOS COMBINADOS.....	13
5.3.	DISTANCIAS GENÉTICAS	14
5.4.	ANÁLISIS MORFOLÓGICOS.....	15
6.	DISCUSIÓN.....	19
6.1.	LÍMITE ENTRE ESPECIES Y TAXONOMÍA	19
6.2.	DIVERGENCIA MORFOLÓGICA.....	22
6.3.	FILOGEOGRAFÍA	22
7.	CONCLUSIONES	24
8.	LITERATURA CITADA.....	25
10.	TABLA.....	48
11.	ANEXOS	72

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Vistas dorsal (izquierda) y ventral (derecha) de <i>Erythrolamprus epinephelus</i> cf. <i>lamonae</i> (Norte) y <i>Erythrolamprus e. cf. lamonae</i> (Sur) de Ecuador (Clados A y D).	37
Figura 2 Franjas laterales longitudinales en <i>Erythrolamprus epinephelus. cf. lamonae</i> Norte y Sur.	38
Figura 3 Comparación entre las franjas laterales longitudinales de las especies <i>Erythrolamprus epinephelus</i> cf. <i>lamonae</i> Norte y Sur de Ecuador.	39
Figura 4 Comparación entre las escamas mentales y gulares de las especies <i>Erythrolamprus epinephelus</i> cf. <i>lamonae</i> Norte y Sur de Ecuador.	40
Figura 5 Vistas dorsal (izquierda) y ventral (derecha) de (arriba a abajo) <i>Erythrolamprus e. aff. albiventris</i> , <i>E. e. albiventris</i> , <i>E. e. fraseri</i> , <i>E. e. bimaculatus</i> y <i>E. e. epinephelus</i> de Ecuador (Clados B, C y E).	41
Figura 6 Mapas de distribución de las especies de <i>Erythrolamprus</i> anteriormente reconocidas como subespecies de <i>E. epinephelus</i>	42
Figura 7 Árbol filogenético Bayesiano de los genes nucleares NT3 y Rag1.	43
Figura 8 Árbol filogenético Bayesiano de los genes mitocondriales 12S, 16S, CYTB y ND4.	44
Figura 9 Árbol filogenético Bayesiano concatenado de los genes mitocondriales y nucleares.	45
Figura 10 Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en variables morfológicas de hembras (A) y machos (B) de cinco subespecies de <i>E. epinephelus</i>	46
Figura 11 Diagrama de cajas de las variables morfológicas relevantes para las especies de <i>Erythrolamprus epinephelus</i> : número de escamas ventrales (A), subcaudales (B), SVL (C) y TL (D).	47

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 Lista de genes y cebadores utilizados en el estudio.	49
Tabla 2 Protocolos para la amplificación de los genes mitocondriales y nucleares, por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR).	50
Tabla 3 Estrategia de partición usada en los análisis filogenéticos.	52
Tabla 4 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen 12S, calculadas en MEGA 7...	53
Tabla 5 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen 16S, calculadas en MEGA 7...	54
Tabla 6 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen Cytb, calculadas en MEGA 7..	55
Tabla 7 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen ND4, calculadas en MEGA 7..	56
Tabla 8 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen NT3, calculadas en MEGA 7..	57
Tabla 9 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen Rag1, calculadas en MEGA 7.	58
Tabla 10 Comparación de los datos merísticos y patrones de color para las subespecies de <i>Erythrolamprus epinephelus</i> de Ecuador.	59
Tabla 11 Cargas de las 7 variables para los individuos hembra utilizados en el Análisis de Componentes Principales (ACP).	60
Tabla 12 Carga de las 7 variables para los individuos macho utilizados en el Análisis de Componentes Principales (ACP).	61
Tabla 13 Prueba Kruskal Wallis para la variable de escamas ventrales.	62
Tabla 14 Prueba Kruskal Wallis para la variable de escamas subcaudales..	64
Tabla 15 Prueba Kruskal Wallis para la variable longitud rostro-caudal.	66
Tabla 16 Prueba Kruskal Wallis para la variable longitud de la cola.	68

Tabla 17 Resultados del análisis de varianza de una vía (ANOVA) en las puntuaciones medias normalizada para las variables morfológicas.	70
---	----

Tabla 18 Resultados del análisis de varianza de una vía (ANOVA de Welch) en las puntuaciones medias normalizada para las variables morfológicas.	71
--	----

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1 Nombre de las especies, número de colección y localidades de las secuencias disponibles en GenBank.....	73
Anexo 2 Lista de especímenes utilizados en el presente estudio con información de localidad.	78
Anexo 3 Datos morfológicos de los especímenes examinados de <i>Erythrolamprus epinephelus</i> sensu lato.....	88

1. RESUMEN

El género *Erythrolamprus* es de amplia distribución en Ecuador, donde se han registrado 13 especies. La especie *E. epinephelus* posee el mayor rango de distribución altitudinal de todas las especies, y ha sido tradicionalmente dividida en subespecies en base a variación morfológica y de coloración. En Ecuador se han registrado cinco subespecies (*E. e. albiventris*, *E. e. epinephelus*, *E. e. lamonae*, *E. e. fraseri* y *E. e. bimaculatus*). En este estudio se estimaron por primera vez las relaciones filogenéticas de tres de las cinco subespecies presentes en el Ecuador en base a secuencias de ADN mitocondrial (12S, 16S, Cytb y ND4) y nuclear (NT3 y Rag1), analizadas con los métodos de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana. El árbol filogenético resultante muestra que *E. epinephelus* es parafilética. Las tres subespecies muestreadas se agrupan en cinco clados con alto soporte (A, B, C, D y E). El clado A está formado por poblaciones afines a *E. e. lamonae* (*E. e. cf. lamonae*, Norte) y es el grupo hermano de *E. pygmaeus*. Los clados B (*E. e. aff. albiventris*) y C (*E. e. albiventris*) son hermanos, y juntos forman el grupo hermano de *E. vittii*. El clado D (*E. e. cf. lamonae*, Sur) es hermano del clado E (*E. e. fraseri*) y de una especie no descrita (*E. sp. nov. aff. fraseri*). Los cálculos de las distancias genéticas, junto con análisis filogenéticos y morfológicos sugieren que cuatro de los cinco clados de *E. epinephelus* representa una especie distinta, por lo cual proponemos elevar a las subespecies de culebras bobas a nivel de especies.

Palabras claves: Análisis filogenéticos, Andes, distancias génicas, *Erythrolamprus*, morfología, subespecies.

2. ABSTRACT

The genus *Erythrolamprus* is widely distributed in Ecuador, where 13 species have been recorded. The species *E. epinephelus* has the highest altitudinal distribution range of all species and has been traditionally divided into subspecies based on variation in morphology and color. Of these, five subspecies have been recorded in Ecuador (*E. e. albiventris*, *E. e. epinephelus*, *E. lamonae*, *E. e. fraseri* and *E. e. bimaculatus*). In this study, we estimated for the first time the phylogenetic relationships among three of the five subspecies from Ecuador based on mitochondrial (12S, 16S, Cytb and ND4) and nuclear (NT3 and Rag1) genes with maximum likelihood and Bayesian inference criteria. The tree is the phylogenetic result that *E. epinephelus* is paraphyletic. The three subspecies are grouped into five groups with high support (A, B, C, D and E). Clade A is formed by populations related to *E. e. lamonae* (*E. e. cf. lamonae*, North) and is the sister group of *E. pygmaeus*. The clades B (*E. e. aff. albiventris*) and C (*E. e. albiventris*) are brothers, and together they form the sister group of *E. vittii*. The clade D (*E. e. cf. lamonae*, South) is the brother of a clade formed by the clade E (*E. e. fraseri*) and an undescribed species (*E. sp. nov. aff. fraseri*). The calculation of genetic distances, together with phylogenetic and morphological analyses, suggest that four clades within *E. epinephelus* represents a unique species. Consequently, we proposed to elevate subspecies of loggerhead snakes at the species level.

Keywords: Andes, genetic distances, *Erythrolamprus epinephelus*, morphology, phylogenetic analysis, subspecies.

3. INTRODUCCIÓN

Los Andes Tropicales poseen altos niveles de riqueza y endemismo de animales y plantas, gracias a la combinación de factores abióticos, al igual que su historia (Duellman, 1999; Barthlott *et al.*, 1999; Myers *et al.*, 2000). La región cubre 158,3 millones de hectáreas con un rango altitudinal desde los 500m hasta más de los 6000m, e incluye la cordillera de los Andes de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y las porciones tropicales septentrionales de Argentina y Chile, sin embargo, se ha perdido más del 70% de su hábitat natural (Young *et al.*, 2015; Tognelli *et al.*, 2016). El Ecuador, que forma parte de esta región y a pesar de tener una pequeña área (283 560 km²), es uno de los 17 países megadiversos del mundo gracias a una combinación de factores geológicos, biogeográficos, ecológicos y evolutivos (Mittermeier *et al.*, 1997; Burneo, 2009).

La excepcional diversidad de especies que existen en estos bosques ha capturado la atención de científicos y exploradores con el propósito de comprender el origen, la evolución, ecología y los procesos que crearon comunidades hiperdiversas, sin embargo, el aumento de la destrucción y perturbación de los ecosistemas naturales ha ocasionado la extinción dramática de algunas especies (Hubbell, 2001; Brook *et al.*, 2006; Hoorn *et al.*, 2010; Antonelli y Sanmartin, 2011; Coelho de Souza *et al.*, 2016; Dexter *et al.*, 2017). Dado que una gran cantidad de especies tropicales aún no han sido descritas, es necesario incrementar el esfuerzo para catalogar e identificar a la biodiversidad (Brook *et al.*, 2006).

La identificación y asignación de los rangos taxonómicos adecuados se encuentran entre los principales objetivos en la sistemática y es un tema clave en la biología de la conservación, no obstante, existen diferentes puntos de vista sobre los límites de las especies lo cual conduce a diferentes prioridades de conservación, por lo cual es recomendable tratar de llegar a unidades consistentes sobre las cuales establecer estrategias convenientes, razón por lo cual este trabajo es monumental, especialmente en regiones tropicales debido al difícil acceso a ciertas zonas y a la consecuente insuficiencia de ejemplares (Kelt y Brown, 2000; Fraser y Bernatchez, 2001; Bickford *et al.*, 2007; Crawford *et al.*, 2010; Rojas *et al.*, 2010; Stuart, 2006; Funk *et al.*, 2011).

Las culebras bobas (Colubridae: *Erythrolamprus epinephelus*) están ampliamente distribuidas desde el sur de Centroamérica hasta el norte de Sudamérica entre 0 y 3400 m. Tradicionalmente se han reconocido variaciones morfológicas y de coloración dentro de esta especie, que han llevado al reconocimiento de 9 subespecies, por ende, la amplia variabilidad del complejo de *E. epinephelus* lo hace ideal para el estudio (Dixon, 1983; Wallach *et al.*, 2014).

3.1. TAXONOMÍA DE *Erythrolamprus epinephelus*

El género *Erythrolamprus* presenta una historia taxonómica compleja. En el pasado pocas especies estaban restringidas a este género; sin embargo, por medio de análisis moleculares recientes se demostró que *Liophis* era un sinónimo junior de *Erythrolamprus*, a pesar de no existir evidencias morfológicas que apoyen el cambio (Zaher *et al.*, 2009; Curcio *et al.*, 2009; Grazziotin *et al.*, 2012). Una de las especies que antes pertenecía al género *Liophis* es *E. epinephelus*; pertenece a la tribu Xenodontini de la subfamilia Dipsadinae, (Grazziotin *et al.*, 2012), y se distribuye en Colombia, Costa Rica, Ecuador, Panamá y Venezuela. Acorde con la filogenia más reciente (Zaher *et al.*, 2019), que incluye 16 de las 50 especies de *Erythrolamprus*, *E. epinephelus* es la especie hermana de *E. pygmaeus*, distribuida en Guayana Francesa, aunque con bajo soporte.

En 1862, Cope describió a *Erythrolamprus epinephelus* como *Liophis epinephelus* basado en caracteres morfológicos (Holotipo ANSP 3688; Localidad tipo: Truando, Nueva Granada). Junto con la información provista por Savage (2002) y Dixon (1983) a esta especie se la puede distinguir de otras especies de "*Liophis*" por la combinación de los siguientes caracteres: (1) hileras de escamas 17–17–15; (2) escamas dorsales lisas con una foseta apical; (3) escamas ventrales 128–191; (4) escamas subcaudales 44–80; (5) generalmente una preocular, ocasionalmente 2; (6) postoculares 2 (ocasionalmente 1 o 3); (7) loreal 1; (8) temporal anterior 1, ocasionalmente ausente, y temporal posterior 2 (ocasionalmente 1 ó 3); (9) dientes maxilares 17–29; (10) supralabiales 5–10 (habitualmente 8), generalmente cuarta y quinta escama entran a la órbita (poco frecuente tercera y cuarta u otras combinaciones); (11) infralabiales 7–11 (normalmente 10); (12) superficie dorsal del cuerpo y de la cola verde olivo, con bandas transversales negras

marcadas (32–49 en el cuerpo); lengua negra; hemipenes cortos (longitud equivalente a 7–13 subcaudales) (Cope, 1862; Dixon, 1983; Savage, 2002).

El patrón de coloración en *Erythrolamprus epinephelus* tiende a variar según la población. Algunas presentan bandas transversales rojas y negras ventral y dorsalmente; otras presentan dos o cuatro franjas negras laterales y dorsolaterales posteriores sobre un color olivo, verde o café de fondo; otras son completamente verdes en el dorso y amarillo pálido en la zona ventral; ciertos individuos poseen el vientre amarillento con grandes puntos negros o bandas transversales negras (el patrón es más evidente en individuos juveniles, ya que en el estadio adulto se cubre completamente con pigmentos más oscuros en algunos individuos, especialmente en la mitad anterior o posterior del cuerpo); otros individuos presentan vientres con varias marcas negras, cuadradas o rectangulares, generalmente separadas una de la otra a cada lado, raramente formando una serie de bandas transversales negras más o menos continuas en el vientre; las marcas negras ventrales raramente son continuas con las dorsales (Dixon, 1983; Savage, 2002).

La alta variabilidad de esta especie ha llevado a reconocer nueve subespecies: *Erythrolamprus epinephelus albiventris*, *E. e. bimaculatus*, *E. e. epinephelus*, *E. e. fraseri*, *E. e. juvenalis*, *E. e. kogiorum*, *E. e. lamonae*, *E. e. opisthotaenius* y *E. e. pseudocobella*. Estas subespecies se diferencian unas de otras en morfología y coloración; sin embargo, su identificación correcta puede ser complicada (Dixon, 1983). Las diferencias más notorias entre las subespecies se dan en el número de escamas ventrales y subcaudales, coloración ventral, presencia o ausencia de patrones de bandas o puntos negros en la zona ventral y ausencia o presencia de bandas o manchas en el dorso (Jan, 1863; Boulenger, 1894; Cope, 1899; Boulenger, 1908; Peracca, 1914; Dunn, 1944; Dixon, 1983; Bernal, 1994). Pese a los esfuerzos en caracterizar a las subespecies de culebras bobas en base a morfología y coloración, en algunos casos los límites entre ellas no están claramente definidos.

En el Ecuador se han registrado cinco subespecies y dos variaciones (*E. e. epinephelus* x *e. albiventris* y *E. e. epinephelus* x *e. fraseri* o *e. albiventris*) en todas las provincias excepto Galápagos y Orellana (Dixon, 1983). Entre las subespecies registradas para el Ecuador, los individuos de *Erythrolamprus epinephelus epinephelus* presentan una amplia distribución encontrándose desde 0 a 1500m al extremo norte del Ecuador a lo largo de la costa del Pacífico, esta especie fue descrita por Cope en 1862 (Holotipo ANSP 3688; Localidad tipo: Truando, Nueva Granada); *E. e. albiventris* se encuentra al oeste de

los Andes desde 200 a 2800m, descrita por Jan en 1863 (Holotipo MNHN-RA 0204, ZSM 1783/0; Localidad tipo: Guayaquil y Latacunga, Ecuador); *E. e. bimaculatus* en el norte en zonas altas de los Andes desde 2600 a 3300 m, descrita por Cope en 1988 (Sintipo; Localidad tipo: Colombia); *E. e. fraseri* en las laderas de los Andes al sureste del país desde 2200 a 2600m, descrita por Boulenger en 1894 (Sin tipo; Localidad tipo: Oeste del Ecuador) y *E. e. lamonae* en zonas centrales y sureste del Ecuador desde 1500 a 2600m, descrito por Dunn en 1944 (Holotipo MLS; Localidad tipo: Antioquia, Colombia) (Dixon, 1983).

Con el fin de aclarar la identidad y relaciones evolutivas entre los taxones actualmente reconocidos como subespecies de culebras bobas, en el presente estudio se infirieron las relaciones filogenéticas y se realizaron análisis morfológicos de tres de las cinco subespecies de *Erythrolamprus epinephelus* registradas en el Ecuador (*Erythrolamprus epinephelus albiventris*, *E. e. fraseri* y *E. e. lamonae*) en base a genes mitocondriales y nucleares con los métodos de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana.

3.2. OBJETIVOS

3.2.1. OBJETIVO GENERAL

- Evaluar la identidad y relaciones evolutivas de los linajes intraespecíficos de *Erythrolamprus epinephelus* del Ecuador desde un punto de vista filogenético.

3.2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Obtener secuencias de ADN mitocondrial y nuclear de culebras del género *Erythrolamprus*, con énfasis en la especie *E. epinephelus*.
- Evaluar los límites entre las subespecies de *Erythrolamprus epinephelus* mediante análisis filogenéticos de secuencias de ADN, distancias genéticas y morfología.
- Analizar la correspondencia entre la morfología de las subespecies de *Erythrolamprus epinephelus* y la filogenia molecular.
- Proponer una taxonomía que refleje las relaciones filogenéticas.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. RECOLECCIÓN DE MUESTRAS

Se utilizaron muestras de tejido y especímenes disponibles en el Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), Museo de Historia Natural de la Escuela Politécnica Nacional (EPN), Fundación Herpetológica Gustavo Orces (FHGO) y, del Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO). Se obtuvieron secuencias de ADN de 17 muestras de tres subespecies de *Erythrolamprus epinephelus* (*E. e. albiventris*, *E. e. lamonae* y *E. e. fraseri*), así como 6 muestras que no pudieron ser identificadas. Adicionalmente se generaron secuencias de 30 especímenes de otras especies del género *Erythrolamprus* del Ecuador, (*E. mimus*, *E. aesculapii*, *E. reginae*, *E. festae*, *E. vitti*, *E. taeniogaster* y *E. sp.*), además, se incorporaron las secuencias del género y grupo externo disponibles en GenBank (Anexos 1 y 2). Se obtuvieron secuencias de cuatro genes mitocondriales (Cytb, ND4, 16S, 12S) y dos genes nucleares (Rag1, NT3). Como grupo externo se empleó a *Dipsas*, *Xenodon* y *Lygophis*, pertenecientes a la tribu Xenodontini de la subfamilia Dipsadinae (Grazziotin *et al.*, 2012). Las subespecies *E. e. bimaculatus* y *E. e. epinephelus* no fueron incluidas en este estudio porque no tuvimos acceso a muestras de tejido.

4.2. EXTRACCIÓN, AMPLIFICACIÓN Y SECUENCIAMIENTO DE ADN

El ADN fue extraído de tejidos de hígado, músculo y cola preservados en etanol al 95% y almacenados a -80°C, siguiendo el protocolo de extracción basado en lisis por tiocianato de guanidina y precipitación con lavados de etanol e isopropanol (M. Fijuta, no publicado), con modificaciones del Laboratorio de Biología Molecular de Herpetología. La concentración y calidad del ADN se midió por medio del espectrofotómetro NanoDrop™1000 v. 3.7 (Thermo Scientific) y Qubit® 3.0 Fluorometer. A partir de la solución stock se prepararon alícuotas de 20 ng/ul de concentración de ADN para ser empleados en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, de acuerdo a sus siglas en inglés “*Polymerase Chain Reaction*”). Aquellas muestras con concentración menor a 20 n/ug no fueron diluidas. Se emplearon diversos cebadores (Tabla 1) y protocolos (Tabla 2)

de PCR para la amplificación de los genes mitocondriales citocromo b (Cytb), subunidad 4 de la NADH-deshidrogenasa (ND4), subunidad pequeña del ARN (12S), subunidad grande del ARN (16S), y de los genes nucleares activador de recombinación 1 (Rag1) y nuclear 3-nucleotidasa (NT3).

La mezcla para una reacción de amplificación de 25 µl consistió en 18,3 µl de agua destilada de grado molecular (dH₂O) (Gibco®, Invitrogen), 2,5 µl de tampón de reacción 10X (Invitrogen), 1,5 µl de cloruro de magnesio (MgCl₂) 50mM (Invitrogen), 0,5 µl de deoxinucleótidos trifosfato (dNTP) 10mM (Invitrogen), 0,5 µl de cada cebador 10 uM, 0,25 µl de Taq ADN Polimerasa Platinum® 5U/7l (Invitrogen) y 1 µl de ADN. Los productos PCR fueron visualizados en geles de agarosa al 1% suspendidos en tampón Tris-borato – EDTA (TBE) 0,5X a 110 V de voltaje constante durante 40 minutos. El gel se tiñó con SYBR® Safe (Invitrogen) y posteriormente fue visualizado en un transiluminador de luz UV. El tamaño de los productos fue estimado mediante un marcador de peso molecular (Low DNA Mass Ladder, Invitrogen). Los productos positivos fueron purificados mediante la aplicación de ExoSap-IT (GE Healthcare), el cual permitió degradar los cebadores y los dNTPs no incorporados. La secuenciación de los productos se realizó en Macrogen, Seúl, Corea.

4.3. ENSAMBLAJE, EDICIÓN Y ALINEAMIENTO DE SECUENCIAS

Para evaluar la identidad de las secuencias se utilizó la herramienta de secuencias nucleotídicas Blast del Centro Nacional de Información sobre Biotecnología (NCBI, por sus siglas en inglés). La edición y ensamblaje de secuencias se llevaron a cabo en el programa Geneious Pro v.5.4.7 (Kearse *et al.*, 2012). En ciertos casos, la edición de incongruencias y corte de extremos con mala resolución se realizaron manualmente. Posteriormente, las secuencias fueron alineadas con el programa MAFFT Multiple Alignment (Katoh *et al.*, 2013). En cuanto a los genes codificantes, se utilizó el programa Mesquite 3.40 para verificar su alineamiento traduciendo las secuencias a aminoácidos y comprobando que no existan codones de "stop" fuera de lugar, los cuales se presentan usualmente cuando hay una incorrecta edición o alineamiento de las secuencias (Maddison y Madisson, 2018).

4.4. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Los análisis filogenéticos se realizaron bajo los criterios de máxima verosimilitud (MV) e inferencia bayesiana (IB). La mejor estrategia de partición y los modelos de sustitución fueron seleccionados en PartitionFinder v2 en base al criterio de información Bayesiana (BIC, “Bayesian Information Criterion”) (Lanfear *et al.*, 2016). Los análisis se realizaron con los genes combinados, dos genes nucleares y cuatro mitocondriales.

Los análisis de MV se realizaron en Garli v2.0 (Zwickl, 2006), con 100 repeticiones de búsqueda múltiple. El soporte de cada nodo se evaluó con la técnica de bootstrap no paramétrico (Felsenstein, 1985), con 100 pseudoréplicas, usando parámetros para la búsqueda de la mejor filogenia.

El análisis de IB se llevó a cabo en MrBayes v3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2012) en el Portal CIPRES Science Gateway for Inference of Large Phylogenetic Trees (Miller *et al.*, 2010), usando la mejor estrategia de partición (Tabla 3). Se ejecutaron cuatro corridas independientes de 100000000 generaciones y cuatro cadenas de Markov. Los árboles fueron muestreados cada 10000 generaciones y se descartó el 10% inicial de cada corrida (burn-in).

Se evaluó si las cadenas MCMC exploraron de modo eficiente el conjunto de árboles utilizando Tracer 1.7.1 (Rambaut *et al.*, 2018). Para comprobar la eficiencia del análisis se evaluó el promedio de la desviación estándar de la división de frecuencias de las cuatro cadenas convergentes, esperando que se aproxime a cero y si los factores potenciales de la escala de reducción (PRSF) se aproximaban a uno a medida que los datos convergían (Gelman y Rubin, 1992). Del mismo modo se verificó que el tamaño efectivo de la muestra (ESS) sea superior a 200, señalando que se produjo un número adecuado de muestras independientes post-burnin. Posteriormente se combinó los archivos de los árboles en LogCombiner v1.10.4 y se resumió un árbol de máxima credibilidad de clados en TreeAnnotator v1.10.4 (Suchard *et al.*, 2018). El árbol final fue visualizado y editado en el programa FigTree v1.4.4 (Rambaut, 2007).

4.5. DISTANCIAS GENÉTICAS

Para calcular las distancias genéticas p no corregidas y sus errores estándar entre las subespecies de *Erythrolamprus* de Ecuador se utilizaron los seis genes del alineamiento. Los cálculos se realizaron en el programa Mega 7 (Tamura *et al.*, 2016) para cada gen (Tablas 4-9).

4.6. ANÁLISIS MORFOLÓGICOS

Para la determinación de las escamas cefálicas y el conteo de escamas ventrales y subcaudales se siguió la metodología estandarizada por Dowling (1951). Se analizaron nueve caracteres cuantitativos: número de hileras de escamas dorsales (H1, H2, H3), escamas ventrales (V), subcaudales (SC), infralabiales (IL), supralabiales (SL), preoculares (PE), postoculares (PO), longitud rostro-cloacal (SVL) y longitud de la cola (TL). Además se tomaron datos cualitativos de coloración ventral como, presencia o ausencia de patrones de bandas o puntos negros en la zona ventral y bandas o manchas en el dorso. El sexo fue determinado por la presencia o ausencia de hemipenes mediante incisión ventral en la base de la cola. Finalmente, se usaron datos tomados por el Dr. Daniel Fernandes da Silva, especialista en el género (Anexo 3).

Para identificar las variables que explican la mayor parte de la variabilidad total contenida en los datos cuantitativos y verificar si existen diferencias morfológicas entre machos y hembras, se corrió un Análisis de Componentes Principales, y se realizó una prueba de Kruskal Wallis para contrastar la hipótesis de que k muestras han sido obtenidas de una misma población, esta prueba es aplicada tras determinar que la distribución de la población no es normal, presumiendo que las muestras provienen de distribuciones caracterizadas por parámetros desconocidos (Pérez *et al.*, 2017; Ostertagova *et al.*, 2014).

Al mismo tiempo, se complementó el estudio con un análisis de varianza de una vía (ANOVA), varias publicaciones han demostrado que bajo distribuciones no normales este procedimiento sigue siendo estadísticamente válido y sólido, además de que presenta mayor control sobre el error tipo 1 (Bradley, 1978; Blanca *et al.*, 2017; Keppel, 1982; Montgomery, 1991). Para poder emplear este análisis fue necesario determinar la igualdad de las varianzas y para ello se empleó la prueba de Levene. Este test describe la situación

en la que el término de error es el mismo en todos los valores de las variables independientes, además es menos sensible a las desviaciones de normalidad, por ende, la capacidad para detectar diferencias significativas existentes entre los grupos es mejor (Correa *et al.*, 2006). Cabe recalcar que una vez determinada la naturaleza de las varianzas (homocedasticidad o heterocedasticidad) en cada variable, se procedió a aplicar el ANOVA de un factor y ANOVA de Welch respectivamente (McDonald, 2014).

5. RESULTADOS

Se obtuvieron un total de ~3294 pares de bases (matriz alineada) de ADN mitocondrial (12S ~337; 16S ~382; Cytb ~855; ND4 ~711) y nuclear (NT3 ~363; Rag1 ~648) de 90 individuos. Las secuencias pertenecen a 30 especies de *Erythrolamprus*, y a los grupos externos *Xenodon*, *Lygophis* y *Dipsas*. La mejor estrategia de partición propuesta por PartitionFinder v2 proporcionó cuatro modelos para el conjunto de particiones, siendo estos los más adecuados para nuestros datos (Tabla 3).

5.1. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Los árboles inferidos en los análisis de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana presentaron topologías similares para los genes nucleares, genes mitocondriales y datos combinados (Figuras 7-9). Hubo pocas diferencias en las relaciones entre clados mayores. Por lo tanto, se escogió el árbol bayesiano de los datos combinados como la mejor hipótesis (Figura 9).

5.2. ANÁLISIS DE DATOS COMBINADOS

Se obtuvieron valores altos de bootstrap no paramétrico (BP) y probabilidades posteriores (PP) para la monofilia de *Erythrolamprus* (BP = 100; PP = 92) y el grupo de *E. epinephelus* resultó ser parafilético (Figura 9). Es necesario tener en cuenta que ciertas especies forman clados que presentan bajos soportes, posiblemente por la escasez de datos, ya que en GenBank solamente están disponibles secuencias de los genes mitocondriales 12S y 16S.

Los árboles filogenéticos de los análisis de MV e IB (Figura 9) dividen a tres de las cinco subespecies de *Erythrolamprus epinephelus* en 5 Clados, (A, B, C, D y E), con altos soportes (BP >84, PP = 0.99 – 1.00). El clado A está formado por poblaciones afines a *E. e. lamonae* (*E. e. cf. lamonae*, Norte) y es grupo hermano de *E. pygmaeus*. Los clados B

(*E. e. aff. albiventris*) y C (*E. e. albiventris*) son hermanos, y juntos forman el grupo hermano de *E. vitti*; éstos tres clados forman parte de un grupo monofilético junto con *E. melanotus* (Trinidad y Tobago) y *E. epinephelus* (Costa Rica) con altos soportes y con *E. pseudoreginae* (Tobago), con un bajo soporte. El clado E (*E. e. fraseri*) y la especie *E. sp. nov. aff. fraseri* son hermanos con un robusto soporte para bootstraps, y juntos forman el grupo hermano del clado D (*E. e. cf. lamonae*, Sur) con un alto soporte, éstos forman un segundo grupo monofilético junto con las especies *E. reginae*, *E. zweifeli* y *E. reginae* de Guayana Francesa apoyados con valores de soporte moderados (Figura 9).

El Clado A se encuentra formado por individuos de la provincia de Napo de la subespecie *E. epinephelus lamonae* (Figura 6B). Este clado presenta un alto soporte (BT= 99, PP= 1) y es hermano de *Erythrolamprus pygmaeus* (BT= <50, PP= 1) (Figura 9).

El Clado B está formado por poblaciones de la subespecie *E. epinephelus aff. albiventris* de las provincias de Loja y El Oro (Figura 6B). Éste exhibe un alto soporte (BT= 95, PP= 1), y es grupo hermano del Clado C (BT= 94, PP= 0.97). El Clado C a su vez se encuentra conformado por poblaciones de Pichincha, Cotopaxi y Bolívar de la subespecie *E. epinephelus albiventris* (BT= 89, PP= 1) (Figuras 6B y 9).

El Clado D se encuentra conformado por poblaciones de las provincias de Pastaza y Tungurahua de la subespecie *E. epinephelus lamonae* (Figura 6B), los soportes para este clado son altos (BT= 97, PP= 1). Finalmente, el Clado E se encuentra formado por la subespecie *E. epinephelus fraseri* de las provincias del El Oro y Loja, el clado presenta altos soportes (BT= 84, PP= 0.98) (Figura 6B y 9), y a la par es hermano de una especie putativa similar a *Erythrolamprus epinephelus fraseri* distribuida en las provincias de Bolívar y Azuay (Figura 9).

5.3. DISTANCIAS GENÉTICAS

Las distancias genéticas interespecíficas *p* no corregidas entre las subespecies muestreadas incluida la especie nueva putativa *E. sp. nov. aff. fraseri*, para el gen 12S fue de 0.002–0.088 (Tabla 4); para el gen 16s 0.009–0.038 (Tabla 5); en el gen Cytb 0.014–0.126 (Tabla 6) y para el gen ND4 0.021–0.121 (Tabla 7).

En los genes nucleares los rangos de distancias entre las especies muestreadas para el gen NT3 fue de 0.014–0.033 (Tabla 8) y para el gen Rag1 de 0.002–0.024 (Tabla 9). Los clados con mayor divergencia genética intraespecífica en el gen ND4 fueron los correspondientes a las especies *E. e. fraseri* y *E. e. aff. albiventris* (0.121); interespecíficamente, *E. festae* vs *E. e. albiventris* (0.140), *E. festae* vs *E. e. aff. albiventris* (0.138) y *E. aesculapii* vs *E. e. albiventris* (0.129), presentaron una mayor diferenciación genética (Tabla 7).

5.4. ANÁLISIS MORFOLÓGICOS

Las subespecies analizadas en este estudio comparten características en común en cuanto a lepidosis cefálica y conteos dorsales. Por ejemplo, todas las especies presentan 17-17-15 hileras dorsales, 1 preocular y la cuarta y quinta escama supralabial se encuentra en contacto con la órbita. Los conteos de escamas supralabiales, infralabiales, postoculares y preventrales presentan una mínima variación intraespecífica, siendo de poca utilidad para la identificación de las subespecies de *E. epinephelus* presentes en Ecuador. Sin embargo, el conteo de escamas ventrales y subcaudales, junto con ciertos patrones de coloración en el cuerpo son caracteres diagnósticos útiles (Anexo 3).

Las comparaciones y el resumen de los caracteres merísticos para los taxones en consideración se presentan en la tabla 10. Los conteos ventrales para los taxones de *Erythrolamprus* poseen rangos que se superponen, sin embargo, presentan diferentes medias, algunas de las cuales son significativamente diferentes, mientras que los rangos para los recuentos subcaudales son similares.

La presencia o ausencia de manchas, bandas o puntos en la zona dorsal y ventral fueron caracteres útiles para diferenciar a las subespecies. Los especímenes pertenecientes a la subespecie *E. e. lamonae* (clados A y D) se caracterizan por la presencia de un patrón ajedrezado transversal o manchas en la zona ventral, las cuales difieren en abundancia y tinción de acuerdo a la distribución; son más abundantes y conspicuas en las poblaciones de Norte (clado A) (Figura 1, literal A y B) en comparación con las poblaciones del Sur (clado D) (Figura 1 literal C y D). Por otro lado, en el clado A las franjas laterales longitudinales son gruesas, se extienden desde la mitad posterior del cuerpo hasta el final de la cola, éstas ocupan la tercera y cuarta hilera de escamas dorsales y están bordeadas

dorsal y ventralmente por una serie de puntos blanquecinos (Figuras 2A y 3B), mientras que en el clado D estas franjas son más delgadas, y ocupan la tercera o cuarta hilera de escamas dorsales (Figuras 2B y 3A), en ambos clados el número de franjas laterales longitudinales variaron entre uno a dos pares.

E. e. albiventris y *E. e. bimaculatus* se caracterizan por la ausencia de un patrón ajedrezado en la zona ventral y éstas presentaron franjas laterales longitudinales que variaron entre uno a dos pares aleatoriamente en cada subespecie, en *E. e. albiventris* éstas se extienden desde la mitad posterior del cuerpo hasta el final de la cola mientras que en *E. e. bimaculatus* estas franjas se extienden desde los dos tercios posteriores hasta el final de la cola. Nuestros datos coinciden con los datos de Dixon, 1983, en cuanto a que la principal diferencia se encuentra en el número de escamas ventrales cuyo rango se encuentra entre 145–191 escamas; adicionalmente, la escama mental de *E. e. bimaculatus* presenta una base angosta y un vértice largo, mientras que *E. e. albiventris* posee una base ancha y vértice pequeño (Anexo 3; Figura 5, literales B y D). *E. e. bimaculatus* presenta el mayor número de escamas ventrales entre 165–191; mientras que *E. e. albiventris* presenta un rango de entre 144–164 escamas. La subespecie *E. e. aff. albiventris* carece de un patrón ajedrezado en la zona ventral, sus franjas laterales longitudinales varían de entre uno a dos pares extendiéndose desde la mitad posterior del cuerpo hasta el final de la cola y presenta un rango menor en el número de escamas ventrales de entre 128–143, esta subespecie presenta gran similitud morfológica con *E. e. albiventris* (Figura 5, literal A).

Finalmente, los individuos pertenecientes a *E. e. fraseri* se caracterizan por la presencia de un patrón ajedrezado definido, abundante y fuertemente teñido en la zona ventral y dos pares de franjas laterales longitudinales que se extienden desde la mitad del cuerpo hasta el final de la cola, el número de escamas ventrales se mantuvo entre 137–159 (Figura 5, literal C) y los individuos que pertenecen a la subespecie *E. e. epinephelus* se caracterizaron por la presencia de pequeñas bandas negruzcas en el dorso, y una zona ventral inmaculada, el número de escamas ventrales se mantuvo entre 145 – 151 (Figura 5, literal E). En ninguna especie se encontró dimorfismo sexual marcado en patrones de coloración y un 95% de los individuos presentaron una coloración ventral amarillo-crema (marrón en pocos individuos, 5%).

El ACP realizado con base en datos morfológicos (Figuras 10) demuestra que los dos primeros componentes explican el 55% de la variación total en hembras y el 53,7% en

machos. En individuos hembra el CP1 (Componente Principal 1) explica el 33.5% de la variación y las variables con las cargas más altas fueron SL, IL y SVL; mientras que el CP2 (Componente Principal 2) explica el 21.5% de la variación, donde las variables con cargas más altas fueron PO, SL e IL (Figura 10, literal A). En individuos macho el CP1 (Componente Principal 1) explica el 34.3% de la variación y las variables con mayor carga fueron SC, SVL y TL; mientras que el CP2 (Componente Principal 2) explica el 19.3% de la variación y las variables con mayor carga fueron PO, SL y IL (Figura 10, literal B). Sin embargo, debido al solapamiento de los datos, tanto CP1 y CP2 para machos y hembras, el análisis no permitió diferenciar a las subespecies entre sí (Tablas 11 y 12).

Posteriormente, la prueba de Kruskal-Wallis fue aplicada para los caracteres más variables, permitiendo clarificar las diferencias entre las subespecies. De tal forma, al aplicar la prueba en el conteo de número de escamas ventrales se presentaron diferencias estadísticamente significativas en las siguientes subespecies: *E. e. bimaculatus* vs *E. e. albiventris* ($p= 0.0186$), *E. e. fraseri* vs *E. e. epinephelus* ($p= 0.0075$), *E. e. cf. lamonae* (Sur) vs *E. e. bimaculatus* ($p= 0.0402$), *E. e. epinephelus* vs *E. e. bimaculatus* ($p= 0.0189$), *E. e. fraseri* vs *E. e. bimaculatus* ($p= 0.0114$), *E. e. fraseri* vs *E. e. albiventris* ($p= 0.0440$), *E. e. epinephelus* vs *E. e. albiventris* y *E. e. albiventris* vs *E. e. aff. albiventris* ($p= 0.0177$) (Tabla 13). El diagrama de caja para cada subespecie, excepto *E. e. albiventris*, muestra que la apariencia de la gráfica está siendo afectado por el tamaño de la muestra, un diagrama de caja funciona mejor con al menos 20 muestras; además se observaron valores atípicos para *E. e. fraseri* y *E. e. epinephelus* (Figura 11A).

La prueba de Kruskal-Wallis aplicada en los datos de escamas subcaudales reveló que existen diferencias estadísticamente significativas entre: *E. e. bimaculatus* vs *E. e. albiventris* ($p= 0.0172$), *E. e. cf. lamonae* (Sur) vs *E. e. cf. lamonae* (Norte) ($p= 0.0169$), *E. e. cf. lamonae* (Sur) vs *E. e. bimaculatus* ($p= 0.0372$), *E. e. epinephelus* vs *E. e. bimaculatus* ($p= 0.0305$), *E. e. cf. lamonae* (Norte) vs *E. e. fraseri* ($p= 0.0462$), *E. e. fraseri* vs *E. e. bimaculatus* ($p= 0.0493$) y *E. e. cf. lamonae* (Norte) vs *E. e. albiventris* ($p= 0.0123$) (Tabla 14). El diagrama de caja presentó inconvenientes en cuanto a su apariencia debido a la insuficiente cantidad de muestras para todas las subespecies, menos *E. e. albiventris*, cuyo número de muestras es mayor, además esta subespecie y *E. e. epinephelus* presentaron valores atípicos (Figura 11B).

Por otra parte, la prueba aplicada en los datos de longitud rostro-cloacal (SVL) reflejó diferencias estadísticamente significativas entre: *E. e. cf. lamonae* (Sur) vs *E. e. bimaculatus* ($p= 0.0402$), *E. e. cf. lamonae* (Sur) vs *E. e. cf. lamonae* (Norte) ($p= 0.0298$), *E. e. fraseri* vs *E. e. bimaculatus* ($p= 0.0332$) y *E. e. cf. lamonae* (Norte) vs *E. e. albiventris* ($p= 0.0222$) (Tabla 15). En el diagrama de caja se observó valores atípicos para *E. e. albiventris* y *E. e. fraseri* y se reportó el mismo inconveniente con respecto a su apariencia (Figura 11C).

Posteriormente para la longitud de la cola (TL) se reveló que no existen diferencias estadísticamente significativas, por ende, no hay diferenciación en el tamaño de la cola (Tablas 16). El diagrama de caja se presentó el mismo inconveniente para las subespecies, excepto en *E. e. albiventris*. La pequeña muestra analizada para el resto de subespecies puede afectar a la gráfica, los cuartiles y los valores atípicos pueden no ser significativos (Figura 11D).

Finalmente, se aplicó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) para determinar si las medias normalizadas son estadísticamente significativas entre sí. Tras aplicar la prueba de Leve, los resultados nos permitieron identificar que las variables morfológicas, número de escamas ventrales y la longitud de la cola, presentan heterocedasticidad; mientras que las variables, número de escamas subcaudales y la longitud rostro caudal, presentaron homocedasticidad. Una vez determinada la naturaleza de las varianzas se procedió a aplicar un ANOVA unifactorial para las muestras con homocedasticidad y un ANOVA de Welch para heterocedasticidad. La tabla 17 y 18 muestra que hay diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) entre las medias de 2 de las 4 variables morfológicas respaldando la separación de los taxones, exceptuando la variable de la longitud de la cola (TL) y número de escamas subcaudales las cuales no mostraron diferencias estadísticamente significativas.

6. DISCUSIÓN

6.1. LÍMITES ENTRE ESPECIES Y TAXONOMÍA

Tradicionalmente se ha diferenciado a las subespecies de *Erythrolamprus epinephelus* en base a caracteres morfológicos, principalmente número de escamas ventrales, subcaudales y la ausencia o presencia de ciertos patrones de puntos, manchas o bandas en el cuerpo (Dixon, 1983). En este trabajo se utilizó evidencia molecular y morfológica para evaluar la identidad y relaciones evolutivas de tres de las cinco subespecies de *Erythrolamprus epinephelus* del Ecuador. La filogenia molecular reveló que esta especie es parafilética y se divide en cinco clados; además, los patrones de coloración y el conteo de número de escamas ventrales son congruentes con la topología del árbol. En consecuencia, *Erythrolamprus epinephelus* sensu lato en el Ecuador representa un complejo no monofilético de al menos cuatro especies, por lo cual proponemos elevar a nivel de especies a tres de las subespecies incluidas en este estudio: *Erythrolamprus albiventris*, *E. fraseri* y *E. lamonae*.

Las localidades tipo de *E. e. albiventris* (Andes occidentales, Latacunga y Guayaquil) y *E. e. fraseri* (occidente de Ecuador) coinciden con el muestreo geográfico de nuestra filogenia (excepto por Guayaquil), por lo cual consideramos que ambos nombres son estables. Sin embargo, las localidades tipo de la especie *E. e. lamonae* está en Colombia y nuestro estudio no incluyó muestras cercanas a aquellas localidades. Por lo tanto, reconocemos que solamente un estudio que incluya muestras de las localidades tipo de estas dos especies podrá verificar la identidad de las poblaciones *E. lamonae* del Ecuador.

La subespecie *E. e. lamonae* fue descrita por Dunn en 1944, (Localidad tipo: Colombia, Antioquia), ésta se caracterizó por la presencia de franjas laterales prominentes, manchas ventrales vagas y nubladas, rango de escamas ventrales 139–154 y un rango de escamas subcaudales de 50–60. No obstante, este estudio aportó con nuevos datos morfológicos, además de dividir a la subespecie en dos clados diferenciados morfológicamente acorde a su distribución, clado A (Norte) y B (Sur).

De esta manera; los individuos pertenecientes a *E. e. cf. lamonae* (Clado A, Norte), distribuidos en la provincia de Napo, se caracterizan por la combinación de los siguientes caracteres: presencia de un patrón ajedrezado en la zona ventral con mayor tinción, escamas gulares alargadas y menos numerosas, la escama mental es más gruesa en la base y el vértice es más corto, el primer par de franjas laterales longitudinales ocupan la 3^{era} y 4^{ta} hilera de escamas, mismas que son gruesas y muy teñidas, además se encuentran bordeadas dorso y ventralmente por una serie de puntos blanquecinos; el segundo par de franjas dorsolaterales ocupan la 6^{ta} y 7^{ma} hilera de escamas con un color más tenue que las anteriores (Figuras 2A y 3B). Por otra parte, el clado D identificado como *E. e. cf. lamonae* (Sur), está distribuido en las provincias de Pastaza y Tungurahua, al oriente de los Andes, y se diferencia del clado A por la presencia de manchas ventrales tenues menos abundantes, escamas gulares pequeñas y numerosas, escama mental más angosta en la base y con un vértice alargado, el primer par de franjas laterales se ubican en la 3^{era} o entre la 3^{era} y 4^{ta} hilera de escamas y el segundo par de franjas dorsolaterales ocupan la 6^{ta} hilera de escamas con tenue color (Figuras 2B y 3A). En cuanto al número de escamas ventrales y subcaudales se mantiene en un promedio de 152 (clado A), 149 (clado D), 58 (clado A) y 57 (clado D), respectivamente.

Las diferencias en las escamas mentales y gulares, el clado A presenta una escama mental con una base ancha y un vértice corto y las escamas gulares alargadas y en menor número (4) (Figura 4B), mientras que en el clado D la escama mental posee una base angosta y un vértice alargado, y sus escamas gulares son más pequeñas y numerosas (6) (Figura 4A). Por otra parte, los individuos de *E. e. lamonae* pertenecientes a las provincias de Pichincha y Sucumbíos, que no pudieron ser incluidas en la filogenia molecular por falta de muestras de tejido, presentan patrones similares a los individuos integrantes del clado A.

El análisis de los ejemplares pertenecientes a *E. e. aff. albiventris*, clado B, fue complejo debido a la escasez de ejemplares adultos; por ende, aportar con más información que contribuya a la descripción fue complicado. Sin embargo, se pudo determinar que, entre todas las subespecies, ésta presenta el menor número de escamas ventrales (<143) (Figura 5A), además la subespecie presentó gran similitud morfológica con *E. e. albiventris*.

Jan en 1863 describe a *E. e. albiventris* caracterizándola por presentar un rango de escamas ventrales de entre 144–164, el rango de escamas subcaudales (23–73) y la ausencia de manchas o un patrón ajedrezado en la zona ventral; tras analizar los individuos pertenecientes del clado C de este estudio, se concluye que estos comparten la misma identidad (Figura 5B). Además, la similitud morfológica que esta subespecie comparte con *E. e. aff. albiventris* y la corta distancia génica que se presentan en ambos clados nos permite proponer que éstas son una misma especie.

La subespecie *E. e. fraseri* fue descrita por Boulenger (1984) y la caracterizó por la presencia de dos pares de franjas laterales a lo largo de la parte posterior del cuerpo, donde el primer par superior se une formando una en la cola, la zona ventral es blanquecina con pequeñas manchas negras dispersas, el rango de escamas ventrales es de 151–164 y el rango de escamas subcaudales 61–76. Los especímenes examinados de *E. e. fraseri*, clado E, se caracterizaron por la presencia de un patrón ajedrezado en la zona ventral bastante definido, abundante y muy teñido. Por otra parte, la escama mental presentó una base ancha y un vértice corto. El número de escamas ventrales y subcaudales se mantuvo en un rango de 152–160 y 51–72 respectivamente (Figura 5C). Esta revisión es consistente con la información provista por Boulenger (1984) y aporta con nueva información de patrones de coloración para la especie *E. e. fraseri*. La revisión de los individuos pertenecientes a la especie putativa similar a *E. e. fraseri*, *Erythrolamprus* sp. nov. aff. *fraseri*, no pudo ser llevada a cabo, debido a las condiciones en las que se encontraban las muestras y la escasez de las mismas. Por ende, es necesario para futuros estudios incluir mayor número de muestras de las localidades y muestras de Colombia, permitiendo de este modo obtener mayor información.

Finalmente, en la revisión de los individuos de *E. e. bimaculatus* y *E. e. epinephelus* el estudio no aportó con nuevos datos para la subespecie, debido a la escasez de especímenes, sin embargo, Cope (1899) sigue que, dentro de las subespecies, *E. e. bimaculatus* se caracteriza por presentar el mayor número de escamas ventrales (>165) (Figura 5D) y *E. e. epinephelus* por presentar bandas negruzcas en la zona dorsal (Cope, 1863) (Figura 5E).

6.2. DIVERGENCIA MORFOLÓGICA

La revisión morfológica de cada clado (Anexo 3) demuestra que la estructura filogenética inferida se relaciona con ciertas diferencias morfológicas. De este modo, se pudo evidenciar patrones muy parecidos en clados que se encuentran cercanamente emparentados, como es el caso de los clados B (*E. e. aff. albiventris*) y C (*E. e. albiventris*), lo cual permite apoyar la hipótesis de que comparten un ancestro común muy reciente y que su similitud se debe a la relación filogenética cercana.

A la par se han encontrado características morfológicas útiles para diferenciar a los linajes evolutivos identificados en este estudio. En el clado A (*E. e. cf. lamonae*, Norte) las franjas laterales longitudinales representativas son gruesas y muy teñidas, además se encuentran bordeadas dorso y ventralmente por una serie de puntos blanquecinos (Figura 3B); el clado E (*E. e. fraseri*) presenta un patrón ajedrezado abundante y muy teñido en la zona ventral, en las escamas donde el patrón no se presenta existen manchas pequeñas y poco numerosas (Figura 5C). En el clado D (*E. e. cf. lamonae*, Sur) las franjas laterales longitudinales son delgadas, teñidas y no poseen patrones de coloración, presenta manchas tenues, poco abundantes en la zona ventral y su escama mental es angosta en la base con un vértice alargado (Figura 1C, 3A y 4A).

Finalmente, para obtener una visión más clara de la filogenia de este complejo de especies, es recomendable realizar análisis posteriores incrementando el tamaño de la muestra e incluyendo individuos de otras localidades (e.g., Colombia).

6.3. FILOGEOGRAFÍA

Los límites geográficos establecidos entre las subespecies *E. e. cf. lamonae* (Norte) y *E. e. cf. lamonae* (Sur) sugieren que las barreras fluviales jugaron un rol significativo en la restricción del flujo génico y permitieron la separación de las poblaciones a cada lado del río; de hecho, se ha reportado que los ríos amazónicos pueden generar diversidad mediante aislamiento geográfico y especiación alopátrica, a través de la vicarianza o los efectos fundadores (Capparella, 1988; Capparella, 1991; Ribas *et al.*, 2012). Acorde con esta información, el Río Napo pudo ser un factor para el desarrollo de diversos eventos de vicarianza que afectaron a los clados. Por otra parte, los especímenes no secuenciados

provenientes de otras poblaciones se encuentran geográficamente cercanos al clado Norte, comparten una morfología similar, por consiguiente, se recomienda para futuros estudios incluir muestras de estas localidades (Anexo 2).

Entre los clados B y C (*E. e. aff. albiventris* y *E. e. albiventris*) no existe una barrera geográfica evidente, por tal, se requiere mayor esfuerzo de muestreo. Sin embargo, es necesario mencionar que los individuos de ambas subespecies de los cuales se tomaron datos únicamente morfológicos presentan distribuciones que se sobrelapan, además la corta distancia genética que presentan y su similitud morfológica nos da un indicio de que podrían ser la misma subespecie, cuyos nombres son sinónimos.

Finalmente, en un caso particular la especie *Erythrolamprus* sp. nov. aff. *fraseri* y la subespecie *E. e. fraseri* son poblaciones geográficamente cercanas, pese a que el Río Jubones podría proporcionar una barrera que las separa, para ellos es recomendable para futuros estudios incrementar el número de muestra y localidades, ya que nuestros análisis solo incluyeron dos muestras juveniles para la especie putativa, esto proporcionaría mayor información morfológica que complemente los análisis.

7. CONCLUSIONES

1. El género *Erythrolamprus* es monofilético, mientras que *E. epinephelus* es parafilético.
2. La filogenia molecular y datos morfológicos respaldan el reconocimiento de cinco clados dentro de las poblaciones ecuatorianas de *E. epinephelus*, tres clados corresponden a especies distintas y dos clados posiblemente sinónimos.
3. El reconocimiento de subespecies de *Erythrolamprus epinephelus* como especies aumenta el número de especies de este género en el Ecuador de 12 a 15.

8. LITERATURA CITADA

- Alencar, L.R., Quental, T.B., Grazziotin, F.G., Alfaro, M.L., Martins, M., Venzon, M. and Zaher, H. (2016). Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates. *Molecular Phylogenetic Evolution* 105, 50-62.
- Antonelli, A. y Sanmartin, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? Neotropical plant evolution. *Taxon* 60 (2). 403-414. DOI: 10.1002/tax.602010
- Araujo, M.E., Moreira, M.A.M., Fernandes, R. y Sole-Cava, A.M. (2000). Phylogenetic analysis of the snake genus *Philodryas* (Colubridae:Xenodontinae) based on molecules and morphology. Genetics Section, Instituto Nacional do Cancer, Praca Cruz Vermelha 23, Sexto Andar, Rio de Janeiro 20230-130, Brazil
- Arévalo, E., Davis, S.K. y Sites, J.W. (1994). Mitochondrial DNA Sequence Divergence and Phylogenetic Relationships among Eight Chromosome Races of the *Sceloporus grammicus* Complex (Phrynosomatidae) in Central Mexico. *Systematic Biology* 43, 387-418.
- Barthlott, W., Biedinger, N., Braun, G., Feig, F., Kier, G. y Mutke, J. (1999) Terminological and methodological aspects of the mapping and analysis of global biodiversity. *Acta Botanica Fennica*, 162, 103–110
- Bernal C.A. (1994). A new subspecies of the colubrid snake *Liophis epinephelus* from Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Bull. *Maryland Herpetology. Soc.* 30(4): 186-189.

- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Peter, Ng. K.L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K., y Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(3), 148–155. doi:10.1016/j.tree.2006.11.004.
- Blanca, M.J., Alarcón, R., Arnau, J., Bono, R. y Bendayan, R. (2017). Non-normal data: Is ANOVA still a valid option?. *Psicothema* 29, No. 4, 552-557 doi: 10.7334/psicothema2016.383
- Blair, C., Mendez de la Cruz, F.R., Ngo, A., Lindell, J., Lathrop, A., y Murphy, R.W. (2009). Molecular phylogenetics and taxonomy of leaf-toed geckos (Phyllodactylidae: Phyllodactylus) inhabiting the peninsula of Baja California. *Zootaxa* 2027, 28–42.
- Bradley, J.V. (1978). Robustness.? *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology*, 31(2), 144–152. doi:10.1111/j.2044-8317.1978.tb00581.x
- Brook, B.W., Bradshaw, C.J.A., Koh, L.P., y Sodhi, N.S. (2006). Momentum drives the crash: mass extinction in the tropics. *Biotropica*, 38 (3), 302–305
- Boulenger, G.A. (1894). Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History). Volume 2., Containing the Conclusion of the Colubridæ Aglyphæ. British Museum. *Natural History*. London, xi, 382 pp.
- Boulenger, G.A. (1908). Descriptions of new South-American reptiles. *Ann. Mag. Natural History* 1(8): 111-115.
- Burbrink, F.T., Lawson, R. y Slowinski, J.B. (2000). Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. *Evolution* 54, 2107-2118.

- Burneo, S. (2009). Megadiversidad. Letras Verdes. *Revista Latinoamericana de Estudios Socioambientales*, 3, 6-7. doi: <https://doi.org/10.17141/letrasverdes.3.2009.822>
- Capparella, A.P. (1988). Genetic variation in neotropical birds: Implications for the speciation process. *Acta Congr. Int. Ornithol.* 19, 1658–1664
- Capparella, a.p. (1991). Neotropical avian diversity and riverine barriers. *Acta Congr. Int. Ornithol.* 20, 307–316
- Chiari, Y.M., Vences, D.R., Vieites, F., Rabemananjara, P., Bora, O., Ramilijaona R., y Meyer, A. (2004). New evidence for parallel evolution of colour patterns in Malagasy poison frogs (Mantella). *Molecular Ecology* 13:3763–3774.
- Crawford, A.J., Lips, K.R., y Bermingham, E. (2010.) Epidemic disease decimates amphibian abundance, species diversity, and evolutionary history in the highlands of central Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107(31), 13777–13782. doi:10.1073/pnas.0914115107.
- Coelho de Souza, F., Dexter, K.G., Phillips, O.L., Brien, R.J.W., Chave, J., Galbraith, D.R., Lopez, G., Monteagudo, A., Pennington, T.,...Poorter, L. (2016). Evolutionary heritage influences Amazon tree ecology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1844), 20161587. doi:10.1098/rspb.2016.1587
- Cope, E.D. (1862). Synopsis of the species of *Holcosus* and *Ameiva*, with diagnoses of new West Indian and South American Colubridae. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 14:60-82.

- Cope, E.D. (1899). Contributions to the herpetology of New Granada and Argentina, with descriptions of new forms. Philadelphia Museum Scientific Dept. Bulletin no. (1): 1-19.
- Correa, J.C., Iral Palomino, R. y Rojas, L. (2006). Estudio de potencia de pruebas de homogeneidad de varianza. *Revista Colombiana de Estadística* 29, 57-76.
- Curcio, F. F., Piacentini, V. Q. y Fernandes, D. S. (2009). On the status of the snake genera *Erythrolamprus* Boie, *Liophis* Wagler y *Lygophis* Fitzinger (Serpentes, Xenodontinae). *Zootaxa* 2173 (66):68.
- De Queiroz A, Lawson R y Lemos-Espinal J.A. (2002). Phylogenetic relationships of North American garter snakes (Thamnophis) based on four mitochondrial genes: how much DNA sequence is enough.? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22: 315–329.
- Dexter, K., Lavin, M., Torke, B., Twyford, A., Kursar, T., Coley, P., Drake, C., Hollands, R. y Pennington, R. (2017). Dispersal assembly of rain forest tree communities across the Amazon basin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, (10) 2645-2650; DOI:10.1073/pnas.1613655114
- Dixon, J. (1983). “Systematics of the Latin American snake *Liophis epinephelus* (Serpentes: Colubridae)”. *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology*. Museum of Comparative Zoology: Cambridge, Massachusetts: 132-149.
- Dowling, H. (1951). A proposed standard system of counting ventral in snakes. *British Journal of Herpetology* 1, 97–99.
- Duellman, W.E. (1999). Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Dunn, E.R. (1944). A revision of the Colombian snakes of the genera *Leimadophis*, *Lygophis*, *Liophis*, *Rhadinaea*, and *Pliocercus*, with a note on Colombian Coniophanes. *Caldasia* 2 (10): 479-495.
- Felsenstein, J. (1985). Confident limits on phylogenetic: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39(4): 783-791.
- Fraser, D.J. y Bernatchez, L. (2001) Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservations units. *Molecular Ecology* 10: 2741–2752.
- Funk, W.C., Caminer, M. y Ron, S. (2011). High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences* 279, 1806 – 1814. doi:10.1098/rspb.2011.1653
- Gelman, A. y Rubin, D.B. (1992). Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*, 7, 457–511.
- Grazziotin, F.G., Zaher, H., Murphy, R.W., Scrocchi, G., Benavides, M.A., Zhang, Y.P., y Bonatto, S.L. (2012). Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics*, 28(5), 437-459. doi:10.1111/j.1096-0031.2012. 00393.x
- Hodson, E.E. y Lehtinen, R.M. (2017). Diverse Evidence for the Decline of an Adaptation in a Coral Snake Mimic. *Evolutionary Biology* 44 (33) 401-410.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, L.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. y Antonelli, A. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change,

- Landscape Evolution, and Biodiversity. *SCIENCE* 330, (6006) 927-931. DOI: 10.1126/science.1194585
- Hubbell, S.P. (2001). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. In The United Kingdom: Princeton University Press.
- Jan, G. (1863). Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Coronellidae. *Arch. Zool. Anat. Fisiol.* 2 (2): 213-330 [1862]
- Jowers, M.J., Caut, S., Garcia-Mudarra, J.L., Alasaad, S. y Ineich, I. (2013). Molecular Phylogenetics of the Possibly Extinct Martinique Ground Snake. *Herpetologica* 69 (2), 227-236.
- Katoh, K. y Standley, D.M. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology Evolution* 30(4): 772-80. doi: 10.1093/molbev/mst010.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Mentjies, P., y Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647-1649.
- Kelt, D.A. y Brown, J.H. (2000) Species as units of analysis in ecology and biogeography: are the blind leading the blind? *Global Ecology Biogeography* 9: 213–217
- Keppel, G. (1982). Design and analysis. A researcher's handbook (2nd ed.). New Jersey: Prentice-Hall.
- Kocher, T.D., Thomas, W.K., Meyer, A., Edwards, S.V., Paabo, S., Villablanca, F.X., y Wilson, A.C. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals:

- amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(16), 6196–6200.doi:10.1073/pnas.86.16.6196
- Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T., Calcott, B. (2016). PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution*. doi: dx.doi.org/10.1093/molbev/msw260
- Maddison, W. P., y Maddison, D.R. (2018). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.40. <http://mesquiteproject.org>
- McDonald, J.H. (2014). Handbook of Biological Statistics (3rd ed.). Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., y Schwartz, T. (2010). "Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees" in Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 14 Nov. 2010, New Orleans, LA pp 1 - 8.
- Mittermeier, R.A., Roble, G., y Mittermeier, C.G. (1997). Megadiversity. Mexico: CEMEX.
- Montgomery, D.C. (1991). Design and analysis of experiments (3rd ed.). New York, NY: John Wiley & Sons, Inc
- Murphy, J.C., Braswell, A.L., Charles, S.P., Auguste, R.J., Rivas, G.A., Orzee, A., Lehtinen, R.M. y Jowers, M.J. (2019). A new species of *Erythrolamprus* from the oceanic island of Tobago (Squamata, Dipsadidae). *Zookeys* (817), 131-157.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 24, 853–858.

- Noonan, B. Y Chippindale, P. (2006). Dispersal and vicariance: The complex evolutionary history of boid snakes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 347–358.
- Ostertagova, E., Ostertag, O. y Kovac, J. (2014). Methodology and Application of the Kruskal-Wallis Test. *Applied Mechanics and Materials*. 611 (2014) pp 115-120.
- Palumbi, S.R., Martin, A., Romano, S., McMillan, W.S., Stice, S. y Grabowski, G. (1991). The Simple Fool's Guide to PCR. University of Hawaii Press, Honolulu, HI.
- Peracca, M.G. (1914). Reptiles et Batraciens de Colombie. Pp. 96-111 In: Fuhrmann, O. and E. Mayor (eds.), Voyage d'exploration scientifique en Colombie. *Memoires de la Societe neuchateloise des Sciences naturelles*, 5.
- Pérez, P. E., Zárate, R., y Mejía, K. (2017). Biodiversidad en la Concesión de Conservación Alto Huayabamba, Perú. *AMPA*. (1ra ed.), 9-15.
- Pyron, A.R., Burbrink, F.T., Colli, G.R., Kuczynski, C.A., Nieto Montes de Oca, A., Vitt, L.J. y Wiens, J.J. (2011). The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetic Evolution* 58(2): 329-42. doi: 10.1016/j.ympev.2010.11.006.
- Rambaut, A. (2007). FigTree. Versión 1.3.1. Disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G. y Suchard, M.A. (2018) Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67(5):901-904. doi:10.1093/sysbio/syy032

- Ribas, C.C., Aleixo, A., Nogueira, C.R., Miyaki, C.Y. y Cracraft, J. (2012). A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc. Biol. Sci.* 279, 681–689
- Rojas, O., Navarro, S. y Espinosa, A. (2010). Systematics and bird conservation policies: the importance of species limits. *Bird Conservation International* 20:176–185. doi:10.1017/S0959270909990268
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A, y 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.
- Savage, J.M. (2002). The amphibians and reptiles of Costa Rica: A herpetofauna between two continents, between two seas. University of Chicago Press, Chicago, USA, 934 pp.
- Suchard, M.A., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D.L., Drummond, A.J. y Rambaut, A. (2018) Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10 *Virus Evolution* 4, vey016. DOI:10.1093/ve/vey016
- Stuart, B., Inger, R.F. y Voris, H.V. (2006). High level of cryptic species diversity revealed by sympatric lineages of South east Asian forest frogs. *Biology Letters.* 2, 470-474. doi: 10.1098/rsbl.2006.0505
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. y Kumar, S. (2016). MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 33:1870-1874.

- Tognelli, M.F., Lasso, C.A., Bota-Sierra, C.A., Jiménez-Segura, L.F. y Cox, N.A. (Editores). (2016). Estado de Conservación y Distribución de la Biodiversidad de Agua Dulce en los Andes Tropicales. Gland, Suiza, Cambridge, UK y Arlington, USA: UICN. xii + 199 pp.
- Vidal, N., Kindl, S.G., Wong, A. y Hedges, S.B. (2000). Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. *Molecular Phylogenetic Evolution* 14 (3), 389-402.
- Vidal, N., Dewynter, M. y Gower, D.J. (2010). Dissecting the major American snake radiation: A molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes Rendus Biologies* 333 (1), 48-55.
- Wallach, V., Williams, K.L., y Boundy, J. (2014). Snakes of the World: A catalogue of living and extinct species. *CRC Press (Taylor y Francis Group)*. Boca Raton, Florida, Estados Unidos, 1227 pp
- Whiting, A.S., Bauer, A.M. y Sites, J.W.Jr. (2003): Phylogenetic relationships and limb loss in subSaharan African scincine lizards (Squamata: Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29 (3): 582-598.
- Young, E., Josse, C., Stern, M., Vasconez, S., Olander, J., Smyth, R., Zador, M., Sanchez de Lozada, A., Comer, P., Moull, K., Echavarría, M. y Hak, J. (2015). Hotspot de Biodiversidad de los Andes Tropicales. Critical Ecosystem. Partnership Fund. Pág. 3-10.
- Zaher, H., Grazziotin, F.G., Cadle, J.E., Murphy, R.W., Moura-Leite, J.C. y Bonatto, S.L. (2009). Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines. *Pap Avulsos Zool* 49 (11), 115-153.

Zaher, H., Murphy, R.W., Arredondo, J.C., Graboski, R., Machado-Filho, P.R., Mahlow, K., Graboski, R., Mahlow, K., Montingelli, G., Quadros, A., Orlov, N., Wilkinson, M., Zhang, Y.P., y Grazziotin, F. (2019) Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PLoS ONE* 14(5): e0216148. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216148>

Zwickl, D.J. (2006). GARLI. Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion (Doctoral dissertation, Ph. D. dissertation, University of Texas, Austin, Texas, USA).

9. FIGURAS

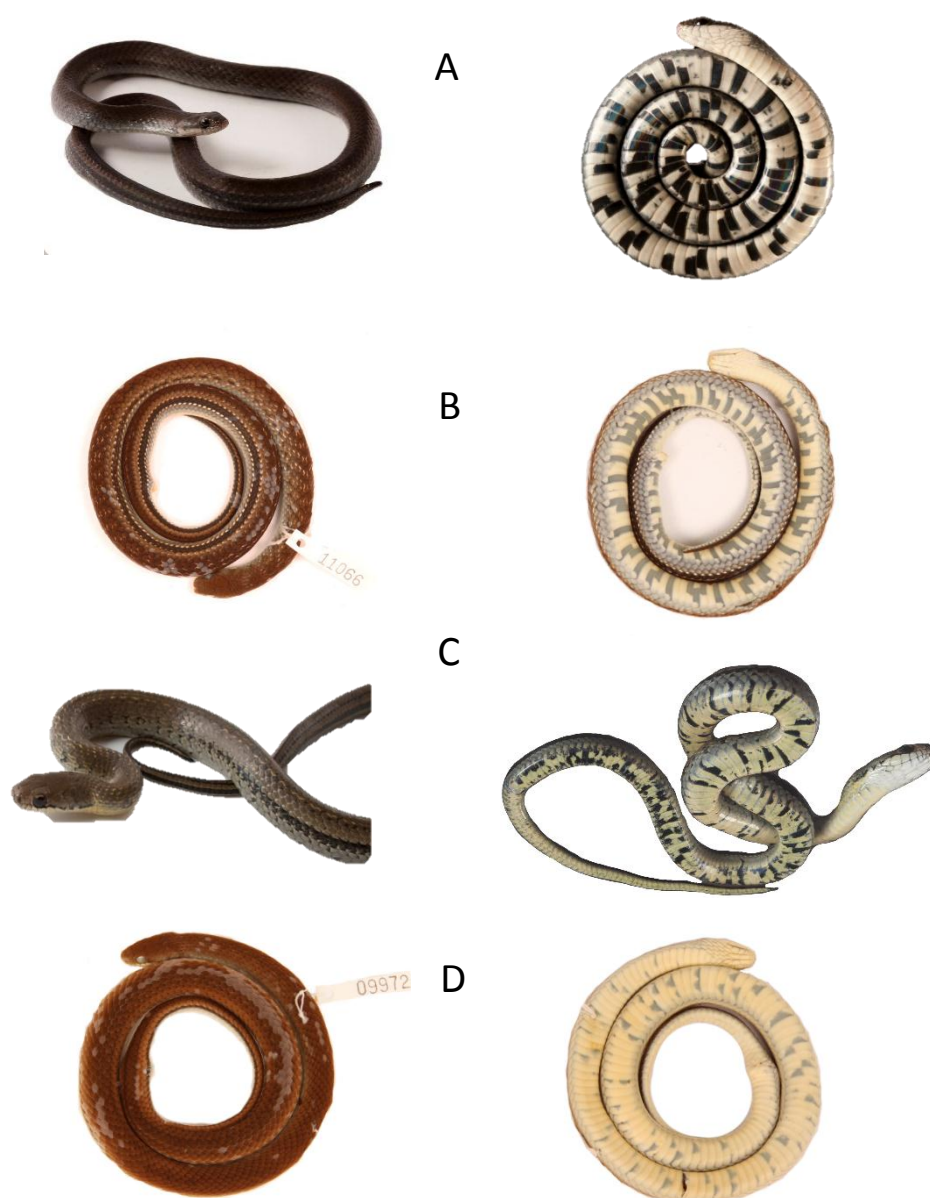


Figura 1 Vistas dorsal (izquierda) y ventral (derecha) de *Erythrolamprus epinephelus* cf. *lamonae* (Norte) y *Erythrolamprus e. cf. lamonae* (Sur) de Ecuador (Clados A y D). A) QCAZ 11066, SVL = 40cm; provincia Napo (especimen vivo). B) QCAZ 11066, SVL = 40cm; provincia Napo. C) QCAZ 9972, SVL = 38cm; provincia Pastaza. D) QCAZ 9972, SVL = 38cm; provincia Pastaza (especimen vivo). Fotos: Yerka Sagredo (B y D), desconocido (A y C).

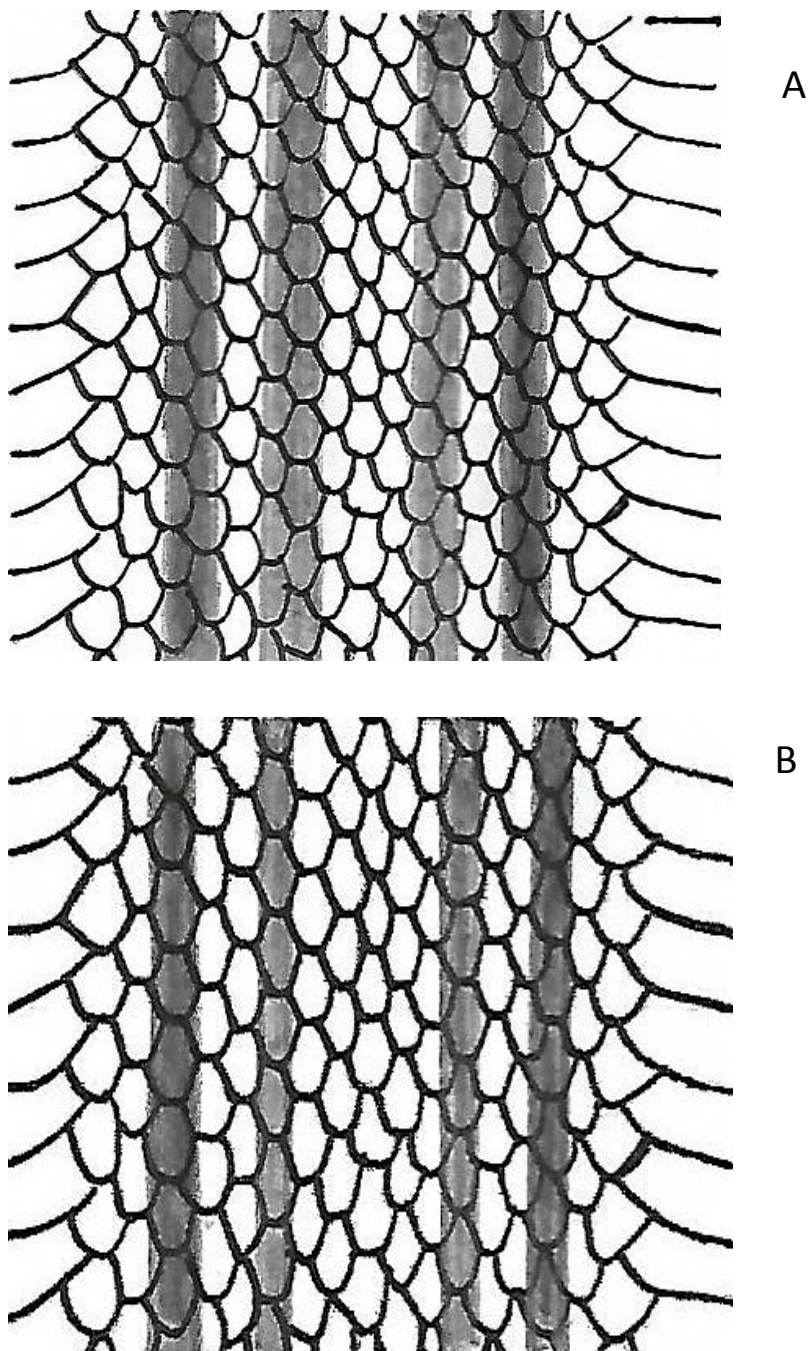


Figura 2 Franjas laterales longitudinales en *Erythrolamprus epinephelus*. cf. *lamonae* norte y sur. A) Clado A (*E. e.* cf. *lamonae* (Norte), Napo), primer par de franjas localizadas en la 3^{era} y 4^{ta} hilera de escamas, segundo par de franjas ubicadas en el 6^{ta} y 7^{ma} hilera de escamas. B) Clado D (*E. e.* cf. *lamonae* (Sur), Pastaza), primer par de franjas localizadas en la 3^{era} hilera de escamas, segundo par de franjas ubicadas en el 6^{ta} hilera de escamas.



Figura 3 Comparación entre las franjas laterales longitudinales de las especies *Erythrolamprus epinephelus* cf. *lamonae* Norte y Sur de Ecuador. En paréntesis se reconoce al autor de la foto y la provincia de origen del individuo. A (Diego Paucar; *E. e.* cf. *lamonae* (Sur); provincia Pastaza); B (Diego Paucar; *E. e.* cf. *lamonae* (Norte); provincia Napo).

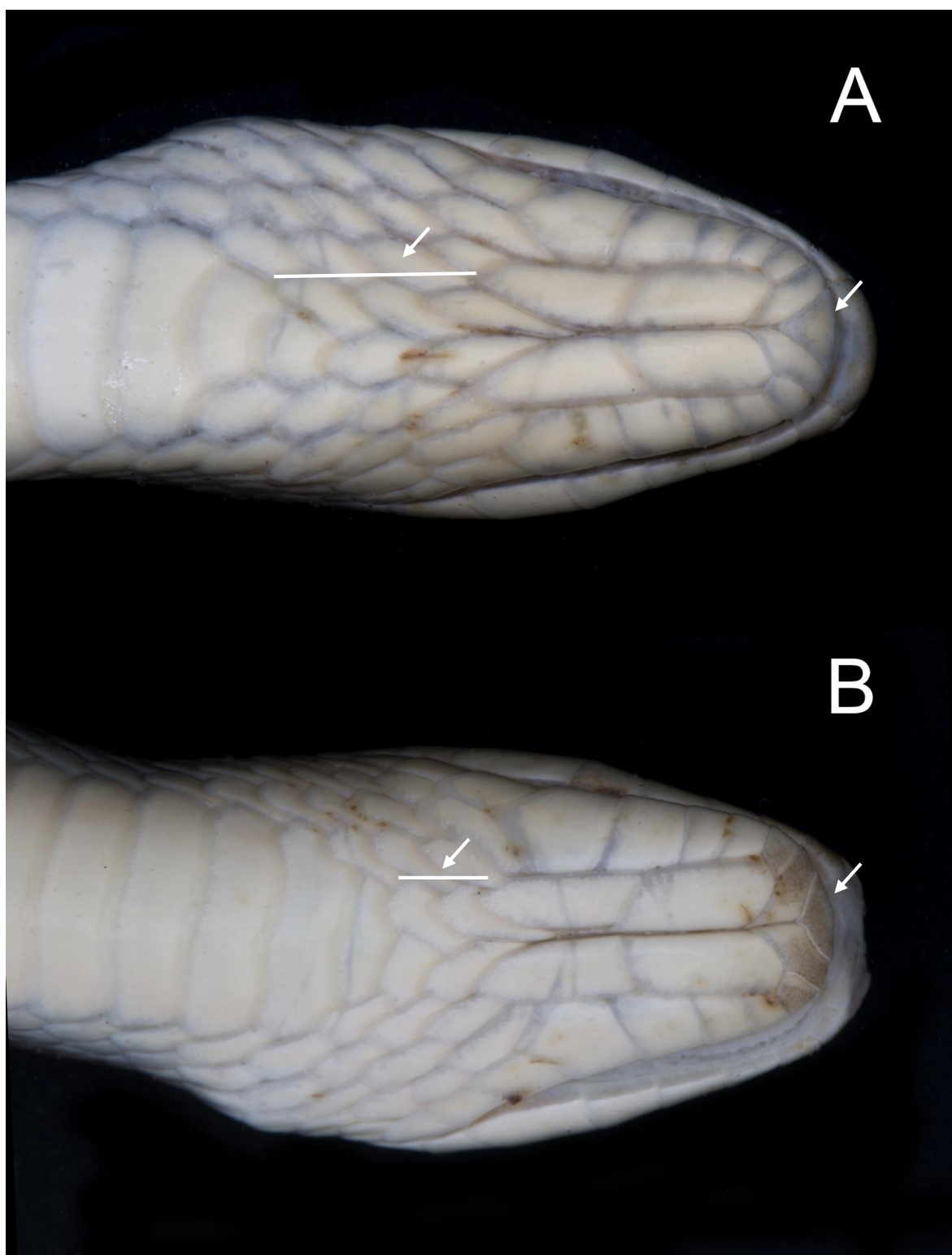


Figura 4 Comparación entre las escamas mentales y gulares de las especies *Erythrolamprus epinephelus* cf. *lamonae* Norte y Sur de Ecuador. En paréntesis se reconoce al autor de la foto y la provincia de origen del individuo. A (Diego Paucar; *E. e.* cf. *lamonae* (Sur), escama mental y escamas gulares; provincia Pastaza); B (Diego Paucar; *E. e.* cf. *lamonae* (Norte), escama mental y escamas gulares; provincia Napo).

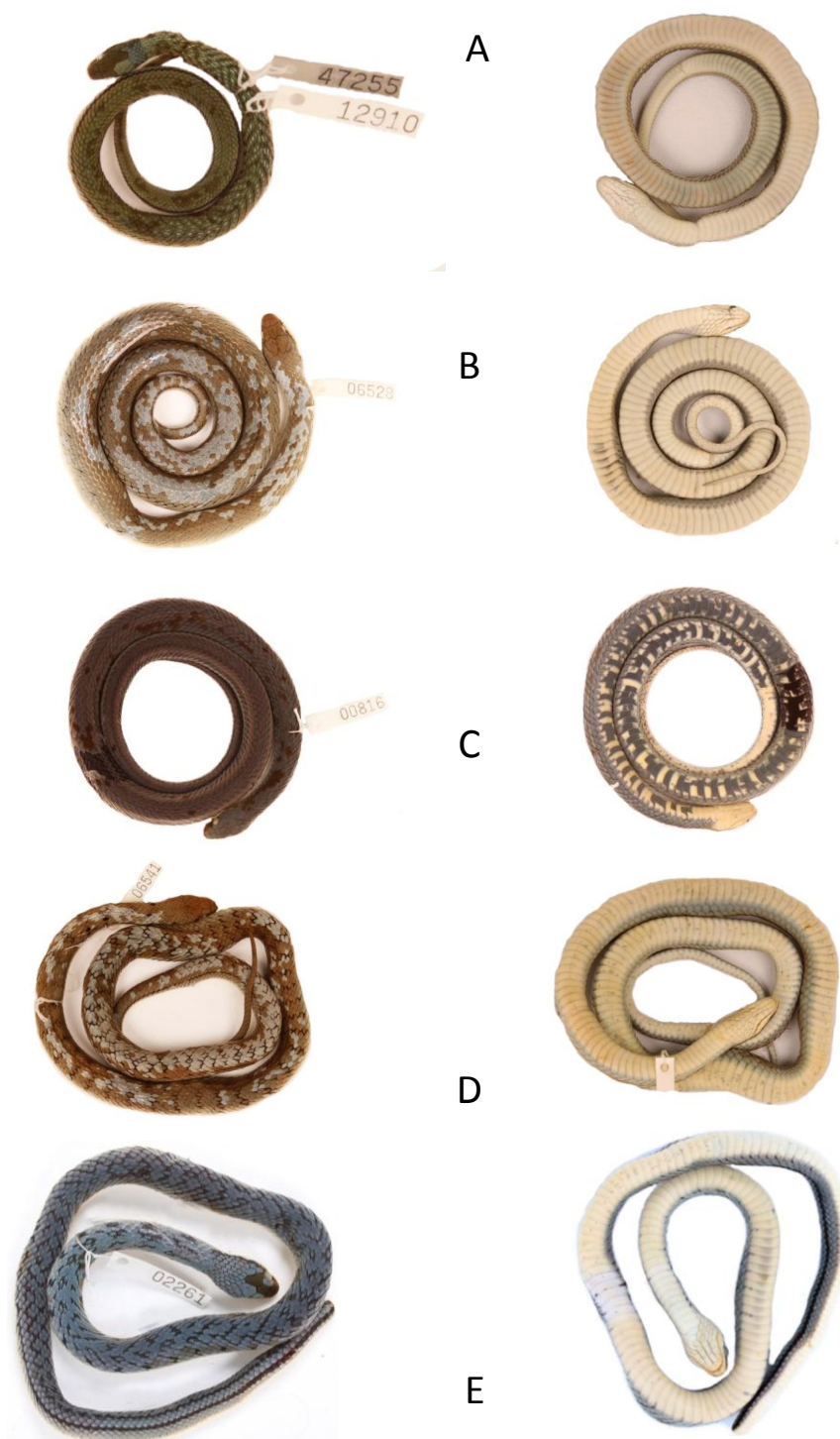


Figura 5 Vistas dorsal (izquierda) y ventral (derecha) de (arriba a abajo) *Erythrolamprus e. aff. albiventris*, *E. e. albiventris*, *E. e. fraseri*, *E. e. bimaculatus* y *E. e. epinephelus* de Ecuador (Clados B, C y E). A) QCAZ 12910, SVL = 19.5cm; provincia El Oro. B) QCAZ 06528, SVL = 51cm; provincia Napo. C) QCAZ 0816, SVL = 40.5cm; provincia Loja. D) QCAZ 6541, SVL = 52cm; provincia Imbabura. E) QCAZ 2261, SVL = 55.5cm; provincia Esmeraldas. Fotos: Fernando Ayala.

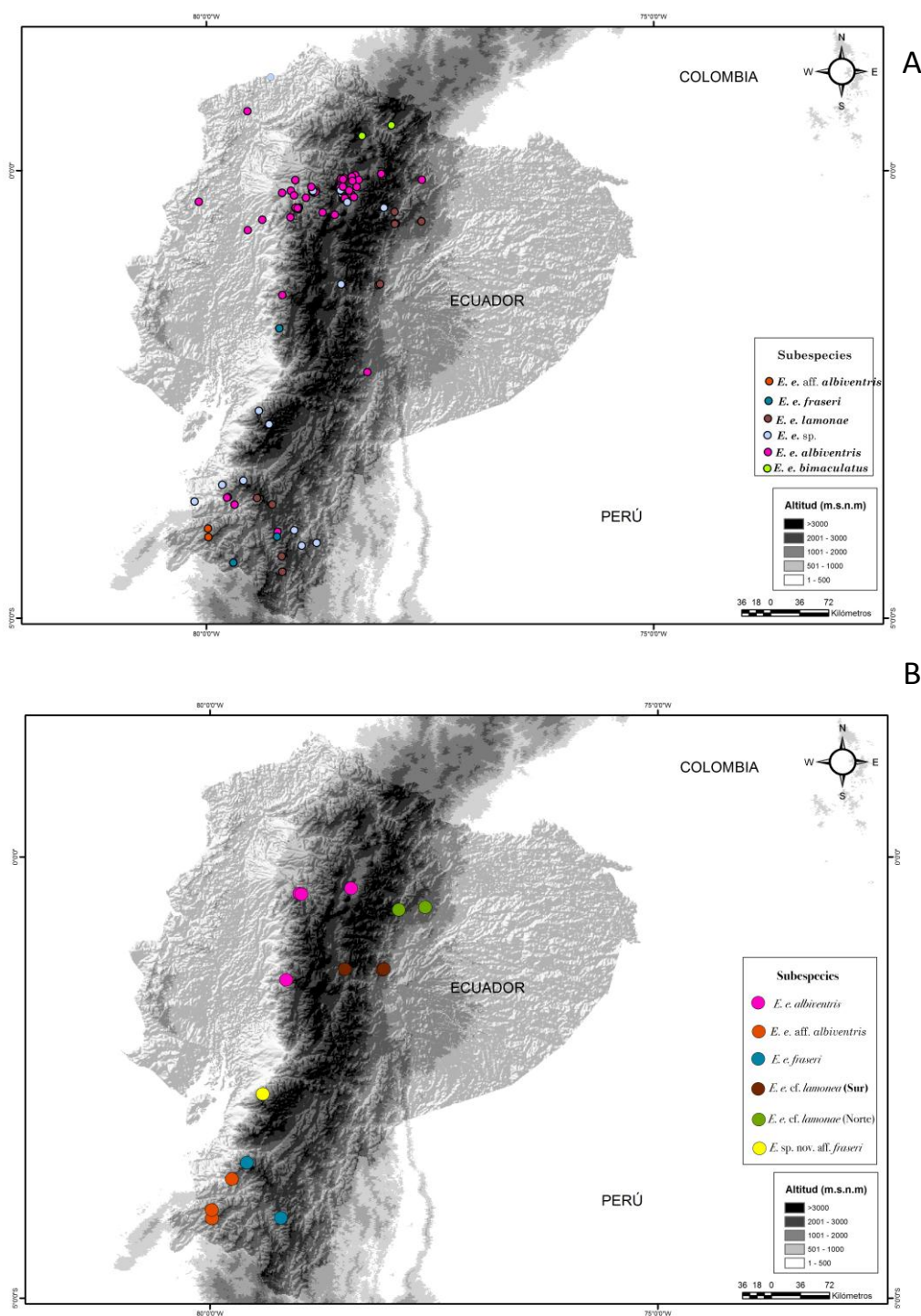


Figura 6 Mapas de distribución de las especies de *Erythrolamprus* anteriormente reconocidas como subespecies de *E. epinephelus*. A) Distribución de los especímenes secuenciados. B) Distribución de los especímenes examinados.

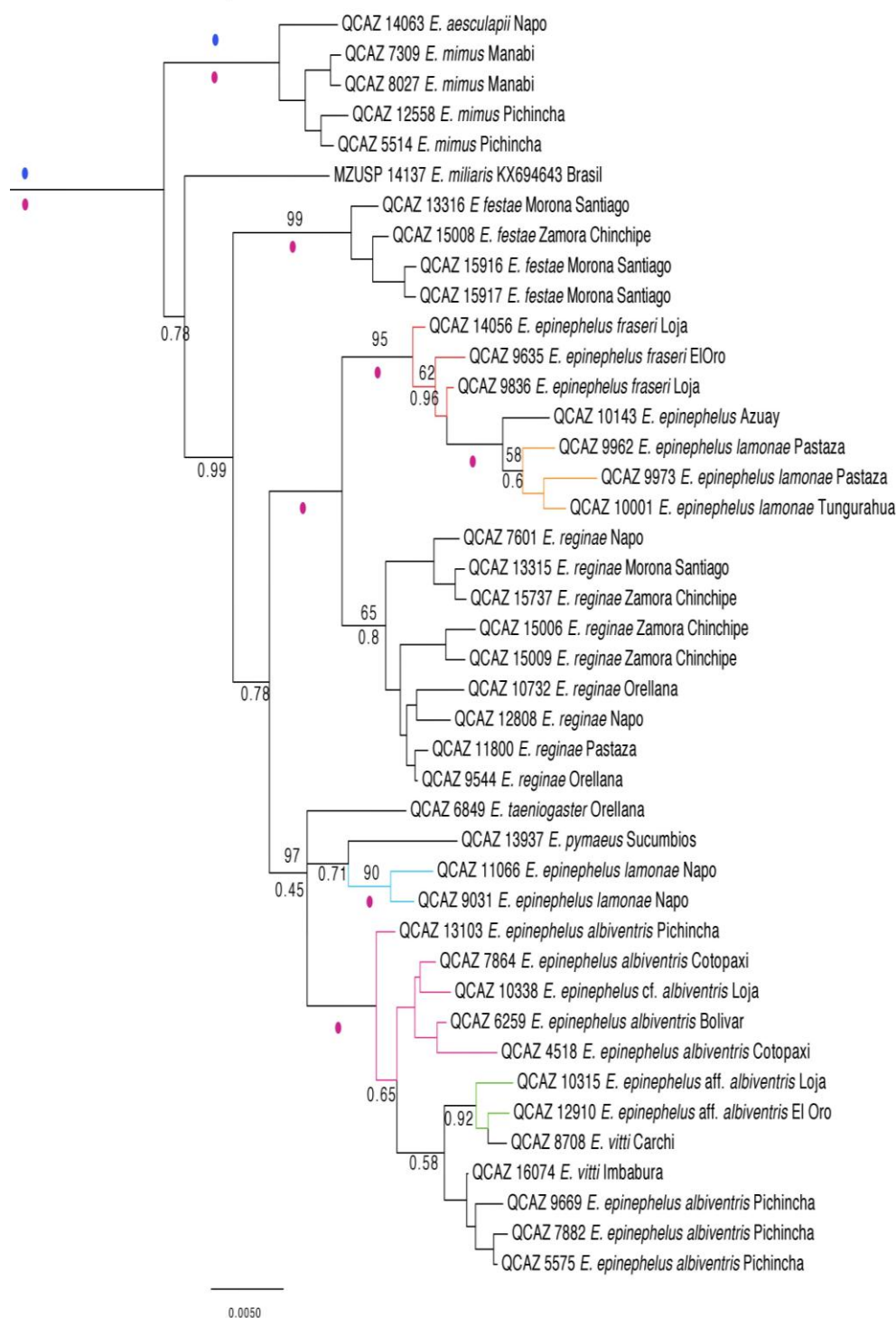


Figura 7 Árbol filogenético Bayesiano de los genes nucleares NT3 y Rag1. Los colores de las ramas denotan los clados formados. Se muestran los valores de bootstrap sobre las ramas y los valores de probabilidad posterior bajo las ramas. Los puntos azules representan los valores de alto soporte de bootstrap no paramétrico de máxima verosimilitud (>70%) y los puntos rosas representan los valores de soporte altos para probabilidades posteriores (>0.95). Los valores menores a 50 PB (bootstrap no paramétrico) y 0.5 PP (probabilidades posteriores) no se muestran. En cada terminal se muestra el voucher seguido del nombre de la especie (E=*Erythrolamprus*) y localidad de colección (provincia para las muestras de Ecuador y país para las demás muestras).

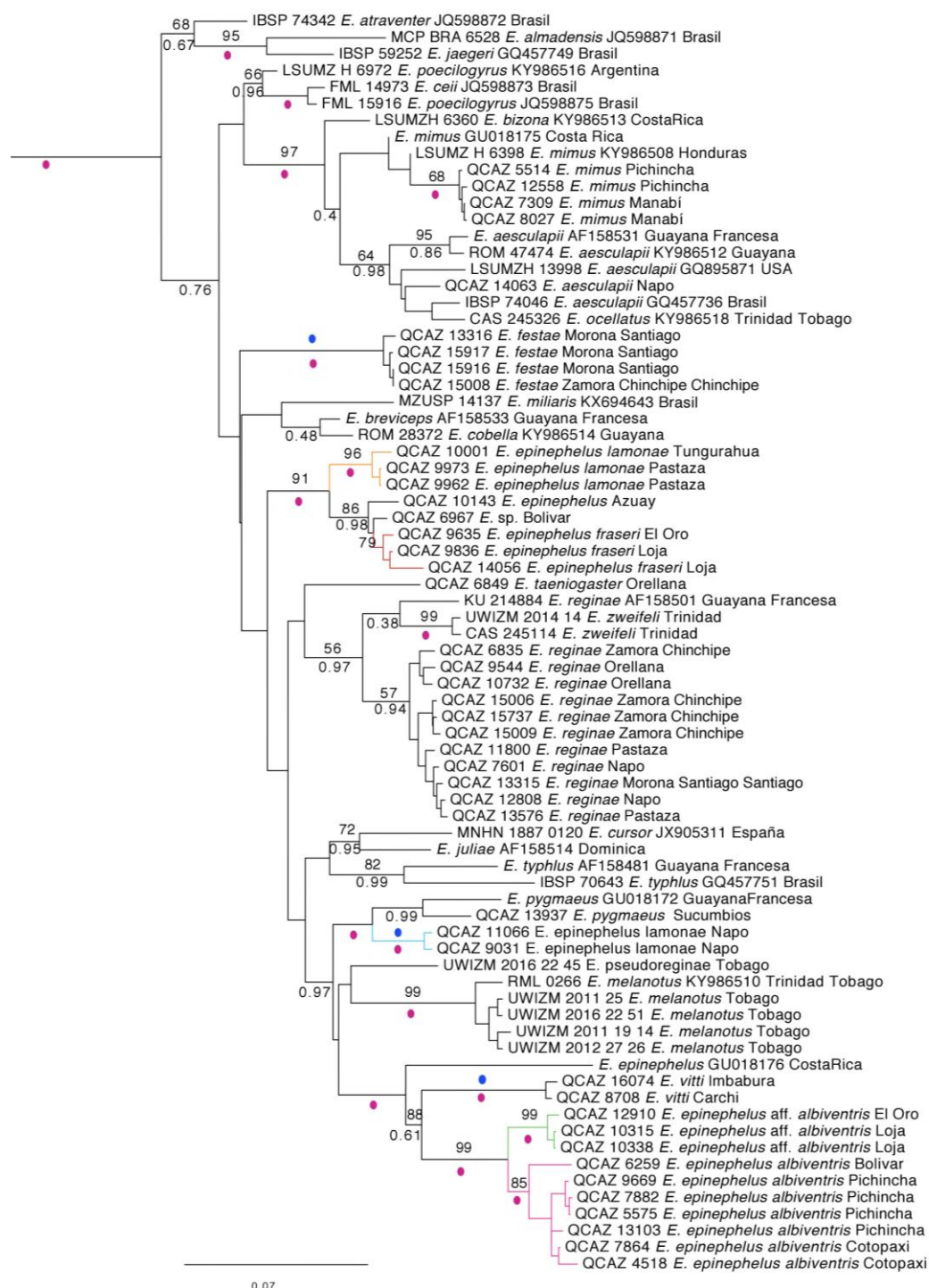


Figura 8 Árbol filogenético Bayesiano de los genes mitocondriales 12S, 16S, CYTB y ND4. Los colores de las ramas denotan los clados formados. Se muestran los valores de bootstrap sobre las ramas y los valores de probabilidad posterior bajo las ramas. Los puntos azules representan los valores de alto soporte de bootstrap no paramétrico de máxima verosimilitud (>70%) y los puntos rosas representan los valores de soporte altos para probabilidades posteriores (>0.95). Los valores menores a 50 PB (bootstrap no paramétrico) y 0.5 PP (probabilidades posteriores) no se muestran. En cada terminal se muestra el voucher seguido del nombre de la especie (*E*=*Erythrolamprus*) y localidad de colección (provincia para las muestras de Ecuador y país para las demás muestras).

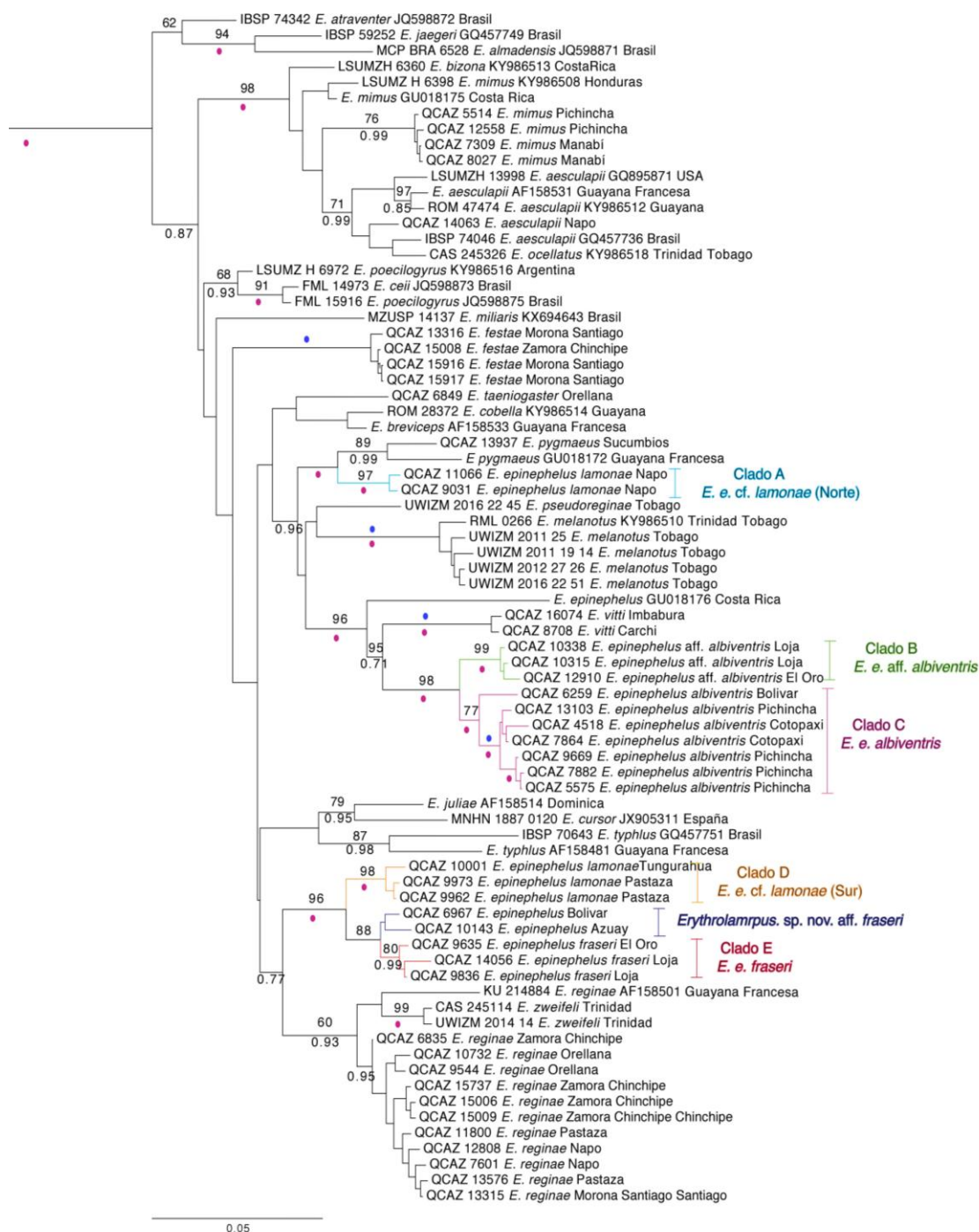


Figura 9 Árbol filogenético Bayesiano concatenado de los genes mitocondriales y nucleares. Las letras A, B, C, D y E denotan los Clados de *Erythrolamprus epinephelus* sensu lato. Se muestran los valores de bootstrap sobre las ramas y los valores de probabilidad posterior bajo las ramas. Los puntos azules representan los valores de alto soporte de bootstrap no paramétrico de máxima verosimilitud (>70%) y los puntos rosas representan los valores de soporte altos para probabilidades posteriores (>0.95). Los valores menores a 50 PB (bootstrap no paramétrico) y 0.5 PP (probabilidades posteriores) no se muestran. En cada terminal se muestra el voucher seguido del nombre de la especie (E=*Erythrolamprus*) y localidad de colección (provincia para las muestras de Ecuador y país para las demás muestras).

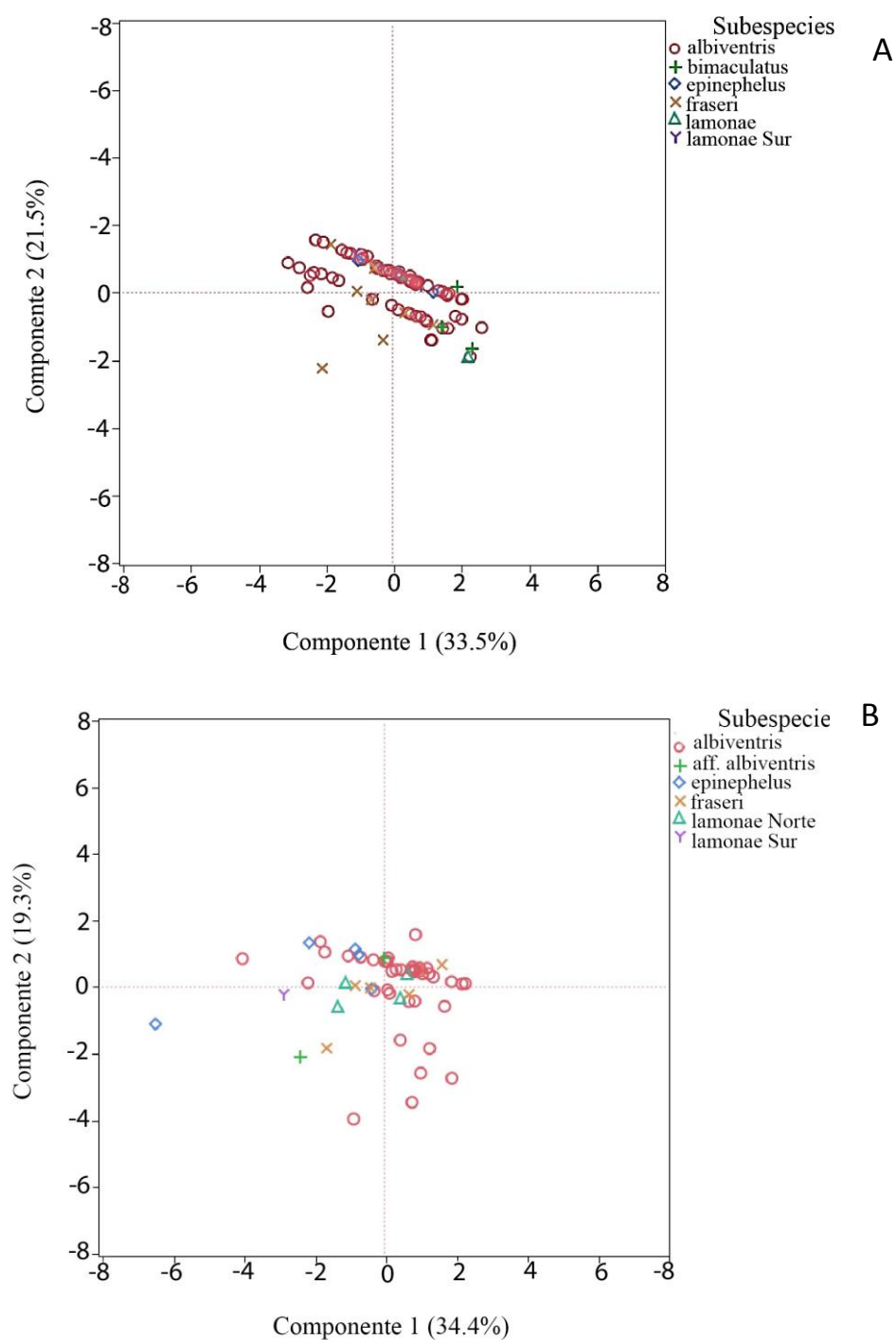


Figura 10 Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en variables morfológicas de hembras (A) y machos (B) de cinco subespecies de *E. epinephelus*. A) El componente 1 está explicado principalmente por las variables número de escamas ventrales y subcaudales, SVL y TL. El Componente 2 está explicado principalmente por número de escamas ventrales y escamas postoculares. B) El componente 1 está explicado principalmente por las variables número de supralabiales e infralabiales. El Componente 2 está explicado principalmente por número de escamas ventrales y subcaudales.

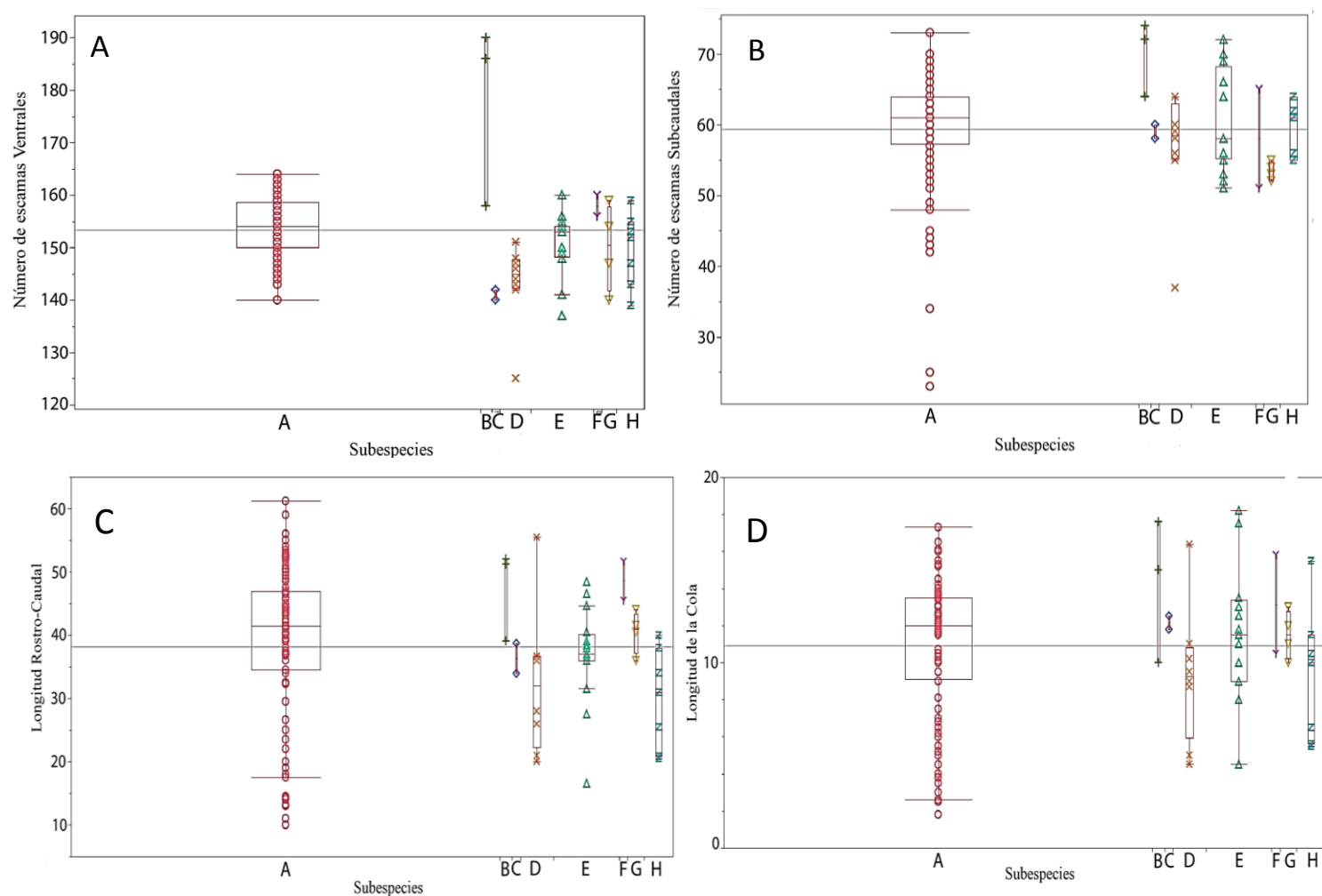


Figura 11 Diagrama de cajas de las variables morfológicas relevantes para las especies de *Erythrolamprus epinephelus*: número de escamas ventrales (A), subcaudales (B), SVL (C) y TL (D). Constan todos los especímenes examinados pertenecientes a las 5 especies de *E. epinephelus*. A (*E. e. albiventris*), B (*E. e. bimaculatus*), C (*E. e. aff. albiventris*), D (*E. e. epinephelus*), E (*E. e. fraseri*), F (*E. e. lamona*), G (*E. e. cf. lamona*, Norte) y H (*E. e. cf. lamona*, Sur).

10. TABLAS

Tabla 1 Lista de genes y cebadores utilizados en el estudio.

GEN		CEBADOR	SECUENCIA CEBADOR (5'-3')	Fuente
12S	F:	L1091mod	CAAACCTAGGATTAGATACCCTACTAT	Kocher <i>et al.</i> , 1989
	R:	H1557mod	GTACRCTTACCWTGTTACGACTT	Kocher <i>et al.</i> , 1989
16S	R:	16Sr.O (16sR.0)	TAGATAGAAACCGACCTGGATT	Whiting <i>et al.</i> , 2003
	F:	16Sf.O(16sF.0)	CTGTTTACCAAAAACATMRCCTYTAGC	Whiting <i>et al.</i> , 2003
	F:	L2510mod	CCGACTGTTTAMCAAAAACA	Palumbi <i>et al.</i> , 1991
	R:	H3056mod	CTCCGGTCTGAACTCAGATCACGTRGG	Palumbi <i>et al.</i> , 1991
ND4	F:	ND413824H	CATTACTTTTACTTGGATTTGCACCA	Arévalo <i>et al.</i> , 1994
	R:	ND412931L	CTACCAAAAGCTCATGTAGAAGC	Blair <i>et al.</i> , 2009
	F:	ND4F (ND4)	CACCTATGACTACCAAAAGCTCATGTAGAAGC	Arevalo <i>etal.</i> , 1994
	R:	ND4R	CATTACTTTTACTTGGATTTGCACCA	Arevalo <i>etal.</i> , 1994
CYTB	F:	L14910	GACCTGTGATMTGAAAACCAY	Palumbi <i>et al.</i> , 1991
	R:	CYTBV	GGCGAATAAGGAAGTATCATT	A. Fouquet
	F:	LGL	GAAAAACCAYCGTTGTWATTC	Burbrink <i>et al.</i> 2000
	R:	THRSN2	CTTTGGTTTACAAGAACAATGCTTTA	de Queiroz <i>et al.</i> 2002
NT3	R:	nt3-r4	GCGTTTCATAAAAATATTGTTTGACCG	Noonan and Chippindale, 2006
	F:	nt3-f3	ATATTCTGGCTTTTCTCTGTGGC	
RAG1	F:	RAG-1 MartFl1	AGCTGCAGYCARTAYCAYAARATGTA	Chiari <i>et al.</i> , 2004
	R:	RAG-1 AmpR1	AACTCAGCTGCATTKCCAATRTCA	Chiari <i>et al.</i> , 2004

Tabla 2 Protocolos para la amplificación de los genes mitocondriales y nucleares, por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR).

GEN	DESNATURALIZACIÓN INICIAL	DESNATURALIZACIÓN	ALINEAMIENTO	ELONGACIÓN	ELONGACIÓN FINAL
NT3	94.0°C (2min) 1 ciclo	94.0°C (30seg) 40 ciclos	52.5°C (1min) 40 ciclos	72.0°C (1min) 40 ciclos	72.0°C (7min) 1 ciclo
	95.0°C (2min) 1 ciclo	95.0°C (30seg) 34 ciclos	52.5°C (30seg) 34 ciclos	72.0°C (1.15min) 34 ciclos	72.0°C (10min) 1 ciclo
RAG1	94.0°C (2min) 1 ciclo	94.0°C (30seg) 40 ciclos	58.0°C (30seg) 40 ciclos	72.0°C (1min) 40 ciclos	72.0°C (10min) 1 ciclo
CYTB	94.0°C (3.30min), 42.0°C (1min), 68.0°C (1.30min) 1 ciclo	94.0°C (30seg) 40 ciclos	52.0°C (30seg) 40 ciclos	72.0°C (1min) 40 ciclos	72.0°C (15min) 1 ciclo
	96.0°C (2min) [96.0°C(45seg), 50.0°C (45seg), 72.0°C (2min)] 1 ciclo	94.0°C (30seg) 39 ciclos	53.0°C (45seg) 39 ciclos	72.0°C (2min) 39 ciclos	72.0°C (10min) 1 ciclo
	94.0°C (3.30min), 42.0°C (1min), 68.0°C (1.30min) 1 ciclo	94.0°C (30seg) 40 ciclos	52.0°C (30seg) 40 ciclos	72.0°C (1min) 40 ciclos	72.0°C (15min) 1 ciclo
	96.0°C (2min) [96.0°C(45seg), 50.0°C (45seg), 72.0°C (2min)] 1 ciclo	94.0°C (30seg) 39 ciclos	53.0°C (45seg) 39 ciclos	72.0°C (2min) 39 ciclos	72.0°C (10min) 1 ciclo

Tabla 2 CONTINUACIÓN

GEN	DESNATURALIZACIÓN INICIAL	DESNATURALIZACIÓN	ALINEAMIENTO	ELONGACIÓN	ELONGACIÓN FINAL
16S	96.0°C (3min) 1 ciclo	95.0°C (30seg) 40 ciclos	51.0°C (1min) 40 ciclos	72.0°C (1min) 40 ciclos	72.0°C (10min) 1 ciclo
12s	96.0°C (2min) [96.0°C(30seg), 52.0°C (45seg), 72.0°C (2min)] 1 ciclo	94.0°C (30seg) 39 ciclos	52.0°C (45seg) 39 ciclos	72.0°C (1.30min) 39 ciclos	72.0°C (10min) 1 ciclo
ND4	94.0°C (3.30min), 42.0°C (1min), 68.0°C (1.30min) 1 ciclo	94.0°C (30 seg) 40 ciclos	52.0°C (30seg) 40 ciclos	72.0°C (1min) 40 ciclos	72.0°C (15min) 1 ciclo
	94.0°C (3.30min), 42.0°C (1min), 68.0°C (1.30min) 1 ciclo	94.0°C (30 seg) 40 ciclos	54.0°C (30seg) 40 ciclos	72.0°C (1min) 40 ciclos	72.0°C (15min) 1 ciclo

Tabla 3 Estrategia de partición usada en los análisis filogenéticos.

Modelo seleccionado (BIC)	Conjunto de datos/Partición	nucleótidos
GTR+I+G	12S	1-337
	16S	338-719
	NT3codon1	2284-2644\3
	CYTBcodon1	720-1572\3
HKY+I+G	CYTBcodon2	721-1573\3
	ND4codon1	1575-2172\3
	ND4codon2	1576-2170\3
	ND4nonCoding	2173-2283
	NT3codon 3	2286-2646\3
	RAG1codon 3	2649-3294\3
TrN+G	CYTBcodon 3	722-1574\3
	ND4codon 3	1577-2171\3
K80+I	NT3codon 2	2285-2645\3
	RAG1codon1	2647-3292\3
	RAG1codon 2	2648-3293\3

Tabla 4 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen 12S, calculadas en MEGA 7. En la primera columna se listan las especies, bajo la diagonal se encuentra el valor de distancia y sobre la diagonal el error estándar.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1 <i>E. breviceps</i>		0,015	0,015	0,016	0,014	0,011	0,011	0,016	0,014	0,010	0,018	0,016	0,013	0,013	0,017	0,013	0,016	0,015	0,013	0,015	0,016	0,010	0,012	0,008	0,012	0,015	0,020
2 <i>E. epinephelus Costa Rica</i>	0,051		0,017	0,016	0,016	0,014	0,014	0,016	0,016	0,014	0,018	0,018	0,015	0,015	0,015	0,015	0,016	0,019	0,015	0,016	0,015	0,012	0,014	0,013	0,016	0,016	0,026
3 <i>E. juliae</i>	0,051	0,074		0,016	0,013	0,013	0,013	0,015	0,015	0,014	0,018	0,013	0,013	0,013	0,019	0,015	0,018	0,017	0,013	0,016	0,019	0,013	0,011	0,014	0,015	0,017	0,030
4 <i>E. mimus</i>	0,068	0,077	0,063		0,017	0,015	0,015	0,017	0,016	0,015	0,018	0,017	0,014	0,015	0,018	0,015	0,018	0,016	0,015	0,007	0,018	0,014	0,014	0,015	0,015	0,017	0,026
5 <i>E. pygmaeus</i>	0,047	0,068	0,047	0,071		0,014	0,014	0,017	0,015	0,013	0,019	0,014	0,015	0,015	0,017	0,012	0,016	0,016	0,015	0,017	0,017	0,013	0,013	0,013	0,014	0,016	0,026
6 <i>E. ceii</i>	0,032	0,056	0,037	0,054	0,049		0,000	0,014	0,012	0,008	0,016	0,015	0,012	0,012	0,019	0,013	0,017	0,015	0,012	0,014	0,017	0,011	0,011	0,012	0,010	0,016	0,022
7 <i>E. poecilogyrus</i>	0,032	0,056	0,037	0,054	0,049	0,000		0,014	0,012	0,008	0,016	0,015	0,012	0,012	0,019	0,013	0,017	0,015	0,012	0,014	0,017	0,011	0,011	0,012	0,010	0,016	0,022
8 <i>E. jaegeri</i>	0,060	0,065	0,056	0,070	0,068	0,046	0,046		0,010	0,013	0,013	0,015	0,014	0,014	0,018	0,014	0,017	0,015	0,014	0,016	0,018	0,014	0,012	0,015	0,014	0,015	0,028
9 <i>E. atreventer</i>	0,046	0,069	0,051	0,066	0,056	0,042	0,042	0,023		0,012	0,015	0,016	0,014	0,014	0,018	0,014	0,016	0,015	0,014	0,015	0,018	0,013	0,010	0,014	0,013	0,015	0,026
10 <i>E. reginae</i>	0,025	0,049	0,044	0,060	0,044	0,016	0,016	0,044	0,039		0,016	0,015	0,012	0,012	0,018	0,012	0,016	0,014	0,012	0,014	0,016	0,009	0,010	0,011	0,006	0,015	0,021
11 <i>E. almadensis</i>	0,083	0,088	0,079	0,077	0,086	0,060	0,060	0,042	0,056	0,067		0,018	0,017	0,017	0,020	0,018	0,019	0,018	0,017	0,017	0,017	0,016	0,016	0,017	0,017	0,017	0,028
12 <i>E. cursor</i>	0,060	0,083	0,037	0,072	0,056	0,056	0,056	0,056	0,060	0,053	0,079		0,015	0,015	0,020	0,016	0,019	0,016	0,015	0,017	0,019	0,014	0,012	0,015	0,016	0,018	0,028
13 <i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	0,037	0,060	0,042	0,051	0,056	0,032	0,032	0,051	0,046	0,034	0,065	0,051		0,005	0,019	0,013	0,018	0,016	0,004	0,014	0,018	0,011	0,010	0,012	0,012	0,015	0,024
14 <i>E. sp. nov</i>	0,037	0,060	0,042	0,054	0,056	0,032	0,032	0,051	0,046	0,034	0,067	0,051	0,007		0,019	0,013	0,018	0,016	0,002	0,014	0,018	0,011	0,010	0,012	0,012	0,015	0,024
15 <i>E. e. aff. albiventris</i>	0,074	0,051	0,093	0,082	0,081	0,079	0,079	0,088	0,084	0,081	0,102	0,102	0,088	0,088		0,016	0,010	0,019	0,019	0,018	0,012	0,016	0,017	0,017	0,019	0,018	0,029
16 <i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	0,037	0,051	0,051	0,060	0,037	0,042	0,042	0,051	0,046	0,035	0,074	0,060	0,041	0,041	0,065		0,014	0,014	0,013	0,016	0,015	0,010	0,012	0,010	0,012	0,014	0,025
17 <i>E. e. albiventris</i>	0,065	0,060	0,084	0,085	0,071	0,070	0,070	0,079	0,074	0,072	0,092	0,093	0,079	0,079	0,023	0,056		0,019	0,018	0,018	0,013	0,014	0,015	0,015	0,018	0,016	0,030
18 <i>E. festae</i>	0,060	0,093	0,065	0,066	0,067	0,056	0,056	0,056	0,051	0,053	0,079	0,065	0,065	0,065	0,097	0,051	0,093		0,016	0,018	0,018	0,015	0,014	0,016	0,014	0,018	0,025
19 <i>E. e. fraseri</i>	0,037	0,060	0,042	0,052	0,056	0,032	0,032	0,051	0,046	0,034	0,065	0,051	0,005	0,002	0,088	0,041	0,079	0,065		0,014	0,018	0,011	0,010	0,012	0,012	0,015	0,024
20 <i>E. aesculapii</i>	0,063	0,076	0,063	0,017	0,069	0,049	0,049	0,067	0,058	0,055	0,072	0,072	0,051	0,053	0,081	0,067	0,081	0,072	0,051		0,019	0,013	0,014	0,015	0,016	0,017	0,026
21 <i>E. vitti</i>	0,065	0,046	0,088	0,083	0,074	0,065	0,065	0,083	0,083	0,067	0,079	0,088	0,078	0,078	0,032	0,055	0,038	0,088	0,078	0,085		0,015	0,016	0,015	0,017	0,018	0,025
22 <i>E. taeniogaster</i>	0,023	0,037	0,037	0,049	0,044	0,028	0,028	0,046	0,042	0,021	0,069	0,046	0,028	0,028	0,060	0,023	0,051	0,055	0,028	0,049	0,051		0,010	0,009	0,012	0,014	0,025
23 <i>E. typhlus</i>	0,042	0,058	0,037	0,058	0,049	0,037	0,037	0,039	0,030	0,035	0,065	0,042	0,033	0,033	0,077	0,046	0,068	0,056	0,033	0,055	0,072	0,032		0,011	0,012	0,014	0,024
24 <i>E. pseudoreginae</i>	0,014	0,037	0,047	0,063	0,042	0,037	0,037	0,056	0,051	0,030	0,074	0,051	0,033	0,033	0,070	0,023	0,061	0,065	0,033	0,063	0,056	0,019	0,042		0,013	0,012	0,022
25 <i>E. zweifeli</i>	0,037	0,060	0,051	0,059	0,049	0,023	0,023	0,051	0,046	0,013	0,074	0,060	0,037	0,037	0,084	0,037	0,079	0,051	0,037	0,063	0,069	0,032	0,042	0,042		0,016	0,021
26 <i>E. melanotus</i>	0,048	0,061	0,071	0,081	0,067	0,061	0,061	0,061	0,057	0,054	0,085	0,080	0,056	0,056	0,076	0,048	0,066	0,089	0,056	0,078	0,075	0,043	0,055	0,034	0,066		0,027
27 <i>E. miliaris</i>	0,040	0,081	0,091	0,075	0,076	0,051	0,051	0,091	0,081	0,055	0,091	0,081	0,061	0,061	0,092	0,071	0,092	0,071	0,061	0,081	0,061	0,071	0,071	0,051	0,051	0,081	

Tabla 5 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen 16S, calculadas en MEGA 7. En la primera columna se listan las especies, bajo la diagonal se encuentra el valor de distancia y sobre la diagonal el error estándar.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>1 E. zweifeli</i>		0,010	0,010	0,009	0,014	0,010	0,010	0,010	0,011	0,010	0,009	0,011	0,010	0,005	0,010	0,010	0,010	0,010	0,008	0,009	0,010	0,009	0,009	0,010	0,009	0,010	0,010	0,008	0,010
<i>2 E. ocellatus</i>	0,036		0,006	0,009	0,013	0,009	0,007	0,010	0,010	0,009	0,009	0,010	0,010	0,008	0,007	0,009	0,010	0,009	0,009	0,010	0,011	0,010	0,009	0,011	0,009	0,010	0,011	0,010	0,010
<i>3 E. aesculapii</i>	0,045	0,019		0,008	0,013	0,010	0,007	0,010	0,011	0,009	0,009	0,010	0,010	0,008	0,007	0,010	0,010	0,010	0,009	0,009	0,011	0,011	0,009	0,010	0,009	0,010	0,011	0,009	0,010
<i>4 E. breviceps</i>	0,027	0,030	0,031		0,012	0,007	0,007	0,008	0,009	0,006	0,005	0,009	0,007	0,007	0,007	0,009	0,007	0,009	0,005	0,006	0,008	0,007	0,006	0,007	0,005	0,008	0,008	0,004	0,007
<i>5 E. epinephelus Costa Rica</i>	0,069	0,066	0,074	0,051		0,012	0,013	0,013	0,012	0,013	0,012	0,014	0,014	0,013	0,013	0,012	0,012	0,013	0,012	0,012	0,010	0,012	0,010	0,013	0,012	0,010	0,011	0,011	0,011
<i>6 E. juliae</i>	0,039	0,030	0,043	0,018	0,048		0,010	0,008	0,008	0,008	0,008	0,009	0,008	0,008	0,010	0,007	0,006	0,009	0,006	0,007	0,010	0,008	0,008	0,009	0,006	0,010	0,009	0,008	0,008
<i>7 E. mimus</i>	0,034	0,020	0,023	0,020	0,070	0,038		0,010	0,011	0,009	0,008	0,010	0,009	0,008	0,005	0,010	0,010	0,011	0,008	0,009	0,011	0,010	0,009	0,009	0,009	0,010	0,010	0,008	0,010
<i>8 E. pygmaeus</i>	0,040	0,037	0,049	0,025	0,061	0,028	0,045		0,010	0,009	0,009	0,011	0,010	0,009	0,010	0,010	0,009	0,010	0,008	0,008	0,010	0,006	0,008	0,010	0,008	0,010	0,009	0,008	0,009
<i>9 E. typhlus</i>	0,049	0,045	0,061	0,037	0,054	0,031	0,052	0,046		0,010	0,010	0,011	0,010	0,010	0,011	0,009	0,010	0,011	0,009	0,010	0,011	0,010	0,010	0,011	0,010	0,011	0,010	0,009	0,010
<i>10 E. ceii</i>	0,036	0,033	0,039	0,015	0,060	0,027	0,028	0,034	0,040		0,002	0,010	0,009	0,008	0,009	0,009	0,009	0,009	0,007	0,008	0,010	0,009	0,008	0,009	0,007	0,009	0,008	0,007	0,009
<i>11 E. poecilogyrus</i>	0,033	0,030	0,036	0,012	0,057	0,024	0,026	0,031	0,040	0,003		0,009	0,008	0,007	0,008	0,008	0,008	0,008	0,006	0,007	0,009	0,008	0,007	0,008	0,006	0,008	0,008	0,007	0,008
<i>12 E. jaegeri</i>	0,042	0,039	0,045	0,027	0,068	0,027	0,037	0,046	0,049	0,036	0,033		0,009	0,010	0,010	0,008	0,010	0,010	0,008	0,010	0,011	0,010	0,010	0,009	0,009	0,011	0,011	0,009	0,010
<i>13 E. atreventer</i>	0,036	0,039	0,045	0,021	0,071	0,027	0,031	0,037	0,046	0,027	0,024	0,030		0,010	0,009	0,009	0,009	0,010	0,008	0,010	0,011	0,009	0,009	0,010	0,009	0,009	0,011	0,008	0,010
<i>14 E. reginae</i>	0,013	0,028	0,038	0,018	0,062	0,030	0,029	0,037	0,047	0,027	0,024	0,038	0,038		0,008	0,010	0,009	0,008	0,007	0,007	0,010	0,009	0,007	0,009	0,007	0,009	0,008	0,007	0,009
<i>15 E. bizona</i>	0,036	0,018	0,022	0,018	0,066	0,036	0,008	0,043	0,051	0,027	0,024	0,039	0,033	0,028		0,010	0,010	0,010	0,009	0,009	0,011	0,010	0,009	0,010	0,009	0,010	0,010	0,008	0,010
<i>16 E. almadensis</i>	0,042	0,030	0,042	0,027	0,051	0,021	0,037	0,040	0,039	0,030	0,027	0,024	0,030	0,038	0,036		0,009	0,009	0,007	0,009	0,011	0,009	0,009	0,009	0,008	0,010	0,011	0,009	0,008
<i>17 E. cursor</i>	0,039	0,042	0,048	0,018	0,048	0,012	0,037	0,033	0,040	0,027	0,024	0,042	0,030	0,030	0,036	0,033		0,010	0,007	0,007	0,010	0,009	0,009	0,009	0,007	0,010	0,008	0,008	0,008
<i>18 E. miliaris</i>	0,039	0,033	0,043	0,027	0,063	0,027	0,040	0,040	0,052	0,030	0,027	0,033	0,036	0,030	0,039	0,030	0,036		0,008	0,009	0,011	0,009	0,009	0,010	0,008	0,010	0,009	0,009	0,010
<i>19 E. e. cf. lamonae (Sur)</i>	0,024	0,033	0,036	0,009	0,051	0,015	0,025	0,028	0,037	0,018	0,015	0,024	0,024	0,020	0,027	0,018	0,018	0,024		0,005	0,009	0,007	0,007	0,006	0,004	0,009	0,008	0,006	0,007
<i>20 E. sp. nov</i>	0,033	0,036	0,039	0,012	0,054	0,018	0,031	0,025	0,043	0,021	0,018	0,033	0,033	0,024	0,030	0,027	0,021	0,027	0,009		0,010	0,009	0,008	0,007	0,005	0,009	0,008	0,007	0,008
<i>21 E. e. aff. albiventris</i>	0,044	0,053	0,060	0,029	0,042	0,039	0,048	0,041	0,052	0,038	0,035	0,055	0,050	0,040	0,047	0,050	0,039	0,049	0,032	0,035		0,010	0,004	0,010	0,009	0,007	0,010	0,009	0,010
<i>22 E. e. cf. lamonae (Norte)</i>	0,033	0,039	0,050	0,021	0,054	0,027	0,037	0,016	0,043	0,030	0,027	0,036	0,030	0,032	0,039	0,030	0,033	0,030	0,018	0,027	0,038		0,008	0,009	0,008	0,009	0,008	0,008	0,009
<i>23 E. e. albiventris</i>	0,037	0,044	0,051	0,024	0,045	0,036	0,041	0,040	0,050	0,032	0,029	0,047	0,042	0,032	0,039	0,041	0,036	0,040	0,026	0,030	0,017	0,033		0,008	0,007	0,006	0,008	0,007	0,008
<i>24 E. festae</i>	0,036	0,042	0,044	0,021	0,060	0,027	0,034	0,037	0,049	0,030	0,027	0,036	0,036	0,032	0,036	0,030	0,030	0,036	0,012	0,018	0,038	0,030	0,033		0,007	0,010	0,010	0,008	0,009
<i>25 E. fraseri</i>	0,030	0,033	0,037	0,009	0,051	0,015	0,028	0,028	0,040	0,018	0,015	0,030	0,030	0,021	0,027	0,024	0,018	0,024	0,006	0,009	0,032	0,024	0,027	0,018		0,009	0,008	0,006	0,006
<i>26 E. vitti</i>	0,039	0,042	0,049	0,024	0,039	0,036	0,037	0,040	0,046	0,027	0,024	0,045	0,033	0,036	0,036	0,039	0,036	0,033	0,027	0,030	0,023	0,033	0,022	0,039	0,027		0,010	0,009	0,010
<i>27 E. melanotus</i>	0,036	0,045	0,052	0,021	0,048	0,027	0,040	0,031	0,039	0,024	0,024	0,045	0,042	0,029	0,039	0,042	0,024	0,030	0,024	0,027	0,036	0,024	0,034	0,036	0,024	0,033		0,008	0,009
<i>28 E. cobella</i>	0,027	0,036	0,037	0,006	0,048	0,024	0,026	0,028	0,037	0,021	0,018	0,033	0,027	0,022	0,024	0,033	0,024	0,033	0,015	0,018	0,032	0,024	0,028	0,027	0,015	0,030	0,024		0,008
<i>29 E. pseudoreginae</i>	0,039	0,039	0,042	0,021	0,048	0,021	0,040	0,034	0,043	0,030	0,027	0,036	0,042	0,032	0,039	0,027	0,027	0,036	0,018	0,021	0,038	0,030	0,033	0,030	0,015	0,039	0,030	0,024	

Tabla 6 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen Cytb, calculadas en MEGA 7. En la primera columna se observan las especies, bajo la diagonal se encuentran el valor de distancia y sobre la diagonal el error estándar.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1 <i>E. aesculapii</i>		0,010	0,011	0,012	0,012	0,010	0,010	0,009	0,010	0,010	0,011	0,010	0,011	0,013
2 <i>E. miliaris</i>	0,102		0,012	0,012	0,013	0,010	0,011	0,012	0,010	0,010	0,011	0,012	0,011	0,015
3 <i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	0,117	0,104		0,008	0,013	0,011	0,011	0,013	0,012	0,011	0,011	0,013	0,013	0,011
4 <i>E. sp. nov</i>	0,116	0,110	0,052		0,016	0,011	0,012	0,014	0,013	0,012	0,013	0,014	0,013	0,005
5 <i>E. e. aff. albiventris</i>	0,126	0,102	0,116	0,139		0,015	0,011	0,014	0,007	0,013	0,012	0,012	0,017	0,017
6 <i>E. reginae</i>	0,113	0,083	0,095	0,092	0,119		0,011	0,012	0,011	0,011	0,010	0,013	0,010	0,012
7 <i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	0,108	0,086	0,100	0,106	0,090	0,095		0,012	0,010	0,011	0,009	0,011	0,012	0,013
8 <i>E. mimus</i>	0,076	0,114	0,131	0,134	0,130	0,119	0,122		0,010	0,012	0,012	0,012	0,013	0,016
9 <i>E. e. albiventris</i>	0,121	0,094	0,126	0,130	0,045	0,116	0,091	0,128		0,011	0,011	0,010	0,012	0,014
10 <i>E. festae</i>	0,109	0,083	0,083	0,095	0,109	0,096	0,093	0,128	0,117		0,011	0,013	0,012	0,013
11 <i>E. pygmaeus</i>	0,110	0,095	0,101	0,115	0,105	0,088	0,062	0,121	0,109	0,098		0,011	0,013	0,012
12 <i>E. vitti</i>	0,108	0,102	0,116	0,131	0,086	0,114	0,103	0,111	0,094	0,115	0,091		0,014	0,016
13 <i>E. taeniogaster</i>	0,117	0,088	0,116	0,111	0,140	0,088	0,096	0,134	0,120	0,106	0,107	0,126		0,018
14 <i>E. fraseri</i>	0,120	0,115	0,050	0,014	0,117	0,087	0,099	0,133	0,122	0,082	0,097	0,125	0,119	

Tabla 7 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen ND4, calculadas en MEGA 7. En la primera columna se listan las especies, bajo la diagonal se encuentra el valor de distancia y sobre la diagonal el error estándar.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 <i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)		0,008	0,012	0,010	0,010	0,012	0,012	0,012	0,011	0,013	0,012	0,008
2 <i>E. sp. nov</i>	0,050		0,013	0,010	0,010	0,011	0,013	0,012	0,011	0,012	0,012	0,005
3 <i>E. e. aff. albiventris</i>	0,109	0,117		0,012	0,011	0,014	0,008	0,013	0,012	0,013	0,011	0,013
4 <i>E. reginae</i>	0,071	0,078	0,115		0,010	0,012	0,012	0,013	0,011	0,012	0,012	0,011
5 <i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	0,077	0,076	0,090	0,080		0,013	0,011	0,013	0,009	0,013	0,011	0,011
6 <i>E. mimus</i>	0,110	0,097	0,130	0,120	0,122		0,014	0,014	0,014	0,010	0,013	0,012
7 <i>E. e. albiventris</i>	0,110	0,113	0,042	0,111	0,089	0,134		0,014	0,011	0,013	0,012	0,013
8 <i>E. festae</i>	0,103	0,101	0,138	0,118	0,115	0,128	0,140		0,013	0,013	0,012	0,011
9 <i>E. pygmaeus</i>	0,080	0,083	0,100	0,088	0,055	0,123	0,103	0,103		0,014	0,011	0,012
10 <i>E. aesculapii</i>	0,116	0,102	0,125	0,110	0,115	0,068	0,129	0,121	0,125		0,013	0,012
11 <i>E. vitti</i>	0,091	0,096	0,087	0,094	0,082	0,121	0,098	0,112	0,088	0,114		0,012
12 <i>E. e. fraseri</i>	0,048	0,021	0,121	0,083	0,081	0,099	0,116	0,091	0,086	0,105	0,095	

Tabla 8 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen NT3, calculadas en MEGA 7. En la primera columna se listan las especies, bajo la diagonal se encuentra el valor de distancia y sobre la diagonal el error estándar.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1 <i>E. e. cf. lamona</i> (Sur)		0,006	0,009	0,007	0,008	0,011	0,009	0,008	0,009	0,007	0,011	0,008	0,009	0,009
2 <i>E. sp. nov</i>	0,014		0,009	0,007	0,007	0,011	0,009	0,009	0,009	0,007	0,012	0,009	0,009	0,010
3 <i>E. e. aff. albiventris</i>	0,029	0,030		0,008	0,009	0,010	0,002	0,008	0,009	0,009	0,010	0,008	0,001	0,010
4 <i>E. reginae</i>	0,022	0,021	0,028		0,006	0,010	0,008	0,009	0,009	0,005	0,011	0,006	0,008	0,009
5 <i>E. e. cf. lamona</i> (Norte)	0,028	0,022	0,031	0,018		0,011	0,009	0,009	0,008	0,007	0,011	0,007	0,009	0,010
6 <i>E. mimus</i>	0,047	0,048	0,041	0,045	0,048		0,010	0,010	0,011	0,011	0,006	0,010	0,010	0,011
7 <i>E. e. albiventris</i>	0,031	0,032	0,006	0,030	0,033	0,043		0,008	0,009	0,009	0,010	0,008	0,002	0,010
8 <i>E. festae</i>	0,028	0,032	0,026	0,031	0,035	0,045	0,029		0,011	0,008	0,011	0,008	0,008	0,010
9 <i>E. pygmaeus</i>	0,029	0,025	0,031	0,028	0,022	0,049	0,033	0,041		0,009	0,012	0,009	0,009	0,011
10 <i>E. fraseri</i>	0,020	0,019	0,026	0,013	0,019	0,045	0,029	0,025	0,029		0,011	0,007	0,009	0,010
11 <i>E. aesculapii</i>	0,047	0,048	0,040	0,050	0,051	0,017	0,042	0,046	0,051	0,051		0,011	0,010	0,011
12 <i>E. taeniogaster</i>	0,024	0,025	0,024	0,016	0,019	0,042	0,025	0,029	0,029	0,013	0,048		0,008	0,011
13 <i>E. vitti</i>	0,028	0,029	0,002	0,025	0,029	0,039	0,004	0,025	0,029	0,025	0,038	0,022		0,010
14 <i>E. miliaris</i>	0,033	0,032	0,036	0,029	0,038	0,048	0,039	0,038	0,038	0,032	0,048	0,038	0,035	

Tabla 9 Distancias génicas interespecíficas no corregidas del gen Rag1, calculadas en MEGA 7. En la primera columna se listan las especies, bajo la diagonal se encuentra el valor de distancia y sobre la diagonal el error estándar.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1 <i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)		0,002	0,006	0,004	0,006	0,005	0,006	0,005	0,006	0,001	0,005	0,006	0,007	0,007
2 <i>E. sp. nov</i>	0,003		0,006	0,004	0,006	0,005	0,006	0,006	0,006	0,001	0,005	0,006	0,008	0,007
3 <i>E. e. aff. albiventris</i>	0,023	0,024		0,006	0,005	0,006	0,002	0,005	0,005	0,006	0,005	0,002	0,007	0,006
4 <i>E. reginae</i>	0,014	0,014	0,023		0,006	0,005	0,006	0,006	0,005	0,004	0,005	0,006	0,006	0,007
5 <i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	0,022	0,023	0,019	0,021		0,005	0,005	0,005	0,005	0,005	0,005	0,005	0,008	0,006
6 <i>E. mimus</i>	0,017	0,018	0,021	0,018	0,019		0,005	0,005	0,006	0,005	0,002	0,005	0,008	0,005
7 <i>E. e. albiventris</i>	0,021	0,022	0,003	0,021	0,017	0,019		0,005	0,005	0,005	0,005	0,002	0,006	0,006
8 <i>E. festae</i>	0,021	0,021	0,021	0,022	0,016	0,014	0,019		0,006	0,005	0,004	0,005	0,008	0,006
9 <i>E. pygmaeus</i>	0,026	0,026	0,020	0,016	0,014	0,023	0,020	0,023		0,006	0,006	0,005	0,006	0,006
10 <i>E. e. fraseri</i>	0,002	0,002	0,022	0,012	0,021	0,016	0,020	0,019	0,025		0,005	0,005	0,007	0,007
11 <i>E. aesculapii</i>	0,015	0,016	0,019	0,017	0,018	0,002	0,017	0,012	0,021	0,014		0,005	0,008	0,005
12 <i>E. vitti</i>	0,021	0,022	0,004	0,021	0,017	0,019	0,004	0,019	0,019	0,020	0,017		0,006	0,006
13 <i>E. taeniogaster</i>	0,025	0,026	0,018	0,018	0,028	0,031	0,018	0,031	0,015	0,023	0,028	0,018		0,009
14 <i>E. miliaris</i>	0,029	0,030	0,026	0,030	0,021	0,016	0,024	0,023	0,025	0,028	0,014	0,024	0,033	

Tabla 10 Comparación de los datos merísticos y patrones de color para las subespecies de *Erythrolamprus epinephelus* de Ecuador.

	<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. albiventris</i>	<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	<i>E. e. cf. lamonae (Norte)</i>	<i>E. e. cf. lamonae (Sur)</i>	<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>
Dorsales	17-17-15	17-17-15	17-17-15	17-17-15	17-17-15	17-17-15	17-17-15	17-17-15
Supralabial	7-8	7-8	7-8	7-8	8	8	7-8	7-8
Infralabial	9-10	8-10	9-10	9-10	9-10	9-10	9-10	9-10
Postoculares	2	1-2	2	2	1-2	2	2	2
Ventral	145-151	143-164	137-159	165-191	140-157	137-158	144-160	140-141
Medias ventrales ± DS	148 ± 3	154.06 ± 5.6	149.42 ± 6	180 ± 13.5	147.8 ± 6.1	146.3 ± 8.8	151.7 ± 6.2	140.8 ± 1
Subcaudal	56-60	43-73	42-70	65-73	52-58	55-60	52-79	53-60
Media subcaudales ± DS	58.7 ± 2.31	57.88 ± 9.14	58.7 ± 8.6	74 ± 9.5	54.8 ± 2.6	56.8 ± 2.2	61.7 ± 10	57.8 ± 3.3
Patrón ajedrezado en la zona ventral	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	Presente	Presente	Presente	Ausente
Líneas dorsolaterales longitudinales	Variable	Variable	Presente	Variable	Presente	Presente	Presente	Variable

Tabla 11 Cargas de las 7 variables para los individuos hembra utilizados en el Análisis de Componentes Principales (ACP). Los valores en negrilla representan los de mayor aporte para cada componente. CP=Componente Principal

INDIVIDUOS HEMBRAS		
Variables	CP1	CP2
PO	-0.24492	0.25663
SL	0.30938	0.61481
IL	0.28288	0.65029
V	0.33215	-0.06280
SC	0.23287	-0.09289
SVL	0.53297	-0.22840
TL	0.56184	-0.26179

Tabla 12 Carga de las 7 variables para los individuos macho utilizados en el Análisis de Componentes Principales (ACP). Los valores en negrilla representan los de mayor aporte para cada componente. CP=Componente Principal

INDIVIDUOS MACHO		
Variables	CP1	CP2
PO	-0.10987	0.67642
SL	0.30240	0.46601
IL	0.29886	0.50042
V	0.41302	-0.21357
SC	0.40871	-0.03211
SVL	0.47389	-0.12467
TL	0.49495	-0.11264

Tabla 13 Prueba Kruskal Wallis para la variable de escamas ventrales. Los datos estadísticamente significativos se encuentran en negrilla (muestras diferenciadas).

SUBESPECIES		<i>p</i>	<i>Z</i>
<i>E. e. bimaculatus</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.0186	2.35349
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.3403	0.95366
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. epinephelus</i>	0.0075	2.67313
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. fraseri</i>	0.0559	1.91144
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.0771	1.76800
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. epinephelus</i>	0.0502	1.95837
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. epinephelus</i>	0.1473	1.44918
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.1903	1.30956
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.1877	1.31747
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. epinephelus</i>	0.3073	1.02084
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.2453	1.16190
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.3476	0.93934
<i>E. e. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	0.9244	-0.09492
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. fraseri</i>	0.8866	-0.14260
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. fraseri</i>	0.6867	-0.40329

Tabla 13 CONTINUACIÓN Prueba Kruskal Wallis para la variable de escamas ventrales. Los datos estadísticamente significativos se encuentran en negrilla (muestras diferenciadas).

SUBESPECIES		<i>p</i>	<i>Z</i>
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.3865	-0.86603
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. lamonae</i>	0.2472	-1.15728
<i>E. e. aff. albiventris</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.1849	-1.44338
<i>E. e. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.1116	-1.59099
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. lamonae</i>	0.1073	-1.61024
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.0402	-2.05129
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.0189	-2.34743
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.0114	-2.53004
<i>E. e. lamonae</i> (Norte)	<i>E. albiventris</i>	0.2785	-1.08361
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. albiventris</i>	0.0440	-2.01454
<i>E. e. lamonae</i> (Sur)	<i>E. albiventris</i>	0.1022	-1.63424
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. albiventris</i>	<0001	-3.93170
<i>E. e. aff. albiventris</i>	<i>E. albiventris</i>	0.0177	-2.37231

Tabla 14 Prueba Kruskal Wallis para la variable de escamas subcaudales. Los datos estadísticamente significativos se encuentran en negrilla (muestras diferenciadas).

SUBESPECIES		<i>p</i>	<i>Z</i>
<i>E. e. bimaculatus</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.0172	2.38300
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	0.0169	2.38959
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. epinephelus</i>	0.7581	0.30793
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. epinephelus</i>	0.7249	0.35193
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.8826	0.14762
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. epinephelus</i>	0.8958	0.13096
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	1.0000	0.00000
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. lamonae</i>	1.0000	0.00000
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. lamonae</i>	1.0000	0.00000
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.8952	-0.13176
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. fraseri</i>	0.8931	-0.13440
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.7770	-0.28318
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.3865	-0.86603

Tabla 14 CONTINUACIÓN Prueba Kruskal Wallis para la variable de escamas subcaudales. Los datos estadísticamente significativos se encuentran en negrilla (muestras diferenciadas).

SUBESPECIES		<i>p</i>	<i>Z</i>
<i>E. e. cf. albiventris</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.1489	-1.44338
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. fraseri</i>	0.5722	-0.56487
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.1052	-1.62019
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.0518	-1.94454
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. epinephelus</i>	0.0608	-1.87482
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.0372	-2.08310
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.8432	-0.19782
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.6370	-0.47183
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.0305	-2.16306
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. albiventris</i>	0.6053	-0.51676
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. fraseri</i>	0.0462	-1.99333
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.0493	-1.96607
<i>E. e. cf. albiventris</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.5607	-0.58185
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.2192	-1.22863
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. albiventris</i>	0.0123	-2.50222

Tabla 15 Prueba Kruskal Wallis para la variable longitud rostro-caudal. Los datos estadísticamente significativos se encuentran en negrilla (muestras diferenciadas).

SUBESPECIES		<i>p</i>	<i>Z</i>
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.1670	1.38185
<i>E. e. bimaculatus</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.2129	1.24574
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. fraseri</i>	0.0572	1.90150
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. epinephelus</i>	0.0976	1.65665
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. epinephelus</i>	0.1510	1.43614
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. epinephelus</i>	0.1257	1.53125
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. fraseri</i>	0.3431	0.94812
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.2472	1.15728
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.2453	1.16190
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.8327	0.21128
<i>E. e. cf. lamonae</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	1.0000	0.00000
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. epinephelus</i>	0.8622	-0.17359
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.3768	-0.88388
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.5139	-0.65279

Tabla 15 CONTINUACIÓN Prueba Kruskal Wallis para la variable longitud rostro-caudal. Los datos estadísticamente significativos se encuentran en negrilla (muestras diferenciadas).

SUBESPECIES		<i>p</i>	<i>Z</i>
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. cf. albiventris</i>	0.4642	-0.73193
<i>E. e. aff. albiventris</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.1489	-1.44338
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. albiventris</i>	0.8772	-0.15458
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. lamonae</i>	0.1052	-1.62019
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.0827	-1.73506
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. lamonae</i>	0.0570	-1.90301
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.0402	-2.05129
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	0.0298	-2.17330
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. fraseri</i>	0.0819	-1.73978
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.0332	-2.12988
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.1074	-1.60995
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.0751	-1.77968
<i>E. e. aff. albiventris</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.3236	-0.98704
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. albiventris</i>	0.0222	-2.28723

Tabla 16 Prueba Kruskal Wallis para la variable longitud de la cola. Los datos estadísticamente significativos se encuentran en negrilla
(muestras diferenciadas).

SUBESPECIES		<i>p</i>	<i>Z</i>
<i>E. e. bimaculatus</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.1831	1.33138
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.4930	0.68553
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. epinephelus</i>	0.1246	1.53561
<i>E. e. aff. albiventris</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.8708	0.16267
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. epinephelus</i>	0.1257	1.53125
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. epinephelus</i>	0.2400	1.17502
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. fraseri</i>	0.6218	0.49324
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. epinephelus</i>	0.7723	0.28932
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. fraseri</i>	0.9245	0.09481
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	1.0000	0.00000
<i>E. e. lamonae</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	1.0000	0.00000
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.8170	-0.23146
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. lamonae</i>	0.8170	-0.23146
<i>E. e. aff. albiventris</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.7728	-0.28868

Tabla 16 CONTINUACIÓN Prueba Kruskal Wallis para la variable longitud de la cola. Los datos estadísticamente significativos se encuentran en negrilla (muestras diferenciadas).

SUBESPECIES		<i>p</i>	<i>Z</i>
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.4755	-0.71351
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.8924	-0.13521
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.6215	-0.49375
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	0.2558	-1.13648
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. lamonae</i>	0.2396	-1.17599
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.2086	-1.25738
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.1877	-1.31747
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.1258	-1.53093
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. aff. albiventris</i>	0.1510	-1.43614
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. fraseri</i>	0.2031	-1.27264
<i>E. e. fraseri</i>	<i>E. e. bimaculatus</i>	0.2621	-1.12148
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Norte)	<i>E. e. albiventris</i>	0.7819	-0.27678
<i>E. e. cf. lamonae</i> (Sur)	<i>E. e. albiventris</i>	0.1898	-1.31124
<i>E. e. epinephelus</i>	<i>E. e. albiventris</i>	0.1012	-1.63920

Tabla 17 Resultados del análisis de varianza de una vía (ANOVA) en las puntuaciones medias normalizada para las variables morfológicas.

		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Escamas Subcaudales	Entre grupos	900,633	7	128,662	1,677	0,119
	Dentro de grupos	10508,402	137	74,704		
	Total	11409,034	144			
SVL	Entre grupos	1960,877	7	280,125	2,672	0,013*
	Dentro de grupos	14362,852	137	104,838		
	Total	16323,730	144			

Tabla 18 Resultados del análisis de varianza de una vía (ANOVA de Welch) en las puntuaciones medias normalizada para las variables morfológicas.

	Estadístico	Estadístico^a	df1	df2	Sig.
Escamas Ventrales	Welch	38,454	7	11,058	,000*
TL	Welch	2,253	7	10,391	0,115

11. ANEXOS

Anexo 1 Nombre de las especies, número de colección y localidades de las secuencias disponibles en GenBank. Los acrónimos museológicos son: CAS (California Academy of Sciences), FML (Fundación Miguel Lillo), IBSP (Instituto Brasileiro para Segurança do Paciente), KU (University of Kansas), LSUMZ (Louisiana State University Museum of Nature Science), MZUSP (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil), MNHN (Muséum National d'Histoire Naturelle), MCP <BRA> (Museu de Ciências e Tecnologia, Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul), MLP.S (Museo La Plata, Collection Herpetología), RML (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, the Netherlands), ROM (Royal Ontario Museum), SBH (Santa Barbara Museum of Natural History), UWIZN (University of the West Indies Zoology Museum).

Especie	Número de colección y localidad	Número de acceso al GenBank
Grupo externo		
<i>Lygophis meridionalis</i>	IBSP 72018; Brasil	16s: GQ457750 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
	IBSP 72018; Brasil	12s: GQ457810 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
<i>Lygophis anomalus</i>	MCP<BRA>:4797; Brasil	16s: JQ598879 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
	MCP<BRA>:4797; Brasil	12: JQ598817 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
<i>Lygophis flavifrenatus</i>	MCP<BRA>:5083; Brasil	16s: JQ598880 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
	MCP<BRA>:5083; Brasil	12s: JQ598818 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
<i>Lygophis elegantissimus</i>	MLP.S. 1930; Brasil	16: GQ457748 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
	MLP.S. 1930; Brasil	12s: GQ457808 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
<i>Xenodon quentheri</i>	IBSP:60559; Brasil	12s: JQ598849 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
	IBSP:60559; Brasil	16s: JQ598909 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
<i>Xenodon merremi</i>	KU 289207; Brasil	Cytb: GQ895896 (Pyron <i>et al.</i> , 2011)
<i>Xenodon semicinctus</i>	LSUMZH 6363; Paraguay; NV.	Cytb: GQ895877 (Pyron <i>et al.</i> , 2011)
	Paraguay; NV.	12s: GU018156 (Vidal <i>et al.</i> , 2010)
	Paraguay; NV.	16s: GU018173 (Vidal <i>et al.</i> , 2010)

Anexo 1 CONTINUACIÓN

Especie	Número de colección y localidad	Número de acceso al GenBank
<i>Xenodon histricus</i>	MZUSP 13265; Brasil	16s: GQ457753 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
	MZUSP 13265; Brasil	12s: GQ457813 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
	MZUSP 13265; Brasil	Cytb: JQ598962 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
<i>Xenodon merremi</i>	MZUSP 14138; Brasil	12s: GQ457840 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
	MZUSP 14138; Brasil	16s: JQ598911 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
<i>Xenodon neuwiedi</i>	Brasil	Cytb: AF236814 (Araujo <i>et al.</i> , 2000)
	Brasil	16s: GQ457779 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
	Brasil	12s: GQ457841 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
<i>Xenodon severus</i>	Brasil	12s: JQ598853 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
	Brasil	16s: JQ598914 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
	Brasil	Cytb: JQ598964 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
Grupo interno		
<i>Erythrolamprus breviceps</i>	MNHN 1996.7879; Guayana Francesa; Petit Saut; pK 17; BPS road	16s: AF158533 (Vidal <i>et al.</i> , 2000)
	MNHN 1996.7879; Guayana Francesa; Petit Saut; pK 17; BPS road	12s: AF158464 (Vidal <i>et al.</i> , 2000)
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	Costa Rica; San José; Barrio Lujan; MS.	16s: GU018176 (Vidal <i>et al.</i> , 2010)
	Costa Rica; San José; Barrio Lujan; MS.	12s: GU018158 (Vidal <i>et al.</i> , 2010)
<i>Erythrolamprus juliae</i>	SBH 194227; Dominica; 12.0 km E Roseau	16s: AF158514 (Vidal <i>et al.</i> , 2000)
	SBH 194227; Dominica; 12.0 km E Roseau	12s: AF158445 (Vidal <i>et al.</i> , 2000)
<i>Erythrolamprus mimus</i>	Costa Rica; Limon; Guapiles; ICP 1105; MS.	16s: GU018175 (Vidal <i>et al.</i> , 2010)
	Costa Rica; Limon; Guapiles; ICP 1105; MS.	12s: GU018157 (Vidal <i>et al.</i> , 2010)
<i>Erythrolamprus pygmaeus</i>	Guayana Francesa; Patawa; MW 5778	16s: GU018172 (Vidal <i>et al.</i> , 2010)
	Guayana Francesa; Patawa; MW 5778	12s: GU018154 (Vidal <i>et al.</i> , 2010)

Anexo 1 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección y localidad	Número de acceso al GenBank
<i>Erythrolamprus ceii</i>	FML:14973; Brasil	16s: JQ598873 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
	FML 14973; Brasil	12s: JQ598810 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i>	FML:15916; Brasil	16s: JQ598875 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
	FML 15916; Brasil	12s: JQ598812 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
<i>Erythrolamprus jaegeri</i>	IBSP 59252; Brasil	16s: GQ457749 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
	IBSP 59252; Brasil	12s: GQ457809 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
<i>Erythrolamprus typhlus</i>	IBSP 70643; Brasil	16s: GQ457751 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
	IBSP 70643; Brasil	12s: GQ457811 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	IBSP 74046; Brasil	16s: GQ457736 (Zaher <i>et al.</i> , 2009)
<i>Erythrolamprus atraventer</i>	IBSP:74342; Brasil	16s: JQ598872 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
	IBSP 74342; Brasil	12s: JQ598809 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
<i>Erythrolamprus reginae</i>	MNHN 1996.7846: French Guiana. Petit Saut Hydroelectric Plant	16s: AF158501 (Vidal <i>et al.</i> , 2000)
	MNHN 1996.7846: French Guiana. Petit Saut Hydroelectric Plant	12s: AF158433 (Vidal <i>et al.</i> , 2000)
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	LSUMZH 13998; USA	Cytb: GQ895871 (Pyron <i>et al.</i> , 2011)
<i>Erythrolamprus almadensis</i>	MCP<BRA>:6528; Brasil	16s: JQ598871 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
	MCP<BRA>:6528; Brasil	12s: JQ598808 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
<i>Erythrolamprus cursor</i>	MNHN:1887_0120; Francia; Martinica	16s: JX905311 (Jowers <i>et al.</i> , 2013)
	MNHN:1887_0120; Francia; Martinica	12s: JX905307 (Jowers <i>et al.</i> , 2013)
<i>Erythrolamprus miliaris</i>	MZUSP:14137; Brasil	Cytb: JQ598931 (Grazziotin <i>et al.</i> , 2012)
		16s: KY986510 (Hodson. and Lehtinen, 2017)
<i>Erythrolamprus melanotus</i>	RML 0266; Trinidad and Tobago	

Anexo 1 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección y localidad	Número de acceso al GenBank
<i>Erythrolamprus cobella</i>	ROM 28372; Guayana	16s: KY986514 (Hodson. and Lehtinen, 2017)
<i>Erythrolamprus typhlus</i>	Guayana Francesa	12s: AF158410 (Vidal <i>et al.</i> , 2000)
	Guayana Francesa	16s: AF158481 (Vidal <i>et al.</i> , 2000)
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	Guayana Francesa	12s: AF158462 (Vidal <i>et al.</i> , 2000)
	Guayana Francesa	16s: AF158531 (Vidal <i>et al.</i> , 2000)
<i>Erythrolamprus ocellatus</i>	CAS 245326; Trinidad and Tobago	16s: KY986518 (Lehtinen, 2017)
		16s: KY986512 (Hodson. and Lehtinen, 2017)
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	ROM 47474; Guayana	
<i>Erythrolamprus pseudoreginae</i>	UWIZM.2016.22.45; Tobago	12s: MK287470 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	UWIZM.2016.22.45; Tobago	16s: MK287477 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
<i>Erythrolamprus melanotus</i>	UWIZM.2011.19.14; Tobago	12s: MK287471 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	UWIZM.2011.19.14; Tobago	16s: MK287481 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	UWIZM.2011.25; Trinidad	12s: MK287472 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	UWIZM.2011.25; Trinidad	16s: MK287478 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	UWIZM.2016.22.51; Tobago	12s: MK287473 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	UWIZM.2016.22.51; Tobago	16s: MK287473 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	UWIZM.2012.27.26; Tobago	12s: MK287474 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	UWIZM.2012.27.26; Tobago	16s: MK287480 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)

Anexo 1 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección y localidad	Número de acceso al GenBank
<i>Erythrolamprus melanotus</i>	CAS245114; Trinidad	12s: MK287475 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	CAS245114; Trinidad	16s: MK287482 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	UWIZM.2014.14; Trinidad	12s: MK287476 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
	UWIZM.2014.14; Trinidad	16s: MK287483 (Murphy <i>et al.</i> , 2019)
<i>Erythrolamprus miliaris</i>	MZUSP 14137; Brasil	12s: KX694588 (Alencar <i>et al.</i> , 2016)
	MZUSP 14137; Brasil	16s: KX694643 (Alencar <i>et al.</i> , 2016)
	MZUSP 14137; Brasil	NT3: KX695016 (Alencar <i>et al.</i> , 2016)
	MZUSP 14137; Brasil	Rag1: KX695086 (Alencar <i>et al.</i> , 2016)
<i>Erythrolamprus mimus</i>	LSUMZ H-6398; Honduras	16s: KY986508 (Hodson. and Lehtinen, 2017)
<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i>	LSUMZ H-6972; Argentina	16s: KY986516 (Hodson. and Lehtinen, 2017)

Anexo 2 Lista de especímenes utilizados en el presente estudio con información de localidad.

Especie	Número de colección	Localidad	Longitud	Latitud
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 15009	Ecuador: Zamora Chinchipe: Vía a Pindal.	-78,5582090	-3,7554024
<i>Erythrolamprus festae</i>	QCAZ 15008	Ecuador: Zamora Chinchipe: Vía a Pindal.	-78,5562320	-3,7533320
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 15006	Ecuador: Zamora Chinchipe: Concesión Colibrí.	-78,5225410	-3,7545740
<i>Erythrolamprus sp.</i>	QCAZ 15007	Ecuador: Zamora Chinchipe: Destacamento Paquisha Bajo.	-78,4843870	-3,9070840
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 9544	Ecuador: Orellana: Comunidad El Edén, margen S del Río Napo.	-76,0711200	-0,4983300
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 10732	Ecuador: Orellana: Comunidad Yanayacu, 3 km NO de EPF y 8 km O del Embarcadero Puerto Edén.	-76,1403500	-0,4949800
<i>Erythrolamprus taeniogaster</i>	QCAZ 6849	Ecuador: Orellana: Parque Nacional Yasuní, vía Pompeya Sur – Iro, km 39 vía SPF.	-76,2246046	-0,8884221
<i>Erythrolamprus pygmaeus.</i>	QCAZ 13937	Ecuador: Sucumbíos: Reserva Biológica Limoncocha, ~1 km de la Laguna de Limoncocha.	-76,6237700	-0,4004000
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 11800	Ecuador: Pastaza: Villano B, Campo Villano, Bloque 10–Agip Oil.	-77,4437600	-1,4589600
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 9031	Ecuador: Napo: Parque Nacional Sumaco, Refugio La Laguna en camino que sube de las cabañas El Mirador al Volcán Sumaco.	-77,5941200	-0,5696400
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	QCAZ 14063	Ecuador: Napo: WildSumaco.	-77,5993200	-0,6761000
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 12808	Ecuador: Napo: Wildsumaco Wildlife Sanctuary, Wildsumaco Lodge.	-77,6011600	-0,6755700
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 7601	Ecuador: Napo: Río Hollín.	-77,7307000	-0,6950333

Anexo 2 CONTINUACIÓN

Especie	Número de colección	Localidad	Longitud	Latitud
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 11066	Ecuador: Napo: Reserva Biológica Yanayacu.	-77,9800890	-1,9625150
<i>Erythrolamprus vitti</i>	QCAZ 8708	Ecuador: Carchi: 10 km E de Chilmá Bajo, Finca de Armando Chamba.	-78,0226214	0,8454876
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 9973	Ecuador: Pastaza: Comunidad Ingaru, Reserva Privada Ankaku, Zona de amortiguamiento del Parque Nacional Llanganates, Río Challuwa Yaku, subiendo del primer campamento a segundo campamento.	-78,0561400	-1,2703500
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 13576	Ecuador: Pastaza: Parque Nacional Llanganates, Comunidad Zarentza.	-78,0574300	-1,3430800
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 9962	Ecuador: Pastaza: Comunidad Ingaru, Reserva Privada Ankaku, Zona de amortiguamiento del Parque Nacional Llanganates, Río Challuwa Yaku.	-78,0717600	-1,2795700
<i>Erythrolamprus festae</i>	QCAZ 13316	Ecuador: Morona Santiago: Parque Nacional Sangay, Sardinayacu, vía de ingreso al Refugio 1.	-78,1519800	-2,0991500
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 13313	Ecuador: Morona Santiago: Parque Nacional Sangay, Sardinayacu, orillas del Río Volcán.	-78,1585300	-2,1034600
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 13315	Ecuador: Morona Santiago: Parque Nacional Sangay, Sardinayacu, orillas del Río Jurumbuno.	-78,1585300	-2,1034600
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 9669	Ecuador: Pichincha: Valle de los Chillos, cerca al club Los Chillos, en hacienda en sector del IASA.	-78,4231370	-0,3561200
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 7882	Ecuador: Pichincha: Quito, 12 de octubre y Carrión.	-78,4908240	-0,2082790
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 10001	Ecuador: Tungurahua: Caserío Poatug, Sector Terremoto.	-78,4914900	-1,2729700
<i>Erythrolamprus mimus</i>	QCAZ 14073	Ecuador: Zamora Chinchipe: Paquisha-Río Blanco.	-78,5930000	-3,8370000

Anexo 2 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección	Localidad	Longitud	Latitud
<i>Erythrolamprus</i> sp.	QCAZ 6967	Ecuador: Bolívar: Río Tatahuazo Orillas Hacienda Lizo.	-79,0100420	-1,7457510
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 4518	Ecuador: Cotopaxi: Naranjito, Bosque Integral Otonga (BIO), en sendero de entrada a la reserva.	-79,0130000	-0,3900000
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	QCAZ 6835	Ecuador: Zamora Chinchipe: Carretera, cerca de la Estación Científica San Francisco.	-79,0160000	-4,0190000
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 6259	Ecuador: Bolívar: Chasojuan cerca del río de la guerra.	-79,1480000	-1,3930000
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 9836	Ecuador: Loja: Sector Cajanuma (Cedro Quemado).	-79,2015300	-4,0853400
<i>Erythrolamprus mimus</i>	QCAZ 12558	Ecuador: Pichincha: Puerto Quito, 8 km vía a Quito.	-79,2540560	0,1219710
<i>Erythrolamprus mimus</i>	QCAZ 5514	Ecuador: Pichincha: Agrupación Los Ríos.	-79,2579300	0,2625900
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 10143	Ecuador: Azuay: Comunidad Luz María.	-79,4099200	-2,6854800
<i>Erythrolamprus mimus</i>	QCAZ 8027	Ecuador: Manabí: El Carmen, km 36 1/2 Vía Chone, Quinta los Helechos.	-79,4586660	-0,2737610
<i>Erythrolamprus mimus</i>	QCAZ 7309	Ecuador: Manabí: El Carmen, km 36.5 vía Chone, Quinta Magdalena.	-79,4586660	-0,2737610
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 9635	Ecuador: El Oro: Chilla, Chilla, Chilla.	-79,5850400	-3,4643200

Anexo 2 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección	Localidad	Longitud	Latitud
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 12910	Ecuador: El Oro: Reserva Ecológica Buenaventura.	-79,7555400	-3,6508000
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 10315	Ecuador: Loja: Huajala.	-79,9768900	-4,0948000
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 10338	Ecuador: Loja: Camino a Vicentino (depósito de reciclaje).	-79,9791300	-4,0005900
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 14056	Ecuador: Loja: Cajanuma – Caxarumi sendero.	-79,2062700	-4,0925120
<i>Erythrolamprus festae</i>	QCAZ 15917	Ecuador: Morona Santiago: Puchimi.	-7.816.068,0	-2,7818900
<i>Erythrolamprus festae</i>	QCAZ 15916	Ecuador: Morona Santiago: Puchimi.	-7.815.929,0	-2,7832400
<i>Erythrolamprus vitti</i>	QCAZ 16074	Ecuador: Imbabura: Vía Atuntaqui–Piñan, 8.4 km por carretera desde Atuntaqui.	-7.829.184,0	-3,9942000
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 5575	Ecuador: Pichincha: La Armenia.	-78,6930000	0,074
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 13103	Ecuador: Pichincha: Reserva Mashpi.	-78,9008400	0,16484
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 7864	Ecuador: Cotopaxi: Naranjito.	-78,9783500	-0,4205333
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 313	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 314	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 315	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 316	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 317	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493

Anexo 2 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección	Localidad	Longitud	Latitud
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 319	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 333	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 334	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 336	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 337	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 338	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 339	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 340	Ecuador: Pichincha: Tandapi	-78799328	-0.414493
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 756	Ecuador: Pichincha: Uyumbicho	-78526603	-0.390859
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 6278	Ecuador: Pichincha: Cruce del río Guayllabamba	-78.37255	-0.068945
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 9657	Ecuador: Pichincha: Valle de los Chillos, cerca al club Los Chillos, en hacienda en sector del IASA	-78.42313	-0.356119
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 9669	Ecuador: Pichincha: Valle de los Chillos, cerca al club Los Chillos, en hacienda en sector del IASA	-78.42313	-0.356119

Anexo 2 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección	Localidad	Longitud	Latitud
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 10143	Ecuador: Azuay: Comunidad Luz María	-79.40992	-2.685480
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	QCAZ 10315	Ecuador: Loja: Huajala	-79.97688	-4.094800
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 10338	Ecuador: Loja: Camino a Vicentino	-79.97912	-4.000589
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 10510	Ecuador: Pichincha: Finca El Cedral	-78.56992	0.114
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 898	Ecuador: Carchi: Bella María, Cerca del Valle Hermoso	-79.82026	-3.511682
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 5575	Ecuador: Pichincha: La Armenia	-78469511	-0.270519
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	QCAZ 6327	Ecuador: Pichincha: Alangasí, sector La Cocha	-78411613	-0.303744
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	QCAZ 6235	9,4 km O de Loja, vía Loja-Catamayo	-79356912	-3986539
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	QCAZ 9635	Ecuador: El Oro: Chilla	-79.58504	-3.464319
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	QCAZ 9836	Ecuador: Loja: Sector Cajanuma (Cedro Quemado)	-79215504	-3985527
<i>Erythrolamprus e. lamonae</i>	QCAZ 3255	Ecuador: Napo: Cordillera de los Guacamayos	-77848636	-0.734997
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 279	Ecuador: Manabí: San Isidro	-80029835	-0.361796
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 575	Ecuador: Pichincha: Parque Metropolitano	-78483333	-0.150000
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 751	Ecuador: Pichincha: Parque Metropolitano	-78483333	-0.150000

Anexo 2 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección	Localidad	Longitud	Latitud
<i>Erythrolamprus e. epinephelus</i>	FHGO 1173	Ecuador: Esmeraldas: Viche	-79,540538	0,662583
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1468	Ecuador: Pichincha: Valle de los Chillos	-78,468369	-0,286975
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1603	Ecuador: Pichincha: La Armenia	-78,468369	-0,286975
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1638	Ecuador: Pichincha: Pomasqui. Colegio de Liga	-78,451634	-0,027250
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1928	Ecuador: Pichincha: Parque de la Mujer/Quito	-78,497785	-0,184808
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 2011	Ecuador: Pichincha: Pusuquí, Valle Quipo	-78,460000	-0,068333
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 2292	Ecuador: Pichincha: Pintag, hacienda	-78,369177	-0,372191
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1468	Ecuador: Pichincha: Valle de los Chillos	-78,468369	-0,286975
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1603	Ecuador: Pichincha: La Armenia	-78,468369	-0,286975
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1638	Ecuador: Pichincha: Pomasqui. Colegio de Liga	-78,451634	-0,027250
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1928	Ecuador: Pichincha: Parque de la Mujer/Quito	-78,497785	-0,184808
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 2011	Ecuador: Pichincha: Pusuquí, Valle Quipo	-78,460000	-0,068333
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO2292	Ecuador: Pichincha: Pintag, hacienda	-78,369177	-0,372191

Anexo 2 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección	Localidad	Longitud	Latitud
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1468	Ecuador: Pichincha: Valle de los Chillos	-78,468369	-0,286975
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1603	Ecuador: Pichincha: La Armenia	-78,468369	-0,286975
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1638	Ecuador: Pichincha: Pomasqui. Colegio de Liga	-78,451634	-0,027250
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1928	Ecuador: Pichincha: Parque de la Mujer/Quito	-78,497785	-0,184808
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 2011	Ecuador: Pichincha: Pusuquí, Valle Quipo	-78,460000	-0,068333
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 2292	Ecuador: Pichincha: Pintag, hacienda	-78,369177	-0,372191
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	FHGO 2317	Ecuador: Zamora Chinchipe, La Pituca, cuenca del río Curintza	-79,015252	-4,168401
<i>Erythrolamprus e. lamonae</i>	FHGO 8820	Ecuador: Pichincha: Conocoto	-78,501900	-0,306949

Anexo 2 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección	Localidad	Longitud	Latitud
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1468	Ecuador: Pichincha: Valle de los Chillos	-78,468369	-0,286975
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1603	Ecuador: Pichincha: La Armenia	-78,468369	-0,286975
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1638	Ecuador: Pichincha: Pomasqui. Colegio de Liga	-78,451634	-0,027250
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 1928	Ecuador: Pichincha: Parque de la Mujer/Quito	-78,497785	-0,184808
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 2011	Ecuador: Pichincha: Pusuquí, Valle Quipo	-78,460000	-0,068333
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	FHGO 2292	Ecuador: Pichincha: Pintag, hacienda	-78,369177	-0,372191
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	MECN 189	Ecuador: El Oro: Piñas, San Roque	-79,683334	-3,733335
<i>Erythrolamprus e. epinephelus</i>	MECN 191	Ecuador: El Oro: Piñas, San Roque	-79,683334	-3,733335
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	MECN 198	Ecuador: Cotopaxi: Sigchos, Las Pampas	-78,883334	-0,666663
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	MECN 199	Ecuador: Pichincha: Pedro Moncayo, Malchinguí	-78,335317	-0,052381
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	MECN 7680	Ecuador: Azuay: Sta., Isabel, Abdón Calderón	-79,281431	-3,232846
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	MECN 7681	Ecuador: Azuay: Sta., Isabel, Abdón Calderón	-79,281431	-3,232846
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	MECN 2583	Ecuador: El Oro: Piñas, Moromoro	-79,763469	-3,645419

Anexo 2 CONTINUACIÓN

<i>Especie</i>	Número de colección	Localidad	Longitud	Latitud
<i>Erythrolamprus e. lamonae</i>	MECN 2455	Ecuador: Zamora Chinchipe: Palanda, Valladolid	-79,128386	-4,492082
<i>Erythrolamprus e. lamonae</i>	MECN 2456	Ecuador: Zamora Chinchipe: Palanda, Valladolid	-79,128386	-4,492082
<i>Erythrolamprus e. lamonae</i>	MECN 2457	Ecuador: Zamora Chinchipe: Palanda, Valladolid	-79,128386	-4,492082
<i>Erythrolamprus e. lamonae</i>	MECN 7669	Ecuador: Zamora Chinchipe: Palanda, Valladolid	-79,128386	-4,492082
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	EPN 1133	Ecuador: Esmeraldas, Eloy Alfaro, Borbón	-78,987211	1,090856
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	EPN 3120	Ecuador: Chimborazo, Pallatanga, Pallatanga	-79,387925	-2,647893
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	EPN 3124	Ecuador: Sucumbíos, Quijos, Cosanga	-78,803829	-0,664863
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	EPN 3126	Ecuador: Sucumbíos, Sucumbíos, Santa Bárbara	-78,505775	0,591023
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	EPN 9082	Ecuador: Pichincha, San Miguel, Mindo.	-78,926288	-0,127679
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	EPN 9111	Ecuador: Tungurahua, Ambato, Ambato	-78,634707	-1,352368
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	EPN 9112	Ecuador: Tungurahua, Ambato, Ambato	-78,634707	-1,352368
<i>Erythrolamprus e. fraseri</i>	EPN 9113	Ecuador: Tungurahua, Ambato, Ambato	-78,634707	-1,352368
<i>Erythrolamprus e. albiventris</i>	EPN 9487	Ecuador: Santo Domingo de los Colorados, Sto. Domingo de los Colorados.	-78,643620	-0,654350
<i>Erythrolamprus reginae</i>	QCAZ 15737	Ecuador: Zamora Chinchipe. Nangaritza.	-78,79	-4,44

Anexo 3 Datos morfológicos de los especímenes examinados de *Erythrolamprus epinephelus* sensu lato. H1, H2, H3 (hileras dorsales del cuerpo), PE (pre ocular), PO (post oculares), SL (supralabiales), IL (infralabiales), V (ventrales), SC (subcaudales), SVL (distancia rostro-cloacal), TL (tamaño de cola), S (sexo; M=macho, F=hembra). Los datos provistos por Daniel da Silva se encuentran representados con un asterisco.

Voucher	Especie	H1	H2	H3	PE	PO	SL	IL	V	SC	SVL	TL	Sexo
QCAZ194	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	163	68	34,5	10,5	F
MECN198 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	152	58	41,5	11,5	F
MECN199 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	9	160	65	38,0	12,0	F
MECN206	<i>E. e. epinephelus</i>	17	17	15	1	2	8	9	151	60	36,7	10,2	M
QCAZ313 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	155	59	23,5	7,0	M
QCAZ314 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	151	57	34,0	9,5	F
QCAZ315 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	145	61	34,5	10,5	F
QCAZ316 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	152	58	14,5	4,0	F
QCAZ317 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	153	61	22,0	6,0	F
QCAZ319 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	149	59	47,0	13,0	F
QCAZ332	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	7	9	154	60	36,8	10,1	M
QCAZ333 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	153	58	41,5	12,5	M
QCAZ334 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	149	58	47,5	13,5	F
QCAZ335	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	152	34	38,0	7,5	M
QCAZ336 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	154	58	36,0	10,5	F
QCAZ337 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	146	56	40,0	12,0	M
QCAZ338 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	158	55	46,5	13,0	F
QCAZ339 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	148	61	42,0	12,5	F

Anexo 3 CONTINUACIÓN.

Voucher	Especie	H1	H2	H3	PE	PO	SL	IL	V	SC	SVL	TL	Sexo
QCAZ340 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	154	60	42,5	14,0	M
QCAZ341	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	153	62	41,5	12,5	M
QCAZ636	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	152	59	44,0	12,2	M
QCAZ680	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	161	65	39,0	11,8	M
QCAZ686	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	150	45	52,5	11,5	M
QCAZ756 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	162	70	51,0	16,5	F
QCAZ6278 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	162	67	18,0	5,5	F
QCAZ8958	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	158	59	50,5	13,0	F
EPN9050	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	149	48	43,7	1,8	M
EPN9051 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	149	61	40,0	13,5	M
EPN9053 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	145	64	37,0	10,5	F
EPN9062	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	143	62	37,2	12,1	M
EPN9063	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	149	63	39,2	11,6	M
EPN9084 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	153	57	41,0	12,0	F
EPN9085 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	151	56	14,5	4,0	F
EPN9103 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	147	61	13,0	3,0	F
EPN9104 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	158	58	39,5	11,5	F
QCAZ9657 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	157	61	13,2	3,8	F
QCAZ9669 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	160	65	14,5	4,0	F

Anexo 3 CONTINUACIÓN.

Voucher	Especie	H1	H2	H3	PE	PO	SL	IL	V	SC	SVL	TL	Sexo
QCAZ10143 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	149	54	45,0	13,0	M
QCAZ10315 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	140	61	17,5	5,5	F
QCAZ10338 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	144	65	18,0	6,0	M
QCAZ10510 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	7	10	157	57	14,0	3,5	F
FHGO279	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	162	73	54	15,3	F
FHGO575	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	157	67	52,2	15,2	F
FHGO751	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	9	161	67	52,4	15,3	F
QCAZ898 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	155	60	32,3	10,7	M
FHGO1173	<i>E. e. epinephelus</i>	17	17	15	1	2	8	10	148	56	55,5	16,4	F
FHGO1468	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	10	159	57	46,7	13,7	F
FHGO1603	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	162	62	44,5	14,2	F
FHGO1638	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	157	48	55	12	F
FHGO1928	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	152	44	40	12	F
FHGO2011	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	155	64	52,7	16,5	F
FHGO2292	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	9	161	42	53,4	11,7	F
FHGO2592	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	154	54	45,9	13,1	F
FHGO2878	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	10	159	60	56	16	F
FHGO2892	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	163	65	48,9	15,3	F
FHGO3776	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	146	55	44,3	11,5	F
FHGO3778	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	162	67	50,4	17,3	F

Anexo 3 CONTINUACIÓN.

Voucher	Especie	H1	H2	H3	PE	PO	SL	IL	V	SC	SVL	TL	Sexo
FHGO3973	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	156	64	42,5	13,6	F
FHGO5459	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	158	64	53	13,5	F
FHGO5909	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	156	61	61,2	16,1	F
FHGO7769	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	161	68	47	13,4	M
FHGO7806	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	158	57	41,3	13,4	M
FHGO7835	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	10	162	63	40	9	M
FHGO8016	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	158	59	51,8	13,5	M
FHGO8511	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	157	61	43,2	12,7	M
FHGO8578	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	164	69	41,4	13,4	M
FHGO8597	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	8	160	61	42	12,2	M
FHGO8750	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	158	58	49,4	13,8	F
FHGO8753	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	10	158	63	48,5	13,6	F
FHGO8754	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	9	156	67	45,8	14,2	M
FHGO9216	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	156	64	49,4	15,5	F
FHGO12606	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	9	155	59	45	12,3	M
QCAZ184	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	152	53	47,0	13,0	M
QCAZ1069	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	151	59	32,5	9,5	M
QCAZ1071	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	154	25	43,5	5,0	F
EPN1133 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	151	66	38,0	13,0	M
QCAZ1147	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	148	57	37,5	11,5	M
QCAZ1222	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	154	64	25,0	6,8	F

Anexo 3 CONTINUACIÓN.

Voucher	Especie	H1	H2	H3	PE	PO	SL	IL	V	SC	SVL	TL	Sexo
QCAZ1223	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	152	60	41,5	12,6	M
QCAZ1583	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	150	59	37,5	10,5	F
QCAZ1584	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	151	66	42,5	13,5	F
QCAZ1586	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	146	56	40,4	11,5	M
QCAZ2092	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	153	52	45,0	11,5	M
QCAZ2181	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	158	49	42,0	10,3	M
QCAZ2640	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	154	64	40,3	12,5	F
QCAZ2881	<i>E. e. epinephelus</i>	17	17	15	1	2	8	10	147	59	20,0	4,5	M
QCAZ3218	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	149	58	39,0	10,5	F
QCAZ3269	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	1	8	10	160	64	29,5	8,1	M
QCAZ4529	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	147	65	46,5	13,0	M
QCAZ5575 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	159	69	44,0	14,0	M
QCAZ6316	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	161	62	34,5	10,0	F
QCAZ6317	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	164	67	20,0	5,5	F
QCAZ6318	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	160	65	50,0	14,5	F
QCAZ6319	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	161	68	36,0	10,0	M
QCAZ6327 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	8	159	65	18,0	5,2	F
QCAZ6344	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	147	58	51,0	14,0	F
QCAZ6345	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	150	23	59,0	6,2	F
QCAZ6551	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	158	62	53,0	14,0	F

Anexo 3 CONTINUACIÓN.

Voucher	Especie	H1	H2	H3	PE	PO	SL	IL	V	SC	SVL	TL	Sexo
QCAZ6995	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	156	65	44,0	13,5	F
MECN7680 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	150	59	22,0	6,5	F
MECN7681 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	150	64	36,0	12,0	F
QCAZ7794	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	146	51	10,0	2,5	M
QCAZ7814	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	149	43	14,3	2,6	F
QCAZ7864	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	154	63	26,6	7,0	M
QCAZ8989	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	9	9	148	60	39,0	11,5	M
QCAZ10026	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	160	63	19,0	4,5	F
FHGO2675	<i>E. e. bimaculatus</i>	17	17	15	1	2	8	9	158	64	51,2	17,6	F
QCAZ6341	<i>E. e. bimaculatus</i>	17	17	15	1	2	8	10	190	72	39,0	10,0	F
QCAZ6541	<i>E. e. bimaculatus</i>	17	17	15	1	2	7	10	186	74	52,0	15,0	F
MECN189 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	144	58	36,0	11,0	F
MECN191 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	143	64	26,0	9,0	F
MECN2583 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	142	64	28,0	9,5	M
QCAZ2645	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	146	55	36,5	8,7	M
EPN9082 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	7	8	125	37	21,0	5,0	M
EPN9487 *	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	9	148	59	11,0	3,0	F
EPN13858	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	8	10	142	58	38,7	12,5	M
FHGO8237	<i>E. e. albiventris</i>	17	17	15	1	2	7	8	140	60	33,9	11,8	M
QCAZ816	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	10	153	70	40,5	13,5	F

Anexo 3 CONTINUACIÓN.

Voucher	Especie	H1	H2	H3	PE	PO	SL	IL	V	SC	SVL	TL	Sexo
EPN3120 *	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	10	153	56	16,5	4,5	F
EPN3124 *	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	10	156	58	27,5	8,0	F
EPN3126 *	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	9	148	58	37,0	11,0	F
QCAZ6235 *	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	9	153	72	38,0	13,5	F
EPN9111 *	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	10	155	62	34,0	11,5	F
EPN9112 *	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	9	153	64	31,0	10,5	F
EPN9113 *	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	10	152	64	40,0	15,5	F
QCAZ9635 *	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	9	155	64	48,5	17,5	F
QCAZ9836 *	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	9	153	69	37,0	12,5	M
QCAZ14056	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	10	154	66	39,0	11,5	M
QCAZ1519	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	8	10	156	51	45,5	100,5	F
QCAZ1664	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	8	9	154	55	44,0	13,0	M
MECN2455 *	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	7	8	149	53	36,5	9,0	F
MECN2456 *	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	8	9	149	55	36,0	10,0	M
MECN2457 *	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	7	9	160	51	36,0	9,0	M
QCAZ3255 *	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	8	10	159	54	41,5	11,0	M
QCAZ3603	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	10	141	56	37,0	11,5	F
QCAZ6835	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	8	150	58	46,5	13,0	F
MECN7669 *	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	8	9	154	52	31,5	9,0	F
QCAZ9031	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	8	9	147	52	36,0	10,0	M

Anexo 3 CONTINUACIÓN.

Voucher	Especie	H1	H2	H3	PE	PO	SL	IL	V	SC	SVL	TL	Sexo
QCAZ9032	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	8	8	140	53	40,5	12,0	M
QCAZ9962	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	8	8	143	55	25,5	6,5	M
QCAZ9972	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	8	10	147	56	38,0	10,0	F
QCAZ9973	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	4	5	139	55	20,8	5,6	F
QCAZ10001	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	2	8	10	159	61	20,5	5,5	F
FHGO2316	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	10	137	69	44,6	18,2	M
FHGO2317	<i>E. e. fraseri</i>	17	17	15	1	2	8	9	148	56	38,4	11,8	M
FHGO8820	<i>E. e. lamonae</i>	17	17	15	1	1	8	9	160	65	51,7	15,8	F