



UNIVERSIDAD SURCOLOMBIANA  
GESTIÓN DE BIBLIOTECAS



CARTA DE AUTORIZACIÓN

CÓDIGO

AP-BIB-FO-06

VERSIÓN

1

VIGENCIA

2014

PÁGINA

1 de 1

Neiva, 15/10/2024

Señores

CENTRO DE INFORMACIÓN Y DOCUMENTACIÓN

UNIVERSIDAD SURCOLOMBIANA

Ciudad

El suscrito: Juan José Ramirez Varga, con C.C. No. 1106790174,

Autor de la tesis Titulado: De la central para allá *fuscus*, de la central para acá *albogularis*: Aportes al conocimiento de la diversificación del complejo *Gonatodes albogularis*.

presentado y aprobado en el año 2024 como requisito para optar al título de Biólogo;

Autorizo (amos) al CENTRO DE INFORMACIÓN Y DOCUMENTACIÓN de la Universidad Surcolombiana para que, con fines académicos, muestre al país y el exterior la producción intelectual de la Universidad Surcolombiana, a través de la visibilidad de su contenido de la siguiente manera:

- Los usuarios puedan consultar el contenido de este trabajo de grado en los sitios web que administra la Universidad, en bases de datos, repositorio digital, catálogos y en otros sitios web, redes y sistemas de información nacionales e internacionales “open access” y en las redes de información con las cuales tenga convenio la Institución.
- Permita la consulta, la reproducción y préstamo a los usuarios interesados en el contenido de este trabajo, para todos los usos que tengan finalidad académica, ya sea en formato Cd-Rom o digital desde internet, intranet, etc., y en general para cualquier formato conocido o por conocer, dentro de los términos establecidos en la Ley 23 de 1982, Ley 44 de 1993, Decisión Andina 351 de 1993, Decreto 460 de 1995 y demás normas generales sobre la materia.
- Continúo conservando los correspondientes derechos sin modificación o restricción alguna; puesto que, de acuerdo con la legislación colombiana aplicable, el presente es un acuerdo jurídico que en ningún caso conlleva la enajenación del derecho de autor y sus conexos.

De conformidad con lo establecido en el artículo 30 de la Ley 23 de 1982 y el artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, “Los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores”, los cuales son irrenunciables, imprescriptibles, inembargables e inalienables.

EL AUTOR/ESTUDIANTE:

EL AUTOR/ESTUDIANTE:

Firma:

Firma:

\_\_\_\_\_

Vigilada Mineducación

La versión vigente y controlada de este documento, solo podrá ser consultada a través del sitio web Institucional [www.usco.edu.co](http://www.usco.edu.co), link Sistema Gestión de Calidad. La copia o impresión diferente a la publicada, será considerada como documento no controlado y su uso indebido no es de responsabilidad de la Universidad Surcolombiana.



UNIVERSIDAD SURCOLOMBIANA  
GESTIÓN DE BIBLIOTECAS



DESCRIPCIÓN DE LA TESIS Y/O TRABAJOS DE GRADO

CÓDIGO

AP-BIB-FO-07

VERSIÓN

1

VIGENCIA

2014

PÁGINA

1 de 3

TÍTULO COMPLETO DEL TRABAJO:

AUTOR O AUTORES:

Primero y Segundo Apellido	Primero y Segundo Nombre
Juan José Ramirez Vargas	

DIRECTOR Y CODIRECTOR TESIS:

Primero y Segundo Apellido	Primero y Segundo Nombre
Mauricio Carrillo Avila	Raúl Ernesto Sedano Cruz

ASESOR (ES):

Primero y Segundo Apellido	Primero y Segundo Nombre

PARA OPTAR AL TÍTULO DE: Biólogo

FACULTAD: Ciencias exactas y naturales

PROGRAMA O POSGRADO: Biología Aplicada

CIUDAD: Neiva

AÑO DE PRESENTACIÓN: 2024 NÚMERO DE PÁGINAS: 56

TIPO DE ILUSTRACIONES (Marcar con una X):

Diagramas Fotografías x Grabaciones en discos\_\_\_ Ilustraciones en general\_\_\_ Grabados\_\_\_ Láminas\_\_\_  
Litografías\_\_\_ Mapas x Música impresa\_\_\_ Planos\_\_\_ Retratos\_\_\_ Sin ilustraciones\_\_\_ Tablas o Cuadros\_\_\_

SOFTWARE requerido y/o especializado para la lectura del documento:

Vigilada Mineducación

La versión vigente y controlada de este documento, solo podrá ser consultada a través del sitio web Institucional [www.usco.edu.co](http://www.usco.edu.co), link Sistema Gestión de Calidad. La copia o impresión diferente a la publicada, será considerada como documento no controlado y su uso indebido no es de responsabilidad de la Universidad Surcolombiana.



**MATERIAL ANEXO:**

**PREMIO O DISTINCIÓN** (*En caso de ser LAUREADAS o Meritoria*): LAUREADA

**PALABRAS CLAVES EN ESPAÑOL E INGLÉS:**

<u>Español</u>	<u>Inglés</u>
1. Diversidad criptica	Cryptic diversity
2. Sistemática filogenética	Phylogenetic systematics
3. Filogeografía	Phylogeography
4. Geckos	Geckos
5. Transandina	Trans-Andean

**RESUMEN DEL CONTENIDO:** (Máximo 250 palabras)

El gecko de cabeza amarilla, *Gonatodes albogularis*, es una especie politípica con una amplia variación fenotípica, distribuida desde el norte de Suramérica hasta Centroamérica y varias islas. En Colombia, se reportan dos de las cuatro subespecies del complejo: *Gonatodes albogularis albogularis* y *Gonatodes albogularis fuscus*. Aunque Vanzolini y Williams (1967) definieron delimitaciones morfológicas y geográficas para estas subespecies, la literatura reciente las pasa por alto como unidades taxonómicas operativas, generando confusión sobre sus límites fenotípicos y geográficos. Por lo tanto, este estudio busca caracterizar la variación genética de *G. albogularis* en su área de distribución Transandina, utilizando los genes mitocondriales COI y 16S. Se emplearon secuencias disponibles en GenBank y secuencias generadas por este estudio. Se realizaron análisis filogenéticos para cada gen y concatenados, se determinó la distancia genética interespecífica entre los taxones, se construyeron redes de haplotipos y se llevó a cabo un análisis de varianza molecular (AMOVA) entre las poblaciones. Se identificaron dos subclados bien soportados, con una distancia genética de 0.126 entre ellos. Los análisis de redes de haplotipos mostraron 19 haplotipos para el gen COI y 11 para el gen 16S, con una separación clara entre los haplogrupos. La diversidad genética y las diferencias en la estructura poblacional, confirmadas por pruebas de neutralidad y AMOVA, sugieren una diferenciación significativa entre las subespecies. El análisis genealógico del complejo *G. albogularis* identificó dos linajes distintos, denominados clado Centroamérica, Pacífico y Caribe (CAPC) y Magdalena (MG), con diferenciación geográfica, genética y morfológica claras.

**ABSTRACT:** (Máximo 250 palabras)

The yellow-headed gecko, *Gonatodes albogularis*, is a polytopic species with extensive phenotypic variation, distributed from northern South America to Central America and several islands. In Colombia, two of the four subspecies of the complex are reported: *Gonatodes albogularis albogularis* and *Gonatodes albogularis fuscus*. Although Vanzolini y Williams (1967) defined morphological and geographical delimitations for these subspecies, recent literature overlooks them as operational taxonomic units, leading to confusion about their phenotypic and geographical boundaries. This study, therefore, aims to characterize the genetic variation of



DESCRIPCIÓN DE LA TESIS Y/O TRABAJOS DE GRADO

CÓDIGO

AP-BIB-FO-07

VERSIÓN

1

VIGENCIA

2014

PÁGINA

3 de 3

*G. albogularis* across its trans-Andean distribution, using mitochondrial genes COI and 16S. Sequences available from GenBank and those generated by this study were utilized. Phylogenetic analyses were conducted for each gene and concatenated sequences, genetic distances between taxa were determined, haplotype networks were constructed, and a molecular variance analysis (AMOVA) was performed among populations. Two well-supported subclades were identified, with a genetic distance of 0.126 between them. Haplotype network analyses revealed 19 haplotypes for the COI gene and 11 for the 16S gene, with a clear separation between haplogroups. Genetic diversity and differences in population structure, confirmed by neutrality tests and AMOVA, suggest significant differentiation between subspecies. The genealogical analysis of the *G. albogularis* complex identified two distinct lineages, named the Centroamerica, Pacifico, and Caribe (CAPC) clade and the Magdalena (MG) clade, with clear geographical, genetic, and morphological differentiation.

APROBACION DE LA TESIS

Nombre presidente Jurado: Alexander Taborda Marín

Firma:

Firma digital 16-10-2024

Nombre Jurado: Angélica Arenas Rodríguez

Firma:

Firma digital 15-10-2024

Nombre Jurado: Edgard Andrés Bernal Castro.

Firma:

Firma digital 16-10-2024



**De la central para allá *fuscus*, de la central para acá *albogularis*: Aportes al conocimiento de la diversificación del complejo *Gonatodes albogularis*.**

**Juan José Ramírez Vargas**

Universidad Surcolombiana  
Facultad, de Ciencias Exactas y Naturales  
Programa de Biología Aplicada  
Neiva, Colombia  
2024

**De la central para allá fuscus, de la central para acá albogularis: Aportes al conocimiento de la diversificación del complejo *Gonatodes albogularis*.**

**Juan José Ramírez Vargas**

Tesis o trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de:  
**Biólogo.**

Director:

Mauricio Carrillo Avila Ph.D.

Codirector:

Raúl Ernesto Sedano Cruz Ph.D.

Línea de Investigación:

Sistemática molecular, Genética de poblaciones, Filogeografía

Grupo de Investigación:

Ecología y Conservación

BioCon

Universidad Surcolombiana

Facultad, de Ciencias Exactas y Naturales

Programa de Biología Aplicada

Neiva, Colombia

Para mi Mamá y mi Papá.

*"Y entre todas las criaturas del Señor, los geckos destacan por su extraordinaria diversidad y adaptabilidad, un testimonio de la magnificencia de la evolución y la capacidad de la vida para prosperar en casi cualquier entorno." Y cambiar mi vida.*

### **Declaración de obra original**

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 014 de 2018 del Consejo Académico de la Universidad Surcolombiana. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.



---

Juan José Ramírez Vargas

Fecha 22/07/2024



## **Agradecimientos**

Agradezco a mis padres por el apoyo incondicional que me brindaron durante estos años de formación profesional. A mi amigo y director de grado, quien me abrió las puertas del laboratorio de Biodiversidad Molecular aun cuando no tenía la más mínima idea de lo que quería hacer; siempre me apoyó en todo. Al semillero BioCon, donde aprendí a pensar de forma crítica y a trabajar arduamente por alcanzar mis metas. A mis compañeras de semillero, quienes me apoyaron durante todos estos años y, a pesar de todo, siempre estuvieron ahí para mí, compartiendo risas y buenos momentos.

A mi codirector, por creer en mí e interesarse en mi trabajo a pesar de la distancia. También, quiero agradecer a la Fundación Geckos y a su director, quien vio el potencial en este trabajo y siempre estuvo dispuesto a ayudarme, compartiendo el mismo amor y pasión por este interesante grupo. Quiero agradecer a tres personas; Rivero-Blanco, Vanzolini y Williams los cuales no voy a conocer personalmente pero que tengo la fortuna de conocer su legado, en el cual se ve reflejado toda la pasión y dedicación por los geckos neotropicales y fundamentar las bases de esta investigación.

A mis amigos de la universidad, a esas cinco personas con quienes forjamos anécdotas y experiencias a lo largo de estos años. Al rugby, por enseñarme valores para la vida como el trabajo en equipo, el esfuerzo y la perseverancia, y por supuesto, a mis panas de la aldea de la hoja, amigos que este hermoso deporte me dio y a todas y cada una de esas personas que con cada palabra me motivaron a seguir adelante aun cuando quería rendirme.

**¡MUCHAS GRACIAS!**

## **De la central para allá *fuscus*, de la central para acá *albogularis*: Aportes al conocimiento de la diversificación del complejo *Gonatodes albogularis*.**

El gecko de cabeza amarilla, *Gonatodes albogularis*, es una especie politípica con una amplia variación fenotípica, distribuida desde el norte de Suramérica hasta Centroamérica y varias islas. En Colombia, se reportan dos de las cuatro subespecies del complejo: *Gonatodes albogularis albogularis* y *Gonatodes albogularis fuscus*. Aunque Vanzolini y Williams (1967) definieron delimitaciones morfológicas y geográficas para estas subespecies, la literatura reciente las pasa por alto como unidades taxonómicas operativas, generando confusión sobre sus límites fenotípicos y geográficos. Por lo tanto, este estudio busca caracterizar la variación genética de *G. albogularis* en su área de distribución Transandina, utilizando los genes mitocondriales COI y 16S. Se emplearon secuencias disponibles en GenBank y secuencias generadas por este estudio. Se realizaron análisis filogenéticos para cada gen y concatenados, se determinó la distancia genética interespecífica entre los taxones, se construyeron redes de haplotipos y se llevó a cabo un análisis de varianza molecular (AMOVA) entre las poblaciones. Se identificaron dos subclados bien soportados, con una distancia genética de 0.126 entre ellos. Los análisis de redes de haplotipos mostraron 19 haplotipos para el gen COI y 11 para el gen 16S, con una separación clara entre los haplogrupos. La diversidad genética y las diferencias en la estructura poblacional, confirmadas por pruebas de neutralidad y AMOVA, sugieren una diferenciación significativa entre las subespecies. El análisis genealógico del complejo *G. albogularis* identificó dos linajes distintos, denominados clado Centroamérica, Pacífico y Caribe (CAPC) y Magdalena (MG), con diferenciación geográfica, genética y morfológica claras.

**Palabras clave:** Diversidad críptica, Sistemática filogenética, Filogeografía, Geckos, Transandina.

---

**From the Central to the *Fuscus*, from the Central to the *Albogularis*: Contributions to the Understanding of the Diversification of the *Gonatodes albogularis* Complex**

The yellow-headed gecko, *Gonatodes albogularis*, is a polytopic species with extensive phenotypic variation, distributed from northern South America to Central America and several islands. In Colombia, two of the four subspecies of the complex are reported: *Gonatodes albogularis albogularis* and *Gonatodes albogularis fuscus*. Although Vanzolini y Williams (1967) defined morphological and geographical delimitations for these subspecies, recent literature overlooks them as operational taxonomic units, leading to confusion about their phenotypic and geographical boundaries. This study, therefore, aims to characterize the genetic variation of *G. albogularis* across its trans-Andean distribution, using mitochondrial genes COI and 16S. Sequences available from GenBank and those generated by this study were utilized. Phylogenetic analyses were conducted for each gene and concatenated sequences, genetic distances between taxa were determined, haplotype networks were constructed, and a molecular variance analysis (AMOVA) was performed among populations. Two well-supported subclades were identified, with a genetic distance of 0.126 between them. Haplotype network analyses revealed 19 haplotypes for the COI gene and 11 for the 16S gene, with a clear separation between haplogroups. Genetic diversity and differences in population structure, confirmed by neutrality tests and AMOVA, suggest significant differentiation between subspecies. The genealogical analysis of the *G. albogularis* complex identified two distinct lineages, named the Centroamerica, Pacifico, and Caribe (CAPC) clade and the Magdalena (MG) clade, with clear geographical, genetic, and morphological differentiation.

**Keywords:** Cryptic diversity, Phylogenetic systematics, Phylogeography, Geckos, Trans-Andean.

## Contenido

	Pág.
<b>Lista de figuras.....</b>	<b>11</b>
<b>Lista de tablas.....</b>	<b>11</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>12</b>
<b>1. Planteamiento del problema.....</b>	<b>13</b>
<b>2. Justificación.....</b>	<b>14</b>
<b>3. Objetivos.....</b>	<b>15</b>
3.1 Objetivo general.....	15
3.2 Objetivos específicos .....	15
<b>4. Marco teórico.....</b>	<b>15</b>
4.1 El Neotrópico .....	15
4.2 Diversidad del Neotrópico .....	16
4.3 Diversidad críptica.....	18
4.4 Filogenética y Filogeografía .....	19
4.5 <i>Gonatodes albogularis</i> .....	21
<b>5. Antecedentes.....</b>	<b>24</b>
<b>6. Metodología .....</b>	<b>26</b>
6.1 Área y objeto de estudio .....	26
6.2 Extracción, PCR y secuenciación de ADN.....	26
6.3 Análisis filogenéticos.....	27
6.4 Redes de haplotipos .....	28
6.5 Diversidad y estructura genética.....	28
<b>7. Resultados.....</b>	<b>28</b>
7.1 Reconstrucción filogenética.....	29
7.2 Redes de Haplotipos .....	32
7.3 Diversidad y estructura genética de las poblaciones.....	33
<b>8. Discusión .....</b>	<b>35</b>
<b>9. Conclusiones y recomendaciones.....</b>	<b>40</b>
<b>10. Anexos .....</b>	<b>42</b>
1. Secuencias implementadas con unidad taxonómica operativa (OTU's), país localidad y número o estado de acceso de las secuencias en Genbank. ....	42
Nota: NA: No Aplica, PNN; Parque Nacional Natural; SP: Sin Publicar; *nuevas secuencias. ....	44
<b>Bibliografía.....</b>	<b>44</b>

## Lista de figuras

<b>Figura 1. a.</b> Macho de la subespecie denominada <i>G. a. albogularis</i> , <b>b.</b> Macho de la subespecie denominada <i>G. a. fuscus</i> . ....	24
<b>Figura 2.</b> Distribución potencial de <i>G. albogularis</i> de acuerdo con la UICN (2013) (amarillo), los puntos indican las localidades a donde se asocian las secuencias de ADN mitocondrial para el gen COI (rojo) y para el gen 16s (azul). ....	29
<b>Figura 3.</b> Genealogía partir de los genes 16s y COI concatenados, se destacan dos subclados monofiléticos bien soportados a partir de dos métodos de inferencia filogenética IB y ML en color negro y rojo respectivamente. Los dos subclados se denominaron MG coloreado en verde y el denominado CAPC coloreado en morado. ....	31
<b>Figura 4.</b> Red de haplotipos (Hap) del gen COI donde se representa la diversidad haplotípica para cada clado. ....	32
<b>Figura 5.</b> Red de haplotipos (Hap) generado con las secuencias del gene 16S diferenciando cada una de las regiones que componen en clado CAPC .....	33
<b>Figura 6.</b> Mapa que representa geográficamente los terminales del árbol filogenético concatenado para los genes COI y 16S con los clados colapsados usando dos métodos de inferencia filogenética IB (negro) y ML (rojo). ....	37

## Lista de tablas

	Pág.
<b>Tabla 1.</b> Distancias genéticas interespecíficas (distancia P) de dos subespecies de <i>G. albogularis</i> para el gen mitocondrial (COI). ....	30
<b>Tabla 2.</b> Estadísticos descriptivos de la población MG para el gen COI y de la población CAPC para el gen COI y 16s. ....	34
<b>Tabla 3.</b> Análisis de varianza molecular (AMOVA) entre las poblaciones CAPC y MG para el gen COI. ....	34
<b>Tabla 4.</b> Análisis de varianza molecular (AMOVA) entre las subpoblaciones de la población CAPC del gen COI. ....	34
<b>Tabla 5.</b> Análisis de varianza molecular (AMOVA) entre las subpoblaciones de la población MG del gen COI. ....	35

## Introducción

Los patrones de distribución de las especies que habitan e interactúan en un espacio determinado se encuentran influenciados directamente por los cambios que sufre el mismo. Dichos cambios pueden tener repercusiones en las dinámicas poblacionales y en el transcurso del tiempo estos cambios pueden llegar a generar procesos de varianza y dispersión (Gamble, Bauer, et al., 2008a).

El Neotrópico es un espacio que funciona como un macro laboratorio, que permite observar cómo los eventos que transforman el paisaje son motores de la diversidad de esta zona. Uno de los eventos más relevantes se dio durante el Mioceno con el levantamiento de los Andes Orientales ~ 12 Ma y los Andes de Mérida, evento orogénico que dividió la cuenca del río Orinoco y el Amazonas dando así origen a lo que hoy es Cis y Transandino (Albert et al., 2006; Cooper, 1995; Colletta et al., 1990; Hazzi et al., 2018).

Esta metamorfosis geológica generó en el transcurso del tiempo una topografía heterogénea con formación de nuevos ríos que trazaron su curso a través de valles y cañones, gran variedad de pisos térmicos cada uno con sus propias características climáticas, gradientes de temperatura, humedad y precipitaciones, entre otros fueron factores abióticos que actuaron como motores de cambios bióticos como las coberturas vegetales, a su vez dando paso a una variedad de ecosistemas que albergaron una composición de comunidades sin precedentes (Hoorn, 1993; Hoorn et al., 2010).

Esta serie de cambios ecológicos repercutieron en la distribución y diversidad de las especies. Una hipótesis de las consecuencias de este proceso es una de las mayores radiaciones de vertebrados en la historia, la cual se dio en los peces de agua dulce (Albert y Reis., 2011). Con el fin de entender estos procesos, la biogeografía emerge como una herramienta fundamental para comprender la biodiversidad al explorar cómo y por qué las especies se distribuyen en diferentes regiones. Esta disciplina no solo traza los patrones de distribución geográfica de la vida, sino que también investiga los procesos históricos, ecológicos y evolutivos que han moldeado estas distribuciones a lo largo del tiempo (Cabrera y Willink, 1973).

La biogeografía revela las conexiones profundas entre los organismos y sus entornos (Williams y Ebach, 2008). Pero también es la base para que otras herramientas como la filogeografía puedan revelar la historia evolutiva de las especies mediante el análisis de sus linajes genéticos. Al combinar datos genéticos con información sobre la distribución geográfica (Avise, 2000). En el contexto actual, la filogeografía juega un papel crucial en la conservación de la biodiversidad. Al identificar linajes genéticos únicos y poblaciones crípticas, esto sobre todo en el Neotrópico, donde la diversidad críptica es latente, sobre todo en grupos como los anfibios y reptiles, en grupos con una alta distribución como *Pristimantis*

(Jiménes de la Espada, 1875) (Franco-Mena et al., 2023; Trevisan et al., 2020), *Rhinella* (Fitzinger, 1826) (Acevedo et al., 2016; Mittan-Moreau et al., 2022), Gymnophthalmidae (Diago-Toro et al., 2021).

Estas características también las cumplen los geckos neotropicales, siendo este el objeto de estudio de este trabajo *G. albogularis* (Duméril y Bibron, 1836), donde a pesar que plantea un reto por su compleja taxonomía, este grupo y su área de distribución Transandina brindan un modelo y un escenario para comprender las dinámicas biogeográficas y evolutivas.

## 1. Planteamiento del problema

Dentro de los reptiles una de las clases más diversas es Squamata con 11.769 especies, este orden presenta una alta variedad de morfotipos y hábitos de vida, siendo un grupo cosmopolita, en donde una de las superfamilias más diversas es Gekkota, la cuál cuenta con 2,316 especies confirmadas de geckos (Uetz y Hošek, 2024).

En cuanto a los geckos neotropicales, principalmente se refiere a las especies de la familia Sphaerodactylidae, esta familia cuenta con 231 especies, que se distribuyen mayormente en el Neotrópico y géneros como *Sphaerodactylus* (Wagler, 1830) y *Gonatodes* (Fitzinger, 1843) son los que presentan una mayor diversidad. Para *Gonatodes* se han descrito un total de 34 especies (Uetz y Hošek, 2024) de las cuales ocho de ellas se han reportado para Colombia; *G. humeralis* (Guichenot, 1855), *G. chucuri* (Meneses-pelayo y Ramírez, 2020), *G. castanae* (Carvajal-Cogollo, Eguis-Avendaño y Meza-Joya, 2020), *G. vittatus* (Lichtenstein y Martens, 1856), *G. riveroi* (Stuaro y Avila, 2011), *G. ligiae* (Donoso-Barros, 1967), *G. concinnatus* (O'Shaughnessy, 1881) y *G. albogularis* (Duméril y Bibron, 1836).

Esta última especie se considera como un complejo de especies pues cuenta con cuatro subespecies, de las cuales dos se encuentran reportadas para Colombia; *G. a. albogularis* (Duméril., y Bibron, 1836) y *G. a. fuscus* (Hallowell, 1855), esto, resulta ser muy común en el género pues *G. albogularis*, no es la única especie que exhibe diversidad críptica, pues *G. concinnatus* también se puede clasificar como un complejo de especies debido a las similitudes morfológicas entre las especies del complejo (Caicedo-Portilla y Suárez-Badillo, 2020; Sturaro y Avila-Pires, 2011). Esto ha llevado a que se considere que la diversidad del género para Colombia se encuentre subestimada (Caicedo-Portilla y Suárez-Badillo, 2020; Carvajal-Cogollo et al., 2020; Meneses-Pelayo y Ramírez, 2020).

Esta problemática de la subestimación de la biodiversidad se da principalmente por la presencia de diversidad críptica latente en complejos como los ya mencionados, siendo una consecuencia de esta la asignación taxonómica, pues con base en variaciones específicas en

algunas poblaciones se describen especies, claro ejemplo de esto son las múltiples sinonimias de *G. albogularis* (Rivero-Blanco, 1968; Uetz y Hošek, 2024), puesto que este presenta una amplia gama de coloración céfalo dorsal que puede ir desde amarillo claro hasta naranja oscuro (Rivero-Blanco, 1968), igualmente sucede respecto a los caracteres merísticos, lo que se observa es que presentan mucha variación entre localidades (Vanzolini y Williams, 1962).

Sumado a la ambigua identificación morfológica, este complejo tiene un amplio rango de distribución, el cual es Transandino, y en Colombia se encuentra en las tierras bajas de la cuenca del Magdalena, el Cauca, el Pacífico y Caribe (Ayala, 1986; Rivero-Blanco, 1979).

En consecuencia, la presencia generalizada de especies crípticas con posibilidades de ser genéticamente distintas dificulta la estimación de la diversidad en una escala regional y global, así complicando los esfuerzos de conservación de especies y el control de plagas o enfermedades (Bálint et al., 2011; Poulin y Pérez-Ponce de León, 2017), por lo tanto, esta investigación busca entender ¿cómo es la estructura genética del complejo *Gonatodes albogularis* en su distribución Transandina?

## 2. Justificación

Según los datos del Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia (SIB, 2024), Colombia cuenta con 591 especies de reptiles, siendo la especie con más observaciones *Gonatodes albogularis* con un total de 38.432 registros, este alto número de registros se debe a su amplio rango de distribución, pero también a la diversidad críptica latente en esta especie.

Comprender la diversidad críptica es crucial, en escenarios de cambio climático, donde las especies con diversidad críptica son las más afectadas, pues tienen más probabilidad de extinguirse sin ni siquiera poderlas identificar y delimitar correctamente (Bálint et al., 2011). Esta limitación resulta ser una barrera a la hora de estimar la diversidad en una región, pues la presencia de esta pudiera estar subestimando la diversidad y por ende subestimando su estado de conservación.

Un ejemplo de esto es el caso de la rana de cristal de la especie *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Boettger, 1893), este anuro se distribuye en Centroamérica y América del Sur, Durante mucho tiempo, fue considerada como una especie homogénea en todo su rango de distribución, sin embargo Mendoza-Henao et al., (2020) encontraron diferencias morfológicas, acústicas y genéticas entre las poblaciones en su rango de distribución, esto dio como resultado la resurrección de *H. viridissimum* (Taylor, 1942) y la postulación de tres especies candidatas a partir de los resultados obtenidos. Estos hallazgos demuestran que el estado de conservación menor preocupación (LC), no refleja adecuadamente las distintas



amenazas a las poblaciones genéticamente distintas. Otro caso similar fue el reportado por Guayasamin et al., (2022), quienes descubrieron dos nuevas especies de ranas de cristal en otro complejo del género *Hyalinobatrachium*, dichas especies al ser descritas se catalogaron siguiendo los criterios de la UICN como en peligro de extinción.

La pérdida de diversidad resulta ser alarmante, sin embargo, estudios que implementan técnicas moleculares, han resultado ser útiles para entender y categorizar la diversidad críptica en reptiles (Leaché et al., 2009; Pinto-Sánchez et al., 2015; Rato et al., 2016; Villamil et al., 2019; Welton et al., 2014). La importancia de este estudio radica en que a pesar de que *G. albogularis* es la especie de reptil más común en Colombia es aún muy poco estudiada y mucho menos, desde una perspectiva genética.

Siendo este el primer estudio de este tipo, que se centra en esta especie resulta crucial para comprender mejor la diversidad genética y estructural de *G. albogularis*, lo que puede tener implicaciones para dilucidar especies crípticas, en su conservación en Colombia y el resto de su área de distribución.

### 3. Objetivos

#### 3.1 Objetivo general

Caracterizar la variación genética de *G. albogularis* en su área de distribución Transandina.

#### 3.2 Objetivos específicos

Analizar la variación genética de *G. albogularis* utilizando marcadores tipo mtDNA.

Reconstruir una genealogía con secuencias parciales de ADN mitocondrial par *G. albogularis*.

### 4. Marco teórico

#### 4.1 El Neotrópico

En el planeta existen regiones geográficas terrestres las cuales presentan características ecológicas específicas, estas son delimitadas principalmente por un conjunto homogéneo de

características bióticas, que difiere de las regiones circundantes debido a barreras ecológicas, a esto se le conoce como regiones biogeográficas (Cabrera y Willink, 1973; Morrone, 2014).

El Neotrópico del griego *neos* = “nuevo” hace referencia a la región tropical del continente americano “nuevo mundo”, esta región biogeográfica, abarca parte de centro América, las islas del Caribe en el Pacífico hasta las islas Galápagos, y casi la totalidad de Suramérica exceptuando, el sur de Chile y la Patagonia, pues dicha zona se considera parte de la región Antártica (Morrone, 2014). Geológicamente el Neotrópico se encuentra distribuido en tres placas tectónicas; la Norteamericana, Caribe y la Suramericana (Scotese et al., 2001). El Neotrópico actual se formó a través de una serie de procesos complejos y prolongados. Donde la tectónica de placas tiene el papel fundamental, iniciando en el Mesozoico tardío (144 – 66 Ma) con la segunda fragmentación del supercontinente Gondwana donde América del sur se empieza a separar de la actual África (~140 Ma) abriendo el atlántico sur (Scotese et al., 2001).

Otro evento importante que modeló el actual Neotrópico fue el surgimiento la mayor cadena montañosa del mundo, con más de 7000 kilómetros a lo largo de la costa occidental de América del sur, el proceso orogénico del levantamiento de los Andes inició en el Cretácico (Milnes, 2015) esto a partir de la subducción de la placa de Nazca en la placa Sudamericana, donde la compresión resultante de esta subducción ha levantado gradualmente los Andes (Sobolev y Babeyko, 2005). Se cree que este levantamiento se da de sur a norte y del occidente al oriente, siendo la ramificación de los Andes Colombianos en tres los que se han originado más recientemente, iniciando en el Paleoceno y el Eoceno, pero fue durante el Mioceno cuando se produjo un mayor levantamiento (Cardona et al., 2018; McCourt et al., 1984), estos eventos orogénicos, moldearon el paisaje que hoy en día presenta esta región

El levantamiento de los Andes Orientales (~15 -13 Ma) (Mora et al., 2010) y la Cordillera de Mérida (~8 Ma) (Duque-Caro, 1990), definieron los límites de las cuencas modernas de los ríos Magdalena, Maracaibo y Orinoco, esto dio origen a la división que hoy se conoce como cisandino (territorios de la cuenca del Orinoco y Amazonas) y Transandino (territorios del flanco occidental de la Cordillera Oriental y los Andes de Mérida) (Albert et al., 2006; Duque-Caro, 1990).

Uno de los últimos eventos importantes en la formación del Neotrópico y la región Transandina fue la culminación del istmo de Panamá del Mioceno tardío al Plioceno (~10-3 Ma) (Barat et al., 2014; Duque-Caro, 1990; Iturralde-Vinent, 1999), esto separó el Océano Pacífico del Océano Atlántico y actuó como un puente que permitió el paso de fauna del norte del continente americano al sur y viceversa, a este evento se le conoce como el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI, por sus siglas en inglés) (Carrillo et al., 2014).

## 4.2 Diversidad del Neotrópico

En nuestro planeta, los patrones de diversidad tienden a ser mayores hacia las latitudes tropicales (Hillebrand, 2004). Para explicar esta diversidad se plantean distintos mecanismos abióticos, como “la hipótesis del tiempo”, donde la riqueza de especies está correlacionada con el tiempo de especiación en los distintos grupos en el Neotrópico (Mittelbach et al., 2007). Esta hipótesis plantea que desde la separación de Suramérica de Gondwana y el total aislamiento de otros continentes tropicales, América del sur se diversificó y evolucionó cerca de 90 Ma como una “isla aislada”, lo cual se ve reflejado en la fauna de mamíferos del sur, caso muy comparable en cuanto a linajes endémicos con el de la fauna australiana (Carrillo et al., 2014). Esto, sumado a las condiciones climáticas “estables”, debió favorecer la baja tasas de extinción, lo cual preservaría las especies en el tiempo (Hoorn et al., 2010; Mittelbach et al., 2007).

Otro factor importante en la diversificación del Neotrópico fue el surgimiento de los Andes (Hoorn et al., 2010; Kattan et al., 2004), pues la aparición de esta cadena montañosa favoreció la especiación alopátrica (Hoorn et al., 2010); produjo vicarianza geográfica a partir del aislamiento genético, entre poblaciones de tierras bajas en los dos flancos de la cordillera de los Andes (Quintero et al., 2013); incrementó la heterogeneidad de hábitats del sur al norte de América, lo cual favoreció los procesos de radiación adaptativa (Albert et al., 2006; Lynch, 1999). Con este entorno cambiante los nuevos linajes andinos, se pudieron dispersar dentro de otros biomas neotropicales (Hoorn et al., 2010; Rahbek et al., 2019).

Con el surgimiento de la cordillera Oriental, y la formación del sistema trans y cisandino se ha logrado evidenciar la radiación de linajes endémicos asociados a las cuencas del río Magdalena, Orinoco y la vertiente del Pacífico (Albert et al., 2006; Hazzi et al., 2018), un ejemplo de esto es la diversidad de especies y de clados de peces endémicos de cada una de las cuencas y cómo estos se relacionan filogenéticamente entre sí, siendo los clados de la cuenca del río Magdalena mucho más emparentados con los peces de la cuenca del río Maracaibo, esto debido posiblemente a la extinción parcial de taxones cisandinos, seguida de la dispersión de congéneres de la cuenca del río Magdalena esto tras una incursión marina en el Mioceno tardío (Albert et al., 2006).

Estos factores abióticos, sumado a factores bióticos como las interacciones planta-animal como dispersores de semillas y polinizadores, han impulsado o restringido los procesos de diversificación de especies. Un ejemplo es que aún se desconocen cuáles son los polinizadores de muchas familias de plantas (Galletto et al., 2022) y aún se siguen revelando interacciones sorprendentes, como el caso de la rana arborícola *Xenohyla truncata* (Izecksohn, 1959), la cual se logró evidenciar que es un polinizador de varias especies de plantas en la Amazonia brasileña (de-Oliveira-Nogueira et al., 2023).

Estudios más recientes como el presentado por Meseguer et al. (2022), abordan la diversidad neotropical con datos filogenéticos de 12.512 especies de plantas y tetrápodos donde, sugieren que la diversidad de plantas aumentó en el tiempo, mientras que la diversidad de tetrápodos se acumuló lentamente y disminuyó en ciertos periodos de tiempo, posiblemente debido a las diferentes respuestas al cambio climático, lo cual podría indicar una mejor capacidad de adaptación de las plantas a los cambios climáticos.

Todos estos factores han condicionado a que la región neotropical sea la más diversa en el planeta. Se estima que, de la diversidad global de fauna, el Neotrópico alberga el 34,3% de peces de agua dulce (Albert et al., 2020), el 38% de especies de aves, el 24,9% de especies de mamíferos y un 43% de especies de anfibios y un 33,8% de especies de reptiles (Meseguer et al., 2020). En particular se estima un total de 3345 especies de lagartos para el Neotrópico (Uetz y Hošek, 2024). Pero la ya rica biodiversidad neotropical, se le añade una capa más de dificultad, pues la diversificación es tan alta que existen muchos linajes genéticos, cuya variación morfológica es indistinguible entre los mismos, a esto se le conoce como diversidad oculta.

### 4.3 Diversidad críptica

Las altas tasas de diversidad neotropical también traen sus retos para entender la misma, siendo la diversidad críptica una de ellas. Este término se usa para referirse a la existencia de especies que son morfológicamente muy similares o incluso indistinguibles entre sí, generalmente con una amplia distribución, pero que son genéticamente distintas y representan linajes evolutivos diferentes (Fouquet et al., 2007). Este fenómeno es especialmente prevalente en la región neotropical, conocida por su inmensa biodiversidad y complejidad ecológica.

Comprender la diversidad es importante pues estos complejos de especies, subestiman la diversidad de la región, y el no reconocer las especies crípticas puede obstaculizar los esfuerzos de conservación ya que pueden estar en mayor peligro de lo estimado, lo que requiere estrategias de conservación específicas (Bickford et al., 2007).

Las especies con diversidad críptica, desafían los métodos tradicionales de identificación de especies basados principalmente en caracteres morfológicos. Un ejemplo de ello, los anfibios y reptiles donde las diferencias dentro de un mismo género llegan a ser muy sutiles, como sucede con los anfibios del género *Pristimantis* (Franco-Mena et al., 2023) o *Rhinella* (Rivera et al., 2022) y lagartos de la familia Teiidae (Gray, 1827) (Giugliano et al., 2013) o del género *Anolis* (Daudin, 1802) (Guarnizo et al., 2016).

Entender la diversidad críptica puede llevar a tener implicaciones taxonómicas, en donde las especies se reclasifican basándose en diferencias genéticas sumado a evidencia morfológica,

biogeográficas ecológicas, o bio-acústicas (Orrico et al., 2017). Al uso de la mayor cantidad de información disponible se le conoce como “taxonomía integrativa” (Magalhães et al., 2018), siendo una fuente de información robusta los análisis genéticos (Espíndola et al., 2016).

Ante este panorama tan caótico, la implementación de evidencia genética, resulta fundamental para revelar la diversidad críptica. Esto se puede realizar mediante técnicas como la secuenciación de ADN y el *Barcoding*, en donde se puede llegar a identificar diferencias entre los linajes de organismos morfológicamente similares (De La Salle et al., 2005; Mulcahy et al., 2022; Vences et al., 2012). Este enfoque ha permitido descubrir numerosas especies crípticas, proporcionando una visión más precisa de la biodiversidad y facilitando estudios de filogenia y biogeografía (Cheng et al., 2024). Tal es el caso de los geckos, grupo en el que muchas especies se descubren mediante análisis genéticos a pesar de tener características físicas similares (Uetz et al., 2020).

#### 4.4 Filogenética y Filogeografía

Con el fin de entender los procesos macroevolutivos, que modelan la diversidad de las especies existen disciplinas como la “sistemática filogenética”, esta es una herramienta que permite clasificar la diversidad, siendo el objetivo de los análisis filogenéticos estimar la historia evolutiva de un grupo a partir de relaciones entre ancestro-descendientes. Estas relaciones se representan comúnmente mediante árboles filogenéticos, los cuales ilustran las hipótesis sobre los puntos de divergencia entre linajes (Faith, 1992; Hennig et al., 1999).

Los métodos para reconstruir las relaciones filogenéticas se basan en algoritmos bastantes complejos y robustos. Uno de los primeros métodos en ser implementado fue la máxima parsimonia (MP) en donde el pensamiento parsimonioso, acepta la solución más simple sobre la más compleja, para los árboles filogenéticos se prefiere el árbol que implica la mínima cantidad de cambios evolutivos (Swofford, 1996). Este método además de la matriz de datos base, usa la menor cantidad posible de datos *a priori*, por lo tanto, los caracteres usados para inferir el árbol filogenético tienen la misma influencia sobre el análisis (Hennig, 1968). Este método se puede ver afectado en su resultado final, por lo que se ha denominado atracción de ramas largas, esto hace que el árbol generado se encuentre adulterado cuando la cantidad de caracteres hipoplásicos es mayor a los caracteres homólogos (Felsenstein, 1978; Bergsten, 2005).

Existen otros métodos más robustos como Máxima verosimilitud (ML por sus siglas en inglés) e Inferencia Bayesiana (IB) difieren de métodos como MP, por la inclusión de información *a priori*, sobre los caracteres, siendo los más implementados las secuencias de nucleótidos de ADN. El método ML implica calcular todos los posibles árboles filogenéticos,

que se podrían derivar a partir de la matriz implementada en el análisis, esto con base en un modelo previamente seleccionado que se ajusta a la naturaleza de los datos, además de considerar todos los árboles posibles, el método de máxima verosimilitud también debe estimar la longitud de las ramas para cada árbol. La longitud de las ramas representa el número de cambios evolutivos que ocurren a lo largo de una rama específica del árbol (Brooks et al., 2007).

Uno de los contras de este método, es la “repulsión” de grupos hermanos, esto se da cuando se ubican en las ramas largas de los árboles, además que este método resulta ser muy demandante, pues requiere un gran poder de cómputo, debido a la necesidad de evaluar un gran número de árboles posibles y sus respectivas longitudes de ramas (Siddall, 1998).

Por otro lado, métodos como inferencia bayesiana (IB) estiman la probabilidad de qué tan bien los árboles filogenéticos son explicados por los datos. Este enfoque se basa en el teorema de Bayes, que combina la probabilidad previa de un árbol con la verosimilitud de los datos arrojados por ese árbol para calcular la probabilidad posterior (Huelsenbeck et al., 2001). La inferencia bayesiana, por lo tanto, proporciona una distribución completa de probabilidad posterior sobre los posibles árboles filogenéticos, en lugar de identificar un único árbol o "un árbol mejor" como lo hace el método de máxima verosimilitud (ML) (Brooks et al., 2007; Huelsenbeck et al., 2001).

Una de las ventajas que tiene la IB es el uso del algoritmo *Markov Chain Monte Carlo* (MCMC), que permite realizar búsquedas eficientes a través del espacio de posibles árboles filogenéticos. En lugar de evaluar exhaustivamente todos los árboles posibles, MCMC toma "atajos" al muestrear preferentemente aquellos árboles que tienen una alta probabilidad posterior (Barido-Sottani et al., 2023). Esto se ve reflejado en el poder de cómputo necesario para realizar este tipo de cálculos siendo mucho más eficiente que ML.

Con estos métodos de análisis la filogenia permite entender e identificar los linajes mediante árboles filogenéticos, pero disciplinas como la filogeografía permiten analizar en conjunto los patrones demográficos y la distribución geográfica de linajes evolutivos (Avise, 2000). Esto, a partir de la información que suministra el ADNmt, pues debido a que presentan características como: una mayor tasa de mutación, tamaño menor en comparación al ADN nuclear, ausencia de recombinación debido a la herencia matrilineal, lo convierten en una herramienta que permite comprender la historia demográfica de los linajes, con menor dificultad y una resolución ideal (Avise, 2000; Buckland et al., 2014; Gamble., et al., 2008b; Lundberg et al., 2011).

La implementación de marcadores mitocondriales en estudios filogeográficos es una herramienta útil para abordar la diversidad críptica que presentan distintos grupos taxonómicos (Hasbún et al., 2005; Stephen et al., 2013; Suárez-Atilano et al., 2014). Un concepto que permite abordar la diversidad críptica es ESU (Unidad Significativa Evolutiva,

por sus siglas en inglés) pues este refleja la estructura filogeográfica que podría asumirse como un potencial adaptativo que tiene la diversidad necesaria para una futura especiación (Moritz, 1994; Pestano et al., 2003). Estos marcadores mitocondriales permiten explorar la diversidad en un grupo como los geckos neotropicales, quiénes son un grupo con una diversidad críptica latente y poco explorada, en donde *G. albogularis* al ser el más representativo resulta de gran interés por su amplia distribución y su difícil identificación por métodos convencionales

#### 4.5 *Gonatodes albogularis*

Cuando se habla de geckos, se hace referencia a la superfamilia Gekkota, esta agrupa a siete familias entre ellas la familia Sphaerodactylidae, esta representa el 14,5% de la diversidad de especies de geckos (Uetz y Hošek, 2024). Se distribuye al occidente del continente asiático, en el extremo occidental de la costa africana y al extremo oriental de África ecuatorial, pero la mayor representación de esta familia se encuentra distribuida al norte de Sudamérica, Centroamérica y el Caribe (Gamble, Bauer, et al., 2008a).

La historia evolutiva de los geckos del nuevo mundo es muy antigua, y se plantean diversas hipótesis para explicar diversificación de estos en el Neotrópico; como el transporte humano, dispersión y vicarianza, como evidencia de ello las reconstrucciones filogenéticas sugieren que el linaje más antiguo de estos geckos neotropicales es de origen Gondwánico (Bauer, 1993; Gamble., et al., 2008a; Gamble et al., 2011).

Este linaje monofilético surge a mediados del Cretácico (~95Ma), dicho linaje agrupa a las especies de la familia Sphaerodactylidae, dicha familia tiene una mayor representatividad en Suramérica pues se estima que el 70% de las especies habitan esta zona, (Gamble et al., 2008b, 2008a; Gamble et al., 2011; Uetz y Hošek, 2024).

La familia Sphaerodactylidae cuenta con 12 géneros (Uetz y Hošek, 2024). Siete de ellos se distribuyen en el Neotrópico; *Aristelliger* (Cope, 1861), *Chatogekko* (Andersson, 1918), *Coleodactylus* (Parker, 1926), *Sphaerodactylus* (Wagler, 1830), *Lepidoblepharis* (Peracca, 1897), *Pseudogonatodes* (Ruthven, 1915) y *Gonatodes* (Fitzinger, 1843) quien, cuenta con 34 especies endémicas del Neotrópico y su diversificación se registra a comienzos del Oligoceno (~35 Ma) (Gamble et al., 2008a).

La especie típica del género es *Gonatodes albogularis* (Duméril y Bibron, 1836) la cual diverge de su ancestro común en el Mioceno (~ 13 Ma), (Gamble et al., 2008a). Este es un gecko con dimorfismo sexual con tamaño promedio en machos de 88 mm y las hembras de 78 mm. Además, presentan una pupila circular, dos filas laterales de escamas en los dedos de pies y manos. El dimorfismo sexual se extiende al área de la gula que puede ser de color

amarillo o naranja en los machos, en las mejillas y la zona labial, puede presentar machas azules claras o más brillantes, mientras las hembras presentan un patrón de color menos vistoso (Rivero-Blanco, 1979).

Los caracteres merísticos de esta especie presentan la siguiente configuración de escamas: Supralabiales son 5-6 (5,2); infralabiales de 4-5 (4,2); geneiales de 2-3 (2,2); las supraciliares de 0-2 (0,5); ventrales 40-59 (47,9); infradistales tercer dedo de 9-12 (10,9); las infraproximales tercer dedo de 3-5 (3,5); infradigital tercer dedo de 13-17 (14,8); infradistales cuarto dedo de 10-13 (11,5); infraproximales cuarto dedo de 5-8 (6,9); infradigital cuarto dedo de 16-20 (18,5). Un carácter diagnóstico es la lepidosis subcaudal que puede ser tipo A o B (Rivero-Blanco, 1979).

En cuanto a su rango de distribución actual *G. albogularis* se encuentra en Centroamérica, algunas islas del Caribe, Venezuela y Colombia (Peters y Donoso-Barros, 1970; Savage, 2002), también se ha reportado como introducido en la Florida (EE. UU) (Krysko, 2005). En Colombia tiene una distribución, mayormente Transandina y entre los valles interandinos, la región Caribe, Pacífico y la región nororiental de Colombia (Ayala, 1986). En Venezuela tienen una distribución Transandina en el occidente de Venezuela y en la cuenca del río Maracaibo (Rivero-Blanco, 1979) aunque hay reportes Cisandinos (Portilla y Gutiérrez-Lamus, 2020; Vanzolini y Williams, 1962).

*G. albogularis* es un gecko diurno, el cual se ha visto activo hasta 22 horas, este es de hábitos mayormente arborícolas pero también se puede observar habitando en escombros y en simpatria con *G. vittatus* (Rivero-Blanco, 1968). Esta especie es frecuentemente observada en entornos perturbados y muy antropizados, puede ser encontrada en una gran variedad de hábitats desde el Bosque Seco Tropical hasta los Bosques Húmedos Tropicales entre los 0-1500 m.s.n.m, (Peters y Donoso-Barros, 1970; Rivero-Blanco, 1968; Serrano-Cardozo et al., 2007).

Esta especie se encuentra catalogada por la IUCN como menor preocupación (LC) (Chaves et al., 2022), pues se considera que sus poblaciones son estables, lo que no se considera es la diversidad críptica latente de esta especie, ni las problemáticas taxonómicas de la misma, que parten por la descripción del ejemplar tipo en 1836 realizada por Duméril y Bibron como *Gymnodactylus albogularis* a partir de un ejemplar colectado en Martinica. El análisis comparativo sugiere que el ejemplar tipo conservado en el museo d'Histoire Naturelle de París No.1779, no pertenece a dicha localidad, pues desde que fue descrita la especie con esa localidad tipo no se ha vuelto a reportar (Breuil, 2009); sin embargo, este material tipo concuerda con las poblaciones colombianas y del estado de Zulia en Venezuela (Vanzolini y Williams, 1962). Según Rivero-Blanco (1968) es muy probable que el material tipo fue colectado en una localidad desconocida, pero cercana al lago de Maracaibo, pues el colector Mr Plee también recolectó peces en esta zona y los envió al museo de París (Cuvier et al., 1829).



Debido a la amplia distribución y variación fenotípica, *G. albogularis* es considerado una especie politípica (Vanzolini y Williams, 1962), pues cuenta con cuatro subespecies: *G. a. albogularis* (Duméril, A., Bibron, 1836), *G. a. fuscus* (Hallowell, 1855); *G. a. Notatus* (Reinhardt y Lütken, 1862); *G. a. dodinii* (Rivero-Blanco C, 1964).

Siendo las que tienen mayor representatividad *G. a. albogularis* (Figura 1a) y *G. a. fuscus* (Figura 1b), la principal diferencia entre estas dos subespecies se da principalmente en el patrón subcaudal donde *G. a. albogularis* presenta un patrón tipo A (1'1'2'') mientras que *G. a. fuscus* presenta un patrón tipo B (1'1'1'), aunque Rivero-Blanco (1979) menciona que *G. a. fuscus* puede tener configuración tipo A también, las variaciones entre estas dos subespecies también se dan en la coloración céfalo dorsal, mientras que *G. a. albogularis* presenta una coloración amarillenta o naranja con reticulaciones irregulares (Figura 1a).

*G. a. fuscus* exhibe una capucha que puede ser amarilla o naranja pero es homogénea (Figura 1b); otra variación se da en la extensión de la mancha labial, donde esta es continua para *G. a. albogularis* y va desde la segunda supralabial hasta la zona prehumeral (Figura 1a), mientras que *G. a. fuscus* esta mancha se encuentra limitada a la zona labial (Figura 1b). La coloración del mentón en *G. a. albogularis* puede ser amarilla o naranja claro, mientras que la coloración del mentón en *G. a. fuscus* es naranja oscuro (Rivero-Blanco, 1979).

Los caracteres merísticos para *G. a. albogularis* constan de: Supralabiales de 5-6, (5,1); infralabiales de 4-5 (4,1); geneiales de 2-3 (2,1); supraciliares de 0-1 (0,1); ventrales de 43-51 (48,0); infradistales tercer dedo de 9-12 (11,0); infraproximales tercer dedo de 3-5 (3,5); infradigitales tercer dedo de 13-17 (14,7); infradistales cuarto dedo de 10-13 (11,7); infraproximales cuarto dedo de 5-8 (6,7); infradigitales cuarto dedo de 16-20 (18,1) (Rivero-Blanco, 1979).

Mientras que los caracteres merísticos de *G. a. fuscus* constan de: Supralabiales de 4-6 (5,4); infralabiales de 5-7 (6,0); geneiales de 2-3 (2,2); supraciliares ausentes; ventrales de 42-59 (52,2); infradistales tercer dedo de 12-14 (13,0); infraproximales tercer dedo de 3-4 (3,8); infradigitales tercer dedo de 15-18 (16,8); infradistales cuarto dedo 13-15 (14,2); infraproximales cuarto dedo 4-8 (6,8) (Rivero-Blanco, 1979).

Respecto a la distribución de las subespecies Rivero-Blanco (1979), menciona *G. a. albogularis* se distribuye de forma Transandina en la cuenca del río Maracaibo para Venezuela y al noreste de Colombia y para *G. a. fuscus* se distribuye en los valles interandinos del Magdalena y el Cauca y en Centroamérica y el caribe (Rivero-Blanco, 1979; Vanzolini y Williams, 1962).

Debido a su amplio rango geográfico y a una intrigante variación de la coloración de su apariencia externa, sumado a la poca variación de sus caracteres merísticos es que *G.*

*albogularis* se hace difícil su correcta identificación. Es aquí donde los marcadores moleculares surgen como una importante herramienta en el aporte de estas investigaciones en donde la variación genética aún no ha sido examinada.



**Figura. 1. a.** Macho de la subespecie denominada *G. a. albogularis*, **b.** Macho de la subespecie denominada *G. a. fuscus*.

## 5. Antecedentes

En Colombia, el estudio de la sistemática filogenética y la filogeografía de los lagartos ha avanzado considerablemente, aunque ciertos grupos, como la familia Sphaerodactylidae, aún no han sido plenamente investigados. Dentro de esta familia, *G. albogularis* se destaca por su alta representatividad y amplia distribución, sin embargo, es un taxón que ha recibido relativamente poca atención en comparación con otros reptiles.

Aspectos citogenéticos han sido estudiados por Schmid et al. (2014), donde evaluaron cuatro especies del género *Gonatodes* entre ellas *G. albogularis* encontrando en el cariotipo 16 pares de cromosomas telocéntricos, donde todos los cromosomas presentan una heterocromática constitutiva distinta en su región centromérica. Existe un solo trabajo donde se estudia la embriología de *G. albogularis*, este se centra en el desarrollo de las extremidades y analiza los patrones de condrogénesis y osificación desde las etapas embrionarias tempranas hasta crías y revela la presencia de ciertos elementos que se cree que se pierde en la evolución de los escamados (Leal et al., 2010).

Donde se evidencia un mayor número de publicaciones es en tópicos de historia natural, aspectos reproductivos examinados por Serrano-Cardozo et al. (2007b) quienes investigan las características reproductivas de *G. albogularis* en un bosque seco tropical con actividad reproductiva continua, encontrando que las hembras adultas se reproducen durante todo el año. Carvajal-Ocampo et al. (2019) reportó casos de puestas comunales en bromelias por las hembras de *Gonatodes albogularis*.

Estudios del comportamiento se han investigado cómo el impacto de la temperatura en el microhábitat influye en el comportamiento de escape de *G. albogularis*. Se encontraron correlaciones negativas entre la temperatura del microhábitat y la distancia entre el gecko y los depredadores en el momento de iniciar el escape, así como la distancia hasta el refugio más cercano (Domínguez et al., 2015). También se ha explorado el comportamiento ondulatorio de la cola como una señal disuasoria en presencia de los depredadores, siendo los machos los que presentan con mayor frecuencia este tipo de comportamiento (Alonso et al., 2010). Aspectos como la autotomía caudal también han sido estudiadas, donde la pérdida de la cola afecta el comportamiento de escape ya que los machos con cola intacta permiten que los depredadores se acerquen más, lo que exhibe una correlación negativa entre la distancia de aproximación y la longitud de la cola (Domínguez et al., 2015).

En aspectos morfológicos y taxonómicos, los mayores exponentes son Rivero-Blanco (1968) y Vanzolini y Williams (1962) los cuales proponen y se cuestionan la identidad de las subespecies *G. a. albogularis* y *G. a. fuscus* e indagan profundamente en la identidad de los mismos. Aunque aún no se ha llegado a estudiar esta especie desde un punto de vista molecular trabajos como los de Carvajal-Cogollo et al. (2020) y Meneses-Pelayo y Ramírez, (2020) incorporan secuencias de *G. albogularis* en sus análisis, a pesar de no ser el objeto de estudio, en sus conclusiones y sugieren la importancia de comprender dicho complejo de especies.

## 6. Metodología

### 6.1 Área y objeto de estudio

Este estudio se realizó en el área de distribución Transandina de *G. albogularis*. La obtención de las muestras para este estudio provino principalmente de Colombia a partir de donaciones de 13 tejidos y 24 secuencias suministradas por la Fundación Geckos principalmente de la región Caribe, 44 secuencias de ADN previamente reportadas en la base de datos del NCBI y nueve secuencias obtenidas por este estudio para un total de 90 muestras.

Las secuencias obtenidas se dividieron por su región de origen teniendo, que de los departamentos de la región Caribe 13 fueron del Cesar, una de Sucre, ocho de Bolívar, dos del Magdalena y seis de La Guajira. De la región interandina de los departamentos del Huila nueve y del Valle del Cauca ocho. De la región insular, dos de San Andrés y doce de Gorgona. También se obtuvieron un total de 26 secuencias de Centroamérica y el Caribe más tres secuencias que se usaron como grupo externo (Anexo 6.1) (Fig. 2).

Las muestras de los ejemplares del departamento del Huila se obtuvieron a partir de un muestreo libre y sin restricción implementado en un relicto de bosque seco al interior de la universidad Surcolombiana, sede Neiva-Huila. La muestra consistió en una porción de la cola, la cual fue liberada por el propio el ejemplar mediante autotomía caudal, procurando generar el mínimo estrés en el organismo, esta muestra fue conservada en alcohol absoluto al 96% con su respectivo datum y mantenida a -20°C en el laboratorio Biodiversidad Molecular Ana Karina de Francisco en la universidad Surcolombiana. Una vez liberada la cola los ejemplares muestreados fueron liberados.

La identificación de los ejemplares de *G. albogularis* se realizó teniendo en cuenta la clave taxonómica propuesta por Rivero-Blanco (1979) para las subespecies del complejo. La identificación de las muestras donadas corrió por cuenta de cada colección e información reportada por los autores de las secuencias usadas.

### 6.2 Extracción, PCR y secuenciación de ADN

La extracción de los ácidos nucleicos se realizó usando el *Kit Gene JET Genomic DNA Purification* Kit #k0721 Thermo Scientific™ siguiendo el protocolo de uso del fabricante.

Este estudio implementó dos marcadores moleculares siendo el primero la subunidad I del gen Citocromo Oxidasa (COI) y el segundo la subunidad ribosomal 16S. La amplificación de estos fragmentos se realizó mediante una reacción en cadena de la polimerasa (PCR).

Para el gen COI el volumen final de la reacción fue de 30 µL de los cuales; 3 µL de Buffer a 1x; 1,2 µL de MgCl<sub>2</sub> a 2,0 mM; 3.75 µL dNTPs a 0,25 mM; 1 µL de los *primer's* LCOI1490 (GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) y LCOI2198

(TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA) (Folmer et al., 1994) a 10 pmol; 0.1 µL de Taq a 0,5 u; 1 µL de ADN a 50 ng/µL y 18,95 µL de H<sub>2</sub>O Millq. Las condiciones de PCR para el gen COI fueron las siguientes: desnaturalización a 95°C por 5 minutos; 35 ciclos de rápida separación de cadenas por 30 segundos a 94°C; 30 segundos a 55°C para el *annealing* de los cebadores y 30 segundos a 72°C, la temperatura de extensión final fue 72°C por 10 minutos. La amplificación de los fragmentos se realizó en el Termociclador MULTIGENE OPTIMAX®.

Para el gen 16S el volumen final de la reacción de PCR fue de 30 µL de los cuales: 3 µL de Buffer a 1X; 1,5 µL de MgCl<sub>2</sub> a 2,5mM; 3,75 µL de dNTP's a 0,25 mM; 1 µL de los *primer's* 16Sc (A/C]GGCCTAAAAGCAGCCAC) y 16Sd (CTCCGGTCTGAACTCAGATCACGT AG) (Reeder, 1995) a 10pmol; 0,1 µL de Taq a 0,5 u; 1 µL de ADN a 50 ng/µL y 18,65 µL de H<sub>2</sub>O Millq. Las condiciones de amplificación para el gen 16S fueron las siguientes: desnaturalización a 94°C durante 5 minutos; 35 ciclos de rápida separación de cadenas por 30 segundos a 94°C; 45 segundos a 58°C para el *annealing* de los cebadores y una extensión 30 segundos a 72°C, la temperatura de extensión final fue de 72°C por 5 minutos. La amplificación de los fragmentos se realizó en el Termociclador MULTIGENE OPTIMAX®.

Una vez obtenidas las ampliaciones, estos fueron sometidos a electroforesis en un gel de agarosa al 1,5% y posteriormente, los productos fueron purificados siguiendo el protocolo PEG (Honeycutt et al., 1992) para seguidamente ser enviados para su secuenciación a la empresa MacroGen Inc en Seúl-Corea del Sur.

### 6.3 Análisis filogenéticos

Las secuencias se alinearon y revisaron de forma manual utilizando el programa MEGA 11 (Tamura et al., 2021). La identidad de las secuencias se corroboró usando la plataforma BLAST (Johnson et al., 2008). El análisis se complementó con secuencias que tuvieran una identidad referente a *G. albogularis* para cada gen, depositadas previamente en bases de datos como el NCBI. El mapa de las georreferencias de las secuencias se realizó en QGIS (QGIS.org., 2024)

Las relaciones filogenéticas de *G. albogularis* se infirieron a partir de un set de datos concatenados COI-16S en el software Mesquite v 3.2 (Maddison, 2021). Se utilizaron dos métodos filogenéticos IB y ML.

El análisis bayesiano se realizó en el programa MRBayes 3.2.6 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001) en el portal CIPRES (Miller et al., 2010). La elección del modelo de sustitución de bases se realizó usando el programa MrModeltest v.3.6. (Nylander, 2004). El modelo implementado fue GTR+G para los dos genes usados, donde para el parámetro Gamma se implementaron ocho categorías, con un modelo de coalescencia. El análisis de cadenas de

Markov Monte Carlo se ejecutó durante 100.000.000 de generaciones y cuatro cadenas de Markov. El muestreo de los árboles se realizó cada 10.000 generaciones y se descartó el 45%, con los árboles restante se construyó el árbol consenso. La convergencia basada en el tamaño efectivo de la muestra (ESS) de cada ejecución fue verificada en Tracer 1.7.1 (Rambaut, 2004). El soporte de los nodos se evaluó con probabilidades posteriores (pp); se aceptaron  $pp > 0.95$ . El árbol consenso se visualizó y editó en el programa FigTree v 1.4.4 (Rambaut, A., y Drummond, 2018).

El análisis de ML se realizó usando el programa RAxML 8.2.X (Stamatakis, 2006) en el portal CIPRES (Miller et al., 2010), el soporte de las ramas se evaluó implementando 10.000 réplicas de remuestreo no paramétrico (Felsenstein, 1985). Los árboles obtenidos a partir del *Bootstrap* se resumieron como un árbol consenso del 50%. Se aceptaron los nodos con un valor de *Bootstrap* superior al 70%. La georreferenciación de los terminales de la filogenia se realizó en el programa R v 4.4.0 (R Core Team, 2023) usando el paquete Phytools v 2.0 (Revell, 2024). Se calcularon las distancias genéticas patrísticas no corregidas entre los OTU's usando el programa MEGA 11 (Tamura et al., 2021).

## 6.4 Redes de haplotipos

Partiendo de las relaciones filogenéticas y al área geográfica de cada una de las secuencias por cada gen y su representatividad en la filogenia se construyeron redes de haplotipos para cada gen separando los haplogrupos de acuerdo con la representatividad geográfica. Para el gen COI se generaron dos *clusters*, mientras que para el gen 16S se generaron tres *clusters* en el programa PopART v1.7 (Leigh y Bryant, 2015) y el método *Median Joining* (Bandelt et al., 1999).

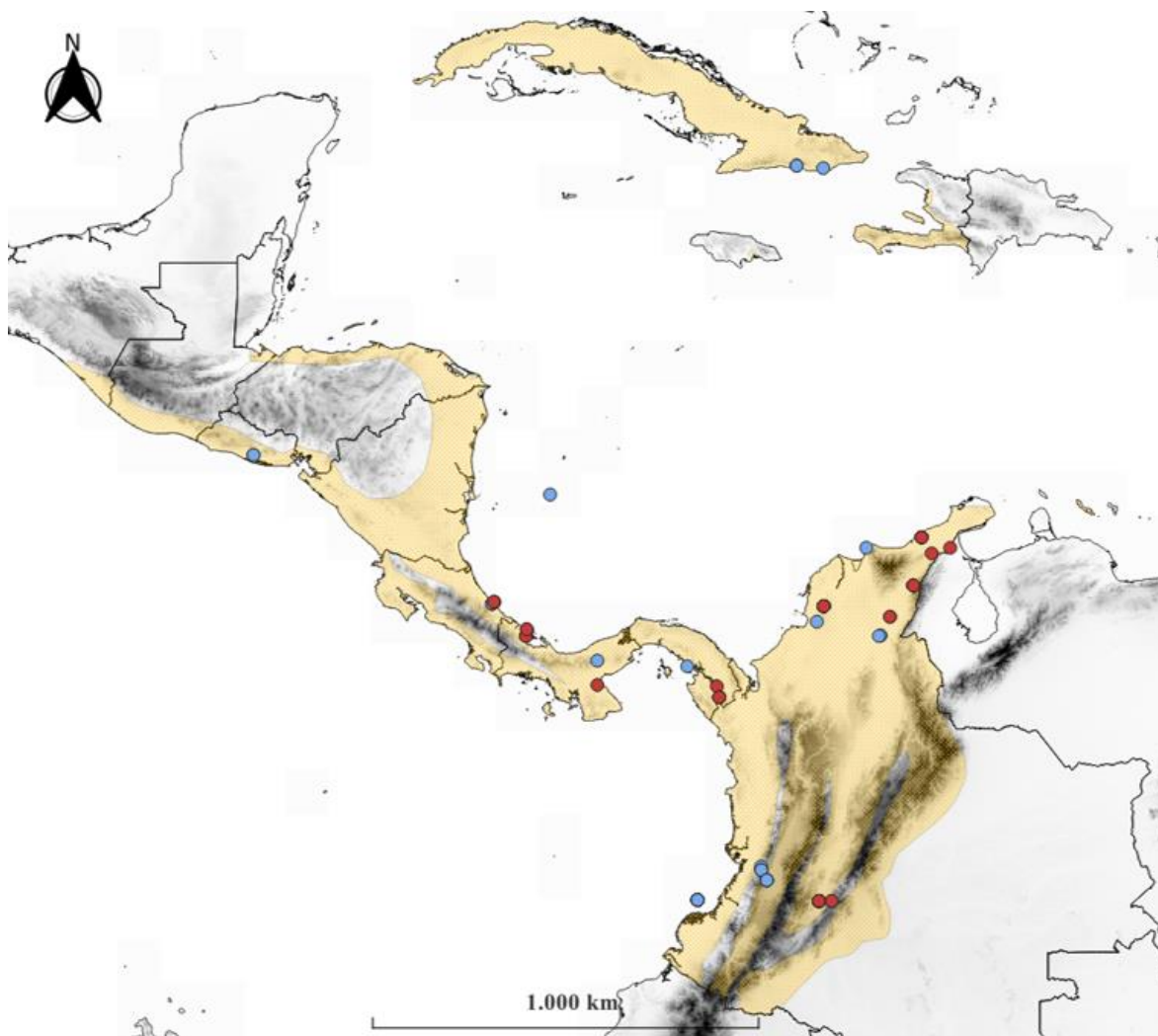
## 6.5 Diversidad y estructura genética

Con los *clusters* generados se obtienen datos como: número de muestras (N), número de haplotipos (H), diversidad haplotípica (Hd), diversidad nucleotídica ( $\pi$ ), índice D de Tajima con su P-valor en la prueba de neutralidad, donde el tamaño de muestra lo permitía, estos estadísticos se realizaron en el programa DnaSP 6 (Rozas et al., 2017). Se considera cada *cluster* como poblaciones significativamente distintas, esto se corrobora mediante un análisis de varianza molecular (AMOVA) usando el programa Arlequin v 3.5.2.2 (Excoffier y Lischer, 2010) que calcula, entre otros, el índice de fijación (FST) entre y dentro de las poblaciones, para cada gen realizando 16.000 permutaciones.

# 7. Resultados

El presente estudio documenta la variabilidad genética de *G.albogularis* utilizando secuencias de dos genes mitocondriales COI y 16S. Se obtuvieron 39 secuencias de 618 pares de bases (pb) para el gen COI y 48 secuencias de 414 pb para el gen 16S (Figura 2). Como

grupo externo se incluyeron tres secuencias de *G. vittatus* el taxón hermano (Carvajal-Cogollo et al., 2020; Meneses-Pelayo y Ramírez, 2020; Schargel, 2008; Schargel et al., 2010a). En total se alinearon 90 secuencias concatenadas, con una longitud de 1033 pb de los genes COI y 16S (Anexo 1). Este alineamiento concatenado implicó una muestra geográficamente representativa de la distribución Transandina del complejo *G. albogularis* (Figura 2).



**Figura 2.** Distribución potencial de *G. albogularis* de acuerdo con la UICN (2013) (amarillo), los puntos indican las localidades a donde se asocian las secuencias de ADN mitocondrial para el gen COI (rojo) y para el gen 16s (azul).

### 7.1 Reconstrucción filogenética

A partir de las secuencias parciales de los genes mitocondriales implementados y dos métodos de filogenético Inferencia Bayesiana (IB) y Máxima Verosimilitud (ML), se evidencia una clara dicotomía bien soportada tanto para el análisis IB como el ML en el nodo que conecta el grupo externo con el grupo monofilético de secuencias de *G. albogularis* (Figura 3).

Dos subclados con alto soporte tanto de la inferencia IB y ML conformaron el grupo *G. albogularis*. El subclado aquí denominado Magdalena (MG) está restringido para Colombia, con distribución de sus terminales en los departamentos del Huila, Cesar, Sucre, Bolívar, Magdalena y La Guajira. El segundo subclado con distribución más amplia fue denominado Centro América, Pacífico y Caribe (CAPC) y estuvo representado por terminales con distribución en el Pacífico y el Caribe colombiano, Panamá, Costa Rica, El Salvador y Cuba. Estos grupos que son recíprocamente monofiléticos son, además, congruentes con los morfotipos de subespecies. Así, el morfotipo *G. a. fuscus* es congruente con la distribución de los terminales del subclado CAPC, mientras que el morfotipo *G. a. albogularis* es congruente con el subclado MG (Figura 3).

La distancia genética *P*- no corregida entre ambos subclados fue de 0,126 lo cual sugiere la magnitud de la diferenciación entre las subespecies *G. a. albogularis* y *G. a. fuscus*. Al comparar con la distancia genética intraespecífica fueron equivalentes entre el grupo hermano *G. vittatus*, y *G. a. albogularis* es de 0,177 como al comparar con *G. a. fuscus* fue de 0,162 (Tabla 1).

**Tabla 1.** Distancias genéticas interespecíficas (distancia P) de dos subespecies de *G. albogularis* para el gen mitocondrial (COI).

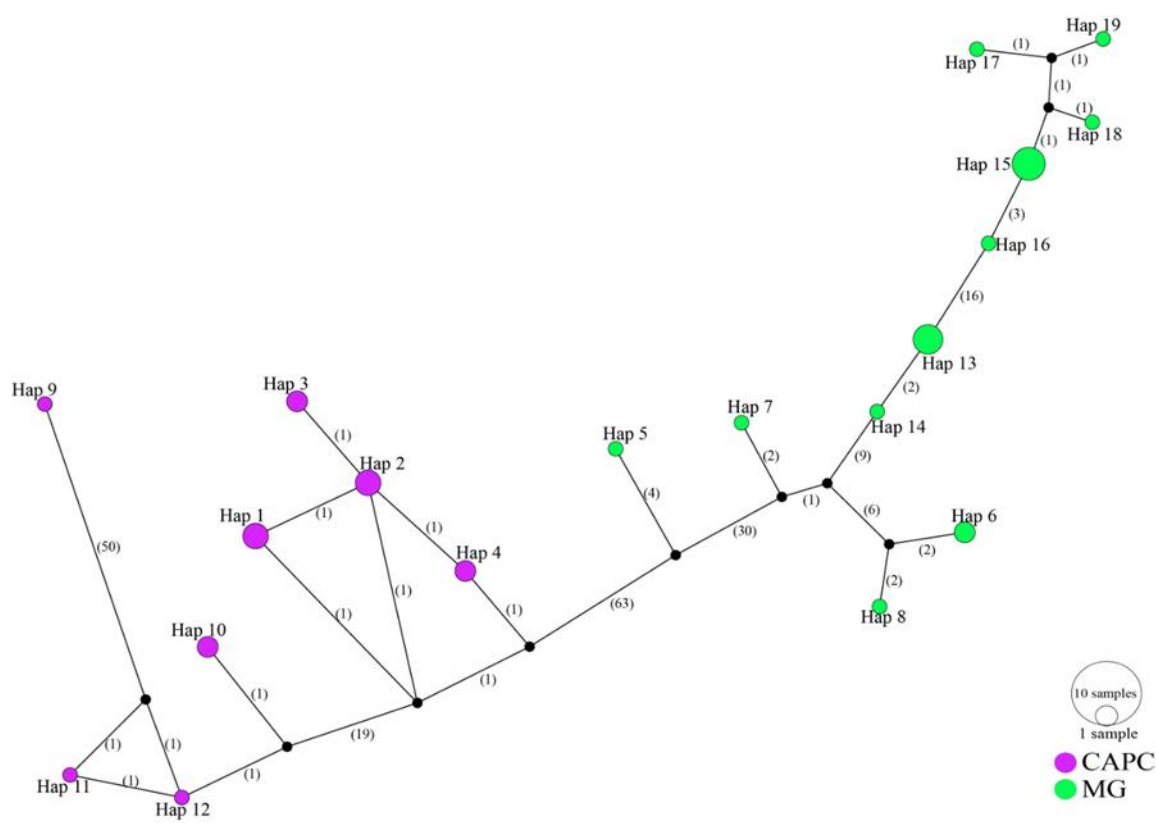
OTU's	<i>G. a. albogularis</i>	<i>G. a. fuscus</i>	<i>G. vittatus</i>
<i>G. a. albogularis</i>			
<i>G. a. fuscus</i>	0.126		
<i>G. vittatus</i>	0.177	0.162	



**Figura 3.** Genealogía partir de los genes 16s y COI concatenados, se destacan dos subclados monofiléticos bien soportados a partir de dos métodos de inferencia filogenética IB y ML en color negro y rojo respectivamente. Los dos subclados se denominaron MG coloreado en verde y el denominado CAPC coloreado en morado.

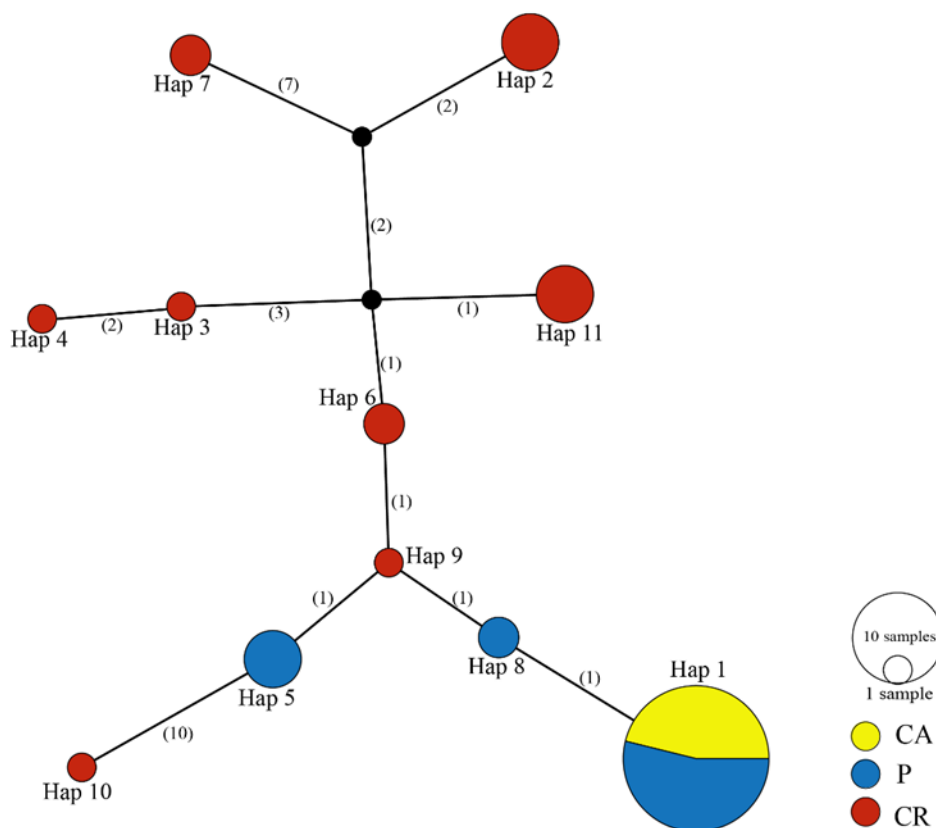
## 7.2 Redes de Haplotipos

En el análisis haplotípico del gen COI, se identificaron un total de 19 haplotipos. De estos, 11 haplotipos conforman el haplogrupo de los terminales del subclado MG. Los ocho haplotipos restantes conformaron el haplogrupo asociado a las puntas del subclado CAPC. Estos dos haplogrupos están separados por 63 pasos mutacionales y no comparten ningún haplotipo (Figura 4).



**Figura 4.** Red de haplotipos (Hap) del gen COI donde se representa la diversidad haplotípica para cada clado.

La red de haplotipos para el gen 16S, se encontraron un total de 11 haplotipos, divididos *a priori* en tres haplogrupos; Centroamérica (CA) solo contiene un haplotipo, el cual es compartido con el haplogrupo Pacífico (P), en este se encontraron tres haplotipos. El haplogrupo Caribe (CR) tiene un total de ocho haplotipos siendo este el haplogrupo con mayor diversidad. La cantidad de pasos mutacionales dentro de los haplogrupos no supera los 10 pasos mutacionales (Figura 5).



**Figura 5.** Red de haplotipos (Hap) generado con las secuencias del gene 16S diferenciando cada una de las regiones que componen en clado CAPC

### 7.3 Diversidad y estructura genética de las poblaciones

La no significancia estadística de los resultados de la prueba Tajima de neutralidad, sugirió que la variación observada en el alineamiento de ambos genes de DNAm<sub>t</sub> no es particularmente anormal de la expectativa de evolución neutral. Además, se observó una comparabilidad en la diversidad haplotípica entre las poblaciones, lo que sugirió que la segregación de clados en grupos recíprocamente monofiléticos está en concordancia con un proceso neutral. Este patrón se observó en ambos genes analizados (Tabla 2).

**Tabla 2.** Estadísticos descriptivos de la población MG para el gen COI y de la población CAPC para el gen COI y 16s

Gen	Población	N	H	Hd	$\pi$	Tajima D	P-Valor
COI	MG	18	11	0.889	0.02825 $\pm$ 0.043	0.19466	0.05
	CAPC	15	8	0.914	0.02685 $\pm$ 0.053	-1.04508	0.05
16s	CAPC	48	11	0.693	0.095837 $\pm$ 0.070	-0.95837	0.05

Los resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA) realizado para el gen COI, indicaron que el porcentaje de variación entre las poblaciones denominadas CAPC y MG acumulan el 76,05% de la variación, en cuanto que el valor de  $F_{ST}$ : 0,76051 sugiere una diferencia significativa entre las poblaciones analizadas (Tabla 3).

**Tabla 3.** Análisis de varianza molecular (AMOVA) entre las poblaciones CAPC y MG para el gen COI.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componentes de variación	Porcentajes de variación	
Entre las poblaciones	1	567,513	33,80974	Va	76,05
Dentro de las poblaciones	32	340,693	10,64665	Vb	23,95
Total	33	908,206	44,45640		

$F_{ST}$  = 0,76051; P-valor= 0,00000

Al analizar la variación dentro de las poblaciones de la población denominado CAPC se conformaron cuatro subgrupos *a priori*, a partir de la subdivisión espacial de las secuencias (Panamá, Costa Rica, Magdalena, Bolívar), siendo la variación entre las subpoblaciones de un 95,59%, el valor de  $F_{ST}$ : 0,95588, indicando una diferenciación significativa entre las subpoblaciones (Tabla 4).

**Tabla 4.** Análisis de varianza molecular (AMOVA) entre las subpoblaciones de la población CAPC del gen COI.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componentes de variación	Porcentajes de variación	
Entre las poblaciones	3	99,768	11,64555	Va	95,59
Dentro de las poblaciones	10	5,375	0,53750	Vb	4,41
Total	13	105,143	12,18305		

$F_{ST}$  = 0,95588; P-valor= 0,00000

Para la población MG se conformaron tres subgrupos *a priori*, a partir de la subdivisión espacial de las secuencias (La Guajira, Cesar, Huila), encontrándose que la variación entre las subpoblaciones fue de 72,70% y su  $F_{ST}$  fue de 0,72704, lo cual indicó una diferencia significativa entre las subpoblaciones (Tabla 5).

**Tabla 5.** Análisis de varianza molecular (AMOVA) entre las subpoblaciones de la población MG del gen COI.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componentes de variación	Porcentajes de variación	
Entre las poblaciones	2	105,675	8,21978	Va	72,70
Dentro de las poblaciones	16	49,378	3,08611	Vb	27,30
Total	18	155,053	11,30589		

$F_{ST} = 0,72704$ ; P-valor= 0,00000

Los resultados del AMOVA para las secuencias del gen 16S, del cual solo se tenían información del clado CAPC se identificó que la variabilidad se encuentra dentro de las subpoblaciones 56,23% (Centro América, Pacífico, Caribe), el valor de  $F_{ST}$  fue de 0,43767 por lo tanto hay una diferencia significativa dentro de las subpoblaciones para el gen 16S (Tabla 6).

**Tabla 6.** Análisis de varianza molecular (AMOVA) para los haplogrupos dentro de la población CAPC del gen 16S.

Fuente de variación	Grados de libertad	suma de cuadrados	Componentes de variación	Porcentajes de variación	
Entre las poblaciones	2	65.725	1.93862	Va	43.77
Dentro de las poblaciones	45	112.088	2.49083	Vb	56.23
Total	47	177.812	4.42945		

$F_{ST} = 0.43767$ ; P-valor= 0.00000

## 8. Discusión

Los resultados obtenidos proporcionan los primeros datos sobre la diversidad genética de *G. albogularis*, con base en un muestreo amplio y representativo de la distribución Transandina de *G. albogularis*, sino que también ofrecen una perspectiva más clara sobre la estructura genética y las relaciones filogenéticas dentro del taxón.

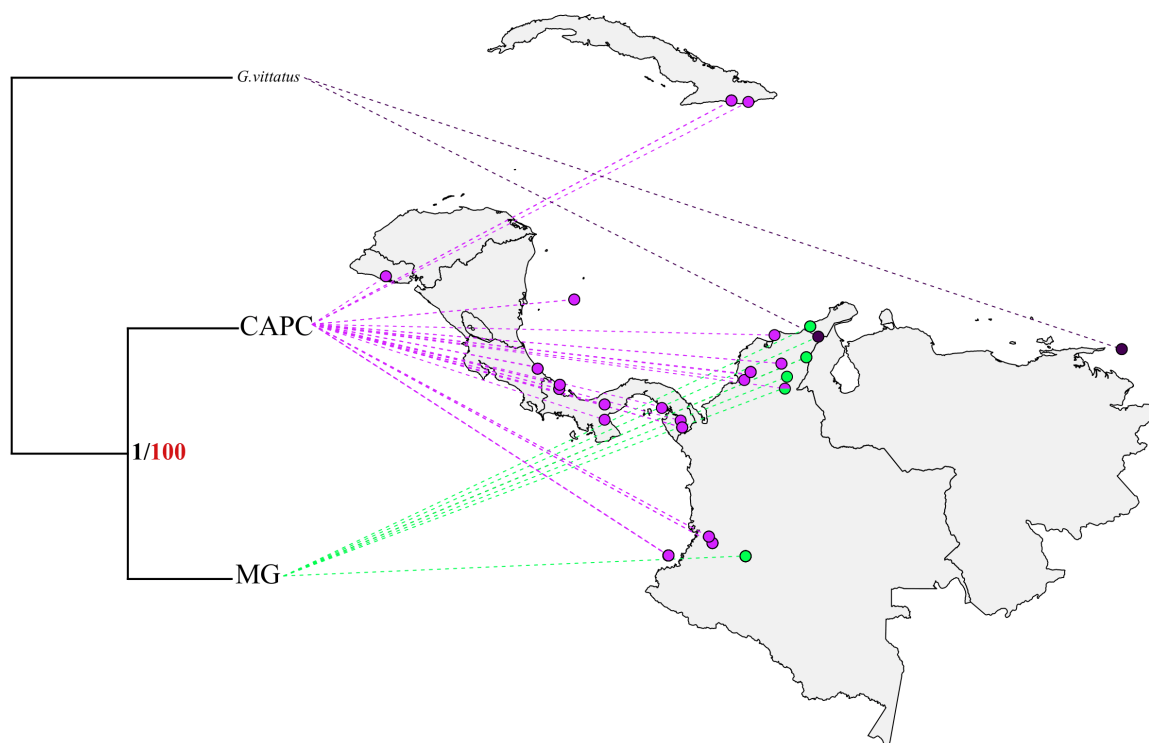
En este estudio, se encontró una posible evidencia de dos linajes dentro de *G. albogularis* (Figura 3). Estos grupos son recíprocamente monofiléticos contribuyen a sustentar la congruencia con otros trabajos realizados para el género (Gamble, Simons, et al., 2008; Schargel et al., 2010b), esto a partir de información proveniente solo de Centroamérica (Figura 3). Aunque la posible existencia de otro linaje Cisandino, no se debe descartar (Carvajal-Cogollo et al., 2020; Meneses-Pelayo y Ramírez, 2020).

Se confirma el clado Transandino que ya ha sido reportado por los autores ya mencionados y aporta nuevas secuencias a dicho clado de la parte insular y del occidente colombiano. Los terminales de este linaje para Colombia, coinciden morfológicamente con la subespecie *G. a. fuscus*, respecto a los terminales de Centroamérica y el Caribe se puede asumir que pertenecen a esta misma subespecie, pues Rivero-Blanco, (1979) y Vanzolini y Williams, (1962) (Figura 6) así lo mencionan en sus trabajos a partir de rasgos morfológicos, aunque Vanzolini y Williams, (1962) señalaron que probablemente las poblaciones de *G. a. fuscus* Centroamericanas sean distintas a las del occidente Colombiano. Estos resultados fueron similares a los encontrados en este trabajo a partir del análisis de ML (Figura 2) en el clado CAPC, en donde se observaron dos subclados, en uno se agruparon los terminales centroamericanos y en otro subclado los terminales del occidente colombiano, con un valor superior al 95% de *bootstrap* en dicho nodo, lo que se considera un soporte fuerte para el método de inferencia implementado.

Es de resaltar que en localidades del departamento del Cesar donde las subespecies de *G. a. albogularis* y *G. a. fuscus* son simpátricas, estas agrupan clados distintos. Este estudio identificó un linaje el cual no había sido reportado hasta la fecha, este se distribuye principalmente en el valle del río Magdalena y los terminales del mismo coinciden morfológicamente con la subespecie *G. a. albogularis* (Figura 6).

Comparando las distancias genéticas entre los dos clados y por ende las subespecies *G. a. albogularis* y *G. a. fuscus* el valor de la distancia *P* fue del 0,126 (Tabla 1). Al contrastar estos valores con el trabajo realizado por Sun et al. (2019) el cual comparó tres poblaciones (LS, QX y LY) del gecko de Pekín *Gekko swinhonis* utilizando el marcador COI, en donde se encontraron valores, entre LS y QX fue 0,127, LS y LY fue de 0,135 y entre QX y LY de 0,135, se observa que estos valores son muy próximos a los reportados en este trabajo.

Nagy et al. (2012) mencionó que para la familia Gekkonidae, hermana de la familia Sphaerodactylidae, el umbral mínimo de distancia genética para especies hermanas que podrían ser candidatas a especies plenas fue de 0,133 para el gen COI. Para la familia Sphaerodactylidae no está claro cuál podría ser el umbral, pero Vasconcelos et al. (2016) evaluó la diversidad de reptiles en el archipiélago de Socotra en Yemen, implementado *Barcoding* encontrando una alta diversidad críptica, en geckos de la familia Sphaerodactylidae, por ejemplo, la distancia genética media interespecífica para *Pristurus samhaensius* fue de 0,140, un valor cercano al reportado en este estudio entre *G. albogularis*.



**Figura 6.** Mapa que representa geográficamente los terminales del árbol filogenético concatenado para los genes COI y 16S con los clados colapsados usando dos métodos de inferencia filogenética IB (negro) y ML (rojo).

El patrón de diversificación Transandino encontrado en *G. albogularis*, presenta similitud con los reportados en otras taxas, como las aves del género *Dendrocolaptes* este al igual que el género *Gonatodes* presenta varios complejos de especies. Se encontró la existencia de un linaje Transandino, el cual se distribuye en el Pacífico y Centroamérica representado por una especie, *D. sanctithomae* y una subespecie *D. picumnus costaricensis* (Santana et al., 2021). Así mismo Sedano-Cruz et al. (2024) discute las diferencias en el canto *Thamnophilus atrinucha* de la isla Gorgona y el continente, en donde se usaron datos genéticos para comparar las poblaciones. De este análisis se encontraron tres subclados Transandinos donde sugieren una distribución espacial de los tres subclados, al oriente la cordillera Central con una distribución similar al clado MG de este estudio, un clado interandino entre la cordillera Central y Occidental y el tercero en el Pacífico, Caribe Colombiano y Centro América, estos dos presentan concordancia geográfica con el clado CAPC de este estudio.

En reptiles como los lagartos del género *Mabuya*, igualmente se han reportado linajes Transandinos, estos linajes están asociados a lo que se cree podrían ser tres nuevas especies, siendo el linaje más basal con una distribución en toda la costa del pacífico colombiano, el siguiente asociado a la depresión del río Cauca y el último se distribuye en los valles

interandinos y se encuentra en un gradiente altitudinal de los 65 a 1550 msnm (Pinto-Sánchez et al., 2015), lo cual es otro ejemplo de la latente diversidad críptica que guarda el país en taxones que son subestimados por su alta representatividad y como la geografía del mismo tiene un papel fundamental en los proceso de diversificación.

Jiménez-Alonso et al. (2023) investigaron las relaciones filogenéticas y filogeográficas de un reptil con una distribución amplia y Transandina utilizando los genes COI y CytB para explorar la estructura y la diversidad genética de las Babillas *Caiman crocodilus*, encontrando, tres linajes Transandinos, dos centroamericanos y un linaje que es compartido entre Colombia, Costa Rica y Panamá, donde para Colombia las poblaciones del Magdalena muestran una gran variedad de haplotipos presentes en toda el área (5), sin ningún haplotipo repetido. Al contrastar estos resultados para el gen COI con la red de haplotipos obtenida en este estudio se evidencia la presencia de dos haplogrupos bien diferenciados, uno compuesto por 11 haplotipos (MG) y el otro por ocho haplotipos (CAPC). Estos haplogrupos están separados por 63 pasos mutacionales, lo cual sugiere una divergencia considerable entre ellos. Esta estructura genética es congruente con los resultados de la filogenia y la prueba de AMOVA, donde los resultados mostraron que el 76,05% de la variación genética se encuentra entre las poblaciones MG y CAPC, el índice de fijación  $F_{st}$  fue de 0,76051, con un valor de  $p$  de 0,0000, según Wright, (1978) esta diferenciación genética entre las poblaciones es muy grande (Hartl y Clark, 1997).

Al comparar los resultados reportados por Sun et al. (2019) para las tres poblaciones que estudio del gecko de Pekín, mencionan que hay una alta diferenciación genética entre las poblaciones (83,35%), y según el AMOVA con un índice de fijación de 0,83355, lo que sugiere que han estado aisladas entre sí durante un largo tiempo. En el caso de gecko de Pekín y de *G. albogularis*, la mayor parte de la variación se da entre las poblaciones. Sin embargo, el porcentaje de variación genética entre poblaciones es un poco mayor en el gecko de Pekín, lo que indica que la diferenciación genética entre las poblaciones de gecko de Pekín es alta, y bien estructurada.

Esta diferencia entre lo reportado por Sun et al. (2019), y los resultados de este estudio podrían deberse a la cantidad de poblaciones *a priori* usadas en el análisis, pues cuando se realiza el AMOVA de las subpoblaciones CAPC (Panamá, Costa Rica, Magdalena, Bolívar), propuestas para *G. albogularis* el porcentaje de variación aumenta, siendo del 95,59%, con un valor de  $F_{ST}$ : 0.95588 lo cual indica que hay alta variación entre las subpoblaciones y una estructuración poblacional, aunque al comparar los valores de las subpoblaciones de MG (La Guajira, Cesar, Huila) el valor fue de 72,70% y su  $F_{ST}$  es de 0,72704, lo cual sugiere una diferencia significativa, muy grande entre las subpoblaciones (Hartl y Clark, 1997; Wright, 1978). Esta variación entre lo reportado por Sun et al. (2019) y este trabajo también se da porque se trata de dos especies diferentes, con historias evolutivas y ecológicas únicas (Hahn, 2018). Es natural que presenten diferentes niveles de estructura poblacional y aun así estos



hallazgos indican que el muestreo realizado evidencia de manera efectiva la variación genética espacialmente estructurada en el gen COI, lo que respalda la representatividad del muestreo y la robustez de los resultados obtenidos.

Con relación a los resultados obtenidos a partir del gen 16S, en la filogenia, los terminales del clado CAPC, evidencian que en la red de haplotipos (Figura 5), los haplotipos de la parte insular son únicos en cada una de las localidades y no son compartidos con los haplotipos continentales para el Caribe (San Andrés y Cuba). Sin embargo, en el Pacífico, el haplotipo centroamericano se comparte con el haplotipo de la isla Gorgona, mientras que los haplotipos del noroccidente del Caribe colombiano son exclusivos en dichas localidades y no se comparten con ninguna otra.

Este resultado es comparable con el reportado por Villamil et al. (2019) donde infieren las relaciones filogenéticas de los lagartos del género *Liolaemus* que habitan las islas Choros, Chañaral, Damas y Gaviota y punta de Choros en Chile, encontrando haplotipos compartidos entre las islas Damas y Gaviota, así como entre la Isla Choros y Punta de Choros, lo que sugiere una afinidad genética y posibles flujos genéticos históricos entre estas parejas de islas. Por otro lado, los haplotipos de la Isla Chañaral mostraron un patrón de agrupamiento distintivo, sin compartir haplotipos con ninguna otra localidad muestreada, lo que resalta la singularidad genética de la población de lagartijas en la Isla Chañaral.

Ahora bien, al analizar la variación dentro de las subpoblaciones *a priori* de CAPC (Centroamérica, Pacífico, Caribe), para el 16S, se evidencio que la variabilidad se encuentra dentro de las subpoblaciones, con un porcentaje de variación del 56,23% y un FST de 0,43767. Al contrastar este valor con el reportado para *G. humeralis* en la Amazonia brasileña, se observó una estructura genética dentro de las poblaciones pues esta fue de 83,27% aunque el valor del índice de fijación fue bajo 0,19 pero estadísticamente significativo P: 0,04 (Avila-Pires et al., 2012). Por lo tanto, la variación genética, encontrada con este marcador, ocurre al interior de las subpoblaciones de *G. albogularis* y según Wright, (1978) es muy grande (Hartl y Clark, 1997; Wright, 1978). Esto podría llegar a tener relación con lo mencionado en donde las poblaciones de *G. a. fuscus* centroamericanas son distintas a las colombianas.

Aunque la naturaleza de estos resultados puede deberse a que el fragmento del gen 16S como el usado en este trabajo es un fragmento corto (618 pb) (Reeder, 1995) y este no puede ser tan eficiente a la hora de inferir relaciones filogenéticas y de parentesco entre poblaciones (Hertwig, et al. 2022). Este marcador mitocondrial puede llegar a sobreestimar la diversidad, sobre todo en grupos con diversidad críptica donde la estructura filogenética, altos niveles de estructura genética en las poblaciones, y los métodos basados en distancia usados para el reconocimiento de nuevas especies crípticas (Hutter, et al., 2022). Pues al no tener en cuenta

aspectos como el flujo de genes se puede inferir poblaciones mezcladas como linajes distintos las cuales se caracterizan por largas ramas en la filogenia, otra opción es que estos linajes mezclados puedan parecer genéticamente distintos usando marcadores cortos para inferir distancia genética (Hutter, et al., 2022).

Al contrastar la distribución propuesta por Rivero-Blanco (1976) y Vanzolini y Williams (1962) a partir de datos morfológicos, para cada una de las subespecies se evidencia congruencia parcial con los linajes genéticos reportados en este estudio y la distribución de estos, pues Rivero-Blanco (1976) menciona que la distribución Transandina de *G. a. albogularis* se limita al nororiente de Colombia, también menciona que *G. a. fuscus* se distribuye en el valle del río Magdalena.

Ahora bien, según la evidencia morfológica y genética disponible para Colombia se infiere que la distribución de *G. a. albogularis* va desde el nororiente Colombiano en los departamentos de la Guajira, Cesar, Santander (Rivero-Blanco, 1979; Vanzolini y Williams, 1962) y el valle del Magdalena con la inclusión de las poblaciones del sur del valle del Magdalena (Figura 6), mientras que la distribución para *G. a. fuscus* en el Caribe colombiano estaría presente en el departamento de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, al noroccidente en los departamentos de Magdalena, Sucre, Bolívar, Córdoba, la cuenca del río Cauca y el Pacífico colombiano (Vanzolini y Williams, 1962). Para Centroamérica y el Caribe se considera *G. a. fuscus* (Figura 6).

## 9. Conclusiones y recomendaciones

Con base en los resultados obtenidos en este estudio a partir de las secuencias mitocondriales parciales, del complejo *G. albogularis* con distribución Transandina podemos concluir que:

- El análisis genealógico reveló la posible presencia de dos linajes dentro del complejo *G. albogularis* en su distribución Transandina, denominados clado Centro América, Pacífico, Caribe (CAPC) y Magdalena (MG), siendo este último un clado no reportado previamente para este grupo. Estos linajes presentan una clara diferenciación geográfica y genética y morfológica.
- Se encontró una variación genética muy grande entre de los clados MG y CAPC, indicando una diferenciación genética significativa, donde al interior de los clados se puede existe una variación genética del 23,95%.

- Aunque el gen 16S proporcionó información útil, al usarse un *primer* tan corto puede resultar en una sobreestimación de la diversidad y dificultades en la inferencia de relaciones filogenéticas precisas. Es importante tener en cuenta estas limitaciones al interpretar los resultados y al realizar futuras investigaciones.
- Se recomienda para futuras investigaciones especial atención en las poblaciones centroamericanas, ya que este estudio evidenció al igual que Vanzolini y Williams, una diferenciación entre las ya mencionadas y las del Occidente Colombiano, con el fin de entender el panorama completo de *G. albogularis*.
- Este estudio presenta evidencia robusta para que otras investigaciones puedan considerar a las subespecies *G. a. albogularis* y *G. a. fuscus* como dos unidades evolutivamente significativas (ESU's) a partir de lo encontrado en este trabajo.
- Se recomiendan más estudios donde se aborde la taxonomía de estos ESU's, esto con la adición de nuevas localidades, como la del lago de Maracaibo y el uso de taxonomía integrativa que permita comprender la diversidad de especies de este complejo.
- Como recomendación a futuros investigadores que deseen abordar el tema podrían, implementar el uso de secuenciación de nueva generación, ya que el volumen de información obtenida sería mucho mayor y podría ayudar a responder preguntas: ¿Cómo difiere la expresión génica entre poblaciones de *G. albogularis* en diferentes entornos ambientales? O ¿Existen SNPs asociados con características fenotípicas o adaptativas específicas?

## 10. Anexos

1. Secuencias implementadas con unidad taxonómica operativa (OTU's), país localidad y número o estado de accesion de las secuencias en Genbank.

OTU's	País	Localidad	Número de accesión	
			COI	16s
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Bocas del toro (Isla Cristóbal)	MH140183	NA
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Bocas del toro (Isla Cristóbal)	MH140182	NA
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Pinagona (PNN Darién)	KP845157	NA
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Darién, Pinagona Boca de Cupe	MH140186	NA
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Bocas del Toro (Isla Colon)	MH140185	NA
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Cocle, Julie Ray`s House	MH140184	NA
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Darién, Pinagona Boca de Cupe	MH140181	NA
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Darién (Pinagona)	NA	MH140745
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Darién (Pinagona)	NA	MH140750
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Bocas del toro (Isla Colón)	NA	MH140749
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Cocle (El cope)	NA	MH140748
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Bocas del toro (Isla Cristóbal)	NA	MH140747
<i>G. albogularis</i>	Panamá	Bocas del toro (Isla Cristóbal)	NA	MH140746
<i>G. albogularis</i>	Panamá	NA	NA	EF564019
<i>G. albogularis</i>	El salvador	NA	NA	EF564024
<i>G. albogularis</i>	El salvador	NA	NA	EF564021
<i>G. albogularis</i>	Costa rica	NA	NA	EF564023
<i>G. albogularis</i>	Costa Rica	El Limón	NA	EF564020
<i>G. albogularis</i>	Costa Rica	NA	NA	EF564022
<i>G. albogularis</i>	Costa Rica	limón (Hotel las Olas)	MH274052	NA
<i>G. albogularis</i>	Costa Rica	limón (Hotel las Olas)	MH274053	NA
<i>G. albogularis</i>	Costa Rica	limón (Hotel las Olas)	MH274051	NA
<i>G. albogularis</i>	Cuba	Guantánamo Playa yateria	NA	SBH191259*
<i>G. albogularis</i>	Cuba	Santiago de Cuba	NA	SBH190347*
<i>G. albogularis</i>	Cuba	Santiago de Cuba	NA	SBH190348*
<i>G. albogularis</i>	Cuba	Santiago de Cuba	NA	SBH190349*
<i>G. a. fuscus</i>	Colombia	San Andrés Isla*	NA	SP
<i>G. a. fuscus</i>	Colombia	San Andrés Isla*	NA	SP
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	La Guajira (Riohacha)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	La Guajira (Riohacha)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	La Guajira (Riohacha)*	SP	NA

<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	La Guajira (Riohacha)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	La Guajira (Riohacha)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	La Guajira (Albania)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (El Copey)*	NA	SP
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (El Copey)*	NA	SP
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (Manaure)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (Manaure)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (Manaure)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (Manaure)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (Manaure)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (El paso)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (El paso)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (El paso)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Cesar (El paso)*	SP	NA
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cesar (Chiminagua)	NA	MG452959
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cesar (Chiminagua)	NA	MG452960
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Sucre (Coloso)	NA	MG452955
<i>G. a. fuscus</i>	Colombia	Magdalena (Santa Marta)*	SP	SP
<i>G. a. fuscus</i>	Colombia	Bolívar (San Jacinto)*	SP	SP
<i>G. a. fuscus</i>	Colombia	Bolívar (San Jacinto)*	SP	SP
<i>G. a. fuscus</i>	Colombia	Bolívar (San Jacinto)*	SP	SP
<i>G. a. fuscus</i>	Colombia	Bolívar (San Jacinto)*	SP	SP
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Huila (Neiva)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Huila (Neiva)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Huila (Neiva)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Huila (Neiva)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Huila (Neiva)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Huila (Neiva)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Huila (Neiva)*	SP	NA
<i>G. a. albogularis</i>	Colombia	Huila (Neiva)*	SP	NA
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Valle del Cauca (Dagua)	NA	MG452956
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Valle del Cauca (Dagua)	NA	MG452957
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Valle del Cauca (Dagua)	NA	MG452958
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Valle del Cauca (Cali)	NA	EMG452969
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Valle del Cauca (Cali)	NA	EMG452970
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Valle del Cauca (Cali)	NA	EMG452971
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Valle del Cauca (Cali)	NA	EMG452972
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Valle del Cauca (Cali)	NA	EMG452973
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	EMG452961
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	EMG452962

<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	EMG452963
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	EMG452964
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	EMG452965
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	EMG452966
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	EMG452967
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	EMG452968
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	MG452974
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	MG452975
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	MG452976
<i>G. albogularis</i>	Colombia	Cauca (Guapi PNN Gorgona)	NA	MG452977
<i>G. vittatus</i>	Venezuela	NA	NA	EF564032
<i>G. vittatus</i>	Venezuela	NA	NA	EF564033
<i>G. vittatus</i>	Colombia	La Guajira (Albania)	SP	NA

Nota: NA: No Aplica, PNN; Parque Nacional Natural; SP: Sin Publicar;  
\*nuevas secuencias.

## Bibliografía

- Acevedo, A. A., Lampo, M., y Cipriani, R. (2016). The cane or marine toad, *Rhinella marina* (Anura, Bufonidae): Two genetically and morphologically distinct species. *Zootaxa*, 4103(6), 574–586. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4103.6.7>
- Albert, J. S., Lovejoy, N. R., y Crampton, W. G. R. (2006). Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(1–2), 14–27. <https://doi.org/10.1016/J.JSAMES.2005.07.010>
- Albert, J. S., Tagliacollo, V. A., y Dagosta, F. (2020). Diversification of Neotropical Freshwater Fishes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51(Volume 51, 2020), 27–53. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ECOLSYS-011620-031032/CITE/REFWORKS>
- Albert., y Reis. (2011). *Introduction to neotropical freshwaters. In 'Historical biogeography of neotropical freshwater fishes.'* University of California Press.
- Alonso, M. L. B., Cotrina, J. M., Pardo, D. A., Font, E., y Molina-Borja, M. (2010). Sex differences in antipredator tail-waving displays of the diurnal yellow-headed gecko *Gonatodes albogularis* from Tropical forests of Colombia. *Journal of Ethology*, 28(2), 305–311. <https://doi.org/10.1007/S10164-009-0186-4/FIGURES/3>

- Avila-Pires, T. C. S., Mulcahy, D. G., Werneck, F. P., y Sites, J. W. (2012). Phylogeography of the teiid lizard *kentropyx calcarata* and the sphaerodactylid *Gonatodes humeralis* (Reptilia: Squamata): Testing a geological scenario for the lower Amazon-Tocantins Basins, Amazonia, Brazil. *Herpetologica*, 68(2), 272–287. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-11-00021.1>
- Avice, J. C. (2000). *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctv1nzhfgj7>
- Ayala, S. C. (1986). Saurios de Colombia: lista actualizada, y distribución de ejemplares colombianos en los museos. *Caldasia*, 15(71-75), 555–572.
- Bálint, M., Domisch, S., Engelhardt, C. H. M., Haase, P., Lehrian, S., Sauer, J., Theissinger, K., Pauls, S. U., y Nowak, C. (2011). Cryptic biodiversity loss linked to global climate change. *Nature Climate Change* 2011 1:6, 1(6), 313–318. <https://doi.org/10.1038/nclimate1191>
- Barat, F., Mercier de Lépinay, B., Sosson, M., Müller, C., Baumgartner, P. O., y Baumgartner-Mora, C. (2014). Transition from the Farallon Plate subduction to the collision between South and Central America: Geological evolution of the Panama Isthmus. *Tectonophysics*, 622, 145–167. <https://doi.org/10.1016/J.TECTO.2014.03.008>
- Barido-Sottani, J., Schwery, O., Warnock, R. C. M., Zhang, C., y Wright, A. M. (2023). Practical guidelines for Bayesian phylogenetic inference using Markov Chain Monte Carlo (MCMC). *Open Research Europe*, 3, 204. <https://doi.org/10.12688/OPENRESEUROPE.16679.1>
- Bergsten, J. (2005). A review of long-branch attraction. *Cladistics*, 21(2), 163–193. <https://doi.org/10.1111/J.1096-0031.2005.00059.X>
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. 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. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2006.11.004>
- Breuil, M. (2009). The terrestrial herpetofauna of Martinique: Past, present, future. *Applied Herpetology*, 6(2), 123–149. <https://doi.org/10.1163/157075408X386114>
- Brooks, D. R., Bilewitch, J., Condry, C., Evans, D. C., Folinsbee, K. E., Fröbisch, J., Halas, D., Hill, S., McLennan, D. A., Mattern, M., Tsuji, L. A., Ward, J. L., Wahlberg, N., Zamparo, D., y Zannatta, D. (2007). Quantitative phylogenetic analysis in the 21 st Century análisis filogenéticos cuantitativos en el siglo XXI. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 225–252.

- Buckland, S., Cole, N. C., Groombridge, J. J., Küpper, C., Burke, T., Dawson, D. A., Gallagher, L. E., y Harris, S. (2014). High risks of losing genetic diversity in an endemic mauritian gecko: implications for conservation. *PLoS ONE*, 9(6), e93387. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093387>
- Cabrera, A. L., y Willink, A. (1973). *Biogeografía de América Latina* (Vol. 13).
- Caicedo-Portilla, J. R., y Suárez-Badillo, H. A. (2020). Apuntes sobre los geocos relacionados a *Gonatodes concinnatus* (O'Shaughnessy, 1881) en Colombia. *Anartia*, 126–134.
- Cardona, A., León, S., Jaramillo, J. S., Montes, C., Valencia, V., Vanegas, J., Bustamante, C., y Echeverri, S. (2018). The Paleogene arcs of the northern Andes of Colombia and Panama: Insights on plate kinematic implications from new and existing geochemical, geochronological and isotopic data. *Tectonophysics*, 749, 88–103. <https://doi.org/10.1016/J.TECTO.2018.10.032>
- Carrillo, J. D., Forasiepi, A., Jaramillo, C., y Sánchez-Villagra, M. R. (2014). Neotropical mammal diversity and the great American biotic interchange: Spatial and temporal variation in South America's fossil record. *Frontiers in Genetics*, 5(DEC), 117160. <https://doi.org/10.3389/FGENE.2014.00451/ABSTRACT>
- Carvajal-Cogollo, J. E., Eguis-Avendaño, J. A., y Meza-Joya, F. L. (2020). A new diurnal gecko in the genus *Gonatodes* (Squamata: Sphaerodactylidae) from the foothills of the Serranía de San Lucas, Norosí-Colombia. *Zootaxa*, 4877(2), 345–360. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4877.2.7>
- Carvajal-Ocampo, V. de los Á., Ángel-Vallejo, M. C., Gutiérrez-Cárdenas, P. D. A., Ospina-Bautista, F., y Estévez Varón, J. V. (2019). A case of communal egg-laying of *Gonatodes albogularis* (Sauria, Sphaerodactylidae) in bromeliads (Poales, Bromeliaceae). *Herpetozoa*, 32, 45–49. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e35663>
- Chan, K. O., Hutter, C. R., Wood, P. L., Su, Y. C., y Brown, R. M. (2022). Gene flow increases phylogenetic structure and inflates cryptic species estimations: A case study on widespread philippine puddle frogs (*Occidozyga laevis*). *Systematic Biology*, 71(1), 40–57. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syab034>
- Chan, K. Onn., Hertwig, S. T., Neokleous, D. N., Flury, J. M., y Brown, R. M. (2022). Widely used, short 16S rRNA mitochondrial gene fragments yield poor and erratic results in phylogenetic estimation and species delimitation of amphibians. *BMC Ecology and Evolution*, 22(1), 37. <https://doi.org/10.1186/s12862-022-01994-y>
- Chaves, G., Köhler, G., Lamar, W., Porras, L. W., Sunyer, J., Rivas, G., Gutiérrez-Cárdenas, P., y Caicedo, J. R. (2022). *Gonatodes albogularis* (Yellow-headed Gecko). The IUCN



- Red List of Threatened Species 2022. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T197487A217775948.en>
- Cheng, R., Luo, A., Orr, M., Ge, D., Hou, Z., Qu, Y., Guo, B., Zhang, F., Sha, Z., Zhao, Z., Wang, M., Shi, X., Han, H., Zhou, Q., Li, Y., Liu, X., Shao, C., Zhang, A., Zhou, X., y Zhu, C. (2024). Cryptic diversity begets challenges and opportunities in biodiversity research. *Integrative Zoology*. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12809>
- Colletta, B., Hebrard, F., and tectonics in, y 1990, undefined. (1990). Tectonic style and crustal structure of the Eastern Cordillera (Colombia) from a balanced cross-section. *Books.Google.ComB Colletta, F Hebrard, J Letouzey, P Werner, JL RudkiewiczPetroleum and Tectonics in Mobile Belts, 1990.* [https://books.google.com/books?hl=esylr=yid=7LiATrYGffkCyoi=fndypg=PA81yots=I81s6pwh6yysig=mXaaIKSfXYs0Mda\\_3NO505f2V8k](https://books.google.com/books?hl=esylr=yid=7LiATrYGffkCyoi=fndypg=PA81yots=I81s6pwh6yysig=mXaaIKSfXYs0Mda_3NO505f2V8k)
- Cuvier, G., Axelrod, H. R., Baird, S. F., y Valenciennes. (1829). Histoire naturelle des poissons. In *Histoire naturelle des poissons*. Chez F. G. Levrault; [etc., etc.]. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12283>
- . Hartl Daniel L., y Clark Andrew G. (1997). *Principles of Population Genetics*. Sinauer Associates.
- de-Oliveira-Nogueira, C. H., Souza, U. F., Machado, T. M., Figueiredo-de-Andrade, C. A., Mônico, A. T., Sazima, I., Sazima, M., y Toledo, L. F. (2023). Between fruits, flowers and nectar: The extraordinary diet of the frog *Xenohyla truncata*. *Food Webs*, 35, e00281. <https://doi.org/10.1016/J.FOOWEB.2023.E00281>
- DeSalle, R., Egan, M. G., y Siddall, M. (2005). The unholy trinity: Taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1462), 1905–1916. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1722>
- Diago-Toro, M. F., Garcia-Cobos, D., Brigante-Luna, G. D., y Vásques-Restrepo, J. D. (2021). Fantastic lizards and where to find them: cis-Andean microteiids (Squamata: Alopoglossidae Gymnophthalmidae) from the Colombian Orinoquia and Amazonia. *Zootaxa*, 5067(3), 377–400. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5067.3.3>
- Domínguez-López, M. E., F. Kacoliris, y A. M. OrtegaLeón. (2015). Effects of microhabitat temperature on escape behavior in the diurnal gecko, *Gonatodes albogularis* (Duméril y Bribon, 1836) (Squamata: Sauria: Sphaerodactylidae). *Herpetozoa*, 28, 49–54.
- Domínguez-López, M. E., Ortega-León, Á. M., y Zamora-Abrego, G. J. (2015). Tail autotomy effects on the escape behavior of the lizard *Gonatodes albogularis* (Squamata:

- Sphaerodactylidae), from Córdoba, Colombia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 88(January), 1–6. <https://doi.org/10.1186/S40693-014-0010-6/FIGURES/5>
- Duque-Caro, H. (1990). Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of the Panama seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 77(3–4), 203–234. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(90\)90178-A](https://doi.org/10.1016/0031-0182(90)90178-A)
- Espíndola, A., Ruffley, M., Smith, M. L., Carstens, B. C., Tank, D. C., y Sullivan, J. (2016). Identifying cryptic diversity with predictive phylogeography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1841). <https://doi.org/10.1098/RSPB.2016.1529>
- Excoffier, L., y Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10(3), 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)
- Felsenstein, J. (1978). Cases in which Parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Biology*, 27(4), 401–410. <https://doi.org/10.1093/SYSBIO/27.4.401>
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783–781.
- Folmer, O., Black, M., Hoen, W., Lutz, R., y Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Biology and Evolution*, 11(3), 294–299. [https://www.researchgate.net/publication/15316743\\_DNA\\_primers\\_for\\_amplification\\_of\\_mitochondrial\\_Cytochrome\\_C\\_oxidase\\_subunit\\_I\\_from\\_diverse\\_metazoan\\_invertebrates](https://www.researchgate.net/publication/15316743_DNA_primers_for_amplification_of_mitochondrial_Cytochrome_C_oxidase_subunit_I_from_diverse_metazoan_invertebrates)
- Fouquet, A., Vences, M., Salducci, M. D., Meyer, A., Marty, C., Blanc, M., y Gilles, A. (2007). Revealing cryptic diversity using molecular phylogenetics and phylogeography in frogs of the *Scinax ruber* and *Rhinella margaritifera* species groups. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(2), 567–582. <https://doi.org/10.1016/J.YMPEV.2006.12.006>
- Franco-Mena, D., Guayasamin, J. M., Andrade-Brito, D., Yáñez-Muñoz, M. H., y Rojas-Runjaic, F. J. M. (2023). Unveiling the evolutionary relationships and the high cryptic diversity in Andean rainfrogs (Craugastoridae: *Pristimantis myersi* group). *PeerJ*, 11, e14715. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.14715/SUPP-7>

- Galetto, L., Aizen, M. A., Arizmendi, M. D. C., Freitas, B. M., Garibaldi, L. A., Giannini, T. C., Lopes, A. V., Santo, M. M. D. E., Maués, M. M., Nates-Parra, G., Rodríguez, J. I., Quezada-Euán, J. J. G., Vandame, R., Viana, B. F., y Imperatriz-Fonseca, V. L. (2022). Risks and opportunities associated with pollinators' conservation and management of pollination services in Latin America. *Ecologia Austral*, 32(1), 55–76. <https://doi.org/10.25260/EA.22.32.1.0.1790>.
- Gamble, T., Bauer, A. M., Colli, G. R., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Vitt, L. J., y Simons, A. M. (2011). Coming to America: multiple origins of New World geckos. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(2), 231–244. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02184.x>.
- Gamble, T., Bauer, A. M., Greenbaum, E., y Jackman, T. R. (2008b). Evidence for Gondwanan vicariance in an ancient clade of gecko lizards. *Journal of Biogeography*, 35(1), 88–104. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01770.x>.
- Gamble, T., Bauer, A. M., Greenbaum, E., y Jackman, T. R. (2008a). Out of the blue: a novel, trans-Atlantic clade of geckos (Gekkota, Squamata). *Zoologica Scripta*, 37(4), 355–366. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00330.x>.
- Gamble, T., Simons, A. M., Colli, G. R., y Vitt, L. J. (2008). Tertiary climate change and the diversification of the Amazonian gecko genus *Gonatodes* (Sphaerodactylidae, Squamata). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46(1), 269–277. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.08.013>.
- Giugliano, L. G., de Campos Nogueira, C., Valdujo, P. H., Collevatti, R. G., y Colli, G. R. (2013). Cryptic diversity in South American Teiinae (Squamata, Teiidae) lizards. *Zoologica Scripta*, 42(5), 473–487. <https://doi.org/10.1111/ZSC.12017>
- Guarnizo, C. E., Werneck, F. P., Giugliano, L. G., Santos, M. G., Fenker, J., Sousa, L., D'Angiolella, A. B., dos Santos, A. R., Strüssmann, C., Rodrigues, M. T., Dorado-Rodrigues, T. F., Gamble, T., y Colli, G. R. (2016). Cryptic lineages and diversification of an endemic anole lizard (Squamata, *Dactyloidae*) of the Cerrado hotspot. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 279–289. <https://doi.org/10.1016/J.YMPEV.2015.09.005>
- Guayasamin, J. M., Brunner, R. M., Valencia-Aguilar, A., Franco-Mena, D., Ringler, E., Armijos, A. M., Morochz, C., Bustamante, L., Maynard, R. J., y Culebras, J. (2022). Two new glassfrogs (Centrolenidae: Hyalinobatrachium) from Ecuador, with comments on the endangered biodiversity of the Andes. *PeerJ*, 10, e13109. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.13109/SUPP-3>

- Hasbún, C. R., Gómez, A., Köhler, G., y Lunt, D. H. (2005). Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): historical biogeography, species status and conservation. *Molecular Ecology*, 14(10), 3095–3107. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2005.02665.X>.
- Hazzi, N. A., Moreno, J. S., Ortiz-Movliav, C., y Palacio, R. D. (2018). Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the Tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(31), 7985–7990. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803908115>.
- Hennig, W. (1968). Elementos de una sistemática filogenética. In *Elementos de una sistemática filogenética*. (pp. 353–353).
- (Delbert D., y Zangerl, R. (1999). *Phylogenetic systematics*. 263.
- Hillebrand, H. (2004). On the Generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163(2), 192–211. <https://doi.org/10.1086/381004>
- Honeycutt, R. J., Sobral, B. W. S., Keim, P., y Irvine, J. E. (1992). A rapid DNA extraction method for sugarcane and its relatives. *Plant Molecular Biology Reporter*, 10(1), 66–72. <https://doi.org/10.1007/BF02669266>
- Hoorn, C. (1993). Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 105(3–4), 267–309. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(93\)90087-Y](https://doi.org/10.1016/0031-0182(93)90087-Y)
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. 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 (New York, N.Y.)*, 330(6006), 927–931. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1194585>
- Huelsenbeck, J. P., y Ronquist, F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17(8), 754–755. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754>
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F., Nielsen, R., y Bollback, J. P. (2001). Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science (New York, N.Y.)*, 294(5550), 2310–2314. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1065889>
- Iturralde-Vinent, M. A. (1999). *Paleogeography of the Caribbean Region: Implications for Cenozoic biogeography*.

- Jiménez-Alonso, G., Balaguera-Reina, S. A., Hoyos, M., Ibáñez, C., Hernández Rangel, S. M., Del Valle Useche, C. M., Moncada, J. F., y Bloor, P. (2023). Phylogenetic and phylogeographic insights on Trans-Andean spectacled caiman populations in Colombia. *Marine and Freshwater Research*, 74(12), 1071–1080. <https://doi.org/10.1071/MF22251>
- Johnson, M., Zaretskaya, I., Raytselis, Y., Merezhuk, Y., McGinnis, S., y Madden, T. L. (2008). NCBI BLAST: a better web interface. *Nucleic Acids Research*, 36(suppl\_2), W5–W9. <https://doi.org/10.1093/NAR/GKN201>
- Kattan, G. H., Franco, P., Rojas, V., y Morales, G. (2004). Biological diversification in a complex region: A spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography*, 31(11), 1829–1839. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2004.01109.X>
- Leaché, A. D., Koo, M. S., Spencer, C. L., Papenfuss, T. J., Fisher, R. N., y McGuire, J. A. (2009). Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard species complex (*Phrynosoma*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(30), 12418–12423. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0906380106>
- Leal, F., Tarazona, O. A., y Ramírez-Pinilla, M. P. (2010). Limb development in the gekkonid lizard *Gonatodes albogularis*: A reconsideration of homology in the lizard carpus and tarsus. *Journal of Morphology*, 271(11), 1328–1341. <https://doi.org/10.1002/JMOR.10875>
- Lundberg, J. G., Sullivan, J. P., y Hardman, M. (2011). Phylogenetics of the South American catfish family Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes) using nuclear and mitochondrial gene sequences. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 161(1), 153–189. <https://doi.org/10.1635/053.161.0110>
- Lynch, J. D. (1999). Ranas pequeñas, la geometría de evolución, y la especiación en los Andes Colombianos. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23(86), 143–160. <https://go.gale.com/ps/i.do?p=IFMEysw=wyissn=03703908yv=2.1yit=ryid=GALE%7CA498484001ysid=googleScholarlylinkaccess=fulltext>
- M. A. Cooper. (1995). Basin development and tectonic history of the llanos basin, eastern Cordillera, and Middle Magdalena Valley, Colombia. *AAPG Bulletin*, 79(10), 1421–1442. <https://archives.datapages.com/data/bulletns/1994-96/data/pg/0079/0010/1400/1421.htm>

- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. (2021). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. (3.70). <http://www.mesquiteproject.org>
- Magalhães, R. F. de, Rocha, P. C., Santos, F. R., Strüssmann, C., y Giaretta, A. A. (2018). Integrative taxonomy helps to assess the extinction risk of anuran species. *Journal for Nature Conservation*, 45, 1–10. <https://doi.org/10.1016/J.JNC.2018.07.001>
- Hahn Matthew W. (2018). *Molecular population genetics*. Oxford University Press.
- McCourt, W. J., Aspden, J. A., y Brook, M. (1984). New geological and geochronological data from the Colombian Andes: continental growth by multiple accretion. *Journal of the Geological Society*, 141(5), 831–845. <https://doi.org/10.1144/GSJGS.141.5.0831>
- Mendoza-Henao, A. M., Arias, E., Townsend, J. H., y Parra-Olea, G. (2020). Phylogeny-based species delimitation and integrative taxonomic revision of the *Hyalinobatrachium fleischmanni* species complex, with resurrection of *H. viridissimum* (Taylor, 1942). *Systematics and Biodiversity*, 464–484. <https://doi.org/10.1080/14772000.2020.1776781>
- Meneses-Pelayo, E., y Ramírez, J. P. (2020). A new species of the genus *Gonatodes* (Squamata: Sauria: Sphaerodactylidae) from the western flank of the Cordillera Oriental in Colombia, with description of its hemipenial morphology. *Zootaxa*, 4729(2), 207–227. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4729.2.4>
- Meseguer, A. S., Antoine, P. O., Fouquet, A., Delsuc, F., y Condamine, F. L. (2020). The role of the Neotropics as a source of world tetrapod biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 29(9), 1565–1578. <https://doi.org/10.1111/GEB.13141>
- Meseguer, A. S., Michel, A., Fabre, P. H., Pérez-Escobar, O. A., Chomicki, G., Riina, R., Antonelli, A., Antoine, P. O., Delsuc, F., y Condamine, F. L. (2022). Diversification dynamics in the Neotropics through time, clades and biogeographic regions. *ELife*, 11. <https://doi.org/10.7554/ELIFE.74503>
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., y Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *2010 Gateway Computing Environments Workshop, GCE 2010*. <https://doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>
- Milnes, A. G. (2015). Chapter nine Tectonic Evolution of the Southern Andes, Tierra del Fuego: A Summary. In *The Anatomy of Mountain Ranges*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400858644.173/PDF>
- Mittan-Moreau, C. S., Kelehear, C., Toledo, L. F., Bacon, J., Guayasamin, J. M., Snyder, A., y Zamudio, K. R. (2022). Cryptic lineages and standing genetic variation across

- independent cane toad introductions. *Molecular Ecology*, 31(24), 6440–6456. <https://doi.org/10.1111/MEC.16713>
- Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M., McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Ricklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., ... Turelli, M. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10(4), 315–331. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01020.x>
- Mora, A., Horton, B. K., Mesa, A., Rubiano, J., Ketcham, R. A., Parra, M., Blanco, V., Garcia, D., y Stockli, D. F. (2010). Migration of Cenozoic deformation in the Eastern Cordillera of Colombia interpreted from fission track results and structural relationships: Implications for petroleum systems. *AAPG Bulletin*, 94(10), 1543–1580. <https://doi.org/10.1306/01051009111>
- Moritz, C. (1994). Defining ‘Evolutionarily Significant Units’ for conservation. *Trends in Ecology y Evolution*, 9(10), 373–375. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90057-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90057-4)
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1–110. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.3782.1.1>
- Mulcahy, D. G., Ibáñez, R., Jaramillo, C. A., Crawford, A. J., Ray, J. M., Gotte, S. W., Jacobs, J. F., Wynn, A. H., Gonzalez-Porter, G. P., McDiarmid, R. W., Crombie, R. I., Zug, G. R., y de Queiroz, K. (2022). DNA barcoding of the National Museum of Natural History reptile tissue holdings raises concerns about the use of natural history collections and the responsibilities of scientists in the molecular age. *PLOS ONE*, 17(3), e0264930. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0264930>
- Nagy, Z. T., Sonet, G., Glaw, F., y Vences, M. (2012). First Large-Scale DNA Barcoding Assessment of Reptiles in the Biodiversity Hotspot of Madagascar, Based on Newly Designed COI Primers. *PLOS ONE*, 7(3), e34506. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0034506>
- Nylander, J. A. A. (2004). MrModeltest v2. Program distributed by the author. In *Evolutionary Biology Centre Uppsala University* (Vol. 2, Issue January 2004, pp. 1–2). <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:MrModeltest#0>
- Orrico, V. G. D., Nunes, I., Mattedi, C., Fouquet, A., Lemos, A. W., Rivera-Correa, M., Lyra, M. L., Loebmann, D., Pimenta, B. V. S., Caramaschi, U., Rodrigues, M. T., y Haddad, C. F. B. (2017). Integrative taxonomy supports the existence of two distinct species

- within *Hypsiboas crepitans* (Anura: Hylidae). *Salamandra*, 53(1), 99–113. <https://doi.org/10.5281/zenodo.2585695>
- Pestano, J., Brown, R. P., Suárez, N. M., Benzal, J., y Fajardo, S. (2003). Intraspecific evolution of Canary Island Plecotine bats, based on mtDNA sequences. *Heredity*, 90(4), 302–307. <https://doi.org/10.1038/SJ.HDY.6800240>
- Peters, J. A., y Donoso-Barros, R. (1970). Catalogue of the Neotropical Squamata pt. II: Lizards and Amphisbaenians. *Bulletin of the United States National Museum*, 297, 1–293. <https://doi.org/10.5479/si.03629236.297.1>
- Pinto-Sánchez, N. R., Calderón-Espinosa, M. L., Miralles, A., Crawford, A. J., y Ramírez-Pinilla, M. P. (2015). Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical skink genus *Mabuya Fitzinger* (Squamata: Scincidae) with emphasis on Colombian populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93, 188–211. <https://doi.org/10.1016/J.YMPEV.2015.07.016>
- Poulin, R., y Pérez-Ponce de León, G. (2017). Global analysis reveals that cryptic diversity is linked with habitat but not mode of life. *Journal of Evolutionary Biology*, 30(3), 641–649. <https://doi.org/10.1111/JEB.13034>
- QGIS.org. (2024). *QGIS Sistema de Información Geográfica. Proyecto de Fundación Geoespacial de Código*. <https://qgis.org/es/site/>
- Quintero, E., Ribas, C. C., y Cracraft, J. (2013). The Andean *Hapalopsittaca* parrots (Psittacidae, Aves): an example of montane-tropical lowland vicariance. *Zoologica Scripta*, 42(1), 28–43. <https://doi.org/10.1111/J.1463-6409.2012.00567.X>
- R Core Team. (2023). *A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. <https://www.R-project.org/>
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Nogues-Bravo, D., Rasmussen, C. M. Ø., Richardson, K., Rosing, M. T., Whittaker, R. J., y Fjeldsø, J. (2019). Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science*, 365(6458), 1114–1119. [https://doi.org/10.1126/SCIENCE.AAX0151/ASSET/AC77674F-E295-4BAE-8F2B-48C431B3E9AB/ASSETS/GRAPHIC/365\\_1114\\_F3.JPEG](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.AAX0151/ASSET/AC77674F-E295-4BAE-8F2B-48C431B3E9AB/ASSETS/GRAPHIC/365_1114_F3.JPEG)
- Rambaut, A., y Drummond, A. J. (2018). *FigTree v1. 4.4*. Institute of Evolutionary Biology. University of Edinburgh.
- Rambaut A, D. A. (2004). *Tracer v1.3*. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>



- Rato, C., Harris, D. J., Carranza, S., Machado, L., y Perera, A. (2016). The taxonomy of the *Tarentola mauritanica* species complex (Gekkota: Phyllodactylidae): Bayesian species delimitation supports six candidate species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 271–278. <https://doi.org/10.1016/J.YMPEV.2015.09.008>
- Reeder, T. W. (1995). Phylogenetic relationships among Phrynosomatid lizards as inferred from mitochondrial ribosomal DNA Sequences: substitutional bias and information content of transitions Relative to transversions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 4(2), 203–222. <https://doi.org/10.1006/mpev.1995.1020>
- Revell, L. J. (2024). Phytools 2.0: an updated R ecosystem for phylogenetic comparative methods (and other things). *PeerJ*, 12, e16505. <https://doi.org/10.7717/peerj.16505>
- Rivera, D., Prates, I., Firreno, T. J., Trefaut Rodrigues, M., Caldwell, J. P., y Fujita, M. K. (2022). Phylogenomics, introgression, and demographic history of South American true toads (*Rhinella*). *Molecular Ecology*, 31(3), 978–992. <https://doi.org/10.1111/MEC.16280>
- Rivero-Blanco, C. (1968). Un género y dos especies de tuqueques (Sauria: Sphaerodactylinae) citados por primera vez para Venezuela, con notas sobre la distribución de otras especies poco conocidas. *Memoria de La Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 27, 104–119.
- Rivero-Blanco, C. (1979). The neotropical lizard genus *Gonatodes* Fitzinger (Sauria: Sphaerodactylinae).
- Santana, A., Silva, S. M., Batista, R., Sampaio, I., y Aleixo, A. (2021). Molecular systematics, species limits, and diversification of the genus *Dendrocolaptes* (Aves: Furnariidae): Insights on biotic exchanges between dry and humid forest types in the Neotropics. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(1), 277–293. <https://doi.org/10.1111/JZS.12408>
- Schargel, W. E. (2008). *Species Limits and Phylogenetic Systematics of the Diurnal Geckos of the Genus Gonatodes (Squamata: Sphaerodactylidae)* (Issue August). The University Of Texas At Arlington.
- Schargel, W. E., Rivas, G. A., Makowsky, R., Señaris, J. C., Natera, M. A., Barros, T. R., Molina, C. R., y Barrio-Amorós, C. L. (2010a). Phylogenetic systematics of the genus *Gonatodes* (Squamata: Sphaerodactylidae) in the Guayana region, with description of a new species from Venezuela. *Systematics and Biodiversity*, 8(3), 321–339. <https://doi.org/10.1080/14772000.2010.504757>

- Schargel, W. E., Rivas, G. A., Makowsky, R., Señaris, J. C., Natera, M. A., Barros, T. R., Molina, C. R., y Barrio-Amorós, C. L. (2010b). Phylogenetic systematics of the genus *Gonatodes* (Squamata: Sphaerodactylidae) in the Guayana region, with description of a new species from Venezuela. *Systematics and Biodiversity*, 8(3), 321–339. <https://doi.org/10.1080/14772000.2010.504757>
- Schmid, M., Steinlein, C., Feichtinger, W., Haaf, T., Mijares-Urrutia, A., Schargel, W. E., y Hedges, S. B. (2014). Cytogenetic studies on *Gonatodes* (Reptilia, Squamata, Sphaerodactylidae). *Cytogenetic and Genome Research*, 144(1), 47–61. <https://doi.org/10.1159/000367929>
- Scotese, C. R., Scotese, C. R., y Paleomap Project. (2001). *Atlas of Earth history*.
- Sedano-Cruz, R. E., Pérez-Amaya, N., y Rivera-Gutierrez, H. F. (2024). Vocal and genetic variation between a land-bridge island and mainland populations of the Black-crowned Antshrike (*Thamnophilus atrinucha*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 78(3), 42. <https://doi.org/10.1007/s00265-024-03455-6>
- Serrano-Cardozo, V. H., Ramírez-Pinilla, M. P., Ortega, J. E., y Cortes, L. A. (2007a). Annual reproductive activity of *Gonatodes albogularis* (squamata: gekkonidae) living in an Anthropocarea in Santander, Colombia. *South American Journal of Herpetology*, 2(1), 31–38. [https://doi.org/10.2994/1808-9798\(2007\)2\[31:araoga\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2994/1808-9798(2007)2[31:araoga]2.0.co;2)
- Serrano-Cardozo, V. H., Ramírez-Pinilla, M. P., Ortega, J. E., y Cortes, L. A. (2007b). Annual reproductive activity of *Gonatodes albogularis* (Squamata: Gekkonidae) living in an anthropocarea in Santander, Colombia. [https://doi.org/10.2994/1808-9798\(2007\)2\[31:ARAOGA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2994/1808-9798(2007)2[31:ARAOGA]2.0.CO;2), 2(1), 31–38. [https://doi.org/10.2994/1808-9798\(2007\)2](https://doi.org/10.2994/1808-9798(2007)2)
- Sewall Wright. (1978). *Variability Within and Among Natural Populations* (Vol. 4). University of Chicago Press.
- SIB. (2024). *Biodiversidad en cifras, Sistema de Informacion sobre Biodiversidad de Colombia*. <https://cifras.biodiversidad.co/colombia>
- Siddall, M. E. (1998). Success of Parsimony in the Four-Taxon Case: Long-Branch Repulsion by Likelihood in the Farris Zone. *Cladistics*, 14(3), 209–220. <https://doi.org/10.1111/J.1096-0031.1998.TB00334.X>
- Sobolev, S. V., y Babeyko, A. Y. (2005). What drives orogeny in the Andes? *Geology*, 33(8), 617. <https://doi.org/10.1130/G21557.1>

- Stamatakis, A. (2006). RAxML-VI-HPC: Maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22(21), 2688–2690. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446>
- Stephen, C. L., Reynoso, V. H., Collett, W. S., Hasbun, C. R., y Breinholt, J. W. (2013). Geographical structure and cryptic lineages within common green iguanas, *Iguana iguana*. *Journal of Biogeography*, 40(1), 50–62. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2012.02780.X>
- Sturaro, M. J., y Avila-Pires, T. C. S. (2011). Taxonomic revision of the geckos of the *Gonatodes concinnatus* complex (Squamata: Sphaerodactylidae), with description of two new species. *Zootaxa*, 2869(1), 1. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2869.1.1>
- Suárez-Atilano, M., Burbrink, F., y Vázquez-Domínguez, E. (2014). Phylogeographical structure within *Boa constrictor* imperator across the lowlands and mountains of Central America and Mexico. *Journal of Biogeography*, 41(12), 2371–2384. <https://doi.org/10.1111/JBI.12372>
- Sun, C. H., Liu, D. W., Huang, Y. L., Zhou, Y. W., Hou, S. L., y Lu, C. H. (2019). Genetic diversity analysis of Peking gecko (*Gekko swinhonis*) in mid-Eastern China based on mitochondrial COI and Cyt b gene sequences. *Mitochondrial DNA Part B*, 4(2), 2156–2158. <https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1623724>
- Swofford, D. L. (1996). Phylogenetic inference. In *Molecular systematics* (2nd ed., pp. 407–514).
- Tamura, K., Stecher, G., y Kumar, S. (2021). MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38(7), 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/MOLBEV/MSAB120>
- Trevisan, C. C., Batalha-Filho, H., Garda, A. A., Menezes, L., Dias, I. R., Solé, M., Canedo, C., Juncá, F. A., y Napoli, M. F. (2020). Cryptic diversity and ancient diversification in the northern Atlantic Forest *Pristimantis* (Amphibia, Anura, Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 148, 106811. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106811>
- Uetz, P., y Hošek, J. (2024). *The Reptile Database (Version 2024-01)*. <https://doi.org/10.48580/dfz6w-37s>
- Uetz, P., Slavenko, A., Meiri, S., y Heinicke, M. (2020). Gecko diversity: a history of global discovery. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 66(3–4), 117–125. <https://doi.org/10.1163/22244662-bja10003>

- Vanzolini, P. E., y Williams, E. E. (1962). Jamaican and Hispaniolan *Gonatodes* and allied forms (Sauria, Gekkonidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 127(10), 479–489.
- Vasconcelos, R., Montero-Mendieta, S., Simó-Riudalbas, M., Sindaco, R., Santos, X., Fasola, M., Llorente, G., Razzetti, E., y Carranza, S. (2016). Unexpectedly high levels of cryptic diversity uncovered by a complete DNA barcoding of eepitiles of the Socotra Archipelago. *PLOS ONE*, 11(3), e0149985. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0149985>
- Vences, M., Nagy, Z. T., Sonet, G., y Verheyen, E. (2012). DNA Barcodes. In W. J. Kress y D. L. Erickson (Eds.), *DNA Barcodes: Methods and Protocols* (Vol. 858), Issue February 2008). Humana Press. <https://doi.org/10.1007/978-1-61779-591-6>
- Villamil, J., Avila, L. J., Morando, M., Sites, J. W., Leaché, A. D., Maneyro, R., y Camargo, A. (2019). Coalescent-based species delimitation in the sand lizards of the *Liolaemus wiegmanni* complex (Squamata: Liolaemidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 138, 89–101. <https://doi.org/10.1016/J.YMPEV.2019.05.024>
- Welton, L. J., Travers, S. L., Siler, C. D., y Brown, R. M. (2014). Integrative taxonomy and phylogeny-based species delimitation of Philippine water monitor lizards (*Varanus salvator* Complex) with descriptions of two new cryptic species. *Zootaxa*, 3881(3), 201–227–201–227. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.3881.3.1>
- Williams, D. M., y Ebach, M. C. (2008). Foundations of systematics and biogeography. *Foundations of Systematics and Biogeography*, 1–309. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-72730-1/COVER>