

TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Filogeografía y variación intraespecífica de *Liolaemus wiegmanni*  
(Duméril & Bibron, 1837) (Squamata: Liolaemidae) en Uruguay**

*Joaquín Villamil*

Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados

Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales

Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Montevideo, Uruguay

2014

Orientador: Dr. Raúl Maneyro

Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados

Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, UdelaR.

Co Orientador: Dr. Arley Camargo

Centro Universitario de Rivera, Universidad de la República.

## ***Agradecimientos***

En primer lugar deseo agradecerles a los Dres. Raúl Maneyro y Arley Camargo la oportunidad de realizar este interesante trabajo, así como su orientación durante la elaboración del mismo. Asimismo, agradezco a Raúl Maneyro el invaluable entusiasmo que me ha transmitido desde mi ingreso a la Facultad de Ciencias, así como el hecho de que me permitiera incorporarme al Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados.

Al tribunal, por sus rápidas y valiosas sugerencias y correcciones sobre el manuscrito.

Al Dr. Jack Sites Jr. de la Universidad de Brigham Young, Utah por dejar a disposición del Dr. Arley Camargo su laboratorio para la extracción y secuenciación de ADN.

A la Agencia Nacional de Innovación e Investigación (ANII) cuyo apoyo financiero a través de la beca de iniciación a la investigación INI\_X\_2013\_1\_100970 me permitió la dedicación necesaria para realizar esta tesis.

A Diego Arrieta por permitirme revisar el material depositado en la colección Herpetológica del Museo Nacional de Historia Natural, y a Melitta Meneghel por darme acceso a la colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias.

A Ernesto Elgue por la colecta de ejemplares en la localidad de Las Grutas, Maldonado así como a Raúl Maneyro y Valeria de Olivera por la colaboración en la colecta de individuos en Boca del Mauricio y Arazatí.

A Sabrina Riverón por sus valiosos comentarios sobre la interpretación de los árboles filogenéticos y la edición de secuencias.

A mis compañeros del laboratorio, Federico Achaval Copes, Cecilia Bardier, Ernesto Elgue, Claudia Fernandez, Ignacio Lombardo, Gisela Pereira y Vanessa Valdez, con quienes comparto ideas, observaciones, y salidas de campo, y que aportan los justos momentos de distensión que amenizan el entorno de trabajo.

A los Dres. Ernesto Blanco y Washington Jones quienes también han sido importantes partícipes en mi formación académica.

A mis padres Tabaré y Laura, por incentivar desde etapas muy tempranas mi gusto por la ciencia y la observación de la naturaleza. A mis hermanos Bernardo y Rodrigo así como a mis padres por soportar en numerosas ocasiones la presencia de reptiles en la casa.

Muy especialmente, a mi novia Maite por su invaluable compañía, comprensión y apoyo constante durante toda esta etapa, quien además, realizó junto conmigo gran parte de los muestreos que posibilitaron este trabajo.

## CONTENIDO

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
Muestreo.....	8
Obtención de datos.....	9
Secuencias.....	9
Morfología.....	9
Análisis de datos.....	10
Morfología.....	10
Secuencias.....	10
RESULTADOS.....	14
Morfología.....	14
Análisis moleculares.....	20
DISCUSIÓN.....	32
Morfología.....	32
Análisis moleculares.....	38
CONCLUSIONES.....	45
PERSPECTIVAS.....	47
REFERENCIAS.....	49
ANEXOS.....	66

## RESUMEN

La filogeografía, definida como el estudio de los principios que gobiernan la historia genealógica y distribución espacial de los linajes génicos, ha permitido comprender los factores históricos y contemporáneos que influenciaron la estructura y dinámica poblacional, estableciendo así, un vínculo entre el análisis de procesos macro y microevolutivos. En los últimos tiempos los abordajes basados en la teoría coalescente han permitido la estimación de diversos parámetros poblacionales, generando a su vez un robusto marco estadístico sobre el cual contrastar hipótesis. Con aproximadamente 250 especies descritas, *Liolaemus* constituye el segundo género de lagartos más diverso del mundo. Su distribución, exclusivamente sudamericana, abarca los países de Perú, Bolivia, Paraguay, Chile, Argentina, Brasil y Uruguay, siendo Argentina y Chile los países con mayor diversidad de especies. Ocupan una gran diversidad de ambientes, desde zonas montañosas y semidesérticas hasta bosques, praderas y arenales costeros. *Liolaemus wiegmanni* es una lagartija pequeña que ocurre en Argentina y Uruguay encontrándose en este último sobre los arenales costeros del bajo Río Uruguay, el Río de la Plata y el Océano Atlántico hasta el Arroyo Valizas. Diversos autores han sugerido que esta especie podría tratarse de un complejo de especies, existiendo al menos dos linajes principales (argentino y uruguayo) que se habrían separado durante el Pleistoceno. En el marco de dos de las principales hipótesis filogeográficas clásicas, este trabajo explora a través del gen mitocondrial citocromo b, la filogeografía de las poblaciones de *L. wiegmanni* en Uruguay, estudiando la relación entre éstas y con las poblaciones que ocurren en Argentina. Adicionalmente se aborda la variación morfológica intraespecífica en Uruguay, con el objetivo de estudiar la congruencia entre la morfología y los patrones filogeográficos observados. Los resultados obtenidos indican que las poblaciones de esta especie en Uruguay constituyen un grupo monofilético fuertemente sustentado. Las poblaciones de Argentina, resultaron parafiléticas respecto a las de Uruguay, donde uno de sus clados se encuentra más emparentado con las poblaciones uruguayas que con las del resto de Argentina. La divergencia entre el grupo de Uruguay y el clado argentino más próximo ocurrió durante el Pleistoceno medio hace aproximadamente 1 millón de años, probablemente influenciada por eventos paleoclimáticos cuyas repercusiones sobre las zonas de paleo distribución de estas poblaciones son aún desconocidas. A pesar de los fuertes cambios geomorfológicos ocurridos en la costa durante la historia de las poblaciones de Uruguay, su demografía permaneció curiosamente estable durante al menos, los últimos 70 mil años. Es posible, que durante las variaciones del nivel del mar ocurridas a partir del último máximo glacial, se dieran cambios de rango que no afectaron de manera sustancial la demografía de estas poblaciones. Tanto la red de haplotipos como la filogenia estimada sustentan la hipótesis de *L. wiegmanni* como un complejo de especies a lo largo de su rango de distribución. Desde el punto de vista morfológico, no existen diferencias geográficas dentro de Uruguay al tiempo que la selección sexual y la selección reproductiva se proponen como los principales mecanismos que habrían direccionado a estas poblaciones hacia el dimorfismo sexual observado.

## ABSTRACT

Phylogeography, defined as the study of principles behind genealogies and spatial distribution of gene lineages has provided a framework for understanding the historical and extant factors that influence the genetic structure and dynamic of populations through time. Thus, phylogeography has allowed the connection between macro- and micro-evolutionary approaches. Recently, coalescent-based approaches have provided a robust statistical framework for estimating many demographic parameters and testing hypotheses. Including about 250 species, *Liolaemus* represents one of the most diverse lizard genera of the world. Distributed exclusively in South America, these lizards inhabit a great variety of environments such as deserts, mountains, forest, grasslands and sandy coasts. *Liolaemus wiegmanni* is a small insectivorous lizard that occurs in Argentina and Uruguay. In this last country, it inhabits on sandy coasts of the lower Uruguay River, de la Plata River, and the Atlantic Ocean up to Valizas stream. Several authors have suggested that *L. wiegmanni* could represent a species complex, with at least two main Argentinean and Uruguayan groups, which probably originated during the Pleistocene. Considering two of the most important classical hypotheses proposed this work explores the phylogeography of *L. wiegmanni* in Uruguay, studying the relationships within them and between those populations that occur in Argentina. Additionally, the morphological intraspecific variation in Uruguay was studied in order to understand the association (or lack thereof) between morphology and genetic structure. The results obtained strongly support Uruguayan populations as a monophyletic group related to Argentine populations. The divergence between Uruguayan and the most related Argentinean clade occurred during the middle Pleistocene, about 1 million years ago, probably influenced by paleoclimatic events whose impacts on paleo-distributional areas of these populations remain unclear. Despite the dramatic geomorphological changes that took place in the coast during the history of *L. wiegmanni* populations in Uruguay, the demography of these populations remained surprisingly stable during at least the last 70.000 years. It is possible that during the variation of sea level that took place after the last glacial maximum, range changes have occurred without affecting the demographic stability. The haplotype network and the phylogeny were congruent with the hypothesis of *L. wiegmanni* being a species complex through its range. There were no geographic differences in morphological traits within Uruguay. Furthermore, sexual selection and reproductive selection are proposed as the main factors driving the sexual dimorphism detected.

## INTRODUCCIÓN

Comprender los mecanismos poblacionales que conducen a la formación de nuevos linajes evolutivamente independientes es un desafío constante en biología evolutiva (Avice, 2000). A nivel intraespecífico, los principios que gobiernan la historia genealógica y distribución espacial de los linajes génicos, son abordados por la filogeografía, un campo de la biología evolutiva que ha logrado vincular el estudio de procesos micro y macroevolutivos (Avice et al., 1987; Avice, 2000, 2009). Esta disciplina, se ha convertido en una poderosa herramienta para la comprensión de los factores históricos y contemporáneos que influenciaron la estructura y dinámica poblacional, lo que a su vez, ha permitido entender los procesos de especiación (Hewitt, 2001; Templeton, 2001; Kozak et al., 2006; Avice, 2009). Asimismo, estos abordajes han generado un marco en el cual poner a prueba la congruencia entre la historia evolutiva, demográfica y la distribución de los taxa contra un escenario geológico y ecológico de una región en particular, posibilitando además, determinar la cronología de eventos evolutivos recientes, en particular aquellos que ocurrieron durante el Cuaternario (Bermingham & Moritz, 1998). Así, la filogeografía intraespecífica definida por Avice (1987) como el estudio de las relaciones entre las genealogías y la geografía, ha basado tradicionalmente sus inferencias en la información proveniente del ADN mitocondrial, una molécula que en los animales acumula substituciones nucleotídicas generalmente a una tasa varias veces mayor que el ADN nuclear. Esta rápida tasa de evolución se ve además reflejada por la presencia, en la mayoría de las especies, de una alta diversidad genética lo cual constituye un prerrequisito para realizar análisis filogeográficos. Su rápida evolución y la herencia maternal con ausencia de recombinación convierten al ADN mitocondrial en una molécula con un gran potencial filogeográfico, lo que ha permitido realizar inferencias genealógicas relevantes a nivel intraespecífico (Avice, 2009).

En este contexto, Avice (1987) plantea tres hipótesis filogeográficas básicas: (a) *La mayoría de las especies se componen por poblaciones geográficas cuyos miembros ocupan diferentes ramas en un árbol filogenético intraespecífico.* En otras palabras, las especies se distribuyen en poblaciones filogeográficamente estructuradas. Aunque constituye una tendencia bastante generalizada, existen especies con poblaciones pobremente estructuradas (por ejemplo: Hofreiter *et al.*, 2004; Joseph & Wilke, 2007;

Horne *et al.*, 2008). (b) *Las especies con limitada estructuración filogeográfica muestran una tendencia intrínseca a la dispersión, con una alta vagilidad asociada, ocupando rangos libres de impedimentos para el flujo génico.* Estas especies han tenido una fluidez relativamente alta en cuanto a sus desplazamientos geográficos a través de períodos de tiempo evolutivamente recientes. (c) *Los grupos monofiléticos notoriamente distinguibles usualmente surgen cuando el flujo génico se ve impedido por barreras geográficas extrínsecas operando a través de largos períodos de tiempo.* A través del tiempo, las poblaciones aisladas deberían evolucionar hacia la condición de monofilia recíproca, donde el tiempo de separación estaría positivamente correlacionado con la magnitud de la diferenciación genética. No obstante, la monofilia recíproca es una condición que puede requerir de largos períodos de tiempo ya que el tiempo para el ancestro común más reciente de una población es, en promedio,  $4N_e$  generaciones (siendo  $N_e$  el tamaño efectivo poblacional) según la teoría coalescente (Wakeley 2001). Inicialmente cuando un evento de vicarianza divide a una población en dos (A y B) es probable que estas poblaciones sean polifiléticas con respecto a la genealogía mitocondrial, donde algunos individuos de la población A estarán más emparentados con los de la población B que con el resto de A y viceversa. Con el transcurso de algunas generaciones el reparto de linajes incompleto (debido a la deriva génica) probablemente conducirá a la formación de A como un grupo parafilético con respecto a B (o tal vez B con respecto a A, o ambas sean parafiléticas), donde algunos individuos de A estarán más emparentados con los de B que con otros miembros de A, pero todos los individuos de B constituyen un grupo monofilético. Se espera en promedio que luego del paso de  $4N_e$  generaciones, A y B eventualmente se convertirán vía el reparto completo de linajes, en grupos monofiléticos recíprocos con respecto a su ADN mitocondrial. Esto implica que cada individuo dentro de A estará más emparentado con otro miembro de A que con un individuo de B y viceversa (Avice, 2009).

Los modelos de genética de poblaciones basados en la teoría coalescente (Kingman, 1982) han proporcionado un robusto marco estadístico que permite la estimación de diversos parámetros demográficos como el tamaño poblacional efectivo, la tasa de migración, los tiempos de divergencia y el crecimiento o declinación de las poblaciones, posibilitando además un adecuado testeo de hipótesis (Takahata *et al.*, 1995; Kuhner *et al.*, 1998; Beerli & Felsenstein, 1999, 2001; Bahlo & Griffiths, 2000; Nielsen & Slatkin 2000; Wakeley 2001; Knowles & Maddison, 2002). Así, varios métodos

Bayesianos basados en el coalescente incorporan esta perspectiva de genética de poblaciones considerando el tamaño poblacional y los tiempos de divergencia para realizar interpretaciones acerca de la historia poblacional (Rannala & Yang, 2003). En contraposición a otros métodos de análisis filogeográfico, como el Análisis Filogeográfico de Clados Anidados (NCPA por sus siglas en inglés), los métodos Bayesianos se basan en modelos demográficos explícitos que incluyen parámetros como el tamaño poblacional y la tasa de migración, utilizando además, las genealogías como eventos estocásticos que conectan los datos con los parámetros del modelo (Hey & Nielsen, 2007; Beaumont *et al.*, 2010). Adicionalmente, a diferencia de los NCPA, la inferencia Bayesiana permite especificar modelos explícitos y el conocimiento previo de los parámetros mediante distribuciones *a priori* que permiten ajustar, evaluar, y comparar modelos alternativos (Beaumont *et al.*, 2010).

El origen y la radiación adaptativa del género *Liolaemus* han estado relacionados con la Cordillera de los Andes por, al menos, 10 o 20 millones de años (Cei, 1986, 1993; Schulte *et al.*, 2000; Diaz & Lobo, 2006; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008), donde múltiples eventos de dispersión a lo largo de ambientes altitudinal y latitudinalmente muy distintos promovieron una activa cladogénesis a una tasa de diversificación casi constante a lo largo de su historia filogenética (Schulte *et al.*, 2000; Harmon *et al.*, 2003; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008). Con aproximadamente 250 especies descritas, constituye uno de los más ricos y ecológicamente diversos géneros de lagartos del planeta (Lobo *et al.*, 2010; Etheridge y Frost, 2010; Breitman, 2011; Avila *et al.*, 2013). Su distribución, exclusivamente sudamericana, abarca los países de Perú, Bolivia, Paraguay, Chile, Argentina, Brasil y Uruguay siendo Argentina y Chile los países con mayor riqueza de especies. Ocupan una gran diversidad de ambientes, desde zonas montañosas y semidesérticas hasta bosques, praderas y arenales costeros (Etheridge, 2000). Asimismo, existe una gran variabilidad trófica dentro del género, donde si bien un gran número de especies son insectívoras aparecen, aunque con menor frecuencia, especies omnívoras e incluso herbívoras (Pincheira-Donoso, 2008). Sus estrategias reproductivas son también variadas, conociéndose especies ovíparas y vivíparas, las cuales pueden llegar a coexistir en un mismo ambiente (Donoso-Barros, 1966).

La sistemática del género es sumamente compleja reconociéndose dos subgéneros (*Lioalemus* y *Eulaemus*), dentro de los cuales existen varias secciones, grupos y complejos (Olave *et al.*, 2014). La sección *montanus* del subgénero *Eulaemus* contiene,

entre otros cinco, al grupo *wiegmannii*, cuyas once especies conforman un clado monofilético sustentado por varios trabajos (Etheridge, 1995, 2000; Halloy *et al.*, 1998; Schulte *et al.*, 2000; Avila *et al.* 2006; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008; Pisetta, 2013). Dentro de este grupo se encuentran *Liolaemus wiegmanni* y *Liolaemus occipitalis*, las únicas especies del género que ocurren en Uruguay hasta el momento (Carreira & Maneyro, 2013).

*Liolaemus wiegmanni* (Duméril & Bibron, 1837) es una pequeña lagartija insectívora de coloración general críptica y hábitos diurnos, que en la adultez generalmente no supera los 60 mm de longitud hocico-cloaca (Donoso-Barros, 1966; Aun *et al.*, 1999; Carreira *et al.* 2005; Carreira & Maneyro, 2013). Su distribución (Fig. 1) comprende en Argentina las Provincias de Río Negro, Buenos Aires, Bahía Blanca, San Luis, La Pampa, Mendoza, Tucumán, Jujuy y Salta; mientras que en Uruguay abarca la franja costera sobre el Río de la Plata, el bajo río Uruguay y el Océano Atlántico de los Departamentos de Soriano, Colonia, San José, Montevideo, Canelones, Maldonado y Rocha, siendo la margen oeste del Arroyo Valizas su aparente límite de distribución hacia el este del país (Ceï, 1986, 1993; Carreira *et al.*, 2005; Carreira & Maneyro, 2013; Parraga, 2011; Da Silva, 2013; Stelatelli *et al.*, 2014).



Figura 1. Distribución de *Liolaemus wiegmanni*, modificado a partir de Etheridge (2000).

De acuerdo a los criterios establecidos por la IUCN ha sido categorizada como una especie de preocupación menor (LC) tanto a nivel mundial como en Uruguay (Canavero *et al.*, 2010), pero la creciente urbanización costera a lo largo de la costa uruguaya se ha identificado como una potencial amenaza para la conservación de ésta especie (Carreira & Maneyro, 2013; Da Silva, 2013). Maneyro & Carreira (2006) mencionan la desaparición de algunas poblaciones en los Departamentos de Montevideo y Canelones posiblemente asociada a la pérdida de hábitat. En Uruguay es considerada una especie prioritaria para el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (Carreira & Estrades, 2013).

Diversos autores han sugerido que esta especie podría tratarse en realidad de un complejo de especies (Avila, 2003; Morando, 2004; Avila *et al.* 2006; Avila *et al.*, 2009), diferenciándose al menos dos linajes cuya separación por el Río de la Plata habría ocurrido durante el Pleistoceno (Pisetta, 2013; Da Silva, 2013). Incluso, dentro de las poblaciones de Uruguay, existe cierto grado de estructuración entre las poblaciones que ocurren en Colonia (en arenales costeros del río de la Plata) y las que habitan sobre la costa oceánica (Maldonado y Rocha), siendo los haplotipos de Colonia parafiléticos (Da Silva, 2013). Sin embargo el muestreo realizado por Da Silva (2013) en Uruguay no es particularmente denso, existiendo un gran número de poblaciones entre Colonia y la costa oceánica que no fueron incluidas. La historia geológica reciente del área de distribución de esta especie estuvo marcadamente influenciada por una serie de cambios en el nivel del mar durante el Pleistoceno y el Holoceno los cuales condujeron a la deposición de sedimentos marinos en diferentes momentos y a la formación de numerosas lagunas costeras (Goso *et al.*, 2010) que pudieron actuar como barreras para el flujo génico.

Este trabajo explora la filogeografía de las poblaciones de *L. wiegmanni* que ocurren en Uruguay, estimando las relaciones evolutivas entre ellas y con las poblaciones que se encuentran en Argentina. Se contrastó la información proveniente de las genealogías y la historia demográfica con la geomorfología de la región, hipotetizando que los principales cursos de agua influenciaron la divergencia de linajes al tiempo que la dinámica cambiante de la costa durante finales del cuaternario repercutió en la demografía de éstas poblaciones en Uruguay. Por su parte, analizando la variación morfológica en Uruguay, se estudió la congruencia entre ésta y los patrones filogeográficos obtenidos para finalmente sugerir un posible escenario evolutivo en el que puedan haber surgido los patrones observados en *L. wiegmanni* durante el Cuaternario.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Muestreo

El muestreo se llevó a cabo a lo largo de los arenales costeros ubicados sobre el bajo Río Uruguay, el Río de la Plata, y la faja costera del Océano Atlántico hasta el Arroyo Valizas, comprendiendo una parte importante de la distribución conocida para *Liolaemus wiegmanni* en Uruguay. Se realizó un muestreo por puntos, en el cual cada uno de éstos corresponde a una localidad dentro del área de distribución de la especie. El muestreo abarcó al menos una localidad por Departamento (Tabla 1), donde cada punto fue geo-referenciado a través de un geo-posicionador global satelital (GPS). Se colectaron un máximo de seis ejemplares por localidad, a los cuales se les practicó la eutanasia mediante una sobredosis de Tiopental Sódico administrado vía intraperitoneal (de acuerdo al protocolo de experimentación aprobado por la CEUA de la Facultad de Ciencias). Posteriormente se procedió a extraer una muestra de hígado y músculo para los análisis moleculares, mientras que los ejemplares fueron fijados con formol al 10% y conservados en etanol al 70% para su posterior análisis morfológico. Los ejemplares colectados se depositaron en la Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República.

Tabla 1. Número de individuos de *L. wiegmanni* muestreados por localidad en Uruguay.

Localidad	Departamento	Individuos
Lomas de Carmelo	Colonia	5
Arazattí	San José	2
Boca del Mauricio	San José	6
Playa Pascual	San José	5
Punta Espinillo	Montevideo	5
Pajas Blancas	Montevideo	5
El Pinar	Canelones	1
Las Vegas	Canelones	2
Las Grutas	Maldonado	3
Cabo Polonio	Rocha	4

## **Obtención de datos**

### **Secuencias**

Las extracciones de ADN se realizaron mediante la utilización de un protocolo estándar para digestión con proteinasa K y el kit de extracción DNeasy (QIAGEN). Se utilizó el gen mitocondrial citocromo b, cuyos fragmentos fueron amplificados mediante PCR utilizando los cebadores optimizados para *Liolaemus* (Morando *et al.* 2004). Posteriormente, los fragmentos amplificados se detectaron mediante electroforesis con gel de agarosa. Una vez identificados los productos de PCR, fueron purificados con columnas de Sephadex y se secuenciaron con los mismos cebadores utilizando el kit BigDye Terminator (Life Technologies) y un secuenciador automático ABI 3730xl en Brigham Young University (<http://dnasc.byu.edu/>).

### **Morfología**

La variación morfológica fue estudiada a través de ocho variables morfométricas (largo hocico-cloaca (SVL), largo de la cabeza (HL), ancho de la cabeza (HW), largo del húmero (humL), largo del antebrazo (antbL), largo del fémur (FL), largo de la tibia (TibL) y distancia axila-ingle (A-G)) y nueve merísticas (número de escamas a la mitad del cuerpo (MidBSc), número de escamas dorsales (DorSc), número de escamas ventrales (VentSc), número de poros pre-cloacales (PP), número de lamelas subdigitales en el tercer dedo del miembro anterior (Lam3), número de lamelas subdigitales en el cuarto dedo del miembro posterior (Lam4), número de escamas supralabiales (SupLab), número de escamas infralabiales (InfLab) y número de escamas lorilabiales (LoriLab). Se examinaron un total de 154 ejemplares (82 hembras y 72 machos) pertenecientes a 49 localidades, depositados en las colecciones de Vertebrados de la Facultad de Ciencias y del Museo Nacional de Historia Natural. La elección de las variables se basó en los criterios propuestos por Etheridge (2000), Verrastro *et al.* (2003) y Avila *et al.* (2009), mientras que la terminología de lepidosis siguió a Smith (1946). Las medidas morfométricas fueron tomadas con un calibre digital a una precisión de 0.01 mm, mientras que para las variables merísticas se utilizó una lupa binocular estereoscópica Nikon SMZ 800. El sexo de los ejemplares se determinó a partir de la morfología de la región cloacal, siguiendo lo propuesto para otras especies del género (Verrastro, 2004).

## **Análisis de datos**

### **Morfología**

Para mitigar los efectos del tamaño sobre el resto de las variables morfométricas, los análisis estadísticos fueron realizados a partir de los residuos de una regresión lineal entre cada variable y el largo hocico cloaca. Esta metodología reduce exitosamente los efectos del tamaño sin afectar de manera significativa la estructura de la variabilidad de los datos (Reist, 1985). La normalidad multivariada de la muestra fue puesta a prueba a través de una combinación de tres test multivariados: Skewness, Kurtosis (Mardia, 1970) y el test de Omnibus (Doornik & Hansen 1994). En función de sus resultados se implementó un MANOVA no paramétrico (Anderson, 2001) para evaluar la existencia de diferencias significativas entre localidades y entre sexos. Este método constituye un análogo multivariado del test de Fisher y permite evaluar diferencias significativas entre dos o más grupos para cualquier medida de distancia, ya sea a partir de distancias simétricas o bien con una matriz de similitud (Anderson, 2001). Adicionalmente, las diferencias entre sexos para cada una de las variables por separado fueron estudiadas a partir de una prueba de Mann-Whitney o un ANOVA de una vía según el resultado del test de normalidad univariada para cada una de éstas. Asimismo, se implementó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el objetivo de comprender el peso relativo de cada variable sobre la variación morfológica total. Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa PAST 2.16 (Hammer et al., 2001).

### **Secuencias**

Los cromatogramas de las secuencias fueron chequeados visualmente y editados mediante el programa Proseq 3.4.7.0 (Filatov, 2009). Un alineamiento múltiple para todas las secuencias disponibles (incluyendo datos en GenBank) fue realizado con Clustal X 2.0 (Larkin *et al.*, 2007) mientras que el marco de lectura codificante se confirmó en MacClade 4.08 (Madisson & Madisson, 1989). La identidad específica de las secuencias fue corroborada en GenBank a través de la herramienta BLAST incorporada en MEGA 6 (Tamura *et al.*, 2013), eliminándose aquellas que no correspondieron con la especie de estudio ya que se trataron de contaminación. Varios modelos de sustitución nucleotídica fueron testeados a través del programa MEGA con el objetivo de encontrar aquél que resultase óptimo para las secuencias consideradas. La diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) el

número de sitios polimórficos ( $S$ ), la diversidad genética o tasa mutacional poblacional ( $\theta$ ) así como el número de haplotipos y su diversidad ( $H_d$ ) (Nei, 1987) fueron estimados utilizando el programa DNASp 5.10.1 (Rozas & Rozas, 1995) tanto a nivel de toda la muestra como para cada localidad. En esta etapa se incorporaron al set de datos secuencias de GenBank provenientes de localidades Argentinas estudiadas por Avila *et al.* (2006, 2009) y Olave *et al.* (2014). A partir de la información haplotípica estimada en DNASp, se construyó una red de haplotipos mediante el programa TCS 1.16 (Clement *et al.*, 2000), el cual asigna diferentes pesos a cada haplotipo de acuerdo a su frecuencia de ocurrencia en la muestra, siendo el haplotipo ancestral aquel que aparece con mayor frecuencia, así como el que presenta la mayoría de las conexiones con los haplotipos de menor frecuencia en la población (Watterson & Guess, 1977; Donnelly & Tavaré, 1986; Crandall & Templeton, 1993). Se realizaron los test de neutralidad de Tajima (Tajima, 1989) y Fu (Fu, 1997) implementados en el programa Arlequin 3.5 (Excoffier & Lischer, 2010). El test de Tajima permite cuantificar la discordancia entre las estimaciones del valor de  $\theta$  provenientes del número de sitios segregantes y las calculadas a partir del promedio de diferencias pareadas entre haplotipos. Los valores negativos de su estadístico  $D$  son interpretados como un exceso de polimorfismos de baja frecuencia respecto a lo esperado, lo cual sugiere una expansión poblacional o la acción de selección purificadora. Por su parte, valores positivos de  $D$  implican bajos niveles de polimorfismos de alta y baja frecuencia, lo que puede interpretarse como una disminución del tamaño poblacional o la acción de selección balanceadora. Sin embargo, estas interpretaciones son válidas solo si el valor de  $D$  resulta estadísticamente significativo (Tajima, 1989). Por otra parte, el test de Fu estima la probabilidad de observar un cierto número de haplotipos dado un valor particular de  $\theta$ , donde su estadístico asociado  $F_s$  evalúa la discordancia entre los  $\theta$  calculados a partir del número de haplotipos y los que derivan del promedio de diferencias pareadas. Los valores negativos de  $F_s$  se interpretan como expansiones demográficas o alternativamente pueden considerarse como una señal de selección purificadora (Fu, 1997).

La ocurrencia de patrones de expansión demográfica reciente para las poblaciones de Uruguay se evaluó adicionalmente a través de distribuciones “mismatch” realizadas en DNASp 5.10.1 (Rozas & Rozas, 1995), así como mediante reconstrucciones Bayesianas de GMRF Skyride (Minin *et al.* 2008) en Tracer v1.6 (Rambault & Drummond, 2007). Estas últimas proporcionan una elevada regularidad en el intervalo

temporal de los tamaños poblacionales efectivos permitiendo estimar sus cambios a través del tiempo inferidos a partir de los tiempos de coalescencia en el árbol de genes (Minin *et al.*, 2008).

Las filogenias fueron estimadas a partir de análisis Bayesianos implementados en el programa Beast 1.8 (Drummond & Rambaut, 2007) para lo cual se consideraron solamente los haplotipos que resultaron diferentes en los análisis del DNASp (Rozas & Rozas, 1995). Para observar cómo se agrupan las poblaciones de Uruguay con respecto a las de Argentina, se incluyeron secuencias de GenBank provenientes de localidades Argentinas estudiadas por Avila *et al.* (2006, 2009) y Olave *et al.* (2014).

La reconstrucción del tamaño poblacional ( $N_e$ ) en el tiempo para la genealogía se realizó en función de un modelo coalescente de GMRF Skyride (Minin *et al.*, 2008), considerando adicionalmente la opción “time-aware”. Minin *et al.* (2008) demostraron mediante simulaciones que el “time-aware prior” es muy efectivo para capturar los cambios en las trayectorias del tamaño poblacional, teniendo un mejor desempeño al modelo alternativo uniforme el cual no penaliza el cambio de  $N_e$  en los intervalos inter-coalescentes (“uniform time-ignorant GMRF prior”).

De acuerdo a lo propuesto por Fontanella *et al.* (2012) para el citocromo b en el subgénero *Eulaemus*, los análisis fueron computados asumiendo un reloj molecular flexible, con una tasa de mutación de 0.0223 cambios por sitio por millón de años y un desvío de 0.005. Se consideró el modelo de sitios HKY (Hasegawa *et al.*, 1985), que resultó óptimo para las secuencias de estudio de acuerdo a las evaluaciones realizadas en MEGA 6 (Tamura *et al.*, 2013). Las estimaciones implicaron un largo de la cadena de Markov de 100 millones de generaciones, las cuales fueron muestreadas cada 1000. El número de generaciones necesarias para alcanzar la estacionalidad fue determinado en Tracer v1.6 (Rambaut & Drummond, 2007) a partir de un gráfico de “log-likelihood” en función del número de generaciones (“burn-in plot”). Como resultado, se descartaron las primeras 10000 generaciones de la cadena de Markov.

Los 10000 árboles generados en Beast fueron resumidos en TreeAnnotator (Drummond & Rambaut, 2007) con un nivel de “burn-in” del 10%. Finalmente, el árbol consenso resultante fue visualizado a través del programa FigTree v1.4.2 (disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>).

Asimismo, se estimó la diversidad filogenética (Faith, 1992) de las localidades muestreadas mediante el programa PDA (Phylogenetic Diversity Analyzer) (Minh *et al.*, 2009) (disponible en: <http://www.cibiv.at/software/pda/web-pda/pd-area/>). Esta herramienta utiliza un algoritmo que permite incorporar las incongruencias que pueden surgir de la incompatibilidad filogenética entre los árboles de genes evitando así, la pérdida de información filogenética que ocurriría al considerar un único árbol para realizar las estimaciones de diversidad filogenética (Minh *et al.*, 2009).

La variación genética intra e interpoblacional para las poblaciones de Uruguay se analizó a través de un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) implementado en el programa Arlequin 3.5 (Excoffier & Lischer, 2010). Para ello, se contemplaron distintos patrones estructurales de arreglo entre las localidades, con el propósito de evaluar aquellos que resultarán más probables en función del porcentaje de variación comprendido entre grupos de poblaciones, dentro de éstos, entre poblaciones y dentro de las mismas.

A través del programa Geneland 4.0 (Guillot *et al.*, 2005) se integró la información morfológica proveniente de las variables de lepidosis, a los datos genéticos y geográficos, con el objetivo de identificar grupos de individuos fenotípica y genéticamente homogéneos (Guillot *et al.*, 2012). Estos grupos son inferidos a través de un algoritmo de cadenas de Markov Monte Carlo que efectúa simulaciones de la distribución posterior de los parámetros. Así, esta metodología provee una eficiente herramienta para inferir el número de poblaciones bajo un equilibrio de Hardy-Weinberg, permitiendo a su vez localizar las discontinuidades genéticas entre las poblaciones dentro del paisaje.

Finalmente un test de Mantel (Mantel, 1967) fue implementado en el programa Past 2.16 (Hammer *et al.*, 2001) para evaluar una hipótesis de aislamiento por distancia. Este test permite detectar significancia en la correlación de dos matrices de igual rango, en este caso, una matriz de distancias genéticas entre localidades y otra con sus respectivas distancias geográficas calculadas siguiendo las líneas de costa. La significancia estadística de este test fue calculada a partir de 5000 permutaciones.

## RESULTADOS

### Morfología

En la tabla 2 se muestran los principales estadísticos descriptivos para cada variable según sexo, donde se observa, a grandes rasgos, que los machos alcanzaron mayores tamaños máximos respecto a las hembras (máximo SVL machos: 60.82 mm; máximo SVL hembras: 57.65 mm), aunque tanto la mediana como la media de SVL resultaron mayores en hembras (Mediana SVL machos: 36.095 mm; Mediana SVL hembras: 44.610 mm; Media SVL machos: 38.84 mm; Media SVL hembras: 41.89 mm). En cuanto a la lepidosis, los rangos del número de escamas alrededor de la mitad del cuerpo resultaron similares para ambos sexos (machos: [41-58]; hembras: [42-58]). El número de escamas dorsales exhibió un rango mayor en hembras ([43-65]) donde a su vez alcanzó un máximo superior al de los machos ([41-59]). Si bien la amplitud de los rangos del número de escamas ventrales es igual para ambos sexos (machos: [40-59]; hembras: [45-64]), las hembras presentaron mayor máximo y mínimo. El número de poros pre-cloacales se ubicó entre 0 y 7 para los machos y 0 y 6 para las hembras. Si bien estos rangos se asemejan, la mediana de los machos fue de 5 poros precloacales, mientras que la de las hembras resultó 0. Asimismo, la frecuencia de machos con ausencia de poros precloacales fue muy inferior a la de las hembras (machos: 0.097; hembras: 0.325). El número de lamelas sub-digitales fue similar en ambos sexos tanto para el tercer dedo del miembro anterior como para el cuarto del posterior. Las escamas supralabiales se ubicaron en el mismo rango para machos y hembras ([4-7]) y a su vez coincidieron en el valor de la mediana (5), mientras que las infralabiales difirieron en sus rangos pero presentaron igual mediana (6). El número de escamas lorilabiales fue excluido de la Tabla 2 dado que se trató de un carácter sin variación para las poblaciones estudiadas.

Tabla 2. Estadísticos descriptivos según sexo para cada una de las variables morfológicas de *Liolaemus wiegmannii* en Uruguay. En gris se muestran los valores correspondientes a los machos. Min: mínimo; Máx: máximo; Me: mediana;  $\bar{X}$ : media;  $S_{\bar{X}}$ : error de la media;  $S^2_{n-1}$ : varianza;  $S_{n-1}$ : desvío típico. SVL: largo hocico-cloaca; HL: largo de la cabeza; HW: ancho de la cabeza; humL: largo del húmero; antbL: largo del antebrazo; FL: largo del fémur; TibL: largo de la tibia; A-G: distancia axila-ingle; MdBdSc: n° de escamas alrededor de la mitad del cuerpo; DorSc: n° de escamas dorsales; VentSc: n° de escamas ventrales; PP: n° de poros pre-cloacales; Lam3hand: n° de lamelas subdigitales del tercer dedo del miembro anterior; Lam 4feet: n° de lamelas subdigitales del cuarto dedo del miembro posterior; SupLab: n° de escamas supralabiales; InfLab: n° de escamas infralabiales.

	SVL	HL	HW	humL	antbL	FL	TibL	A-G	MdBdSc	DorSc	VentSc	PP	Lam 3hand	Lam 4feet	SupLab	InfLab
Min.	23.21	6.07	5.38	3.37	2.25	3.75	3.2	9.3	41	41	40	0	13	16	4	5
	22.4	5.79	5.22	3.17	2.28	3.56	2.79	8.68	42	43	45	0	12	17	4	5
Máx.	60.82	11.34	11.07	7.9	6.68	10.06	9.17	28.74	58	59	59	7	19	24	7	8
	57.65	12.8	11.12	8.12	6.82	8.97	8.23	29.26	58	65	64	6	20	24	7	7
Me	36.10	8.07	7.67	5.14	4.12	6.22	5.67	15.68	48	50	49	5	15	20	5	6
	44.82	8.45	8.38	5.66	4.66	7.25	6.50	20.02	48	50	53	0	16	20	5	6
$\bar{X}$	38.84	8.24	7.90	5.30	4.35	6.43	5.91	16.59	48.24	49.28	48.69	4.06	15.36	19.89	5.43	6.19
	42.05	8.41	8.35	5.62	4.61	6.75	6.07	19.47	48.16	50.40	53.51	1.71	15.38	20.54	5.33	6.15
$S_{\bar{X}}$	1.18	0.17	0.19	0.15	0.13	0.19	0.19	0.53	0.37	0.45	0.48	0.27	0.11	0.18	0.08	0.08
	1.03	0.15	0.16	0.13	0.11	0.16	0.16	0.55	0.36	0.41	0.38	0.23	0.13	0.19	0.06	0.06
$S^2_{n-1}$	100.64	2.17	2.55	1.64	1.25	2.64	2.57	20.50	9.90	14.34	16.4	5.18	0.91	2.21	0.47	0.47
	87.69	1.84	2.18	1.45	0.98	2.10	2.02	24.91	10.88	13.97	11.83	4.16	1.30	2.99	0.32	0.32
$S_{n-1}$	10.03	1.47	1.60	1.28	1.12	1.62	1.60	4.53	3.15	3.79	4.05	2.28	0.95	1.49	0.69	0.17
	9.36	1.36	1.47	1.20	0.99	1.45	1.42	4.99	3.30	3.74	3.44	2.04	1.14	1.73	0.57	0.57

La normalidad multivariada de la muestra fue rechazada con un nivel de confianza de 0.95. Los resultados de cada uno de los test implementados para evaluarla se muestran en la Tabla 3, en la que se observan  $p$ -valores inferiores al nivel de significancia (0.05) para los tres test considerados. Para las variables morfométricas fueron evaluados los residuos de una regresión lineal.

Tabla 3. Resultados de las pruebas de normalidad multivariada implementadas en Past 2.16 para la morfología de *Liolaemus wiegmannii* en Uruguay.

Test Multivariado	Coficiente	Estadístico	g.l.	$p$ (normal)
Skewness	70.25	1346	816	1.093E-28
Skewness corr.		1386	816	3.704E-32
Kurtosis	321.1	7.405		1.315E-13
Dornik and Hansen omnibus				4.877E-18

Un análisis no paramétrico multivariado de varianza (Non-Parametric MANOVA) (Anderson, 2001) computado a partir de distancias euclidianas, reflejó la existencia de diferencias significativas entre sexos ( $F=24.31$ ;  $p = 0.0001$ ).

Adicionalmente se evaluó la normalidad univariada para cada uno de los residuos de las variables morfométricas así como para cada una de las variables merísticas. Los residuos de HW, antbL, TibL, A-G y los valores de la variable VentrSc constituyeron los únicos casos en los que no se rechazó la normalidad univariada de la muestra. Cada una de las variables merísticas así como los residuos de las variables morfométricas fueron evaluados individualmente mediante un test de Mann-Whitney o un ANOVA de una vía con el objetivo de detectar que variables resultaron significativamente diferentes entre sexos (Tablas 4 y 5).

Tabla 4. Diferencias entre sexos para las variables morfométricas según el test de Mann-Whitney y un ANOVA de una vía. En negrita se marcan las probabilidades que resultaron significativas. (r-indica residuos de la variable).

Variable	r-SVL	r-HL	r-HW	r-humL	r-antbL	r-FL	r-TibL	r-A-G
<b>Mann-Whitney</b>	$p>0.05$	<b><math>p&lt;0.05</math></b>		$p>0.05$		$p>0.05$		
<b>ANOVA</b>			$p>0.05$		$p>0.05$		<b><math>p&lt;0.05</math></b>	<b><math>p&lt;0.05</math></b>

Tabla 5. Diferencias entre sexos para las variables de lepidosis según el test de Mann-Whitney y un ANOVA de una vía. En negrita se marcan las probabilidades que resultaron significativas.

Variable	MidBdSc	DorSc	VentSc	PP	Lam3h	Lam4h	Suplab	Inflab
<b>Mann-Whitney</b>	$p>0.05$	$p>0.05$		<b><math>p&lt;0.05</math></b>	$p>0.05$	$p>0.05$	$p>0.05$	$p>0.05$
<b>ANOVA</b>			<b><math>p&lt;0.05</math></b>					

Los residuos del largo de la cabeza (r-HL), el largo de la tibia (r-TibL) y la distancia axila-ingle (r-A-G) así como el número de escamas ventrales (VentSc) y el número de poros pre-cloacales (PP) resultaron significativamente diferentes entre sexos con un nivel de confianza de 0.95 (Tabla 4 y 5). En las Figuras 2 y 3 se muestran los “boxplots” para las variables que exhibieron estas diferencias. Al mitigar los efectos del

tamaño sobre las variables morfométricas, se observó que los machos presentan cabezas y tibias significativamente más largas, mientras que en las hembras la distancia axila-ingle fue significativamente superior (Fig. 2a, 2b y 2c respectivamente). Para las variables merísticas los machos exhibieron mayor número de poros pre-cloacales mientras que el número de escamas ventrales fue superior en hembras (Fig. 3b y 3a).

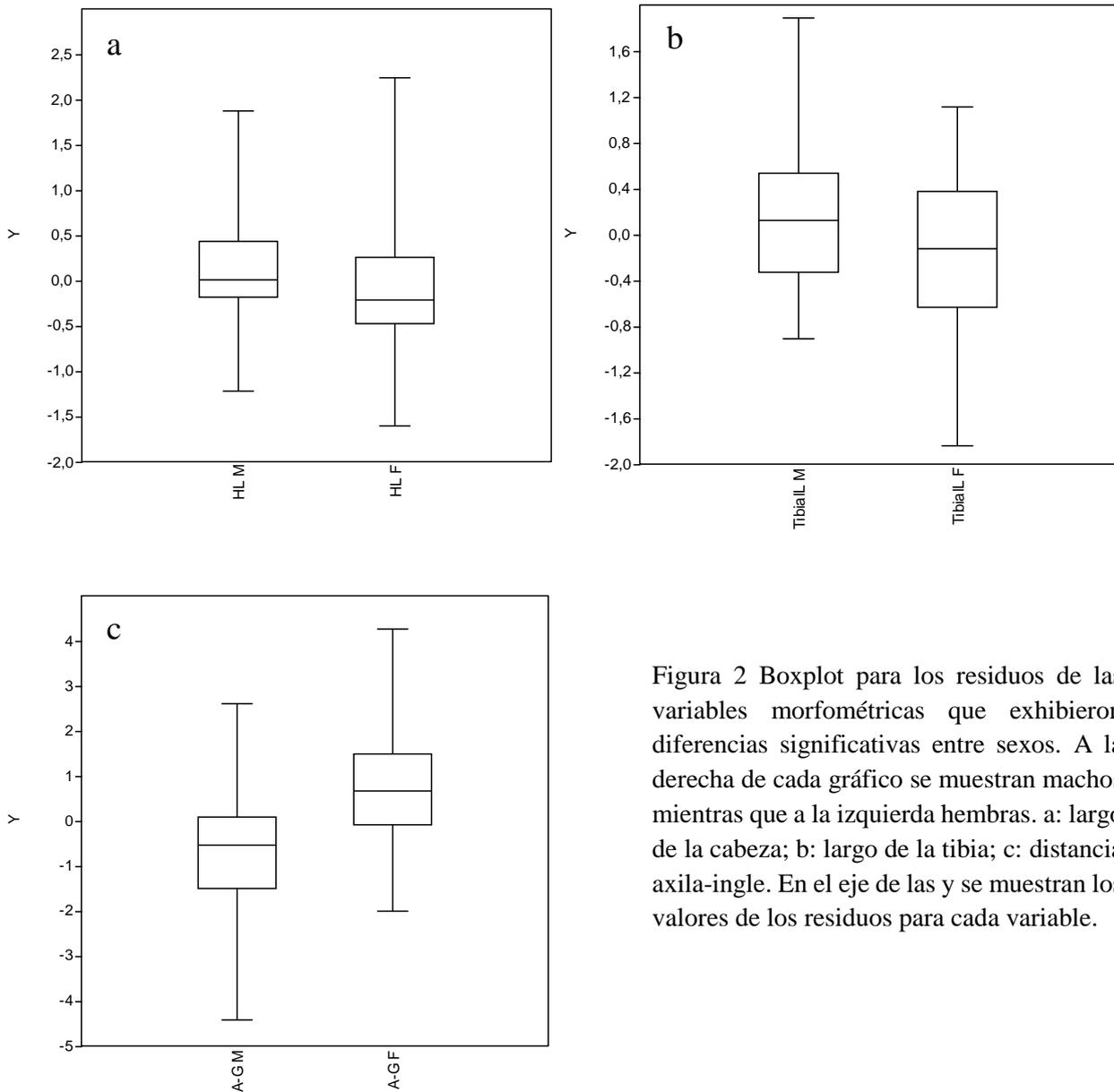


Figura 2 Boxplot para los residuos de las variables morfométricas que exhibieron diferencias significativas entre sexos. A la derecha de cada gráfico se muestran machos mientras que a la izquierda hembras. a: largo de la cabeza; b: largo de la tibia; c: distancia axila-ingle. En el eje de las y se muestran los valores de los residuos para cada variable.

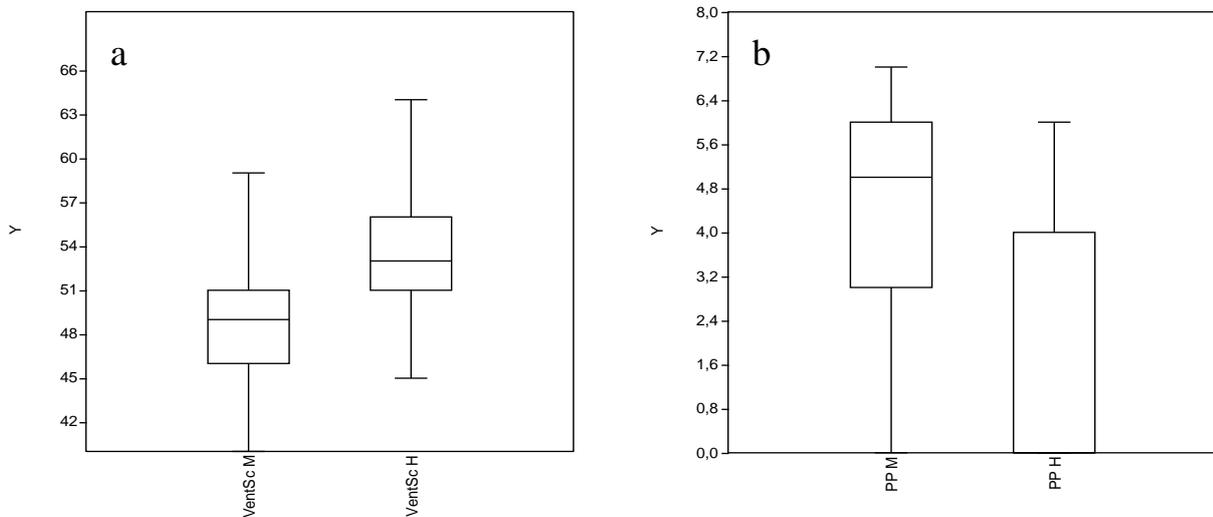


Figura 3. Boxplot para las variables merísticas que exhibieron diferencias significativas entre sexos. A la izquierda de cada gráfico se muestran los machos, mientras que a la derecha las hembras. a: número de escamas ventrales; b: número de poros pre-cloacales.

Un análisis de componentes principales mostró que el 80% de la variación está contenida dentro de los tres primeros componentes, donde el primer componente principal contempla el 47.4% de la varianza total (Tabla 6). Sus correspondientes coeficientes de correlación (Fig. 4), muestran un fuerte vínculo entre éste y el número de escamas presente en el cuerpo, estando fundamentalmente dominado por el número de escamas ventrales (Ventrl Sc). Por otra parte, el componente principal 2, el cual contempla el 18.56% de la varianza, muestra una alta correlación positiva con el número de escamas a la mitad del cuerpo, al tiempo que se observa una correlación negativa, relativamente alta para la variable Ventrl Sc. (Fig. 4), con lo que en este componente el número de escamas a la mitad del cuerpo, en cierta medida se ve contrapuesto por el número de escamas ventrales.

Tabla 4. Componentes principales, sus valores propios y % de varianza asociados

Componente Principal	Valor Propio	% de varianza
1	27.86	47.41%
2	10.91	18.56%
3	8.15	13.87%

Si bien, al graficar los dos primeros componentes, la superposición entre sexos resultó sustancial, el primer componente principal parece ser el que mejor los separa, donde una alta proporción de hembras se agrupan en el sentido del vector Ventrl Sc, mientras que una gran proporción de machos se agrupa en el polo opuesto (Fig. 5). Esto refleja un mayor número de escamas ventrales en hembras con respecto a los machos. Congruentemente, el número de escamas ventrales es una de las dos variables de lepidosis que mostró diferencias significativas entre sexos (ANOVA:  $p < 0.05$ ), donde la media de las hembras se encuentra por encima de la de los machos. A nivel morfológico, esta diferencia se explica por una reducción en el tamaño de las escamas ventrales en la región cloacal de las hembras, con su consecuente aumento en número con respecto a los machos, así como también está influenciada por la mayor distancia axila-ingle.

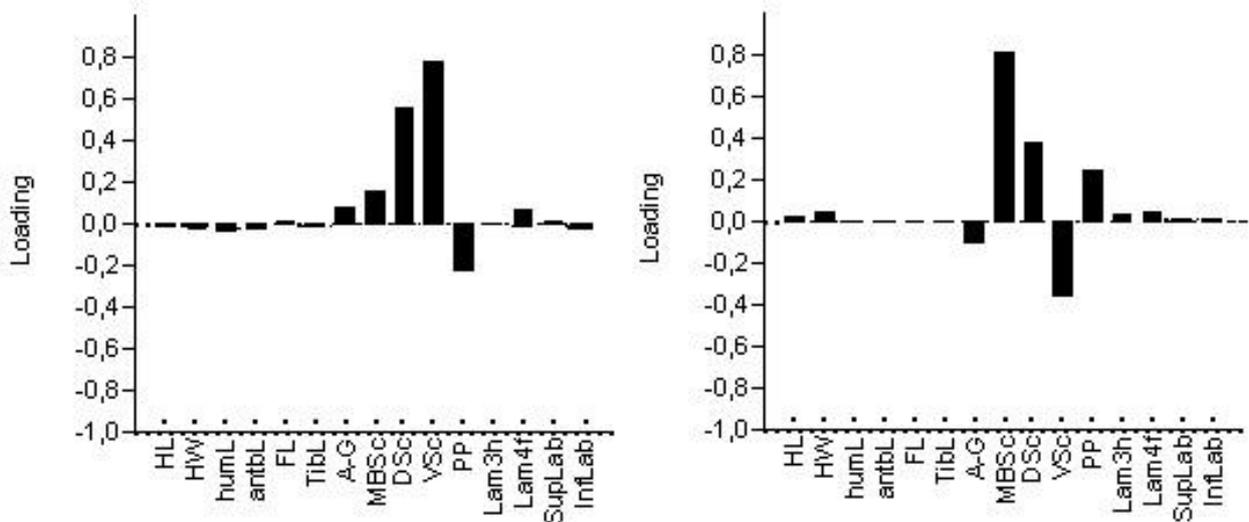


Figura 4. Coeficientes de correlación de las variables morfológicas de *Liolaemus wiegmanni* en el componente principal. Izquierda: Componente principal 1. Derecha: Componente principal 2.

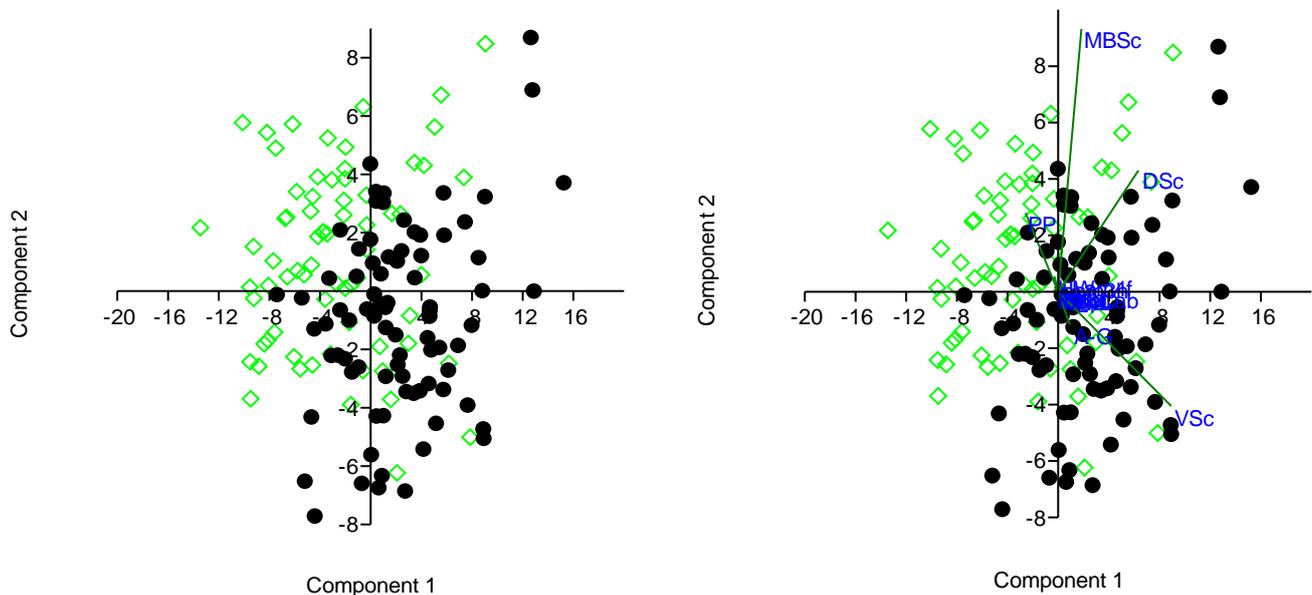


Figura 5. Componentes principales 1 y 2. En verde se muestran los machos mientras que en negro las hembras. En la figura de la derecha se marcan los “biplot” para cada variable.

Finalmente un análisis multivariado de varianza no paramétrico (Non-parametric MANOVA) rechazó la existencia de diferencias morfológicas significativas ( $p > 0.05$ ) entre localidades, con un nivel de confianza de 0.95.

### Análisis moleculares

Se obtuvieron un total de 34 secuencias para el citocromo b de *L. wiegmannii* en Uruguay, de las cuales una fue descartada ya que resultó pertenecer a *Homo sapiens*, lo cual estaría sugiriendo una posible contaminación. Las 33 secuencias restantes exhibieron un largo aproximado de 800 pares de bases. Fueron identificados 22 sitios polimórficos, de los cuales, 10 resultaron tener uno de los nucleótidos representado una sola vez (“singleton variable sites”), mientras que los restantes 12 sitios fueron parsimoniosamente informativos (“parsimony informative sites”) con mutaciones compartidas entre individuos. Las posiciones para cada uno de estos sitios fueron: 47, 137, 165, 555, 557, 620, 642, 729, 809, 814 (singleton variable sites) y 83, 95, 248, 305, 308, 458, 491, 548, 568, 614, 701, 707 (parsimony informative sites).

En la Tabla 5 se muestran los estadísticos moleculares resumen para las secuencias estudiadas, entre otros la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ), el número de sitios polimórficos (S), la tasa mutacional poblacional ( $\theta$ ), el número de haplotipos (h) y su diversidad (Hd). Los estadísticos resumen para cada localidad se indican en la Tabla 6, en la cual se observa que la diversidad genética de las poblaciones del oeste es marcadamente superior a las del este, tanto en términos de número y diversidad de haplotipos como en cuanto a su diversidad nucleotídica. Los individuos muestreados en las localidades de Maldonado y Rocha presentaron un mismo y único haplotipo, con lo cual su diversidad asociada fue 0.

Tabla 5. Estadísticos moleculares resumen para el citocromo b de *L. wiegmannii* en Uruguay.

<b>Estadístico</b>	<b>Valor</b>
Diversidad nucleotídica ( $\pi$ )	0.00464
Desvío típico de $\pi$	0.000464
Número de sitios polimórficos (S)	22
Número total de mutaciones (Eta)	22
$\theta$ a partir de Eta ( $\theta$ ) (por sitio)	0.00679
$\theta$ a partir de S ( $\theta$ -W) (por sitio)	0.00679
Desvío típico de $\theta$ (sin recombinación)	0.00246
Desvío típico de $\theta$ (recombinación libre)	0.00145
Número de haplotipos (h)	14
Diversidad haplotípica (Hd)	0.884
Desvío típico de Hd	0.036
$\theta$ a partir de $\pi$ (según modelo de sitios finitos)	0.00467
$\theta$ a partir de Eta (según modelo de sitios finitos)	0.00690
$\theta$ a partir de Eta (según modelo de sitios finitos)	0.00685
Promedio de diferencias nucleotídicas (k)	3.705
Varianza total de K (sin recombinación)	3.688
Varianza total de K (recombinación libre)	1.312
$\theta$ -W (por secuencia)	5.421
Varianza de $\theta$ -W por secuencia (sin recombinación)	3.839
Varianza de $\theta$ -W por secuencia (recombinación libre)	1.336

Tabla 6. Estadísticos moleculares resumen para *L. wiegmanni* en Uruguay según localidad.

Localidad	Nº de secuencias	S	$\pi$	H	Hd
Lomas de Carmelo	4	2	0.00125	3	0.83333
Boca del Mauricio y Arazatí	5	8	0.00576	4	0.90000
Playa Pascual	5	9	0.00576	3	0.80000
Punta Espinillo	5	2	0.00100	2	0.40000
Pajas Blancas	5	6	0.00376	3	0.70000
Canelones	3	1	0.00084	2	0.66667
Las Grutas	2	0	0.00000	1	0
Cabo Polonio	4	0	0.00000	1	0

En la Tabla 7 se muestran los valores de *Fst* entre pares de localidades, para los cuales la única secuencia proveniente de Arazatí se agrupó con las de Boca del Mauricio, así como las secuencias de El Pinar (1 secuencia) y Las Vegas (2 secuencias) fueron agrupadas bajo Canelones. Las localidades de Cabo Polonio y Punta Espinillo resultaron ser el par más divergente de acuerdo al *Fst*. En general la mayoría de las localidades se muestran divergentes respecto a Cabo Polonio, con valores de *Fst* que se ubicaron entre 0.384 para Playa Pascual y 0.857 para Boca del Mauricio y Arazatí.

Tabla 7. Valores del estadístico *Fst* entre pares de localidades de Uruguay. Los valores negativos fueron interpretados como ceros. Las estimaciones estadísticamente significativas se indican con \*.

	Lomas de Carmelo	Boca del Mauricio y Arazatí	Playa Pascual	Punta Espinillo	Pajas Blancas	Canelones	Las Grutas
Lomas de Carmelo							
Boca del Mauricio y Arazatí	0.189*						
Playa Pascual	0.075	0.102					
Punta Espinillo	0.244*	0.006	0.129				
Pajas Blancas	0.591	0.775*	0.327	0.798*			
Canelones	0.288*	0.282	0.271*	0.301	0.626*		
Las Grutas	0.571	0.791	0.267	0.817	-0.200	0.583	
Cabo Polonio	0.724*	0.857*	0.384*	0.867*	0.111	0.690*	0.00000

El Test de Mantel no detectó correlaciones estadísticamente significativas ( $R: 0.1041; p > 0.05$ ) entre la distancia genética y la distancia geográfica, con lo que se rechaza la hipótesis de aislamiento genético por distancia.

La distribución de los haplotipos a lo largo de las localidades muestreadas y el número de individuos por haplotipo se muestra en la Tabla 8. En la Tabla 9 se observan las distribuciones de los haplotipos para las secuencias de Argentina, en la cual los colores representan los distintos clados que se recuperaron en el árbol filogenético Bayesiano así como distintos grupos en la red de haplotipos (Fig. 6 A, B y C).

Tabla 8. Número de individuos y localidades de Uruguay en las que está presente cada haplotipo para el citocromo b de *Liolaemus wiegmanni*.

Haplotipo	Individuos	Localidades
201	3	Pajas Blancas
202	1	Pajas Blancas
203	1	Pajas Blancas
206	6	Punta Espinillo, Lomas de Carmelo
210	1	Punta Espinillo
211	9	Cabo Polonio, Las Grutas, Las Vegas, Arazatí
215	1	El Pinar
332	1	Playa Pascual
333	2	Playa Pascual
335	4	Boca del Mauricio
339	1	Boca del Mauricio
340	1	Boca del Mauricio
348	1	Lomas de Carmelo
349	1	Lomas de Carmelo

Tabla 9. Número de Individuos y localidades en las que está presente cada haplotipo para el citocromo b de *Liolaemus wiegmanni* en Argentina.

Haplotipo	Individuos	Localidades
LJ 12772	1	Mendoza (San Rafael)
LJ 12771	1	Mendoza (San Rafael)
LJ 4300	3	Catamarca (Andalgalá)
LJ 4039	2	Mendoza (La Paz)
LJ 3099	3	Buenos Aires (Bahía Blanca), Mendoza (La Paz)
LJ 10925	1	La Pampa (Hucal)
ML 2479	1	La Pampa (Utracán)
LJ 10927	1	La Pampa (Hucal)
LJ 10926	1	La Pampa (Hucal)

En la Figura 6 se presenta la red de haplotipos estimada en TCS para las secuencias de Uruguay y Argentina a un nivel de 95%. La cantidad de cambios entre los haplotipos de Uruguay y Argentina resulto tan elevada que éstos aparecen desvinculados en la red, e incluso varios grupos de haplotipos de Argentina tampoco se lograron vincular entre sí.

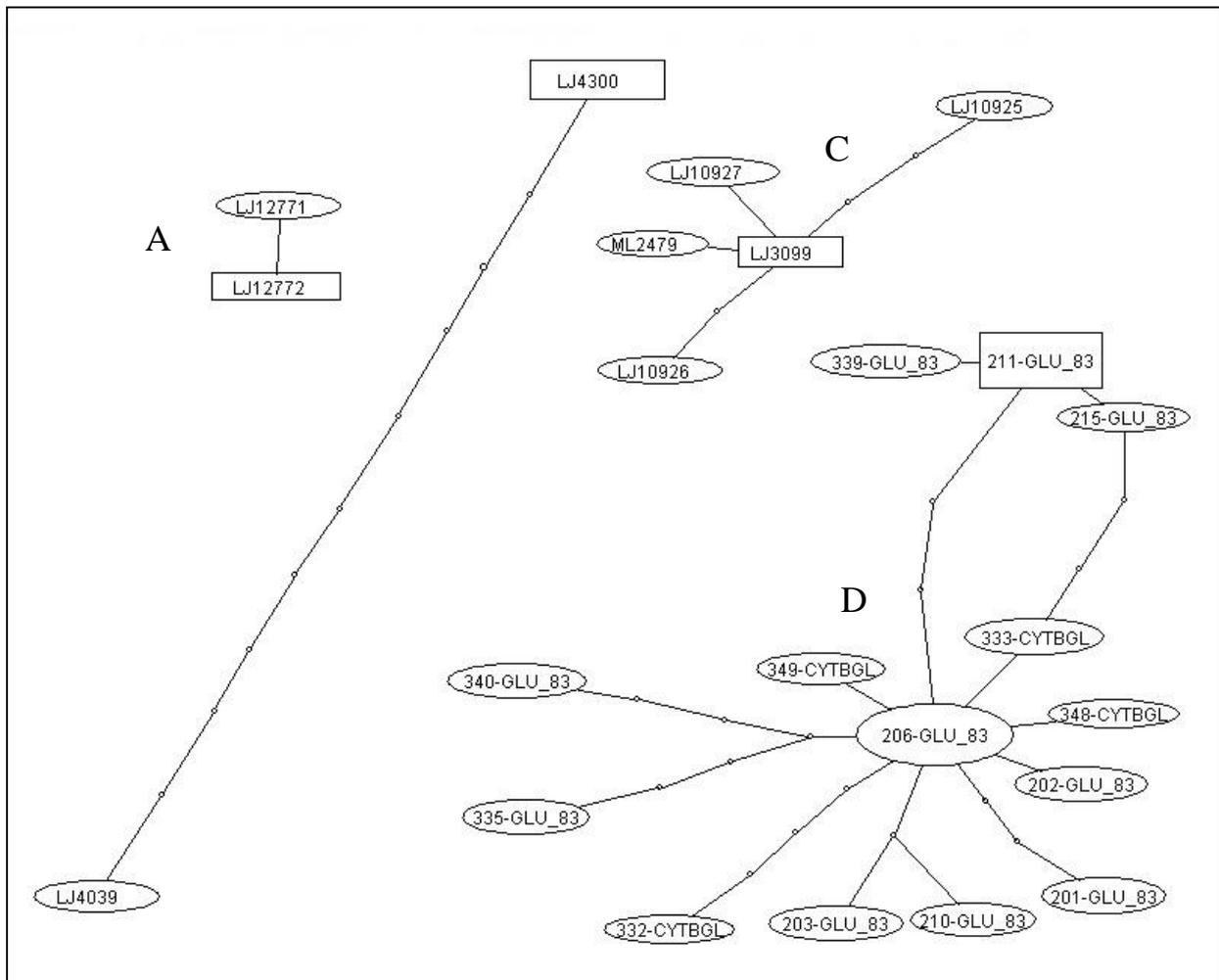


Figura 6. Red de haplotipos para el citocromo b de *L. wiegmannii* estimada en TCS. A, B, C: Argentina; D: Uruguay.

Las secuencias provenientes de localidades Argentinas se agruparon en tres grupos de haplotipos independientes entre sí entre los cuales la cantidad de cambios es tan alta, que no fue posible el establecimiento de vínculos entre ellos (Fig. 6 A, B y C). Incluso para uno de estos grupos (Fig. 6 B), la divergencia entre los dos haplotipos que lo integran es muy marcada, siendo la relación establecida entre dos haplotipos que mostró mayor número de cambios en toda la red. Por otra parte, para las secuencias de Uruguay se reconocieron 14 haplotipos de los cuales, el 206 se ubicó en una posición

relativamente central, a partir de la cual se proyectan el resto de los haplotipos de esta porción de la red (Fig. 6 D). Once de los 14 haplotipos registrados para Uruguay están exclusivamente representados en la zona oeste (Lomas de Carmelo, Boca del Mauricio y Playa Pascual) y centro sur (Punta Espinillo y Pajas Blancas) (Tabla 8). Mientras tanto, 340, 335 y 332 resultaron ser los haplotipos con mayor número de cambios respecto al haplotipo ancestral. Los haplotipos 340 y 335 contemplan a 5 de los 6 ejemplares muestreados en Boca del Mauricio, mientras que 332 es un haplotipo único presente en un ejemplar de Playa Pascual. Los ejemplares muestreados al este del Arroyo Pando resultaron monomórficos para el haplotipo 211, el cual exhibe un cambio con respecto al 215 y 339, registrados en las localidades de El Pinar y Boca del Mauricio respectivamente.

Las reconstrucciones filogenéticas a través de métodos Bayesianos sugieren que las poblaciones de *Liolaemus wiegmanni* de Uruguay habrían divergido de las de Argentina durante el Pleistoceno, hace aproximadamente 1 millón de años. Incluso, el clado que comparte el ancestro común más reciente con las poblaciones de Uruguay presenta una divergencia relativamente profunda con el resto de Argentina, cuya separación ocurrió hace 1 millón 400 mil años aproximadamente. Las poblaciones de Uruguay se recuperaron como un clado monofilético con un soporte en su probabilidad posterior de 1. Si bien el grado de estructuración que presentan es marcadamente inferior al que se observa para las poblaciones argentinas, se recuperaron tres grupos ( $D_1$ ,  $D_2$  y  $D_3$ ) con un soporte en la probabilidad posterior de medio a alto (entre 0.83 y 1) (Fig. 7). Estos tres grupos observados, son congruentes con la estructura de la red de haplotipos (Figura 6 D), dado que se correspondieron con aquellos haplotipos o grupos de estos, reconocibles en la red de acuerdo al número de cambios entre ellos ( $D_1$  corresponde al haplotipo 332;  $D_2$  está representado por 335 y 340 mientras que  $D_3$  lo conforman el resto de los haplotipos, incluidos el central, la gran mayoría de los del oeste y el centro sur y el haplotipo del este, el cual se encuentra anidado dentro de este grupo formando una agrupación de bajo soporte junto con un haplotipo de Boca del Mauricio y otro de El Pinar). Por su parte, las poblaciones de Argentina resultaron fuertemente estructuradas, para las cuales se reconocen tres grupos monofiléticos con un soporte en su probabilidad posterior superior a 0.99 (Fig. 7).

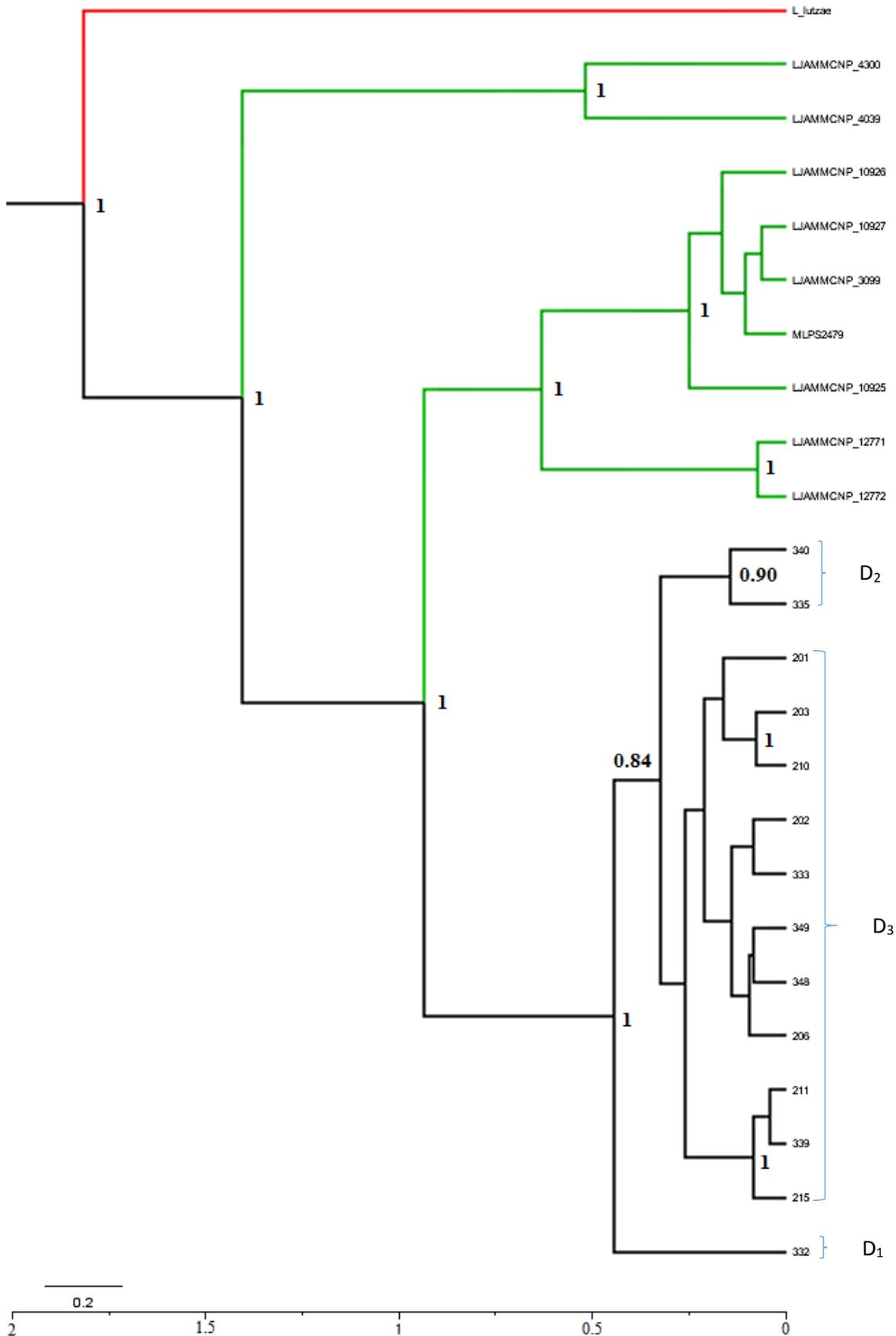


Figura 7. Árbol Bayesiano de haplotipos para el citocromo b de *L. wiegmanni*. En verde se muestran los haplotipos de Argentina mientras que en negro los de Uruguay. Los valores de los nodos corresponden a la probabilidad posterior. La escala representa el tiempo en millones de años a partir del presente. D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub> y D<sub>3</sub> representan los grupos de Uruguay recuperados con un soporte de probabilidad posterior mayor a 0.83. El árbol fue enraizado con *L. lutzae* como grupo externo.

Los cálculos de diversidad filogenética realizados en PDA sugieren que Boca del Mauricio sería la localidad de Uruguay más diversa desde el punto de vista filogenético. Congruentemente con lo observado desde un punto de vista haplotípico, las poblaciones del este tienen una diversidad filogenética extremadamente baja, donde el valor de diversidad filogenética calculado para Cabo Polonio fue cero, al tiempo que para la localidad de Las Grutas (Maldonado) fue  $1.33163 \times 10^{-3}$  (Tabla 10).

Tabla 10. Diversidad filogenética de *L. wiegmannii* para las localidades de Uruguay según cit b.

Localidad	Diversidad Filogenética
Lomas de Carmelo	0.00244002
Boca del Mauricio	0.00972546
Playa Pascual	0.006269
Punta Espinillo	0.00244034
Pajas Blancas	0.00728876
Canelones	0.00121996
Las Grutas	$1.33163 \times 10^{-3}$
Cabo Polonio	0

Los análisis moleculares de varianza sugieren que los principales cursos de agua presentes en la costa, no han influenciado la estructura histórica de las poblaciones de *Liolaemus wiegmannii* en Uruguay. Tanto la estructura de dos grupos separados por el Río Santa Lucía o el Arroyo Pando como la de tres, con el Arroyo Solís Grande como barrera geográfica adicional, no arrojaron porcentajes de variación congruentes con la hipótesis de que estos cursos de agua hayan actuado como barreras históricas para el flujo génico (Tablas 11, 12 y 13). En sendos arreglos, el porcentaje de variación dentro de las poblaciones es ampliamente superior al que se observa entre las poblaciones dentro de cada grupo y entre los grupos con lo que *a priori* se descartaría la estructura jerárquica propuesta según la hipótesis de los cursos de agua como principales barreras geográficas.

Tabla 11. AMOVA considerando un arreglo de dos grupos separadas por el Río Santa Lucía.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	% de variación
Entre grupos	1	10.839	0.40174	18.63
Entre poblaciones dentro de grupos	6	21.183	0.55131	25.56*
Dentro de poblaciones	28	33.700	1.20357	55.81**

\* $P < 0.05$  \*\* $P < 0.001$

Tabla 12. AMOVA con un arreglo de dos grupos considerando el Arroyo Pando como barrera.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	% de variación
Entre grupos	1	18.537	1.21273	45.69
Entre poblaciones dentro de grupos	6	13.485	0.23820	8.97*
Dentro de poblaciones	28	33.700	1.20357	45.34**

\* $P < 0.05$  \*\* $P < 0.001$

Tabla 13. AMOVA con un arreglo de tres grupos considerando el río Santa Lucía y el Arroyo Solís como barreras.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	% de variación
Entre grupos	2	16.518	0.51947	24.02*
Entre poblaciones dentro de grupos	5	15.505	0.43923	20.31*
Dentro de poblaciones	28	33.700	1.20357	55.66**

\* $P < 0.05$  \*\* $P < 0.001$

Los análisis de Geneland computados con un largo de la cadena de Markov de 20 millones de generaciones indican que el número de poblaciones más probable considerando solamente la información genética y geográfica sería 3 (Fig. 8 A). Sin embargo, al incorporar información fenotípica proveniente de las variables merísticas (lepidosis) el número de poblaciones estimadas se redujo a uno (Fig. 8 B).

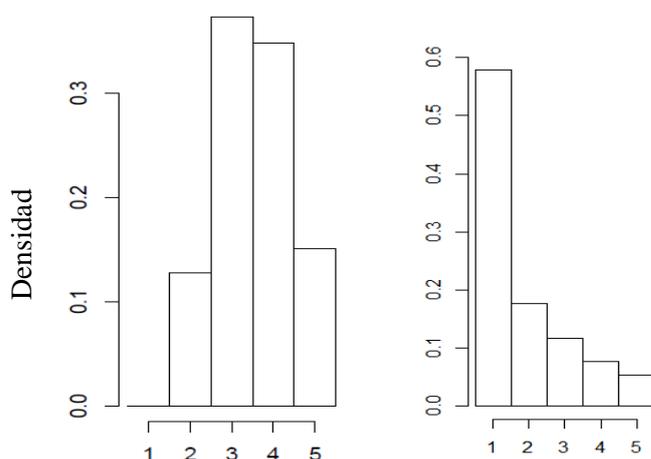


Figura 8. Probabilidad posterior del número de grupos estimados por Geneland a lo largo de la cadena de Markov, luego de un “burning” de 100. A: grupos a partir de haplotipos y coordenadas; B: grupos a partir de haplotipos, coordenadas y lepidosis.

Si bien a partir de la información haplotípica se lograron identificar tres grupos dentro de Uruguay, la probabilidad posterior asociada resultó baja (0.34), con lo que el soporte para estos grupos no es fuerte. En la Figura 9 se muestran los mapas de la probabilidad de membresía de las localidades muestreadas a cada uno de los tres grupos estimados, donde se observa una clara discontinuidad en el espacio. El grupo 1 estaría

compuesto por las localidades Lomas de Carmelo, Playa Pascual, Punta Espinillo y Pajas Blancas. El grupo 2 lo conforman Cabo Polonio, Las Grutas, Las Vegas y Arazatí, mientras que el grupo tres está formado únicamente por la localidad Boca del Mauricio.

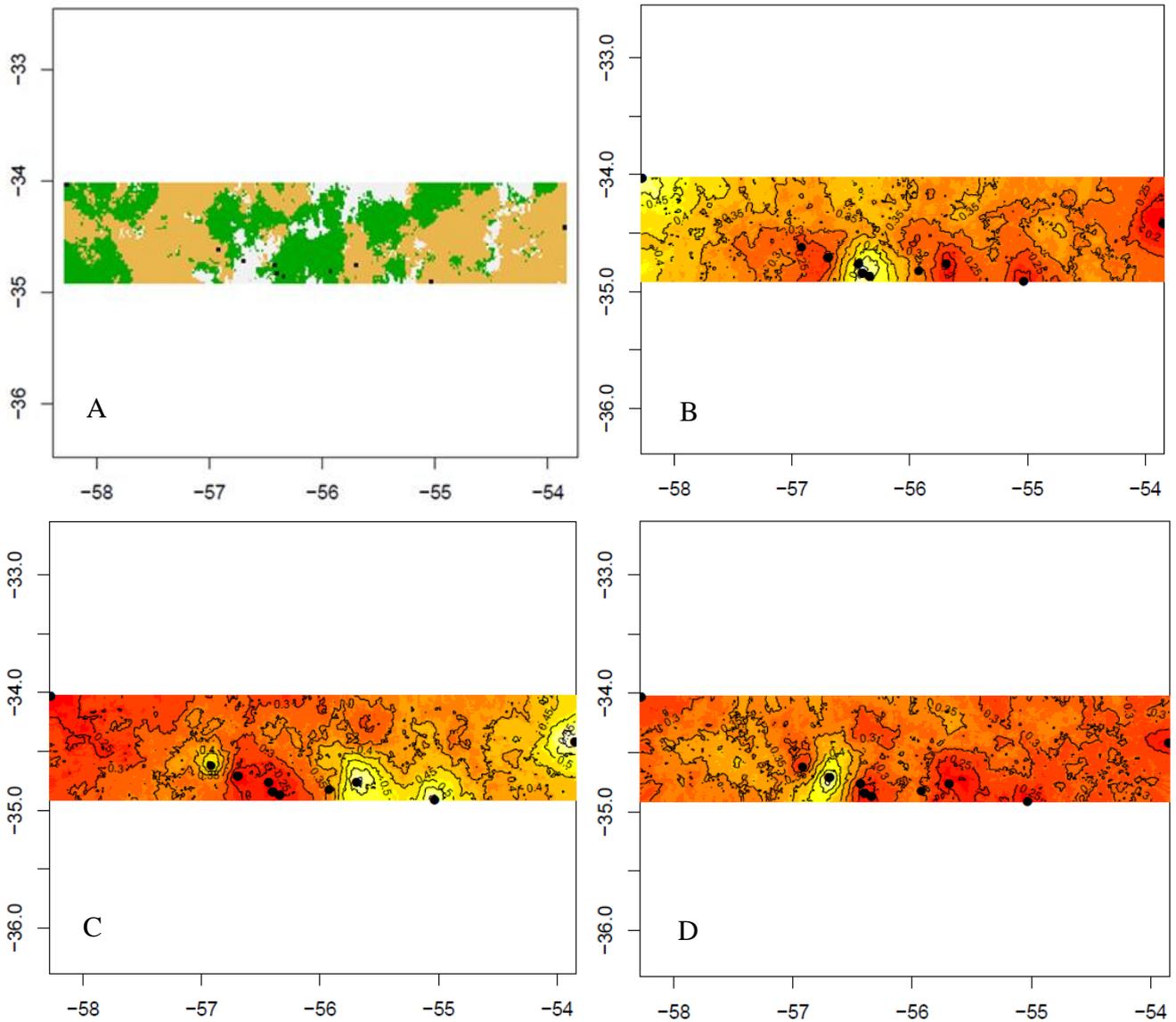


Figura 11. Mapas de membresía y probabilidad posterior de membresía de las localidades muestreadas a cada uno de los tres grupos estimados por Geneland para Uruguay. A: Verde (grupo 1): Lomas de Carmelo, Playa Pascual, Punta Espinillo y Pajas Blancas. Marrón (grupo 2): Cabo Polonio, Las Grutas, Las Vegas y Arazatí. Blanco (grupo 3): Boca del Mauricio. B, C y D corresponden a los mapas de probabilidad posterior de membresía asociada a cada uno de los grupos estimados por Geneland. Los ejes x e y muestran la longitud y latitud, respectivamente, de las coordenadas geográficas expresadas en grados decimales. B: grupo 1; C: grupo 2; D: grupo 3.

La prueba de neutralidad de Tajima arrojó valores negativos en su estadístico  $D$ , sin embargo la significancia estadística del test no fue alcanzada ( $p > 0.10$ ) con lo que los valores de  $D$  no permiten rechazar la hipótesis de neutralidad. Por su parte el test de Fu exhibió un comportamiento similar, con valores negativos en su estadístico pero sin soporte para el test en sí mismo dado que tampoco resultó estadísticamente significativo ( $p > 0.10$ ).

Las reconstrucciones de la historia demográfica a partir de los análisis de GMRF Bayesian Skyride sugieren que las poblaciones de *Liolaemus wiegmanni* de Uruguay han mantenido un tamaño poblacional efectivo constante a lo largo de los últimos 400 mil años (Fig. 10). Sin embargo la confianza de las estimaciones disminuye más atrás de 70 mil años, con lo que solo es posible afirmar con relativa seguridad, que estas poblaciones han mantenido un tamaño poblacional efectivo constante a lo largo de los últimos 70 mil años (Fig. 11). Congruentemente, la distribución de frecuencias de las diferencias pareadas entre alelos (“mismatch distribution”), muestra un patrón multimodal, el cual corresponde a lo que se esperaría observar en una población bajo equilibrio demográfico (Fig. 12).

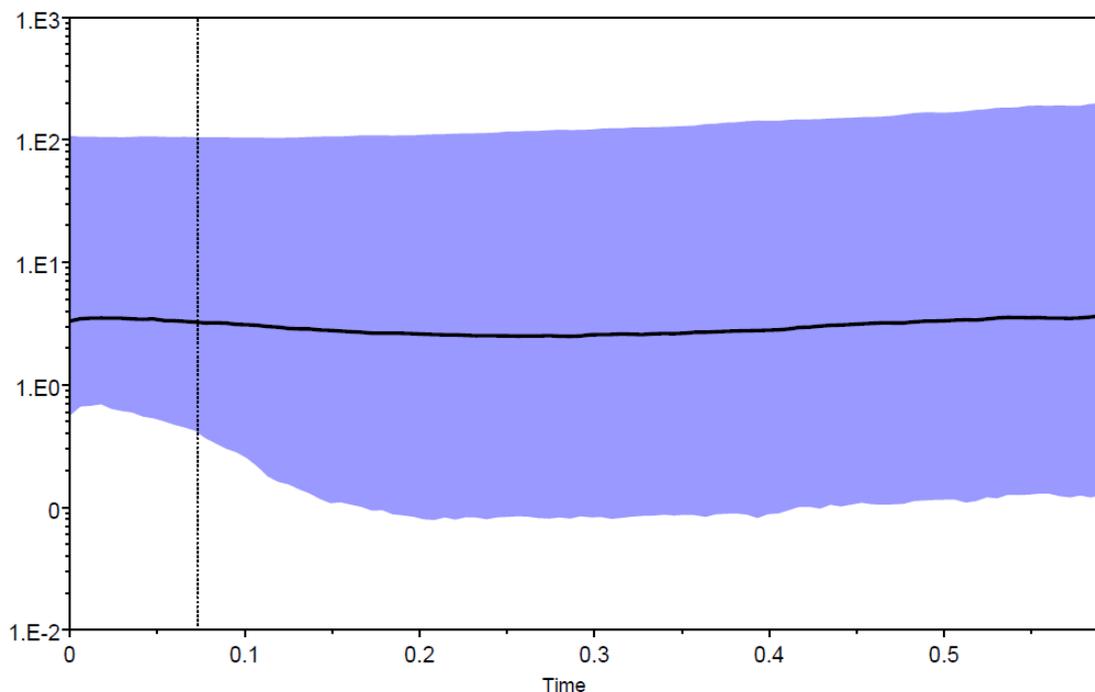


Figura 10. Reconstrucción de la historia demográfica de los últimos 500 mil años de *L. wiegmanni* en Uruguay a partir de un análisis de “GMRF Bayesian Skyride” implementado en Beast 1.8. Los ejes x e y expresan tiempo en millones de años y  $\log N_e \tau$  respectivamente.

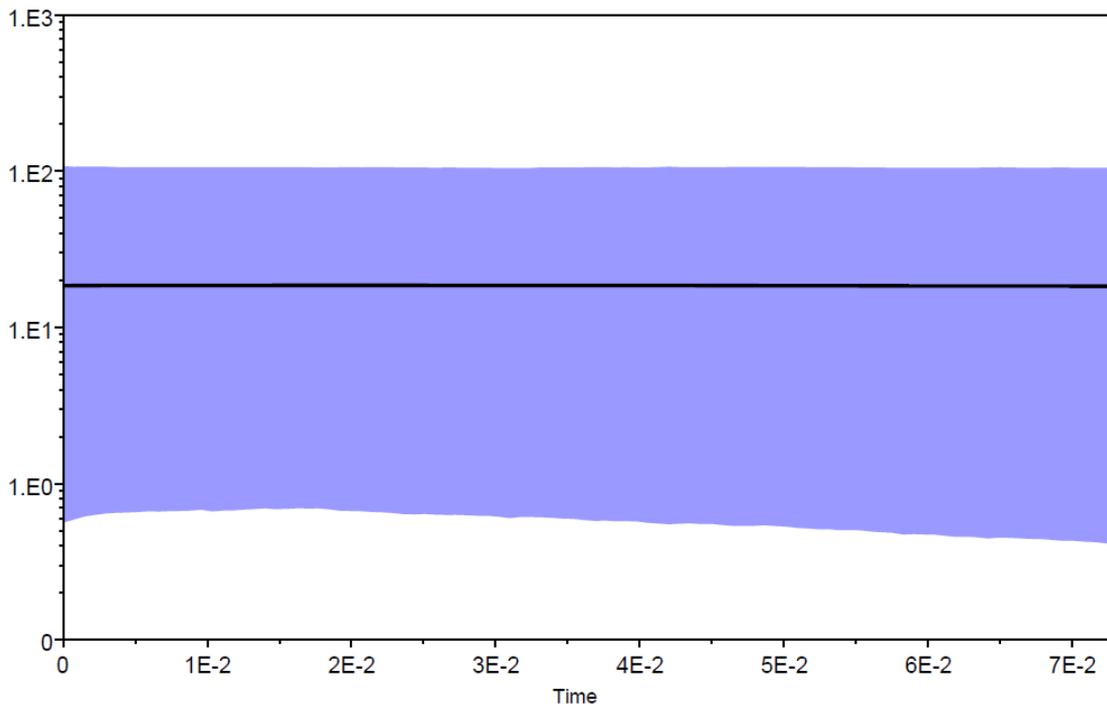


Figura 11. Reconstrucción de la historia demográfica de los últimos 70 mil años de *L. wiegmannii* en Uruguay a partir de un análisis de “GMRF Bayesian Skyride” implementado en Beast 1.8. Los ejes x e y expresan tiempo en millones de años y  $\log N_e.tau$  respectivamente.

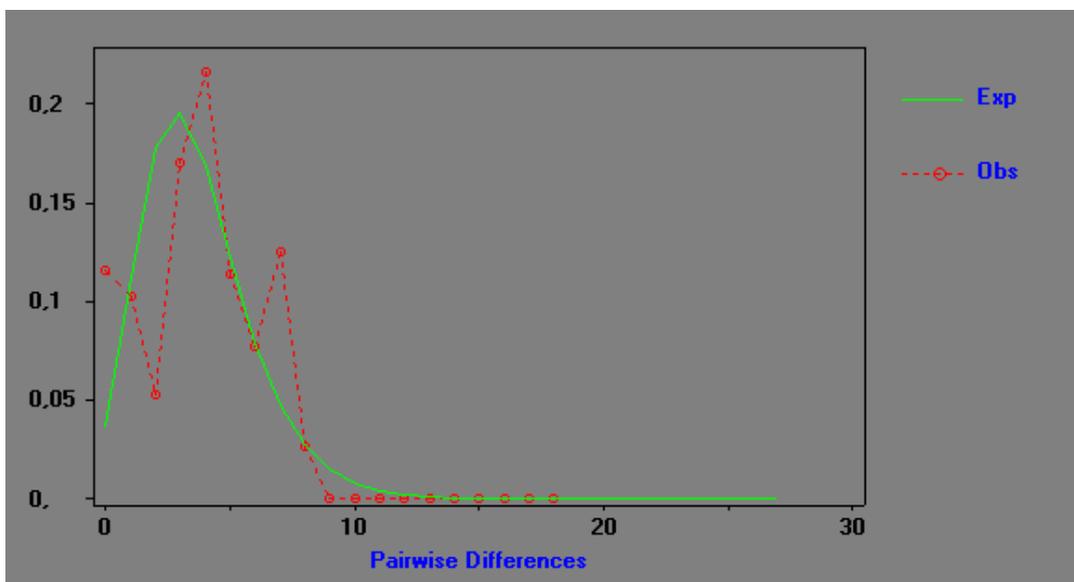


Figura 12. Gráfico de frecuencia de diferencias pareadas (“Mismatch distribution”) observadas (línea punteada roja), contrastada contra la distribución esperada bajo expansión demográfica (línea verde). El patrón multimodal observado refleja estabilidad demográfica.

## DISCUSIÓN

### Morfología

Considerando ambos sexos, las poblaciones de *Liolaemus wiegmanni* que ocurren en Uruguay presentan individuos con un largo hocico-cloaca que no supera los 61 mm en los ejemplares adultos. Si bien el rango de tamaño encontrado para los machos coincide con lo reportado por Etheridge (2000), este autor señala que las hembras alcanzan largos hocico-cloaca de 98 mm, lo cual excede ampliamente el valor máximo observado para las hembras colectadas en Uruguay (57.65 mm). No obstante, Avila *et al.* (2009) y el propio Etheridge (2000) en la misma publicación donde menciona que las hembras alcanzarían 98 mm, indican intervalos de tamaño de hasta 60 mm de largo hocico cloaca, con lo cual el tamaño máximo mencionado por este último podría tratarse de un error.

Cei (1979), Tedesco *et al.* (1992) y Avila & Martori (1996) citados por Etheridge (2000), reportan variación geográfica en el tamaño y número de escamas alrededor de la mitad del cuerpo donde los mayores números se observan en los ejemplares de Bahía Blanca (56-60), y los menores en Corrientes (40-45), Tucumán (46-48) y Mendoza (48-50). El rango del número de escamas alrededor de la mitad del cuerpo para los ejemplares de Uruguay (41-58) es notoriamente más amplio que cualquiera de los rangos reportados para las poblaciones Argentinas, lo cual sugiere que la variabilidad de este carácter a nivel poblacional podría ser superior a lo mencionado en la literatura hasta el momento. Adicionalmente, a pesar de la superposición existente, la alta variabilidad observada en este carácter dentro de Uruguay, podría ser un rasgo característico de estas poblaciones. En cuanto al número de escamas dorsales, el rango observado en los ejemplares de Uruguay se superpone en gran medida a lo reportado por Etheridge (2000), sin embargo el intervalo mencionado por este autor es más acotado, siendo el valor máximo de escamas dorsales señalado (61) inferior al encontrado en este trabajo (65). A pesar de esta diferencia en el límite superior del intervalo, el valor medio indicado, es muy cercano a lo observado en los ejemplares analizados, donde la mediana del número de escamas dorsales se ubicó en 50. Si bien la mayoría de los ejemplares analizados se caracteriza por presentar un bajo número de escamas supralabiales, la mediana de los valores

obtenidos (5) es superior al valor promedio reportado por Etheridge (2000) (4.3), aunque, estas son medidas de tendencia central diferentes. Aún así, la media de supralabiales para los ejemplares analizados (5.38) se ubicó por encima de lo indicado por este autor. Dado que esta variable se apartó significativamente de la normalidad, la mediana resulta una medida de tendencia central más conveniente, ya que es menos sensible a valores extremos que la media. Adicionalmente, Etheridge menciona un límite inferior del intervalo de 3 escamas, mientras que en Uruguay no fueron observados ejemplares con menos de 4 supralabiales. Por su parte, Carreira *et al.* (2005) señalan que esta especie presenta 6 escamas supralabiales, un número que aunque ocurre, es poco frecuente para los ejemplares de Uruguay. El número de escamas infralabiales resultó levemente superior a lo mencionado en la bibliografía, donde si bien la amplitud del intervalo coincide, ambos límites son superiores a lo anteriormente reportado. A pesar de ello, tanto los ejemplares aquí analizados como los observados por Etheridge (2000) presentan un número de infralabiales próximo a 6. El número de poros pre-cloacales varió en un intervalo que resultó más amplio que lo reportado en la literatura (Etheridge, 2000; Avila *et al.*, 2009), y a diferencia de lo mencionado en estos trabajos, existen ejemplares machos sin poros pre-cloacales aunque en una frecuencia baja (0.097).

La lepidosis de los ejemplares de Uruguay es particularmente variable, observándose para un gran número de estas variables, rangos relativamente amplios que en algunos casos exceden lo reportado en la bibliografía hasta el momento (ver Anexo II). A pesar de ello, no existen diferencias morfológicas significativas entre las localidades, con lo cual esta variación no responde a un patrón geográfico como si ha sido observado en Argentina (Avila & Martori, 1996; Tedesco *et al.*, 1992) donde algunas de estas poblaciones se han señalado como posibles nuevas especies (Morando *et al.*, 2004, Avila *et al.*, 2006; Avila *et al.*, 2009; Olave *et al.*, 2014).

Diversos autores han dado cuenta del marcado dicromatismo sexual a nivel dorsal en *L. wiegmannii*, donde al menos durante la época reproductiva, los machos exhiben vistosas coloraciones iridiscentes y naranjas, mientras que las hembras permanecen relativamente opacas, aunque pueden llegar a observarse tonalidades levemente anaranjadas en algunos ejemplares (Etheridge, 2000; Carreira *et al.*, 2005; Avila *et al.*, 2009). Cabrera *et al.* (2013) analizan 7 variables morfométricas para el grupo *L. laurenti* encontrando que *L. wiegmannii* exhibe diferencias significativas entre sexos para dos de éstas: largo del húmero (mayor en machos) y distancia axila-ingle (mayor en hembras).

No obstante, más allá de las diferencias en coloración así como en las dos variables antes mencionadas, la existencia de dimorfismo sexual a nivel de lepidosis aún no ha sido reportada en esta especie. Los resultados aquí expuestos señalan que *Liolaemus wiegmanni* es una especie con dimorfismo sexual a nivel de morfometría y lepidosis existiendo 3 variables morfométricas y 2 merísticas que resultaron significativamente diferentes entre sexos. A grandes rasgos, los machos presentan cabezas y tibias más largas, así como un mayor número de poros pre-cloacales, mientras que las hembras exhiben una mayor distancia axila-ingle y un mayor número de escamas ventrales. Adicionalmente la morfología de la región cloacal es muy diferente entre sexos, observándose escamas marcadamente más pequeñas en la porción inmediatamente anterior a la cloaca de las hembras, al tiempo que el margen de ésta es levemente curvo, en contraste con la abertura en ángulos y las escamas grandes presentes en los machos (Fig. 13).

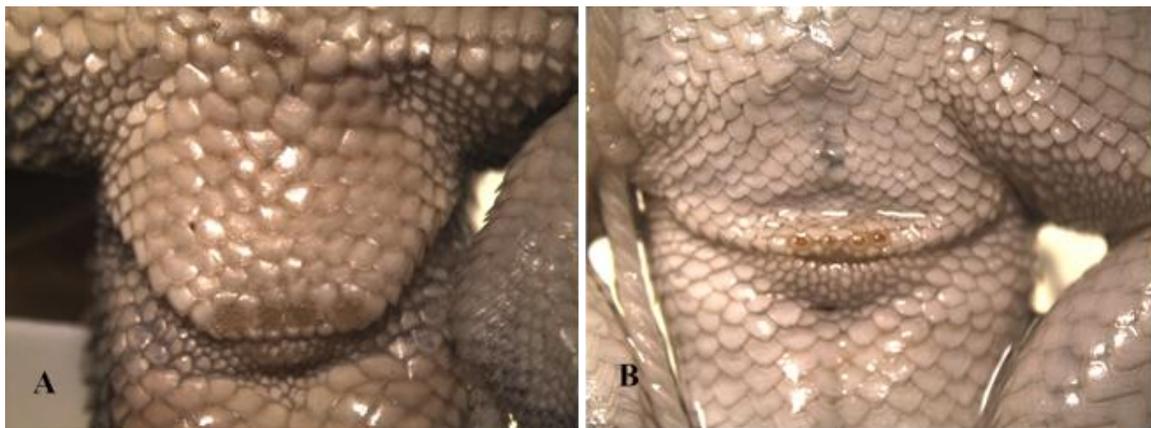


Figura 13. Morfología de la región cloacal de *Liolaemus wiegmanni* según sexo. A: macho; B: hembra.

Verrastro (2004) encontró dimorfismo sexual en la región cloacal de *Liolaemus occipitalis* con un patrón morfológico similar al que se observa en *L. wiegmanni*, aunque la abertura cloacal de los machos no forma ángulos como en esta última, sino que más bien exhibe una forma de “U”. Asimismo esta autora reporta la existencia de dimorfismo en tamaño corporal, largo y ancho de la cabeza entre otras medidas, siendo los machos significativamente más grandes, al tiempo que presentan cabezas más robustas y de mayor longitud que las hembras. A pesar de que los machos de *L. wiegmanni* alcanzaron tamaños levemente mayores que las hembras, la mediana del largo hocico-cloaca fue

superior en hembras. No obstante, las diferencias de tamaño entre sexos no resultaron estadísticamente significativas, con lo cual esta especie no exhibe dimorfismo sexual en el largo hocico cloaca.

Al menos tres hipótesis han sido propuestas en orden de explicar las causas del dimorfismo sexual: selección sexual (Maynard Smith, 1987; Carothers, 1984; Braña, 1996; Cox *et al.*, 2003); selección reproductiva (Tinkle *et al.*, 1970; Braña, 1996; Fairbairn, 1997) y segregación de nichos tróficos (Schoener, 1967; Pianka & Huey, 1978). La selección sexual como factor determinante del dimorfismo predice un mayor éxito reproductivo en machos más grandes así como en aquellos que resultan más atractivos para las hembras por coloración y/o diseño, siendo frecuente a su vez, que aquellas estructuras que puedan ser utilizadas en combates entre machos o que permitan evaluar la calidad de éstos por parte de las hembras, alcancen un notorio desarrollo (Carothers, 1984; Andersson, 1994; Andersson & Simmons, 2006). Alternativamente la hipótesis de selección reproductiva plantea que la selección natural favorecerá hembras de mayor tamaño, lo que predice un aumento proporcional de la fecundidad en función del tamaño corporal (Kowsloski, 1989; Zamudio, 1998, Cox *et al.*, 2003). En otros casos, cuando el dimorfismo surge a través de la competencia por los recursos tróficos, las diferencias morfológicas entre sexos permiten una explotación más eficiente del alimento (Schoener, 1967; Pianka & Huey, 1978; Zamudio, 1998).

Considerando las hipótesis propuestas, la selección sexual podría explicar adecuadamente las diferencias observadas en el largo de la cabeza, el largo de la tibia y el número y tamaño de los poros pre-cloacales en *Liolaemus wiegmannii*. Las cabezas más largas observadas en los machos pueden sugerir la existencia de encuentros agonísticos entre estos, donde los individuos con mayores cabezas tendrían ventaja en los enfrentamientos, ganando así el acceso a las hembras (Carpenter & Ferguson, 1977; Carothers, 1984; Verrastro, 2004). En este sentido, aunque escasamente documentados, en algunas especies del género se han observado encuentros agonísticos entre machos (Martins *et al.*, 2004; Verrastro, 2004; Cabrera *et al.*, 2013). Asimismo, estudios del ámbito de hogar indican que los machos de algunas especies muestran cierta estructura jerárquica de acuerdo al tamaño de éste, sugiriendo interacciones entre machos y por lo tanto selección sexual (Frutos & Belver, 2007; Robles & Halloy, 2009; Cabrera *et al.*, 2013). Por otro lado, de acuerdo con Achaval & Olmos (2007) *L. wiegmannii* utilizaría movimientos de la cabeza durante el cortejo, un comportamiento que de acuerdo con

Martins *et al.* (2004) es frecuente en el género. Este último autor señala que las características de la cabeza y los miembros posteriores, podrían jugar un importante rol en las habilidades comunicativas de estos lagartos. En este contexto, la presencia de tibias significativamente más largas en los machos de *L. wiegmannii* podría estar relacionado con alguna clase de “display” realizado durante la época reproductiva. Curiosamente, en un ejemplar macho de la localidad de Playa Pascual, se observaron varias filas de escamas femorales de color amarillo (Fig. 14), lo que podría reforzar la idea del uso de los miembros posteriores como estructuras comunicativas en esta especie. No obstante no hay que descartar que las diferencias observadas en el largo de la tibia puedan responder a necesidades locomotoras diferentes entre machos y hembras, donde si existiese territorialidad, el largo de la tibia podría proporcionar una ventaja mecánica a los machos para recorrer sus territorios.



Figura 14. Vista ventral de la región posterior de un macho de *Liolaemus wiegmannii* donde se observa una inusual coloración amarilla en la cara ventral del fémur.

Por su parte, en un escenario de comunicación, y considerando lo mencionado por Achaval & Olmos (2007) es probable también, que la diferencia en el tamaño de la cabeza entre sexos se relacione al uso de ésta para realizar despliegues durante el cortejo, así como para advertir a otros machos durante la defensa del territorio, tal como lo plantean Martins *et al.* (2004).

De la misma forma, es plausible que el mayor número y tamaño de poros prelocales exhibido por los machos sea el resultado de la selección sexual. Estas estructuras son glándulas tegumentarias que producen secreciones que han sido sugeridas como estimulantes de la cópula por algunos autores (Rocha, 1996; Verrastro, 2004) al tiempo que otros plantean un rol en la defensa del territorio y en contextos de reconocimiento, similares a aquellos en los que se ha observado el uso de movimientos de la cabeza (Alberts, 1989, 1991; Labra & Niemeyer, 1999; Martins, 2004). Dada la significancia potencial de estas estructuras en la defensa de territorio, el reconocimiento y posiblemente la cópula, resulta probable que la selección sexual haya sido el mecanismo

preponderante detrás del dimorfismo sexual observado en el número y tamaño de los poros pre-cloacales.

Por otra parte el dimorfismo sexual a nivel de la distancia axila-ingle parece ajustarse adecuadamente a la hipótesis de selección reproductiva. Un aumento en esta distancia proporciona a las hembras un incremento en la capacidad espacial para el alojamiento de huevos. Así pues, aquellas hembras con vientres más grandes verían aumentada su fecundidad con lo que es fácil imaginar como la selección natural pudo haber direccionado este carácter produciendo el dimorfismo observado (Kowsloski, 1989; Zamudio, 1998; Cox *et al.*, 2003). Asimismo, el mayor número de escamas ventrales en las hembras se relaciona estrechamente con la distancia axila ingle, dando cuentas de la diferencia existente en esta porción del cuerpo entre sexos. Adicionalmente, hacia la abertura cloacal el tamaño de las escamas ventrales se reduce conspicuamente en las hembras, lo que también contribuye a las diferencias en el número de estas escamas entre machos y hembras.

Finalmente, numerosos autores han señalado que el dimorfismo sexual a nivel de la talla o proporciones corporales estaría relacionado a la segregación trófica en varios lagartos insectívoros (Rand, 1967; Schoener, 1977; Stamps, 1977), la cual reduciría la competencia intersexual mediante la separación del nicho trófico (Herrel *et al.*, 1999). En este sentido, sería importante estudiar en detalle la dieta de esta especie en Uruguay, en orden de generar información que permita poner a prueba esta hipótesis. Por lo pronto, aunque la selección sexual parece el mecanismo que mejor explica el dimorfismo sexual en el largo de la cabeza de *L. wiegmanni*, la información existente sobre su dieta en Uruguay no es lo suficientemente robusta para descartar la segregación trófica como hipótesis explicativa del dimorfismo.

## Análisis moleculares

La diversidad nucleotídica del citocromo b para las poblaciones de *Liolaemus wiegmannii* en Uruguay es relativamente baja, considerando el intervalo propuesto por Nei (1987) para los organismos eucariotas. Asimismo, este valor es inferior a lo reportado por Da Silva (2006) para el citocromo b de *Liolaemus occipitalis*.

Las poblaciones muestreadas sobre la costa de Uruguay exhiben un gradiente de diversidad genética que decrece en sentido oeste-este, en donde las poblaciones que ocurren en el oeste y centro sur, son considerablemente más diversas respecto a las del este, tanto en términos de diversidad nucleotídica como en cuanto al número de haplotipos y su diversidad asociada. A partir del Arroyo Pando se observa un marcado descenso de la diversidad haplotípica donde las localidades muestreadas al este del mismo presentaron un único haplotipo compartido por un solo ejemplar en las poblaciones del oeste, el cual pertenece a la localidad de Arazatí. Dentro de las localidades del este, Cabo Polonio se destaca por su particular baja diversidad. Tanto la diversidad haplotípica y nucleotídica, así como el valor de diversidad filogenética calculado en PDA resultaron cero para esta localidad. Este patrón de diversidad genética para las poblaciones de Uruguay es congruente con las observaciones previamente reportadas por Da Silva (2013), en las que menciona una marcada diferencia de diversidad entre las poblaciones de Colonia y las que ocurren sobre la costa oceánica, siendo estas últimas muy poco diversas respecto a las primeras. Asimismo, la incorporación de localidades ubicadas entre Colonia y Rocha, que no fueron muestreadas por Da Silva (2013), indican que la diversidad genética de *L. wiegmannii* en Uruguay disminuye conspicuamente aproximadamente unos 150 km al oeste de lo señalado en la literatura. Da Silva (2013) atribuye la baja diversidad observada en las poblaciones del este a un efecto fundador durante la colonización de esta porción de la costa, o bien a que éstas poblaciones habrían mantenido menores tamaños poblacionales efectivos respecto a las del oeste.

Las estimaciones de *F<sub>st</sub>* que resultaron estadísticamente significativas muestran en general una diferenciación marcada entre aquellos pares de poblaciones más distantes en el espacio. Sin embargo, pese a que algunas poblaciones se encuentran a muy poca distancia, parecen haber mantenido bajos niveles históricos de flujo génico, siendo este el caso del par de localidades Punta Espinillo y Pajas Blancas. Esto podría sugerir la

existencia de una barrera histórica para el flujo génico entre estas localidades no presente en la actualidad o bien que, a pesar de que estas poblaciones hoy están próximas en el espacio podrían tener orígenes poblacionales distintos, producto de extinciones locales y posteriores recolonizaciones que habrían ocurrido durante los repetidos avances y retrocesos del nivel del mar en el Cuaternario. Congruentemente los resultados del test de Mantel rechazan la hipótesis de aislamiento genético por distancia, lo cual parece coherente con un patrón de variación genética en el espacio que pudo haber sido influenciado por la compleja historia geomorfológica de la costa durante el Pleistoceno y el Holoceno. No obstante, es preciso notar que estas inferencias están basadas en estimaciones de  $F_{st}$  y con ello son sensibles al incumplimiento de sus supuestos, tales como el equilibrio entre deriva y migración no necesariamente presente en las poblaciones estudiadas (Pearse *et al.*, 2004).

La red de haplotipos obtenida muestra cuatro grupos discretos entre los cuales el número de cambios resultó tan elevado, que no fue posible representar la conectividad entre ellos. Tres de estos grupos contienen a los haplotipos de Argentina (Figura 6 A, B y C) para los que existe cierta correspondencia geográfica. El grupo A está exclusivamente distribuido en San Rafael, Mendoza, mientras que B y C muestran cierta superposición en la distribución de dos haplotipos en La Paz, Mendoza. No obstante, el grupo B está principalmente representado hacia el noroeste en Catamarca, al tiempo que el rango de C abarca las provincias de La Pampa y Buenos Aires, siendo éste, el único grupo de haplotipos de Argentina que llega a tener una distribución costera. Curiosamente el haplotipo del grupo B presente en La Paz, Mendoza muestra un alto grado de divergencia respecto al otro haplotipo del grupo, constituyendo la conexión establecida entre dos haplotipos que mostró mayor número de cambios en la red. La co-ocurrencia geográfica de dos haplotipos muy divergentes en La Paz, Mendoza podría deberse a una expansión en el rango de alguno de estos dos grupos, la cual habría ocurrido posterior a su divergencia. Este fenómeno parece relativamente plausible durante el Pleistoceno, un período en el cual otra especie del género con distribución patagónica experimentó cambios de rango (Camargo *et al.*, 2013). El cuarto grupo discreto de haplotipos (Figura 6 D), contiene a los 14 haplotipos registrados para Uruguay, de los cuales 11, se distribuyen exclusivamente en las poblaciones del oeste y centro sur de la franja costera. De acuerdo a su posición en la red, el análisis de TCS indica que el haplotipo 206 se trata del haplotipo ancestral, a partir del cual se proyectan los restantes haplotipos, la mayoría

de los cuales muestran entre uno y tres cambios respecto a éste. Los haplotipos 334 y 335, así como el 332, resultaron particularmente divergentes para este grupo de la red. Los dos primeros tienen una representación geográfica exclusiva en la localidad de Boca del Mauricio, mientras que 332 es un haplotipo único registrado en Playa Pascual. Sin embargo, el grado de divergencia entre estos haplotipos es marcadamente menor a lo encontrado para las poblaciones de Argentina. Aun así, es posible identificar tres subgrupos relativamente claros, uno compuesto por 332, otro por 334 y 335 y por último un subgrupo donde está incluido el haplotipo ancestral y que contiene además a la mayoría de los haplotipos presentes en Uruguay. Estos subgrupos no tienen una clara correspondencia geográfica, coexistiendo haplotipos de cada uno de éstos en las mismas localidades. Al menos en parte, esto puede deberse a que el muestro en Argentina es menos denso, donde cubre un área mayor y podría estar incluyendo a más de una especie.

Tanto la red de haplotipos como la topografía del árbol Bayesiano obtenido, son congruentes con la hipótesis de múltiples especies para *L. wiegmanni* a lo largo de su rango de distribución, la cual ha sido previamente sugerida por diversos autores (Avila, 2003; Morando, 2004; Avila *et al.* 2006; Avila *et al.*, 2009; Olave *et al.*, 2014). Se recuperaron 4 clados claramente separados con un alto soporte en su probabilidad posterior, los que resultan consistentes con la filogenia propuesta por Avila *et al.* (2009) para el grupo *wiegmanni*. En este escenario las poblaciones de Uruguay se recuperan como un clado monofilético con un alto soporte en su probabilidad posterior (PP=1), el cual habría divergido de las poblaciones argentinas durante el Pleistoceno, hace aproximadamente 1 millón de años. Dentro de las poblaciones argentinas se recuperaron tres grupos monofiléticos con un alto soporte en su probabilidad posterior, los cuales se corresponden exactamente con los grupos discretos de haplotipos identificados en la red. Uno de estos clados, aparece más emparentado con el clado de Uruguay que con los restantes dos clados de Argentina de los cuales habría divergido hace aproximadamente 1.4 millones de años. La diversificación del clado de Uruguay y su grupo hermano proveniente de Argentina es considerablemente anterior a los fenómenos transgresivos post-glaciales del Pleistoceno Superior, los cuales habrían comenzado hace unos 20 a 25 mil años aproximadamente (Peltier & Fairbanks, 2006; Bracco *et al.*, 2011; Correa *et al.*, 2013). En este contexto la formación del estuario del Río de la Plata resulta demasiado reciente para asociarse a la divergencia entre estos dos grupos, como sugiere Da Silva (2013). Esta autora reporta una divergencia entre las poblaciones de Uruguay y Argentina

situada en el Pleistoceno Medio, hace más de 500 mil años, casi medio millón de años antes del establecimiento del estuario del Río de La Plata durante principios del Holoceno (Bracco *et al.*, 2011). Por el contrario es plausible que la divergencia entre Uruguay y Argentina haya sido influenciada por fenómenos paleoclimáticos Pleistocénicos más antiguos, los que desafortunadamente se conocen en menor medida. Por otra parte, es posible también, que el establecimiento del cauce por el cual discurriría el Río Paraná medio e inferior hacia finales del Pleistoceno Medio (Iriondo, 1979) pueda haber influenciado la divergencia entre Uruguay y Argentina. En este sentido, estudiar cómo se agrupan las poblaciones de Entre Ríos con respecto a las de Uruguay y el resto de Argentina, podría proporcionar información valiosa para poner a prueba esta hipótesis. De todas formas la compleja historia geomorfológica de la región durante el Pleistoceno, dificulta el establecimiento de vínculos claros entre la divergencia de los grupos y el surgimiento de barreras geográficas para el flujo génico.

A partir de los genes mitocondriales citocromo b y citocromo oxidasa I, Da Silva (2013) reporta un patrón de estructuración para las poblaciones de Uruguay, donde los haplotipos del oeste serían un grupo parafilético respecto al este. No obstante, a partir del citocromo b, y con un muestreo intensificado en las localidades intermedias entre Colonia y Rocha, los resultados aquí expuestos sugieren que si bien hay un cierto grado de estructuración en tres grupos con un soporte medio (PP=0.83) a alto (PP=1), el grado de estructura general para la mayoría de los haplotipos observados en Uruguay es bajo. Aún considerado la relativa estructura observada, el patrón se aleja sustancialmente de lo mencionado por Da Silva (2013) dado que, gran parte de los haplotipos del oeste se agrupan junto con el haplotipo del este, en un grupo sin estructura alguna de acuerdo al bajo soporte en la probabilidad posterior de sus nodos internos. De acuerdo a una de las principales hipótesis filogeográficas planteadas por Avise (1987), esta ausencia de estructura filogeográfica podría estar vinculada a la historia reciente de estas poblaciones, en la cual no han existido fuertes barreras para el flujo génico operando de manera constante por períodos de tiempo suficientemente largos como para posibilitar la diferenciación de linajes. Esto resulta congruente con la cambiante dinámica de la costa durante el Pleistoceno y el Holoceno, un escenario en el cual parece plausible suponer ciclos de formación y desaparición de barreras para el flujo génico, dada la variación en el nivel del mar, los cambios en la deposición de sedimentos en las desembocaduras de los cursos de agua y barras de las lagunas costeras así como la apertura y cierre de bahías

en estas últimas (Urien *et al.*, 1981; García Rodríguez, 2011). Por otra parte, aunque Avise (1987) sugiere que las especies que muestran poblaciones poco estructuradas presentarían una tendencia intrínseca a la dispersión, con una alta vagilidad asociada, Fox & Shipman (2003) han señalado que en general, la vagilidad dentro del género *Liolaemus* sería baja. Considerando lo señalado por estos autores y el hecho de que esta especie no se desplazaría distancias promedialmente mayores a 23 m desde su sitio de refugio (Martori *et al.*, 1996), *L. wiegmanni* no parece *a priori* ser una especie con elevada capacidad de dispersión. Así pues, la hipótesis mencionada, en particular, no parece ser la más explicativa en este caso. En este sentido, algunos autores han sugerido que las especies que viven en ambientes cambiantes y relativamente hostiles (como puede ser el caso de las dunas costeras) tienden a presentar bajos niveles de estructuración geográfica (Papadopoulou *et al.*, 2009). Los ambientes en los que habita *L. wiegmanni* en Uruguay, pueden considerarse inestables y relativamente hostiles con lo que esta hipótesis podría llegar a ser ciertamente explicativa.

Los análisis moleculares de varianza sugieren que los principales cursos de agua que se encuentran hoy sobre la costa, no han influenciado históricamente la estructura de las poblaciones de *Liolaemus wiegmanni* en Uruguay. En otras palabras no se observa congruencia entre las posibles barreras actuales para el flujo génico y el patrón espacial histórico de la diversidad genética, lo cual es relativamente plausible considerando la dinámica cambiante de éstas zonas costeras durante el Cuaternario. Así pues, los resultados obtenidos sugieren que los cursos de agua presentes en la costa no han sido barreras importantes para el flujo génico a lo largo de la historia de estas poblaciones en Uruguay. Estos resultados son congruentes con el bajo nivel de estructuración observado en el árbol, lo cual adicionalmente, es coherente con la hipótesis de que la cambiante dinámica de la costa durante el Cuaternario dificultó la estabilidad de barreras geográficas para esta especie a lo largo de estos períodos de tiempo.

Durante el último máximo glacial, hace aproximadamente entre 26 mil y 19 mil años, el nivel del mar alcanzó su máximo regresivo, ubicándose unos 120 metros por debajo de su nivel actual (Clark *et al.*, 2009; Bracco *et al.*, 2011). Este escenario supuso la exposición de gran parte de la plataforma continental que hoy se encuentra sumergida bajo el Rio de la Plata y el Océano Atlántico. Posteriormente, conforme fueron aumentando las temperaturas y avanzó el derretimiento de las masas de hielo, el nivel del agua comenzó su etapa transgresiva, alcanzando su máximo en el Holoceno hace

aproximadamente 6 mil años, donde el nivel se posicionó 4 metros por encima del actual (Bracco *et al.*, 2011). Es plausible pensar que estos dramáticos cambios en los ambientes costeros hayan influenciado la estabilidad demográfica de las poblaciones de *Liolaemus wiegmannii* que ocurrían sobre estos sitios. Sin embargo, los análisis de la historia demográfica realizados a partir de un modelo de GMRF Bayesian Skyride sugieren que estas poblaciones han mantenido un tamaño poblacional efectivo constante, al menos, a lo largo de los últimos 70 mil años. Estos resultados son además consistentes con las distribuciones de frecuencia de diferencias pareadas (distribuciones “mismatch”), las cuales mostraron un patrón que también reflejaría estabilidad demográfica. Si bien las explicaciones a estos fenómenos no resultan para nada evidentes, es posible que durante el Cuaternario ocurrieran cambios de rango influenciados por las fluctuaciones del nivel del mar, sin que la demografía de las poblaciones se viera mayormente afectada. En este sentido, Camargo *et al.* (2013) han demostrado que la expansión de rango y la expansión demográfica fueron procesos desacoplados en la historia de las poblaciones de *Liolaemus darwini* en el sur Argentino, donde durante el último inter-glacial esta especie ha expandido dramáticamente su rango a pesar de mantener tamaños poblacionales relativamente estables. Asimismo, aunque a escala geológica los cambios en el nivel del mar ocurrieron casi de manera instantánea (García Rodríguez, 2011) es probable que fueran lo suficientemente graduales como para permitir la estabilidad demográfica observada.

Si bien la información haplotípica permitió el reconocimiento de tres poblaciones dentro de Uruguay, la probabilidad posterior asociada a estas estimaciones resultó baja. Aun así, ninguna de las cinco corridas independientes que se realizaron en Geneland recuperó un número de poblaciones diferente de tres. Al incorporar información fenotípica, el número de poblaciones estimado se redujo a uno, con una alta probabilidad posterior asociada, lo que resulta congruente con los análisis morfológicos multivariados que rechazaron la existencia de diferencias morfológicas significativas entre localidades. La incompatibilidad entre el número de poblaciones estimadas a partir de información genética y fenotípica podría responder a un desacoplamiento entre las tasas de evolución genética y morfológica, un fenómeno que ha sido ampliamente señalado en la literatura, donde en gran parte de los casos la evolución genética suele proceder a una tasa mayor respecto a la morfológica (Donnellan & Aplin 1989; Donnellan & Hutchinson 1990; Hutchinson *et al.* 1990; Hickson *et al.*, 1992; Austin, 1995; Bruna *et al.*, 1996; Wiens &

Hollingsworth, 2000). Por otra parte, la morfología puede estar siendo influenciada por el ambiente a través de la selección natural, mientras que el citocromo b al ser neutral respondería únicamente a la acción de la deriva y demografía, conduciendo a diferencias entre los patrones de variación morfológica y genética (Crutchfield & Schuster 2003).

Si bien *Liolaemus wiegmanni* ha sido reportada como la especie menos especializada en ambientes arenícolas del grupo *wiegmannii* e incluso no es estrictamente arenícola a lo largo de su rango de distribución (Laurent 1983, 1984; Halloy *et al.*, 1998; Etheridge, 2000; Avila *et al.*, 2009), las poblaciones de esta especie en Uruguay solo ocurren en este tipo de ambientes, y por lo tanto este clado podría ser considerado un especialista de arenales. En este escenario, resulta plausible que la ausencia de un patrón geográfico en la variación morfológica pueda vincularse también a la acción de procesos selectivos similares a lo largo de la distribución de esta especie en Uruguay, dada la aparente homogeneidad del ambiente sobre el que habitan estas poblaciones. No obstante poner a prueba adecuadamente esta hipótesis implicaría, al menos en principio, estudiar la forma en que se correlacionan las variables morfológicas, climáticas y espaciales.

Los grupos recuperados en Geneland a partir de la información haplotípica tienen cierta coherencia con lo observado en la red de haplotipos y en el árbol filogenético. Geneland identifica al este y el oeste como poblaciones diferentes a pesar de que no se recuperan como grupos independientes en el árbol filogenético. No obstante, los grupos estimados exhiben una notoria discontinuidad espacial, donde el grupo 1 y el 2 se encuentran espacialmente interrumpidos por localidades que se recuperan como pertenecientes a otros grupos. Al menos para el grupo 2, el contar con un único ejemplar de la localidad de Arazatí, la cual se separa espacialmente del resto del grupo, podría estar generando un artefacto que condiciona estos resultados. Si este fuera el caso, y entonces la discontinuidad del grupo 2 se tratase de un artefacto del análisis, aún existiría una discontinuidad en el grupo 1 producida por el grupo 3. Implementando un análisis en Geneland donde el número máximo de poblaciones posibles a estimar se situó en dos, el grupo 3 se integra al grupo 1, con lo cual, esta localidad tiene una identidad poblacional más próxima al grupo 1 que al 2 (ver Anexo IV). Adicionalmente, la cadena de Markov para todas las corridas que consideraron haplotipos y coordenadas, nunca permaneció en 1 (ver Anexo III), lo que sugiere que aunque la probabilidad posterior asociada a los grupos es baja, es poco plausible que desde el punto de vista genético se trate de una única población.

Finalmente, considerando únicamente Uruguay, los cálculos de diversidad filogenética sugieren que Boca del Mauricio sería la localidad más diversa desde este punto de vista. Desafortunadamente, gran parte del arenal costero ubicado en este sitio ha desaparecido producto de la creciente urbanización, existiendo en la actualidad una superficie de arenal disponible mínima, que incluso ya ha sido loteada para su posterior edificación. Consecuentemente, si esta tendencia se mantiene, la prevalencia a futuro de esta población podría estar seriamente comprometida por la pérdida de hábitat o la fragmentación, algo que ya ha ocurrido en otras especies costeras como por ejemplo *Melanophryniscus montevidensis* (Maneyro & Carreira, 2006).

## CONCLUSIONES

De acuerdo a los análisis filogenéticos realizados a partir del citocromo b, las poblaciones de *Liolaemus wiegmanni* que ocurren sobre la costa de Uruguay constituyen un grupo monofilético claramente separado de las poblaciones de Argentina, las cuales resultaron parafiléticas respecto a Uruguay. El grado de estructura dentro de Uruguay es en general pobre, seguramente debido a una historia relativamente reciente, y a la ausencia de fuertes barreras geográficas para el flujo génico a lo largo de la historia de estas poblaciones.

Considerando su rango total de distribución, *Liolaemus wiegmanni* se comporta de acuerdo a la hipótesis *a* de Avise (1987), observándose poblaciones geográficas que ocupan distintas ramas fuertemente sustentadas en el árbol filogenético. Sin embargo si nos enfocamos en las poblaciones de Uruguay, su bajo nivel de estructuración difícilmente pueda ser explicado por una alta vagilidad como predice la hipótesis *b* de este autor, en cambio, podría deberse a la relativamente reciente historia de estas poblaciones y a la dinámica cambiante de la zona costera durante el Pleistoceno y Holoceno, lo que pudo haber dificultado el mantenimiento de barreras geográficas estables por largos períodos de tiempo.

Contrariamente a lo planteado en la literatura hasta el momento, la divergencia entre el clado de Uruguay y su grupo hermano de Argentina probablemente haya estado influenciada por fenómenos paleoclimáticos Pleistocénicos muy anteriores a la formación

del Río de la Plata, al tiempo que el establecimiento del cauce por el que discurriría el Paraná hacia finales del Pleistoceno medio podría también haber tenido algún rol en este evento de vicarianza.

Los análisis moleculares de varianza computados considerando los principales cursos de agua que desembocan en la costa como factores explicativos de la varianza molecular sugieren que éstos no han sido barreras importantes para el flujo génico a lo largo de la historia de estas poblaciones en Uruguay.

Los cambios ambientales ocurridos en la franja costera de Uruguay durante el cuaternario, no influyeron en la dinámica demográfica de las poblaciones de *L. wiegmannii* que allí ocurren. No obstante, es posible que el citocromo b no proporcione suficiente información para reconstruir la verdadera historia demográfica de estas poblaciones, con lo que es importante incorporar otros marcadores en los análisis.

Las estimaciones del número de poblaciones para Uruguay, sugieren la presencia de tres grupos, aunque estos ocurren de manera discontinua en el espacio. Por lo pronto es posible identificar a partir del citocromo b, una cierta diferenciación este oeste, aunque la probabilidad posterior asociada a estas agrupaciones resulto baja.

Desde el punto de vista morfológico, *Liolaemus wiegmannii* en Uruguay, constituye un único grupo, donde la variación observada tiene una baja correspondencia geográfica. Teniendo en cuenta que varios de estos aspectos morfológicos parecen diferir de lo que se conoce para las poblaciones de Argentina, estos resultados, combinados con la monofilia obtenida en el árbol filogenético sugieren la idea de la existencia de un clado a nivel de Uruguay relativamente robusto, tanto genética como morfológicamente.

Considerando las evidencias obtenidas hasta el momento, y en el marco de las principales hipótesis sobre el surgimiento del dimorfismo sexual en lagartos, es posible que la selección sexual y la selección reproductiva hayan sido los mecanismos preponderantes responsables del dimorfismo sexual observado en las poblaciones de *Liolaemus wiegmannii* de Uruguay.

La población filogenéticamente más diversa de Uruguay ubicada en Bocas del Mauricio, San José, podría experimentar serios problemas de conservación en un futuro relativamente inmediato dada la reducción y fragmentación de hábitat consecuencia de la creciente urbanización costera que afecta a este sitio.

## PERSPECTIVAS

En términos generales es necesario intensificar el muestreo para localidades de ubicación intermedia a las muestreadas tanto en el oeste como el este, así como incorporar las localidades del Río Uruguay que se encuentran ubicadas al norte del Río Negro, las cuales potencialmente, pueden constituir poblaciones con un alto grado de aislamiento respecto a las que se dan al sur de este curso de agua.

Es preciso a futuro incorporar marcadores que den cuenta de la historia de las líneas biparentales (loci nucleares) así como también, que proporcionen una mayor resolución que permita mejorar la comprensión de los procesos demográficos que ocurrieron en estas poblaciones durante el Cuaternario. Es posible que hayan ocurrido apartamientos de la estabilidad demográfica que no fueron revelados, ya sea por las características de la muestra o bien, porque la señal no es lo suficientemente fuerte para ser detectada a través de un único gen mitocondrial como el citocromo b. En este sentido sería interesante también, dilucidar si existieron cambios de rango durante el Cuaternario, a través de análisis de difusión y modelos de nicho para el pasado, lo cual permitirá poner a prueba la hipótesis de que durante los cambios geomorfológicos ocurridos existieron variaciones de rango, que permitieron la supervivencia de la especie, sin afectar sustancialmente la demografía de sus poblaciones. Para realizar los análisis de difusión sería importante implementar un análisis coalescente de delimitación de especies, en orden de testear adecuadamente la hipótesis de múltiples especies para *Liolaemus wiegmanni*, y separar en los análisis de difusión, aquellas poblaciones que representen especies distintas.

Por otra parte, sería interesante incorporar secuencias de ejemplares de la Provincia de Entre Ríos, dado que su cercanía con localidades de Uruguay, puede proporcionar valiosa información para poner a prueba la hipótesis de que el establecimiento del cauce del bajo Paraná pudo haber influenciado la divergencia del clado de Uruguay con su grupo hermano de Argentina. Asimismo es preciso implementar otro tipo de análisis Bayesianos que permitan discernir los verdaderos tiempos de divergencia poblacionales, tanto entre los linajes de Uruguay y Argentina, así como entre los principales linajes Argentinos, puesto que los tiempos de divergencia aquí estimados

corresponden a los tiempos de coalescencia de la genealogía, los cuales pueden ser anteriores a la verdadera divergencia de las poblaciones.

En cuanto a las poblaciones de Uruguay, en orden de esclarecer los fenómenos subyacentes a la baja estructura filogeográfica observada, sería importante realizar estudios filogeográficos comparativos con especies co-distribuidas, que permitan evaluar la influencia de las características del ambiente y la vagilidad sobre los patrones filogeográficos observados.

Adicionalmente, un mayor número de marcadores podría incrementar la precisión de las estimaciones sobre el número de poblaciones en Geneland, con lo cual tal vez sea posible descartar si las discontinuidades geográficas observadas se deben a un artefacto propio de la falta de información o se trata de una característica inherente a estas poblaciones.

Por otro lado, sería interesante poner a prueba las hipótesis propuestas sobre el surgimiento del dimorfismo sexual en esta especie, mediante estudios del nicho trófico de machos y hembras, y del éxito reproductivo de machos con diferencias en tamaño, coloración y/o comportamiento.

Finalmente en cuanto a la coloración, podría explorarse la existencia de diferencias en los patrones de diseño-coloración de los machos dentro y entre “poblaciones” locales, las cuales podrían responder a distintas estrategias evolutivamente estables actuando a nivel local, vinculadas a la selección sexual y a otros fenómenos selectivos más complejos como la selección dependiente de frecuencia, tal como lo han planteado Sinervo & Lively (1996) y Sinervo *et al.* (2007) para otras especies de lagartos.

## REFERENCIAS

- Achaval, F. & Olmos, A. 2007. *Anfibios y Reptiles del Uruguay*. Barreiro y Ramos, Montevideo. 160 pp.
- Alberts, A. C. 1989. Ultraviolet visual sensitivity in desert iguanas: implications for pheromone detection. *Animal Behaviour*, 38, 129-137.
- Alberts, A. C. 1991. Phylogenetic and adaptive variation in lizard femoral gland secretions. *Copeia*, 1991, 69-79.
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology*, 26(1), 32-46.
- Andersson, M. B. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Andersson, M., & Simmons, L. W. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(6), 296-302.
- Aun, L., Martori, R., & Rocha, C. 1999. Variación estacional de la dieta de *Liolaemus wiegmannii* (Squamata: Tropidiriidae) en un agroecosistema del sur de Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 13(1-2), 69-80.
- Austin, C. C. 1995. Molecular and morphological evolution in South Pacific scincid lizards: morphological conservatism and phylogenetic relationships of Papuan *Lipinia* (Scincidae). *Herpetologica*, 291-300.

Avila, L. J. & Martori, R. 1996. Variación geográfica de *Liolaemus wiegmanni* (Duméril & Bibron) (Sauria: Tropiduridae) en Argentina. *Resúmenes del IV Congreso Latinoamericano de Herpetología*, Santiago, Chile.

Avila, L. J. 2003. A new species of *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from northeastern Argentina and southern Paraguay. *Herpetologica*, 59(2), 283-292.

Avila, L. J., Morando, M., & Sites, J. W. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(2), 241-275.

Avila, L. J., Morando, M., Perez, D. R., & Sites Jr, J. W. 2009. A new species of *Liolaemus* from Añelo sand dunes, northern Patagonia, Neuquén, Argentina, and molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus wiegmanni* species group (Squamata, Iguania, Liolaemini). *Zootaxa*, 2234, 39-55.

Avila, L. J., Martínez, L. E. & Morando, M. 2013. Checklist of lizards and amphisbaenians of Argentina: an update. *Zootaxa*, 3616, 201-238.

Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press.

Avise, J. C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36(1), 3-15.

Avice J. C., Arnold J, Ball R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E. Reeb C & Saunders, N. C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual review of ecology and systematics*, 18, 489-522.

Bahlo, M., Griffiths, R.C. 2000. Inference from gene trees in a subdivided population. *Theoretical Population Biology*, 57, 79–95.

Beaumont, M. A., R. Nielsen, C. Robert, J. Hey, O. Gaggiotti, L. Knowles, A. Estoup, M. Panchal, J. Corander, M. Hickerson, et al. 2010. In defence of model-based inference in phylogeography. *Molecular Ecology*, 19, 436–446.

Beerli P, Felsenstein J. 1999. Maximum likelihood estimation of a migration rates and effective population numbers in two populations using a coalescent approach. *Genetics*, 152, 763–773.

Beerli, P., Felsenstein, J. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in  $n$  subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 98, 4563–4568.

Bermingham, E., & Moritz, C. 1998. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology*, 7(4), 367-369.

Bracco, R., García-Rodríguez, F., Inda, H., Del Puerto, L., Castiñeira, C., & Panario, D. 2011. Niveles relativos del mar durante el Pleistoceno final-Holoceno en la Costa de Uruguay. En: *Holoceno en la zona costera de Uruguay*, CSIC, Montevideo, 65-91.

Braña, F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase?. *Oikos*, 511-523.

Breitman, M. F., Avila, L. J., Sites Jr, J. W., & Morando, M. 2011. Lizards from the end of the world: Phylogenetic relationships of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59(2), 364-376.

Bruna, E. M., Fisher, R. N., & Case, T. J. (1996). Morphological and genetic evolution appear decoupled in Pacific skinks (Squamata: Scincidae: Emoia). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263 (1371), 681-688.

Cabrera, M. P., Scrocchi, G. J., & Cruz, F. B. 2013. Sexual size dimorphism and allometry in *Liolaemus* of the *L. laurenti* group (Sauria: Liolaemidae): Morphologic lability in a clade of lizards with different reproductive modes. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 252(3), 299-306.

Canavero A., Carreira S., Langone J., Achaval F., Borteiro C., Camargo A., da Rosa I., Estrades A., Fallabrino A., Kolenc F., López-Mendilaharsu M. M., Maneyro R., Meneghel M., Nuñez D., Prigioni C. M. & L. Ziegler. 2010. Conservation status assessment of the Amphibians and Reptiles of Uruguay. *Iheringia (Sér. Zool.)*, 100 (1), 5-12.

Carothers, J. H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *American Naturalist*, 244-254.

Carpenter, C. C., & Ferguson, G. W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. *Biology of the Reptilia*, 7, 335-554.

Carreira S & Estrades A. 2013. Reptiles. En: Soutullo, A.; Clavijo, C.; Martínez-Lanfranco, J.A. (Eds). *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. 222 pp.

Carreira, S. & Maneyro, R. 2013. *Guía de Reptiles del Uruguay*. Ediciones de la Fuga, Montevideo. 285 pp.

Carreira S., Meneghel M. & F. Achaval. 2005. *Reptiles de Uruguay*. DI.R.A.C., Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo. 639 pp.

Cei, J.M., 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. *Mus. Reg. Sci. Nat. Torino, Monogr. 4*, 1–527.

Cei, J.M., 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. *Mus. Reg. Sci. Nat. Turín, Italy, Monogr. 14*, 949 pp.

Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J. X., Hostetler, S. W. & McCabe, M. A. 2009. The Last Glacial Maximum. *Science*, 710 (2009), 325.

Clement, M., Posada, D. & Crandall, K. A. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, 9(10), 1657-1659.

Correa, I. C., Medeanic, S., Weschenfelder, J., Toldo Júnior, E. E., Nunes, J. C., Baitelli, R., & Bahi dos Santos, C. 2013. Registro sedimentario del antiguo canal de desembocadura del Río de La Plata en la plataforma continental del sur de Brasil. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 30(1), 51-64.

Cox, R. M., Skelly, S. L., & John-Alder, H. B. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57(7), 1653-1669.

Crandall, K.A., Templeton, A.R. 1993. Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction. *Genetics*, 134, 959–969.

Crutchfield, J. P., & Schuster, P. 2003. *Evolutionary dynamics: exploring the interplay of selection, accident, neutrality, and function*. Oxford University Press.

Da Silva, C. M. 2013. Filogeografía de tres especies de *Liolaemus* do grupo *boulengeri* subgrupo *wiegmannii*: *Liolaemus occipitalis*; *Liolaemus arambarensis* e *Liolaemus wiegmannii* PhD thesis. Univesridade Federal do Rio Grande do Sul. 147 pp.

Donnellan, S. C. & Aplin, K. P. 1989. Resolution of cryptic species in the New Guinean lizard, *Sphenomorphus jobiensis* (Scincidae) by electrophoresis. *Copeia*, 1989, 81-88.

Donnellan, S. C. & Hutchinson, M. 1990 Biochemical and morphological variation in the geographically widespread lizard *Leiopisma entrecasteauxii* (Lacertilia: Scincidae). *Herpetologica*, 46, 149-159.

Donnelly, P., Tavaré, S. 1986. The ages of alleles and a coalescent. *Advances in Applied Probability*, 18, 1–19

Donoso-Barros, R. 1966. *Reptiles de Chile*. Santiago: Ediciones de la Universidad de Chile.

Doornik, J. A., & Hansen, H. (2008). An omnibus test for univariate and multivariate normality. *Oxford Bulletin of Economics and Statistics*, 70(1), 927-939.

Drummond, A. J. & Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evol. Biol.*, 7: 214.

Dupanloup, I., Schneider, S. & Excoffier, L. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology*, 11(12), 2571-2581.

Etheridge, R. 2000. A review of lizards of the *Liolaemus wiegmanni* group (Squamata, Iguania, Tropiduridae), and a history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetological Monographs*, 14, 293-352.

Etheridge, R. & Frost, D.R. 2010. Catalogues of the pleurodont iguanian families: *Liolaemidae*. Version 1 (19 May 2010). Disponible en: < <http://www.amnh.org/our-research/vertebrate-zoology/herpetology/catalogues-of-the-pleurodont-iguanian-families> > Último acceso: 27 de diciembre de 2013.

Excoffier, L. & Lischer, H. E. 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.

Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 659–687.

Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1-10.

Filatov, D. A. 2009. Processing and population genetic analysis of multigenic datasets with ProSeq3 software. *Bioinformatics*, 25, 3189-3190

Frutos, N. & Belver, L. C. 2007. Dominio vital de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge, 1993 (Iguania: Liolaemini) en el Noroeste de la provincia de La Rioja, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 21, 83–92.

Fu, Y. X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 147(2), 915-925.

García Rodríguez, F. D. 2011. *El Holoceno en la zona costera de Uruguay*. Universidad de la República, CSIC.

Goso, C., Mesa, V. & Alvez, M.C. 2010. Sinopsis geológica-ambiental de la costa Platense y oceánica de Uruguay. En: López RA, Macromini SC (eds). *Problemática de los ambientes costeros, sur de Brasil, Uruguay y Argentina*. Buenos Aires: Editorial Croquis, 57-74.

Gudynas, E. 1981. New departmental records of *Liolaemus wiegmanni* from Uruguay. *Herpetological Review*, 12, 84.

Gudynas, E., & Skuk, G. 1982. Distribución y ecología del saurio iguánido *Liolaemus wiegmanni* en Uruguay. *Res. IX Congr. Brasil. Zool. Porto Alegre, Brasil*, 62-63.

Guillot, G., Renaud, S., Ledevin, R., Michaux, J. & Claude, J. 2012. A Unifying Model for the Analysis of Phenotypic, Genetic, and Geographic Data. *Systematic biology*, 61(6), 897-911.

Guillot, G., Mortier, F., & Estoup, A. 2005. GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes*, 5(3), 712-715.

Halloy, M., Etheridge, R., & Burghardt, G. M. 1998. To bury in sand: phylogenetic relationships among lizard species of the boulengeri group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropicuridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs*, 1-37.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1-9. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)

Hasegawa, M., Kishino, H., Yano, T.-A. 1985. Dating of the human ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, 22, 160-174.

Herrel, A., Spithoven, L., Van Damme, R., & De Vree, F. 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*, 13(3), 289-297.

Hewitt, G. M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography-or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, 10(3), 537-549.

Hickson, R. E., Penny, D. & Scott, D. B. 1992. Molecular systematics and evolution in New Zealand: applications to cryptic skink species. *New Zeal. J. Zool.* 19, 33-44.

Hofreiter, M., Serre, D., Rohland, N., Rabeder, G., Nagel, D., Conard, N., Munzel S & Pääbo, S. 2004. Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(35), 12963-12968.

Horne, J. B., van Herwerden, L., Choat, J. H., & Robertson, D. R. 2008. High population connectivity across the Indo-Pacific: congruent lack of phylogeographic structure in three reef fish congeners. *Molecular phylogenetics and evolution*, 49(2), 629-638.

Hutchinson, M. N., Donnellan, S. C., Baverstock, P. R., Krieg, M., Simms, S., & Burgin, S. 1990. Immunological relationships and generic revision of the Australian lizards assigned to the genus *Leiolopisma* (scincidae, Lygosominae). *Australian journal of zoology*, 38(5), 535-554.

Iriondo, M. H. 1979. Origen y evolución del río Paraná. *Actas de la Segunda Jornadas del Paraná Medio, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe. dl-dV*.

Joseph, L., & Wilke, T. 2007. Lack of phylogeographic structure in three widespread Australian birds reinforces emerging challenges in Australian historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 34(4), 612-624.

Kingman, J.F.C. 1982. The coalescent. *Stochastic Process. Appl.*, 13, 235–248.

Kozłowski, J. 1989. Sexual size dimorphism: a life history perspective. *Oikos*, 253-255.

Kozak, K. H., Blaine, R. A., & Larson, A. 2006. Gene lineages and eastern North American palaeodrainage basins: phylogeography and speciation in salamanders of the *Eurycea bislineata* species complex. *Molecular Ecology*, 15(1), 191-207.

Kuhner M, Yamato J, Felsenstein J. 1998. Maximum likelihood estimation of population growth rates based on the coalescent. *Genetics*, 149, 429–434.

Labra, A. & Niemeyer, H. M. 1999. Intraspecific chemical recognition in the lizard *Liolaemus tenuis* (Tropiduridae). *Journal of Chemical Ecology*, 25, 1799-1811.

Larkin, M. A., Blackshields G., NP Brown N. P., R Chenna, R., McGettigan, P. A. McWilliam, H., Valentin, F. Wallace, I. M., Wilm, A., Lopez, R., Thompson, J. D., Gibson, T. J., & Higgins, D. G. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23(21), 2947–2948.

Laurent, R. F. 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 1(3), 16-18.

Laurent, R. 1984. Fenogramas de algunas especies representativas del género *Liolaemus* y géneros vecinos (Iguanidae: Reptilia). *Acta Zoológica Lilloana (Argentina)*, 38, 5-17.

Lobo, F., Espinoza, R. E., & Quinteros, S. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa*, 2549, 1-30.

Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 1989. Interactive analysis of phylogeny and character evolution using the computer program MacClade. *Folia Primatologica*, 53(1-4), 190-202.

Maneyro R. & S. Carreira. 2006. Herpetofauna de la costa uruguaya. pp.: 233-246. En: Menafrá R; Rodríguez-Gallego L; Scarabino F & D Conde (Eds.) *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Vida Silvestre Uruguay, I-xiv+668 pp.

Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research*, 27(2 Part 1), 209-220.

Mardia, K. V. (1970). Measures of multivariate skewness and kurtosis with applications. *Biometrika*, 57(3), 519-530.

Martins, E. P., Labra, A., Halloy, M., & Tolman Thompson, J. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour*, 68(3), 453-463.

Martori, R., Vignolo, P., Cardinale, L. 1996. Movilidad de una población de *Liolaemus wiegmanni* en un agroecosistema. *IV Congreso Latinoamericano de Herpetología, Santiago*, 1-56.

Maynard Smith, J. 1987. Sexual selection: a classification of models. *Sexual selection: Testing the alternatives*, 9-20.

Minh, B. Q., Klaere, S., & von Haeseler, A. 2009. Taxon selection under split diversity. *Systematic biology*, 58(6), 586-594.

Minin, V. N., Bloomquist, E. W., & Suchard, M. A. 2008. Smooth skyride through a rough skyline: Bayesian coalescent-based inference of population dynamics. *Molecular biology and evolution*, 25(7), 1459-1471.

Morando, M., 2004. Sistemática y filogenia de grupos de especies de los géneros *Phymaturus* y *Liolaemus* (Squamata: Tropiduridae: Liolaeminae) del oeste y sur de Argentina. Ph.D. Dissertation, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina, pp. 246.

Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press. New York. 512 pp.

Nielsen, R., Slatkin, M. 2000. Likelihood analysis of ongoing gene flow and historical association. *Evolution*, 54, 44–50.

Olave, M., Avila, L. J., Sites, J. W., & Morando, M. 2014. Multilocus phylogeny of the widely distributed South American lizard clade *Eulaemus* (*Liolaemini*, *Liolaemus*). *Zoologica Scripta*.

Papadopoulou, A., Anastasiou, I., Keskin, B., & Vogler, A. P. 2009. Comparative phylogeography of tenebrionid beetles in the Aegean archipelago: the effect of dispersal ability and habitat preference. *Molecular Ecology*, 18(11), 2503-2517.

Párraga, M. R. 2011. Nueva localidad para *Liolaemus wiegmannii* (Duméril & Bribon, 1837) en la Provincia de Salta (Argentina). *Cuadernos de Herpetología*, 25(1), 27-27.

Pearse, D. E., & Crandall, K. A. 2004. Beyond FST: analysis of population genetic data for conservation. *Conservation Genetics*, 5(5), 585-602.

Peltier, W. R., & Fairbanks, R. G. 2006. Global glacial ice volume and Last Glacial Maximum duration from an extended Barbados sea level record. *Quaternary Science Reviews*, 25(23), 3322-3337.

Pianka, E. R., Huey, R. B. 1978. Comparative ecology, niche segregation, and resource utilization among gekkonid lizards in the southern Kalahari. *Copeia*, 1978, 691–701.

Pincheira-Donoso, D., Scolaro, J. A., & Sura, P. 2008. A monographic catalogue on the systematics and phylogeny of the South American iguanian lizard family Liolaemidae (Squamata, Iguania). *Zootaxa*, 1800, 1-85.

Pisetta, N. F. 2013. Filogenia molecular de *Liolaemus arambarensis* Verrastro, Veronese, Bujes & Dias Fialho, 2003 (Iguania: Liolaemidae). *Undergraduate thesis. UFRGS*. 44 pp.

Rambaut, A., Drummond, A. 2007. Tracer v1.6. Disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer>.

Rannala, B., & Yang, Z. 2003. Bayes estimation of species divergence times and ancestral population sizes using DNA sequences from multiple loci. *Genetics*, 164(4), 1645-1656.

Rand, A. S. 1967. Ecology and social organization of *Anolis lineatopus*. *Proceedings of the United States National Museum, Washington*, 122, 1-79.

Reist, J. D. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Canadian Journal of Zoology*, 63(6), 1429-1439.

Robles, C., & Halloy, M. 2009. Home Ranges and reproductive strategies in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology*, 4(3), 253-258.

Rocha, C. F. D. 1996. Sexual dimorphism in the sand lizard *Liolaemus lutzae* of southeastern Brazil. En: Péfaur J. E. (ed). *Herpetologia Neotropical. Mérida, Universidad de los Andes, Consejo de Publicaciones*, 2, 131-140.

Rozas, J. & Rozas, R. 1995. DnaSP, DNA sequence polymorphism: an interactive program for estimating Population Genetics parameters from DNA sequence data. *Comput. Applic. Biosci*, 11, 621-625.

Sinervo, B., & Lively, C. M. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 380(6571), 240-243.

Sinervo, B., Heulin, B., Surget-Groba, Y., Clobert, J., Miles, D. B., Corl, A., Chaine, A., & Davis, A. 2007. Models of Density-Dependent Genic Selection and a New Rock-Paper-Scissors Social System. *The American Naturalist*, 170(5), 663-680.

Schoener, T. W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, 155(3761), 474-477.

Schoener, T. W. 1977. Competition and the niche. *Biology of the Reptilia*, 7, 35-136.

Smith, H. M. 1995. *Handbook of lizards: Lizards of the United States and of Canada*. Cornell University Press.

Stamps, J. A. 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. *Biology of the Reptilia*, 7, 265-334.

Stellatelli, O. A., Bo, M. S., Madrid, E., Vega, L. E., & Block, C. 2014. Nueva localidad para *Liolaemus wiegmannii* (Duméril & Bibrón, 1837) en la Provincia de Río Negro (Argentina). *Cuadernos de Herpetología*, 28 (1): 00-00.

Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123(3), 585-595.

Takahata N., Satta Y. & Klein, J. 1995. Divergence time and population size in the lineage leading to modern humans. *Theoretical Population Biology*, 48, 198–221.

Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., & Kumar, S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 2725-2729.

Tedesco, M. E. A., Hernando, A. & Alvarez, B. B. 1992. Hallazgo de *Liolaemus wiegmannii* (Duméril y Bibron 1837) (Iguania, Liolaemidae) en la provincia de Corrientes (Repubblica Argentina). *Facena*, 9, 117-122.

Templeton, A. R. 2001. Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes. *Molecular Ecology*, 10(3), 779-791.

Tinkle, D. W., Wilbur, H. M., & Tilley, S. G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 55-74.

Urien, C. M.; Martins, L. R. & Martins, I. R. 1981. Evolução Geológica do Quaternário do Litoral Atlântico Uruguaio, Plataforma Continental e Regiões Vizinhas. *Notas Técnicas 3, CECO/IG/UFRGS, Porto Alegre*, 43pp.

Verrastro, L. 2004. Sexual dimorphism in *Liolaemus occipitalis* (Iguania, Tropiduridae). *Iheringia. Série Zoologia*, 94(1), 45-48.

Verrastro, L., Veronese, L., Bujes, C., & Dias Filho, M. M. (2003). A new species of *Liolaemus* from southern Brazil (Iguania: Tropiduridae). *Herpetologica*, 59(1), 105-118.

Wakeley, J. 2001. The coalescent in an island model of population subdivision with variation among demes. *Theoretical Population Biology*, 59, 133–144.

Watterson, G.A., Guess, H.A. 1977. Is the most frequent allele the oldest? *Theoretical Population Biology*, 11, 141–160.

Wiens, J. J., & Hollingsworth, B. D. 2000. War of the iguanas: conflicting molecular and morphological phylogenies and long-branch attraction in iguanid lizards. *Systematic biology*, 49(1), 143-159.

Zamudio, K. R. 1998. The evolution of female-biased sexual size dimorphism: a population-level comparative study in horned lizards (Phrynosoma). *Evolution*, 1821-1833.

## ANEXOS

### Anexo I



Fig. 15. Algunas variantes de coloración y diseño de los ejemplares de *Liolaemus wiegmanni* que se observan en Uruguay. Ángulo superior izquierdo: ejemplar macho de *L. wiegmanni* perteneciente a la localidad de Pajas Blancas, Montevideo. Ángulo superior derecho: hembra de *L. wiegmanni* observada en la localidad de Boca del Mauricio, San José. Ángulo inferior izquierdo: juvenil proveniente de Pajas Blancas. Ángulo inferior derecho: juvenil encontrado en Boca del Mauricio, con una peculiar coloración dorsal naranja.

Fotografías: Joaquín Villamil

## Anexo II

Tabla 14. Valores de variables de lepidosis reportadas en la bibliografía para *L. wiegmanni*. No se incluye lo reportado por Cei (1979), Tedesco et al. (1992) y Avila & Martori (1996).

Variable	Mínimo	Máximo	Media	Fuente
SVL (mm)	41 <sup>1</sup>	59 <sup>1</sup> ; 60 <sup>2</sup>		Etheridge et al., (2000) <sup>1</sup> ; Avila et al., (2009) <sup>2</sup>
MidBSc	42 <sup>1</sup> ; 38 <sup>2</sup>	60 <sup>1</sup> ; 58 <sup>2</sup>	48.7 <sup>1</sup>	Etheridge et al., (2000) <sup>1</sup> ; Avila et al., (2009) <sup>2</sup>
DSc	43 <sup>1,2</sup>	61 <sup>1</sup> ; 67 <sup>2</sup>	50.9	Etheridge et al., (2000) <sup>1</sup> ; Avila et al., (2009) <sup>2</sup>
PP machos	3 <sup>1</sup> ; 4 <sup>2</sup>	9 <sup>1</sup> ; 8 <sup>2</sup>	6.1 <sup>1</sup>	Etheridge et al., (2000) <sup>1</sup> ; Avila et al., (2009) <sup>2</sup>
PP hembras	0 <sup>1,2</sup>	6 <sup>1,2</sup>	3.8 <sup>1</sup>	Etheridge et al., (2000) <sup>1</sup> ; Avila et al., (2009) <sup>2</sup>
SupLab	3	6	4.3	Etheridge et al., (2000)
InfLab	3	6	5.8	Etheridge et al., (2000)

## Anexo III

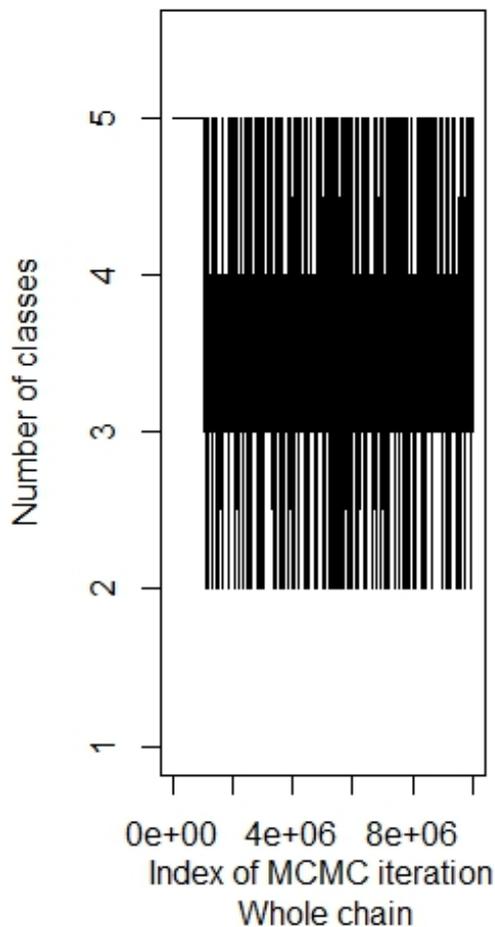


Fig. 16. Estados de la cadena de Markov para cada una de los posibles grupos estimados por Geneland a partir de la información haplotípica y las coordenadas geográficas en las que ocurre cada uno de estos. Puede observarse que la cadena nunca permaneció en 1, lo que implica que aunque la probabilidad posterior obtenida para el número de grupos de estimados es baja, desde el punto de vista de los haplotipos del citocromo b, existiría más de una “población”

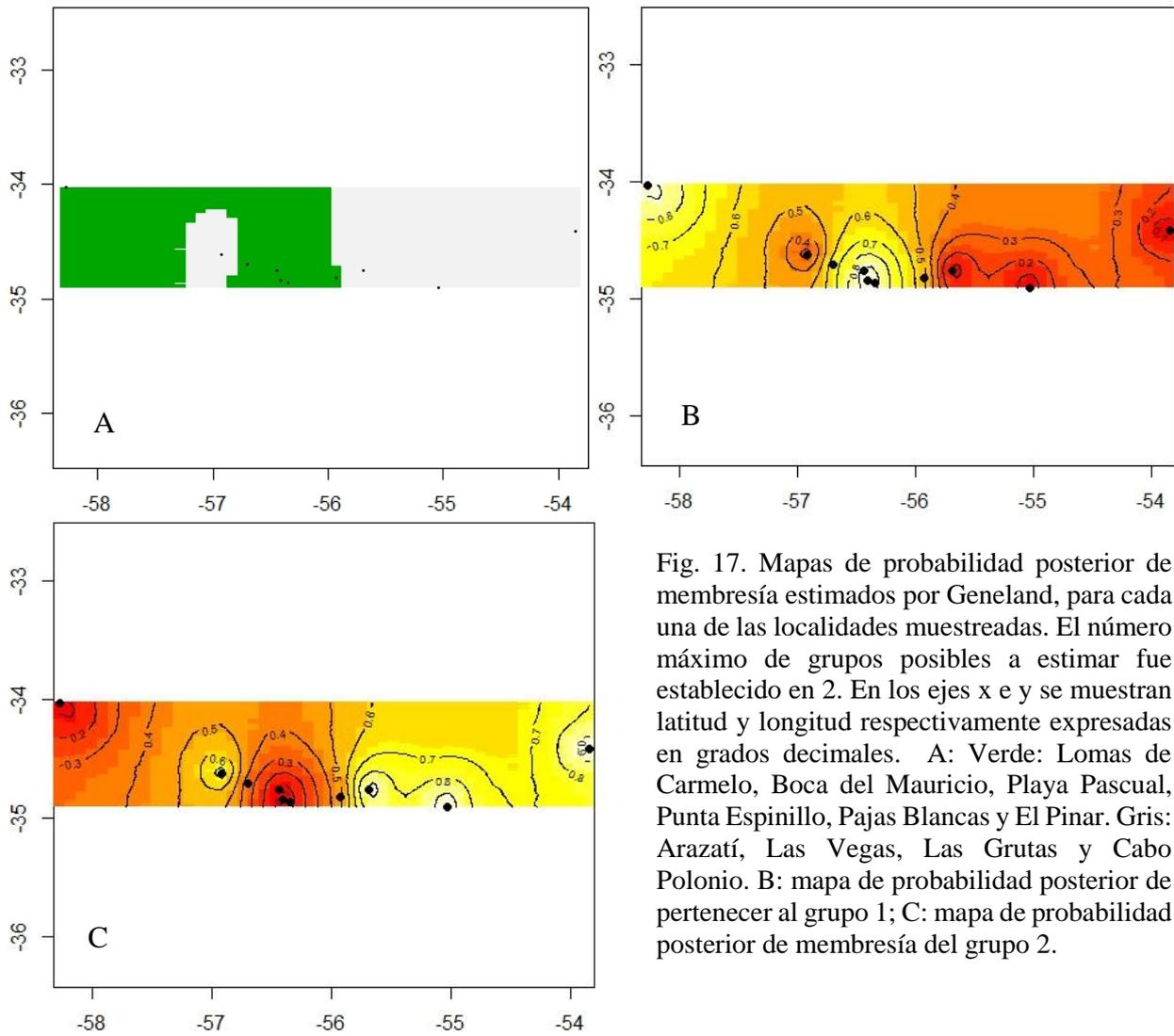


Fig. 17. Mapas de probabilidad posterior de membresía estimados por Geneland, para cada una de las localidades muestreadas. El número máximo de grupos posibles a estimar fue establecido en 2. En los ejes x e y se muestran latitud y longitud respectivamente expresadas en grados decimales. A: Verde: Lomas de Carmelo, Boca del Mauricio, Playa Pascual, Punta Espinillo, Pajas Blancas y El Pinar. Gris: Arazatí, Las Vegas, Las Grutas y Cabo Polonio. B: mapa de probabilidad posterior de pertenecer al grupo 1; C: mapa de probabilidad posterior de membresía del grupo 2.