

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

Diferencias de forma entre *Microlophus quadrivittatus* y *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae): Una aproximación desde la morfometría geométrica.

Por

María Soledad Ibáñez Sánchez

Profesor Guía

Juan Carlos Ortiz Zapata

Profesora Co-Guía

Marcela Alejandra Vidal Maldonado.

Concepción 09 de septiembre de 2014

Tesis presentada a la

DIRECCIÓN DE POSTGRADO UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN



Para optar al grado de

MAGISTER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN ZOOLOGÍA



A mis Padres, Hermano y a mi amiga Karen
Por apoyarme en los momentos más duros
de este trabajo, impulsándome a seguir
cuando sentía que todo estaba perdido.

Los Amo.

Resumen

Diferencias de forma entre *Microlophus quadrivittatus* y *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae): Una aproximación desde la morfometría geométrica.

María Soledad Ibáñez Sánchez

Concepción 09 de septiembre de 2014

PROFESOR GUÍA: Juan Carlos Ortiz Zapata.
PROFESORA CO-GUÍA: Marcela Alejandra Vidal Maldonado.
PRPGRAMA: Magíster en Ciencias con mención en Zoología.

Microlophus quadrivittatus y *M. atacamensis* muestran situaciones taxonómicas confusas. Algunos autores proponen que son especies distintas, mientras que otros señalan que es una sola especie de amplia distribución. *Microlophus quadrivittatus* habita en la zona intermareal y se distribuye desde Arica (18°00'S) hasta Antofagasta (23°39'S) y *M. atacamensis* se distribuye desde Antofagasta (23° 39' S) hasta Arrayán (29°41'S), donde ambas especies ocupan el mismo hábitat y presentan dietas similares en sus rangos de distribución. La Morfometría geométrica permite analizar diferencias en cuanto a la forma. Varios estudios de morfometría geométrica realizados en lagartos y otros taxa, revelan un apoyo importante en la resolución de problemas sistemáticos complejos. En vista a los antecedentes señalados, este estudio evalúa el estatus taxonómico de *M. quadrivittatus* y *M. atacamensis*, analizando la forma de la cabeza, en vista dorsal y lateral, a lo largo de su distribución. Los análisis entre especies muestran diferencias significativas solo en vista dorsal, no obstante, el Análisis de Componentes Principales (ACP) evidencia solapamiento entre las dos especies. Posteriormente se discuten los alcances de este estudio.

Palabras claves: *Microlophus quadrivittatus*, *Microlophus atacamensis*, Morfometría Geométrica, Sistemática.

Abstract

Diferences in shape between *Microlophus quadrivittatus* and *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae): An approach from the geometric morphometry.

María Soledad Ibáñez Sánchez

Concepción 09 september 2014

PROFESSOR GUIDE:

Juan Carlos Ortiz Zapata.

CO-PROFESSOR GUIDE:

Marcela Alejandra Vidal Maldonado.

PRPGRAMA:

Master of Science majoring in Zoology.

Microlophus quadrivittatus and *M. atacamensis* show confusing taxonomic situations. Some authors suggest that they are different species, while others say it is a single widespread species. *Microlophus quadrivittatus* inhabits the intertidal zone and is distributed from Arica (18°00'S) to Antofagasta (23°39'S) and *M. atacamensis* distributed from Antofagasta (23°39'S) to Arrayán (29° 41'S), where the two species occupy the same habitat and have similar diets. The geometric morphometry to analyze differences in the shape. Several studies in lizards and other taxa using geometric morphometrics reveal significant support in the resolution of complex systemic problems. According to this background, this study evaluates the taxonomic status of *M. quadrivittatus* and *M. atacamensis* analyzing the shape of the head, in dorsal and lateral view, along its distribution. The analysis showed significant differences among species only in dorsal view; however, the Principal Component Analysis (PCA) reveals overlap between the two species. Subsequently, the scope of this study is discussed.

Keywords: *Microlophus quadrivittatus*, *Microlophus atacamensis*, Geometric Morphometrics, Systematics.

ÍNDICE

Introducción.....	6
Materiales y métodos.....	10
Resultados.....	11
Discusión	12
Referencias	13
Anexos	¡Error! Marcador no definido.
Artículo presentado en Zoological Studies.....	24



Introducción

El género *Microlophus* (Squamata: Tropiduridae) presenta una distribución disyunta, rara en vertebrados terrestres (Benavides et al., 2007). Se reconocen 21 especies, de las cuales nueve se encuentran solo en el archipiélago de las Galápagos, mientras que las especies restantes se encuentran a lo largo del litoral y desiertos interiores al oeste de América del Sur, desde el sur de Ecuador hasta el norte de Chile (Etheridge & De Queiroz, 1988; Frost & Etheridge, 1989; Frost, 1992; Benavides et al., 2007). Las especies del género *Microlophus* conforman un grupo monofilético de lagartos, que se caracteriza por discos apicales en los hemipenes (Frost, 1992). Según Dixon & Wright (1975), dentro del género *Microlophus* se reconocen dos grupos cuya monofilia estaría justificada por caracteres de escamación corporal y pliegues de la piel: “*occipitalis*” y “*peruvianus*”, lo cual ha sido corroborado posteriormente por Frost (1992) al estudiar caracteres osteológicos. En este último grupo, se reconocen dos subgrupos: uno que reúne a especies del interior que no están relacionadas ecológicamente en forma directa con el intermareal, que se alimentan de insectos y plantas terrestres: *M. peruvianus*, *M. thoracicus*, *M. theresioides*, *M. tigris*, *M. yanezi*, *M. theresiae* y *M. tarapacensis* (Ortiz & Serey, 1979). El segundo grupo, que vive en el intermareal, se alimenta de crustáceos y algas: *M. heterolepis*, *M. atacamensis* y *M. quadrivittatus* (Ortiz & Serey, 1979). Actualmente en Chile, el género está representado por *M. atacamensis*, *M. quadrivittatus*, *M. yanezi*, *M. tarapacensis*, *M. theresioides* y *M. heterolepis* (Ortiz, 1980b), las cuales se distribuyen desde Arica hasta Arrayán (La Serena) (Donoso-Barros, 1949; Sepúlveda et al., 2006).

Según Donoso-Barros (1960), el origen del género *Microlophus* en Chile, comenzaría con *M. peruvianus*, especie que habría descendido por la costa hacia el sur y luego extendiéndose al desierto interior, por medio de las quebradas. Ortiz (1980b) sigue esta lógica, pero agrega que la distribución hacia el desierto interior habría ocurrido por la Pampa del Tamarugal. Posteriormente, a partir de variación de aloenzimas, Victoriano et al. (2003), propuso que un linaje ancestral avanzó desde Perú hacia la costa y luego divergió en dos grupos, uno el ancestro del grupo *M. quadrivittatus* - *M. theresioides* (del cual, un subgrupo siguió hacia el desierto interior) y otro el ancestro de *M. atacamensis*. Por otra parte, Benavides et al. (2007), usando una filogenia molecular, de un grupo de datos de multigenes, proponen que el origen del clado chileno provendría de una derivación desde Perú hasta el desierto interior, divergiendo luego *M.*

theresioides, vía dispersión, a través del Río Loa hacia la costa, dando origen a *M. quadrivittatus* al norte y a *M. atacamensis* al sur. Esta última propuesta es cuestionable, puesto que el límite de distribución entre *M. quadrivittatus* y *M. atacamensis* se encuentra en Antofagasta (Victoriano et al., 2003).

Microlophus quadrivittatus y *M. atacamensis* muestran situaciones taxonómicas confusas (Victoriano et al, 2003). Ortiz (1980b) expone que ambas especies son claramente distinguibles en cuanto a su coloración, diseño y escamación. Sin embargo, Goldberg & Rodríguez (1986), mediante un estudio reproductivo, proponen que puede haber híbridos entre las dos especies. Northland et al. (1987), por medio de estudios de cariotipo, no encuentran diferencias entre las dos especies y sugieren que estas deben ser consideradas como una sola especie de amplia distribución. Según Frost (1992), ambas especies son consideradas como sinónimas, pero Victoriano et al. (2003), vuelven a validar a las dos especies, estableciendo el límite entre ellas en Antofagasta. Posteriormente, Vidal & Ortiz (2004), no encontraron diferencias significativas entre las dos especies evaluando caracteres osteológicos craneales, debido a ser caracteres muy conservados y siguen el criterio de Victoriano et al. (2003), señalándolo como más robusto. Luego, Benavides et al. (2007), mantienen a estas especies como diferentes, pero, siguiendo a Ortiz (1980), señalan que el límite de las dos especies se encuentra en el río Loa, lo cual ya había sido clarificado por Victoriano et al. (2003).

Microlophus quadrivittatus, habita en la zona intermareal y se distribuye desde Arica (18° 00' S) hasta Antofagasta (20° 32' S) (Victoriano et al., 2003; Sepúlveda et al., 2008; Fariña et al., 2008). Presenta cuatro líneas longitudinales en el dorso, de aspecto armonioso y color de fondo verde grisáceo (Donoso-Barros, 1966; Ortiz, 1980b). Esta especie se mueve entre el borde intermareal rocoso, hasta las áreas terrestres aledañas (Donoso-Barros, 1966; Lobos & Cattán, 2010). Presentan dimorfismo sexual de tamaño (Ortiz, 1980b), su hábitat y comportamiento es similar al de *M. atacamensis* (Ortiz, 1980b). Se alimenta principalmente de algas, gastrópodos y dípteros, aunque también se ha observado canibalismo y alimentación de animales muertos (Donoso-Barros, 1949; Ortiz, 1980b). Así mismo, se observa una segregación del espacio entre adultos y juveniles, ocupando los primeros las zonas rocosas y los últimos las zonas arenosas (Ortiz, 1980b), donde sus patrones térmicos la muestran como una especie termoconforme (Baez & Cortes, 1990).

Por otra parte, *M. atacamensis* es una especie de lagarto que habita en la zona intermareal del norte de Chile, que se distribuye desde Antofagasta (23° 39' S) hasta Arrayán, La Serena (29° 41' S), (Ortiz, 1980a; Heisig, 1993, Sepúlveda et al., 2006). Esta especie presenta un aspecto corpulento, coloración melánica, manchas negras en el dorso, peine tenue en la zona vertebral, hocico aguzado, gran tamaño (102,7 mm en promedio) (Donoso-Barros, 1966; Ortiz, 1980a). Se puede distinguir de *M. quadrivittatus*, por la ausencia de las cuatro líneas longitudinales presentes en el dorso de este último (Ortiz, 1980b). Según Ortiz (1980b) y Vidal et al. (2002), se observa una segregación espacial de la altura de la percha para termorregular entre adultos e infantiles, además de diferencias de tamaño entre sexos, donde los machos son más grandes que las hembras, pero no presentan diferencias significativas en cuanto a termorregulación, siendo termoconformes en ambos sexos (Vidal et al., 2002). En cuanto a la dieta, esta especie es de conducta omnívora, consumiendo principalmente algas y dípteros (Ortiz, 1980b; Vidal & Labra, 2008; Fariña et al., 2008) que obtiene del área intermareal (Vidal & Labra, 2008) y se ha observado a *M. atacamensis* como presa de *Philodryas chamissonis* (Sepúlveda et al., 2006) además de ser parasitado por *Ornithodoros microlophi* (Venzal et al., 2012) Esta especie cumple una importante función al regular los vínculos entre los ecosistemas del intermareal y terrestre, puesto que se alimenta en el intermareal (consumiendo algas, isópodos y dípteros) y termorregula en la zona terrestre, dejando sus deposiciones en esta última, lo que contribuye al aumento de la biomasa en esta zona, manteniendo así, las redes tróficas (Fariña et al., 2008).

Los análisis de morfometría lineal son usados frecuentemente para probar las hipótesis relacionadas con polimorfismo morfológico en un contexto microevolutivo (Endler, 1977; Scolaro & Cei, 1987; Quatrini et al., 2001). No obstante, debido a problemas de escala con las medidas lineales, no toman en cuenta la complejidad morfológica de las estructuras biológicas (Humphries et al., 1981.; Rohlf & Bookstein, 1987; Mousseau, 1991; Warheit, 1992). Por otro lado, la Morfometría Geométrica (MG) permite analizar las diferencias en cuanto a la forma, sin la influencia de variables de tamaño (Rohlf & Slice, 1990; Rohlf et al., 1996; Bookstein et al., 1999; Rohlf, 1999; Rohlf & Corti, 2000). Además, no presenta restricción de las direcciones muestreadas dado un esquema de medición (Calvalcanti et al., 1999). Este último enfoque, ofrece una visión geométrica de una estructura dada (Rohlf & Slice, 1990; Adams & Rohlf,

2000), donde el registro de información sobre forma permite una interpretación biológica más completa de la variación morfológica (Rohlf & Marcus, 1993).

La configuración de hitos o “landmarks” mediante MG se pueden interpretar como caracteres diagnósticos, llevando la impronta de las especies (Becerra & Valdecasas, 2003). En Papiones, los análisis de MG permiten distinguir a subespecies dado que contempla aspectos isométricos e integra la alometría, por lo cual es posible distinguir los grupos del norte y sur de la distribución, aunque debido al gradiente existente, se siguen considerando como subespecies (Frost et al., 2003). De modo similar, Vidal et al. (2006), encontraron divergencia entre individuos de *L. pictus* de la Isla de Chiloé y el continente, en cuanto a su extensión mandibular. Los individuos de la Isla presentaron comisuras mandibulares más extendidas que los del continente, lo que es atribuible a las diferencias en la dieta entre localidades insulares y continentales (Vidal et al., 2006). Según Stayton (2005), trabajando en 17 familias de lagartos muestra que, tras análisis de MG del cráneo, las familias tradicionales tienden a mantenerse formando grupos en el morfoespacio. En el complejo de especies *Phrynosoma coronatum*, tanto los análisis moleculares, como de nicho y MG, muestran congruencia en cuanto a la delimitación de especies (Leaché et al., 2009). Además, Kaliontzopoulou et al. (2012) encontraron diferencias significativas en la forma de la cabeza de *Podarcis bocagei* y *P. hispanica* debidas a las diferencias de nicho. En *Crocodylus niloticus*, se corroboraron datos moleculares con MG, estableciendo que esta especie corresponde a un complejo de especies (Nestler, 2012).

En vista a los antecedentes señalados anteriormente, en este estudio se evalúa una nueva aproximación por medio de la MG, que permita establecer las diferencias de forma entre *M. quadrivittatus* y *M. atacamensis*, analizando la forma de la cabeza, en vista dorsal y lateral, a lo largo de su distribución.

Hipótesis:

Las configuraciones de hitos de la forma de la cabeza de *M. quadrivittatus* y *M. atacamensis*, son significativamente diferentes.

Objetivo General:

Evaluar, las diferencias de la forma de la cabeza entre las especies *M. quadrivittatus* y *M. atacamensis* mediante MG.

Objetivos específicos:

Estimar y describir la variabilidad de morfos a lo largo de la distribución de las dos especies hipotéticas por MG.

Determinar caracteres diagnósticos de la forma que permitan diferenciar las especies.

Materiales y métodos

Se examinaron 121 ejemplares adultos de *M. quadrivittatus* y *M. atacamensis* provenientes de las siguientes localidades (figura 1; tabla 1): Illo, Caleta Meca, Iquique, Antofagasta, Papos, Pan de Azúcar, Caldera y Tres Playitas. Todo el material se encuentra depositado en el Museo de Zoología de la Universidad de Concepción (MZUC). Se tomaron fotografías digitales de la cabeza (en vista dorsal y lateral) de cada ejemplar. Las tomas se capturaron con una cámara Canon T4, utilizando la función supermacro. Se optimizó la calidad de las fotografías con el programa Microsoft Power Point 2010. Se ubicaron nueve hitos homólogos en vista dorsal y 11 en vista lateral, coincidentes con intersecciones de escalas craneales (figura 2). La ubicación de los hitos homólogos se realizó siguiendo la propuesta de Vidal et al. (2006), pero además, se incorporaron nuevos hitos que son particulares para el género *Microlophus*. Para los análisis, se siguieron los procedimientos de Rohlf & Slice (1990) y Rohlf et al. (1996). Las coordenadas X, Y de hitos biológicamente homólogos, se alinearon y superpusieron usando el método de los mínimos cuadrados, basado en el análisis generalizado de Procrustes (GPA), removiendo así, las variaciones no correspondientes a la forma (Vidal et al. 2006). La superposición se realizó con TpsSuper versión 1.06 (Rohlf, 2003a, 2003b).

Para obtener las variables de forma, los individuos perfectamente alineados, se compararon utilizando TpsRelw versión 1.21 (Rohlf, 2003c), que realiza una función de interpolación *thin-plate spline*, proyectando así, los datos dentro de un plano Euclidiano. De esta manera, las variables de forma se constituyen por componentes uniformes y no uniformes (Total

de $2 + 2K - 4$ variables, donde K representa el número de hitos utilizados). Dichas variables son utilizadas en un análisis estadístico multivariable (Rohlf et al., 1996; Adams & Rohlf, 2000). Se empleó TpsRelw versión 1.21 (Rohlf, 2003c) para efectuar un análisis de componentes principales o ACP (análisis de Relative warp). Se comparó por localidad y por especie ejecutando el análisis multivariado de varianza de una vía (MANOVA) y los análisis de agrupamiento se realizaron usando distancias Euclidianas en orden jerárquico, representando las variaciones de forma entre poblaciones y especies. Con el fin de determinar si la forma presenta un efecto alométrico, se utilizó un análisis de regresión entre el primer eje del análisis de componentes principales (variables de forma) y el tamaño del centroide (CS), definido como la suma de las distancias Euclidianas cuadradas de cada hito por el centroide de la forma (Bookstein, 1991). El tamaño del centroide (Log [CS]) de todos los ejemplares se comparó usando un análisis de varianza de una vía (ANOVA), con la localidad como factor.

Resultados

De acuerdo a los análisis de MG, se detectaron diferencias significativas entre especies en vista dorsal ($F= 4,655$; $p= 0,033$), pero no en vista lateral ($F= 1,707$; $p = 0,195$). Al considerar el ordenamiento en el hiperespacio del ACP, se muestra una sobreposición de las dos especies tanto para la vista dorsal, como para la vista lateral (Figura 4). Los dos primeros CP de forma, explican el 66,94% y 49,98% de la varianza para las vistas dorsal y lateral, respectivamente. El hito 9 en vista dorsal y el hito 10 en vista lateral, fueron los que mostraron mayor variación, correspondientes al área timpánica y a la comisura del hocico, respectivamente.

Para el análisis por localidades, no se detectaron diferencias significativas en vista dorsal ($F= 1,423$; $p= 0,214$) pero si en vista lateral ($F= 6,645$; $p= 0,001$). Al realizar un análisis *a posteriori*, no muestran diferencias significativas en vista dorsal. Sin embargo, en vista lateral, se muestran diferencias significativas entre las localidades de “Illo + Caleta Meca” y Antofagasta; “Illo + Caleta Meca” y Tres Playitas; Antofagasta y Pan de Azúcar, y por último; Pan de Azúcar y Tres Playitas ($p>0,05$). Por otra parte, al considerar el ordenamiento en el hiperespacio del ACP, se muestra una sobreposición de todas las localidades en vista dorsal y lateral (Figura 5).

No se encontró ningún efecto alométrico, tanto en vista dorsal como lateral, para las variables de forma entre el tamaño del centroide y el primer componente principal (Tabla 3 y figura 3).

Discusión

Aunque se han realizado diversos estudios para clarificar el estatus taxonómico de *M. quadrivitattus* y *M. atacamensis*, estos resultados son confusos. Mientras varios autores validan a estas especies como diferentes (Ortiz, 1980b; Victoriano et al., 2003; Vidal & Ortiz, 2004, Benavides et al., 2007), otros establecen a estas especies como sinónimas (Goldberg & Rodriguez, 1986; Northland et al., 1987, Frost, 1992). Nuestros resultados, a pesar de que en el ACP se muestra una sobreposición de las dos especies, hay una tendencia al agrupamiento de *M. quadrivitattus* (figura 3). Además, el análisis de varianza muestra diferencias significativas para la vista dorsal, lo que puede indicar una tendencia a la diferenciación de *M. quadrivitattus*, como especie, aun reciente, debido seguramente a que ambas especies ocupan el mismo hábitat y también a la distancia entre las localidades, que ocupan las especies en este estudio. En *Podarcis bocagei* y *P. hispánica*, Kaliontzopoulou et al. (2012) encontraron diferencias significativas en cuanto a la forma de la cabeza porque ambas especies ocupan hábitats diferentes, pero si ocuparan hábitats similares, quizá se podría ver resultados semejantes a los obtenidos en este estudio. Del mismo modo, en el complejo de especies *Phrynosoma coronatum*, no se puede reconocer a las poblaciones de California del Norte y a California del Sur como linajes distintos, puesto que el hábitat y la morfología de estas son similares (Leaché et al., 2009). Por otra parte, en *L. pictus*, analizando con MG, se encontraron diferencias significativas entre los individuos insulares y continentales, debido a que los primeros son frugívoros y los segundo son insectívoros (Vidal et al., 2006). Además, en diversos linajes de cocodrilos se han encontrado adaptaciones diferentes en cuanto a huesos y musculatura para resolver el problema de alimentación Pierce et al. (2008). Igualmente, en un estudio sobre la dieta de cocodrilos Thalattosuchian, Pierce et al. (2009) encontraron que la forma de la cabeza se encontraba relacionada con la dieta en dos familias. En Teleosauridos la dieta está relacionada con el largo del hocico, y en Metriorhynchids la dieta se encuentra fuertemente ligada al ancho de hocico, ambas características preponderantes para la velocidad y fuerza de la mordida, respectivamente

(Pierce et al., 2009). Asimismo, Claude *et al.* (2004), en un estudio de MG, encontraron semejanzas entre algunas especies de tortugas de la superfamilia Testudinoidea, relacionadas fuertemente con la dieta, más que con el hábitat. En nuestro estudio ambas especies tienen la misma dieta, lo que justifica esta inclinación a la diferenciación tan reciente. En cuanto al análisis por localidades, el ACP, al igual que entre especies, evidencia un solapamiento de los individuos de las distintas localidades. El análisis de varianza muestra diferencias significativas solo para la vista lateral. Al realizar una prueba *a posteriori*, solo la vista lateral presenta diferencias significativas entre cuatro localidades (ver resultados). Estas diferencias pueden deberse a la lejanía entre las localidades citadas. En Ibáñez et al. (en prensa), no se encontró un patrón de variación clinal en *M. atacamensis*, probablemente, porque utilizan el mismo hábitat, presentan la misma dieta, y a un establecimiento reciente de *M. atacamensis* como especie, puesto que presenta diversos morfos, pero se mostraron algunas tendencias de agrupamiento, al igual que en nuestros resultados. Por último, el hecho de que *M. quadrivitattus* muestre una tendencia a agruparse, puede significar que esta especie ha estado presente más tiempo que *M. atacamensis* y apoyaría la hipótesis de una colonización costera desde Perú, como señala Donoso Barros (1960). El ancestro de *M. quadrivitattus* y *M. atacamensis* avanzó hacia el sur de Chile por la costa de norte a sur, divergiendo luego en *M. quadrivitattus*, al norte hasta Antofagasta, y *M. atacamensis* en la distribución sur (Donoso-Barros, 1960; Ortiz 1980b; Victoriano *et al.*, 2003). Siguiendo esta lógica, la propuesta de Benavides et al. (2007), en cuanto al origen del clado Chileno, es cuestionable frente a esta nueva evidencia.

Agradecimientos

Agradezco al Museo de Zoología de la Universidad del Concepción por el aporte de las muestras utilizadas en este trabajo. Además, al Proyecto Fondecyt 1131009 (JCO) y a Eduardo Galdames, por su asistencia técnica.

Referencias

- Adams, D., Rohlf, F.J. (2000):** Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. Proc. Nat. Acad. Sci. 97: 4106-4111.
- Atkinson, D. (1994).** Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? Advances in Ecological Research 25:1–58.
- Benavides E., Baum R., McClellan D., Sites J. W., Jr. (2007).** Molecular Phylogenetics of the Lizard Genus *Microlophus* (Squamata: Tropiduridae): Aligning and Retrieving Indel Signal from Nuclear Introns. Syst. Biol. 56(5):776-797.
- Bookstein, F., Schafer, K., Prossinger, H., Seidler, H., Fieder, M., Striger, C., Weber, G., Arsuaga, J.L., Slice, D., Rohlf, F.J., Recheis, W., Mariam, A., Marcus, L. (1999).** Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. Anat. Rec. 257: 217-224.
- Bookstein, F.L. (1991):** Morphometrics tools for landmark data: geometry and biology. New York. Cambridge University Press.
- Claude, J., Pritchard, P., Tong, H., Paradis, E. and Auffray, J.C. (2004).** Ecological correlates and evolutionary divergences in the skull of turtles: a geometric morphometrics assessment. Syst Biol 53, 933–948.
- Dixon, J., Wright, J., 1975.** A review of the lizards of the Iguanid genus *Tropidurus* in Peru´. Contr.Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles 271, 1–39.
- Donoso-Barros, R. (1949).** Alimentación de *Tropidurus peruvianensis* (Lesson). Biol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile. 24: 213-216.
- Donoso-Barros, R. (1960).** Ecología de los Reptiles Chilenos. Invest. Zool. Chil. 6: 65-72.
- Donoso-Barros, R. (1966).** Reptiles de Chile. Universidad de Chile, Santiago, Chile. 458 pp.
- Endler, J. (1977).** Geographic variation, speciation, and clines. New Jersey, Princeton. Princeton University Press.

- Etheridge, R., de Queiroz K. (1988).** A phylogeny of Iguanidae. In R. Estes, R. and G. Pregill (eds.), *Phylogenetic relationships of the lizard families: essays commemorating Charles L. Camp*, pp. 283-367. Stanford CA: Stanford Univ. Press.
- Fariña, J.M., Sepúlveda, M., Reyna, M.V., Wallem, K.P., Ossa-Zazzali, P.G., 2008.**
Geographical variation in the use of intertidal rocky shores by the lizard *Microlophus atacamensis* on the Atacama Desert coast. *Journal of Animal Ecology*. 77, 458–468
- Fontanella, F. M., Feltrin, N., Avila, L. J., Sites, J. W. Jr., Morando, M. (2012).** Early stages of divergence: Phylogeography, climate modeling, and morphological differentiation in the South American lizard, *Liolaemus petrophilus* (Squamata: Liolaemidae). *Ecology and Evolution* 2012; 2(4): 792–808.
- Frost, D.R. (1992).** Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropidurus* group of lizards (Iguania: Tropiduridae). *Am. Mus. Novit.* 3033,: 1–68.
- Frost, D.R., Etheridge, R. (1989):** A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Misc. Publ.* 81: 1-65.
- Futuyma, D.J. (2005).** *Evolution*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA. 603 pp.
- Heisig M (1993)** An etho-ecological study of an island population of *Tropidurus atacamensis*. *Salamandra* 29: 65-81.
- Humphries, J.M., Bookstein, F.L., Chernoff, B., Smith, G.R., Elder, R.L., Poss, S.G. (1981).** Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Syst. Zool.* 30: 291-308.
- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., Llorente, G. A. (2007).** Multivariate and Geometric Morphometrics in the Analysis of Sexual Dimorphism Variation in *Podarcis* Lizards. *Journal of Morphology* 268:152–165.
- Lambrot M., Ossa C. M., Varquez M. (2012)** Population cytogenetics of the “Northern Mod 1” chromosomal race of *Liolaemus monticola* Müller & Helmich (Iguanidae) from Central Chile. *Gayana* 76(1): 10-21

- Lamborot, M. (1991).** Karyotypic variation among populations of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae), separated by riverine barriers at the Andean Range. *Copeia* (1991):1044-1059.
- Mousseau, T.A. (1991).** Landmarks in morphometrics, or the shape and size of morphometrics to come. *Evolution* 45: 1991-1980.
- Ortiz, J.C. & I. Serey, (1979).** Análisis factorial de correspondencias de las especies del género *Tropidurus* en Chile. *Rev. Med. Expl.* Santiago.
- Ortiz J.C.(1980a).** Estudios comparativos de algunas poblaciones de *Tropidurus* de la costa Chilena. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaiso.* 13: 267-280.
- Ortiz, J.C. (1980b).** Revisión Taxonómica del Género *Tropidurus* en Chile. Primera Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados, La Rábida, pp. 355–377.
- P. F., Torres-Peréz F., Ortiz J. C., Parra L. E., Northland I., Capetillo J. (2003).** Variación aloenzimática y parentesco evolutivo en especies de *Microlophus* del grupo “*peruvianus*” (Squamata: Tropiduridae) *Revista Chilena de Historia Natural.* 76: 65-78.
- Pedraza, M., Campos, M. (2007).** Estudio de la variación morfológica del gonopodo de *Strengeriana maniformis* (Brachyura: Pseudothelphusidae) mediante aplicación de Morfometría Geométrica. *Caldasia* 29(1):143-152. 2007
- Pierce, S. E., Angielczyk, K. D., Rayfield, E. J. (2008).** Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodylian skulls: a combined geometric morphometric and finite element modeling approach. *Journal of Morphology* 269: 840–864.
- Pierce S. E., Angielczyk K. D., Rayfield E. J. (2009).** Shape and Mechanics in *Thalattosuchian* (Crocodylomorpha) Skulls: Implications for Feeding Behaviour and Niche Partitioning. *Journal of Anatomy* 215: 555–576.
- Pincheira-Donoso D. & Meiri S. (2008).** An Intercontinental Analysis of Climate-Driven Body Size Clines in Reptiles: No Support for Patterns, No Signals of Processes. *Evolutionary Biology*, DOI 10.1007/s11692–013–9232–9.

- Quatrini, R., Albino, A., Barg, M. (2001).** Variación morfológica en dos poblaciones de *Liolaemus elongatus* Koslowsky 1896 (Iguania: Tropiduridae) del noroeste patagónico. Rev. Chil. Hist. Nat. 74: 639-651.
- Rohlf, F.J. (1999).** Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent space. J.Classif. 16: 197-223.
- Rohlf, F.J. (2003a).** TPSDIG. Version 1.22 Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY. Website: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Rohlf, F.J. (2003b).** TPSSUPER. Version 1.06 Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY. Website: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Rohlf, F.J. (2003c).** TPSRELW. Version 1.21 Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY. Website: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Rohlf, F.J., Bookstein, F.L. (1987).** A comment on shearing as a method for size correction. Syst. Zool. 36: 356-367.
- Rohlf, F.J., Corti, M. (2000).** Use of two-block partial leastsquares to study covariation in shape. Syst. Zool. 49: 740-753.
- Rohlf, F.J., Loy, A., Corti, M. (1996).** Morphometric analysis of old world Talpidae (Mammalia, Insectívora) using partial-warp scores. Syst. Biol. 45: 344-362.
- Rohlf, F.J., Slice, D. (1990).** Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Syst. Zool. 39: 40-59.
- Rohlf, F.J., Slice, D. (1990).** Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Syst. Zool. 39: 40-59.
- Rohlf, J.F., Marcus, L. (1993).** A Revolution in morphometrics. Trends Ecol. Evol. 8: 129-132.
- Scolaro, J.A., Cei, J.M. (1987),** A multivariate analysis of morphometric and exosomatic characters of Iguanid lizards of the patagonian *Liolaemus kingi* complex. J.Herpetol. 21: 343-348.

- Sepúlveda M., Vidal M. A., Fariña J. M. (2006).** *Microlophus atacamensis* (Atacama Desert Runner) Predation. *Herpetological Review* 37 (2): - .
- Sepúlveda M., Vidal M. A., Fariña J.M. (2008).** Seasonal and geographic variation in thermal biology of the lizard *Microlophus atacamensis* (Squamata: Tropicuridae). *Journal of Thermal Biology* 33: 141–148.
- Vasquez M., Torres-Peréz F., Lamborot M. (2007).** Genetic variation within and between four chromosomal races of *Liolaemus monticola* in Chile. *Herpetological Journal* 17: 149-160.
- Victoriano, P., Torres, F., Ortiz, J.C., Parra, L., Northland. I. & Capetillo J. (2003).** Variación aloenzimática y parentesco evolutivo en especies de *Microlophus* del grupo "*peruvianus*"(Squamata: Tropicuridae). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 76: 65-78.
- Vidal, M.A. & Labra, A. (2008).** Dieta de anfibios y reptiles. In *Herpetología de Chile*: 453–482. Vidal, M.A. & Labra, A. (Eds). Santiago, Science Verlag.
- Vidal M. A., Ortiz J. C., Labra A. (2007).** Sexual and geographic variation of color patterns in *Liolaemus tenuis* (Squamata, Liolaeminae). *Gayana* 71(1): 27-33.
- Vidal M. A., Ortiz J. C., Ramírez C. C. Lamborot M. (2005).** Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Liolaemus tenuis* (Tropicuridae). *Amphibia-Reptilia* 26: 343-351.
- Vidal, M., Ortiz, J.C., Labra, A. (2002).** Sexual and age differences in ecological variables of the lizard *Microlophus atacamensis* (Tropicuridae) from Northern Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75, 283–292.
- Warheit, K.I. (1992).** Proceedings of the Michigan Morphometrics workshop. *Syst. Zool.* 41: 392 395.

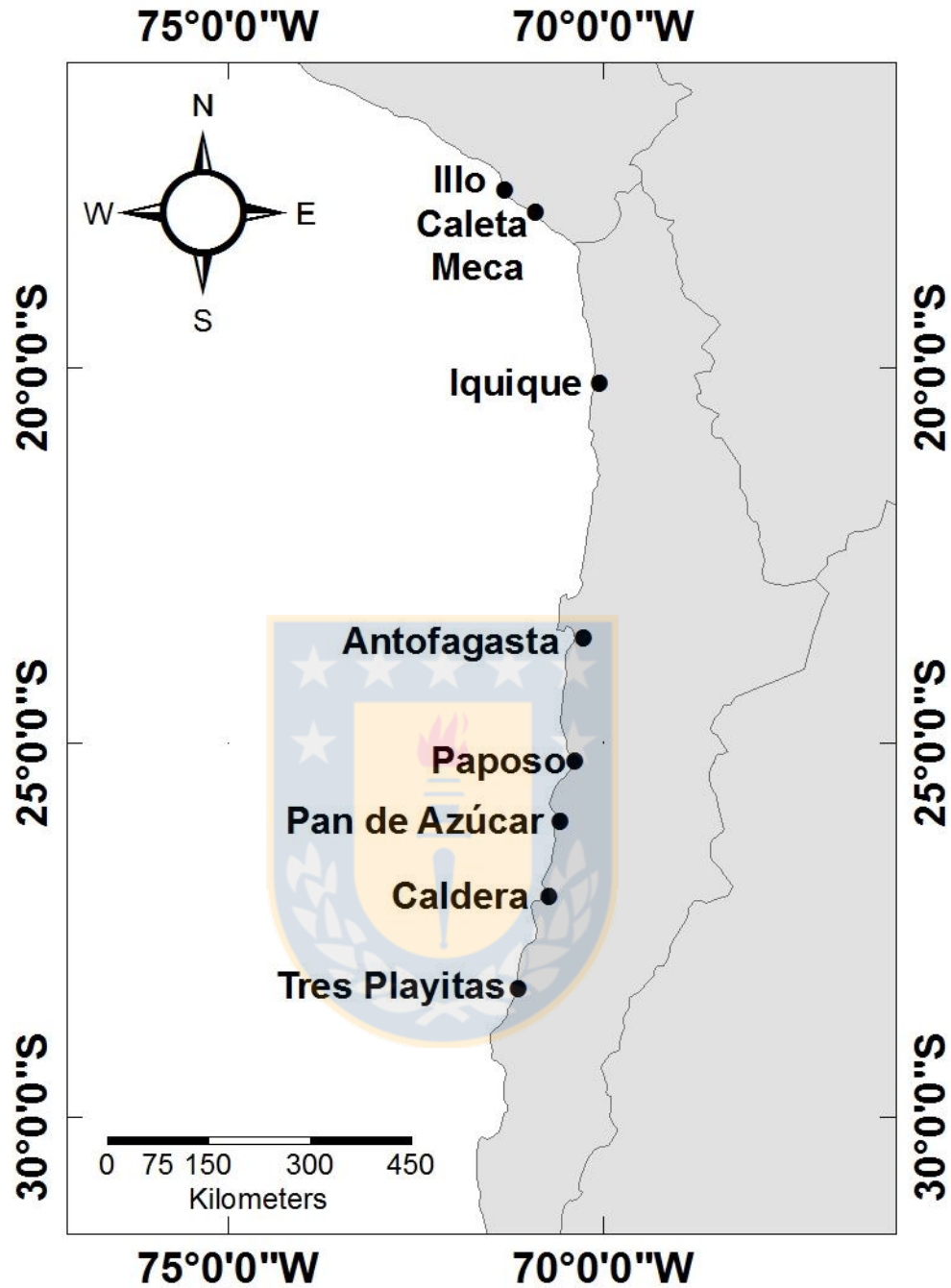


Figura 1. Mapa que muestra las localidades de *Microlophus quadrivitatus* y *M. atacamensis* analizadas en este estudio. Estas localidades fueron agrupadas en siete sitios por proximidad geográfica.

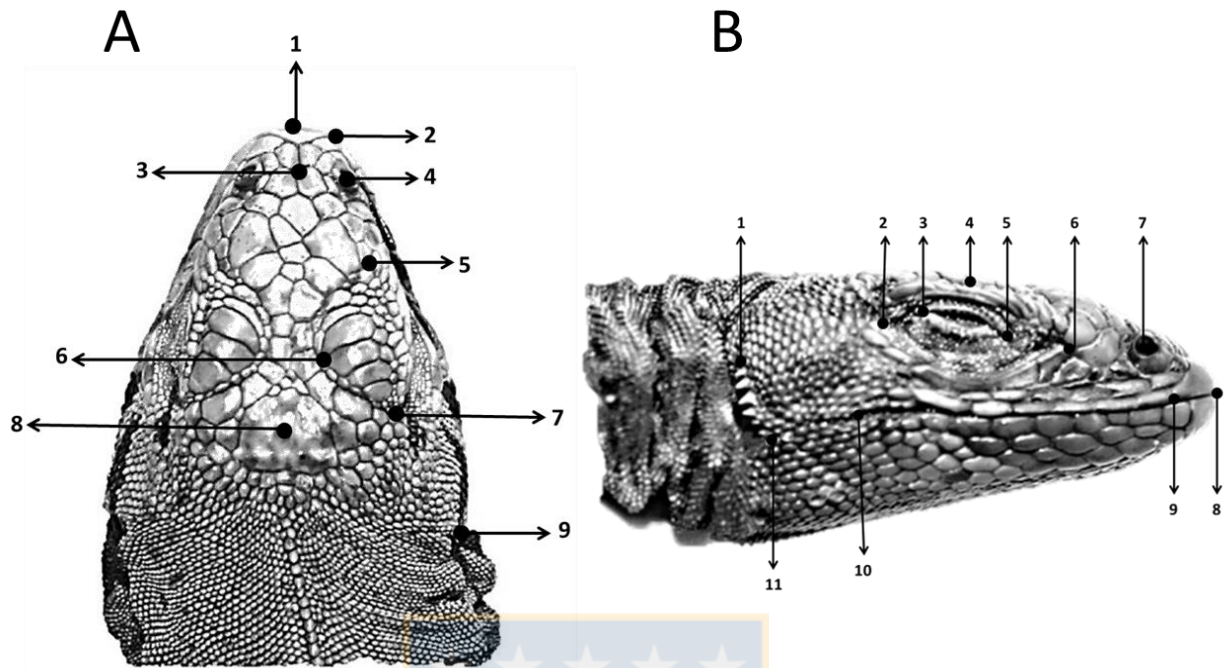


Figura 2. Hitos seleccionados para la vista dorsal (A) y lateral (B) en *Microlophus atacamensis*

Tabla 1. Localidades estudiadas y sus coordenadas geográficas. (N)=tamaño de muestra

Localidad	Coordenadas geográficas	N	
		vista dorsal	vista lateral
Illo	17° 38' S, 71° 19' W	1	1
Caleta Meca	17° 56' S, 70° 54' W	3	3
Iquique	20° 12' S, 70° 29' W	10	14
Antofagasta	23°37'S, 70°24' W	36	31
Paposo	25°15'S, 70°23' W	3	2
Pan de Azúcar	26°04'S, 70°35' W	15	14
Caldera	27°04'S, 70°49' W	26	25
Tres Playitas	28°27'S, 71°13' W	6	8

Tabla 3. Efecto alométrico evaluado entre el tamaño del centroide y el primer componente principal.

Vista	Valor de correlación	Pendiente
Dorsal	1,0	1,0
Lateral	1,0	1,0

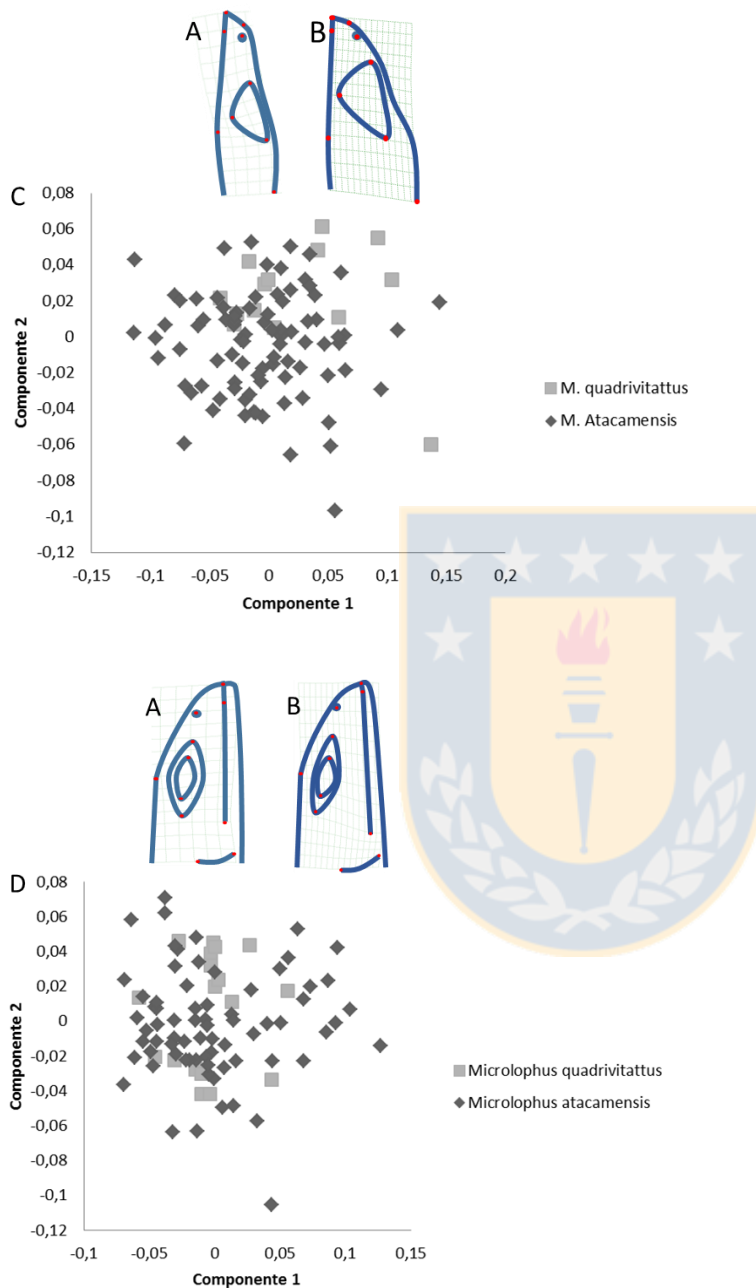


Figura 3. Diagrama de dispersión de los valores del primer y segundo componente principal, generado a partir del análisis de componentes principales de las variables morfométricas en *Microlophus quadrivitattus* y *M. atacamensis*. “C” Vista Dorsal; “D” Vista Lateral. “A y B”, en ambos gráficos, representan los morfos a la izquierda del componente 1 de *M. quadrivitattus* (Ilo + Caleta Meca) y *M. atacamensis* (Antofagasta) respectivamente.

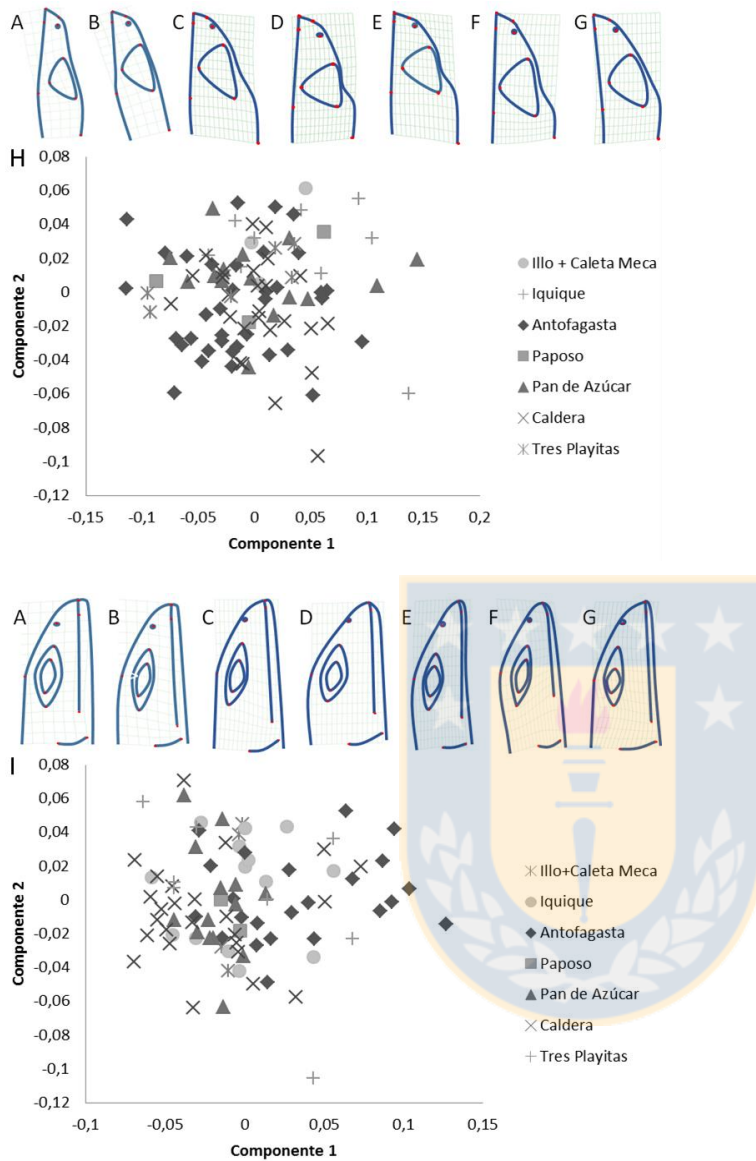


Figura 4. Diagrama de dispersión de los valores del primer y segundo componente principal, generado a partir del análisis de componentes principales de las variables morfométricas en *Microlophus quadrivittatus* y *M. atacamensis*. “H” Vista Dorsal; “I” Vista Lateral. “A, B, C, D, E, F y G”, en ambos gráficos, representan los morfos a la izquierda del componente 1, de “Illo + Caleta Meca”, Iquique, Antofagasta, Paposo, Pan de Azúcar, Caldera y Tres Playitas, respectivamente.

Artículo presentado en Zoological Studies

**Geometric morphometric analysis of the head of *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae)
in a latitudinal gradient**

Soledad Ibáñez¹, Marcela A. Vidal¹, Juan Carlos Ortiz², Fernando Torres-Pérez³

¹*Departamento de Ciencias Básicas, Facultad de Ciencias, Universidad del Bío-Bío. Casilla 447, Chillán, Chile*

²*Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. Casilla 160-C, Concepción, Chile*

³*Instituto de Biología, P. Universidad Católica de Valparaíso. Av. Universidad 330, Campus Curauma, Valparaíso, Chile*



ABSTRACT¹

Clinal variation is defined as gradual variation in a character associated with geographic distance among sites. *Microlophus atacamensis* is a medium large lizard species which inhabits the intertidal zone of northern Chile, distributed from Antofagasta (23° 39' S) to Arrayán, La Serena (29° 41' S) in a gradient which could show clinal variation. Geometric morphometrics analyzes differences in shape independent of size; information about shape allows a more complete biological interpretation than information on morphological variation. This study evaluated clinal variation in the head shape of *M. atacamensis* from five localities (Antofagasta, Paposo, Pan de Azúcar, Caldera and Tres Playitas) using dorsal and lateral views, comparing form variation with latitudinal distribution. The heads of adults collected were photographed in lateral and dorsal views. The analysis did not find significant differences in form among the five localities, in contrast to the proposal of earlier studies, and no differences were recorded between the sexes. Possible reasons why these populations are not differentiated in the latitudinal gradient are discussed.

Key words: Atacama Desert, lizard, shape morphometrics, head.

1

INTRODUCTION

The genus *Microlophus* (Squamata: Tropiduridae) has a disjunct distribution, rare in terrestrial vertebrates (Benavides et al., 2007). Twenty one species are recognized; nine of these are found only in the Galapagos Islands, while the remainder are distributed along the coast and interior deserts of western South America, from southern Ecuador to northern Chile (Etheridge & De Queiroz, 1988; Frost & Etheridge, 1989; Frost, 1992; Benavides et al., 2007). The species of the genus *Microlophus* form a monophyletic group of lizards, characterized by apical disks in the hemipenis (Frost, 1992). According to Dixon & Wright (1975), two groups are recognized in the genus whose monophyly is justified by characters of body scales and skin folds, *occipitalis* and *peruvianus*; this was later corroborated by Frost (1992) with osteological characters. Two subgroups are recognized within the *peruvianus* group; one which groups interior species which feed on insects and terrestrial plants with no direct ecological relation to the intertidal zone: *M. peruvianus*, *M. thoracicus*, *M. theresioides*, *M. tigris*, *M. yanezi*, *M. theresiae* and *M. tarapacensis* (Ortiz & Serey, 1979); the second group is composed of intertidal species which feed on crustaceans and algae: *M. heterolepis*, *M. atacamensis* and *M. quadrivittatus* (Ortiz & Serey, 1979). In Chile this genus is currently represented by *M. atacamensis*, *M. quadrivittatus*, *M. yanezi*, *M. tarapacensis*, *M. theresioides* and *M. heterolepis* (Ortiz, 1980a), which are distributed from Arica to Arrayán (La Serena) (Donoso-Barros, 1949; Sepúlveda et al., 2006).

According to Donoso-Barros (1960), the origin of the genus *Microlophus* in Chile began with *M. peruvianus*, which would have descended southward along the coast and then extended its range to the interior desert by way of the valleys. Ortiz (1980a) followed this logic, but added

that the distribution to the interior desert would have occurred through the Pampa del Tamarugal. Later, using isoenzyme data Victoriano et al. (2003) proposed that an ancestral lineage advanced from Peru towards the coast, and later diverged into two groups; one was the ancestor of the *M. quadrivittatus*-*M. theresioides* group (one of whose subgroups still inhabits the interior desert) and the other was the ancestor of *M. atacamensis*. Based on a molecular phylogeny of data from many genes, Benavides et al. (2007) proposed that the origin of the Chilean clade was a migration from Peru to the interior desert; *M. theresioides* diverged and then dispersed along the Río Loa to the coast, giving rise to *M. quadrivittatus* in the north and *M. atacamensis* farther south. This last proposal is questionable, since the limit of distribution between *M. quadrivittatus* and *M. atacamensis* is near Antofagasta (Victoriano et al. 2003). Here we describe some characteristics of *M. atacamensis*.

Microlophus atacamensis is a lizard species which inhabits the intertidal zone of northern Chile from Antofagasta (23° 39' S, 70° 22' W) to Arrayán, La Serena (29° 41' S, 71° 19' W) (Ortiz 1980b; Heisig, 1993, Sepúlveda et al. 2006). This is a medium large (mean 102.7 mm length) (Donoso-Barros, 1966; Ortiz, 1980b), corpulent species with dark brown color and black blotches on the dorsum; crest tenuous in the vertebral zone and mouth narrow. According to Ortiz, 1980a and Vidal et al., (2002) there is a spatial segregation between juveniles and adults in the height of the perch used for thermoregulation, as well as a difference between sexes; although males are larger there was no significant difference in their regulation, both were thermoconformers (Vidal et al., 2002). This species is omnivorous behavior, since consumed mainly Diptera and algae obtained from the intertidal area (Ortiz, 1980a; Vidal & Labra, 2008; Fariña et al., 2008).

Clinal variation is defined as gradual variation of a character over geographic distance (Futuyma, 2005). For example, Vidal et al. (2007) found latitudinal variation in coloration in *L. tenuis*; green increased and brown decreased from north to south. Sepúlveda et al. (2008) proposed a latitudinal gradient in the thermoregulatory ability of *M. atacamensis*, in which northern populations have low average to which lizards experience a Tb outside the selected temperature, while south this ability increases. Fariña et al. (2008) found a clinal pattern in the diet of *M. atacamensis*, in which algal consumption decreases and consumption of Diptera increases from north to south.

Many theoretical and empirical studies have focused on the adaptive significance of morphological clinal variation (Trussell, 2000, Martínez-Freiría et al., 2009). While some analyses of linear morphometry have been often used to test hypotheses related to morphological polymorphism in a microevolutionary context (Endler, 1977; Scolaro & Cei, 1987; Quatrini et al., 2001), others are more holistic and quantitative analyses are then required to identify them and to appraise the selective forces responsible for their evolution (Adams & Rohlf, 2000). In fact, due to scale problems with linear measures, these do not take into account the morphological complexity of biological structures (Humphries et al., 1981; Rohlf & Bookstein, 1987; Mousseau, 1991; Warheit, 1992). In the case of traditional (non-geometric) measurements, statistical techniques for measuring distances, relations among distances, areas, volumes or angles is applied (Bookstein et al., 1999). However, the geometric morphometry preserves the geometry configurations of landmarks, by allowing a statistical representation of real forms or forms only (Rohlf & Slice, 1990; Rohlf et al, 1996; Rohlf, 1999; Rohlf & Corti, 2000), whereas denotes the geometric shape properties of a structure that is independent of size, position and orientation of the same , while the form of an object includes both size and shape (Rohlf & Slice,

1990; Adams & Rohlf, 2000, Mitteroecker & Gunz, 2009). This information on shape allows a more complete biological interpretation than morphological variation (Rohlf & Marcus, 1993). In relation to clinal variation, results obtained in *Liolaemus* show that, although there is not a clear pattern of latitudinal variation of the shape in *L. tenuis* (Vidal et al., 2005), there are significant differences between two geographical areas (arid Mediterranean and oceanic with Mediterranean influence). These different geographic areas may act as partial barriers to gene flow in this species. Vidal et al. (2006) found divergence between *L. pictus* from the Isla de Chiloé and the Chilean continent in ocular extension and location of the labial commissure. Individuals from the island had more extended ocular orbits and a more posterior position of the labial commissure than individuals from the continent, which may be attributed to differences in diet between these two localities (Vidal et al., 2006).

In this study we explored the morphological adjustment to clinal environment variation in the shape of the head of *M. atacamensis* in dorsal and lateral view in different localities, comparing over a latitudinal distribution from 23° to 28°S. Considering that environmental temperature decreases as latitude increases, and previous data has shown variation in thermal and feeding in this species, we specifically attempted to test the hypotheses that the shape of the head varies latitudinally including more extended shape in the north for your diet, and more compacted shape the south.

METHODS

We examined 111 adult individuals of *M. atacamensis* from the following localities (Fig. 1, Table 1): Antofagasta, Paposo, Pan de Azúcar, Caldera and Tres Playitas. The localities were

grouped into five groups, due to their geographic proximity to the mentioned localities. All material is deposited in the Museo de Zoología of the Universidad de Concepción (MZUC). Digital photographs were taken of the head of each individual in dorsal and lateral views with a Canon T4 camera using the supermacro function. The quality of the photographs was optimized with the Microsoft Power Point 2010 program. Nine homologous landmarks were located in the dorsal view and eleven in the lateral view (Fig. 2), coincident with intersections of cranial scales. The location of the homologous landmarks was performed using the proposal of Vidal et al. (2006), with the addition of new landmarks which are specific for the genus *Microlophus*. Coordinates were sampled from photographs in dorsal and lateral view by using tpsDig 1.20 (Rohlf 2003a). The analyses followed the procedures of Rohlf & Slice (1990) and Rohlf et al. (1996). The X and Y coordinates of the biologically homologous landmarks were aligned and superimposed using the minimum squares method based on the generalized Procrustes analysis (GPA), thus removing non-shape variation (Zelditch et al. 2004) in order to standardize the size and to translate and rotate the configurations of landmark coordinates using tpsRelw (Rohlf, 2003b). We extracted relative warp scores, using the tpsRelw software according to Kaliontzopoulou et al. (2007). Using relative warps, we computed canonical scores for specimens of populations in order to visualize these variations. The deformation grids were produced by the regression of shape variables against canonical results (Rohlf, 2003b). These variables are used in a multivariate analysis (Rohlf et al., 1996; Adams & Rohlf, 2000). We used TpsRelw version 1.21 (Rohlf, 2003b) to perform a principal components analysis.

To determine sexual dimorphism and variability among localities, we using an analysis of two-way MANOVA using sex and locality as factor on the matrix of relative warps. Centroid size was used as a size index, computed as the square root of the sum of squared distances of a

set of landmarks from their centroid (Marcus et al. 1996). The centroid size (Log [CS]) of all individuals was compared with a two-way ANOVA using sex and locality as factor. The allometry calculations used in this work consisted of multivariate regression in which the explanatory variable is the CS and the dependent variable are the variables of the shape (e.i., Procrustes residuals or PC scores, see Klingenberg, 1996 and Depecker et al, 2006). According to Bookstein (1991), allometry as defined changes in the shape related to the increase in size, where significant results in the multivariate regression of shape on CS indicate an allometric effect of size on shape (Zelditch et al. 2004).

RESULTS

No significant differences were detected among localities, either in dorsal view (Wilk's Lambda = 0.23; $p = 0.45$) or lateral view (Wilk's Lambda = 1.77; $p = 0.24$), and no sexual dimorphism was found in dorsal (Wilks' Lambda = 0.31; $p = 0.67$) and lateral view (Wilks' Lambda = 0.05; $p = 0.63$). The interaction between the two factors was not significant in both views, respectively (Wilks' Lambda dorsal = 1.65; $p = 0.1$; Wilks' Lambda lateral = 1.06; $p = 0.52$). The first two principal components of shape explained the majority of the variance for the dorsal and lateral views (65.83% and 54.7%, respectively, Fig. 4). In centroid size case, no significant differences were detected among localities, either in dorsal view ($F_{(1,4)} = 6.57$; $p = 0.54$) or lateral view ($F_{(1,4)} = 0.21$; $p = 0.93$), and no sexual dimorphism was found in dorsal ($F_{(1,4)} = 0.38$; $p = 0.54$) and lateral view ($F_{(1,4)} = 0.06$; $p = 0.81$). The interaction between the two factors was not significant in both views, respectively ($F_{(1,4)} = 1.19$; $p = 0.15$; $F_{(1,4)} = 0.24$; $p = 0.91$). Landmark 9 of the dorsal view and landmarks 1 and 11 of the lateral view were those which showed the greatest

variation, corresponding to the tympanic area. Although no significant differences among localities were detected in both views, there is a tendency to differentiate the locations of Antofagasta from Caldera - Three Playitas in dorsal view, and Caldera from Tres Playitas – Pan de Azúcar in lateral view. The spatial ordering of the PCA showed superimposition of all localities in the dorsal and lateral views (Fig. 3). No allometric effect was detected in either dorsal or lateral view for the shape variables between the centroid size and the principal components ($r = 0.08$, $p = 0.65$ in dorsal view; $r = 0.02$, $p = 0.83$ in lateral view).

DISCUSSION

A number of studies have been performed on chromosomes, coloration, diet, thermoregulation and geometric morphometrics which have provided evidence for clinal variation of lizards in Chile (Lamborot, 1991; Lamborot et al., 2012; Vásquez et al., 2007; Vidal et al., 2007; Sepulveda et al., 2008; Fariña et al., 2008; Vidal et al., 2008). In spite of this evidence, our results do not show clinal variation in head shape among the five studied localities of *M. atacamensis*. The PCA showed a superposition of all the localities both in dorsal and lateral view, indicating that the different morphs may be found in all the studied localities. However, this analysis showed some tendency to group the Pan de Azúcar and Tres Playitas localities in dorsal view, and Caldera and Tres Playitas in the lateral view (Fig. 4). Although the results of the *a posteriori* analysis show a tendency of segregation in two relative warps in dorsal view and three in lateral view, the majority of the results obtained did not show significant differences among localities. Although Fariña et al. (2008) showed a latitudinal gradient in the diet of *M. atacamensis*, we did not find a similar pattern in the shape of the head as shown in the study of

Vidal et al. (2006) in *Liolaemus pictus*. Kaliontzopoulou et al. (2010) found significant different differences in the form of the head of *Podarcis bocagei*, related to the habitat utilized. In the present case, *M. atacamensis* uses the same habitat in its entire distribution range (Ortiz 1980b; Heisig, 1993, Sepúlveda et al. 2006), which may explain in part the lack of clinal differences in head form. The same is true of *Liolaemus petrophilus* (Fontanella et al., 2012); although there are differences in the shape of the cranium from north to south, this is due to the fact that this species occupies different niches latitudinally. In *Strengeriana maniformis*, Pedraza & Campos (2007) did not find significant differences in the form of the gonopod among habits with and without mining contamination; they found, as in the present case, that the different morphs are distributed in both types of habitats, which may indicate that this species has some plasticity to mining contaminants. *Microlophus atacamensis* may also have some plasticity in diet, depending upon the food available, explaining in part the lack of clinal variation in head form over a latitudinal range.

Also in this case, *L. tenuis* does not show a clinal variation pattern in its morphological characteristics (Vidal et al. 2005). By contrast, in *M. atacamensis* Ortiz (1980a) showed that the number of mid-line scales and number of vertebral scales increased from Antofagasta to Huasco. Also, Sepúlveda et al. (2008) hypothesized that in this species size is related to the thermoregulatory gradient, since juvenile individuals (smaller) were the first to emerge in the morning and adults (larger) were the last to take refuge in the evening, suggesting that populations in the north should be smaller than those in the south. The lizard plays an important role in linking the intertidal and terrestrial environment within desert systems, since it feeds in the intertidal area (eating algae, isopods and Diptera) and thermoregulates in the terrestrial area, defecating in the latter zone and thus contributing to its biomass and to maintaining the trophic

networks (Sepúlveda et al., 2006, Fariña et al., 2008). In this case, at larger sizes, there is increased bite force, improved prey handling efficiency and a consequent shift to larger and harder foods (Verwaijen et al. 2002), therefore was expected to yield a variation in the shape of the head of *M. atacamensis*.

On the other hand, according to Bruner et al. (2005), it is assumed that during development the scales either grow or do not grow but that no absolute reduction takes place. Concerning the length of the frontal scales, Bruner et al (2005) suggest that males show an absolute enlargement but a relative reduction when compared to females (i.e. negative allometry) in sexual dimorphism case. In relation to clinal variation, there are no studies indicating that the scales tend to differ with latitude. However, using the scales as a reflection of the bones suggests that they are good indicators of change at this level (Costantini et al., 2007). In the case of *M. atacamensis*, there are no differences in head shape connects clinal variation, which involves conducting new studies to understand in an evolutionary context

Competing Interests

The authors declare that they have no competing interests, financial or non-financial, with researchers from other universities working with the same species.

Authors' Contributions

SI obtained photographs of museum specimens used in this study and contributed to writing the manuscript. MV directed the photo shoots museum specimens used in this study. She directed the construction of the manuscript and the geometric and statistical analysis of the study. JCO

provided the museum specimens that were photographed and provided input on improving the manuscript. FTP was involved in revising the manuscript and provided new ideas to improve the version sent. All authors read and approved the final manuscript.

Acknowledgements

We thank the Museo de Zoología of the Universidad de Concepción for supplying the samples used in this study. Finally, thanks to Lafayette Eaton, who made valuable suggestions which helped to improve this work. This study was financed by Fondecyt project t 1131009.

REFERENCES

- Adams D, FJ Rohlf. 2000. Ecological character displacement in *Pletodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **97**: 4106-4111.
- Benavides E, R Baum, D McClellan, JW Sites. 2007. Molecular phylogenetics of the lizard genus *Microlophus* (Squamata, Tropiduridae): aligning and retrieving indel signal from nuclear introns. *Syst. Biol.* **56**: 776-797.
- Bookstein F, K Schafer, H Prossinger, H Seidler, M Fieder, C Striger, G Weber, JL Arsuaga, D Slice, FJ Rohlf, W Recheis, A Mariam, L Marcus. 1999. Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. *Anat. Rec.* **257**: 217-224.
- Bookstein FL. 1991. *Morphometrics tools for landmark data: geometry and biology*. New York. Cambridge University Press.

- Bruner E, D Costantini, A Fanfani, G Dell’Omo. 2005. Morphological variation and sexual dimorphism of the cephalic scales in *Lacerta bilineata*. *Acta Zoologica* **86**: 245–254.
- Costantini D, E Bruner, A Fanfani, G Dell’Omo. 2007. Male-biased predation of western green lizards by Eurasian kestrels. *Naturwissenschaften* **94**:1015–1020.
- Depecker M, C Berge, X Penin, S Renous 2006. Geometric morphometrics of the shoulder girdle in extant turtles (Chelonii). *J. Anat.* **208**: 35–45
- Dixon J, J Wright. 1975. A review of the lizards of the Iguanid genus *Tropidurus* in Perú. *Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles* **271**: 1–39.
- Donoso-Barros R. 1949. Alimentación de *Tropidurus peruvianus* (Lesson). *Biol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile.* **24**: 213-216.
- Donoso-Barros R. 1960. Ecología de los Reptiles Chilenos. *Invest. Zool. Chil.* **6**: 65-72.
- Donoso-Barros R. 1966. *Reptiles de Chile*. Universidad de Chile, Santiago, Chile. 458 pp.
- Endler J. 1977. *Geographic variation, speciation, and clines*. New Jersey, Princeton. Princeton University Press.
- Etheridge R, K de Queiroz. 1988. A phylogeny of Iguanidae. In R. Estes, R. and G. Pregill (eds.), *Phylogenetic relationships of the lizard families: essays commemorating Charles L. Camp*, pp. 283-367. Stanford CA: Stanford Univ. Press.
- Fariña JM, M Sepúlveda, MV Reyna, KP Wallem, PG Ossa-Zazzali. 2008. Geographical variation in the use of intertidal rocky shores by the lizard *Microlophus atacamensis* on the Atacama Desert coast. *J. Animal Ecol.* **77**: 458–468

- Fontanella FM, N Feltrin, LJ Avila, JW Sites, M Morando. 2012. Early stages of divergence: Phylogeography, climate modeling, and morphological differentiation in the South American lizard, *Liolaemus petrophilus* (Squamata: Liolaemidae). *Ecol. Evol.* **2**: 792–808.
- Frost DR. 1992. Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropidurus* group of lizards (Iguania: Tropiduridae). *Am. Mus. Novit.* **3033**: 1–68.
- Frost DR, R Etheridge. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Misc. Publ.* **81**: 1-65.
- Futuyma D. 1998. *Evolutionary biology*. Third edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Heisig M. 1993. An etho-ecological study of an island population of *Tropidurus atacamensis*. *Salamandra* **29**: 65-81.
- Humphries JM, FL Bookstein, B Chernoff, GR Smith, RL Elder, SG Poss. 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Syst. Zool.* **30**: 291-308.
- Kaliontzopoulou A, MA Carretero, GA Llorente. 2007. Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards. *J. Morphol.* **268**:152–165.
- Kaliontzopoulou A, MA Carretero, N Sillero. 2010. Geographic patterns of morphological variation in the lizard *Podarcis carbonelli*, a species with fragmented distribution. *Herpetol. J.* **20**: 41-50
- Klingenberg CP (1996) Multivariate allometry. In *Advances in Morphometrics* (eds Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice, D), pp. 23–49. New York: Plenum Press.

- Lambrot M, CM Ossa, M Vásquez. 2012. Population cytogenetics of the “Northern Mod 1” chromosomal race of *Liolaemus monticola* Müller & Helmich (Iguanidae) from Central Chile. *Gayana* **76**: 10-21
- Lambrot M. 1991. Karyotypic variation among populations of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae), separated by riverine barriers at the Andean Range. *Copeia* **1991**: 1044-1059.
- Marcus LF, M Corti, A Loy, GJP Naylor, DE Slice. 1996. *Advances in Morphometrics*. Plenum Press, New York.
- Martínez-Freiría F, X Santos, JM Pleguezuelos, M Lizana, JC Brito. 2009. Geographical patterns of morphological variation and environmental correlates in contact zones: a multi-scale approach using two Mediterranean vipers. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **47**: 357–367.
- Mitteroecker P, P Gunz. 2009. *Advances in Geometric Morphometrics*. *Evol. Biol.* **36**: 235–247.
- Mousseau TA. 1991. Landmarks in morphometrics, or the shape and size of morphometrics to come. *Evolution* **45**: 1991-1980.
- Ortiz JC, I Serey. 1979. Análisis factorial de correspondencias de las especies del género *Tropidurus* en Chile. *Rev. Med. Exp. Chile* **12**: 203-208..
- Ortiz JC. 1980a. Estudios comparativos de algunas poblaciones de *Tropidurus* de la costa chilena. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso.* **13**: 267-280.
- Ortiz JC. 1980b. Revisión taxonómica del género *Tropidurus* en Chile. Primera Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados, La Rábida, **1**: 355–377.

- Pedraza M, M Campos. 2007. Estudio de la variación morfológica del gonopodo de *Strengeriana maniformis* (Brachyura: Pseudothelphusidae) mediante aplicación de Morfometría Geométrica. *Caldasia* **29**:143-152.
- Quatrini R, A Albino, M Barg. 2001. Variación morfológica en dos poblaciones de *Liolaemus elongatus* Koslowsky 1896 (Iguania: Tropiduridae) del noroeste patagónico. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **74**: 639-651.
- Rohlf FJ. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent space. *J. Classif.* **16**: 197-223.
- Rohlf FJ. 2003a. TPSDIG. Version 1.22 Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY. Website: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Rohlf FJ. 2003b. TPSRELW. Version 1.21 Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY. Website: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Rohlf FJ, FL Bookstein. 1987. A comment on shearing as a method for size correction. *Syst. Zool.* **36**: 356-367.
- Rohlf FJ, M Corti. 2000. Use of two-block partial least squares to study covariation in shape. *Syst. Zool.* **49**: 740-753.
- Rohlf FJ, A Loy, M Corti. 1996. Morphometric analysis of old world Talpidae (Mammalia, Insectívora) using partial-warp scores. *Syst. Biol.* **45**: 344-362.
- Rohlf FJ, D Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.* **39**: 40-59.

- Rohlf JF, L Marcus. 1993. A Revolution in morphometrics. *Trends Ecol. Evol.* **8**: 129-132.
- Scolaro JA, JM Cei. 1987. A multivariate analysis of morphometric and exosomatic characters of Iguanid lizards of the patagonian *Liolaemus kingi* complex. *J. Herpetol.* **21**: 343-348.
- Sepúlveda M, MA Vidal, JM Fariña. 2006. *Microlophus atacamensis* (Atacama Desert Runner) Predation. *Herpetol Review* **37**: 224-225.
- Sepúlveda M, M.A Vidal, JM Fariña. 2008. Seasonal and geographic variation in thermal biology of the lizard *Microlophus atacamensis* (Squamata: Tropicuridae). *J. Thermal Biol* **33**: 141-148.
- Trussell GC. 2000. Phenotypic clines, plasticity, and morphological trade-offs in an intertidal snail. *Evolution* **54**: 151-166.
- Vásquez M, F Torres-Pérez, M Lamborot. 2007. Genetic variation within and between four chromosomal races of *Liolaemus monticola* in Chile. *Herpetol. J.* **17**: 149-160.
- Verwajen D, R Van Damme, A Herrel. 2002. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Funct. Ecol.* **16**: 842-850.
- Victoriano P, F Torres, JC Ortiz, L Parra, I Northland, J Capetillo. 2003. Variación aloenzimática y parentesco evolutivo en especies de *Microlophus* del grupo "peruvianus" (Squamata: Tropicuridae). *Rev. Chil. Hist. Nat.* **76**: 65-78.
- Vidal MA, A Labra. 2008. Dieta de anfibios y reptiles. In *Herpetología de Chile*: 453-482. Vidal, M.A. & Labra, A. (Eds). Santiago: Science Verlag.

- Vidal MA, A Veloso, MA Méndez. 2006. Insular morphological divergence in the lizard *Liolaemus pictus* (Liolaemidae). *Amphibia-Reptilia* **27**: 103-111.
- Vidal MA, JC Ortiz, A Labra. 2007. Sexual and geographic variation of color patterns in *Liolaemus tenuis* (Squamata, Liolaeminae). *Gayana* **71**: 27-33.
- Vidal MA, JC Ortiz, A Labra. 2008. Intraspecific variation in a physiological thermoregulatory mechanism: the case of the lizard *Liolaemus tenuis* (Liolaeminae). *Rev. Chil. Hist. Nat.* **81**: 171-178,
- Vidal MA, JC Ortiz, CC Ramírez, M Lamborot. 2005. Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Liolaemus tenuis* (Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia* **26**: 343-351.
- Vidal M, JC Ortiz, A Labra. 2002. Sexual and age differences in ecological variables of the lizard *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae) from Northern Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **75**: 283–292.
- Warheit KI. 1992. Proceedings of the Michigan Morphometrics workshop. *Syst. Zool.* **41**: 392-395.
- Zelditch ML, Swiderski D, Sheets D, Fink WL. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. London: Elsevier.

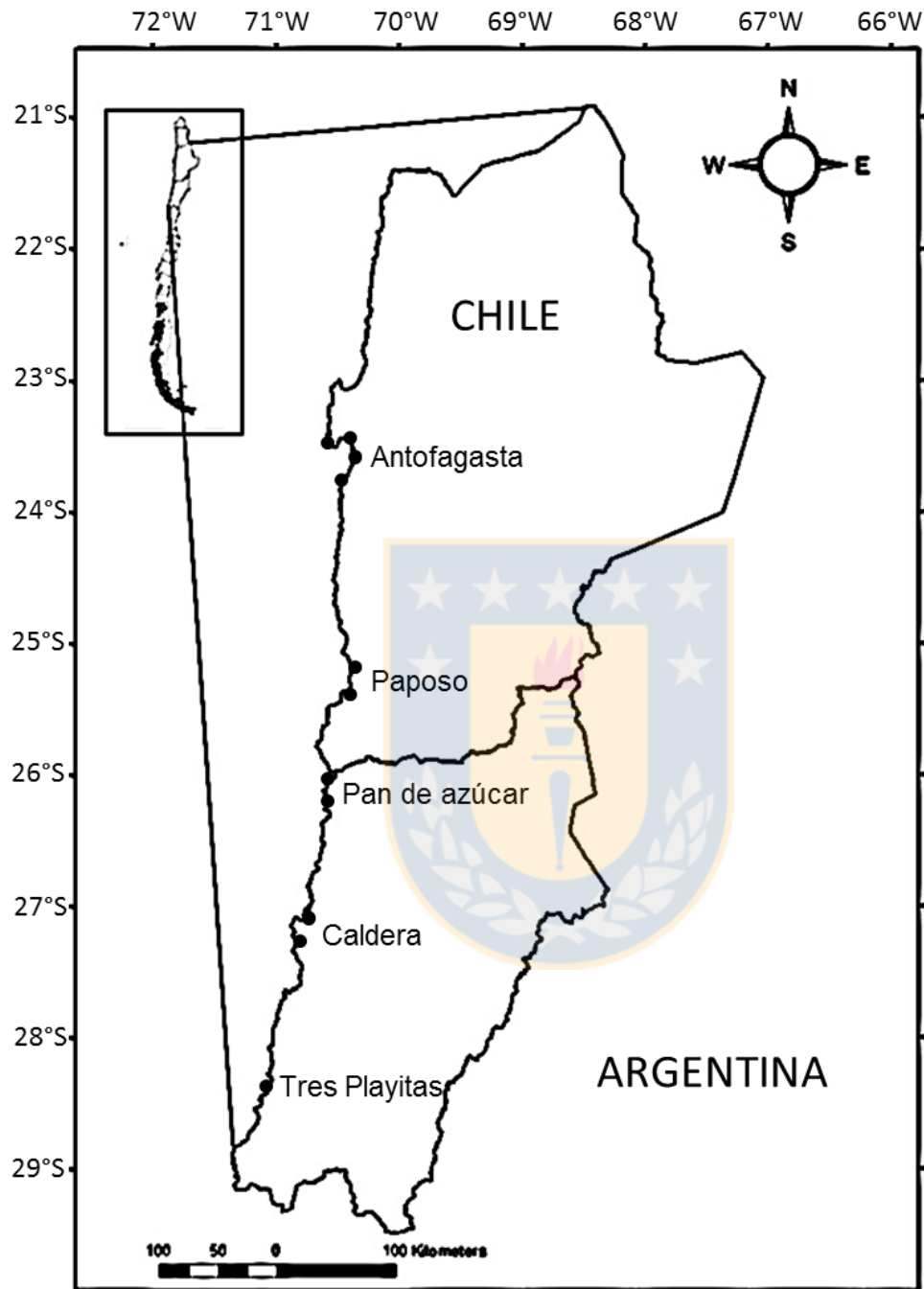


Fig. 1. Map of the localities of *Microlophus atacamensis* analyzed in this study. These localities were grouped into five groups due to geographic proximity.

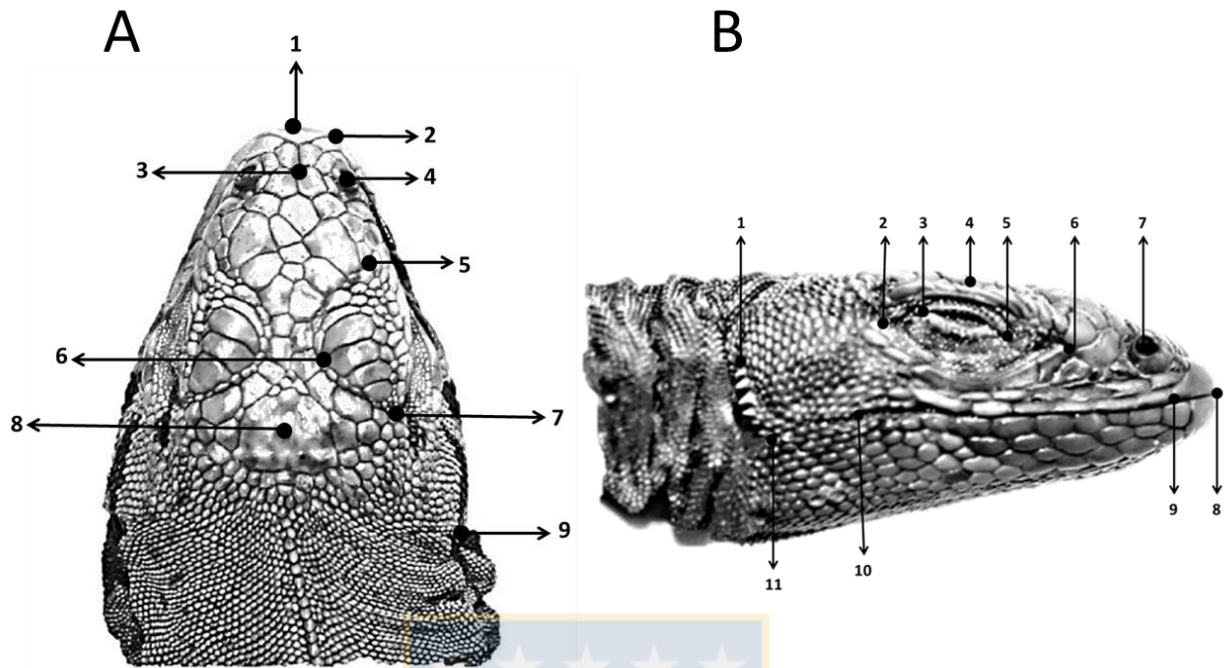


Fig. 2. Landmarks selected for the dorsal (A) and lateral (B) views in *Microlophus atacamensis*

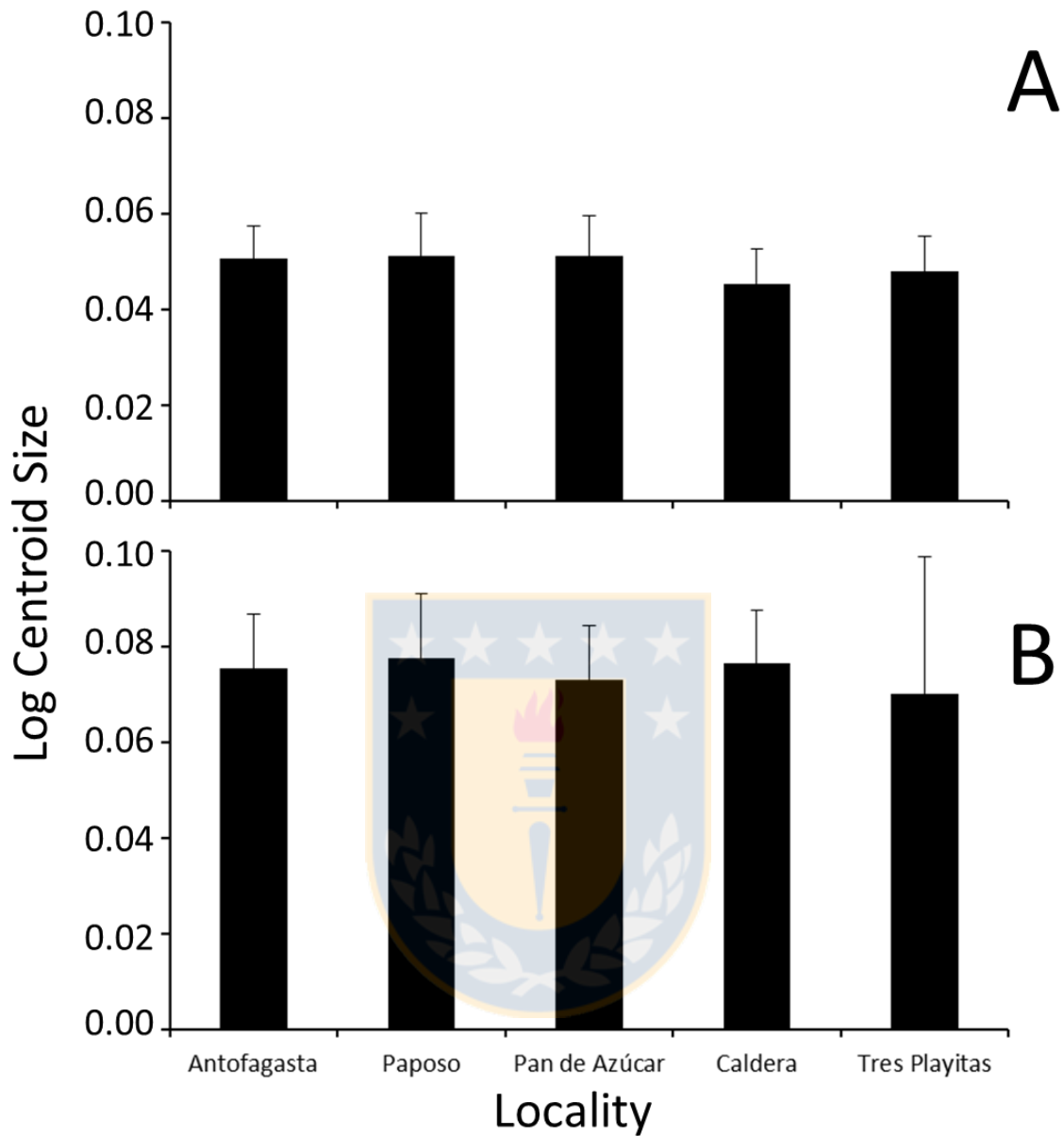


Fig. 3: Centroid size (Log) and standard deviation of the five localities in dorsal (A) and lateral (B) views.

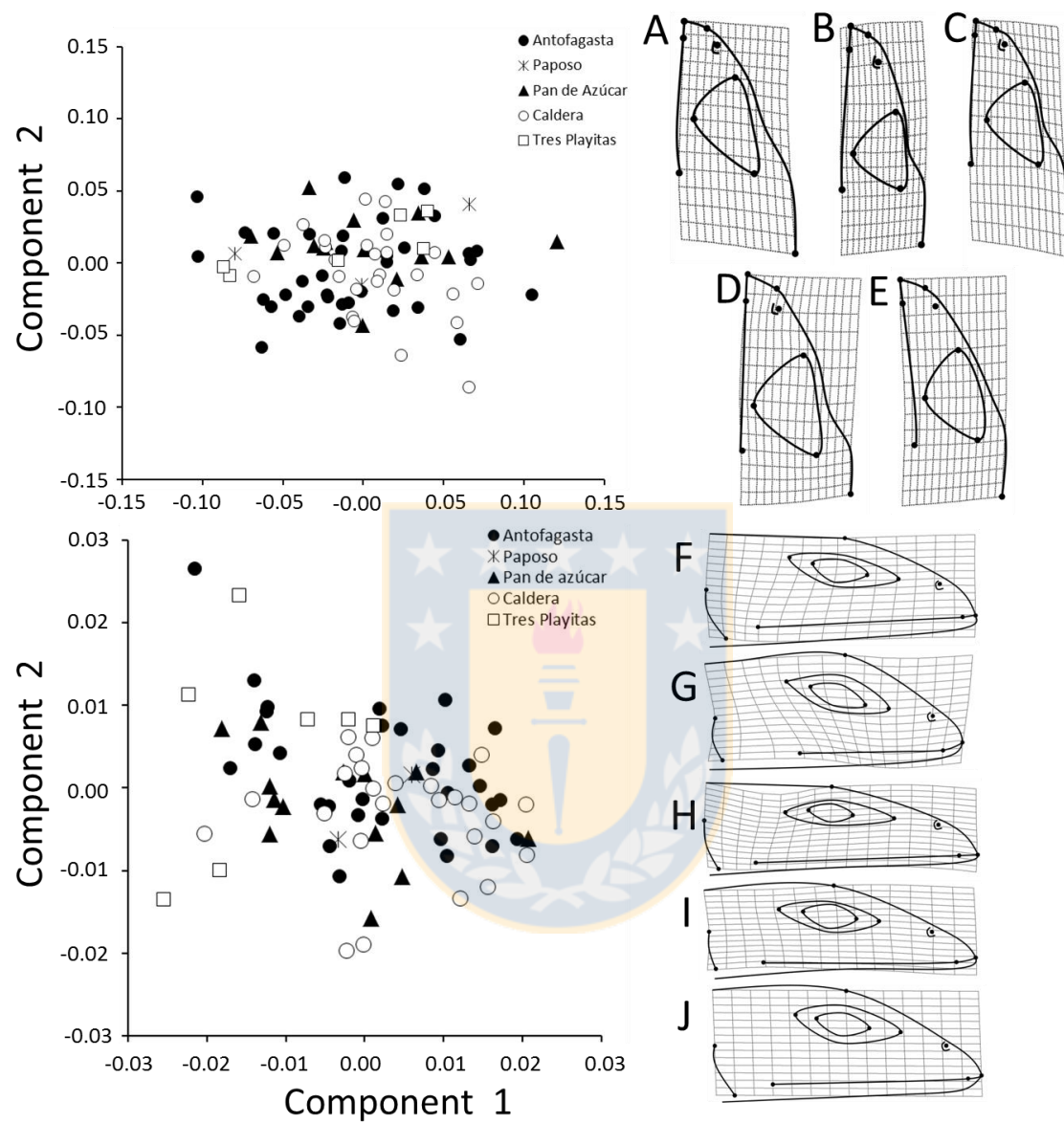


Fig. 4. Principal components of the morphometric variables in *Microlophus atacamensis* in dorsal (above) and lateral (below). Consensus view of the configurations of A, F: Antofagasta, B, G: Paposo, C, H: Pan de Azúcar, D, I: Caldera, E, J: Tres Playitas.