



Universidad de Concepción

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Programa de Magíster en Ciencias con mención en Zoología

SISTEMÁTICA MOLECULAR Y TAXONOMÍA DE LOS SAURIOS

ALTOANDINOS DEL GÉNERO *PROCTOPORUS* (SQUAMATA:

GYMNOPHTHALMIDAE)

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción para optar al grado académico de de Magíster en ciencias con mención en zoología

POR: Luis Mamani Ccasa

Profesor guía: Claudio Correa Quezada

Profesor co-guía: Alessandro Catenazzi Giannoni

Concepción, Chile 2020

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.



Dedicatoria



Esta tesis es dedicada con mucho cariño a Don Alejandro Mamani de la Cruz (Q.E.P.D.) y a mis padres, José Miguel Mamani Cruz y Victoria Ccasa Quispe.

TABLA DE CONTENIDOS

Dedicatoria.....	iii
TABLA DE CONTENIDOS.....	iv
ÍNDICE DE TABLAS.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	v
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUCCIÓN.....	1
PROBLEMA A ESTUDIAR.....	10
OBJETIVOS.....	11
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
Material de estudio, extracción, amplificación y secuenciación de ADN.....	12
Reconstrucción filogenética.....	16
Caracterización de la foliosis y medidas morfométricas.....	18
RESULTADOS.....	26
Análisis filogenético molecular.....	26
Resolución de la polifilia de <i>Proctoporus</i> y sus especies.....	30
DISCUSIÓN.....	35
CONCLUSIONES.....	42
REFERENCIAS.....	43
ANEXOS.....	58
Anexo 1. Especies, vouchers y secuencias de ADN obtenidas de Genbank para este estudio.....	58
Anexo 2. Revisión Taxonómica de <i>Proctoporus</i> y descripción de géneros nuevos.....	62
Género: <i>Opipeuter</i> Uzzell 1969.....	92
Género: <i>Perusaurus</i> gen. nov.....	96
Género: <i>Alejandrosaurus</i> gen. nov.....	99
Género: <i>Incasaurus</i> gen. nov.....	104

Género: <i>Sachasaura</i> gen. nov.	109
Anexo 3. Clave de las especies de <i>Proctoporus</i> , <i>Perusaurus</i> , <i>Incasaurus</i> , <i>Alejandroseps</i> y <i>Sachasaura</i>	115
Anexo 4. A new species of Andean gymnophthalmid lizard (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Peruvian Andes, and resolution of some taxonomic problems.....	118

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especímenes de los cuales se obtuvieron secuencias de ADN para este estudio.....	14
Tabla 2. Primers y condiciones de la PCR usados en este estudio	16
Tabla 3. Características morfométricas y foliosis de los géneros tratados en este estudio	34

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución actual del género <i>Proctoporus</i>	5
Figura 2. Caracterización de la foliosis en <i>Proctoporus caideni</i>	25
Figura 3. Relaciones filogenéticas de <i>Proctoporus</i> y especies afines.....	29
Figura 4. Distribución geográfica de los géneros tratados en este estudio.....	33
Figura 5. Distribución geográfica del género <i>Proctoporus</i>	64
Figura 6. Vista dorsolateral y ventral de <i>Proctoporus caideni</i>	67
Figura 7. Vista dorsolateral y ventral de machos de <i>Proctoporus lacertus</i>	73
Figura 8. Vista dorsolateral y ventral de <i>Proctoporus machupicchu</i>	77
Figura 9. Vista lateral y ventral de <i>Proctoporus oreades</i>	80
Figura 10. Vista dorsolateral y ventral de <i>Proctoporus pachyurus</i>	83
Figura 11. Vista dorsolateral y ventral de <i>Proctoporus rahmi</i>	88
Figura 12. Vista dorsal y ventral de <i>Proctoporus spinalis</i>	91
Figura 13. Vista dorsal y ventral de <i>Opipeteuter xestus</i>	93
Figura 14. Distribución de género <i>Opipeteuter</i>	95

Figura 15. Vista dorsolateral y ventral de <i>Perusaurus labioocularis</i>	97
Figura 16. Distribución del género <i>Perusaurus</i>	98
Figura 17. Vista dorsolateral y ventral de <i>Alejandrosaurus bolivianus</i>	102
Figura 18. Distribución del género <i>Alejandrosaurus</i>	104
Figura 19. Vista dorsolateral y ventral de <i>Incasaurus CA6</i>	107
Figura 20. Distribución del género <i>Incasaurus</i>	108
Figura 21. Vista dorsolateral y ventral de <i>Sachasaura</i>	110
Figura 22. Distribución del género <i>Sachasaura</i>	112



RESUMEN

Proctoporus es un género de lagartos de hábitos principalmente semifosoriales, que habitan los bosques montanos, pastizales húmedos y valles interandinos de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes. Los primeros estudios filogenéticos moleculares resolvieron las relaciones filogenéticas y propusieron rearrreglos taxonómicos. Sin embargo, estudios filogenéticos moleculares más recientes, basados en muestreos más amplios de especies, mostraron indicios de la polifilia de *Proctoporus*, lo que concuerda con la divergencia morfológica existente entre sus especies. En este estudio, se obtuvieron 69 terminales adicionales de *Proctoporus* y especies afines, de las cuales se obtuvieron cuatro marcadores mitocondriales (12S, 16S, Cytb, ND4) y un marcador nuclear (c-mos). Se realizó un análisis filogenético de inferencia Bayesiana (IB) y se realizó una revisión de especímenes de *Proctoporus*, depositados en colecciones científicas de Perú y Bolivia. Los resultados obtenidos en este estudio confirman la polifilia de *Proctoporus*; se demuestra que este género está conformado por cinco linajes altamente soportados, algunos de los cuales están más relacionados con otros géneros de gimnoftálmidos, tres especies (*Proctoporus lacertus*, *P. laudahnae*, *P. guentheri*) fueron recuperados en diferentes linajes, *Euspondylus caideni* fue anidado con *Proctoporus chasqui* y *P. succullucu* fue anidado con *P. lacertus*. Con base en la filogenia y la revisión morfológica, se proponen los siguientes rearrreglos taxonómicos: se resucita al género *Opipeuter*,

se erigen cuatro géneros nuevos (*Alejandrosaurus* **sp. nov.**, *Incasaurus* **gen. nov.**, *Perusaurus* **gen. nov.**, *Sachasaura* **gen. nov.**), se resuelve la polifilia de *P. lacertus*, *P. laudahnae* y *P. guentheri*, se sinonimiza a *Proctoporus chasqui* con *P. caideni* y a *P. sucullucu* con *P. lacertus*, se transfiere a *Pholidobolus anomalus* al género *Cercosaura* y *Cercosaura manicata boliviana* es validada como buena especie y nombrada como “*Cercosaura manicata boliviana*” incertae sedis.

PALABRAS CLAVE: Cercosaurinae, Cordillera de los Andes, taxonomía, lagartos semifosoriales, *Opipeuter*, *Alejandrosaurus* **gen. nov.**, *Incasaurus* **gen. nov.**, *Perusaurus* **gen. nov.**, *Sachasaura* **gen. nov.**



ABSTRACT

The species of the genus *Proctoporus* are mainly semifossorial, inhabiting montane forests, humid grasslands, and inter-Andean valleys on the eastern slopes of the Cordillera de los Andes. The first molecular phylogenetic studies resolved phylogenetic relationships and proposed taxonomic rearrangements of *Proctoporus*. However, recent molecular phylogenetic studies, based on a broader sampling of species, suggested the polyphyly of *Proctoporus*, which is consistent with the morphological divergence among its species. In this study, I obtained 69 additional terminals of *Proctoporus* and related species and sequenced four mitochondrial markers (12S, 16S, Cytb, ND4) and one nuclear marker (c-mos). I inferred a phylogeny using Bayesian inference (IB), and examined specimens of *Proctoporus* deposited in scientific collections in Peru and Bolivia. The results confirm the polyphyly of *Proctoporus* and show that this genus includes five highly supported lineages, some of which are more related to other genera of gymnophthalmid lizards. Based on this phylogeny and morphological comparisons, I propose the following taxonomic rearrangements: resurrection of the genus *Opipeuter*; description of four new genera (*Alejandrostaurus* **sp. nov.**, *Incasaurus* **gen. nov.**, *Perusaurus* **sp. nov.**, *Sachasaura* **gen. nov.**); resolution of the polyphyly of *P. lacertus*, *P. laudahnae*, and *P. guentheri*; synonymy of *Proctoporus chasqui* with *P. caideni*, and of *P. sucullucu* with *P. lacertus*; allocation of *Pholidobolus anomalus* to the genus *Cercosaura*, and renaming of

Cercosaura manicata boliviana as "*Cercosaura manicata boliviana*" incertae sedis.

KEYWORDS: Cercosaurini, Cordillera de los Andes, taxonomy, semifossorial lizard, *Opipeuter*, *Alejandrosaurus gen. nov.*, *Incasaurus gen. nov.*, *Perusaurus gen. nov.*, *Sachasaura gen. nov.*



INTRODUCCIÓN

La especie es la unidad básica y fundamental de todas las ciencias derivadas de la vida (ecología, biogeografía, macroecología, evolución, conservación, paleontología, etc.). Por lo tanto, la correcta y adecuada delimitación de especies brindará un buen soporte a todos los estudios relacionados con las ciencias de la vida (Agapow et al. 2014).

Desde la definición del término “especie” (Ray 1686) y el origen de la taxonomía binomial (Linneo 1753), miles de especies fueron descritas con base en sus caracteres morfológicos. Tanto Ray (1686) como Linneo (1753) nombraron a las especies bajo un criterio netamente tipológico (Aldhebiani 2018). Muchos años después, las especies fueron definidas basándose en criterios evolutivos (Simpson 1951), ecológicos (Van Valen 1976), biológicos (Mayr 1942), filogenéticos (Henning 1966, Crafcraft 1983, Donoghue 1985), de aislamiento reproductivo (Dobzhansky 1970), entre otros, definiéndose hasta 24 diferentes conceptos de especie (Mayden 1997), cada uno con diferentes definiciones operativas y empíricas (Mallet & Willmott 2003, Agapow et al. 2014). Finalmente, en la búsqueda de un concepto unificado de especie, los diferentes conceptos de especie fueron revisados por de Queiroz (1998, 2005, 2007), quien observó que la mayoría de estos conceptos compartían un elemento en común, que eran linajes de metapoblaciones que evolucionan por separado. Por lo tanto, de

Queiroz (2007) concluye que los otros conceptos de especie propuestos deben ser considerados como propiedades contingentes, propiedades que pueden o no adquirir durante el curso de su existencia.

La secuenciación de ADN por reacción en cadena de la polimerasa (PCR) conllevó a una revolución en las ciencias de la vida (Avice 2004). En especial, ayudó a dilucidar las relaciones filogenéticas de muchas especies (por ej. Castoe et al. 2004, Hedges et al. 2008) y el descubrimiento de especies crípticas (por ej. Mayer & Helversen 2001, Oliver et al. 2009, Goicoechea et al. 2012). Además, muchas especies que anteriormente fueron clasificadas dentro de un mismo género, debido a la similitud morfológica entre ellas, fueron reclasificadas en distintos géneros, a veces no relacionados directamente. La principal causa que confundió la taxonomía clásica basada en caracteres morfológicos fue la convergencia morfológica, un fenómeno recurrente que se ha descrito en numerosos linajes, como invertebrados (Witt et al. 2006), aves (Lohman et al. 2010), anfibios (Hedges et al. 2008), mamíferos (Mayer & Helversen 2001), reptiles (Oliver et al. 2009) y plantas (Contreras-Ortiz et al. 2018). Este fenómeno también es observado frecuentemente en organismos que habitan en la Cordillera de los Andes, donde diferentes linajes de organismos ectotermos como los anfibios y reptiles convergieron a formas corporales similares. Por ejemplo, los anfibios de desarrollo directo de la familia Strabomantidae que colonizaron las tierras altas de la Cordillera de los Andes, donde varios linajes convergieron a una forma corporal pequeña, robusta y con extremidades cortas; debido a esta

forma corporal, muchas de estas especies fueron clasificadas erróneamente dentro del género *Phrynopus* (Lynch 1975). La convergencia de caracteres fenotípicos externos también ha sido observada en los saurios de la familia Gymnophthalmidae, donde las especies con hábitos fosoriales adquirieron cuerpos elongados, sus extremidades se redujeron hasta casi perderlas, y perdieron el tímpano externo y los párpados móviles (Pellegrino et al. 2001). Por otro lado, en las especies de hábitos semiacuáticos se desarrollaron tubérculos dorsales y colas comprimidas lateralmente, adquiriendo formas corporales muy similares a las de los cocodrilos (Marques-Souza et al. 2018). Sin embargo, en las especies de hábitos cursoriales, semifosoriales, semiarborícolas y arborícolas los patrones de evolución de la forma corporal no están muy claros debido a que la taxonomía y sistemática de la mayoría de estos grupos no ha sido resuelta.

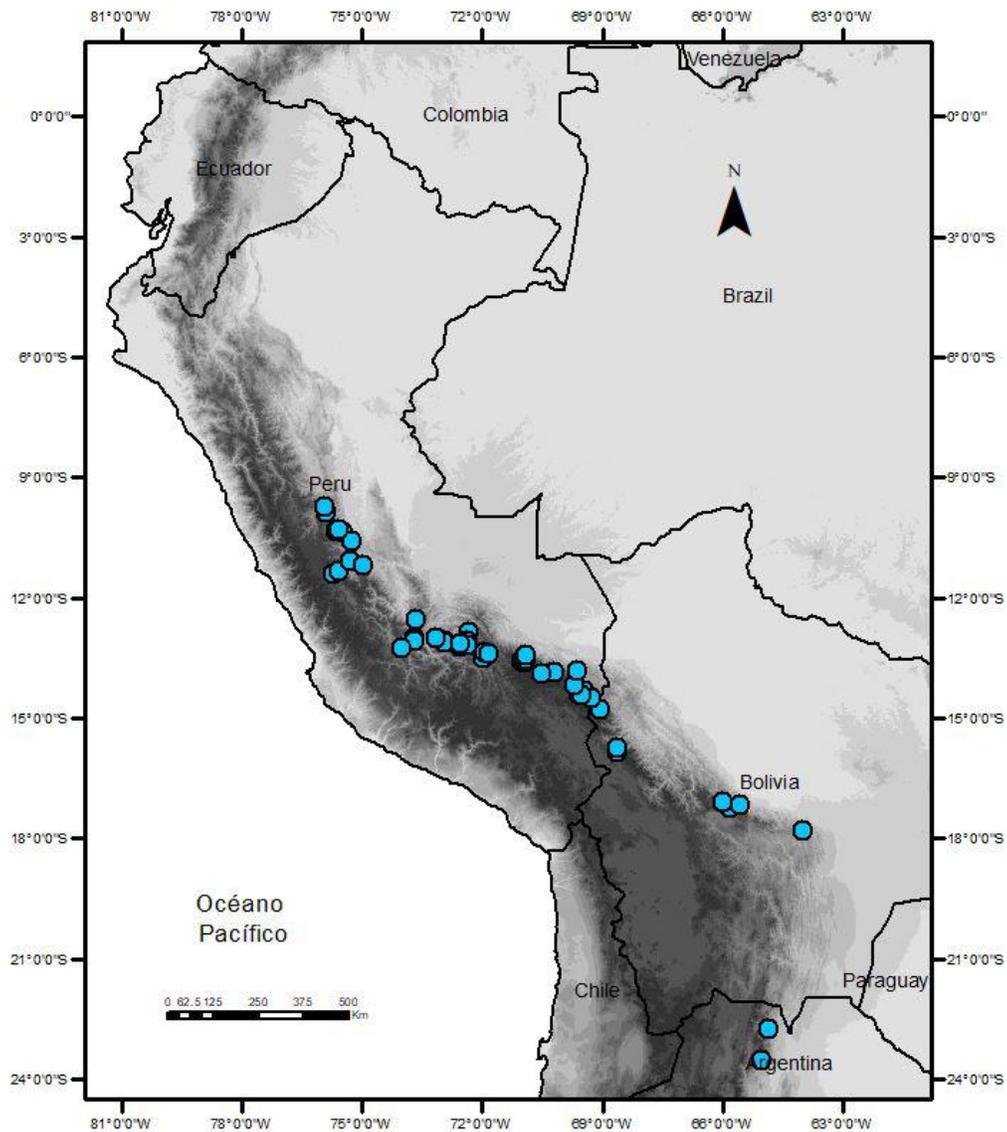
Los lagartos de la familia Gymnophthalmidae, también conocidos como microteidos, es uno de los linajes de saurios más diversos de la región Neotropical, con aproximadamente 261 especies que representan casi el 50% de todas las especies del Neotrópico (Torres-Carvajal et al. 2016, Uetz et al. 2020). Se distribuyen desde México hasta el norte de Argentina, con un rango altitudinal desde el nivel del mar hasta los 4100 metros de altura (Uzzell 1970, Montanucci 1973, Kizirian 1996, Pellegrino et al. 2001, Rodrigues et al. 2007). Habitan un amplio número de ecosistemas, entre los que se incluyen las tierras bajas de la Amazonía, bosques Atlánticos, bosques montanos, pajonales húmedos, puna y valles interandinos (Kizirian 1996, Uzzell 1970, Montanucci 1973, Doan & Castoe

2005, Rodrigues et al. 2007, Goicoechea et al. 2012, Torres-Carvajal et al. 2015, 2016). Esta familia se diversificó en seis linajes principales o subfamilias: Alopoglossinae, Ecpleopodinae, Cercosaurinae, Bachiinae, Rhachisaurinae y Gymnophthalminae. Entre ellas, Cercosaurinae es uno de los linajes más diversos, con aproximadamente 128 especies (Torres-Carvajal et al. 2016); su origen fue estimado hacia inicios del Paleógeno (59 millones de años) en los Andes del Norte y posteriormente siguieron un patrón de colonización norte-sur a través de la Cordillera de los Andes y algunos linajes como *Cercosaura* y *Potamites* colonizaron las tierras bajas de la Amazonía (Torres-Carvajal et al. 2016).

La historia taxonómica de Gymnophthalmidae es compleja (Burt & Burt 1931, Uzzell 1958, 1970, 1973), debido a que los géneros no fueron definidos adecuadamente y los caracteres usados en la taxonomía tradicional resultaron ser convergentes (Pellegrino et al. 2001, Köhler & Lehr 2004, Doan & Castoe 2005, Goicoechea et al. 2012, Torres-Carvajal et al. 2016). Debido a su similitud morfológica, muchos reptiles de hábitos semifosoriales fueron incluidos en *Proctoporus* (Uzzell 1970) y los de hábitos semiacuáticos en *Neusticurus* (Uzzell 1966). Posteriormente, el uso de filogenias basadas en secuencias de ADN ayudó considerablemente a dilucidar la historia evolutiva de estas especies y conllevó a una reorganización taxonómica de la familia Gymnophthalmidae (Castoe et al. 2004, Doan & Castoe 2005, Goicoechea et al. 2012, Pyron et al. 2013, Torres-Carvajal & Mafla-Endara 2013, Kok 2015, Torres-Carvajal et al.

2015, 2016, Goicoechea et al. 2016, Betancour et al. 2018, Moravec et al. 2018, Vásquez-Restrepo et al. 2019). Sin embargo, aún quedan grupos que están pobremente estudiados como *Cercosaura*, *Euspondylus*, *Petracola*, *Potamites* y *Proctoporus*.

Figura 1. Distribución actual del género *Proctoporus*.



El género *Proctoporus* Tschudi, 1845 es un linaje de saurios netamente andinos que está conformado por 16 especies formalmente descritas y seis especies candidatas a nuevas especies (Goicoechea et al. 2012, Torres-Carvajal et al. 2016, Moravec et al. 2018). Se distribuye desde el Centro de Perú hasta el norte de Argentina y su rango de distribución altitudinal abarca desde los 1000 hasta los 4100 metros de altura, habitando los bosques montanos, subpáramo, valles interandinos y puna (Uzzell 1970, Doan & Castoe 2005, Goicoechea et al. 2012, 2013) (Fig. 1). A pesar de que existe escasa literatura sobre su comportamiento, la mayoría de sus especies son consideradas de hábitos semifosoriales (Uzzell 1970, Doan & Castoe 2005, Goicoechea et al. 2012, 2013) y algunas podrían tener hábitos más cursoriales (Chávez et al. 2011).

La taxonomía del género *Proctoporus* está parcialmente resuelta. Los primeros estudios que se basaron en caracteres morfológicos asignaron hasta 31 especies al género *Proctoporus* (Kizirian 1996, Doan & Castoe 2003), con un rango de distribución geográfica que abarcaba desde Venezuela a Argentina (Kizirian 1996, Doan & Schargel 2003). Después, Castoe et al. (2004) propuso una hipótesis filogenética basada en caracteres moleculares y demostró la polifilia de *Proctoporus*, por lo que Doan & Castoe (2005) realizaron un rearrreglo taxonómico y redefinieron a *Proctoporus* como un grupo monofilético con cinco especies (*Proctoporus bolivianus*, *P. guentheri*, *P. pachyurus*, *P. unsaacae* y *P. sucullucu*). Posteriormente, Goicoechea et al. (2012) propusieron una hipótesis filogenética basada en tres marcadores mitocondriales y uno nuclear, donde incluyeron

especímenes de *P. bolivianus* provenientes de la localidad tipo (Sorata); recuperaron la monofilia de *Proctoporus* y además demostraron que *P. bolivianus* estaba conformada por otras seis especies no descritas y especies del género *Euspondylus* (*E. chasqui*) y el género monotípico *Opipeuter* (*O. xestus*). Estos resultados plantearon preguntas sobre la validez del género *Euspondylus* y una posible sinonimia con *Proctoporus*, lo cual fue respaldado por Torres-Carvajal et al. (2016). Sin embargo, Chávez et al. (2017) basándose en los resultados obtenidos por Torres-Carvajal et al. (2016) y la revisión de la especie tipo del género *Euspondylus* (*E. guentheri*) validaron a *Euspondylus*. Además, sugirieron que, con base en la evidencia molecular, algunas especies de *Euspondylus* (*E. caideni*, *E. nellycarrillae* y *E. simonsii*) podrían ser transferidas a *Proctoporus*. En el estudio realizado por Torres-Carvajal et al. (2016) se evidenció una posible polifilia de *Proctoporus*; sin embargo, no abordaron ese tema de estudio más detalladamente. Después, Moravec et al. (2018) adicionaron un marcador mitocondrial (Cytb) a la matriz de secuencias de tres marcadores mitocondriales y uno nuclear y realizaron tres análisis filogenéticos independientes (ML, IB en MrBayes y BEAST), donde solo el análisis en BEAST apoyó la monofilia de *Proctoporus*; sin embargo, en ese estudio solo se adicionaron unas pocas secuencias del Cytb. Finalmente, el estudio realizado por Vásquez-Restrepo et al. (2019), basado en tres genes mitocondrial y uno nuclear, no apoyó la monofilia de este género, por lo que recomendaron el uso de un mayor número de

marcadores genéticos para resolver adecuadamente la historia evolutiva de *Proctoporus*.

Desde la designación de *Proctoporus* por Tschudi (1845), este género no fue caracterizado adecuadamente. De hecho, muchas especies como *Riama unicolor*, *R. simoterus*, *R. striata*, *Andinosaurus laevis*, *Oreosaurus luctuosus* y otras, fueron incluidas dentro del género *Proctoporus*, principalmente porque las diferencias morfológicas fueron consideradas no concluyentes entre los géneros mencionados y *Proctoporus* (Andersson 1914, Boulenger 1885, 1902, 1908). Posteriormente, Uzzell (1958, 1970) dividió al género en dos grupos principales y un grupo monotípico; el primer grupo fue nombrado como *Proctoporus luctuosus* y el segundo como *Proctoporus pachyurus*. El primer grupo fue definido por la presencia de un disco palpebral dividido, ausencia de la escama postparietal media, cuatro supraoculares y las patas que se entrecruzan cuando son presionadas al cuerpo; el segundo grupo fue definido por la presencia de un disco palpebral entero, presencia de la postparietal media, 2 – 3 supraoculares y las patas que pueden o no entrecruzarse cuando son presionadas al cuerpo. Sin embargo, a pesar de la presencia de un disco palpebral dividido en *Proctoporus ventrimaculatus* (= *Petracola*), Uzzell (1970) sugirió que este pertenece al grupo *P. pachyurus*. En resumen, Uzzell (1970) observó que el grupo *P. pachyurus* puede ser soportado por la presencia de los caracteres antes mencionados, pero con una excepción. Así mismo, Peter & Donoso-Barros (1970) observó que *Proctoporus* puede ser identificado por la ausencia de las escamas prefrontales,

escamas dorsales quilladas de tamaño uniforme y la presencia de una hilera de escamas dorsales pequeñas en los flancos. Los caracteres mencionados por Uzzell (1958, 1970), Peter & Donoso-Barros (1970) y Kizirian (1996) fueron bastante utilizados para determinar el género hasta el estudio publicado por Castoe et al. (2004), que fue basado en secuencias genéticas y donde se evidenció la polifilia de *Proctoporus*. Posteriormente, Doan & Castoe (2005) resuelven esta polifilia y caracterizaron a *Proctoporus* sensu stricto, como un linaje que puede ser diferenciado de otros géneros por la presencia de un disco palpebral entero, escamas dorsales quilladas y yuxtapuestas y la ausencia de escamas prefrontales. Sin embargo, estudios posteriores anidaron en *Proctoporus* a otras especies con características distintas a las definidas por Doan & Castoe (2005), como el estudio realizado por Goicoechea et al. (2012) que añadió especies con escamas dorsales lisas (*Proctoporus xestus*) y presencia de escamas prefrontales (*Proctoporus chasqui*) y el estudio de Torres-Carvajal et al. (2016) que añadió una especie con disco palpebral dividido y poros preanales (*Proctoporus laudahnae*). Actualmente, debido a la variabilidad de los caracteres externos observados en el género *Proctoporus*, no se puede reconocer una sinapomorfía única que lo identifique adecuadamente. Sin embargo, de acuerdo a los últimos estudios basados en evidencia genética, se observa que las relaciones filogenéticas de *Proctoporus* no están resueltas completamente y la divergencia de los caracteres mencionados anteriormente

sugieren que *Proctoporus* podría estar conformado por varios linajes a nivel de género.

En este estudio se reevalúa la sistemática y taxonomía del género *Proctoporus*. Para ello, primero se obtuvo evidencia molecular de cuatro marcadores mitocondriales (12S, 16S, ND4, Cytb) y uno nuclear (c-mos) de 69 terminales que no habían sido incluidos en estudios sistemáticos previos y se complementó con 113 terminales disponibles en GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) para obtener una hipótesis filogenética robusta mediante un análisis filogenético por inferencia bayesiana (IB). Posteriormente, con base en la nueva hipótesis filogenética y la revisión de numeroso material de colección, se realiza una revisión taxonómica del género *Proctoporus* y se propone una nueva clasificación para las especies asignadas a ese género y otras especies de Cercosaurinae.

PROBLEMA A ESTUDIAR

Las primeras hipótesis filogenéticas basadas en secuencias moleculares mostraron la polifilia de *Proctoporus* (Castoe et al. 2004) y estudios posteriores resolvieron esa polifilia (Doan & Castoe 2005), incrementando sustancialmente la diversidad de especies (Goicoechea et al. 2013). Sin embargo, estudios filogenéticos más recientes que ampliaron el muestreo de especies no apoyaron la monofilia de *Proctoporus* (Torres-Carvajal et al. 2016, Moravec et al. 2018, Vásquez-Restrepo et al. 2019). Asimismo, un análisis crítico de la literatura muestra que los caracteres morfológicos propuestos por Doan & Castoe (2005)

para identificar a *Proctoporus* no son concordantes con los caracteres observados.

HIPÓTESIS

De acuerdo a los antecedentes filogenéticos y morfológicos expuestos anteriormente, se propone la siguiente hipótesis de trabajo.

Hi: El género *Proctoporus* sensu Doan & Castoe (2005) es un taxón artificial.

OBJETIVOS

Reconstruir las relaciones filogenéticas y resolver la taxonomía del género *Proctoporus*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Obtener material genético de todas las especies asignadas a *Proctoporus*.
2. Obtener una nueva hipótesis filogenética.
3. Revisar la taxonomía y, de ser el caso, proponer una nueva clasificación taxonómica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material de estudio, extracción, amplificación y secuenciación de ADN

Se visitaron cinco colecciones científicas en Perú: Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Marcos (MUSM), Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI), Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa (MUSA), Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco (MHNC), Colección Profauna-Ayacucho (Profauna), Museo de Biodiversidad del Perú (MUBI); y dos colecciones científicas en Bolivia: Colección Boliviana de Fauna (CBF) y el Museo de Historia Natural de Cochabamba (MHNC-R). Se revisaron en total 569 especímenes pertenecientes a las 16 especies actualmente reconocidas del género *Proctoporus* (*P. bolivianus*, *P. carabaya*, *P. chasqui*, *P. guentheri*, *P. iridescens*, *P. kiziriani*, *P. lacertus*, *P. laudahanae*, *P. machupicchu*, *P. oreades*, *P. pachyurus*, *P. rahmi*, *P. spinalis*, *P. sucullucu*, *P. unsaaca* y *P. xestus*) y otras seis especies aún no descritas.

Se obtuvieron tejidos de 69 especímenes de los géneros *Cercosaura*, *Euspondylus*, *Pholidobolus*, *Proctoporus* y *Petracola*, provenientes de las colecciones científicas antes mencionadas y la colección personal de A. Catenazzi (AC) (Tabla 1). Se obtuvieron cuatro marcadores mitocondriales (12S, 16S, CytB, ND4) y un marcador nuclear (C-mos): 65 secuencias de la subunidad

pequeña del gen rRNA (12S), 66 secuencias de la subunidad larga del gen rRNA (16S), 63 secuencias del gen NADH deshidrogenasa subunidad 4 (ND4), 62 secuencias del gen codificante citocromo b (Cytb) y 55 secuencias del gen nuclear de factor de maduración de ovocito (C-mos). La extracción de ADN fue realizada usando un kit comercial de extracción (Catalog #B47282, IBI Scientific). La amplificación de los fragmentos génicos (12S, 16S, ND4, Cytb y c-mos) se realizó mediante técnicas de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en el laboratorio CATENAZZI LAB, ubicado en la Universidad Internacional de Florida (FIU), siguiendo protocolos preestablecidos (Tabla 2). Los PCR fueron purificados con Exosap-IT (Affymetrix, Santa Clara, CA, USA) y enviados a MCLAB (San Francisco) para su secuenciamiento en ambas direcciones (3' a 5' y viceversa). Además, se complementó con 113 secuencias del fragmento mitocondrial 12S, 112 secuencias del 16S, 13 secuencias del Cytb, 96 secuencias del ND4, y 104 secuencias del marcador nuclear c-mos disponibles en GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Los grupos externos fueron elegidos de acuerdo a lo publicado por Moravec et al. (2018). Para más detalles ver la Tabla 1 y el Anexo 1.

Tabla 1. Especímenes de los cuales se obtuvieron secuencias de ADN para este estudio. Se indica el voucher, la localidad y la identificación taxonómica de cada espécimen propuesta en este estudio.

Especies/Voucher	Taxonomía propuesta	Localidad	12S	16S	CytB	ND4	C-mos
<i>Cercosaura manicata</i> <i>boliviana_CORBIDL_16500</i>	" <i>Cercosaura manicata boliviana</i> "	Perú: Cusco: Paucartambo: Kosñipata: San Pedro	X	X	-	X	X
<i>Cercosaura manicata</i> <i>boliviana_CORBIDL_18716</i>	" <i>Cercosaura manicata boliviana</i> "	Perú: Puno: Sandía: Limbani: Santo Domingo	X	X	X	X	X
<i>Cercosaura</i> sp_MUBL_14515	<i>Cercosaura pacha</i>	Perú: Pasco: Oxapampa: Huancabamba: Lanturachi	X	X	X	x	X
<i>Euspondylus caideni_MHNC_11446</i>	<i>Proctoporus caideni</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba	X	X	X	X	X
<i>Euspondylus caideni_MHNC_1444</i>	<i>Proctoporus caideni</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba.	X	X	X	X	X
<i>Euspondylus caideni_MHNC_1447</i>	<i>Proctoporus caideni</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba	X	X	X	X	X
<i>Euspondylus caideni_MHNC_1448</i>	<i>Proctoporus caideni</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba	X	X	X	X	X
<i>Euspondylus caideni_MHNC_22329</i>	<i>Proctoporus caideni</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba	X	X	X	X	X
<i>Euspondylus caideni_MUBI_2891</i>	<i>Proctoporus caideni</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Ututu	X	X	X	X	X
<i>Euspondylus caideni_MUBI_2893</i>	<i>Proctoporus caideni</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Ututu	X	X	X	X	X
<i>Euspondylus caideni_MUBI_2896</i>	<i>Proctoporus caideni</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Ututu	X	X	X	X	X
<i>Euspondylus caideni_MUBI_14327</i>	<i>Proctoporus caideni</i>	Perú: Cusco: La Convención: Alfamayo: ACP San Luis	X	X	X	X	X
<i>Petracola</i> sp_MUBL_11473	<i>Petracola</i> sp.	Perú: Amazonas: Chachapoyas: Chiquilin: Upa	X	X	X	X	X
<i>Pholidobolus anomalus_MUBI_13328</i>	<i>Cercosaura anomala</i>	Perú: Cusco: La Convención: Santa Ana: Sector: Tucantinas	X	X	-	x	X
<i>Pholidobolus anomalus_MUBI_13626</i>	<i>Cercosaura anomala</i>	Perú: Cusco: La Convención: Santa Ana: Sector: Urusayhua	X	X	X	x	X
<i>Proctoporus bolivianus_AC_102.17</i>	<i>Alejandroseus bolivianus</i>	Perú: Puno: Sandía: Limbani: Isilluni	X	X	X	X	-
<i>Proctoporus bolivianus_AC_112.17</i>	<i>Alejandroseus bolivianus</i>	Perú: Puno: Sandía: Limbani: Isilluni	X	X	X	X	-
<i>Proctoporus bolivianus_AC_99.17</i>	<i>Alejandroseus bolivianus</i>	Perú: Puno: Sandía: Limbani: Isilluni	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus guentheri_AC_155.16</i>	<i>Sachasaura guentheri</i>	Perú: Puno: Sandía: Limbani: Santo Domingo, entre Punto 1 y Punto 2	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus guentheri_AC_67.17</i>	<i>Sachasaura guentheri</i>	Perú: Puno: Sandía: Limbani: Zona Amortiguamiento PN Bahuaja-Sonene.	-	X	X	X	X
<i>Proctoporus guentheri_CORBIDL_16531</i>	<i>Sachasaura guentheri</i>	Perú: Huánuco: Leoncio Prado: La garganta, Parque Nacional de Tingo María	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus guentheri_CORBIDL_16580</i>	<i>Sachasaura guentheri</i>	Perú: Huánuco: Leoncio Prado: La garganta, Parque Nacional de Tingo María	X	-	X	X	X
<i>Proctoporus guentheri_CORBIDL_17026</i>	<i>Sachasaura guentheri</i>	Perú: Huánuco: Leoncio Prado: La garganta, Parque Nacional de Tingo María	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus guentheri_CORBIDL_18713</i>	<i>Sachasaura guentheri</i>	Perú: Puno: Sandía: Limbani: Santo Domingo, entre Punto 1 y Punto 2	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus guentheri_MUBI_10278</i>	<i>Sachasaura guentheri</i>	Perú: Cusco: La Convención: Echarate: Comunidad Nativa Alto Matoríato	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus guentheri_MUBI_12687</i>	<i>Sachasaura guentheri</i>	Perú: Cusco: La Convención: Echarate: Tucantinas	X	X	X	-	X

<i>Proctoporus guentheri</i> _MUBI_14526	<i>Sachasaura guentheri</i>	Perú: Pasco: Oxapampa: Huancabamba: Lanturachi	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus guentheri</i> _MUBI_14529	<i>Sachasaura guentheri</i>	Perú: Pasco: Oxapampa: Huancabamba: Lanturachi	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _AT_3.16	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Alfamayo: ACP San Luis	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _CORBIDI_17856	<i>Proctoporus lacertus</i>	Ayacucho: La Mar: Chiquintirca	X	X	-	-	-
<i>Proctoporus lacertus</i> _MHNC_1446	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Vilcabamba	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MHNC_1450	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Vilcabamba	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MHNC_1454	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Vilcabamba	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MHNC_1902	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Vilcabamba	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MHNC_1905	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Vilcabamba	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MHNC_1907	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Vilcabamba	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_2871	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Ruta Pampaconas	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_2877	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Ruta Pampaconas	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_2879	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Ñusta Hispana	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_2880	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Vilcabamba: Ñusta Hispana	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_2970	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: Anta: Zurite: Los Andenes	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_11168	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: La Convención: Santa Teresa: Totora	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_13348	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: Urubamba: Machupicchu: Quebrada Palcay	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_13469	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: Urubamba: Machupicchu: Quebrada Palcay	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_13471	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: Urubamba: Machupicchu: Quebrada Palcay	X	-	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_13524	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: Urubamba: Machupicchu: Quebrada Aobamba	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_16100	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: Urubamba: Ollantaytambo: Complejo arqueológico Colcas Peña	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus lacertus</i> _MUBI_16282	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: Urubamba: Ollantaytambo: Colcas Peña	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus laudahnae</i> _CORBIDI_16071	<i>Perusaunus laudahnae</i>	Perú: Huánuco: Huánuco: Chinchao: Achupampa	X	X	-	-	-
<i>Proctoporus laudahnae</i> _CORBIDI_16072	<i>Perusaunus laudahnae</i>	Perú: Huánuco: Huánuco: Chinchao: Achupampa	X	X	-	-	-
<i>Proctoporus machupicchu</i> _MUBI_16307	<i>Proctoporus machupicchu</i>	Perú: Cusco: La Convención: Alfamayo: ACP San Luis	-	X	X	X	X
<i>Proctoporus</i> sp._AC_58.16	<i>Incasaurus</i> sp.	Peru:Cusco:Paucartambo: Paucartambo: Patawasimayo, ACP Ukumari Llaqta	X	X	X	X	-
<i>Proctoporus</i> sp._MUBI_2887	<i>Proctoporus</i> sp.	Perú: Cusco: Apurímac: Abancay: Lambrama	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus</i> sp._MUBI_2888	<i>Proctoporus</i> sp.	Perú: Cusco: Apurímac: Abancay: Lambrama	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus</i> sp._MUBI_2975	<i>Incasaurus</i> sp.	Perú: Cusco: Calca: Pisac: Colquepata	X	X	X	-	X
<i>Proctoporus</i> sp._MUBI_16113	<i>Incasaurus</i> sp.	Perú: Cusco: Calca: Amparaes: Abra de Puyohuan	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus</i> sp._MUBI_16116	<i>Incasaurus</i> sp.	Perú: Cusco: Calca: Amparaes: Abra de Puyohuan	-	X	X	X	X
<i>Proctoporus</i> sp._PFAUNA_447	<i>Perusaunus</i> sp.	Perú: Huánuco: Huánuco: Ambo: Saccsahuanca	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus</i> sp1._MUBI_2915	<i>Sachasaura</i> sp1	Perú: Cusco: La Convención: Maranura: Bosque de Mesa Pelada	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus</i> sp1._MUBI_2984	<i>Sachasaura</i> sp1	Perú: Cusco: La Convención: Maranura: Bosque de Mesa Pelada	X	X	X	X	X

<i>Proctoporus sp1_MUBI_12741</i>	<i>Sachasaura sp1</i>	Perú: Cusco: La Convención: Santa Teresa: Quebrada Sahuayaco	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus sp1_MUBI_12742</i>	<i>Sachasaura sp1</i>	Perú: Cusco: La Convención: Santa Teresa: Quebrada Sahuayaco	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus sp3_MUBI_10482</i>	<i>Sachasaura sp3</i>	Perú: Cusco: La Convención: Echarate: Monte Carmelo	X	X	-	X	X
<i>Proctoporus sucullucu_MUBI_2949</i>	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: Calca: Calca: Quebrada Quellouno	X	X	X	X	X
<i>Proctoporus sucullucu_MUBI_2924</i>	<i>Proctoporus lacertus</i>	Perú: Cusco: Urubamba: Ollantaytambo: Piscacucho	X	X	X	X	X
<i>Wilsonosaura josyi_MUBI_2800</i>	<i>Wilsonosaura josyi</i>	Perú: Junín: Tarma: San José de Cajas	X	X	X	X	X
<i>Wilsonosaura josyi_MUBI_2801</i>	<i>Wilsonosaura josyi</i>	Perú: Junín: Tarma: San José de Cajas	-	-	X	X	X
<i>Wilsonosaura sp._PFAUNA_600</i>	<i>Wilsonosaura sp.</i>	Perú: Ayacucho: Huamanga: Huamanga: Zoológico La Totorilla	X	X	X	X	X
<i>Wilsonosaura sp._PFAUNA_601</i>	<i>Wilsonosaura sp.</i>	Perú: Ayacucho: Huamanga: Huamanga: Zoologico La Totorilla	X	X	X	X	X

Tabla 2. Primers y condiciones de la PCR usados en este estudio para obtener los cuatro genes mitocondriales y el gen nuclear.

Gen	Primer	Secuencia del primer	Ciclos de PCR	Fuente
12S	12S1L	CAAAGTGGGATTAGATACCCCACTAT	94°C/3 min; 33 x (95°C/30s, 57°C/30s, 72°C/90s); 72°C/10 min	Kocher et al. 1989
	12S2H	AGGGTGACGGCGGTGTGT		
16S	16Sar	CGCCTGTTTATCAAAAACAT	95°C/10 min; 35 x (94°C/60s, 52°C/60s, 72°C/60s); 72°C/7 min	Palumbi 1991
	16Sbr	CCGGTCTGAAGCTCAGATCACGT		
ND4	ND412931L	CTACCAAAAGCTCATGTAGAAGC	96°C/3 min; 40 x (95°C/30s, 52°C/60, 72°C/60s); 72°C/10 min	Blair et al. 2009
	ND413824H	CATTACTTTTACTTGGATTGACCA		
CytB	L14841	AAAAAGCTTCCATCCAACATCTCAGCATGATGAAA	94°C/5 min; 30 x (94°C/60s, 50°C/60s, 72°C/60); 72°C/10 min	Kocher et al. 1989
	H15149	AAAGTGCAGCCCTCAGAATGATATTTGCTCTCA		
C-mos	G73	GCGGTAAGCAGGTGAAGAAA	96°C/3 min; 35 x (95°C/25s, 52°C/60s, 72°C/120s), 72°C/10 min	Saint et al. 1998
	G74	TGAGCATCCAAAGTCTCCAATC		

Reconstrucción filogenética

Los espectroferogramas de los cinco marcadores (4 mitocondriales y 1 nuclear) fueron editados con BioEdit v7.1.3. (Hall 1999). Las secuencias de ADN fueron

alineadas con MUSCLE (Edgar 2004), implementado en MEGA X (Kumar et al. 2018). La saturación de las secuencias fue evaluada mediante el test de Xia (Xia et al. 2003) en DAMBE6 (Xia 2017). El mejor modelo evolutivo de las secuencias de ADN fue elegido de acuerdo al criterio de información bayesiana (CIB) y el criterio de Información de Akaike corregido (AICc) en MEGA X (Kumar et al. 2018). El mejor modelo elegido para los cuatro genes mitocondriales (12S, 16S, CytB, ND4) fue GRT+G+I y para el gen nuclear (c-mos) fue T92+G; sin embargo, se utilizó el modelo GTR+G+I para todo el set de secuencias porque el modelo T92+G no está implementado en Bayesphylogenies. Finalmente, las secuencias fueron concatenadas en Mesquite 3.10 (Maddison & Maddison 2016).

El set de secuencias de genes mitocondriales y el nuclear fueron analizados por inferencia Bayesiana en Bayesphylogenies (Pagel & Meade 2004). Se empleó el modelo evolutivo de Tiempo Generalizado Reversible (GTR) con seis categorías gamma (G+I) mediante cuatro Cadenas de Markov y Monte Carlo (MCMC); las iteraciones fueron especificadas al infinito para asegurar que las cadenas de Markov Monte Carlo alcanzaran la estacionalidad, la que fue verificada con Tracer v1.7.1 (Rambaut et al. 2018). Las cadenas muestrearon 200 millones de generaciones y la frecuencia de impresión o submuestreo fue cada 10000 árboles. Se obtuvieron 20000 árboles probables y se descartó el 25% como burn-in en BayesTrees V1.3 (www.evolution.reading.ac.uk/BayesTrees.html). Finalmente, se utilizó BayesTrees V1.3 para fusionar los 15000 árboles restantes

y obtener un árbol de máxima credibilidad de clado (MCC). El árbol obtenido fue editado en FigTree (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>).

Caracterización de la foliosis y medidas morfométricas

Las características utilizadas para las descripciones de las especies y los géneros (Anexo 2, 3) fueron tomadas de Kizirian (1996), Harris (1994) y observaciones personales, y se detallan a continuación (Fig. 2):

Rostral (r, R). – Escama entera y única que está ubicada en la parte superior y anterior de la cabeza, entre las nasales y la frontonasal.

Frontonasal (fn, FN). – Escama que puede ser entera o dividida; se ubica sobre la cabeza e inmediatamente después de la rostral, entre las nasales, prefrontales o frontales.

Prefrontales (pf, PF). – Escamas que pueden estar presentes o ausentes; generalmente son pareadas, algunas veces pueden ser reducidas o estar fusionadas entre sí; se encuentran entre la frontal y frontonasal.

Frontal (fr, FR). – Escama entera y única que está ubicada en la parte superior de la cabeza, inmediatamente después de la frontonasal o prefrontal; se encuentra en contacto con las suboculares, frontoparietales y prefrontales o frontonasal.

Frontoparietales (fp, FP). - Escamas poligonales y pareadas; se ubican inmediatamente después de la frontal y en contacto con la interparietal, parietales, subocular y frontal.

Interparietal (in, IN). – Escama entera y única; se ubica inmediatamente después de las frontoparietales y pueden estar en contacto con las parietales y postparietal.

Parietales (pa, PA). – Escamas poligonales y pareadas; se encuentran a ambos lados de la interparietal y pueden estar en contacto con las supratemporales, temporales y postoculares.

Postparietales (pp, PP). – Escamas pequeñas y organizadas en filas; se encuentran inmediatamente después de las parietales e interparietales y pueden estar en contacto con la supratemporales y las escamas de la primera fila dorsal transversal.

Supraoculares (so, SO). – Escamas pequeñas y poligonales; se encuentran sobre los ojos y pueden estar en contacto con la prefrontales, frontal, frontoparietal, parietales, postoculares y superciliares.

Nasal (n, N). – Escama pequeña, dentro de esta escama se encuentran las narinas, se encuentra en la parte anterior de la cabeza, inmediatamente después de la rostral; pueden estar en contacto con la primera y segunda supralabial, loreal y frontonasal. Algunas veces puede estar dividida completamente o

parcialmente por una sutura que puede dividir la narina o puede ser adyacente a esta.

Loreal (lo, LO). – Escamas pequeñas; se encuentran en la parte anterior de la cabeza, a ambos lados. Su presencia depende de la sutura nasoloreal, cuando la sutura nasoloreal está presente, la loreal está presente.

Frenocular (fo, FO). – Escama pequeña y poligonal; se encuentra inmediatamente después de la loreal, puede estar en contacto con las supralabiales, nasal (si está presente la sutura nasoloreal), primera subocular y ciliares.

Superciliares (sc, SC). – Escamas pequeñas ordenadas en una fila; pueden variar desde 1 a 6, algunas veces pueden estar interrumpidas por una o más supraoculares. Se encuentran inmediatamente después del freno ocular y pueden estar en contacto con las supraoculares, ciliares, loreal y postocular. La primera superciliar puede estar fusionada con la primera subocular y otras veces, puede estar expandida hacia la superficie dorsal de la cabeza.

Temporales (t, T). – Numerosas escamas pequeñas, algunas son agrandadas y poligonales; se encuentran en la parte posterior de las escamas postoculares y pueden estar en contacto con las supralabiales, supratemporales y parietales.

Suboculares (su, SU). – Escamas pequeñas y poligonales; se encuentran en la parte inferior del ojo, pueden estar en contacto con el freno ocular, supralabiales,

postoculares y temporales. Algunas veces la subocular posterior puede expandirse ventralmente e interrumpir las supralabiales (condición conocida como “fusión de la escama labial y infraocular”; sin embargo, no están fusionadas).

Postoculares (po, PO). – Escamas pequeñas; se encuentran en la parte posterior del ojo, pueden estar en contacto con las superciliar posterior, supraocular posterior, parietal, temporales y subocular.

Supralabiales (sl, SL). – Escamas cuadrangulares ordenadas en fila a ambos lados de la cabeza, sobre la cavidad oral; se encuentran entre la comisura de la boca y la rostral, pueden estar en contacto con la nasal, subocular y temporales y algunas veces con la loreal. Supralabiales anteriores (sl*, SL*) son las primeras escamas supralabiales; se encuentran entre la rostral y la supralabial posterior.

Infralabiales (i, I). – Escamas cuadrangulares ordenadas en fila a ambos lados de la cabeza, bajo la cavidad oral; se encuentran desde la comisura de la boca hasta la mental, pueden estar en contacto con la postmental, geniales y pregulares. Infralabiales anteriores (i*, I*) son las primeras escamas infralabiales anteriores. Pueden determinarse porque casi siempre se encuentran en contacto con las geniales.

Disco palpebral (dp, DP). – Escama circular que está ubicada en medio del párpado, rodeado por pequeñas escamas oculares, puede ser entera o dividida.

Mental (m, M). – Escama que está ubicada en la parte más anterior de la mandíbula; puede estar en contacto con las primeras infralabiales y postmental.

Postmental (pm, PM). – Escama poligonal y única; está ubicada inmediatamente después de la mental y puede estar en contacto con las primeras infralabiales, mental y geniales.

Geniales (ge, GE). – Escamas poligonales y generalmente pareadas; se encuentran ubicadas inmediatamente después de la postmental, los dos pares anteriores siempre están en contacto, el tercer par posterior ocasionalmente se encuentra en contacto.

Pregulares (pg, PG). – Numerosas escamas ligeramente poligonales; se encuentran ubicadas inmediatamente después de las geniales, pueden estar ordenadas en dos o tres filas. La primera fila puede estar conformada por escamas agrandadas en ambos extremos y pequeñas en medio, algunas veces pueden ser agrandadas en el medio.

Gulares (g, G). – Numerosas escamas pequeñas; se encuentran inmediatamente después de las preguales y están separadas de las preguales por una fila de diminutas escamas, están ordenadas en filas y se extienden hasta el collarín. El conteo de filas incluye a las escamas del collarín.

Placa anal. – Grupo de escamas irregulares que se encuentran inmediatamente después de la última fila de escamas ventrales y anterior a la cloaca. Está

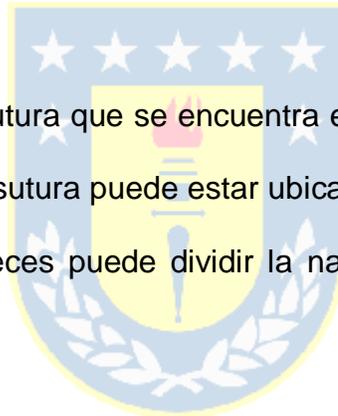
conformada por dos filas de escamas: escamas preanales (pra, PRA) y escamas anales (a, A).

Poros femorales (fe, FE). – Son pequeñas glándulas que se encuentran en la parte posterior de las piernas, dentro de una fila de escamas agrandadas.

Poros preanales (fe, FE). – Son pequeñas glándulas que se encuentran en la parte anterior de la placa anal.

Sutura nasoloreal (nls, NLS). – Sutura que se encuentra entre la loreal y la escama nasal.

Sutura nasal (ns, NS). – Sutura que se encuentra en la escama nasal, puede o no dividir esta escama. La sutura puede estar ubicada por debajo de la narina o posteriormente, algunas veces puede dividir la nasal y ser confundida con la sutura nasoloreal.



Fila transversal de escamas dorsales (DS). – Escamas dorsales que se extienden en filas transversales que se inician inmediatamente después de las postparietales hasta la altura de la cloaca.

Fila transversal de escamas ventrales (VS). – Escamas ventrales que se extienden en filas transversales que se inician inmediatamente después del collarín hasta la placa anal.

Fila longitudinal de escamas dorsales (LDS). – Número de escamas dorsales longitudinales a la mitad del cuerpo. El conteo incluye las pequeñas escamas laterales.

Fila longitudinal de escamas ventrales (LVS). – Número de escamas ventrales longitudinales a la mitad del cuerpo.

Escamas laterales reducidas (SLS). – Escamas pequeñas que se encuentran entre las escamas dorsales y ventrales.

Ancho de la cabeza (HW). – Medida que es tomada en la parte más ancha de la cabeza.

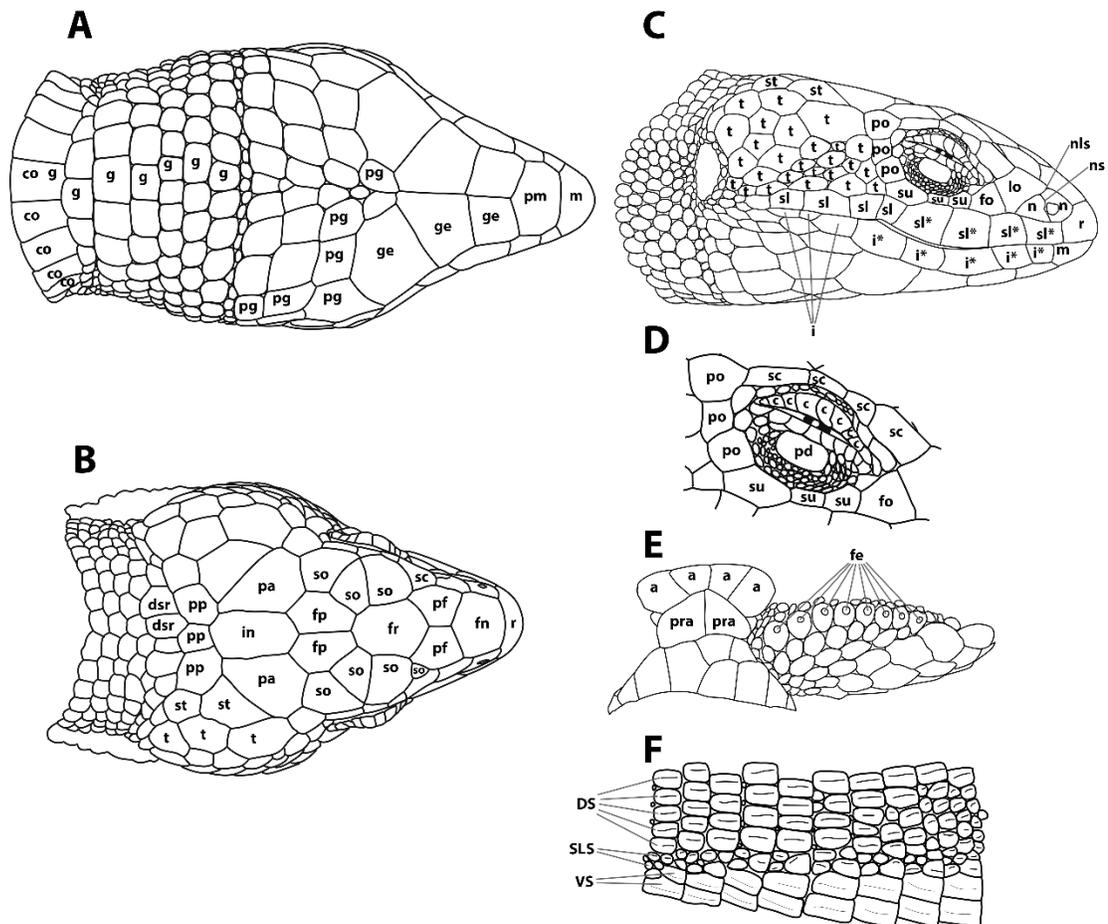
Alto de la cabeza (HH). – Medida que se toma en la parte más alta de la cabeza.

Longitud de la cabeza (HL). – Medida que es tomada desde la parte más anterior de la cabeza hasta el borde anterior del tímpano. En anfibios esta medida es tomada desde la comisura de la boca.

Longitud hocico cloaca (SVL). – Medida transversal que es tomada desde la parte más anterior de la cabeza hasta la cloaca.

Longitud de la cola (TL). – Medida tomada desde la parte posterior de la cloaca hasta la punta de la cola.

Figura 2. Caracterización de la foliosis en *Proctoporus caideni* (MUBI 14330), donde se muestra la nomenclatura de las escamas usadas en este estudio: a, escama anal; co, escamas del collarín; c, ciliar; DS, escamas dorsales; fn, frontonasal; fo, freno ocular; fp, frontoparietal; fr, frontal; g, gulares; ge, genial; i, infralabial; i*, infralabial anterior; in, interparietal; lo, loreal; m, mental; n, nasal; nls, sutura nasoloreal; ns, sutura nasal; pa, parietal; pd, disco palpebral; pf, prefrontal; pg, pregulares; pm, postmental; po, postocular; pra; escama preanal; r, rostral; sc, superciliar; sl, supralabial; sl* supralabiales anteriores; SLS, escamas laterales reducidas; so, subocular; st, supratemporal; su, sub ocular; t, temporal; VS, escamas ventrales. Nota: Los términos usados con mayúscula y minúscula se refieren a los mismos caracteres. A) superficie ventral de la cabeza; B) superficie dorsal de la cabeza; C) superficie lateral de la cabeza; D) escamas del ojo; E) superficie ventral de las piernas; F) escamas laterales del tronco.



Fuente: Elaboración propia

RESULTADOS

Análisis filogenético molecular

Se obtuvo una topología fuertemente soportada y basada en 2673 secuencias únicas no saturadas de genes mitocondriales (12S Iss:0.670, Iss.c: 0.712; 16S Iss: 0.473, Iss.c: 0.709; Cytb Iss: 0.273, Iss.c: 0.686; ND4 Iss: 0.716, Iss.c: 0.739) y uno nuclear (c-mos Iss: 0.230; Iss.c: 0.92).

El árbol filogenético obtenido en este estudio resolvió casi completamente las relaciones filogenéticas de los lagartos altoandinos de Cercosaurinae. El género *Proctoporus* es polifilético y está conformado por cinco linajes divergentes (Fig. 3). El primer linaje recuperado (pp 1.0), que incluye a la especie tipo del género *Proctoporus*, *P. pachyurus*, es hermano del linaje conformado por los géneros *Dendrosauridion*, *Potamites*, *Selvasaura* y *Cercosaura manicata boliviana*; este linaje está conformado por: *Euspondylus caideni*, *Proctoporus chasqui*, *P. machupicchu*, *P. oreades*, *P. pachyurus*, *P. rahmi*, *P. spinalis*, *P. sucullucu*, *P. sp1.* y *P. sp2.* El segundo linaje recuperado (pp 1.0) está conformado solo por una especie (*Proctoporus xestus*) que es hermana del género *Petracola*. El tercer linaje recuperado (pp 1.0) está conformado por *Proctoporus laudahnae* y *Proctoporus sp*; es hermano del linaje conformado por *Anadia*, *Euspondylus*, *Macropholidus* y *Pholidobolus*. El cuarto linaje recuperado (pp 1.0) está conformado por *Proctoporus bolivianus* y *P. CA1* y es hermano del linaje

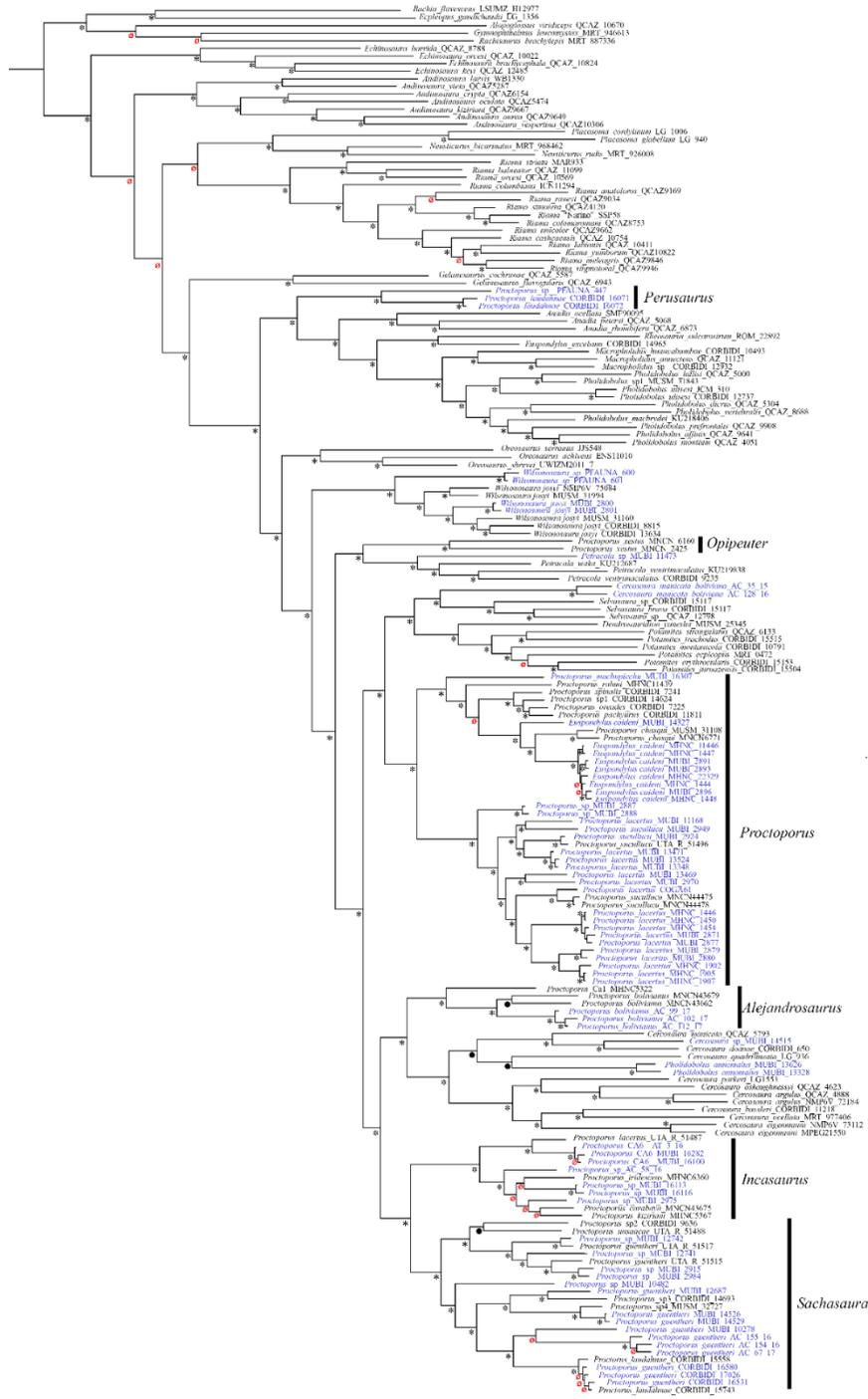
conformado por *Cercosaura* y *Pholidobolus anomalus*. Finalmente, el quinto linaje recuperado (pp 1.0) es hermano del segundo linaje que contiene a *Proctoporus* sensu stricto, *Cercosaura* y *Pholidobolus anomalus*; además, está conformado por dos linajes bien soportados (pp 1.0); el primer linaje contiene a *Proctoporus lacertus*, *P. carabaya*, *P. iridescens*, *P. kiziriani*, *Proctoporus* CA6; y el segundo linaje contiene a *P. unsaacae*, *P. sp1*, *P. sp2*, y el grupo de *P. guentheri*, que a su vez está conformado por *P. guentheri*, *P. laudahnae* y otras cuatro potenciales nuevas especies (Fig. 3).

Además, según la filogenia obtenida en este estudio, las especies *Proctoporus laudahnae*, *P. lacertus* y *P. succullucu* fueron anidadas en más de un clado. *Proctoporus laudahnae* fue anidada en dos linajes diferentes, el primer linaje está conformado por especies afines a *Proctoporus guentheri* y el otro linaje carece de nombre genérico. *Proctoporus lacertus* fue anidada en el linaje conformado por *Proctoporus sensu stricto* y en el linaje conformado por *P. carabaya*, *P. kiziriani* y *P. iridescens*. *Proctoporus guentheri* fue anidada en el linaje conformado por *Proctoporus unsaacae*, *P. sp2*, y el linaje conformado por *Proctoporus* sp. y el complejo de especies de *P. guentheri*, que incluye a *P. laudahnae*. Por otra parte, la subespecie *Cercosaura manicata boliviana* fue anidada en un linaje monofilético conformado por *Dendrosauridion*, *Selvasaura* y *Potamites*; *Pholidobolus anomalus* se anidó en *Cercosaura*; *Euspondylus caideni* fue anidada en *Proctoporus* y *P. succullucu* fue anidada en el linaje específico de *P. lacertus*. Finalmente, los especímenes determinados como *Cercosaura* sp.

(MUBI 14515), *Wilsonosaura* sp. (PFAUNA 600, 601) y *Petracola* sp. (MUBI 11473) fueron anidados en sus respectivos géneros y probablemente representan especies nuevas para la ciencia (Fig. 3).



Figura 3. Relaciones filogenéticas de *Proctoporus* y especies afines. El asterisco representa valores de probabilidad posterior (pp.=0.98–1.0), el círculo oscuro representa pp=0.95–0.97 y el símbolo rojo representa pp<0.95.



0.009

Resolución de la polifilia de *Proctoporus* y sus especies

La topología obtenida en este estudio refleja la historia evolutiva de este linaje; por lo tanto, apoya la proposición de una nueva taxonomía. Los cambios taxonómicos que se proponen en este estudio tienen la finalidad de preservar la estabilidad taxonómica de los lagartos del género *Proctoporus* y géneros relacionados. El linaje que corresponde a *Proctoporus* sensu stricto está conformado por siete especies (*Proctoporus caideni*, *Proctoporus lacertus*, *P. machupicchu*, *P. rahmi*, *P. spinalis*, *P. oreades* y *P. pachyurus*) y dos especies no descritas para la ciencia (*P. sp1.*, *P. sp2.*); este linaje retiene el nombre de *Proctoporus* porque incluye a la especie tipo. Se recuperó un linaje monotípico conformado por *Proctoporus xestus*, especie descrita en el género *Opipeuter* (Uzzell 1969); por lo tanto, se resucita este género. Los otros cuatro linajes son propuestos como géneros nuevos y corresponden a: *Perusaurus* **gen. nov.**, *Alejandrosaurus* **gen. nov.**, *Incasaurus* **gen. nov.** y *Sachasaura* **gen. nov.** (Fig. 3, Anexo 2).

Perusaurus laudahnae (anteriormente *Proctoporus laudahnae*) fue anidada en dos linajes diferentes, los especímenes (CORBIDI 16071–2) del primer linaje tenían el disco palpebral dividido, poros precloacales, escamas dorsales estriadas y la escama infraocular posterior que se extiende inferiormente e interrumpe la escamas supralabiales (Khöler & Lehr 2004) y los especímenes (CORBIDI 15558, 15743) del segundo linaje tenían el disco palpebral entero,

escamas dorsales quilladas, no tenían poros prelocales y solo un individuo tenía la infraocular posterior que se extendía inferiormente; además, el segundo linaje tenía escamas pregulares alargadas, que es un carácter propio del complejo de especies de *Sachasaura guentheri* (Uzzel 1970); por lo tanto, el primer linaje corresponde al verdadero *Perusaurus laudahnae* y el segundo linaje corresponde a dos especímenes identificados incorrectamente y potencialmente son una nueva especie de *Sachasaura* (Torres-Carvajal et al. 2016). *Proctoporus lacertus* fue anidada en dos linajes diferentes, el primer linaje corresponde a *Proctoporus* sensu estricto y el segundo a *Insacasurus* **gen. nov.**; los especímenes que fueron anidados en *Proctoporus* sensu stricto provienen de la localidad tipo; por lo tanto, corresponden al verdadero *P. lacertus* y los especímenes provenientes de la parte alta de Ollantaytambo corresponden a una especie no descrita del género *Insacasurus* **gen. nov.** (Doan & Castoe 2003, Goicoechea et al. 2012, 2013). *Sachasaura guentheri* (anteriormente *Proctoporus guentheri*) fue anidada en dos linajes diferentes dentro de su mismo género, el primer linaje corresponde a un clado conformado por *Sachasaura unsaacae* y *S. sp2* y el segundo linaje conformado por *Sachasaura sp1.* y el complejo de especies crípticas de *Sachasaura guentheri*. Los especímenes (UTA 551515–17) asignados a *S. guentheri* por Doan & Castoe (2003) y Castoe et al. (2004) no poseen las escamas pregulares alargadas que caracterizan a *Sachasaura guentheri* (Uzzel 1970); por lo tanto, estas fueron identificadas incorrectamente y corresponden a una especie no descrita de *Sachasaura*. Sin embargo, la

verdadera identidad de *Sachasaura guentheri* aún es desconocida, el holotipo de *S. guentheri* fue destruido (Uzzell 1970) y aún no se cuenta con nuevas colectas provenientes de la localidad tipo. *Proctoporus chasqui* fue anidada en el linaje de *P. caideni* y *P. sucullucu* en el linaje de *P. lacertus*; por lo tanto, ambas especies por principio de prioridad son sinónimos de *P. caideni* y *P. lacertus*, respectivamente. Finalmente, *Pholidobolus anomalus* es transferido a *Cercosaura* y *Cercosaura manicata boliviana* es erigida como especie válida y es nombrada como “*Cercosaura manicata boliviana*” incertae sedis (para más detalles ver el Anexo 4).

La nueva clasificación taxonómica es apoyada por la evidencia molecular (Fig. 3) y morfológica (Tabla 3, Anexos 2 y 3). Sin embargo, no se pudo encontrar sinapomorfías morfológicas externas que permitan diagnosticar a *Proctoporus*. Sin embargo, la combinación de caracteres externos y la distribución geográfica son útiles para identificar a *Proctoporus*, los nuevos géneros propuestos y sus especies (Fig. 2 y 4, Tabla 3, Anexos 2 y 3).

Figura 4. Distribución geográfica de los géneros *Alejadrosaurus gen. nov.* (cruz verde), *Incasaurus gen. nov.* (pentágono azul), *Opipeuter* (cuadrado amarillo), *Perusaurus gen. nov.* (triángulo blanco), *Proctoporus* (círculo púrpura) y *Sachasaura gen. nov.* (estrella roja).

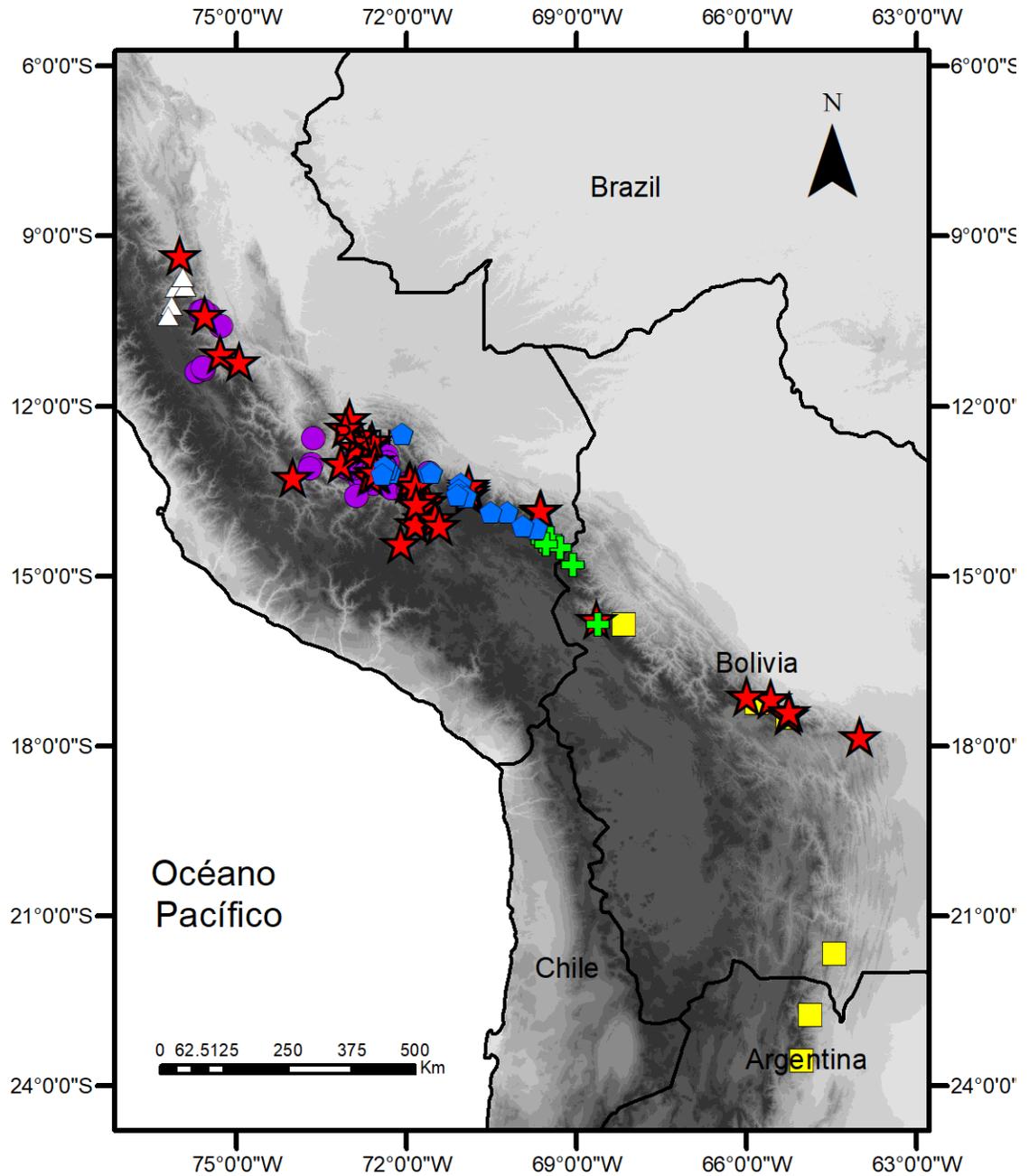


Tabla 3. Características morfométricas y foliosis de los géneros *Alejandroseus* sp. nov., *Incasaurus* gen. nov., *Perusaurus* gen. nov., *Sachasaura* gen. nov., *Proctoporus* y *Opipeuter*. “-” representa ausencia, “+” representa presencia y “*” las escamas pueden ser lisas, rugosas o quilladas.

Características y medidas	<i>Alejandroseus</i> gen. nov.	<i>Incasaurus</i> gen. nov.	<i>Perusaurus</i> gen. nov.	<i>Sachasaura</i> gen. nov.	<i>Proctoporus</i>	<i>Opipeuter</i>
Lengua con papilas imbricadas en forma de escamas	+	+	+	+	+	+
Escamas de la cabeza	Lisas	Lisas	Lisas	Lisas	Lisas	Lisas
Condición del disco palpebral	Entero	Entero	Dividido	Entero	Entero	Entero
Infraoculares	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	1
Infralabiales anteriores	4-5	4-5	4-5	3-4	4-5	5-6
Geniales agrandadas	-	-	-	+/-	-	-
Condición de las escamas dorsales	Quilladas	Quilladas	*Variable	Quilladas	Quilladas	Lisas
Poros femorales	+	+	+	+	+	+
Poros precloacales	-	-	+	-	-	-
Coloración ventral en machos	Rojo anaranjado con manchas cremas	Negro con manchas cremas	Gris con pequeñas manchas crema	Rojo-anaranjado a crema con pequeñas manchas crema.	Generalmente negro a gris. Algunas poblaciones tienen el vientre rojo con manchas oscuras	Rojo-anaranjado, parte anterior es crema.

DISCUSIÓN

La topología obtenida en este estudio confirmó que el género *Proctoporus* es un linaje polifilético conformado por cinco linajes divergentes respecto al linaje que contiene a la especie tipo (*Proctoporus pachyurus*) y apoya la hipótesis planteada en este estudio. Este resultado es concordante con otros estudios basados en secuencias moleculares (Torres-Carvajal et al. 2016, Moravec et al. 2018, Vásquez-Restrepo et al. 2019), donde las topologías obtenidas no soportaron la monofilia de *Proctoporus*. El estudio realizado por Goicoechea et al. (2012) incluyó a *Opipeuter xestus* dentro del género *Proctoporus*, en contraste con la topología obtenida por Torres-Carvajal et al. (2016) donde se recuperó a *O. xestus* como linaje hermano de *Reosaurus sulcarostrum*, en un clado distante de las otras especies de *Proctoporus*. Además, la topología propuesta por Torres-Carvajal et al. (2016) excluyó de *Proctoporus* al linaje que contiene a *Proctoporus bolivianus*. El muestreo de especies de Goicoechea et al. (2012) incluyó pocas especies fuera del género *Proctoporus*; por lo tanto, era esperable que estudios posteriores como el realizado por Torres-Carvajal et al. (2016) y Moravec et al. (2018), donde el tamaño de muestras externas al género *Proctoporus* fue mayor, mostraran indicios de la polifilia de *Proctoporus*. Además, el apoyo a los nodos de los linajes relacionados a *Proctoporus* en el presente estudio fueron altos (pp

1.0) respecto a los estudios antes mencionados; por lo tanto, esta topología es la historia evolutiva más probable de la subfamilia Cercosaurinae (Fig. 3).

Hasta la publicación del estudio realizado por Castoe et al. (2004), el género *Proctoporus* fue definido como un género de lagartos con amplia distribución geográfica, desde los Andes de Venezuela hasta Argentina (Uzzell 1970, Kizirian 1996). Posteriormente, la distribución geográfica del género se redujo a los Andes de Argentina, Bolivia y Perú (Castoe et al. 2004, Doan & Castoe 2005, Goicoechea et al. 2012, 2013). Muchas de las especies anteriormente asignadas a este género, procedentes del norte de Perú, Colombia, Ecuador y Venezuela, fueron reubicadas en los géneros *Oreosaurus*, *Petracola* y *Riama* (Doan & Castoe 2005). La nueva taxonomía propuesta para *Proctoporus* como resultado de este estudio restringe aún más la distribución del género *Proctoporus*, limitándolo a la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes de Perú, desde 9°53' hasta los 13°35' S.

Con respecto a los resultados obtenidos de la revisión de especímenes de museos (Anexo 2), se encontró que no existe una sinapomorfía para *Proctoporus*. Sin embargo, el uso de una combinación de caracteres y la distribución geográfica permiten diferenciar a *Proctoporus* de otros géneros. A pesar de que *Proctoporus* puede ser diferenciado de otros géneros por una combinación de caracteres (presencia de un disco palpebral entero, forma de las escamas dorsales, ausencia de poros precloacales), las diferencias con los géneros

Alejandrosaurus gen. nov., *Incasaurus gen. nov.*, *Sachasaura gen. nov.*, (géneros que estuvieron incluidos en *Proctoporus*) y *Wilsonosaura* son mínimas. Por ejemplo, la presencia de cinco escamas infralabiales anteriores (cuatro en *Proctoporus machupicchu*) y la combinación de otros caracteres como los patrones de coloración ventral en los machos y la distribución geográfica pueden discriminar adecuadamente a *Proctoporus* de los géneros antes mencionados (Anexo 2). Además, durante el desarrollo de este estudio se demostró que tres especies (*Perusaurus laudahnae*, *Incasaurus CA3* y *Sachasaura guentheri*), consideradas en anteriores estudios dentro de *Proctoporus*, fueron identificadas incorrectamente (Doan & Castoe 2003, Goicoechea et al. 2012, Torres-Carvajal et al. 2016).

La especie *Opipeuter xestus*, que conforma un linaje por sí sola, fue excluida de *Proctoporus* y anidada como hermana de *Petracola*. Tanto *Opipeuter* y *Petracola* poseen las escamas dorsales lisas; sin embargo, no existen otros caracteres morfológicos que indiquen que *Opipeuter* y *Petracola* puedan incluirse dentro del mismo género (Anexo 2). El género *Perusaurus gen nov.* posee una combinación de caracteres morfológicos únicos como el disco palpebral dividido, poros precloacales y la infraocular posterior que se extiende inferiormente e interrumpe las supralabiales, que lo diferencian fácilmente de otros géneros y es apoyado por la filogenia. El género *Alejandrosaurus gen. nov.* es morfológicamente divergente de su linaje hermano (*Cercosaura*); los caracteres como el patrón de escamación dorsal, coloración, ausencia de dos filas de

escamas agrandadas en la región gular y su distribución altitudinal permiten diferenciarlo de *Cercosaura*; el género *Alejandroseps* se distribuye desde 2740 hasta 3740, mientras que *Cercosaura* se distribuye desde el nivel del mar hasta 1788 metros de altura (Echevarría et al. 2015). Los géneros *Incasaurus* **gen. nov.** y *Sachasaura* **gen. nov.** son dos linajes hermanos que anteriormente fueron asignados a *Proctoporus* y por sus similitudes en el patrón de escamación podrían asignarse al mismo género; sin embargo, los patrones de coloración, forma corporal y su distribución geográfica y altitudinal soportan el estatus de género de ambos linajes (Anexo 2, Tabla 3). Los machos de *Incasaurus* **gen. nov.** son más robustos respecto a *Sachasaura* **gen. nov.** que son gráciles; el patrón de coloración del vientre en machos de *Incasaurus* **gen. nov.** es negro con pequeñas manchas de color crema y en *Sachasaura* **gen. nov.** es rojo a rojo-anaranjado y ocasionalmente con pequeñas y difusas manchas oscuras (Fig. 19 y 21). Además, la distribución de *Incasaurus* **gen. nov.** se restringe al sur de Perú, desde la margen derecha del río Urubamba, del departamento de Cusco hasta el valle de Huancarani en el departamento de Puno, habitando los bosques nublados altos y pastizales húmedos desde 3500 hasta los 3820 metros de altura; en contraste con la amplia distribución de *Sachasaura* **gen. nov.** que se distribuye desde el departamento de Huánuco (centro de Perú) hasta el departamento de Santa Cruz (centro de Bolivia), habitando los bosques montanos húmedos y valles interandinos (el grupo *Sachasaura guentheri* habita netamente los bosques montanos) desde 1000 hasta los 3450 metros de altura.

Las propuestas presentadas en este estudio son las primeras hipótesis de clasificación resultantes de la polifilia de *Proctoporus*; si bien las especies son entidades reales (Mayr 1942, de Queiroz 2005), las clasificaciones a nivel de género son artificiales y se basan en la monofilia y sinapomorfías que ayuden a distinguir cada género de los demás. En ese sentido, las clasificaciones a nivel de género propuestas en este estudio son concordantes con la monofilia y la presencia de caracteres que ayudan a la identificación adecuada de los géneros. Además, se resalta el uso de patrones de coloración y la distribución geográfica, que ayudarán sustancialmente a los biólogos que no son especialistas del grupo a identificar a estos lagartos en terreno.

Una de las características resaltantes en *Proctoporus* sensu stricto es la longitud de las extremidades (carácter obtenido por la superposición de las extremidades anteriores y posteriores cuando son presionadas al cuerpo), lo que es concordante con los hábitos cursorial y semifosorial de las especies que conforman este género. Tanto *Proctoporus caideni* como *P. rahmi* poseen extremidades largas y son de hábitos cursoriales (Chávez et al. 2011, observación personal); sin embargo, en *P. spinalis* no hay datos sobre su hábito, pero posee extremidades relativamente largas que permiten hipotetizar que tiene hábito cursorial. Las especies *Proctoporus lacertus*, *P. machupicchu*, *P. pachyurus* tienen extremidades cortas y el cuerpo ligeramente alargado y *P. oreades* posee las extremidades ligeramente alargadas; por lo tanto, se hipotetiza sus hábitos semifosoriales. Las especies mencionadas y las especies

que pertenecen a los géneros *Alejandrosaurus*, *Incasaurus*, *Perusaura* y *Sachasaura* tratadas en este estudio son de hábitos semifosoriales (Uzzell 1970, Doan & Castoe 2003, Goicoechea et al. 2013); asimismo, los géneros *Alejandrosaurus*, *Perusaurus*, *Proctoporus* y *Sachasaura* están relacionadas filogenéticamente y la similitud morfológica entre especies es esperable (Fišer et al. 2018). Sin embargo, estas características también están presentes en otros linajes divergentes de Cercosaurinae como *Andinosaura* (Sánchez-Pacheco et al. 2012), *Oreosaurus* (Rivas et al. 2005), *Petracola* (Doan & Castoe 2005), *Riama* (Aguirre-Peñañiel et al. 2014) y *Wilsonosaura* (Moravec et al. 2018). Todos los géneros mencionados tienen extremidades reducidas y son de hábitos semifosoriales; además, habitan la Cordillera de los Andes, desde Venezuela hasta Bolivia; por lo tanto, a pesar de que no se realizó ningún estudio formal, se puede hipotetizar que la reducción de extremidades en estos géneros es producto de procesos evolutivos convergentes asociados a un estilo de vida semifosorial (Schluter 1990, Losos 2010). La convergencia de rasgos también ha sido observada en otros linajes de vertebrados ectotermos que habitan la Cordillera de los Andes como anfibios (De la Riva et al. 2018, Catenazzi et al. 2020) y reptiles (Vásquez-Restrepo et al. 2019) y en plantas (Contreras-Ortiz et al. 2018). Además de la reducción de la longitud de las patas, estos linajes andinos de hábitos semifosoriales también desarrollaron otras modificaciones de rasgos morfológicos, como una cola robusta y párpados transparentes, que permiten a estos organismos tener un mejor desempeño en ambientes oscuros y

dominados por raíces y musgos, que son ambientes característicos de las tierras altas de la Cordillera de los Andes. Además, otros gimnoftálmidos que habitan las tierras bajas de la Amazonía desarrollaron una extrema elongación del cuerpo y reducción de extremidades (*Bachia*), pérdida del oído externo (*Rhachisaurus*) y la pérdida del párpado (*Tretioscincus*) como adaptaciones al estilo de vida semifosorial (Presch 1980, Rodrigues 1992, Pellegrino et al. 2001). Muchas de estas adaptaciones se originaron en múltiples linajes, excepto la pérdida del párpado que solo ocurrió una sola vez (Pellegrino et al. 2001). En este sentido, se comprende que, considerando solo la morfología, muchas de las especies que fueron incluidas en *Proctoporus* tengan la misma forma corporal y hayan sido incluidas en un solo género. En este nuevo contexto filogenético, surgen más preguntas sobre la evolución de estos taxa como: ¿Cuáles son los procesos subyacentes que impulsan la convergencia morfológica en Gymnophthalmidae? ¿La semifosorialidad es una innovación clave? ¿Cuál fue el papel que desempeñó el levantamiento de Cordillera de los Andes sobre la diversificación de Gymnophthalmidae? ¿La diversificación de Gymnophthalmidae pudo ser impulsada por un proceso de radiación adaptativa? Este estudio proporciona la resolución de las relaciones filogenéticas de *Proctoporus* y Cercosaurinae, que indudablemente permitirán responder estas y otras preguntas.

CONCLUSIONES

1.- El género *Proctoporus* es polifilético; por lo tanto, se proporciona una nueva hipótesis de clasificación a nivel de género que incluye la propuesta de cuatro géneros nuevos y la revalidación de *Opipeuter*.

2.- La nueva hipótesis filogenética permitió resolver las relaciones y reevaluar el estatus taxonómico de varias especies de *Proctoporus* sensu stricto. *Proctoporus chasqui* es filogenéticamente cercana a *P. caideni* y no posee características morfológicas y ecológicas que la validen como buena especie; por lo tanto, es considerada como sinónimo menor de *P. caideni*. *Proctoporus sucullucu* se anidó dentro del linaje de *P. lacertus*, por lo que también se considera como sinónimo de *P. lacertus*.

3.- No existe una sinapomorfía de *Proctoporus* sensu stricto; sin embargo, el género puede ser definido por una combinación de caracteres de escamación y patrones de coloración; además, se destaca la importancia de los patrones de distribución como evidencia adicional para determinar la identidad de las especies que pertenecen a *Proctoporus* y géneros afines.

REFERENCIAS

- Aldhebiani, A. Y. (2018). Species concept and speciation. *Saudi journal of Biological Sciences*, 25(3), 437–440.
- Andersson, L. G. (1914). A new *Telmatobius* and new teioid lizards from South America. *Arkiv för Zoologi*, 9, 1–12.
- Agapow, P. M., Bininda-Emonds, O. R., Crandall, K. A., Gittleman, J. L., Mace, G. M., Marshall, J. C., & Purvis, A. (2004). The impact of species concept on biodiversity studies. *The Quarterly Review of Biology*, 79(2), 161–179.
- Aguirre-Peñafiel, V., Torres-Carvajal, O., Sales-Nunes, P. M., Peck, M. R. & Maddock S. T. (2014). A new species of *Riama* Gray, 1858 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Tropical Andes. *Zootaxa* 3866(2), 246–260.
- Avila, L. J., Martínez, L. E., & Morando, M. (2013). Checklist of lizards and amphisbaenians of Argentina: an update. *Zootaxa*, 3616(3), 201–238.
- Avise, J. C. (2004). *Molecular markers, natural history and evolution*. EE.UU., Sunderland, Sinauer Associates.
- Barbour, T., & Noble, G. K. (1921). Amphibians and reptiles from southern Peru collected by the Peruvian expedition of 1914–1915 under the auspices of Yale

University and the National Geographic Society. *Proceedings of the United States National Museum*, 58, 609–620.

Betancourt, R., Reyes-Puig, C., Lobos, S. E., Yáñez-Muñoz, M. H., & Torres-Carvajal, O. (2018). Sistemática de los saurios *Anadia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) de Ecuador: límite de especies, distribución geográfica y descripción de una especie nueva. *Neotropical Biodiversity*, 4(1), 83–102.

Blair, C., Méndez de La Cruz, F. R., Ngo, A., Lindell, J., Lathrop, A., & Murphy, R. W. (2009). Molecular phylogenetics and taxonomy of leaf-toed geckos (Phyllodactylidae: Phyllodactylus) inhabiting the peninsula of Baja California. *Zootaxa*, 2027(1), 28–42.

Boettger, O. (1891). Reptilien und Batrachier aus Bolivia. *Zoologischer Anzeiger*, 14, 343–347.

Boulenger G. A. (1885). *Catalogue of the Lizards in the British Museum (Natural History) I–III*. Inglaterra, Londres: British Museum (Natural History).

Boulenger G. A. (1902). Descriptions of new batrachians and reptiles from the Andes of Peru and Bolivia. *Annals and Magazine of Natural History*, 7 (6), 394–402.

Boulenger G. A. (1908). Descriptions of new batrachians and reptiles discovered by Mr. M. G. Palmer in south-western Colombia. *Annals and Magazine of Natural History*, 8 (2), 515–522.

Boulenger, G. A. (1911). Descriptions of new reptiles from the Andes of South America, preserved in the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, 7(37), 19–25.

Burt, C. E., & Burt, M. D. (1931). South American lizards in the collection of the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 61, 227–395.

Carrillo, N. & Icochea, J. (1995). Lista taxonómica de los reptiles vivientes del Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural-UNMSM. SerieA*, (49).

Castoe, T. A., Doan, T. M., & Parkinson, C. L. (2004). Data partitions and complex models in Bayesian analysis: the phylogeny of gymnophthalmid lizards. *Systematic Biology*, 53(3), 448–469.

Catenazzi, A., Mamani, L., Lehr, E., & May, R. V. (2020). A new genus of terrestrial-breeding frogs (Holoadeninae, Strabomantidae, Terrarana) from Southern Peru. *Diversity*, 12(5), 184.

Chávez, G., Siu-Ting, K., Duran, V., & Venegas, P. J. (2011). Two new species of Andean gymnophthalmid lizards of the genus *Euspondylus* (Reptilia, Squamata) from central and southern Peru. *ZooKeys*, 109, 1–17.

Chávez, G., Catenazzi, A., & Venegas, P. J. (2017). A new species of arboreal microteiid lizard of the genus *Euspondylus* (Gymnophthalmidae: Cercosaurinae)

from the Andean slopes of central Peru with comments on Peruvian *Euspondylus*. *Zootaxa*, 4350(2), 301–316.

Contreras-Ortiz, N., Atchison, G. W., Hughes, C. E., & Madriñán, S. (2018). Convergent evolution of high elevation plant growth forms and geographically structured variation in Andean *Lupinus* (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 187(1), 118-136.

Cracraft, J. (1983). Species concepts and speciation analysis. In *Current ornithology* (pp. 159-187). Inglaterra, Boston, Springer.

de Grijis, P. 1936. *Prionodactylus rahmi*, eine neue Eidechse aus den Anden. *Zoologischer Anzeiger*, 116, 27–30.

De la Riva, I., Chaparro, J. C., Castroviejo-Fisher, S., & Padial, J. M. (2018). Underestimated anuran radiations in the high Andes: five new species and a new genus of Holoadeninae, and their phylogenetic relationships (Anura: Craugastoridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 182(1), 129–172.

De Queiroz, K. (1998). The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. In D. J. Howard, & S. H. Berlocher (Eds.), *Endless forms: Species and speciation* (pp. 57– 75). EE.UU., New York,: Oxford University Press.

De Queiroz, K. (2005). Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(suppl. 1), 6600–6607.

De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56(6), 879–886.

Díaz, M. I., Ttito, A., & Mamani, L. (2019). Una nueva localidad y reexaminación de la serie tipo de la lagartija Andina de Machu Picchu *Proctoporus machupicchu* Mamani, Goicoechea y Chaparro, 2015 (Squamata: Gymnophthalmidae). *Revista Peruana de Biología*, 26(4), 503–508.

Dirksen, L., & De la Riva, I. (1999). The lizards and amphisbaenians of Bolivia (Reptilia, Squamata): checklist, localities, and bibliography. *Graellsia*, 55, 199–215.

Doan, T. M. (2003). A new phylogenetic classification for the gymnophthalmid genera *Cercosaura*, *Pantodactylus* and *Prionodactylus* (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 137(1), 101–115.

Doan, T. M., & Castoe, T. A. (2003). Using morphological and molecular evidence to infer species boundaries within *Proctoporus bolivianus* Werner (Squamata: Gymnophthalmidae). *Herpetologica*, 59(3), 432–449.

Doan, T. M., & Schargel, W. E. (2003). Bridging the gap in *Proctoporus* distribution: a new species (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Andes of Venezuela. *Herpetologica*, 59(1), 68–75.

Doan, T. M., & Castoe, T. A. (2005). Phylogenetic taxonomy of the Cercosaurini (Squamata: Gymnophthalmidae), with new genera for species of *Neusticurus* and *Proctoporus*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143(3), 405–416.

Doan, T. F., Castoe, T. A. & Arizábal-Arriaga, W. (2005). Phylogenetic relationships of the genus *Proctoporus* sensu stricto (Squamata: Gymnophthalmidae), with a new species from Puno, Southeastern Peru. *Herpetologica*, 61(3): 325–336.

Dobzhansky, T. (1970). *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press.

Donoghue, M. J. (1985). A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist*, 172–181.

Echevarría, L., Barboza, A., & Venegas, P. (2015). A new species of montane gymnophthalmid lizard, genus *Cercosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae), from the Amazon slope of northern Peru. *Amphibian & Reptile Conservation*, 9(1), 34-44.

Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5), 1792–1797.

Fišer, C., Robinson, C. T., & Malard, F. (2018). Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Molecular Ecology*, 27(3), 613–635.

Goicoechea, N., Padial, J. M., Chaparro, J. C., Castroviejo-Fisher, S., & De la Riva, I. (2012). Molecular phylogenetics, species diversity, and biogeography of the Andean lizards of the genus *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(3), 953–964.

Goicoechea, N., Padial, J. M., Chaparro, J. C., Castroviejo-Fisher, S., & De La Riva, I. (2013). A taxonomic revision of *Proctoporus bolivianus* Werner (Squamata: Gymnophthalmidae) with the description of three new species and resurrection of *Proctoporus lacertus* Stejneger. *American Museum Novitates*, 2013(3786), 1–32.

Goicoechea, N., Frost, D. R., De la Riva, I., Pellegrino, K. C., Sites Jr, J., Rodrigues, M. T., & Padial, J. M. (2016). Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics*, 32(6), 624–671.

Hall, T. A. (1999, January). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41(41), 95–98.

Harris, D. M. (1994). Review of the teiid lizard genus *Ptychoglossus*. *Herpetological Monographs*, 226–275.

Hedges, S. B., Duellman, W. E., & Heinicke, M. P. (2008). New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, 1737(1), 1–182.

Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. EE.UU., Illinois, University of Illinois Press.

Kizirian, D. A. (1996). A review of Ecuadorian *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae) with descriptions of nine new species. *Herpetological Monographs*, 85–155.

Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Pääbo, S., Villablanca, F. X., & Wilson, A. C. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(16), 6196–6200.

Kok, P. J. (2015). A new species of the Pantepui endemic genus *Riolama* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the summit of Murisipán-tepui, with the erection of a new gymnophthalmid subfamily. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 174(3), 500–518.

Köhler, G. (2003). Two new species of *Euspondylus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Peru. *Salamandra*, 39 (1), 5–20.

Köhler, G., & Lehr, E. (2004). Comments on *Euspondylus* and *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Peru, with the description of three new species and a key to the Peruvian species. *Herpetologica*, 60(4), 501–518.

Köhler, G., & Vesely, M. (2007). The hemipenis of *Opipeuter xestus* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Salamandra*, 43, 1–3.

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1547–1549.

Linneo, C., 1753. *Species Plantarum*. In: Facsimile (Ed.), 1957, Inglaterra, Londres, Ray Society, British Museum.

Lohman, D. J., Ingram, K. K., Prawiradilaga, D. M., Winker, K., Sheldon, F. H., Moyle, R. G., Ng, K. L., Ong, P. S., Wang L. K., Braile T. M., Astuti D. & Meier R. (2010). Cryptic genetic diversity in “widespread” Southeast Asian bird species suggests that Philippine avian endemism is gravely underestimated. *Biological Conservation*, 143(8), 1885–1890.

Losos, J. B. (2010). Adaptive radiation, ecological opportunity, and evolutionary determinism. *American Naturalist*, 175, 623–639.

Lynch, J. D. (1975). A review of the Andean leptodactylid frog genus *Phrynopus*. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 35, 1–51.

Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2016). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.10. 2016.

Mallet, J., & Willmott, K. (2003). Taxonomy: renaissance or Tower of Babel?. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(2), 57–59.

Mamani, L., Goicoechea, N., & Chaparro, J. C. (2015). A new species of Andean lizard *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from montane forest of the Historic Sanctuary of Machu Picchu, Peru. *Amphibian and Reptile Conservation*, 9(1), 1–11.

Marques-Souza, S., Prates, I., Fouquet, A., Camacho, A., Kok, P. J., Nunes, P. M., ... & Barrio-Amorós, C. (2018). Reconquering the water: Evolution and systematics of South and Central American aquatic lizards (Gymnophthalmidae). *Zoologica Scripta*, 47(3), 255–265.

Mayden, R.L. (1997) A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. En M. F. Claridge, H. A. Dawah & M. R. Wilson (Eds.), *Species: The Units of Biodiversity*. Inglaterra, Londres, Chapman and Hall.

Mayer, F., & Helversen, O. V. (2001). Cryptic diversity in European bats. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1478), 1825–1832.

Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. EE.UU, Columbia, Columbia University Press.

Montanucci, R. R. (1973). Systematics and evolution of the Andean lizard genus *Pholidobolus* (Sauria: Teiidae). *Copeia* 1980 (1), 36–56.

Moravec, J., Šmíd, J., Štundl, J., & Lehr, E. (2018). Systematics of Neotropical microteiid lizards (Gymnophthalmidae, Cercosaurinae), with the description of a new genus and species from the Andean montane forests. *ZooKeys*, 774, 105–139.

Oliver, P. M., Adams, M., Lee, M. S., Hutchinson, M. N., & Doughty, P. (2009). Cryptic diversity in vertebrates: molecular data double estimates of species diversity in a radiation of Australian lizards (*Diplodactylus*, Gekkota). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1664), 2001–2007.

Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I., & Vences, M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in zoology*, 7(1), 16.

Pagel, M., & Meade, A. (2004). A phylogenetic mixture model for detecting pattern-heterogeneity in gene sequence or character-state data. *Systematic Biology*, 53(4), 571–581.

Palumbi, S., Martin, A., Romano, S., McMillan, W.O., Stice, L., & Grabowski, G. (1991). *The simple fool's guide to PCR*, Ver. 2.0. Honolulu, University of Hawaii, EEUU.

Pellegrino, K. C., Rodrigues, M. T., Yonenaga-Yassuda, Y., & Sites Jr, J. W. (2001). A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata,

Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(3), 315–338.

Peters, J. A., & Donoso-Barros, R. (1970). *Catalogue of the Neotropical Squamata pt. II: lizards and amphisbaenians*. EE.UU., Columbia.

Presch, W. (1980). Evolutionary history of the South American microteiid lizards (Teiidae: Gymnophthalminae). *Copeia* 1980, 36–56.

Pyron, R. A., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 93.

Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G and Suchard MA (2018) Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*. syy032.

Ray, J., 1686. *Historia plantarum*, Inghlaterra, London, Clark.

Rivas, G., Schargel, W.E. & Meik, J.M. (2005). A new species of *Riama* (Squamata: Gymnophthalmidae), endemic to the Península de Paria, Venezuela. *Herpetologica* 61(4), 461–468.

Rodrigues, M. T., Pellegrino, K. C. M., Dixo, M., Verdade, V. K., Pavan, D., Argolo, A. J. S., & Sites, J. W. (2007). A new genus of microteiid lizard from the Atlantic Forests of state of Bahia, Brazil, with a new generic name for *Colobosaura*

mentalis, and a discussion of relationships among the Heterodactylini (Squamata, Gymnophthalmidae). *American Museum Novitates*, 3565, 1–27.

Rodrigues, M. T. (1992). Herpetofauna das dunas interiores do Rio São Francisco: Bahia: Brasil. V. Duas novas espécies de *Apostolepis* (Ophidia, Colubridae). *Memórias do Instituto Butantan*, 54(2), 53–59.

Sánchez-Pacheco, S., Aguirre-Peñafiel, V., Torres-Carvajal, O. 2012. Lizards of the genus *Riama* (Squamata: Gymnophthalmidae): the diversity in southern Ecuador revisited. *South American Journal of Herpetology*, 7(3): 259–275.

Saint, K. M., Austin, C. C., Donnellan, S. C., & Hutchinson, M. N. (1998). C-mos, a nuclear marker useful for squamate phylogenetic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10(2), 259–263.

Schluter D. (2000). *The ecology of adaptive radiation*. Inglaterra, Oxford, Oxford University Press.

Simpson, G. G. (1951). The species concept. *Evolution*, 5(4), 285-298.

Stejneger, L. (1913). Results of the Yale peruvian expedition of 1911. Batrachians and reptiles. *Proceedings of the United States National Museum*, 45, 541–547.

Torres-Carvajal, O., & Mafla-Endara, P. (2013). Evolutionary history of Andean *Pholidobolus* and *Macropholidus* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68(2), 212–217.

Torres-Carvajal, O., Lobos, S. E., & Venegas, P. J. (2015). Phylogeny of Neotropical *Cercosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93, 281–288.

Torres-Carvajal, O., Lobos, S. E., Venegas, P. J., Chávez, G., Aguirre-Peñafiel, V., Zurita, D., & Echevarría, L. Y. (2016). Phylogeny and biogeography of the most diverse clade of South American gymnophthalmid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae, Cercosaurinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 99, 63–75.

Uetz, P., Freed, P. & Hošek, J. (eds.) (2020) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed [insert date here]

Uzzell T. M. (1958). Teiid lizards related to *Proctoporus luctuosus*, with the description of a new species from Venezuela. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 597, 1–15.

Uzzell, T. M. 1966. Teiid Lizards of the genus *Neusticurus* (Reptilia, Sauria). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 132(5), 279–327.

Uzzell, T. M. (1969). A new genus and species of Teiid lizard from Bolivia. *Postilla*, 129, 1–15.

Uzzell, T. M. (1970). Teiid lizards of the genus *Proctoporus* from Bolivia and Peru. *Postilla*, 142, 1–39.

Uzzell T. M. 1973. A revision of lizards of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucostict* and notes on the genus *Euspondylus* (Sauria, Teiidae). *Postilla*, 159, 1–67.

Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, 233–239.

Vásquez-Restrepo, J. D., Ibáñez, R., Sánchez-Pacheco, S. J., & Daza, J. M. (2019). Phylogeny, taxonomy and distribution of the Neotropical lizard genus *Echinosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae), with the recognition of two new genera in Cercosaurinae. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 189, 287–314.

Werner, F. (1910). Über neue oder seltene Reptilien des Naturhistorischen Museums in Hamburg. ii. Eidechsen. *Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten*, 27(suppl. 2), 1–46.

Witt, J. D., Threlloff, D. L., & Hebert, P. D. (2006). DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: Implications for desert spring conservation. *Molecular Ecology*, 15, 3073–3082.

Xia, X., Xie, Z., Salemi, M., Chen, L., & Wang, Y. (2003). An index of substitution saturation and its application. *Molecular phylogenetics and evolution*, 26(1), 1–7.

Xia, X. (2017). DAMBE6: new tools for microbial genomics, phylogenetics, and molecular evolution. *Journal of Heredity*, 108(4), 431–437.

ANEXOS

Anexo 1. Especies, vouchers y secuencias de ADN obtenidas de Genbank para este estudio. Grupo externo usado en este estudio (*).

Especies/Voucher	GenBank Accession					Fuente
	12S	16S	Cytb	ND4	c-mos	
<i>Anadia ocellata</i> _SMF90095	MH579588	MH579625	MH579659			Moravec et al. 2018
<i>Anadia petersi</i> _QCAZ 5068	KU902127	KU902208		KU902283	KU902048	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Anadia rhombifera</i> _QCAZ 6873	KU902129	KU902210		KU902285	KU902049	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Andinosaura aurea</i> _QCAZ9649	KY670682	KY681100		KY710831	KY670647	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Andinosaura crypta</i> _QCAZ6154	KY670685	KY681103		KY710834	KY670650	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Andinosaura kiziriani</i> _QCAZ9667	KY670689	KY681107		KY710836	KY670653	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Andinosaura laevis</i> _WB1330	KY670690	KY681108		KY799165	KY670654	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Andinosaura oculata</i> _QCAZ5474	KY670692	KY681110		KY710838	KY670656	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Andinosaura</i> <i>vespertina</i> _QCAZ10306	KY670694	KY681112		KY710840	KY670658	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Andinosaura vieta</i> _QCAZ5287	KY670696	KY681114		KY710842	KY670660	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Cercosaura argulus</i> _QCAZ 4888	KP874738	KP874790		KP874900	KP874842	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Cercosaura argulus</i> _NMP6V 72184	MH579589	MH579626	MH579660		MH579686	Moravec et al. 2018
<i>Cercosaura bassleri</i> _CORBIDI 11218	KP874744	KP874796		KP874906	KP874848	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Cercosaura doanae</i> _CORBIDI 650	KP874773	KP874825		KP874935	KP874875	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Cercosaura eigenmanni</i> _NMP6V 73112	MH579591	MH579628	MH579661			Moravec et al. 2018
<i>Cercosaura eigenmanni</i> _MPEG21550	KY555150	KY555222		KY555361	KY555358	Sturaro et al. 2017
<i>Cercosaura manicata</i> _QCAZ 5793	KP874746	KP874798		KP874908	KP874850	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Cercosaura ocellata</i> _MRT 977406	AF420677	AF420731		AF420883	AF420834	Pellegrino et al. 2001
<i>Cercosaura oshaughnessyi</i> _QCAZ 4623	KP874748	KP874800		KP874910	KP874852	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Cercosaura parkeri</i> _LG1553	KY555218	KY555289		KY555363	KY555292	Sturaro et al. 2017
<i>Cercosaura quadrilineata</i> _LG 936	AF420672	AF420717		AF420880	AF420830	Pellegrino et al. 2001
<i>Echinosaura brachycephala</i> _QCAZ 10824	KU902137	KU902218		KU902293	KU902055	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Echinosaura horrida</i> _QCAZ 8788	KU902139	KU902220		KU902295	KU902057	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Echinosaura keyi</i> _QCAZ 12485	KU902141	KU902222		KU902297	KU902059	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Echinosaura orcesi</i> _QCAZ 10022	KU902143	KU902224		KU902299	KU902061	Torres-Carvajal et al. 2016

<i>Rheosaurus</i>	<i>sulcarostrum_ROM</i>								
22892		AF206584	AF206584	AF206528					Kok 2015
<i>Euspondylus</i>	<i>excelsum_CORBIDI</i>								
14965		KU902198	KU902273		KU902354	KU902117			Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Gelanesaurus</i>	<i>cochranae_QCAZ</i>								
5587		KU902144	KU902225		KU902300	KU902062			Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Gelanesaurus</i>	<i>flavogularis_QCAZ</i>								
6943		KU902147	KU902228		KU902303	KU902065			Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Macropholidus</i>	<i>annectens_QCAZ</i>								Torres-Carvajal and Maffa-Endara
11121		KC894342	KC894356		KC894370	KP874877			2013
<i>Macropholidus</i>									Torres-Carvajal and Maffa-Endara
<i>huancabambae_CORBIDI</i>	10493	KC894344	KC894358		KC894372	KP874879			2013
<i>Macropholidus</i> sp.	_CORBIDI 12932	KP874774	KP874826		KP874936	KP874881			Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Neusticurus</i>	<i>bicarinatus_MRT</i>								
968462		AF420671	AF420708			AF420816			Pellegrino et al. 2001
<i>Neusticurus rudis_MRT</i>	926008	AF420689	AF420709		AF420905				Pellegrino et al. 2001
<i>Oreosaurus achlyens_ENS</i>	11010	KY670697	KY681115		KY799160				Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Oreosaurus shrevei_UWIZM</i>	2011.7	KY670700	KY681118			KY670663			Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Oreosaurus serranus_JJS</i>	548	KY670699	KY681117		KY799164	KY670662			Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Petracola</i>									
<i>ventrimaculatus_KU</i>	219838	AY507863	AY507883		AY507894	AY507910			Castoe et al. 2004
<i>Petracola ventrimaculatus_CORBIDI</i>									
9235		KJ948193	KJ948144		KJ948145	KJ948220			Aguirre-Penafiel et al. 2014
<i>Petracola waka_KU</i>	212687	AY507864	AY507876			AY507903			Castoe et al. 2004
									Torres-Carvajal and Maffa-Endara
<i>Pholidobolus affinis_QCAZ</i>	9641	KC894348	KC894362		KC894376	KP874883			2013
<i>Pholidobolus dicrus_QCAZ</i>	5304	KP874776	KP874828		KP874938	KP874885			Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Pholidobolus hillisi_QCAZ</i>	5000	KP090168	KP090171		KP090174	KP874888			Torres-Carvajal et al. 2014
<i>Pholidobolus macbrydei_KU</i>	218406	AY507848	AY507867		AY507886	AY507896			Castoe et al. 2004
									Torres-Carvajal and Maffa-Endara
<i>Pholidobolus montium_QCAZ</i>	4051	KC894346	KC894360		KC894374	KP874890			2013
<i>Pholidobolus prefrontalis_QCAZ</i>									Torres-Carvajal and Maffa-Endara
9908		KC894350	KC894364		KC894378				2013
<i>Pholidobolus</i> sp.1_MUSM	31843	MH579597	MH579633	MH579665		MH579691			Moravec et al. 2018
<i>Pholidobolus ulisesi_JCM</i>	310	MH579598	MH579634	MH579666		MH579692			Moravec et al. 2018
<i>Pholidobolus ulisesi_CORBIDI</i>									
12737		KP874788	KP874840		KP874949	KP874898			Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Pholidobolus vertebralis_QCAZ</i>	8688	KP874780	KP874832		KP874942	KP874892			Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Placosoma cordylinum_LG</i>	1006	AF420673	AF420734		AF420879	AF420823			Goicoechea et al. 2012
<i>Placosoma glabellum_LG</i>	940	AF420674	AF420742		AF420907	AF420833			Goicoechea et al. 2012
<i>Potamites ecleopus_MRT</i>	0472	AF420656	AF420748		AF420890	AF420829			Goicoechea et al. 2012

<i>Potamites erythrocularis</i> _CORBIDI						
15153	KU902152	KU902233		KU902308	KU902070	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Potamites juruazensis</i> _CORBIDI						
15504	KU902155	KU902237		KU902312	KU902074	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Potamites montanicola</i> _CORBIDI						
10791	KU902158	KU902240		KU902315	KU902077	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Potamites strangulatus</i> _QCAZ 6133	KU902159	KU902241		KU902316	KU902078	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Potamites trachodus</i> _CORBIDI						
15515	KU902162	KU902244		KU902319	KU902081	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Proctoporus bolivianus</i> _MNCN43679	JX435943	JX435997		JX436069	JX436043	Goicoechea et al. 2012
<i>Proctoporus bolivianus</i> _MNCN43662	JX435934	JX435993		JX436063	JX436035	Goicoechea et al. 2012
<i>Proctoporus</i> Ca1_MHNC5322	JX435945	JX435988			JX436045	Goicoechea et al. 2012
						Goicoechea et al. 2012 Torres-
<i>Proctoporus carabaya</i> _MNCN43675	JX435913	JX435980		JX436084	JX436017	Carvajal et al. 2016
<i>Proctoporus chasqui</i> _MUSM 31108	MH579601	MH579637	MH579667		MH579693	Moravec et al. 2018
<i>Proctoporus chasqui</i> _MNCN6771	JX435887	JX435946		JX436051	JX436003	Goicoechea et al. 2012
<i>Proctoporus guentheri</i> _UTA R-51515	AY507849	AY507872		AY225185	AY507900	Goicoechea et al. 2012
<i>Proctoporus guentheri</i> _UTA R-51517	AY507854	AY507873		AY225169	AY507901	Goicoechea et al. 2012
<i>Proctoporus iridescens</i> _MHNC6360	JX435924	JX435959		JX436075	JX436010	Goicoechea et al. 2012
<i>Proctoporus kiziriani</i> _MHNC5367	JX435907	JX435978		JX436091	JX436011	Goicoechea et al. 2012
<i>Proctoporus lacertus</i> _UTA R-51487	AY507850	AY507868		AY225180	AY507897	Doan & Castoe 2003
<i>Proctoporus laudahnae</i> _CORBIDI						
15558	KU902171	KU902250		KU902328	KU902090	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Proctoporus laudahnae</i> _CORBIDI						
15743	KU902172	KU902251		KU902329	KU902091	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Proctoporus oreades</i> _CORBIDI						
7225	KU902175	KU902254		KU902332	KU902094	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Proctoporus pachyurus</i> _CORBIDI						
11811	KU902178	KU902255		KU902335	KU902097	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Proctoporus rahmi</i> _MHNC11439	JX435893	JX435950		JX436056	JX436050	Goicoechea et al. 2012
<i>Proctoporus</i> sp. 1_CORBIDI 14624	KU902188	KU902263		KU902344	KU902107	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Proctoporus</i> sp. 2_CORBIDI 9636	KU902191	KU902266		KU902347	KU902110	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Proctoporus</i> sp. 3_CORBIDI 14693	KU902170	KU902249		KU902327	KU902089	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Proctoporus</i> sp. 4_MUSM 32727	MH579606	MH579642	MH579672		MH579698	Moravec et al. 2018
<i>Proctoporus spinalis</i> _CORBIDI 7241	KU902183	KU902260		KU902340	KU902102	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Proctoporus sucullucu</i> _MNCN44475	JX435895	JX435954		JX436058	JX436029	Goicoechea et al. 2012
<i>Proctoporus sucullucu</i> _MNCN44478	JX435896	JX435956		JX436059	JX436044	Goicoechea et al. 2012

<i>Proctoporus succullucu</i> _UTA R-						
51496	AY507858	AY507879		AY225177	AY507906	Castoe et al. 2004
<i>Proctoporus unsaaca</i> _UTA R-						
51488	AY507859	AY507882		AY225186	AY507908	Doan et al. 2005
<i>Proctoporus xestus</i> _MNCN 6160	JX435898	JX436002		JX436101		Goicoechea et al. 2012
<i>Proctoporus xestus</i> _MNCN 2425	JX435899	JX436001		JX436100	JX436007	Goicoechea et al. 2012
<i>Riama "Narino"</i> _SSP58	KY670711	KY681129		KY710849	KY670673	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Riama anatoloros</i> _QCAZ9169	KY670702	KY681120		KY710843	KY670664	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Riama balneator</i> _QCAZ 11099	KU902196	KU902271		KU902352	KU902115	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Riama cashcaensis</i> _QCAZ 10754	KJ948181	KJ948126		KJ948163	KJ948219	Aguirre-Penafiel et al. 2014
<i>Riama colomaromani</i> _QCAZ8753	KY670705	KY681123		KY710846	KY670667	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Riama columbiana</i> _ICN11294	KY670707	KY681125		KY710848	KY670669	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Riama labionis</i> _QCAZ 10411	KJ948171	KJ948120		KJ948147	KJ948218	Aguirre-Penafiel et al. 2014
<i>Riama meleagris</i> _QCAZ9846	KJ948183	KJ948133		KJ948168	KJ948212	Aguirre-Penafiel et al. 2014
<i>Riama orcesi</i> _QCAZ 10569	KU902197	KU902272		KU902353	KU902116	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Riama raneyi</i> _QCAZ9034	KY670715	KY681133		KY710853		Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Riama simotera</i> _QCAZ4120	KY670716	KY681134		KY710854	KY670676	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Riama stigmatoral</i> _QCAZ9946	KJ948192	KJ948123		KJ948160	KJ948208	Aguirre-Penafiel et al. 2014
<i>Riama striata</i> _MAR933	KY670718	KY681136		KY710855	KY670678	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Riama unicolor</i> _QCAZ9662	KY670719	KY681137		KY710856	KY670679	Sanchez-Pacheco et al. 2017
<i>Riama yumborum</i> _QCAZ10822	KJ948186	KJ948125		KJ948169	KJ948213	Aguirre-Penafiel et al. 2014
<i>Selvasaura brava</i> _MUSM 32718	MH579609	MH579645	MH579673		MH579700	Moravec et al. 2018
<i>Selvasaura</i> sp._CORBIDI 15117	KU902203	KU902278		KU902359	KU902122	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Selvasaura</i> sp._QCAZ 12798	KU902206	KU902281		KU902362	KU902125	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Wilsonosaura josyi</i> _CORBIDI 8815	KU902200	KU902275		KU902356	KU902119	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Wilsonosaura josyi</i> _CORBIDI 13634	KU902201	KU902276		KU902357	KU902120	Torres-Carvajal et al. 2016
<i>Wilsonosaura josyi</i> _MUSM 31160	MH579614		MH579679		MH579706	Moravec et al. 2018
<i>Wilsonosaura josyi</i> _NMP6V 75084	MH579617	MH579652	MH579681		MH579709	Moravec et al. 2018
<i>Wilsonosaura josyi</i> _MUSM 31994	MH579620	MH579655	MH579684		MH579711	Moravec et al. 2018
<i>Dendrosauridion yanesha</i> _MUSM						
25345	MH579624	MH579658	MH579685			Moravec et al. 2018
* <i>Alopoplosus viridiceps</i> _QCAZ						
10670	KP874789	KP874841		KJ705316	KP874899	Torres-Carvajal et al. 2014 Pellegrino et al. 2001, Teixeira et
* <i>Bachia flavescens</i> _LSUMZ H12977	AF420705	AF420753		AF420869	AF420859	al. 2013
* <i>Ecleopopus gaudichaudii</i> _LG 1356	AF420660	AF420738		AF420901	AF420855	Pellegrino et al. 2001
* <i>Gymnophthalmus leucomystax</i> _MRT 946613	AF420675	AF420715		AF420906	AF420824	Pellegrino et al. 2001
* <i>Rachisaurus brachylepis</i> _MRT						
887336	AF420665	AF420737		AF420877	AF420853	Pellegrino et al. 2001

Anexo 2. Revisión Taxonómica de *Proctoporus* y descripción de géneros nuevos.

Familia Gymnophthalmidae FITZINGER, 1826

Subfamilia Cercosaurinae GRAY, 1838

Tribu Cercosaurini GRAY, 1838

Género *Proctoporus* Tschudi, 1845

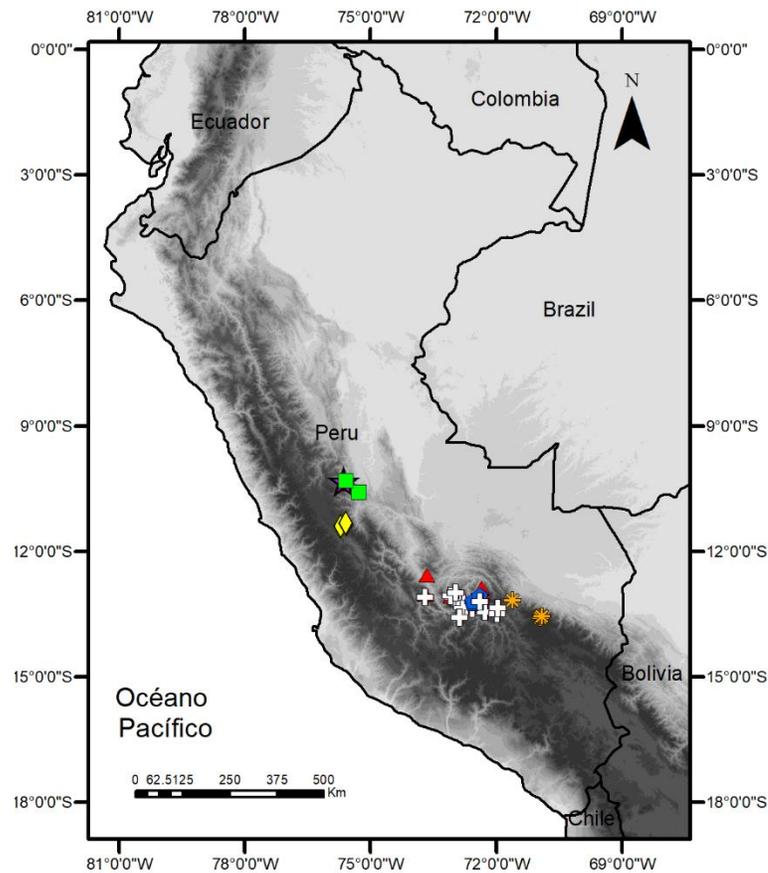
Especie tipo: *Proctoporus pachyurus* Tschudi, 1845.

Redefinición: Modificada de Doan y Castoe (2005). Lengua con papilas imbricadas en forma de escamas. Escamas de la cabeza lisas, sin estriaciones o rugosidades: frontonasal, frontal e interparietal única, frontoparietales y parietales pareadas; presencia o ausencia de prefrontales; nasales separadas. Párpados móviles, disco palpebral entero y transparente. Cinco infralabiales anteriores (cuatro en *Proctoporus machupicchu*); gulares posteriores cuadrangulares, las centrales no están diferenciadas de las laterales. Pentadáctilos; dígitos con uñas. Escamas dorsales cuadrangulares, alargadas, quilladas, yuxtapuestas, que forman solo líneas transversales; presencia de escamas reducidas entre las dorsales y ventrales. Ventrales agrandadas, cuadrangulares, lisas, yuxtapuestas, formando líneas longitudinales y transversales; algunas ventrales laterales pueden tener quillas difusas. Presencia de poros femorales en machos y en algunas hembras; poros preanales ausentes. Cola cilíndrica.

Diagnóstico: El género *Proctoporus* se puede diferenciar de otros miembros de la tribu Cercosaurini por la presencia de un disco palpebral entero (dividido en *Andinosaura*, *Anadia*, *Euspondylus*, *Gelanesaurus*, *Oreosaurus*, *Perusaurus gen. nov.*, *Petracola*, *Placosoma*, *Pholidobolus* y *Riama*); escamas dorsales quilladas (lisas en *Dendrosauridion*, *Petracola*, *Opipeuter*, *Oreosaurus*, ligeramente quilladas en *Wilsonosaura* y ligeramente rugosas en *Selvasaura*); tamaño de las escamas dorsales homogéneas (heterogéneas en *Centrosaura*, *Echinosaura*, *Gelanesaurus*, *Neusticurus*, *Potamites* y *Rheosaurus*); ausencia de escamas preanales (presentes en *Perusaurus gen. nov.* y *Riama*); cinco escamas infralabiales anteriores (3–4 en *Sachasaura gen. nov.* y *Perusaurus gen. nov.*); coloración ventral de los machos varía de negro a gris y ocasionalmente crema a rojo (rojo en *Alejandrosaurus gen nov.*).

Especies incluidas: *Proctoporus caideni*, *P. lacertus*, *P. machupicchu*, *P. rahmi*, *P. spinalis*, *P. oreades*, *P. pachyurus*, *P. sp1.* y *P. sp2.*

Figura 5. Distribución geográfica del género *Proctoporus*. *P. caideni* (triángulo rojo), *P. lacertus* (cruz blanca), *P. machupicchu* (pentágono azul), *P. rahmi* (asterisco naranja), *P. spinalis* (cuadrado verde), *P. oreades* (estrella púrpura), *P. pachyurus* (rombo amarillo).



Distribución: Se distribuye a través de la Cordillera de los Andes, desde el centro hasta el sur de Perú, entre los departamentos de Huánuco, Pasco, Junín, Ayacucho, Apurímac y Cusco (Fig. 5).

Proctoporus caideni (Köhler, 2003) **Comb. nov.**

Proctoporus chasqui (Chávez, Siu-Ting, Duran & Venegas, 2011)
Goicoechea et al. 2012.

Euspondylus chasqui Chávez, Siu-Ting, Duran & Venegas, 2011.

Euspondylus caideni Köhler, 2003.

Localidad tipo: Río Occobamba, sector Tocoqueyu (12°53'S, 72°21'O, 2780 m), Distrito Occobamba, provincia de Urubamba, departamento de Cusco, Perú.

Material tipo: USNM 60664 (holotipo, ♂), MCZ 12405, 12408, SMF 81844–45, USNM 60666–72 colectados en la localidad tipo; USNM 60729–30 colectados en el distrito de Ollantaytambo (13°16'S, 72°16'O); USNM 60745 colectado en Río Coshineri (12°33' S, 73°04' O). Todos los especímenes son machos excepto USNM 60668 y MCZ 12408.

Material de museo examinado: PERÚ: Cusco: La Convención: Huayopata: San Luis MUBI 14328–14332, 16309–10 (7 ♂), MUBI 14326–7, 14333–4, 15385, 16305–6, 16308 (8 ♀), MUBI 14236 (1 juvenil); Vilcabamba: Ututu: MUBI 2891, 289–4 (3 ♂), MUBI 2873, 2892, 2896–7 (4 ♀), MUBI 2895, 2898 (2 juveniles); Occobamba: Colcabamba: MUBI 15386–7 (2 ♂); Ayacucho: La Mar: Chuiquintirca: CORBIDI 6961–5, 6967, 8413, 8415–6, 8418–9, 8423 (12 ♂), 6955–6, 6968–9, 8414, 8417, 8420–2, 8424–5, 8431–2 (13 ♀); San Francisco: MUBI 6771, 15740 (2 ♂). Total: 54 especímenes examinados.

Literatura consultada: Köhler 2003, Chávez et al. 2011.

Diagnóstico: 1) cuerpo robusto y grande, SVL máximo 69.6 mm en machos y 68.6 mm en hembras; 2) cabeza plana, ligeramente ancha, 1.30–1.58 veces más larga que ancha; 3) cavidad timpánica distinguible y empotrada; 4) los miembros anteriores y posteriores se superponen cuando son presionadas al cuerpo; 5) nasales separadas por una frontonasal entera; 6) frontal, prefrontales, frontoparietales, parietales, interparietal, supratemporales y frenoocular presentes; 7) tres supraoculares y ocasionalmente cuatro, tres suboculares, 2–3 postoculares; 8) 16–28 temporales, dos supratemporales por lado; 9) serie superciliar completa con 4–5 escamas y ocasionalmente tres; 10) escama loreal presente, en contacto con las supralabiales; 11) siete supralabiales, ocasionalmente ocho, cuatro supralabiales anteriores; 12) siete infralabiales, ocasionalmente seis, cinco infralabiales anteriores; 13) tres pares de geniales, el primer y segundo par unidas, el tercer par separadas; 14) tres filas de escamas pregenales, siete filas de genales y ocasionalmente seis; 15) 39–45 filas de escamas dorsales transversales, 28–36 escamas dorsales longitudinales, rectangulares, quilladas y subimbricadas; 16) 18–22 filas de escamas ventrales transversales, 12 filas de escamas ventrales longitudinales, las laterales son reducidas, con quilla difusa, lisas, cuadrangulares y yuxtapuestas; 17) 40–47 escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 18) miembros anteriores y posteriores pentadáctilos y con uñas; 19) 14–18 laminillas subdigitales en el IV dedo de la mano y 21–24 en el IV dedo del pie; 20) 7–10 poros femorales por muslo en

machos y hembras; 21) seis escamas forman la placa anal, dos preanales y cuatro anales; 22) disco palpebral entero y transparente; 23) coloración en vida: en machos y hembras el dorso es marrón con una línea media dorsal de color crema bordeada por una línea longitudinal discontinua de color negro, los flancos son más claros y algunos tienen ocelos; el vientre es de color crema amarillento con algunas manchas de color negro, los flancos, la garganta y la región genital son de color anaranjado, algunas veces puede ser de color crema (Fig. 6).

Figura 6. Vista dorsolateral y ventral de *Proctoporus caideni*.



Proctoporus caideni puede ser diferenciado de *P. lacertus* y *P. machupicchu* (caracteres de las otras especies en paréntesis) por tener el cuerpo robusto,

extremidades anteriores y posteriores se superponen, las escamas laterales del vientre tienen quillas difusas y las hembras tienen 7–10 poros femorales por muslo (cuerpo grácil, las extremidades anteriores y posteriores no se superponen, escamas laterales del vientre sin quilla y las hembras tienen 0–5 poros femorales); de *P. oreades* por tener la cabeza robusta, hasta 28 escamas temporales y 12 escamas ventrales longitudinales (cabeza ligeramente angosta, hasta 18 escamas temporales y 10 escamas ventrales longitudinales); de *P. rahmi* por la presencia 39–45 escamas dorsales transversales, 7–10 poros femorales en hembras y ocelos en una sola línea lateral (51–57 escamas dorsales transversales, 0–1 poros femorales en hembras y ocelos conspicuos hasta en doble línea); de *P. spinalis* por tener la cabeza robusta y líneas dorsolaterales angostas y a veces discontinuas (cabeza ligeramente acuminada y líneas dorsolaterales anchas y continuas).

Distribución: Se distribuye a través de los bosques montanos de la Cordillera de los Andes desde el departamento de Pasco hasta Cusco, se distribuye altitudinalmente desde 2376 hasta 3050 metros de altura. Se reporta en los departamentos del Cusco: Colcabamba (Occobamba), San Luis (Huayopata) y Ututu (Vilcabamba); Ayacucho: Chiquintirca, San Francisco; y Pasco: Parque Nacional Yanachaga Chemillen.

Comentarios: Esta especie tiene una amplia distribución, desde el departamento del Cusco hasta el departamento de Pasco, es probable que exista más de una especie críptica.

Proctoporus lacertus (Stejneger, 1913) **Comb. nov.**

Oreosaurus lacertus Stejneger, 1913.

Proctoporus obesus Barbour & Noble, 1920.

Proctoporus bolivianus Uzzell, 1970.

Proctoporus sucullucu Doan & Castoe 2003.

Proctoporus lacertus Stejneger 1913: Goicoechea et al. 2013.

Localidad tipo: Sector Tincochaca, distrito de Vilcabamba, provincia de La Convención, departamento de Cusco, Perú.

Material tipo: USNM 49551 (Holotipo, ♂), USNM 49551 (paratipo) de la localidad tipo, USNM 49549 (paratipo) de Ollantaytambo; MCZ 12085 y 12087 (paratipos) de Tincochaca, Cusco.

Material de museo examinado: Perú, Cusco: MUBI 16087–92 (6 ♂) de Cachichina; MUBI 11165–67, 11169 16085–6 (6 ♂), MUBI 11168 (1 ♂) de Totorá, Santa Teresa; MUBI 11142, 11429, 11431, 13470–1, 13478–9 (7 ♂), MUBI

11143–5, 11430, 11432, 13348, 13469, 13472–3, 13480, 13505 (11 ♀) del Santuario Histórico de Machupicchu, Urubamba; MUBI 2808, 13299–302, 13311 (7, ♂), MUBI 13303–7, 13309–10 (7 ♀) de Soraypampa, zona de Amortiguamiento del Santuario Histórico de Machupicchu; MUBI 2880, 2884 (2 ♂), MUBI 2881–3, 2885–6 (5 ♀) de Ñusta Hispana; MUBI 2870–2, 2876, 2879 (5 ♂), MUBI 2869, 2875, 2877–8 (4 ♀) de la parta alta de la Ruta hacia Pampaconas; MUBI 2874 (♂), MUBI 2873 (♀) de Ututu, Vilcabamba; MUBI 2923–4, 2930, 2934–6, 2941, 2943, 2945–6 (10 ♂), MUBI 2925–9, 2931–3, 2937–40, 2942, 2944 (14 ♀) de Piscacucho; MUBI 14341 (1 ♂), 14342 (1 ♀) del Área de Conservación La Verónica, Urubamba, Cusco. Total: 86 especímenes.

Literatura consultada: Stejneger (1913), Uzzell (1970), Doan & Castoe (2003), Goicoechea et al. (2013).

Diagnóstico: 1) cuerpo poco robusto, de tamaño pequeño, SVL máximo 58.5 mm en machos y 55.1 mm en hembras; 2) cabeza plana, ligeramente acuminada, 1.23–1.58 veces más larga que ancha; 3) cavidad timpánica distinguible y empotrada; 4) miembros anteriores y posteriores no se superponen cuando son presionadas al cuerpo; 5) nasales separas por una frontonasal entera; 6) frontal, frontoparietales, parietales, interparietal y frenoocular presentes; 7) 2–3 supraoculares, 2–3 suboculares, dos postoculares, ocasionalmente tres; 8) 11–18 temporales, 2 supratemporales por lado; 9) serie superciliar completa con cuatro escamas y ocasionalmente 3 o 5; 10) escama loreal ausente; 11) siete

supralabiales y ocasionalmente ocho, cuatro supralabiales anteriores, ocasionalmente tres; 12) siete infralabiales, ocasionalmente seis, cinco infralabiales anteriores, ocasionalmente cuatro; 13) tres pares de geniales, el primer y segundo par de escamas unidas y el tercer par separados; 14) tres filas de escamas preguales, 6–8 filas de gulares; 15) 36–46 filas de escamas dorsales transversales, 24–32 escamas dorsales longitudinales, rectangulares, quilladas y subimbricadas; 16) 19–25 filas de escamas ventrales transversales, 10–12 filas de escamas ventrales longitudinales, lisas, cuadrangulares y yuxtapuestas; 17) 34–44 escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 18) miembros anteriores y posteriores pentadáctilos y con uñas; 19) 11–15 laminillas subdigitales en el dedo IV de la mano y 17–22 en el dedo IV del pie; 20) 5–8 poros femorales por muslo en machos y 0–3 en hembras; 21) ocho escamas forman la placa anal, dos preanales y seis anales, las escamas laterales de las anales son reducidas; 22) disco palpebral entero y transparente; 23) coloración en vida: en machos el dorso es marrón a marrón-oliva con líneas dorsolaterales de color crema que inician desde la parte posterior de la cabeza hasta la cola, tienen manchas negras dispersas en los flancos y algunas pueden aparentar ser ocelos; el vientre, garganta y la superficie ventral de la cabeza en adultos varía desde negro a gris-oscuro con los flancos y la cola de color anaranjado, en juveniles puede ser crema con manchas negras en cada escama; en las hembras el dorso es marrón claro con líneas dorsolaterales de color crema y manchas negras dispersas y discontinuas; el vientre es de color crema-amarillento con manchas oscuras en

la parte anterior de cada escama, la garganta y la cola es de color crema-amarillento con pequeñas manchas oscuras. La población de Ollantaytambo tiene el dorso gris-oliva a marrón-oliva con líneas dorsolaterales continuas más claras, tienen manchas negras dispersas y algunas veces pueden formar líneas dorsolaterales discontinuas; los flancos son similares al dorso, algunos machos pueden tener 1 a 6 ocelos, tienen pequeñas manchas rojo-anaranjadas dispersas; en los machos el vientre, la garganta y el mentón son de color crema con manchas negras irregulares y tienen flancos rojizos, la parte inferior de las piernas y la cola son rojo-anaranjadas con pequeñas manchas negras; en las hembras el vientre, la garganta y el mentón son de color crema con manchas oscuras difusas (Fig. 7).



Figura 7. Vista dorsolateral y ventral de machos de *Proctoporus lacertus*. Las figuras de la izquierda representan a la población de la localidad tipo, y las de la derecha a la población de Ollantaytambo.



Proctoporus lacertus se puede diferenciar de *P. caideni*, *P. oreades*, *P. rahmi* y *P. spinalis* por tener un cuerpo grácil, las extremidades anteriores y posteriores no se superponen, sin escamas loreales y no tienen quillas difusas en las escamas ventrales laterales (cuerpo robusto, las extremidades anteriores y posteriores se superponen cuando son presionadas al cuerpo, tienen escamas prefrontales y quillas difusas en las escamas ventrales laterales); de *P. pachyurus* por no tener escama loreal, con 36–46 escamas dorsales transversales (tiene escama loreal, 47–55 escamas dorsales transversales); de *P. machupicchu* por

no tener escama loreal y con cuatro geniales en contacto (tiene escama loreal y con seis geniales en contacto).

Distribución: Esta especie se distribuye a través de la Cordillera de los Andes de Perú, entre los departamentos de Ayacucho, Apurímac y Cusco. Se distribuye altitudinalmente desde los 2940 a 3950 metros de altura. Se reportan en las siguientes localidades: Chiquintirca en Ayacucho; Santuario Nacional del Ampay en Apurímac; Tincochaca, Ñusta Hispana, Ututu, Ruta a Pampaconas en Vilcabamba; Hornopampa, Palcay, Soraypampa, Pacaymayu Alto, Phuyupatamarca en el Santuario Histórico de Machupicchu, ACP La Verónica, Piscacucho, Calca y Kusilluchayoc en el departamento de Cusco.

Comentarios: Las poblaciones de la parte alta de Ollantaytambo que fueron erróneamente como *Proctoporus bolivianus* (Uzzell 1970, Doan & Castoe 2003) y *P. lacertus* (Goicoechea et al. 2013). Esta población corresponde a una nueva especie del género *Incasaurus*.

Proctoporus machupicchu Mamani, Goicoechea & Chaparro, 2015

Localidad tipo: PERÚ, departamento de Cusco, provincia de Urubamba, Santuario Histórico de Machupicchu, Aobamba (13°14'17"S, 72°33'15"O), 2730 metros de altura.

Material tipo: MUBI 13362 (holotipo ♀), MUBI 13373 (paratipo ♀) de Aobamba; MUBI 11815 (paratipo ♀) de Wiñaywayna, Santuario Histórico de Machupicchu.

Material de museo examinado: Perú: Cusco: MUBI 13362, 13373 (2 ♀) de Aobamba; MUBI 11815 (♀) de Wiñaywayna, Santuario Histórico de Machupicchu, Urubamba; MUBI 16307 (♂) de San Luis, Huayopata, La Convención, Cusco. Total: 04 especímenes.

Literatura consultada: Mamani et al. 2015, Díaz et al. 2019.

Diagnóstico: 1) cuerpo grácil y pequeño, SVL máximo 46.6 mm en hembras; 2) cabeza plana, ligeramente acuminada, 1.30–1.58 veces más larga que ancha; 3) cavidad timpánica distinguible y empotrada; 4) miembros anteriores y posteriores no se superponen cuando son presionadas al cuerpo; 5) nasales separadas por una frontonasal entera; 6) frontal, prefrontales, frontoparietales, parietales, interparietal, supratemporales y frenoocular presentes; 7) 2–3 supraoculares, tres suboculares, 2–3 postoculares; 8) 12–15 temporales, 2 supratemporales por lado; 9) serie superciliar completa con cuatro escamas, ocasionalmente la primera está expandida dorsalmente; 10) escama loreal presente, no está en contacto con las supralabiales; 11) 6–7 supralabiales, cuatro supralabiales anteriores; 12) seis infralabiales, cuatro infralabiales anteriores; 13) tres pares de geniales unidas; 14) tres filas de escamas pregulares, 6–7 filas de gulares; 15) 39–41 filas de escamas dorsales transversales, 28–31 escamas dorsales longitudinales, rectangulares, quilladas y subimbricadas; 16) 20–21 filas de

escamas ventrales transversales, 10 filas de escamas ventrales longitudinales, lisas, cuadrangulares y yuxtapuestas; 17) 41–48 escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 18) miembros anteriores y posteriores pentadáctilos y con uñas; 19) 10–12 laminillas subdigitales en el IV dedo de la mano y 14–17 en el IV dedo del pie; 20) 5–6 poros femorales por muslo en machos y ausente en hembras; 21) ocho escamas forman la placa anal, dos preanales y seis anales, las anales laterales son reducidas; 22) disco palpebral entero y transparente; 23) coloración en vida: las hembras tiene el dorso marrón oscuro con dos líneas dorsolaterales de color crema que pueden ser continuas o discontinuas, los flancos son similares al dorso; el vientre puede ser crema o anaranjado con manchas oscuras en la parte anterior de las escamas, simulando bandas transversales; la garganta y el mentón son crema o naranja con manchas oscuras irregulares; en machos juveniles el dorso es similar a las hembras, sin ocelos, el vientre es de color anaranjado intenso con algunas manchas oscuras pequeñas en cada escama (Fig. 8).

Proctoporus machupicchu se puede diferenciar de *P. caideni*, *P. oreades*, *P. rahmi*, *P. spinalis* por tener el cuerpo grácil, las extremidades anteriores y posteriores no se superponen, sin escamas loreales y sin quillas difusas en las escamas ventrales laterales (cuerpo robusto, las extremidades anteriores y posteriores se superponen cuando son presionadas al cuerpo, con escamas prefrontales y con quillas difusas en las escamas ventrales laterales); de *P. pachyurus* por tener 39–41 escamas dorsales transversales, la loreal no está en

contacto con las supralabiales (47–55 escamas dorsales transversales, la loreal está en contacto con las supralabiales); de *P. lacertus* por tener seis geniales en contacto y tener escama loreal (cuatro geniales en contacto y sin escama loreal).

Figura 8. Vista dorsolateral y ventral de *Proctoporus machupicchu*. Foto: Peter Condori.



Distribución: Esta especie se distribuye en los bosques montanos de la cordillera de Vilcabamba y Vilcanota, a ambos lados del río Urubamba. Se distribuye verticalmente desde los 2760 hasta 2966 metros de altitud. Se reportan en tres localidades: Aobamba y Wiñaywayna en el Santuario Histórico de Machupicchu,

provincia de Urubamba; y el Área de Conservación Privada San Luis, Huayopata, provincia de La Convención, en el departamento de Cusco.

Proctoporus oreades (Chávez, Siu-Ting, Duran & Venegas, 2011)

Euspondylus oreades Chávez, Siu-Ting, Duran & Venegas, 2011.

Proctoporus oreades (Chávez, Siu-Ting, Duran & Venegas, 2011). Torres-Carvajal et al. 2016.

Localidad tipo: PERÚ, departamento de Pasco, Santa Bárbara (10°20'29.1"S, 75°38'27.1" O), 3439 metros de altura.

Material tipo: CORBIDI 7219 (Holotipo), CORBIDI 7214, 7216–8, 7220, 7222, 7224–25 (8 paratipos ♀), CORBIDI 7215, 7221, 7229 (3 paratipos ♂), CORBIDI 7223 (juvenil), todos de la misma localidad del holotipo.

Material de museo examinado: Solo se examinó los 13 especímenes que corresponden al material tipo.

Literatura consultada: Chávez et al. 2011.

Diagnóstico: 1) cuerpo robusto y de tamaño medio, SVL máximo 60.7 mm en machos y 56.6 mm en hembras; 2) cabeza plana, 1.31–1.70 veces más larga que ancha; 3) cavidad timpánica distinguible y empotrada; 4) miembros anteriores y posteriores se superponen ligeramente cuando son presionadas al cuerpo; 5)

nasales separadas por una frontonasal entera; 6) frontal, frontoparietales, parietales, interparietal, supratemporales y frenoocular presentes, prefrontales presentes o ausentes; 7) tres supraoculares, tres suboculares, 2–3 postoculares; 8) 11–18 temporales, 2 supratemporales por lado; 9) serie superciliar completa con cuatro escamas, ocasionalmente 3 o 5; 10) escama loreal presente, en contacto con las supralabiales; 11) 7–8 supralabiales, cuatro supralabiales anteriores; 12) 6–7 infralabiales, cinco infralabiales anteriores, ocasionalmente cuatro; 13) tres pares de geniales, las primera y segunda unidas y la tercera separada, ocasionalmente las tres unidas; 14) tres filas de escamas pregenales, ocasionalmente dos, 5–7 filas de geniales; 15) 38–43 filas de escamas dorsales transversales, 29–34 escamas dorsales longitudinales, rectangulares, quilladas y subimbricadas; 16) 20–23 filas de escamas ventrales transversales, 10 filas de escamas ventrales longitudinales, las escamas laterales con quilla difusa, lisas, cuadrangulares y yuxtapuestas; 17) 39–44 escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 18) miembros anteriores y posteriores pentadáctilos y con uñas; 19) 10–13 laminillas subdigitales en el IV dedo de la mano y 17–20 en el IV dedo del pie; 20) 7–8 poros femorales por muslo en machos y 2–5 en hembras; 21) 4–6 escamas forman la placa anal, dos pre-anales y 2–4 post-anales; 22) disco palpebral entero y transparente; 23) coloración en vida: el dorso es marrón claro o marrón oscuro, con una línea dorsal media gruesa y bordeada por machas oscuras angostas, pueden ser continuas o discontinuas; los flancos son marrón oscuro con ocelos; el vientre, la garganta y el mentón son de color negro, tienen

franjas transversales blancas, gris-crema o gris-oliva con o sin manchas negras irregulares (Fig. 9).

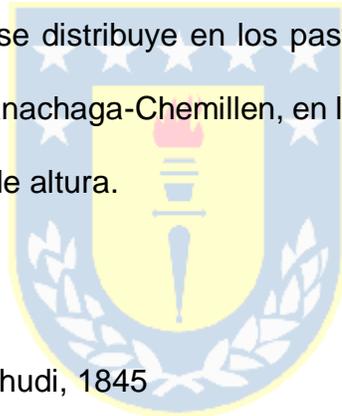
Figura 9. Vista lateral y ventral de *Proctoporus oreades*. Foto: J. Chaparro.



Proctoporus oreades se puede diferenciar de *P. pachyurus*, *P. lacertus* y *P. machupicchu* por tener el cuerpo robusto, las extremidades anteriores y posteriores se superponen ligeramente y las escamas laterales del vientre tienen quillas difusas (cuerpo grácil, las extremidades anteriores y posteriores no se superponen, escamas laterales del vientre sin quilla); de *P. caideni* por tener la cabeza ligeramente angosta, hasta 18 escamas temporales y 10 escamas ventrales longitudinales (cabeza robusta, hasta 28 escamas temporales y 12

escamas ventrales longitudinales); de *P. rahmi* por tener la cabeza ligeramente acuminada, de 38–43 escamas dorsales transversales, 10 escamas ventrales transversales y ocelos usualmente ausentes (cabeza robusta, 51–57 escamas dorsales transversales, 12 escamas ventrales transversales y ocelos conspicuos hasta en doble fila); de *P. spinalis* por tener líneas dorsolaterales difusas, angostas y discontinuas, las extremidades anteriores y posteriores se superponen ligeramente (línea dorsolateral notoria, ancha, continua, las extremidades anteriores y posteriores se superponen).

Distribución: Esta especie se distribuye en los pastizales húmedos de la parte alta del Parque Nacional Yanachaga-Chemillen, en los Andes Centrales de Perú. Se registró a 3400 metros de altura.



Proctoporus pachyurus Tschudi, 1845

Material tipo: MN (dos especímenes sintipos no numerados) depositados en el Muséum D'Histoire Naturelle Neuchatel de Francia

Localidad tipo: Valle del río Chanchamayo, Tarma, Junín, Perú.

Material de museo examinado: PERÚ: Junín: Tarma: Cerro San Cristóbal: MUBI 4690, 4693, 4696, 4701, 4703–6 (8 ♂), 4692, 4697–8, 4700 (4 ♀); Palca: MHNSM 13882, 13890, 13893 (3 ♀) 13887–8, 13891 (3 ♂), 13889, 13893 (2 juveniles); Tarma: MHNSM 13905, 13908, 13910–11 (4 ♂), 13906–7, 13908, 13912–16 (8

♀); Huasi Huasi: 16646–7 (2 ♂), MHNSM 16644 (1 ♀). Total: 35 especímenes examinados.

Literatura consultada: Uzzell (1970), Doan & Castoe (2003), Goicoechea et al. (2013).

Diagnóstico: 1) cuerpo grácil y pequeño, SVL máximo 52.8 mm en machos y 51.2 mm en hembras; 2) cabeza plana, ligeramente acuminada, 1.21–1.44 veces más larga que ancha; 3) cavidad timpánica distinguible y empotrada; 4) los miembros anteriores y posteriores no se superponen cuando son presionadas al cuerpo; 5) nasales separadas por una frontonasal entera; 6) frontal, frontoparietales, parietales, interparietal, supratemporales, frenoocular presentes, sin prefrontales; 7) tres supraoculares, tres suboculares, 2–3 postoculares; 8) 17–26 temporales, dos supratemporales por lado y ocasionalmente una supratemporal; 9) serie superciliar completa con cuatro escamas y ocasionalmente cinco, la primera está expandida dorsalmente; 10) escama loreal presente, en contacto con las supralabiales; 11) 7–8 supralabiales, cuatro supralabiales anteriores; 12) 6–7 infralabiales, cinco infralabiales anteriores; 13) tres pares de geniales, el primer y segundo par en contacto, el tercer par separadas; 14) tres filas de escamas pregulares, 8–9 filas de gulares, ocasionalmente siete; 15) 49–55 filas de escamas dorsales transversales, 27–35 escamas dorsales longitudinales, rectangulares, quilladas y subimbricadas; 16) 23–27 filas de escamas ventrales transversales, 10–12 filas de escamas ventrales longitudinales, lisas,

cuadrangulares y yuxtapuestas; 17) 38–47 escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 18) miembros anteriores y posteriores pentadáctilos y con uñas; 19) 12–16 laminillas subdigitales en el IV dedo de la mano y 18–22 en el IV dedo del pie; 20) 8–10 poros femorales por lado en machos y 3–5 en hembras; 21) seis escamas forman la placa anal, dos preanales y cuatro anales; 22) disco palpebral entero y transparente; 23) coloración en vida: el dorso es gris oliva con dos líneas dorsolaterales, discontinuas y oscuras que inician desde la parte posterior de la cabeza hasta la cola; los flancos son similares al dorso y no tienen ocelos; el vientre es gris-amarillento con manchas oscuras difusas (Fig. 10).

Figura 10. Vista dorsolateral y ventral de *Proctoporus pachyurus*. Foto: Valia Herrera.



Proctoporus pachyurus puede ser diferenciado de *P. caideni*, *P. oreades*, *P. rahmi*, *P. spinalis* por tener el cuerpo grácil, extremidades anteriores y posteriores no se superponen, ausencia de escamas prefrontales y sin quillas difusas en las escamas ventrales laterales (cuerpo robusto, las extremidades anteriores y posteriores se superponen cuando son presionadas al cuerpo, presencia de escamas prefrontales y quillas difusas en las escamas ventrales laterales); de *P. lacertus* por tener escama loreal y escamas dorsales transversales entre 47–61 (ausencia de loreal y escamas dorsales transversales menor a 46); de *P. machupicchu* por tener cuatro geniales en contacto, la loreal y las supralabiales en contacto y escamas dorsales transversales entre 47–61 (seis geniales en contacto, la loreal no está en contacto con las supralabiales, escamas dorsales transversales menor a 41).

Distribución: Se distribuye en zonas altas del valle del río Chanchamayo, se distribuye verticalmente desde 2900 hasta 3800 metros de altura, en las localidades de Tarma, Huasi-Huasi, Palca y cerro San Cristóbal del distrito de Tarma, departamento de Junín, Perú.

Comentarios: En el estudio publicado por Goicoechea et al. (2012) reportaron tres especímenes (MUBI 4599, 4689, 11439) para el departamento de Cusco, se revisó la base de datos del MUBI y los especímenes mencionados. De estas, solo un individuo (MUBI 4689) corresponde a *Proctoporus pachyurus* y los otros dos individuos (MUBI 4599) corresponden a *P. rahmi*. Además, el individuo de *P.*

pachuyrus fue colectado en el departamento de Junín (11°24'19.78 S, 75°42'16.31" O).

Proctoporus rahmi (De Grijns, 1936)

Prionodactylus rahmi De Grijns, 1936

Euspondylus rahmi – Peter & Orejas-Miranda 1970: 121

Proctoporus rahmi – Torres-Carvajal et al. 2016

Localidad tipo: Andes de Cusco, Perú.

Material tipo: ZMH 5221, perdido (Hallerman, comunicación personal).

Material de museo examinado: MUBI 4555, 4577–8, 4592, 4688 (5 ♂), MUBI 4556, 4559, 4569, 4599 (4 ♀) de Esperanza, Estación Biológica Wayquecha, Paucartambo; MUBI 5849, 5863–6, 6065, MUSA 1516, 1515 (8 ♂); MUBI 5847–8, 5853–8, 5862, 6066–7, 6069, 12885, MUSA 1532, MUSM 30275, 30284 (16 ♀), MUSM 30293, 30296, MUBI 12877 (3 juveniles). Total: 36 especímenes.

Literatura consultada: de Grijns 1936, Köhler & Lehr 2004.

Diagnóstico: 1) cuerpo robusto y grande, SVL máximo 78.9 mm en machos y 80.6 mm en hembras; 2) cabeza plana, robusta, ligeramente acuminada, 1.23–1.57 veces más larga que ancha; 3) cavidad timpánica distinguible y empotrada; 4)

miembros anteriores y posteriores se superponen cuando son presionadas al cuerpo; 5) nasales separas por una frontonasal entera; 6) frontal, prefrontales, frontoparietales, parietales, interparietal, supratemporales y frenoocular presentes; 7) cuatro supraoculares, tres suboculares, tres postoculares, ocasionalmente cuatro; 8) 16–26 temporales, 2–3 supratemporales por lado; 9) serie superciliar completa de 4–5 escamas; 10) escama loreal presente, esta en contacto con las supralabiales; 11) 7–8 supralabiales, cuatro supralabiales anteriores; 12) 7–8 infralabiales, cinco infralabiales anteriores; 13) tres pares de geniales, el primer y segundo par en contacto y el tercer separados; 14) tres filas de escamas pregulares, 8–10 filas de gulares; 15) 51–57 filas de escamas dorsales transversales, 40–45 escamas dorsales longitudinales, rectangulares, quilladas y subimbricadas, con numerosas escamas laterales pequeñas; 16) 21–24 filas de escamas ventrales transversales, 12 filas de escamas ventrales longitudinales lisas, cuadrangulares y yuxtapuestas; 17) 39–44 escamas alrededor de la mitad del cuerpo, las escamas laterales tienen quilla difusa y son pequeñas; 18) miembros anteriores y posteriores pentadáctilos y con uñas; 19) 14–17 laminillas subdigitales en el IV dedo de la mano y 21–24 en el IV dedo del pie; 20) 10–13 poros femorales por muslo en machos y 0–1 en hembras; 21) 4–6 escamas forman la placa anal, dos preanales y cuatro anales; 22) disco palpebral entero y transparente; 23) coloración en vida: en machos y hembras el dorso es marrón oscuro con numerosas manchas de color crema distribuidas irregularmente; los flancos son similares al dorso, tienen ocelos conspicuos que

pueden formar doble fila longitudinal; el vientre, la garganta y el mentón es gris con algunas manchas crema dispersas (Fig. 11).

Proctoporus rahmi se puede diferenciar de *P. pachyurus*, *P. lacertus* y *P. machupicchu* por tener el cuerpo robusto, las extremidades anteriores y posteriores se superponen y las escamas laterales del vientre tienen quillas difusas (cuerpo grácil, las extremidades anteriores y posteriores no se superponen, escamas laterales del vientre sin quilla); de *P. caideni* por tener 51–57 escamas dorsales transversales, 0–1 poros femorales en hembras y ocelos conspicuos hasta en doble línea (39–45 escamas dorsales transversales, 7–10 poros femorales en hembras y ocelos en una sola línea lateral); de *P. oreades* por tener la cabeza robusta, 51–57 escamas dorsales transversales, 12 escamas ventrales transversales y ocelos conspicuos hasta en doble fila (cabeza ligeramente acuminada, de 38–43 escamas dorsales transversales, 10 escamas ventrales transversales y ocelos usualmente ausentes); de *P. spinalis* por tener cuatro supraoculares, 51–57 escamas dorsales transversales y 40–45 longitudinales (tres supraoculares, 38–43 escamas dorsales transversales y 28–36 longitudinales).

Figura 11. Vista dorsolateral y ventral de un adulto (arriba) y un juvenil (abajo) de *Proctoporus rahmi*. Foto: J. Chaparro.



Distribución: Se distribuye entre los bosques nublados de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes del sureste de Perú, altitudinalmente se distribuye desde 2200 hasta 2670 metros de altura. Se reportan para dos localidades: Esperanza y Pillahuata en Valle de Kosñipata (parte alta del Parque Nacional del Manu) y el valle del Marcapata, en el departamento de Cusco.

Proctoporus spinalis (Boulenger, 1911)

Prionodactylus spinalis Boulenger, 1911

Euspondylus spinalis – Burt & Burt 1933

Proctoporus spinalis –Torres-Carvajal et al. 2016

Localidad tipo: PERÚ: departamento de Pasco, distrito de Huancabamba.

Material tipo: BMNH.8.31.44–57 (sintipos).

Material de museo examinado: Perú: Pasco: MUBI 14505 (♀), 14506 (♂) de Huancabamba; CORBIDI 7234, 7237, 7240–1 (4 ♂), CORBIDI 7246 (♀) de Osaplaya, CORBIDI 11573–5 (♀) de Shollet Forest, CORBIDI 10177, 10232–3, 10276 (4 ♂), CORBIDI 10208, 10231 (2 ♀) de lugar 1; MUSM 19965 (♂), 19964 (♀) de Cuevablanca, MUSM 23527 (♂), 28856 (♀), MUSM 17725–6 (2 ♂), 23528 (♀) de Oxapampa. Total: 23 individuos.

Literatura consultada: Boulenger 1911. Burt & Burt 1933, Chávez et al. 2011.

Diagnóstico: 1) cuerpo robusto y de tamaño medio, SVL máximo 65.2 mm en machos y 61.6 mm en hembras; 2) cabeza plana, ligeramente acuminada, 1.33–1.69 veces más larga que ancha; 3) cavidad timpánica distinguible y empotrada; 4) los miembros anteriores y posteriores se superponen cuando son presionadas al cuerpo; 5) nasales separas por una frontonasal entera; 6) frontal, frontoparietales, parietales, interparietal, supratemporales y frenoocular presentes, las prefrontales pueden estar presentes o ausentes; 7) tres supraoculares, tres suboculares, 2–3 postoculares; 8) 12–18 temporales, 2–3 supratemporales por lado; 9) serie superciliar completa con cuatro escamas; 10)

escama loreal presente, en contacto con las supralabiales; 11) siete supralabiales, cuatro supralabiales anteriores; 12) siete infralabiales, cinco infralabiales anteriores; 13) tres pares de geniales, el primer y segundo par unidas y el tercer par separadas, ocasionalmente los tres pares están unidas; 14) tres filas de escamas preguales, 6–7 filas de gulares; 15) 38–43 filas de escamas dorsales transversales, 28–36 escamas dorsales longitudinales, hexagonales anteriormente y rectangulares posteriormente, quilladas y subimbricadas; 16) 19–22 filas de escamas ventrales transversales, 10–12 filas de escamas ventrales longitudinales, las escamas laterales con quillas difusas, lisas, cuadrangulares y yuxtapuestas; 17) 40–48 escamas alrededor de la mitad del cuerpo; 18) miembros anteriores y posteriores pentadáctilos y con uñas; 19) 13–17 laminillas subdigitales en el IV dedo de la mano y 18–24 en el IV dedo del pie; 20) 8–10 poros femorales por muslo en machos y 1–8 en hembras; 21) 6–8 escamas forman la placa anal, dos pre-anales y 4–6 post-anales; 22) disco palpebral entero y transparente; 23) coloración en líquido preservante: el dorso es marrón claro con líneas dorsolaterales gruesas de color negro y continuas; los flancos son marrón oscuro con ocelos y algunas manchas negras distribuidas irregularmente; el vientre, la garganta y el mentón es gris a gris-oscuro con manchas negras irregulares (Fig. 12).

Figura 12. Vista dorsal y ventral de un espécimen preservado de *Proctoporus spinalis*.



Proctoporus spinalis se puede diferencia de *P. pachyurus*, *P. lacertus* y *P. machupicchu* por tener el cuerpo robusto, las extremidades anteriores y posteriores se superponen y las escamas laterales del vientre tienen quillas difusas (cuerpo grácil, las extremidades anteriores y posteriores no se superponen, escamas laterales del vientre sin quilla); de *P. caideni* por tener la cabeza ligeramente acuminada y líneas dorsolaterales anchas y continuas (cabeza robusta y líneas dorsolaterales angostas y a veces discontinuas); de *P. oreades* por tener una línea dorsolateral notoriamente ancha, continua, y las extremidades anteriores y posteriores se superponen (líneas dorsolaterales

difusas, angostas y discontinuas, las extremidades anteriores y posteriores se superponen ligeramente); de *P. rahmi* por tener tres supraoculares, 38–43 escamas dorsales transversales y 28–36 longitudinales (4 supraoculares, 51–57 escamas dorsales transversales y 40–45 longitudinales).

Distribución: Se distribuye en los bosques montanos de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes Centrales de Perú; se distribuye altitudinalmente desde 2400 hasta 2800 metros de altura. Se reportan para cuatro localidades: Huancabamba, Osa Playa, Shollet Forest, Cueva Blanca en la provincia de Oxapampa, departamento de Pasco.

Género: *Opipeuter* Uzzell 1969



Proctoporus – Goicoechea et al. 2012, 2013.

Especie tipo: *Opipeuter xestus* Uzzell, 1969, por designación original.

Literatura consultada: Uzzell 1969, Carrillo & Icochea 1995, Dirksen & De la Riva 1999, Köhler & Vesely 2007, Avila et al. 2013.

Definición: Lengua con papilas imbricadas en forma de escamas. Escamas de la cabeza lisas sin estriaciones o rugosidades; frontonasal, frontal e interparietal única, prefrontales, frontoparietales y parietales pareadas; nasales separadas.

Párpados movibles, disco palpebral entero y transparente, infraocular única y alargada. Cinco infralabiales anteriores, con una línea labial clara desde la parte inferior del ojo hasta la inserción de los brazos; gulares posteriores irregulares y agrandadas con bordes redondeados. Pentadáctilos; dígitos con uñas. Escamas dorsales cuadrangulares, alargadas, lisas, yuxtapuestas y forman solo líneas transversales; presencia de escamas reducidas entre las dorsales y ventrales. Ventrales agrandadas, cuadrangulares, lisas, subimbricadas. Presencia de poros femorales en machos y en hembras; poros preanales ausentes. Cola cilíndrica (Fig. 13).

Figura 13. Vista dorsal y ventral de *Opipueter xestus*. Foto: O. Quinteros.

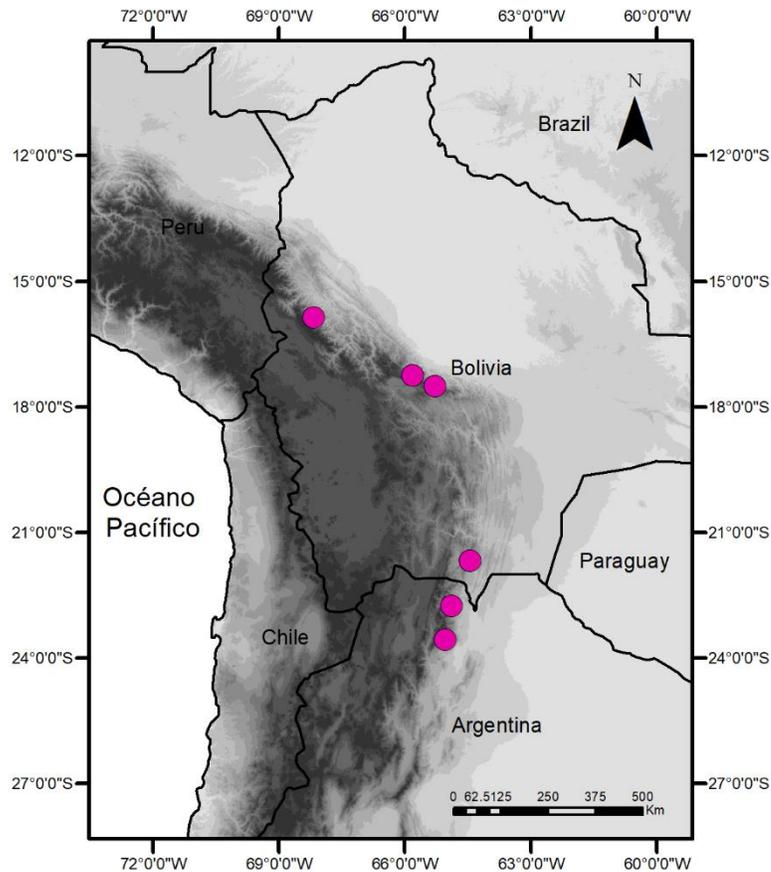


Diagnóstico: El género *Opipeuter* se difiere de todos los miembros de la tribu Cercosaurini por la presencia de una sola infraocular alargada; además, presenta un disco palpebral entero (dividido en *Andinosaura*, *Anadia*, *Euspondylus*, *Gelanesaurus*, *Macropholidus*, *Oreosaurus*, *Perusaurus* **gen. nov.** *Petracola*, *Placosoma*, *Pholidobolus* y *Riama*); tamaño de las escamas dorsales homogéneas (heterogéneas en *Centrosaura*, *Echinosaura*, *Gelanesaurus*, *Neusticurus*, *Potamites* y *Rheosaurus*); Ausencia de poros preanales (presente en *Perusaurus* y *Riama*); cinco escamas infralabiales anteriores (3–4 en *Incasaurus* **gen. nov.** y *Perusaurus* **gen. nov.**). escamas dorsales lisas (ligeramente rugosa en *Selvasaura*, lisas o ligeramente quilladas en *Wilsonosaura*, quilladas en *Alejandrosaurus* gen. n., *Incasaurus* **gen. nov.** y *Sachasaura* **gen. nov.**).

Especies: El género *Opipeuter* es monotípico y contiene a *Opipeuter xestus*.

Distribución: Se distribuye en la vertiente oriental a través de la Cordillera de los Andes. Desde el norte de Argentina hasta el departamento de La Paz en Bolivia; específicamente en los departamentos de La Paz, Cochabamba, Chuquisaca, Tarija y Santa Cruz en Bolivia; Jujuy y Salta en Argentina. Carrillo & Icochea (1995) reportan un registro para Perú; sin embargo, debido a la extensa revisión de material de museo de Perú y Bolivia durante el desarrollo de este estudio, se puede afirmar fehacientemente que *Opipeuter* no se distribuye en Perú (Fig. 13).

Figura 14. Distribución de género *Opipeuter*.



Material de museo examinado: *Opipeuter xestus*: CBF 617–8, 622–4, 2089, 3697, 4530–2 (10 ♂), CBF 619, 1861, 2090, 2331–2 (5 ♀), CBF 625 (juvenil) de La Paz; CBF 1694, G2-141, MHNCR 16, 204, 315, 334 (6 ♂), de Cochabamba; CBF 2072, 2074, 2294, 2296–7, 2303, 2753 (7 ♂), CBF 2071, 2073, 2291, 2295, 2748, 3279 (6 ♀), CBF 2298, 2749–52 (5 juveniles) de Tarija; todos los especímenes previenen de Bolivia. Total: 40 especímenes.

Género: *Perusaurus* gen. nov.

Especie tipo: *Perusaurus labioocularis*, (Köhler & Lehr 2004).

Literatura consultada: Köhler & Lehr 2004.

Etimología: El nombre genérico *Perusaurus* está formado por la combinación de Perú (país donde se distribuye la especie) y el sustantivo griego σαύρα (que significa lagarto); *saurus* es la forma plural.

Definición: Lengua con papilas imbricadas en forma de escamas. Escamas de la cabeza lisas sin estriaciones o rugosidades: frontonasal, frontal e interparietal única, prefrontal, frontoparietal y parietales pareadas; nasales separadas. Párpados móviles, disco palpebral dividido, 2–3 infraoculares, la tercera se expande inferiormente e interrumpe las supralabiales. 3–4 infralabiales anteriores; gulares posteriores ligeramente agrandadas y cuadrangulares. Pentadáctilos; dígitos con uñas. Escamas dorsales cuadrangulares, alargadas, lisas, rugosas o quilladas, subimbricadas y forman solo líneas transversales; presencia de escamas reducidas entre las dorsales y ventrales. Ventrales agrandadas, cuadrangulares, lisas, yuxtapuestas. Presencia de poros femorales y poros prelocales en machos y en hembras. Cola cilíndrica (Fig. 15).

Figura 15. Vista dorsolateral y ventral de una hembra adulta de *Perusaurus labioocularis*.

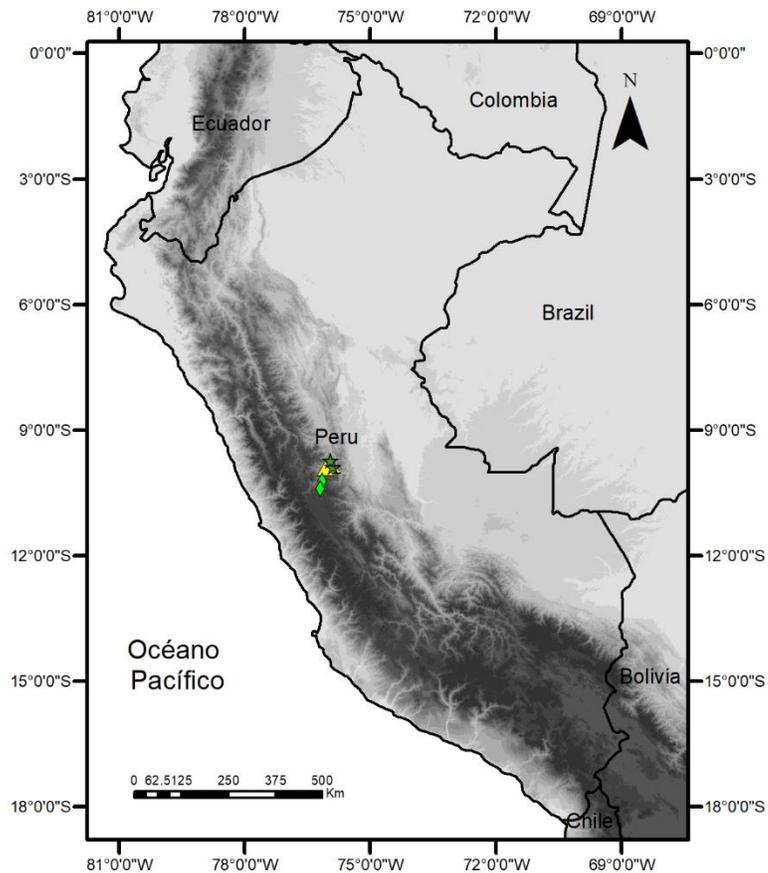


Diagnóstico: El género *Perusaurus* se diferencia de todos los géneros de la tribu Cercosaurini (excepto *Riama*) por la presencia de poros preanales; se puede diferenciar de *Riama* por la presencia de la tercera subocular que se extiende inferiormente separando las supralabiales excepto en *Riama labionis*; puede ser diferenciado de *Riama labionis* por la presencia de 2–3 supraoculares (4 en *Riama labionis*).

Especies incluidas: *Perusaurus labioocularis*, *P. laudahnae* y *P. sp1*. Se incluye a *P. labioocularis* por la presencia de poros precloacales y la condición de la

infraocular posterior que se expande inferiormente interrumpiendo las supralabiales.

Figura 16. Distribución del género *Perusaurus*. *P. labioocularis* (triángulo amarillo), *P. laudahnae* (estrella verde) y *P. sp1* (rombo verde).



Distribución: Se distribuye en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes en el centro de Perú, entre los bosques montanos y valles interandinos del departamento de Huánuco y Pasco. Se distribuye altitudinalmente desde los 2980 hasta 3300 metros de altura (Fig. 16).

Material de museo examinado: *Perusaurus laudahnae*: CORBIDI 16071–2, 16074, 16076–7, 16073 (6); *Perusaurus labioocularis*: MUBI 14252–4, 14232, 14251 (5); *Perusaurus* sp.: MUBI 11457–64, 13266, PFAUNA 446–9 (13). Total= 25.

Comentarios: Las dos especies (*Perusaurus labioocularis* y *P. laudahnae*) descritas de este género fueron asignadas originalmente al género *Proctoporus*. Posteriormente, Doan & Castoe (2005) basados en una filogenia morfológica reasignan a *P. labioocularis* a *Petracola* y *P. laudahnae* a *Riama*. Finalmente, Torres-Carvajal et al. (2016) basados en una filogenia molecular donde incluyó a un espécimen mal determinado como *R. laudahnae*, fue reasignada a *Proctoporus*. *Perusaurus laudahnae*, *P. labioocularis* y *P. sp. nov.* comparten características únicas mencionadas anteriormente que pueden dar la seguridad que estas especies pueden ser asignadas al mismo género.

Género: *Alejandrosaurus* gen. nov.

Especie tipo: *Alejandrosaurus bolivianus*, (Werner, 1910)

Literatura consultada: Werner 1910, Goicoechea et al. 2013

Etimología: El nombre genérico *Alejandrosaurus* está formado por la combinación del nombre Alejandro y el sustantivo Griego σαύρα (que significa lagarto); el género es la forma plural. Se nombra el nuevo género en honor a Alejandro

Mamani De la Cruz (1953–2018) en reconocimiento a sus años de trabajo en favor del desarrollo y la conservación de la biodiversidad en Bolivia.

Definición: Lengua con papilas imbricadas en forma de escamas. Escamas de la cabeza lisas sin estriaciones o rugosidades: frontonasal, frontal e interparietal única, prefrontal, frontoparietal y parietales pareadas; nasales separadas. Párpados móviles, disco palpebral entero. 4–5 infralabiales anteriores; gulares posteriores ligeramente agrandadas y cuadrangulares. Pentadáctilos y dedos con uñas. Escamas dorsales cuadrangulares, quilladas, subimbricadas y forman solo líneas transversales; presencia de escamas reducidas entre las dorsales y ventrales. Ventrales agrandadas, cuadrangulares, lisas, yuxtapuestas y forman líneas longitudinales y transversales. Presencia de poros femorales en machos y hembras, ausencia de poros precloacales. Cola cilíndrica (Fig. 17).

Diagnóstico: El género *Alejandrosaurus* se puede diferenciar de otros miembros de la tribu Cercosaurini por la presencia de un disco palpebral entero (dividido en *Andinosaura*, *Anadia*, *Euspondylus*, *Gelanesaurus*, *Macropholidus*, *Oreosaurus*, *Perusaurus* **gen. nov.** *Petracola*, *Placosoma*, *Pholidobolus* y *Riama*); escamas dorsales quilladas (lisa en *Dendrosauridion*, *Petracola*, *Opipeuter*, *Oreosaurus* y ligeramente rugosa en *Selvasaura*); tamaño de las escamas dorsales homogéneas (heterogéneas en *Centrosaura*, *Echinosaura*, *Gelanesaurus*, *Neusticurus*, *Potamites* y *Rheosaurus*); Ausencia de escamas preanales (presente en *Perusaurus* y *Riama*); el vientre en machos es rojo-anaranjado con

pequeñas manchas negras difusas (negro con pequeñas manchas crema en *Incasaurus*, gris y crema en *Proctoporus*); no se encontró caracteres externos concluyentes que las diferencien de *Sachasaura sp. nov.*, y *Wilsonosaura*; sin embargo, tienen distribuciones disjuntas con *Wilsonosaura* (Andes centrales de Perú), excepto con *Sachasaura* cuyos rangos de distribución se superponen; se puede diferenciar de *Sachasaura* por una combinación de caracteres como ausencia de un par de pregulares agrandadas (presente en el complejo *Sachasaura guentheri*) y distribución disjunta con *Sachasaura unsaacae*, *S. sp3*. (Andes de sur de Perú, desde Ayacucho hasta Cusco) y la presencia de dos filas de pregulares en *S. sp1*, *S. sp2*.



Figura 17. Vista dorsolateral y ventral de un macho adulto de *Alejandroseps bolivianus*.



Especies incluidas: *Alejandroseps bolivianus*, A. CA1.

Distribución: Se distribuye en la vertiente oriental a través de la Cordillera de los Andes del sureste de Perú y noroeste de Bolivia, en los valles interandinos y pastizales altoandinos del departamento de Puno en Perú y el departamento de La Paz en Bolivia. Se distribuye altitudinalmente desde los 2740 hasta 3740 metros de altura (Fig. 17).

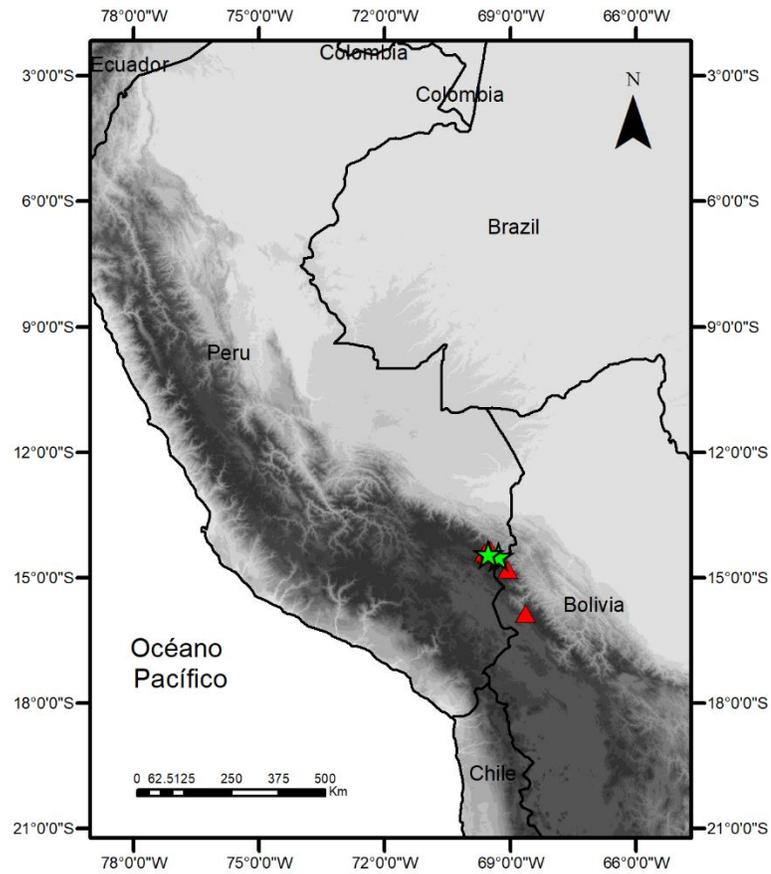
Material examinado: *Alejandroseps bolivianus*: CBF 350, 922-3, 1505-14, 1517-25, 1527-9, 1971-8, 2272-3, 2325-7, 2330, 2844-2849, 3437-9, 4252,

4263–9, 4600–4606, MUBI 11441–11449 (73); *Alejandrosaurus* sp.: MUBI 5322–3, 5346 (3). Total= 76.

Comentarios: Anderson (1914) y Doan et al. (2005) describieron *Proctoporus longicaudatus* y *P. subsolanus* respectivamente, ambas especies fueron sinonimizadas con *Alejandrosaurus bolivianus* (Uzzell 1970, Goicoechea et al. 2012, 2013). Solo *P. subsolanus* (Doan et al. 2005) fue sinonimizada en base a evidencia molecular; la segunda especie presenta una fuerte variación en la forma y número de escamas geniales respecto a *Alejandrosaurus bolivianus sensu stricto*, lo que podría dar indicios de una posible validación. A la fecha, aún no se obtuvo material genético de Pelechuco (localidad tipo de *P. longicaudatus*).



Figura 18. Distribución del género *Alejandrostaurus*. *A. bolivianus* (triángulo rojo), *A. sp1.* (estrella verde).



Género: *Incasaurus* gen. nov.

Especie tipo: *Incasaurus kiziriani* (Goicoechea et al., 2013).

Literatura consultada: Goicoechea et al., 2012, 2013.

Etimología: El nombre genérico *Incasaurus* está formado por la combinación del sustantivo quechua Inca y el sustantivo Griego σαύρα (que significa lagarto); el género es la forma plural. Se nombra el nuevo género en honor a la cultura Inca que habitó la Cordillera de los Andes.

Definición: Lengua con papilas imbricadas en forma de escamas. Escamas de la cabeza lisas sin estriaciones o rugosidades: frontonasal, frontal e interparietal única, frontoparietal y parietales pareadas; nasales separadas. Párpados móviles, disco palpebral entero. 4–5 infralabiales anteriores; gulares posteriores cuadrangulares y ligeramente agrandadas. Pentadáctilos, dígitos con uñas. Escamas dorsales rectangulares, quilladas, subimbricadas y forman solo líneas transversales; presencia de escamas reducidas entre las dorsales y ventrales. Ventrales agrandadas, cuadrangulares, lisas, yuxtapuestas y forman líneas longitudinales y transversales, las ventrales laterales tienen quilla difusa. Presencia de poros femorales en machos y hembras, ausencia de poros prelocales. Cola cilíndrica. En todos los machos adultos el vientre es negro con manchas crema irregulares.

Diagnóstico: El género *Incasaurus* se puede diferenciar de otros miembros de la tribu Cercosaurini por la presencia de un disco palpebral entero (dividido en *Andinosaura*, *Anadia*, *Euspondylus*, *Gelanesaurus*, *Macropholidus*, *Oreosaurus*, *Perusaurus* **gen. nov.** *Petracola*, *Placosoma*, *Pholidobolus* y *Riama*); escamas dorsales quilladas (lisa en *Dendrosauridion*, *Petracola*, *Opipeuter*, *Oreosaurus* y

ligeramente rugosa en *Selvasaura*); tamaño de las escamas dorsales homogéneas (heterogéneas en *Centrosaura*, *Echinosaura*, *Gelanesaurus*, *Neusticurus*, *Potamites* y *Rheosaurus*); Ausencia de escamas preanales (presente en *Perusaurus* y *Riama*); escamas gulares ligeramente agrandadas en la parte posterior (notoriamente agrandas en medio en *Cercosaura*); en los machos el vientre es negro con manchas cremas irregulares (el vientre es negro sin manchas cremas, crema, gris o gris-oscuro en machos de *Proctoporus*; rojo-anaranjado con pequeñas manchas difusas en machos de *Alejandrosaurus* **gen. nov.** y *Sachasaura*); en machos el cuerpo es mediano y robusto (pequeño y grácil en *Alejandrosaurus* y *Sachasaura*) (Fig. 19).



Figura 19. Vista dorsolateral y ventral de un macho adulto de *Incasaurus* CA6.



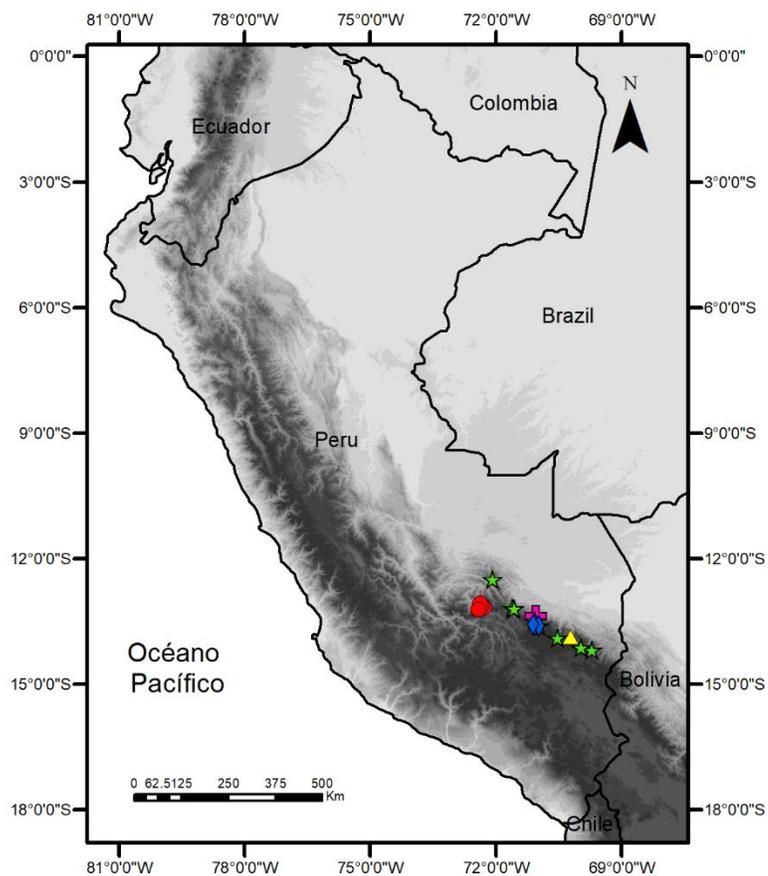
Especies incluidas: *Incasaurus carabaya*, *I. iridescens*, *I. kiziriani*, *I. CA6*.

Distribución: Se distribuye en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes del sureste de Perú, habitan los bosques montanos y pastizales húmedos del departamento de Cusco. Se distribuye altitudinalmente desde los 3500 hasta 3820 metros de altura (Fig. 20).

Material de museo examinado: *Incasaurus kiziriani*: MUBI 5366–7, 5369, 4680, 5683–5685, 5859, 5861 (9); *Incasaurus carabaya*: MUBI 5422, 5428, 5430, 5431, 11579–82, 11584, 11849–51 (12); *Incasaurus iridescens*: MUBI 5359–61, 5421,

5699–702 (8); *Incasaurus* CA3: MUBI 14325, 14745, 14748–50, 16093–7, 16251–2, 16252, 16255 (13). Total=42.

Figura 20. Distribución del género *Incasaurus*. *I. carabaya* (triángulo amarillo), *I. iridescens* (estrella verde), *I. kiziriani* (rombo azul) y *I. CA6* (círculo rojo).



Comentarios: El género *Incasaurus* es un linaje hermano de *Sachasaura*, ambos podrían pertenecer a un mismo género; sin embargo, las diferencias morfológicas como el tamaño, coloración, su distribución geográfica, altitudinal y hábitats refuerzan su separación.

Género: *Sachasaura* gen. nov.

Especie tipo: *Sachasaura unsaacae* (Doan & Castoe, 2003).

Literatura consultada: Doan & Castoe 2003, Goicoechea et al. 2013.

Etimología: El nombre genérico *Sachasaura* está formado por la combinación del sustantivo Quechua *Sacha* (que significa bosque) y el sustantivo Griego σαύρα (que significa lagarto); el género es la forma femenina.

Definición: Lengua con papilas imbricadas en forma de escamas. Escamas de la cabeza lisas sin estriaciones o rugosidades: frontonasal, frontal e interparietal única, frontoparietal y parietales pareadas; nasales separadas. Párpados móviles, disco palpebral entero. 4–5 infralabiales anteriores; presencia o ausencia de un par de pregulares agrandadas; escamas gulares posteriores cuadrangulares o rectangulares con bordes romos. Pentadáctilos, dígitos con uñas. Escamas dorsales rectangulares, quilladas, subimbricadas y forman solo líneas transversales; presencia de escamas reducidas entre las dorsales y ventrales. Ventrales agrandadas, cuadrangulares, lisas, yuxtapuestas y forman líneas longitudinales y transversales. Presencia de poros femorales en machos y hembras, ausencia de poros precloacales. En machos adultos el vientre es crema a naranja-rojizo con pequeñas manchas oscuras, difusas e irregulares. Cola cilíndrica (Fig. 21).

Figura 21. Vista dorsolateral y ventral de dos machos de *Sachasaura guentheri* (izquierda) y *S. sp1* (derecha).



Diagnóstico: El género *Sachasaura* se puede diferenciar de otros miembros de la tribu Cercosaurini por la presencia de un disco palpebral entero (dividido en *Andinosaura*, *Anadia*, *Euspondylus*, *Gelanesaurus*, *Macropholidus*, *Oreosaurus*, *Perusaurus* **gen. nov.** *Petracola*, *Placosoma*, *Pholidobolus* y *Riama*); escamas dorsales quilladas (lisa en *Dendrosauridion*, *Petracola*, *Opipeuter*, *Oreosaurus*, ligeramente rugosa en *Selvasaura*, ligeramente quillada en *Wilsonosaura*); tamaño de las escamas dorsales homogéneas (heterogéneas en *Centrosaura*, *Echinosaura*, *Gelanesaurus*, *Neusticurus*, *Potamites* y *Rheosaurus*); ausencia de escamas preanales (presente en *Perusaurus* y *Riama*); escamas gulares ligeramente grandes en la parte posterior (agrandadas en medio en *Cercosaura*);

3–4 infralabiales anteriores (5 en *Proctoporus*, 5–6 en *Alejandrosaurus*); cuerpo grácil y machos con el vientre rojo-anaranjado a crema con pequeñas manchas difusas (cuerpo robusto con el vientre negro con manchas cremas irregulares en *Incasaurus*).

De acuerdo al patrón de escamación (presencia de escamas preguales agrandadas) se puede distinguir dos grupos: el primer grupo conformado por el grupo *Sachasaura guentheri*, que tiene un par de escamas preguales agrandadas y el segundo conformado por *Sachasaura unsaacae*, *S. sp1*, *S. sp2* y *S. sp3*, que no tiene las escamas preguales agrandadas.

Especies incluidas: *Sachasaura unsaacae*, *S. sp1*, *S. sp2*, *S. sp3* y el grupo *Sachasaura guentheri*: *S. guentheri*, *S. sp3*, *S. sp4*, *S. sp5*, *S. sp6*, *S. sp7*.

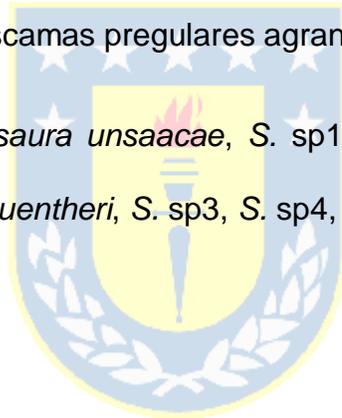
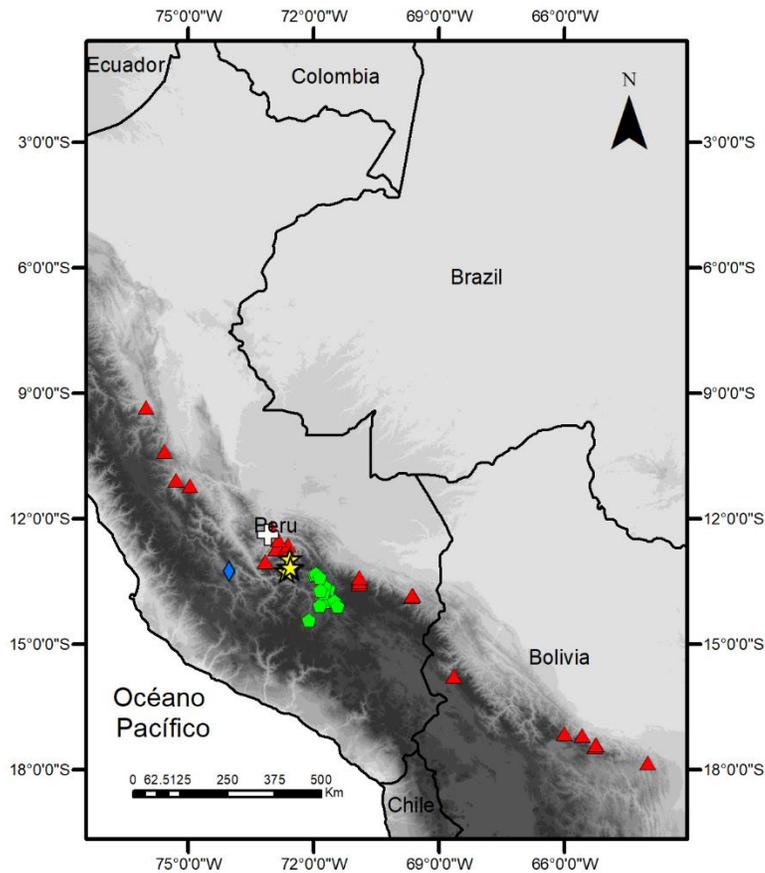


Figura 22. Distribución del género *Sachasaura*. Grupo *S. guentheri* (triángulo rojo), *Sachasaura unsaacae* (pentágono verde), *S. sp1.* (estrella amarilla), *S. sp. 2* (rombo azul) y *S. sp3* (cruz blanca).



Distribución: Este linaje tiene una amplia distribución a través de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes de Perú y Bolivia, el grupo *S. guentheri* se distribuye en los bosques montanos de Perú y Bolivia y el grupo *S. guentheri* en los bosques montanos y valles interandinos del sur de Perú. Altitudinalmente se distribuye desde los 1000 hasta 3450 metros de altura. El grupo *guentheri* tiene

una distribución amplia, que abarca desde el departamento de Cochabamba en Bolivia hasta el departamento de Huánuco en Perú, abarcado una extensión de más de 1500 kilómetros lineales; y las otras tres especies tienen una distribución más restringida respecto al grupo *S. guentheri*, desde el departamento de Ayacucho hasta Cusco en Perú, que abarca aproximadamente 350 km lineales. (Fig. 22).

Material de museo examinado: *Sachasaura unsaacae*: MUBI 2817–9, 11865, 11964, 11967, 11972, 11978, 12029–31, 12029–31, 12038–40, 12045, 12045–60, 12275–12277, 14343, 15392–3, 12917, 16027–28, 16030–3, 16035–6, MUSM 38550–1 (38). *Sachasaura* sp1: MUBI 656, 855, 962, 964, 975, 2809, 2915, 2984, 6753–4, 6760, 12740–2, 12744, 12962–3, 13132–6 (22); *Sachasaura* sp2: CORBIDI 9636, 10751–63, 14334, 17818–19, 18778–9 (18); *Sachasaura* sp3: MUBI 10482, 10492–3 (3); grupo *Sachasaura guentheri*: CBF 1677–8, 36.2, CORBIDI 14355, 14692–3, 14932, 14978–9 15558, 17876, MUBI 2867, 2985–7, 5878–80, 6045, 10278–9, 11188, 11725, 13325, 13327, 13341–2, 13518–20, 13622, 13642, 14516, 14518, 14525, 14528–30, 15741; MHNCR 499, 2750, 136.00, G2-78, G2-154–5; MUSM 27981, 29449, 29454–6, 36476, 36484, 39217 (54). Total: 135.

Comentarios: Boulenger (1902) y Barbour & Noble (1921) describieron dos especies (*Oreosaurus ocillifer* y *O. anomalus* respectivamente) que fueron sinonimizadas con *Sachasaura guentheri* por Uzzell (1970). Estudios posteriores

como el realizado por Doan & Castoe (2003) incluyeron dos especímenes mal identificados como *Sachasaura guentheri* en su filogenia molecular; se realizó la revisión de esos especímenes (UTA R-51516–7) y se observó que estos individuos no tienen el par de escamas preguales agrandadas que identifican a *S. guentheri* (Boettger 1891, Boulenger 1902, Barbour & Noble 1921, Uzzell 1970). Sin embargo, los dos especímenes pertenecen a una especie no descrita nombrada en este estudio como *Sachasaura* sp1. Además, este linaje tiene seis especies no descritas y dos potenciales revalidaciones como especies buenas, lamentablemente el holotipo de *S. guentheri* fue destruido durante la segunda guerra mundial (Uzzell 1970), lo que impide que las especies puedan ser delimitadas adecuadamente. Durante el desarrollo de este estudio, se revisó colecciones científicas de Perú y Bolivia, lamentablemente no se logró encontrar especímenes y mucho menos obtener secuencias genéticas de especímenes provenientes de la localidad tipo. Se espera que futuras expediciones cumplan con ese objetivo y ayuden a resolver la taxonomía de este grupo.

NOTA: No se realiza la descripción de las especies nuevas de *Proctoporus* debido a que solo se cuentan con tres individuos de cada especie (*Proctoporus* sp1 y *P. sp2*). Se espera que expediciones posteriores permitan obtener series más numerosas y que puedan ser descritas formalmente.

Anexo 3. Clave de las especies de *Proctoporus*, *Perusaurus*, *Incasaurus*, *Alejandroseus* y *Sachasaura*.

CLAVE DE LAS ESPECIES DE PROCTOPORUS

- 1a.- Las extremidades anteriores y posteriores se superponen cuando son presionadas al cuerpo y presentan o no escamas prefrontales. 2
- 1b.- Las extremidades anteriores y posteriores no se superponen cuando son presionadas al cuerpo y no poseen escamas prefrontales. 5
- 2a.- Fila de escamas dorsales transversales de 51 a 57. *Proctoporus rahmi*
- 2b.- Fila de escamas dorsales transversales menor a 45 3
- 3a.- De 4 a 5 escamas superciliares, cabeza robusta y redondeada, 69.6 mm de SVL máx. en machos *Proctoporus caideni*
- 3b.- De 3–4 escamas superciliares, cabeza acuminada y el SVL Max. es menor a 65.2 en machos. 4
- 4a.- Los miembros anteriores y posteriores se superponen en 10 a 12 escamas dorsales, con banda dorsolateral negra ancha *Proctoporus spinalis*
- 4b.- Los miembros anteriores y posteriores se superponen ligeramente en 2 a 4 escamas dorsales, con banda dorsolateral negra angosta. *Proctoporus oreades*
- 5a.- Loreal presente 6
- 5b.- Loreal ausente *Proctoporus lacertus*
- 6a.- Loreal en contacto con las supralabiales, escamas dorsales transversales 49–55 *Proctoporus pachyurus*

6b.- Loreal no en contacto con las supralabiales, escamas dorsales transversales 39–41.
..... *Proctoporus machupicchu*

CLAVE DE LAS ESPECIES DE PERUSAURUS

1a.- Fila de escamas dorsales transversales 44–50. *Perusauros* sp.
1b.- fila de escamas dorsales transversales menor a 37 2
2a.- Escamas dorsales lisas. *Perusauros labioocularis*
2b.- Escamas dorsales estriadas *Perusauros laudahnae*

CLAVE DE LAS ESPECIES DE INCASAURUS

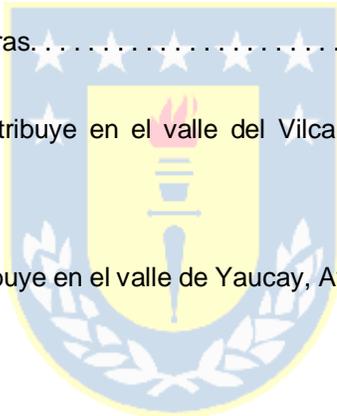
1a.- Tres escamas supralabiales anteriores 2
1b.- Cuatro supralabiales anteriores 3
2a.- Tres pares de geniales en contacto *Incasaurus iridescens*
2b.- Dos pares de geniales en contacto. *Incasaurus* CA3
3a.- Presencia de líneas dorsolaterales de color crema. *Incasaurus kiziriani*
3b.- Sin líneas dorsolaterales *Incasaurus carabaya*

CLAVE DE LAS ESPECIES DE ALEJANDROSAURUS

1a.- Con una línea lateral blanca entre la inserción del brazo y el tímpano . . . *Alejandrosaurus* sp.
1b.- Sin línea lateral blanca entre la inserción del brazo y el tímpano
..... *Alejandrosaurus bolivianus*

CLAVE DE ESPECIES DE SACHASAURA

- 1a.- Presencia de un par de escamas preguales alargadas. complejo *Sachasaura guentheri*
- 1b.- Sin preguales alargadas 2
- 2a.- Dos filas de gulares 3
- 2b.- Tres filas de gulares 4
- 3a.- SVL máx. 45.9 mm en hembras *Sachasaura* sp1
- 3b.- SVL máx. 38.1 mm en hembras. *Sachasaura* sp3
- 4a.- SVL máx. 50.5 mm, se distribuye en el valle del Vilcanota, Cusco *Sachasaura unsaacae*
- 4b.- SVL máx. 43.3 mm, se distribuye en el valle de Yaucay, Ayacucho *Sachasaura* sp2



Anexo 4.

Article

A new species of Andean gymnophthalmid lizard (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Peruvian Andes, and resolution of some taxonomic problems

Luis Mamani ^{1,2,3*}, Juan C. Chaparro ^{2,3}, Claudio Correa ¹, Consuelo Alarcón ^{2,3,4}, Cinthya Y. Salas ⁵ and Alessandro Catenazzi ⁶

¹ Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Barrio Universitario S/N, Casilla 160C, Concepción, Chile.

² Colección de Herpetología, Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco (MHNC), Cusco, Perú.

³ Museo de Biodiversidad del Perú (MUBI), Cusco, Perú

⁴ Department of Biology, John Carroll University, Cleveland, OH, United States of America.

⁵ Área de herpetología, Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa (MUSA), Arequipa, Perú

⁶ Department of Biological Sciences, Florida International University, Miami, FL, United States of America

*Correspondence: luismamanic@gmail.com

Received: date; Accepted: date; Published: date

Abstract: The family Gymnophthalmidae is one of the most speciose lineages of lizards in the Neotropical region. Despite recent phylogenetic studies, the species diversity of this family is unknown and thus, its phylogenetic relationships remain unclear and its taxonomy unstable. We analyzed four mitochondrial (12S, 16S, Cytb, ND4) and one nuclear (c-mos) DNA sequences of *Pholidobolus anomalus*, *Cercosaura manicata boliviana* and *Cercosaura* sp., using Bayesian inference and maximum likelihood methods to give insights into the phylogenetic relationships of these taxa within Cercosaurinae. Our results suggest that *Pholidobolus anomalus* is nested within the clade of *Cercosaura* spp., that material we collected near Oxapampa belongs to a new species of *Cercosaura*, and that lizards identified as *Cercosaura manicata boliviana* belong to a separate lineage, possibly a new genus. We assign *Pholidobolus anomalus* to *Cercosaura*, redescribe the species, and designate a neotype to replace the lost holotype. In addition, we describe the new species of *Cercosaura*, and comment about the taxonomic status of "*Cercosaura manicata boliviana*" incertae sedis.

Keywords: Cercosaurinae, *Cercosaura manicata boliviana*, Cusco, Diversity, Machupicchu, Oxapampa, *Pholidobolus anomalus*, Peru.

1. Introduction

The eastern slopes of the Peruvian Andes are one of the regions with the greatest diversity of flora and fauna [1]. During the last years, many species of plants and animals from the Peruvian Andes have been discovered [e.g., 2,3]. In particular, researchers have discovered many species of lizards of the family Gymnophthalmidae in poorly explored regions [4–9]. Recent phylogenetic inferences using molecular sequences have uncovered the phylogenetic relationships of many gymnophthalmid taxa [10–13]. However, there are still species whose phylogenetic position remains unclear, such as some populations currently assigned to the genus *Cercosaura* Wagler, 1830 and *Pholidobolus anomalus* Müller, 1923. Furthermore, the existence of poorly explored areas in the Peruvian Andes suggests that knowledge of the species richness of this group is still incomplete.

The genus *Cercosaura* is composed of 16 species that are widely distributed from the Andes to the Amazon [13–17]. The taxonomy of this lineage has long been confusing, but recent phylogenetic studies based on morphological and molecular data [11,15,18–20] have improved our knowledge of the composition and phylogenetic relationships of *Cercosaura*. On the basis of a morphological phylogenetic hypothesis, Doan [18] redefined the genus *Cercosaura* and synonymized it with the genera *Pantodactylus* and *Prionodactylus*. This arrangement was subsequently corroborated by molecular studies [19,20]. Posteriorly, Doan and Lamar [17] and Echevarría et al. [16] assigned two more gymnophthalmid taxa to the genus *Cercosaura*, increasing its richness to 14 species. Finally, Sturaro et al. [15] used integrative taxonomy to describe a new species of *Cercosaura*, and to resurrected *C. olivacea*. Despite these advances, the position of some species and populations within *Cercosaura*, such as *C. manicata boliviiana*, remained unresolved.

Pholidobolus anomalus was described by Müller [21] from a single male specimen collected in Department of Cusco, southeastern Peru. The holotype was deposited in the herpetological collection of the Zoologische Staatssammlung München, Germany (ZSM). Bombings during the Second World War damaged the ZSM collection, causing the loss and destruction of many type specimens, including the holotype of *Pholidobolus anomalus* [22]. Müller [21] considered the presence of a pair of small prefrontal scales in an almost rudimentary state as an outstanding character for this species. Due to this character, Müller [21] avoided assigning *P. anomalus* to the genus *Placosoma*. Instead, he observed similarities in the pholidosis, and assigned the species to the genus *Pholidobolus* [21]. In some gymnophthalmid species, the condition of the prefrontal scales is variable at the intraspecific level [23,24]. Since its description in 1923, *Pholidobolus anomalus* has been reported once in the Department of Cusco [25]. Montanucci [25] analyzed two specimens of *P. anomalus* deposited by Thomas H. Fritts in the herpetological collection at the University of Kansas (KU 134857–58), both collected in the montane forests of Machupicchu (Cusco). On the basis of his morphological observations, Montanucci [25] concluded that *P. anomalus* was erroneously assigned to *Pholidobolus*. Generic reallocation of *P. anomalus* has since been hypothesized by several authors [25,26], but to date no taxonomic change has been proposed.

The molecular phylogenies carried out so far for the genus *Pholidobolus* included almost all species of the genus (*Pholidobolus affinis*, *P. dicrus*, *P. hillisi*, *P. macbrydei*, *P. montium*, *P. paramuno*, *P. prefrontalis*, *P. ulisesi*, and *P. vertebralis*), but not *P. anomalus* because biological material was unavailable [11,12,27,28]. Previous authors highlighted the need to obtain new material of this taxon to reassess its taxonomic status and to examine its phylogenetic relationships [11,12,27].

In this study, we investigated the phylogenetic relationships of two specimens of *P. anomalus*, two specimens of *Cercosaura manicata boliviana*, and a specimen of *Cercosaura* that we identified as a new species. We analyzed four mitochondrial genes (12S, 16S, ND4, Cytb), and one nuclear gene (c-mos) using Bayesian inference and maximum likelihood methods. As a result of these analyses, and after examination of external morphology of the material assigned to *P. anomalus*, we reassign *P. anomalus* to the genus *Cercosaura*, provide a new description and designate a neotype. Additionally, we describe the new species of the genus *Cercosaura*, and comment on the taxonomic status of *Cercosaura manicata boliviana* from southern Peru.

2. Materials and Methods

2.1 Biological material and taxon sampling

We analyzed specimens of *Cercosaura* and *Pholidobolus anomalus* from central and southern Peru deposited in the Centro de Ornitología y Biodiversidad, Lima (CORBIDI), Museo de Biodiversidad del Perú, Cusco (MUBI), and Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Agustín, Arequipa (MUSA) (Table 1, Appendix A). We examined eight specimens of *P. anomalus* from Cusco, two specimens of *Cercosaura manicata boliviana* from Cusco and Puno, and two specimens of *Cercosaura pacha* sp. nov. from Oxapampa (Figure 1).



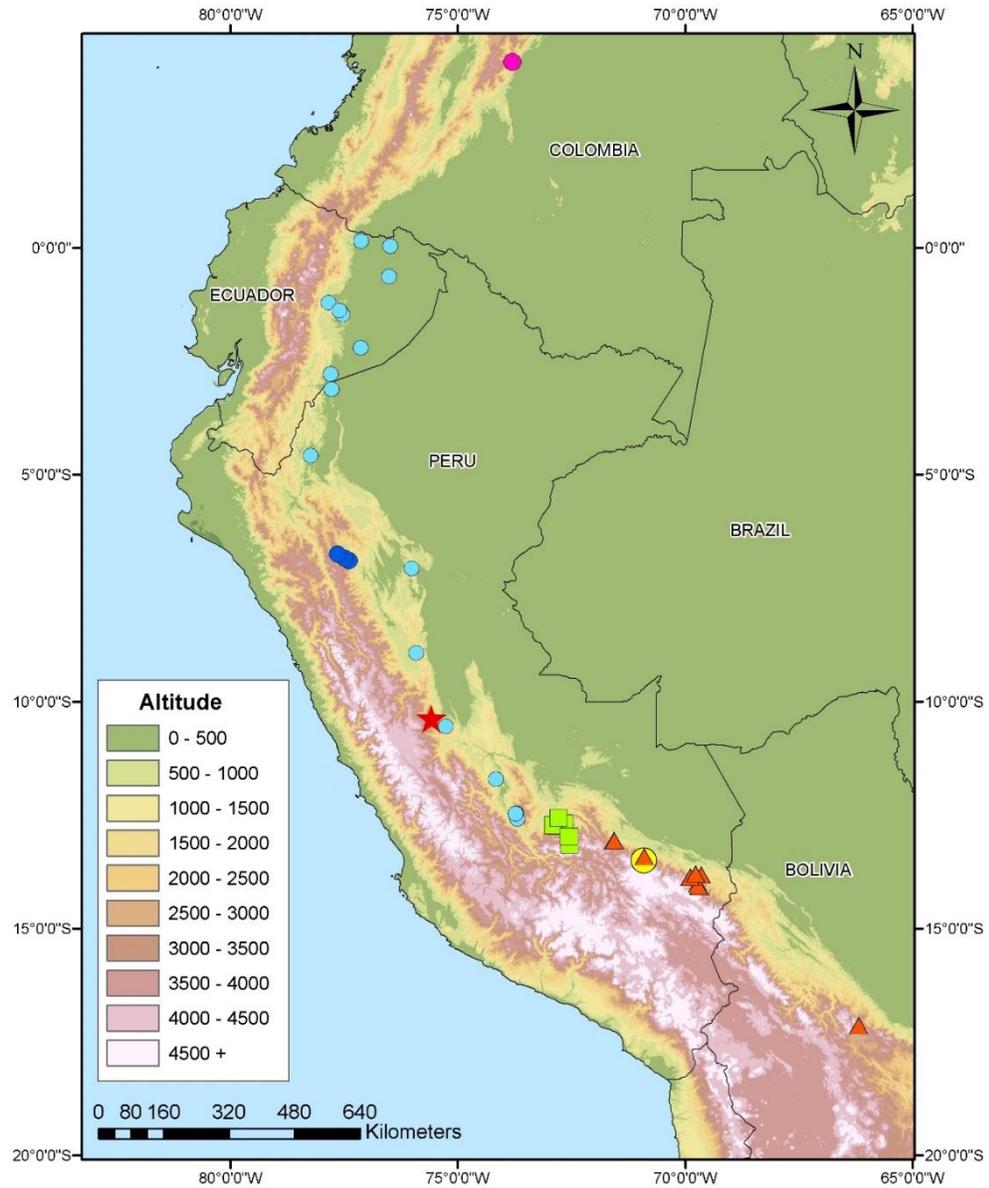


Figure 1. Geographic distribution of species of the genus *Cercosaura* in the Cordillera de los Andes. Orange triangles = "*Cercosaura manicata boliviana*"; light-blue circle = *C. manicata*; purple circle = *C. hypnoides*; blue circle = *C. doanae*; green square = *C. anomala*; red star = *C. pacha* sp. nov.; yellow circle = *Cercosaura* sp. Data taken from the literature [16,17,47] and museum records.

Table 1. Localities (all in Peru), coordinates, voucher numbers, and GenBank accession numbers of newly sequenced specimens included in this study.

Species	Locality	Coordinates	Voucher	12S	16S	ND4	Cytb	c-mos
<i>Pholidobolus anomalus</i>	Tucantinas, La Convención, Cusco.	12°44'16"S/ 72°53'29"W	MUBI 13328	MT5313 84	MT5244 54	MT5228 45	-	MT51250 8
<i>Pholidobolus anomalus</i>	Urusayhua, La Convención, Cusco.	12°41'32"S/ 72°39'18"W	MUBI 13626	MT5313 85	MT5244 55	MT5228 46	MT51251 3	MT51250 9
<i>Cercosaura manicata boliviana</i>	San Pedro, Parque nacional del Manu, Paucartambo, Cusco.	13° 4'4"S/ 71°33'45"W	CORBI DI 16500	MT5313 86	MT5244 52	MT5228 49	-	MT51251 2
<i>Cercosaura manicata boliviana</i>	Domingo, Limbani, Sandia, Puno.	13°50'1"S/ 69°38'29"W	CORBI DI 18716	MT5313 87	MT5244 53	MT5228 48	MT51251 5	MT51251 1
<i>Cercosaura</i> sp.	Lanturachi, Huancabamba, Oxapampa.	10°23'01"S/ 75°34'49"W	MUBI 14515	MT5313 88	MT5244 56	MT5228 47	MT51251 4	MT51251 0

2.2 DNA extraction, amplification, and sequencing

We obtained DNA sequences from five voucher specimens (Table 1). We extracted DNA from muscle tissues preserved in ethanol 96% using a commercial kit (Catalog #B47282, IBI Scientific). We obtained fragments of the nuclear oocyte maturation factor gene (c-mos), and the four mitochondrial genes: small subunit rRNA (12S), large subunit rRNA (16S), NADH dehydrogenase subunit 4 (ND4), and protein-coding cytochrome b (Cytb). We used standard primer and protocols for the polymerase chain reaction (PCR) (Table 2). We purified PCR products with Exosap-IT (Affymetrix, Santa Clara, CA, USA), and shipped purified products to MCLAB (San Francisco, CA) for sequencing in both directions. We deposited new sequences in GenBank (Table 1). Additionally, we obtained 476 sequences of GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) of 124 OTUs: 12S (124 sequences), 16S (123 sequences), ND4 (101 sequences), Cytb (19 sequences), and c-mos (109 sequences) (Supplementary Materials 1). We choose outgroups according to Moravec et al. [6].

Table 2. List of primers used in this study.

Gene	Primer	Primers sequence (5'-3')	PCR cycle	reference
12S	12S1L 12S2H	CAAACCTGGGATTAGATACCCCACTAT AGGGTGACGGGCGGTGTGT	94°C/3 min; 33 x (95°C/30s, 57°C/30s,	[30]

			72°C/90s); 72°C/10 min	
16S	16Sar 16Sbr	CGCTGTTTATCAAAAACAT CCGGTCTGAACTCAGATCACGT	95°C/10 min; 35 x (94°C/60s, 52°C/60s, 72°C/60s); 72°C/7 min	[31]
ND4	ND412931L ND413824H	CTACCAAAGCTCATGTAGAAGC CATTACTTTTACTTGGATTTCACCA	96°C/3 min; 40 x (95°C/30s, 52°C/60, 72°C/60s); 72°C/10 min	[32], [33]
Cytb	L14841 H15149	AAAAAGCTTCCATCCAACATCTCAGCATGATGAAA AAACTGCAGCCCCTCAGAATGATATTTGTCCTCA	94°C/5 min; 30 x (94°C/60s, 50°C/60s, 72°C/60); 72°C/10 min	[30]
c-mos	G73 G74	GCGGTAAGCAGGTGAAGAAA TGAGCATCCAAAGTCTCCAATC	96°C/3 min; 35 x (95°C/25s, 52°C/60s, 72°C/120s), 72°C/10 min	[34]

2.3 Phylogenetic reconstruction and genetic distances

We aligned the sequences of each fragment independently in MUSCLE [35], implemented in MEGAX [36]. We concatenated sequences of the five fragments using Mesquite V3.61 [37].

Phylogenetic analyses were conducted by Bayesian inference (BI) and maximum likelihood (ML). We used the substitution model GTR+I+G for the entire concatenated sequence in both analyses. We used MrBayes v3.2.1 [38] to perform a BI analysis via Markov Chain Monte Carlo (MCMC) with the concatenated data set. The analysis consisted of four independent chains run for 20 million generations, sampled every 1000 generations. The first 25% of generations was conservatively discarded as burn-in after observing the stationarity of ln-likelihoods of trees in Tracer v1.7.1 [39]. Convergence and mixing of chains were assessed by examining values of average standard deviation of split frequencies (ASDSF), and expected sampling sizes (ESS) and Potential Scale Reduction Factor (PSRF) for all parameters. We used MEGA X [36] to perform the ML analysis and a bootstrap resampling was applied to assess support for individual nodes using 1000 replicates. We use *Alopoglossus viridiceps*, *Bachia flavescens*, *Ecpleopus gaudichaudii*, *Gymnophthalmus leucomystax*, *Rhachisaurus brachylepis* as outgroup taxa [6].

We estimated genetic distances between species (uncorrected p-distances) for 16S, which is the gene most commonly sequenced gene in gymnophthalmid lizards [6], and separately for 12S, ND4, and c-mos genes using MEGAX [36] (Table 3, 4). Because the Cytb gene is poorly sampled

in gymnophthalmid lizards, and available for only three species of *Cercosaura*, we omitted p-distances for this gene.

2.4 Designation of neotype and species descriptions

In the original description of *Pholidobolus anomalus*, Müller [21] was not very precise about the type locality, and mentioned Cusco as the collecting locality. However, the most probable place where the holotype was collected is the Historical Sanctuary of Machupicchu (HSM), in the Cordillera de Vilcabamba. After its discovery by Hiram Bingham in 1911, the HSM became very popular with naturalists. The resulting scientific collections were deposited in different natural history museums [40,41].

We designed a neotype of *Pholidobolus anomalus* because the holotype was lost. This designation is covered by Article 75.3 of the International Code of Zoological Nomenclature, ICZN [42]. We used the neotype to redescribe the species, and support the generic allocation. We followed Uzzell [43], Kizirian [44], and Doan and Cusi [45] for character definitions and measurements, and Chávez et al. [7] for description format. One of us (LM) observed morphological characters of species and took all measurements using a caliper with a precision of 0.1 mm. We referred to the literature for patterns of scalation and coloration of the following taxa: *Cercosaura anordosquama*, *C. ocellata*, *C. bassleri* and *C. olivacea* [13]; *Cercosaura argulus*, *C. eigenmanni*, and *C. oshaughnessyi* [46]; *C. hypnoides* [17]; *C. quadrilineata*, *C. schreiberssi*, and *C. phelpsorum* [18]; *C. doanae* [16]; *C. manicata* [47]; *C. nigroventris* [48]; *C. parkeri* [49]; and *C. steyeri* [50]. We also examined specimens of *Cercosaura* deposited in the CORBIDI, MUBI, and MUSA collections (Appendix A).

This research was approved by the Institutional Animal Care and Use Committee of Southern Illinois University Carbondale (protocol #16-006). The Dirección General Forestal y de Fauna Silvestre, Ministerio de Agricultura y Riego, and Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre issued the permit authorizing this research (permits #210-2013-MINAGRI-DGFFS/DGEFFS, 064-2013-AG-DGFFS-DGEFFS, 359-2013-MINAGRI-DGFFS-DGEFFS, 292-2014-MINAGRI-DGFFS-DGEFFS, and 024-2017-SERFOR/DGGSPPFS).

The electronic version of this article in portable document format will represent a published work according to the International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN), and hence the new names contained in the electronic version are effectively published under that Code from the electronic edition alone. This published work and the nomenclatural acts it contains have been registered in ZooBank, the online registration system for the ICZN. The LSID for this publication is: urn:lsid:zoobank.org:pub:FF0EC17F-965E-410D-AF0A-356B19BD4431.

3. Results

3.1 Phylogenetic relationships

Our phylogenetic BI (Figure 2), and ML (Supplementary material 2) trees inferred using fragments of four mitochondrial and one nuclear gene is congruent with other studies [6,11,12,51,52] and recovered the monophyly of Cercosaurinae (MrBayes pp: 1.00, ML bootstrap: 0.96). Overall the ML phylogeny had lower bootstrap values than the BI phylogeny. Our BI and ML analyses recovered the polyphyly of genera *Cercosaura* and *Pholidobolus*. *Pholidobolus anomalus*

and *Cercosaura* sp. (MUBI 14515) were nested within *Cercosaura*, whereas *Cercosaura manicata boliviana* was nested in another lineage with *Potamites* and *Selvasaura*.

Phylogenetic relationships for other genera within Cercosaurinae, were not fully resolved, and the monophyly of *Proctoporus* and *Oreosaurus* was not well supported. These results coincide with findings from previous molecular phylogenetic studies [6,12,12,52]. Likewise, both BI and ML analyses recovered the monophyly (often weakly supported) of the genera: *Anadia* (1.00, 0.76), *Andinosaura* (1.00, 0.08), *Cercosaura* (including *C. anomala*, 1.00, 0.07), *Dendrosauridion* (1.00, 0.40), *Echinosaura* (1.00, 1.00), *Gelanesaurus* (1.00, 1.00), *Neusticurus* (1.00, 0.91), *Macropholidus* (1.00, 0.68), *Pholidobolus* (0.98, 0.62), *Placosoma* (1.00, 1.00), *Potamites* (1.00, 0.32), *Selvasaura* (1.00, 0.51), *Riama* (1.00, 0.99), and *Wilsonosaura* (1.00, 1.00). The lineage that have only one terminal, as *Euspondylus* and *Rheosaurus* were recovered in independent lineages. Moreover, our BI analysis supported the monophyly of *Petracola*, whereas our ML analysis nested *Petracola* in *Cercosaura*, probably due to an artifact in the ML analysis.



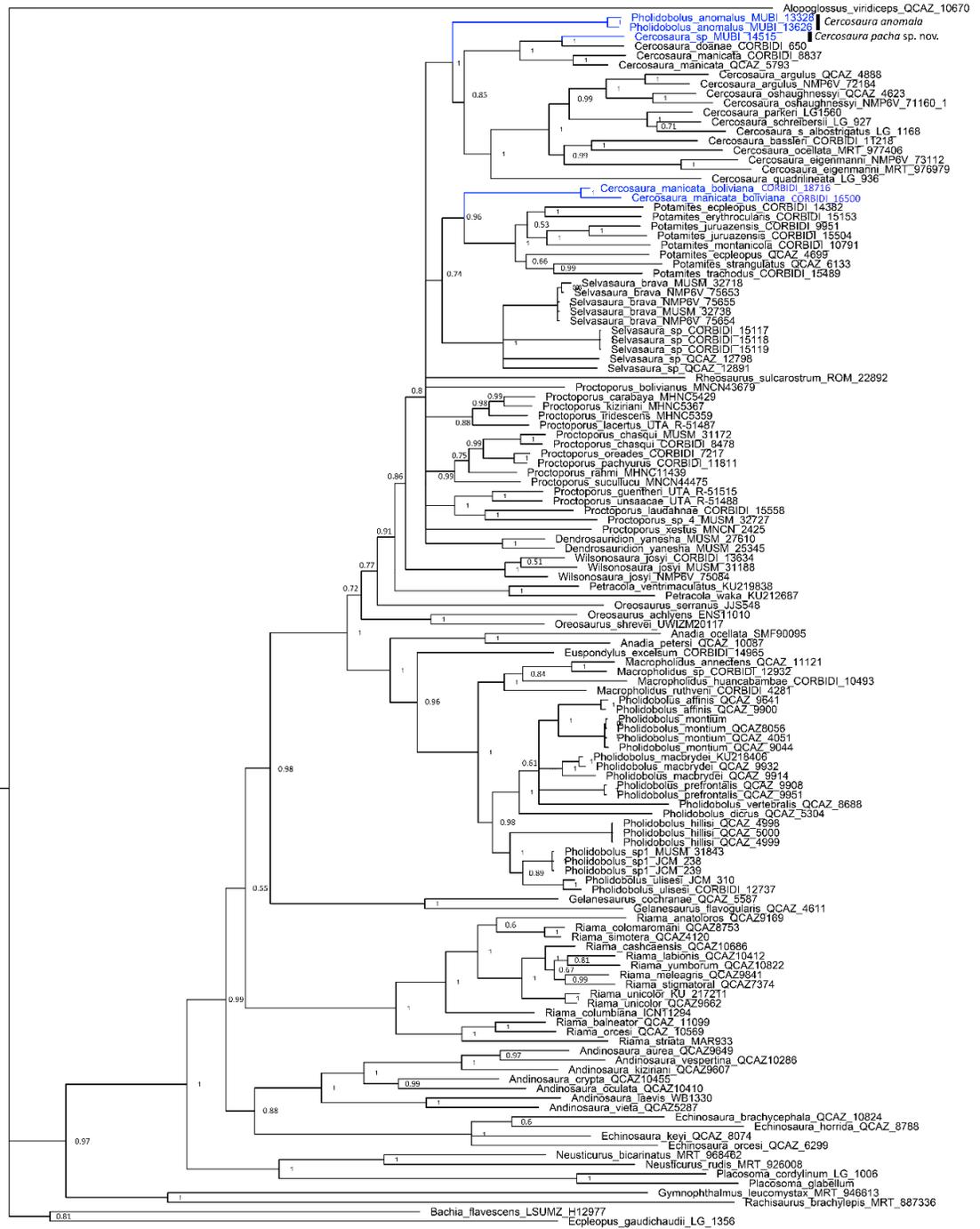


Figure 2. Bayesian consensus tree showing the phylogenetic relationships of *Cercosaura*, *Pholidobolus anomalus*, and other gymnophthalmid lizards. Values next to the nodes are posterior probabilities.

The uncorrected p-distance of the 16S gene between *Pholidobolus anomalus* and other taxa were: *Cercosaura manicata* (3.7–5.6%), *Cercosaura pacha* sp. nov. (6%), and *C. ocellata* (9.5%). *Cercosaura pacha* sp. nov. has a distance of 3.2% with respect to its sister species (*Cercosaura doanae*). Genetic distances among *Cercosaura manicata boliviana* and any other species of *Cercosaura* exceeded 4.5% (Table 3). The uncorrected p-distance between *Cercosaura pacha* sp. nov. and *C. doanae* in 12S (5.2%), ND4 (9.3%), c-mos (0.7%) genes were always greater than the intraspecific distance of *C. manicata* in 12S (2.2%), ND4 (9.0%), and c-mos (0.0%). These uncorrected p-distance between *C. pacha* sp. nov. and *C. doanae* are outside the intraspecific range, and within the interspecific range for species of gymnophthalmid lizards [11].

Table 3. Uncorrected p-distances for 12S (top) and 16S (bottom) genes between *Cercosaura anomala*, *Cercosaura pacha* sp. nov., and “*C. manicata boliviana*” and other cercosaurine species.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1. <i>Cercosaura anomala</i> MUBL_13626		0.073	0.095	0.06	0.121	0.065	0.069	0.086	0.078	0.073	0.06	0.082	0.073	0.069	0.065
2. <i>Cercosaura argulus</i> QCAZ_4888	0.065		0.073	0.073	0.103	0.095	0.091	0.069	0.043	0.039	0.082	0.039	0.034	0.108	0.082
3. <i>Cercosaura bassleri</i> CORBIDI_11218	0.078	0.06		0.099	0.112	0.112	0.108	0.06	0.082	0.06	0.103	0.078	0.073	0.121	0.082
4. <i>Cercosaura doanae</i> CORBIDI_650	0.067	0.073	0.071		0.116	0.052	0.052	0.095	0.086	0.091	0.069	0.099	0.091	0.052	0.073
5. <i>Cercosaura eigenmanni</i> MRT_976979	0.071	0.058	0.048	0.08		0.121	0.116	0.099	0.108	0.108	0.121	0.108	0.116	0.125	0.121
6. <i>Cercosaura manicata</i> CORBIDI_8837	0.056	0.065	0.082	0.067	0.089		0.022	0.116	0.091	0.095	0.073	0.095	0.086	0.047	0.078
7. <i>Cercosaura manicata</i> QCAZ_5793	0.037	0.048	0.069	0.054	0.071	0.03		0.112	0.086	0.082	0.06	0.082	0.073	0.034	0.073
8. <i>Cercosaura ocellata</i> MRT_977406	0.095	0.067	0.065	0.08	0.054	0.095	0.082		0.078	0.073	0.112	0.065	0.078	0.095	0.065
9. <i>Cercosaura oshaughnessyi</i> QCAZ_4623	0.076	0.054	0.052	0.078	0.054	0.078	0.06	0.069		0.047	0.078	0.047	0.052	0.095	0.056
10. <i>Cercosaura parkeri</i> LG1560	0.082	0.058	0.063	0.086	0.06	0.073	0.063	0.067	0.058		0.069	0.017	0.013	0.091	0.069
11. <i>Cercosaura quadrinata</i> LG_936	0.086	0.069	0.084	0.089	0.069	0.084	0.069	0.071	0.08	0.076		0.082	0.073	0.078	0.065
12. <i>Cercosaura schreibersii</i> aBostrigatus LG_1168	0.063	0.054	0.056	0.078	0.048	0.076	0.056	0.071	0.052	0.041	0.069		0.022	0.091	0.078
13. <i>Cercosaura schreibersii</i> schreibersii LG_927	0.069	0.06	0.056	0.08	0.054	0.078	0.058	0.076	0.054	0.043	0.08	0.026		0.082	0.073
14. <i>Cercosaura pacha</i> sp. nov. MUBL_14515	0.06	0.069	0.067	0.032	0.073	0.058	0.041	0.073	0.067	0.071	0.065	0.065	0.067		0.065
15. <i>Cercosaura manicata boliviana</i> CORBIDI_18716	0.056	0.063	0.071	0.069	0.067	0.065	0.045	0.078	0.06	0.071	0.082	0.058	0.065	0.067	

Table 4. Uncorrected p-distances for ND4 (top) and c-mos (bottom) genes between *Cercosaura anomala*, *Cercosaura pacha* sp. nov., and “*C. manicata boliviana*” and other cercosaurine species.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1. <i>Cercosaura anomala</i> MUBL_13626		0.196	0.188	0.187	0.187	0.195	0.185	0.198	0.187	0.176	0.18	0.18	0.179	0.176	0.176
2. <i>Cercosaura argulus</i> QCAZ_4888	0.033		0.167	0.174	0.169	0.177	0.193	0.164	0.122	0.153	0.179	0.147	0.159	0.201	0.214
3. <i>Cercosaura bassleri</i> CORBIDI_11218	0.033	0.023		0.187	0.167	0.177	0.171	0.179	0.184	0.176	0.187	0.185	0.174	0.196	0.192
4. <i>Cercosaura doanae</i> CORBIDI_650	0.016	0.039	0.036		0.164	0.129	0.127	0.185	0.179	0.161	0.176	0.156	0.161	0.093	0.166
5. <i>Cercosaura eigenmanni</i> MRT_976979	0.029	0.02	0.01	0.033		0.18	0.184	0.192	0.167	0.166	0.192	0.151	0.166	0.182	0.221
6. <i>Cercosaura manicata</i> CORBIDI_8837	0.02	0.042	0.036	0.01	0.036		0.09	0.19	0.192	0.184	0.195	0.164	0.176	0.135	0.187
7. <i>Cercosaura manicata</i> QCAZ_5793	0.02	0.042	0.036	0.01	0.036	0		0.184	0.182	0.176	0.169	0.158	0.182	0.127	0.179
8. <i>Cercosaura ocellata</i> MRT_977406	0.039	0.029	0.013	0.042	0.016	0.036	0.036		0.177	0.161	0.193	0.184	0.167	0.188	0.2
9. <i>Cercosaura oshaughnessyi</i> QCAZ_4623	0.042	0.039	0.036	0.039	0.033	0.036	0.036	0.036		0.135	0.174	0.153	0.159	0.196	0.203
10. <i>Cercosaura parkeri</i> LG1560	0.033	0.016	0.013	0.029	0.01	0.033	0.033	0.02	0.029		0.176	0.113	0.092	0.182	0.18
11. <i>Cercosaura quadrinata</i> LG_936	0.046	0.049	0.046	0.042	0.042	0.046	0.046	0.052	0.049	0.039		0.203	0.198	0.188	0.176
12. <i>Cercosaura schreibersii</i> aBostrigatus LG_1168	0.033	0.016	0.013	0.029	0.01	0.033	0.033	0.02	0.029	0	0.039		0.118	0.169	0.203
13. <i>Cercosaura schreibersii</i> schreibersii LG_927	0.033	0.016	0.013	0.029	0.01	0.033	0.033	0.02	0.029	0	0.039	0		0.182	0.166
14. <i>Cercosaura pacha</i> sp. nov. MUBL_14515	0.01	0.039	0.029	0.007	0.026	0.01	0.01	0.036	0.039	0.029	0.042	0.029	0.029		0.179
15. <i>Cercosaura manicata boliviana</i> CORBIDI_18716	0.023	0.052	0.042	0.026	0.039	0.029	0.029	0.049	0.052	0.042	0.055	0.042	0.042	0.02	

Based on our molecular analyses (Figure 2, Table 3, 4, S2), we conclude (1) that *P. anomalus* needs to be redescribed and allocated to the genus *Cercosaura*, including designating a neotype; (2) *Cercosaura* sp. (MUBI 14515) is a new species; and (3) *Cercosaura manicata boliviana* is a valid species, the sister lineage of the semiaquatic lizards of the genus *Potamites* [20], but considered here as *incertae sedis*.

3.2 Taxonomy

Cercosaura anomala new. comb. (Müller, 1923)

Pholidobolus anomalus Müller, 1923

Neotype: MUBI 5277 (Figure 3), an adult male from Puente Ruinas, Santuario Histórico de Machupicchu, District of Machupicchu, Province of Urubamba, Department of Cusco, Peru (13°09'42" S, 72°32'07" W, 2060 m), collected by Juan Carlos Chaparro on 20 April 1998.

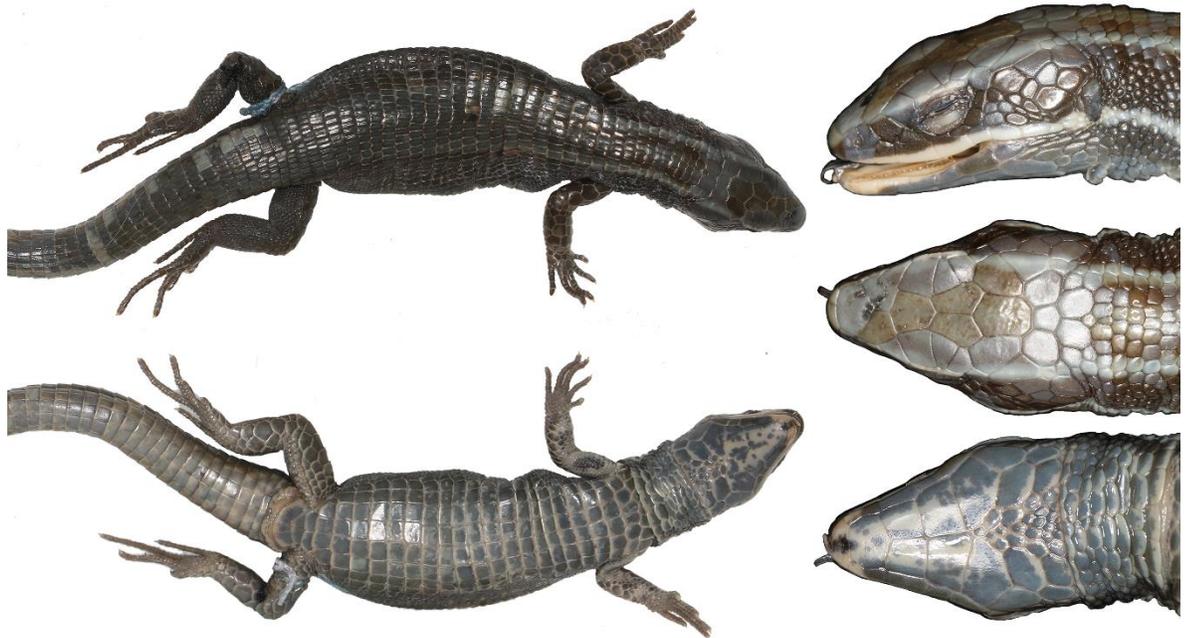


Figure 3. Neotype of *Cercosaura anomala*, male MUBI 5277 (SVL = 60.7 mm).

Referred specimens: An adult male (MUBI 641), an adult female (MUBI 640), and an subadult female (MUBI 819) from the same locality as the neotype; two adult females (MUBI 13328, 13626), and a subadult female (MUBI 13529) from Vilcabamba (Figure 4A,B); a subadult male (MUSA 4537) from Maranura; and an adult male (MUBI 16169) from Quellouno (Figure 4C,D). All sites are located in Department of Cusco.



Figure 4. Live specimens of *Cercosaura anomala*. (A, B) Adult females (Urusayhua, Vilcabamba, (A) MUBI 13626, snout vent length (SVL)= 68.2 mm, (B) MUBI 13328, SVL=72.1 mm); (C, D) Adult male (Quellouno, La Convención, MUBI 16169, SVL=56.2 mm). Photo: (A, B) Luis Mamani, (C, D) Juan C. Chavez-Arribasplata.

Etymology. The specific epithet “*anomalus*” is a nominative adjective in ancient Latin meaning irregular (*anomalus*), which implicitly refers to the presence and irregular shape of the prefrontal scales; then *anomala* (feminine nominative) must follow the genus *Cercosaura* (feminine).

Diagnosis: (1) Body robust, maximum SVL of females, 72.1 mm; males, 61.7 mm; (2) head flat, elongated, 1.5 times longer than wide; (3) ear opening distinct, slightly recessed; (4) nasals separated by frontonasal; (5) frontonasal undivided; (6) prefrontal, frontal, frontoparietals, parietals and interparietals present, prefrontal scales in contact, occasionally separate; (7) parietal longer than wide; (8) three supraoculars, three postoculars, three infraoculars; (9) three superciliars, complete series; (10) nasal suture present; (11) loreal present; (12) 7–8 supralabials, four supralabials anterior to the posteroventral angle of the subocular, occasionally five, 6–8 infralabials; (13) 5–6 genials in contact; (14) collar fold present; (15) 33–36 transverse rows of dorsal scales, hexagonal, slightly keeled, imbricate; (16) 19–22 transverse rows of ventral scales, quadrangular, smooth, juxtaposed; (17) 35–43 scales around midbody; (18) lateral reduced scales at midbody in 3–4 lines; (19) limbs pentadactyl, all digits clawed; (20) 12–14 subdigital lamellae under finger IV, 17–19 under toe IV; (21) 8–10 femoral pores in males, 4–6 in females; (22) 2 preanal scales, 3–4 postanal scales; (23) tail up to 1.9–2.6 times longer than body; (24) caudals subimbricate, keeled dorsally, smooth ventrally; (25) lower palpebral disc transparent and undivided; (26) in life the dorsum is light-brown with some black spots, flanks dark brown with diffuse ocelli; lips

with a cream line that extends to the front of arm insertion; ventral surface cream-reddish with some small scattered black spots, gular region of head cream-reddish with small black spots (Figure 4).

Cercosaura anomala is very similar to *C. hypnoides*, *C. manicata*, and *C. doanae*; all of which present a clear labial bar on both sides of the head and similar dorsal and lateral colorations. However, *C. anomala* differs from all other species of *Cercosaura* by the presence of smooth dorsal scales on the neck. In addition, *C. anomala* can be differentiated from *C. argulus* by the frontonasal scale being undivided (divided in *C. argulus*), 5–6 genial scales in contact (four genials in *C. argulus*); from *C. anodorsquama*, *C. bassleri*, *C. olivacea*, and *C. ocellata* because the keels of dorsal scales do not form lines arranged on the back (the keels of dorsal scales form continuous lines arranged on the back); from *C. hypnoides* by the presence of eight longitudinal ventral scales (six in *C. hypnoides*), absence of dorsolateral stripes (presence of continuous cream dorsolateral stripes in *C. hypnoides*); from *C. doanae* by the presence of dorsal scales with low keels (strongly keeled in *C. doanae*), maximum SVL of 72.1 mm in females (55.6 mm in *C. doanae*); from *C. eigenmanni* by the presence of 35–43 scales around the body (26–32 scales in *C. eigenmanni*), maximum SVL of 72.1 mm in females (47.0 mm in *C. eigenmanni*); from *C. manicata* by the presence of dorsal scales with low keels (strongly keeled in *C. manicata*), dorsal scales with the anterior and posterior edges almost blunt (anterior and posterior edges pointed in *C. manicata*); from *C. nigroventris* by the presence of 5–6 genials in contact (four genials in contact in *C. nigroventris*), maximum SVL of 61.7 mm in males (44.1 mm in *C. nigroventris*); from *C. oshaughnessyi* by the presence of the frontonasal scale not divided (divided in two in *C. oshaughnessyi*), maximum SVL of 72.1 mm in females (51 mm in *C. oshaughnessyi*); from *C. parkeri* by the presence of 35–43 scales around the body (24–30 in *C. parkeri*), 8–10 femoral pores per leg in males (3–5 per leg in *C. parkeri*); from *C. phelpsorum* by the presence of a white line on the upper lip (without a white line in *C. phelpsorum*), maximum SVL of 72.1 mm in females (55 mm in *C. phelpsorum*); from *C. quadrilineata* by the presence of 35–43 scales around the body (26 in *C. quadrilineata*), presence of 8–9 longitudinal ventral scales (four in *C. quadrilineata*); from *C. schreibersii* by the presence of three postoculars (two in *C. schreibersii*), 8–10 femoral pores per leg in males (3–6 in *C. schreibersii*); from *C. steyeri* by the presence of 8–9 longitudinal ventral scales (four in *C. steyeri*), dorsal scales not mucronate (dorsal scales mucronate in *C. steyeri*).

Description of the neotype (MUBI 5277): Adult male, SVL = 60.7 mm, tail length = 126.4 mm; head scales smooth, without striations, or rugosities; rostral scale wider (2.6 mm) than tall (1.5 mm), meeting supralabials on either side at above the height of supralabials, and becoming higher medially, in contact with frontonasal, nasal, and first supralabials; frontonasal pentagonal, wider than longer, widest in the mid, in contact with rostral, nasal, and prefrontals; prefrontals paired, pentagonal in contact with frontonasal, loreal, first superciliar, first supraocular, and frontal; frontal longer than wide, hexagonal, not in contact with superciliars, but in contact with first supraocular, and frontoparietals; frontoparietals polygonal, in contact with the frontal, all supraoculars, parietals, and interparietal; three supraoculars, all in contact with superciliaries, frontal, frontoparietals, parietal, and postocular; interparietal longer than wide, heptagonal, in contact with frontoparietals anteriorly, with parietal laterally, and with postparietals posteriorly; parietals polygonal, anteriorly in contact with frontoparietals, third supraocular, and postocular, laterally in contact with interparietals and supratemporals, and posteriorly with postparietals; three postparietals, smaller than parietals, the mid postparietal is smaller than lateral

postparietals. Nasal divided, longer than high, in contact with first, and second supralabials; loreal present, in contact with second and third supralabials, in contact with nasal, first superciliar, and frenocular; four superciliars, first expanded onto surface of head; frenocular triangular in contact with third supralabials, first subocular, and loreal scales; palpebral disc made up of a single transparent scale; three suboculars; three postoculars; temporals smooth, glossy, and polygonal; four anterior supralabials to the posteroventral angle of the third subocular. Mental wider than long, in contact with first infralabial, and postmental; postmental single, polygonal, in contact with first and second infralabial, and first pairs of genials; three pairs of genials, five in contact, anterior pair in contact with second and third infralabials, middle pair in contact with third, fourth and fifth infralabials, posterior pair of genials in contact with fifth infralabial, and preregulars; two enlarged preregulars on left and right side, and 22 small preregulars irregularly distributed among enlarged preregulars; eight rows of gular scales including the collar, and the middle scales enlarged; collar fold distinct; lateral neck scales round, and smooth; dorsal neck scales smooth. Dorsal hexagonal, longer than wide, juxtaposed, slightly keeled, in 36 transverse dorsal scale rows; 27 longitudinal dorsal scale rows at midbody; continuous lateral scale series, smaller than dorsals; reduced scales at limb insertion regions present; 22 transverse ventral scale rows; eight longitudinal ventral scale rows at midbody; a pair of anterior preanal plate scales; four posterior preanal plate scales; scales on tail rectangular, juxtaposed, and smooth. Limbs pentadactyl; digits clawed; dorsal brachial scales polygonal, imbricate, and smooth; ventral brachial scales small, rounded, and smooth; antebrachial scales polygonal, subequal in size, smooth, and imbricate; ventral antebrachial small, subimbricate, and rounded; dorsal manus scales polygonal, smooth, and subimbricate; palmar scales small, rounded, and domelike; dorsal scale on fingers smooth, quadrangular, imbricate, three on finger I, six on II, eight on III, nine on IV, and five on V; scales on anterodorsal surface of thigh large, polygonal, smooth, and subimbricate; scales on posterior surface of thigh small, rounded, juxtaposed, and keeled; scales on ventral surface of thigh large, roundish, flat, and smooth; nine femoral pores; preanal pores absent; scales on anterior surface of crus polygonal, keeled, and juxtaposed, decreasing in size distally; scales on posterior surface of crus small, roundish, keeled, and subimbricate; scales on dorsal surface of foot polygonal, smooth, and imbricate; scales on ventral surface of foot small, rounded, juxtaposed, and domelike; scales on dorsal surface of toes quadrangular, smooth, overhanging supradigital lamellae, four on toe I, seven on II, ten on III, twelve on IV, and eight on V; fore and hind limbs overlapping when adpressed against the body.

Coloration in preservative: Dorsal surface of head, neck, and body is brown with two clear dorsolateral lines on both sides of head that start from the supraoculars and disappear at the middle of body; lateral surface of head, neck, and body is dark brown; on both sides of head and neck there is a cream labial line that extends from the tip of head to the anterior part of the insertion of brachium; ventral surface of head, neck and body is dark gray with irregular cream spots. Dorsal surface of the limbs is brown, and ventral surface of limbs is similar to the ventral surface of body (Figure 3).

Coloration in life: According to notes, and photographs taken by LM of live specimens, the dorsal surface of head and neck is brown with small black spots; the lateral sides of head and neck are blackish brown with a cream labial line that extends from the tip of the head to the anterior part of the insertion of brachium; ventral surface of the head is cream with small brown spots scattered; preregular and gular regions are similar to the ventral surface of head. Dorsal surface of body is brown with scattered black spots; lateral surface of body is blackish brown with black and

cream spots that resemble ocelli; ventral surface of body is reddish cream with scattered black spots. Dorsal surface of the limbs is brown with small black spots, the ventral surface is reddish cream with small black spots. Dorsal surface of tail is similar to the dorsum, and ventral surface of limbs is similar to the ventral surface of body (Figure 4).

Variation: Morphometric characters and pholidosis are presented in Table 5; *Cercosaura anomala* apparently has sexual dimorphism in size, females (maximum SVL = 72.1 mm, n = 5) are larger than males (maximum SVL = 61.7 mm, n = 4). The condition of prefrontal scales are variable, all specimen examined have joined prefrontal scales, only one subadult female (MUBI 819) and the lost specimen (holotype) have small and separate prefrontal scales.

Table 5. Morphometric measurements and pholidosis of *Cercosaura anomala* and *C. pacha* sp. nov.

Measurements (mm)	<i>Cercosaura anomala</i> (all adults)					<i>Cercosaura pacha</i> sp. nov.		
	MUBI 641 Male	MUBI 5277 Male	MUBI 16169 Male	MUBI 13626 Female	MUBI 640 Female	MUBI 13328 Female	MUBI 14515 Female	MUBI 14512 Subadult female
Snout-vent length	61.7	60.69	56.2	68.22	70.08	72.05	49.7	32.4
Tail length	72.6	126.44	146.2	130.3	107.3	40.87	98.1	41
Head length (chin to eardrum)	13.3	13.22	13.1	14.31	14.18	14.75	10.8	7.8
Head width	10	8.95	8	9.37	9.58	9.09	7.8	5.4
Postoculars	3	3	3	3	3	3	3	3
Superciliars	4/4	4/4	4/4	4/4	4/4	4/4	4/5	3/3
Palpebral disc	entire	entire	entire	entire	entire	entire	divided	1/2
Prefrontal scales	present	present	present	present	present	present	present	present
Nasoloreal suture	present	present	present	present	present	present	present	present
Supralabials	7/8	8/8	7/8	8/8	7/7	7/8	8/8	7/7
Supralabials anterior to the posteroventral angle of the subocular	4/5	4/4	4/4	4/4	4/4	4/4	4/4	4/4
Suboculars	3	3	3	3	3	3	3	3
Infralabials	6/7	7/7	7/7	7/7	8/7	7/7	6/6	6/6
Femoral pores	9/9	9/9	9/10	5/6	4/5	4/4	7/7	6/6
Loreal	present	present	present	present	present	present	present	present
Supraoculars	3	3	3	3	3	3	3	3
Genials in contact	5	5	6	6	6	6	5	4
Gular rows	9	9	8	9	9	9	8	7
Postparietals	5	5	5	5	5	3	3	2
Scales around midbody	38	35	39	39	40	40	38	37
Longitudinal dorsal count	24	27	31	27	24	25	30	29
Longitudinal ventral count	9	8	8	8	8	8	8	8
Transversal dorsal count	34	36	34	35	33	33	35	32
Transversal ventral count	22	21	19	19	21	19	20	19
Lamellae under finger IV	14	13	14	13	14	13	13	12
Lamellae under toe IV	18	18	19	19	19	18	18	18
Anal plate	6	6	5	6	6	5	5	5

Distribution and natural history: *Cercosaura anomala* inhabits montane forests on the eastern slopes of Cordillera de los Andes, in Department of Cusco, between 1745–2218 m a.s.l. We have observed this lizard on litter and on rocks from 10:00 to 14:00 hours on sunny days at five localities in the Cordillera de Vilcabamba: Urusayhua, Tucantinas, Historical Sanctuary of Machupicchu, Maranura, and Quellouno (Figures 1, 5). Sympatric gymnophthalmid lizards include *Proctoporus machupicchu*, *P. guentheri*, *P. unsaacae*, and *Proctoporus* sp. [8].



Figure 5. Habitat of *Cercosaura anomala* in the montane forest of the Historical Sanctuary of Machupicchu, Department of Cusco.

Cercosaura pacha **sp. nov.**

Zoobank LSID: [urn:lsid:zoobank.org:act:6B3FCF87-82E4-4E2B-8C3B-99FD93E051CD](https://zoobank.org/act:6B3FCF87-82E4-4E2B-8C3B-99FD93E051CD)

Holotype: MUBI 14515 (Figure 6), an adult female from Lanturachi, Fundo los Cocos, District of Huancabamba, Province of Oxapampa, Department of Pasco, Peru (10°23'1.6" S, 75°34'49" W, 1986 m), collected by Juan Carlos Chaparro and Consuelo Alarcón on 21 September 2014.

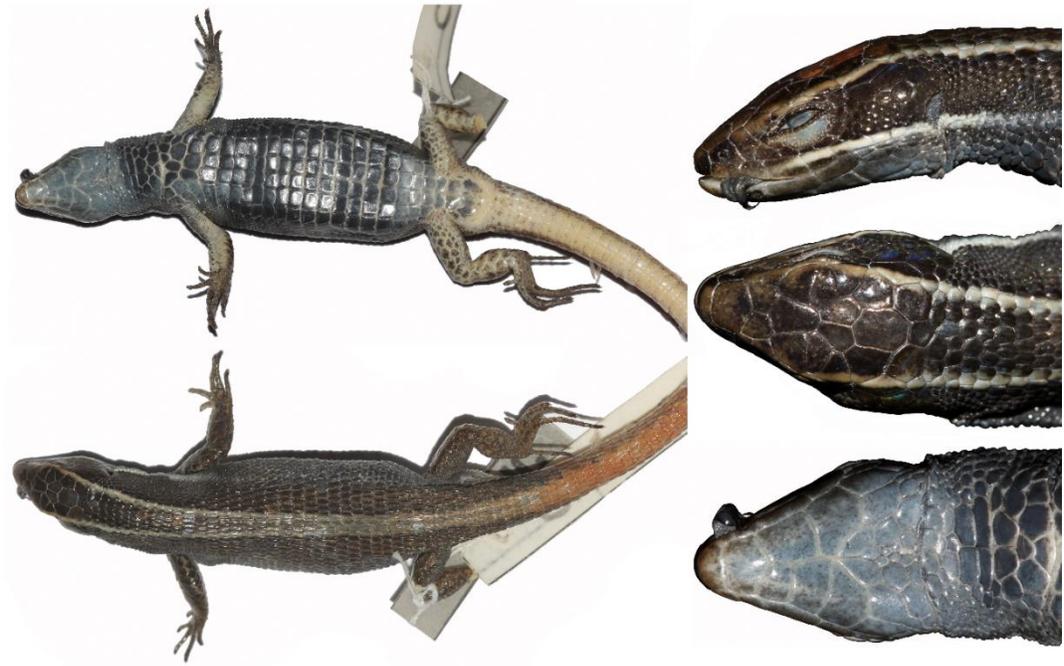


Figure 6. Holotype of *Cercosaura pacha* sp. nov. female MUBI 14515 (SVL = 49.7 mm).

Paratype: MUBI 14512 (Figure 7), a subadult female from near the type locality (10°23'29" S, 75°34'12" W, 1845 m).



Figure 7. Live specimen of *Cercosaura pacha* sp. nov., subadult female MUBI 14512 (paratype, SVL=32.4mm.), from Lanturachi, near Oxapampa, Department of Pasco, Peru. Photo: Consuelo Alarcón.

Etymology. The specific epithet “*pacha*” is a female noun in Quechua language that means Earth.

Diagnosis: (1) Body robust, SVL 49.7 mm in a single adult female; (2) head flat, elongated, 1.4 times longer than wide; (3) ear opening distinct, slightly recessed; (4) nasals separated by frontonasal; (5) frontonasal undivided; (6) prefrontals, frontal, frontoparietals, parietals and interparietal present; (7) parietals longer than wide; (8) three supraocular; (9) 3–5 superciliar series complete; (10) nasal suture absent; (11) loreal present, in contact with the second supralabial; (12) 7–8 supralabial, four supralabials anterior to the posteroventral angle of the subocular, four infralabials; (13) 4–5 genial, all in contact; (14) collar fold present; (15) 32–35 transverse rows of dorsal, hexagonal, keeled, imbricate; (16) 19–20 transverse ventral rows, quadrangular, smooth, juxtaposed; (17) 37–38 scales around midbody; (18) lateral reduced scales at midbody in three lines; (19) limbs pentadactyl, all digits clawed; (20) 12–13 subdigital lamellae under finger IV, 18 under toe IV; (21) 6–7 femoral pores in females; (22) two preanal scales, three postanal scales; (23) tail up to 2.0 times longer than body; (24) caudals subimbricate, keeled dorsally, smooth ventrally; (25) lower palpebral disc transparent and divided in two; (26) in life the dorsum is brown with two cream dorsolateral stripe that starts over the eyes and join in the middle of the body forming a vertebral dorsal stripe that extends to the tail; lips with a cream line that extend from the third supralabial to the front of back leg; a cream lateral line between arm and leg, below the lateral line; all cream lines are bordered by continuous black spots; the venter is cream-reddish with some small scattered black spots, the gular region of head is cream-reddish with small black spots; tail is orange, with small dark spots ventrally and dorsally, and a cream-orange line laterally that begins at the back of legs and continues to tip of the tail (Figure 6, 7).

Cercosaura pacha sp. nov. is similar to *C. anomala*, *C. doanae*, *C. hypnoides*, and *C. manicata*. However, *C. pacha* sp. nov. differs from *C. anomala* by having dorsal surface of neck keeled (smooth in *C. anomala*), six genials (4–5); from *C. doanae* by having dorsal scale of neck polygonal, keeled, and the distal edges of scales are blunt (strongly keeled, and the distal edges are pointed in *C. doanae*), dorsolateral stripes forming a vertebral dorsal stripe (not forming a vertebral stripe); from *C. hypnoides* by having loreal scales in contact with supralabials (not in contact with supralabias), eight longitudinal ventral scales (six), dorsal scales of neck polygonals (rounded); from *C. manicata* by having three postoculars (four in *C. manicata*), three suboculars (4–5), eight longitudinal ventral scales (six). Furthermore, *C. pacha* sp. nov. differs from *C. anordosquama*, *C. argulus*, *C. bassleri*, *C. eigenmanni*, *C. nigroventris*, *C. ocellata*, *C. olivacea*, *C. oshaughnessyi*, *C. parkeri*, *C. phelpsorum*, *C. quadrilineata*, *C. schreibersii*, and *C. steyeri* in having a clear labial bar that extend extends from the third supralabial to the point of insertion of the posterior limbs, and cream dorsolateral stripes that extends over the eyes and join in the middle of the body forming a single vertebral dorsal stripe that reaches the tail. Additionally, *C. pacha* sp. nov. can be distinguished from *C. argulus* and *C. oshaughnessyi* by having an undivided frontonasal (divided in *C. argulus* and *C. oshaughnessyi*); from *C. anordosquama*, *C. bassleri*, *C. ocellata* and *C. olivacea* by having the keels of the dorsal scales not organized in longitudinal rows, and eight longitudinal ventral rows (organized in longitudinal rows, and six in *C. anordosquama*, *C. bassleri*, *C. ocellata* and *C. olivacea*);

from *C. eigenmanni* by having 37–38 scales around midbody (26–32 in *C. eigenmanni*); from *C. nigroventris* by having 37–38 scales around midbody (40–44 in *C. nigroventris*), dorsal scale strongly keeled (weakly keeled in *C. nigroventris*); from *C. parkeri* by having 37–38 scales around mid-body (24–30 in *C. parkeri*); from *C. phelpsorum* by having dorsal scales strongly keeled (weakly keeled in *C. phelpsorum*); from *C. quadrilineata* by having eight longitudinal ventral scales (four in *C. quadrilineata*); from *C. schreibersii* by having eight longitudinal ventral scales (six in *C. schreibersii*); from *C. steyeri* by having 8 longitudinal rows of ventral scales (four in *C. steyeri*) and 37–38 scales around midbody (17).

Description of the holotype (MUBI 14515): Adult female, SVL = 49.7 mm, tail length = 98.1 mm; head scales with some rugosities; rostral scale wider (2.3 mm) than tall (1.2 mm), meeting supralabials on either side at above the height of supralabials, and becoming higher medially, in contact with frontonasal, nasal, and first supralabials; frontonasal polygonal with blunt edges, wider than longer, widest at the back, in contact with rostral, nasals, loreals, and prefrontals; prefrontals paired, polygonal, in contact with frontonasal, loreal, first superciliar, first supraocular, and frontal; frontal longer than wide, polygonal, in contact with first and second supraocular, and frontoparietals; frontoparietals polygonal, in contact with the frontal, second and third supraoculars, parietals, and interparietal; three supraoculars, all in contact with superciliaries, frontal, frontoparietals, parietal, and postocular; interparietal longer than wide, heptagonal, in contact with frontoparietals anteriorly, with parietal laterally, and with postparietals posteriorly; parietals polygonal, anteriorly in contact with frontoparietals, third supraocular, and postocular, laterally in contact with interparietals and temporals, and posteriorly postparietals; three postparietals, smaller than parietals, the mid postparietal is smaller than laterals postparietals. Nasal undivided, longer than high, in contact with first and second supralabials; loreal present, in contact with second supralabials, nasal, first superciliar, and frenocular; four superciliars, the first expanded onto surface of head; frenocular trapezoidal, in contact with second and third supralabials, infraocular, subocular, and loreal scales; palpebral disc divided in two semitransparent scales; three suboculars; three postoculars; temporals with keeled and smooth scales (the big scales smooth and the small scales keeled), and polygonal; four supralabials anterior to the posteroventral angle of the subocular. Mental wider (2.3 mm) than long (1.5 mm), in contact with first infralabial and postmental posteriorly; postmental single, polygonal, in contact with first and second infralabial, and first pairs of genials; five genials, all in contact, on the left side two and on the right three, in contact with second, third, and fourth infralabials; 35 pregulars irregularly distributed, and small in the mid; seven rows of gular scales including the collar, the middle scales enlarged; collar fold distinct, formed by large scales; lateral neck scales round, upper scales keeled, and lower scales smooth; dorsal neck scales polygonal and keeled. Dorsal hexagonal, longer than wide, juxtaposed, strongly keeled, in 35 transverse rows; 30 longitudinal dorsal scale rows at midbody; lateral scale series slightly smaller than dorsal; reduced scales at limb insertion regions; 20 transverse ventral scale rows; eight longitudinal ventral scale rows at midbody; four anterior preanal plate scales (the lateral scales are smaller), three posterior preanal plate scales; scales on tail rectangular, juxtaposed, and smooth. Limbs pentadactyl; digits clawed; dorsal brachial scales polygonal, imbricate, and slightly keeled; ventral brachial scales small, rounded, and smooth; dorsal antebrachial scales polygonal, subequal in size, smooth, and imbricate; ventral antebrachial small, subimbricate, and rounded; dorsal manus scales polygonal, smooth, and subimbricate; palmar scales small, rounded, and domelike; dorsal scale on fingers

smooth, quadrangular, imbricate, four on finger I, six on II, eight on III, nine on IV, and five on V; scales on anterodorsal surface of thigh large, polygonal, smooth, and sub-imbricate; scales on dorsal surface of thigh large, keeled; scales on posterior surface of thigh small, rounded, juxtaposed, and keeled; scales on ventral surface of thigh large, roundish, flat, and smooth; seven femoral pores; preanal pores absent; scales on anterior surface of crus small, polygonal, keeled, juxtaposed, and decreasing in size distally; scales on posterior surface of crus small, roundish, keeled, and sub-imbricate; scales on ventral surface of crus large, roundish, flat, and smooth; scales on dorsal of foot roundish, smooth, and imbricate; scales on ventral of foot small, rounded, juxtaposed, and domelike; scales on dorsal surface of toes quadrangular, smooth, overhanging supradigital lamellae, three on toe I, six on II, ten on III, twelve on IV, and eight on V; fore and hind limbs overlapping when adpressed against the body.

Coloration: In preservative, the dorsal surface of head, neck, and back is dark-brown, the dorsolateral lines are cream grayish and join at midbody to form a vertebral stripe that extends to the tail; dorsal surface of tail is dark brown with a dorsal stripe in the anterior part of the tail, and pale orange with some gray spots in the distal part; the lateral sides of head and neck are blackish brown with a cream labial line that extends from the third supralabial to the anterior part of the insertion of posterior limbs; ventral surface of the head is gray with small, irregular, brown spots; gular and ventral surfaces of body are dark gray with cream spots around some scales; ventral surface of limbs and tail, are cream with some irregular, dark gray spots (Figure 6). In life, the dorsal surface of body is brown with scattered black spots; lateral surface of body is blackish brown with black and cream spots that resemble ocelli; ventral surface of body is reddish cream with scattered black spots. Dorsal surface of limbs are brown with small black spots, ventral surface is reddish cream with small black spots. Dorsal and ventral surfaces of tail are orange, and ventral surfaces of limbs are similar to the ventral surface of body (Figure 6, 7).

Variation: Table 5 summarizes morphometric characters and pholidosis.

Distribution and natural history: *Cercosaura pacha* **sp. nov.** inhabits montane forests on the eastern slopes of Cordillera de los Andes, in the Department of Pasco, central Peru, between 1845–1986 m a.s.l (Figure 1). We captured two specimens using pitfall traps set up for 10 days at the type locality (Figure 8).



Figure 8. Type locality of *Cercosaura pacha* sp. nov, montane forest of Lanturachi, near Oxapampa, Department of Pasco, Peru. Photo: Consuelo Alarcón.

Taxonomic status of Cercosaura manicata boliviana

Cercosaura manicata boliviana is considered a subspecies of *Cercosaura manicata*, which is distributed from southeastern Peru to central Bolivia [47]. Werner [53] described *C. manicata boliviana* as *Prionodactylus bolivianus* based on a specimen (Muséum national d'Histoire naturelle, MNHN 00.4) collected in the montane forests of Bolivia (Chacó). Subsequently, *P. bolivianus* and *P. ockendeni* were considered synonyms of *Prionodactylus manicatus*, but both with subspecies status [47]. Finally, according to a phylogenetic study based on morphological data, *P. manicatus bolivianus* was transferred to the genus *Cercosaura* [18]. Echevarría et al. [16] and Uzzell [29] observed clear differences between both subspecies; however, only Echevarría et al. [16] considered this taxon as a putative separate species, and highlighted the need for genetic evidence.

The genus *Prionodactylus* was erected by O'Shaughnessy [54], and the type species was *Prionodactylus manicatus*. However, *P. manicatus* was transferred to the genus *Cercosaura*, and *Prionodactylus* was invalidated and considered as a synonym of *Cercosaura* [18].

According to the molecular evidence obtained in this study, *Cercosaura manicata boliviana* is the sister lineage of the genus *Potamites*; therefore, it should be excluded from *Cercosaura*. However, the taxonomic assignation of *Cercosaura manicata boliviana* remains uncertain, because

the genus *Prionodactylus* (original genus) is no longer valid. We could assign this species to *Potamites*, but external morphological characters and ecological traits do not support this taxonomic change. *Potamites* is a genus of lizards strongly associated with aquatic ecosystems [20], whereas the individuals of "*Cercosaura manicata boliviana*" have semi-arboreal habits. Thus, we propose to maintain the name "*Cercosaura manicata boliviana*" incertae sedis until a dedicated study can ascertain its phylogenetic relationships.

In conclusion, the molecular, ecological, and morphological evidence support the hypothesis that "*Cercosaura manicata boliviana*" is a separate species and a new lineage, which is sister to lizards of the genus *Potamites*. Future studies should ascertain the relationship of this incertae sedis with *Potamites*, and determine whether *P. bolivianus* and *P. ockendeni* are conspecifics or separate species.

4. Discussion

Our molecular and morphological evidence solves the taxonomy of *Cercosaura anomala*, reveals "*Cercosaura manicata boliviana*" as incertae sedis, and supports the description of a new species of *Cercosaura* from the Andes of Peru. Despite a complex taxonomic history, genetic data have supported recent changes in the systematics and taxonomy of cercosaurine lizards, increasing our understanding of their evolutionary history [e.g. 6,10,12,19,27,52]. However, the studies are still incomplete, and many genera and species are pending review and broader sampling of genetic sequences [6,10,12].

The topology obtained in this study did not adequately resolve the phylogenetic relationship of the genera *Cercosaura*, *Dendrosauridion*, *Proctoporus*, *Rheosaurus*, and the lineages *Selvasaura* + *Potamites*. However, there was strong support for nesting of the species treated in this study within their respective lineages (*Cercosaura* and "*Cercosaura manicata boliviana*"). Likewise, the topology is similar to recently obtained topologies [6,51,52]; however, it differs mainly from previous phylogenies in that *Rheosaurus* is part of a polytomy, in contrast to *Reosaurus* being nested within the clade containing *Anadia*, *Euspondylus*, *Macropholidus*, and *Pholidobolus*.

We designated a neotype for *Cercosaura anomala*, a designation carried out in accordance with article 75.3 of the ICZN, based on a specimen collected in Puente Ruinas, inside of the Historical Sanctuary of Machupicchu, Department of Cusco, Peru. The designation of HSM as the type locality of *C. anomala*, and associated genetic data we provided in this work, is important because it will facilitate future taxonomic, phylogenetic, ecological, and evolutionary studies. Moreover, with the generic allocation of *C. anomala* and the description of a new species, we increase the diversity of the genus *Cercosaura*, which now contains eighteen species.

In the original description of *Cercosaura anomala*, Müller [21] observed the small size of the prefrontal scales, and the separation between them, stating that these could be rudimentary. Among the material examined in this study, all specimens have large and attached prefrontals, except a subadult female (MUBI 819) with separate prefrontal scales. Variation in the form of prefrontals, and other characters, occurs in different species of gymnophthalmid lizards such as *Pholidobolus vertebralis* [24], *Proctoporus spinalis* [23], *P. machupicchu* [55], and *P. laudhanae* [56]. The high cryptic diversity, and the variation observed in the characters used in taxonomy of these lizards warn us that generic assignments and the description of new species should be taken with caution, and if possible, supported by genetic evidence [10,12,20,52].

Despite the similarity of coloration patterns of *Cercosaura anomala* with species of *Pholidobolus*, and “*C. manicata boliviana*” with *C. manicata*, both species were not nested in their designated genera. This result shows that external morphological characters in gymnophthalmid lizards can converge in coloration, and pholidosis [10,12,20,52]. Examples of convergence are the body shape of six divergent lineages of semi-aquatic lizards of the genera *Centrosaura*, *Echinosaura*, *Gelanesaurus*, *Neusticurus*, *Potamites*, and *Rheosaurus*, which share similar body shape (“cocodrile like morphology”), presence of irregular scales on the back, and a laterally flattened tail that aids in water locomotion [31,57]; body elongations in *Anotosaura*, *Bachia*, *Calypotommatius*, *Heterodactylus*, *Nothobachia*, and *Scriptosaura*, [31, 58]; legs reduction in *Bachia*, *Colobosaura*, and *Scriptosaura* [9,31,59]; and external ear loss in *Antonosaura*, *Bachia*, *Heterodactylus*, *Nothobachia*, *Rachisaurus brachylepis*, and *Scriptosaura catimbau* [31,59]. In light of high frequency of evolutionary convergence, it is expected that lizards of the genera *Cercosaura*, *Pholidobolus*, *Macropholidus*, and “*Cerosaura manicata boliviana*” share similarities in their coloration patterns. Future evolutionary studies will further elucidate evolutionary convergence in these lizards.

Supplementary Materials: The following are available online at www.mdpi.com/xxx/s1, Table S1: Vouchers and accession number codes of taxa included in this study available from GenBank. Figure S1: Maximum likelihood tree showing the phylogenetic relationships of *Cercosaura*, and other gymnophthalmid lizards.

Author Contributions:

Conceptualization, L.M., J.C.C., C.C. and A.C.; methodology, L.M., C.C. and A.C.; software, L.M., C.C., C.A., and A.C.; validation, L.M., J.C.C., C.C., C.A. C.Y.S and A.C.; formal analysis, L.M. and A.C.; investigation, L.M., J.C.C., C.C., C.A. C.Y.S, and A.C.; resources, A.C.; data curation, L.M., J.C.C., C.C., C.A. C.Y.S, and A.C.; writing—original draft preparation, L.M., C.C. and A.C.; writing—review and editing, L.M., J.C.C., C.C., C.A., C.Y.S and A.C.; visualization, L.M., C.C. and A.C.; supervision, C.C. and A.C.; project administration, L.M. and A.C.; funding acquisition, L.M. and A.C.

Funding: The Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica (ACCA) provided logistical support at Urusayhua and Tucantinas in Department of Cusco, Peru.

Acknowledgments: We thank Evaristo López (MUSA), Pablo Venegas (CORBIDI), and MUBI staff for allowing access to their respective herpetological collections during this study; Juan Carlos Chávez-Arribasplata (CORBIDI) for allowing us to use his photographs (Figure 3C, D); Tiffany M. Doan and an anonymous reviewer for their comments and suggestions that improved this manuscript.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

Appendix A. Specimens examined.

Cercosaura anomala.— Peru: Department of Cusco: Province of Urubamba, District of Machupicchu, sector Puente Ruinas (MUBI 640, 641, 817, 5277); Province of La Convención, District of Santa Ana, sector Urusayhua (MUBI 13626), sector Tucantinas (MUBI 13328, 13529); District of Maranura (MUSA 4537); District of Quellouno (MUBI 16169).

Cercosaura manicata.— Peru: Department of Cusco, Province of La Convención, District of Kimbiri, sector Pomoreni (MUBI 6789) and Pichari (MUBI 15734, 15735, 15736).

Cercosaura pacha sp. nov.— Peru: Department of Pasco, Province of Oxapampa, District of Huancabamba, sector Lanturachi (MUBI 14512, 14515).

Cercosaura sp.—Peru: Department of Cusco, Province of Quispicanchi, District of Camanti, sector Sirigua (MUBI 5881).

“*Cercosaura manicata boliviana*”.— Peru: Department of Puno: Province of Paucartambo, District of Kosñipata, Parque Nacional del Manu, Trocha Unión (MUBI 5045), sector San Pedro (CORBIDI 16500); Department of Puno, Province of Carabaya, sector Gallucunka (MUBI 4657), sector Ollachea (MUBI 11575), Province of Sandia, District of Limbani, Santo Domingo (CORBIDI 18716).

References

1. Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Da Fonseca, G.A.; Kent, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **2000**, *403*, 853–858.
2. Timms, J.; Chaparro, J.C.; Venegas, P.J.; Salazar-Valenzuela, D.; Scrocchi, G.; Cuevas, J.; Leynaud, G.; Carrasco, P. A new species of pitviper of the genus *Bothrops* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) from the Central Andes of South America. *Zootaxa* **2019**, *4656*, 99–120.
3. Tejedor, A.; Calatayud, G. Eleven new scaly tree ferns (Cyathea: Cyatheaceae) from Peru. *American Fern Journal* **2017**, *107*, 156–191.
4. Rodríguez, L.O.; Mamani, L. A new species of *Petracola* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Río Abiseo National Park, San Martín, Peru. *Amphibian & Reptile Conservation* **2020**, *14*, 140–146.
5. Lehr, E.; Moravec, J.; Lundberg, M.; Koehler, G.; Catenazzi, A.; Smid, J. A new genus and species of arboreal lizard (Gymnophthalmidae: Cercosaurinae) from the eastern Andes of Peru. *Salamandra* **2019**, *55*, 1–13.
6. Moravec, J.; Šmíd, J.; Štundl, J.; Lehr, E. Systematics of Neotropical microteiid lizards (Gymnophthalmidae, Cercosaurinae), with the description of a new genus and species from the Andean montane forests. *ZooKeys* **2018**, *774*, 105–139.
7. Chavez, G.; Catenazzi, A.; Venegas, P.J. A new species of arboreal microteiid lizard of the genus *Euspondylus* (Gymnophthalmidae: Cercosaurinae) from the Andean slopes of central Peru with comments on Peruvian *Euspondylus*. *Zootaxa* **2017**, *4350*, 301–316.
8. Mamani, L.; Goicoechea, N.; Chaparro, J.C. A new species of Andean lizard *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from montane forest of the Historic Sanctuary of Machu Picchu, Peru. *Amphibian & Reptile Conservation* **2015**, *9*, 1–11.
9. Goicoechea, N.; Padial, J.M.; Chaparro, J.C.; Castroviejo-Fisher, S.; De la Riva, I. A taxonomic revision of *Proctoporus bolivianus* Werner (Squamata: Gymnophthalmidae) with the description of three new species and resurrection of *Proctoporus lacertus* Stejneger. *American Museum Novitates* **2013**, *3786*, 1–32.

-
10. Goicoechea, N.; Padial, J.M.; Chaparro, J.C.; Castroviejo-Fisher, S.; De la Riva, I. Molecular phylogenetics, species diversity, and biogeography of the Andean lizards of the genus *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **2012**, *65*, 953–964.
 11. Torres-Carvajal, O.; Lobos, S.E.; Venegas, P.J. Phylogeny of Neotropical *Cercosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetic and Evolution* **2015**, *93*, 281–288.
 12. Torres-Carvajal, O.; Lobos, S.E.; Venegas, P.J.; Chávez, G.; Aguirre-Peñañiel, V.; Zurita, D.; Echevarría, L.Y. Phylogeny and biogeography of the most diverse clade of South American gymnophthalmid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae, Cercosaurinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **2016**, *99*, 63–75.
 13. Sturaro, M.J.; Rodrigues, M.T.; Colli, G.R.; Knowles, L.L.; Avila-Pires, T.C. Integrative taxonomy of the lizards *Cercosaura ocellata* species complex (Reptilia: Gymnophthalmidae). *Zoologischer Anzeiger* **2018**, *275*, 37–65.
 14. Uetz, P.; Freed, P.; Hošek, J. (eds.). The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, 2020 accessed [14 April, 2020].
 15. Sturaro, M.J.; Avila-Pires, T.C.S.; Rodrigues, M.T. Molecular phylogenetic diversity in the widespread lizard *Cercosaura ocellata* (Reptilia: Gymnophthalmidae) in South America. *Systematics and Biodiversity* **2017**, *15*, 532–540.
 16. Echevarría, L.Y.; Barboza, A.C.; Venegas, P.J. A new species of montane gymnophthalmid lizard, genus *Cercosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae), from the Amazon slope of northern Peru. *Amphibian & Reptile Conservation* **2015**, *9*, 34–44.
 17. Doan, T.M.; Lamar, W.W. A new montane species of *Cercosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Colombia, with notes on the distribution of the genus. *Zootaxa* **2012**, *3565*, 44–54.
 18. Doan, T.M. A new phylogenetic classification for the Gymnophthalmid genera *Cercosaura*, *Pantodactylus* and *Prionodactylus* (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society* **2003**, *137*, 101–115.
 19. Castoe, T.A.; Doan, T.M.; Parkinson, C.L. Data partitions and complex models in Bayesian analysis: the phylogeny of gymnophthalmid lizards. *Systematic Biology* **2004**, *53*, 448–469.
 20. Doan, T.M.; Castoe, T.A. Phylogenetic taxonomy of the *Cercosaurini* (Squamata: Gymnophthalmidae), with new genera for species of *Neusticurus* and *Proctoporus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* **2005**, *143*, 405–416.
 21. Müller, L. Neue oder seltene Reptilien und Batrachier der Zoologischen Sammlung des bayrischen Staates. *Zoologischer Anzeiger* **1923**, *57*, 49–61.
 22. Franzen, M.; Glaw, F. Type catalogue of reptiles in the Zoologische Staatssammlung München. *Spixiana* **2007**, *30*, 201–274.

-
23. Köhler, G.; Lehr, E. Comments on *Euspondylus* and *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Peru, with the description of three new species and a key to the Peruvian species. *Herpetologica* **2004**, *60*, 501–518.
 24. Doan, T.M.; Cusi, J.C. Geographic distribution of *Cercosaura vertebralis* O'Shaughnessy, 1879 (Reptilia: Squamata: Gymnophthalmidae) and the status of *Cercosaura ampuedai* (Lancini, 1968). *Check List* **2014**, *10*, 1195–1200.
 25. Montanucci, R.R. Systematics and evolution of the Andean lizard genus *Pholidobolus* (Sauria: Teiidae). *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications* **1973**, *59*, 1–52.
 26. Reeder, T.W. A new species of *Pholidobolus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Huancabamba depression of northern Peru. *Herpetologica* **1996**, *52*, 282–289.
 27. Torres-Carvajal, O.; Mafla-Endara, P. Evolutionary history of Andean *Pholidobolus* and *Macropholidus* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetic and Evolution* **2013**, *68*, 212–217.
 28. Hurtado-Gómez, J.P.; Arredondo, J.C.; Sales-Nunes, P.M.; Daza, J.M. A new species of *Pholidobolus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the paramo ecosystem in the northern Andes of Colombia. *South American Journal of Herpetology* **2018**, *13*, 271–286.
 29. Uzzell T.M. A revision of lizard of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucotictus* and notes on the genus *Euspondylus* (Sauria, Teiidae). *Postilla* **1973**, *150*, 1–67.
 30. Kocher, T.D.; Thomas, W.K.; Meyer, A.; Edwards, S.V.; Pääbo, S.; Villablanca, F.X.; Wilson, A.C. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **1989**, *86*, 6196–6200.
 31. Pellegrino K.C.M.; Rodrigues, M.T.; Yonenaga-Yassuda, Y.; Sites J.W. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizard (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society* **2001**, *74*, 315–338.
 32. Blair, C.; Méndez de La Cruz, F.R.; Ngo, A.; Lindell, J.; Lathrop, A.; Murphy, R.W. Molecular phylogenetics and taxonomy of leaf-toed geckos (Phyllodactylidae: Phyllodactylus) inhabiting the peninsula of Baja California. *Zootaxa*, **2009**, *2027*, 28–42.
 33. Arevalo, E.; Davis, S.K.; Sites, Jr.J.W. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. *Systematic Biology*, **1994**, *43*, 387–418.
 34. Saint, K.M.; Austin, C.C.; Donnellan, S.C.; Hutchinson, M.N. C-mos, a nuclear marker useful for squamate phylogenetic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **1998**, *10*, 259–263.
 35. Edgar, R.C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* **2004**, *32*, 1792–1797.

-
36. Kumar, S.; Stecher, G.; Li, M.; Knyaz, C.; Tamura, K. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* **2018**, *35*, 1547–1549.
37. Maddison, W.P.; Maddison, D.R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. **2019**, Version 3.61 <http://www.mesquiteproject.org>.
38. Ronquist, F.; Teslenko, M.; Van Der Mark, P.; Ayres, D.L.; Darling, A.; Höhna, S.; Huelsenbeck, J.P. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* **2012**, *61*, 539–542.
39. Rambaut, A.; Suchard, M.A.; Xie, D.; Drummond, A.J. Tracer v1. 7.1 **2018** (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>).
40. Barbour, T. Reptiles collected by the Yale Peruvian expedition of 1912. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **1913**, 505–507.
41. Amaral, A. New genera and species of snakes. *Proceedings of the New England Zoological Club* **1923**, *8*, 85–105.
42. ICZN, *The international Trust for Zoological Nomenclature*; Natural History Museum: London, England **1999**; p. 306.
43. Uzzell, T.M. Teiid lizards of the genus *Proctoporus* from Bolivia and Peru. *Postilla* **1970**, *142*, 1–39.
44. Kizirian, D.A. A review of Ecuadorian *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae) with descriptions of nine new species. *Herpetological Monographs* **1996**, *10*, 85–155.
45. Doan T.M.; Cusi, J.C. Geographic distribution of *Cercosaura vertebralis* O'Shaughnessy, 1879 (Reptilia: Squamata: Gymnophthalmidae) and the status of *Cercosaura ampuedai* (Lancini, 1968). *Check List* **2014**, *10*, 1195–1200.
46. Avila-Pires, T.C.S. *Lizard of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata)*; Zoologische Verhandelingen: Netherlands, **1995**; p. 706.
47. Uzzell T.M. A revision of lizard of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucotictus* and notes on the genus *Euspondylus* (Sauria, Teiidae). *Postilla* **1973**, *150*, 1–67.
48. Gorzula, S.; Senaris, J.C. *Contribution to the herpetofauna of the Venezuelan Guayana*; Scientia Guaianae: Caracas, Venezuela, **1999**; p. 269.
49. Soares-Barreto, D.; Martin Valdão, R.; Nogueira, C.; Potter de Castro, C.; Ferrerira, V.L.; Strüssman, C. New locality records, geographical distribution, and morphological variation in *Cercosaura parkeri* (Ruibal, 1952) (Squamata: Gymnophthalmidae) from western Brazil. *Check List* **2012**, *8*, 1365–1369.
50. Tedesco, M.E. Una nueva especie de *Pantodactylus* (Squamata, Gymnophthalmidae) de la provincia de Corrientes, República de Argentina. *Facena* **1998**, *14*, 53–62.

-
51. Sánchez-Pacheco, S.J.; Torres-Carvajal, O.; Aguirre-Peñafiel, V.; Nunes, P.M.S.; Verrastro, L.; Rivas, G.A.; Rodrigues, M.T.; Grant, T.; Murphy, R.W. Phylogeny of *Riama* (Squamata: Gymnophthalmidae), impact of phenotypic evidence on molecular datasets, and the origin of the Sierra Nevada de Santa Marta endemic fauna. *Cladistics* **2018**, *34*, 260–291.
52. Vásquez-Restrepo, J.D.; Ibáñez, R.; Sánchez-Pacheco, S.J.; Daza, J.M. Phylogeny, taxonomy and distribution of the Neotropical lizard genus *Echinosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae), with the recognition of two new genera in Cercosaurinae. *Zoological Journal of the Linnean Society* **2019**, *189*, 287–314.
53. Werner, F. Beschreibung neuer Reptilien und Batrachier. *Zoologischer Anzeiger* **1899**, *22*, 479–484.
54. O'Shaughnessy, A.W.E. An Account of the Collection of Lizards made by Mr. Buckley in Ecuador, and now in the British Museum, with descriptions of the new Species. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1881**, *49*, 227–245.
55. Díaz, M.I.; Ttito, A.; Mamani, L. Una nueva localidad y reexaminación de la serie tipo de la lagartija Andina de Machu Picchu *Proctoporus machupicchu* Mamani, Goicoechea y Chaparro, 2015 (Squamata: Gymnophthalmidae). *Revista Peruana de Biología* **2019**, *26*, 503–508.
56. Chávez, G.; Chávez-Arribasplata, J.C. Distribution and natural history notes on the Peruvian lizard *Proctoporus laudahnae* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Phyllomedusa: Journal of Herpetology* **2016**, *15*, 147–154.
57. Marques-Souza, S; Prates, I.; Fouquet, A.; Camacho, A.; Kok, P. J.; Nunes, P. M.; Vechio F.D.; Recorder, R.S.; Mejia, N.; Junior M.T.; Barrio-Amorós, C.; Casimiro, J.; Lima, J.D.; de Sena, M.A.; Rodrigues, M.T. Reconquering the water: Evolution and systematics of South and Central American aquatic lizards (Gymnophthalmidae). *Zoologica Scripta* **2018**, *47*, 255–265.
58. Grizante, M.B.; Brandt, R.; Kohlsdorf, T. Evolution of body elongation in gymnophthalmid lizards: relationships with climate. *PLoS ONE* **2012**, *7*, e49772.
59. Rodrigues, M.T.; Santos, E.M.D. A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zootaxa* **2008**, *1873*, 50–60.