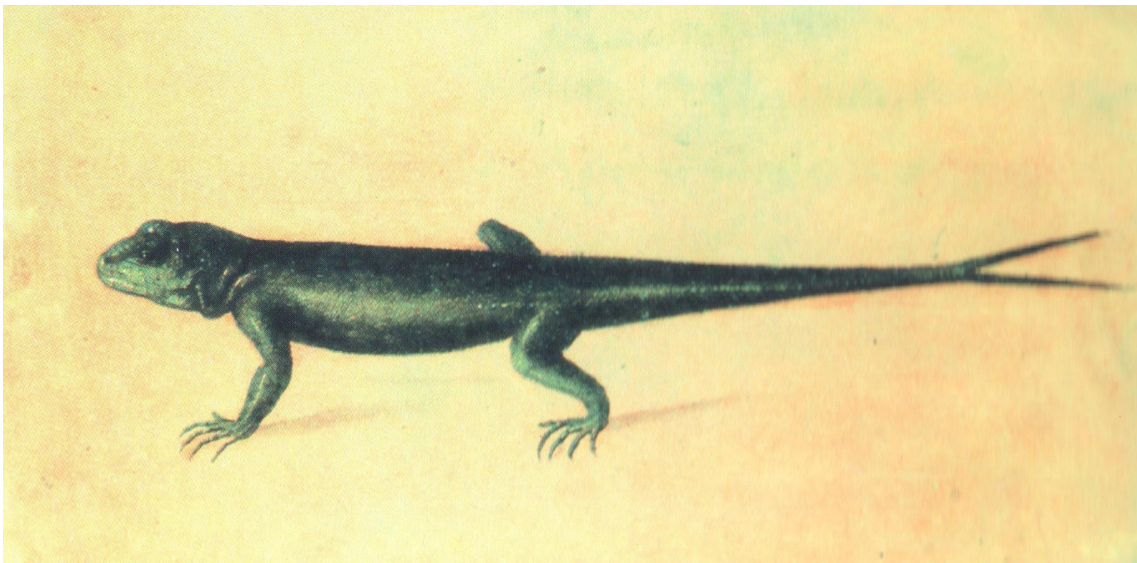


Marco Aurélio de Sena

Filogenia e evolução dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* (Squamata: Tropiduridae).

Phylogeny and evolution of *Tropidurus* of the *torquatus* group (Squamata: Tropiduridae).



São Paulo

2015

Marco Aurélio de Sena

Filogenia e evolução dos *Tropidurus* do grupo
torquatus (Squamata: Tropiduridae).

Phylogeny and evolution of *Tropidurus* of the
torquatus group (Squamata: Tropiduridae).

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de Doutor em
Ciências, na Área de Zoologia.

Orientador: Miguel Trefaut Rodrigues

São Paulo

2015

Ficha Catalográfica

Sena, Marco Aurélio de

Filogenia e evolução dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* (Squamata: Tropiduridae).

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. *Tropidurus* 2. Grupo *torquatus* 3. Lagartos 4. Cerrados e Caatingas I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Miguel Trefaut Rodrigues

Orientador

Dedicatória

Dedico à minha namorada, Jani Pereira, por ser uma luz na minha vida.

“Ideias, e somente ideias, podem iluminar a escuridão.”

Ludwig von Mises, *As seis lições*

(Trad. Maria Luiza X. de A. Borges)

“A questão não é se este mundo é triste demais para ser amado ou alegre demais para não o ser; a questão é que, quando se ama alguma coisa, a sua alegria é a razão para amá-la, e a sua tristeza é a razão para amá-la ainda mais.”

G.K. Chesterton, *Ortodoxia*

(trad. Almino Pisetta)

Agradecimentos

A gratidão, conforme ensina Santo Tomás de Aquino, comporta três aspectos: o primeiro é reconhecer o benefício recebido; o segundo, elogiar de viva voz e dar graças ao benfeitor; e o terceiro, recompensar o benfeitor na medida das possibilidades do beneficiado, em tempo oportuno. Nestes quatro anos de tese, contei com a generosidade de inúmeros amigos, colegas e instituições. Pelo menos os dois primeiros aspectos da prescrição tomista, cumpro aqui e agora, com muita alegria; o terceiro, espero ir cumprindo ao longo da vida.

Em primeiro lugar, agradeço ao meu orientador, Prof. Miguel Rodrigues, um professor, pesquisador e naturalista superlativos; sua atenção, generosidade e confiança tornaram este trabalho possível. Tão impressionante quanto seu conhecimento científico, é sua disposição e empolgação em relação aos temas dos seus alunos e o talento para formar um ambiente de trabalho produtivo e sempre muito bem humorado, do qual é um enorme privilégio participar.

Deste modo, cumpre agradecer meus colegas do Laboratório de Herpetologia e do Laboratório de Sistemática Molecular, pela agradável e intelectualmente instigante convivência, pelo companheirismo e generosidade ao compartilhar ideias, informações, dados inéditos: Agustin Camacho, Carolina Nisa, Federico Arias, Felipe Curcio, Francisco Dal Vechio, Isabela Soriano, Ivan Prates, José Cassimiro, Lilian Duarte, Jéssica Gillung, Juliana Roscito, Maíra Concistré, Maysa Miceno, Manuel Antunes Júnior, Mauro Teixeira Júnior, Pedro Nunes, Renata Cecília Amaro, Renato Recoder, Roberta Damasceno, Sabrina Baroni, Sérgio Marques de Souza e Veridiana Tofik.

A oportunidade de ingressar nesse grupo, devo a meus colegas Mauro Teixeira Júnior e Agustin Camacho, cujo auxílio no campo do Parque Nacional Cavernas do Peruaçu foi na verdade o começo desta tese. Maíra Concistré e Sabrina Baroni gentilmente me receberam no Laboratório de Sistemática Molecular e me ensinaram os primeiros passos. Manuel Antunes Júnior foi excepcional na eficiência, boa vontade e paciência ao tratar da enormidade de amostras para sequenciar, além de perder muito tempo comigo analisando sequências. Agustin Camacho, Sérgio Marques e Renato Recoder prestaram um enorme auxílio nas análises. Maíra Concistré perdeu muito tempo comigo, o TNT e o MrBayes, e por isso sou-lhe muito, muito grato. Agradeço imensamente a Denis Machado Jacob e Taran Grant pela generosa e paciente assistência nas análises preliminares de POY.

Durante o período desta tese, tive a oportunidade de cursar boas disciplinas e por elas agradeço aos professores Sérgio Rosso & Roberto Shimizu (BIE5771 – Planejamento e Análise de Pesquisas Ecológicas) e Francisca do Val (BIO5726 – Evolução dos Animais ao Nível de Espécie). Agradeço à professora Mônica Toledo-Pizza, e meus colegas Pedro Nunes e Renata Cecília Amaro por aceitarem o convite para integrar minha banca de qualificação, e por fazerem com que o exame de qualificação tenha realmente valido a pena. Cumprir a monitoria PAE, apesar de trabalhosa, foi um grande prazer, e agradeço aos docentes da disciplina, professores Miguel Rodrigues, Monica Toledo-Piza, Marcelo de Carvalho, Taran Grant e Elisabeth Höefling pela oportunidade de realmente aprender como se ensinar zoologia. Meus companheiros de monitoria, João Paulo Capretz, Rodrigo Borghezán, Thiago Alves, Carolina Nisa, Paula Moraes e Paula Amaral tornaram mais leve e divertida a empreitada.

Meus colegas de pós-graduação do Departamento de Zoologia fizeram deste local para mim uma segunda casa, pelo ambiente amistoso e cordial. E agradeço imensamente pela oportunidade de participar de uma iniciativa muito promissora, o Curso de Verão em Zoologia, integrando o Comitê Organizador da sua primeira realização com meus colegas: João Paulo Barbosa; María de los Angeles; Julia Beneti; Livia Cordeiro; Vagner Cavarzere; Pedro Dias; Rodrigo Dios; Sarah Viana; Victor Giovannetti; André Giroti; Carolina Laurini; Thiago Loboda; Natalia Luchetti; Cláudia Olivares; Karla Paresque; Flávia Petean; Mariane Targino.; João Paulo Capretz ; Rodrigo Souza e Thiago Vernaschi.

A coleta de amostras, tecidos ou animais, contou com um batalhão de coletores anônimos, além de contribuições generosas de colegas: Miguel Rodrigues, José Cassimiro, Dante Pavan, Paula Hanna Valdujo, Fábio Maffei, Mauro Teixeira Júnior, Renato Recoder, Francisco Dal Vecchio, Carla Piantoni, Pedro Nunes, Caroline Garcia, Roberta Damasceno, Sérgio Marques de Souza, André Luiz Carvalho, Juliana Rodrigues, Hugo Bonfim, Felipe Curcio, Bruno Rocha, Agustin Camacho, Davor Vrcibradic, Gisele Winck, Mara Kiefer, Renato Gaiga, Ana Cristina Monteiro-Leonel, Cybele Araújo, Gabriel Skuk (*in memoriam*), Maysa Miceno e Carolina Nisa. Conteí com a generosidade de muitos colegas que prontamente atenderam meu pedido e gentilmente me cederam suas fotos: Agustin Camacho, Miguel Rodrigues, Renato Recoder, Mauro Teixeira Jr., Antônio Bordignon, Renato Gaiga, Fábio Maffei, Laurie Vitt, Pedro Freire, André Luiz Carvalho, Pedro Peloso, Esler Criscoulo Bruno.

Além destas contribuições individuais, agradeço aos curadores e técnicos das seguintes coleções que forneceram amostras de tecidos e permitiram consulta às respectivas coleções: Dr. Hussam Zaher e Alberto B. Carvalho, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Dr. Felipe Franco Curcio, Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT); Dr. Márcio Borges-Martins e Valentina Z. Caorsi, Coleção de Anfíbios e Répteis do Laboratório de Herpetologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS); Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente e João Fabricio de Melo Sarmiento, do Laboratório Herpetologia, do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), sendo que Luciana de Oliveira pacientemente me passou as coordenadas dessas amostras; Dra. Selma Torquato da Silva, Coleção de Herpetologia do Museu de História Natural da Universidade Federal de Alagoas (MHN/UFAL). A Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina doou amostras de tecidos dos *Tropidurus etheridgei* da Argentina. O Dr. Felipe Curcio além de proporcionar total liberdade no acesso à coleção da UFMT também gentilmente me hospedou na sua casa durante minha estadia em Cuiabá, com direito a excelentes conversas, muitas visitas à Sorveteria Alaska e uma rápida e sensacional visita à Chapada dos Guimarães.

Além do material já coletado, fiz várias viagens de coleta que proporcionaram conhecer melhor a história natural dos *Tropidurus*. As viagens com a equipe do Miguel, cada uma equivalente a um curso de pós-graduação, com a imensa vantagem de aliar um aprendizado intenso com uma atmosfera descontraída. Juntos fizemos algumas das melhores viagens da minha vida e agradeço profundamente pela oportunidade de participar de cada uma delas.

Hugo Bonfim, Sônia Mendonça e Juliana Rodrigues, do RAN-ICMBio, por meio do PAN Espinhaço, coordenaram trabalhos de coleta e pesquisa em várias áreas dentro de parques nos Cerrados, Campos Rupestres e Caatingas, sendo que tive a grata satisfação de trabalhar com eles em vários pontos da região sul do Espinhaço mineiro. No Parque Nacional da Serra do Cipó contamos com boa-vontade e simpatia do diretor à época, Henri Collet, e toda equipe do parque.

Amostras importantes dos Cerrados do Tocantins foram obtidas a partir de viagem ao Baixo Araguaia, coordenada por Dante Pavan, com a excelente companhia do próprio Dante, Ana Cristina Monteiro-Leonel, Fábio Maffei, José Mario Beloti Ghellere, Eliana Faria e Daniel Rolim.

Graças à colaboração com o Laboratório de Mastozoologia e Biogeografia (LaMaB), da Universidade Federal do Espírito Santo, tive a imensa satisfação de visitar a

maravilhosa Reserva Biológica de Sooretama, no ES. Agradeço a excelente companhia e generosidade dos colegas do LaMaB: Rafaela Duda, Jerônimo Dalpicolla, Lorena Dinelli, Maíra Leone, João Luis da Fonseca, Roger e Victor Colombi, que com sua mãe me receberam maravilhosamente bem em sua casa.

André Luiz Carvalho, companheiro de “trepidurologia”, me permitiu acompanhá-lo à Bolívia para coletarmos as formas endêmicas do país; apesar dos percalços e dificuldades, foi uma experiência absolutamente maravilhosa. Ainda sobre a Bolívia, contamos com a grande boa vontade da direção do Museo de Historia Natural “Alcide d’Orbigny” de Cochabamba, Ricardo Céspedes Paz e Eliana Lizarraga, cujo auxílio contra a tenaz burocracia foi fundamental para, durante minha estadia no país, visitarmos a região do Parque Nacional Torotoro e vermos *Tropidurus* a 2700 m de altitude. Um colega boliviano, Rolando Rivas, nos acompanhou e foi de grande valia nas negociações com a administração do Parque. Minha viagem à Cochabamba foi possível graças ao Processo Fapesp 2011/50146.

Por fim, duas pessoas muito queridas me ajudaram nas coletas finais: Jani Pereira da Silva e Antônio Bordignon atenderam prontamente meu pedido e embarcamos para coletar os topótipos de *T. oreadicus* em Buritis (MG). E na reta finalíssima, Antonio Bordignon me acompanhou à última viagem desta tese pelas restingas do norte fluminense.

Este projeto contou com financiamento da Fapesp (Processo 2010/16735-1) e Capes, e com toda infra-estrutura proporcionada pelo Instituto de Biociências. Do imenso corpo de funcionários, gostaria de deixar meus sinceros agradecimentos, em especial aos técnicos do Departamento de Zoologia, Ênio Matos e Phyllip Lenktaitis, às secretárias do Departamento, Maria Lúcia Vieira e Marly Salviano de Almeida e da Seção Pós-Graduação, Lilian Parpinelli e Erika Harumi Camargo. Como aluno do IB desde 1997, e sendo o doutoramento a fase final de formação, deixo registrada minha imensa dívida com este Instituto e a Universidade de São Paulo.

E por fim, a parte mais pessoal dos agradecimentos: minha família, meus pais, meu irmão, meus tios e primos, que sempre estão torcendo por mim. E especialmente minha namorada, Jani Pereira da Silva, pelo amor e companheirismo, que me acompanham praticamente desde o começo desta tese. Obrigado pela compreensão e carinho. Esta tese também é um pouco sua.

I. INTRODUÇÃO.....	12
1. Breve histórico das propostas de filogenias no estudo da evolução e diversificação dos lagartos neotropicais a partir da dados moleculares.....	12
2. O posicionamento do gênero <i>Tropidurus</i> dentro dos Iguania.....	17
3) As hipótese de relacionamento do gênero <i>Tropidurus</i> dentro de Tropiduridae.....	20
4) Sistemática dos <i>Tropidurus</i> do grupo <i>torquatus</i>	25
5) Diversificação das formas arenícolas/saxícolas dos <i>Tropidurus</i> do grupo <i>torquatus</i> : os indícios na literatura que sugerem um quadro mais complexo da evolução do grupo.....	27
4) Objetivos.....	30
II. MATERIAL E MÉTODOS.....	31
1. Estudo Molecular.....	31
1.1 Material.....	31
1.2 Extração do DNA total.....	32
1.3 Reação de PCR.....	33
1.4 Reação de Sequenciamento.....	35
1.5 Análise das Sequências.....	36
1.6 Análises filogenéticas.....	36
1.7.1 Sequenciamento do gene mitocondrial 16S.....	38
1.7.2 Sequenciamento do gene mitocondrial cyt b.....	39
1.7.3 Sequenciamento do gene nuclear KIF24.....	39
1.7.4 Sequenciamento do gene nuclear PRLR.....	39
1.7.5 Sequenciamento do gene nuclear PTPN.....	39
2 Estudo Morfológico.....	39
2.1 Sexo e Idade.....	42
2.2 Caracteres Morfométricos.....	44
2.3 Caracteres Merísticos.....	44
2.4 Análises Estatísticas.....	45
IV.RESULTADOS.....	47

1. Análise molecular.....	47
2. Análise morfológica – Abordagem multivariada.....	119
V. DISCUSSÃO.....	152
VI. CONCLUSÕES.....	174
VII. RESUMO.....	176
VIII. <i>ABSTRACT</i>	177
IX. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	178
X. ANEXOS I a VI	

I. INTRODUÇÃO

1) Breve histórico das propostas de filogenias no estudo da evolução e diversificação dos lagartos neotropicais a partir da dados moleculares

Atualmente a utilização de dados moleculares para reconstruções filogenéticas é um procedimento rotineiro, sendo utilizado para delimitar espécies, auxiliar a detectar e descrever a diversidade biológica e compreender os mecanismos geradores desta diversidade (FOUQUET *et al.*, 2012; AMARO *et al.* 2013). Na última década, um grande número de trabalhos, valendo-se de ferramentas moleculares, tem contribuído para ajudar a compreender melhor a evolução, diversificação e biogeografia dos lagartos neotropicais (e.g., GLOR *et al.*, 2001; FROST *et al.*, 2001a; FROST *et al.*, 2001b; PELLEGRINO *et al.*, 2001; MAUSFELD *et al.*, 2002; REEDER *et al.*, 2002; BENOZZATI & RODRIGUES, 2003; DOAN, 2003; SCHULTE II *et al.*, 2003; CASTOE *et al.*, 2004; POE, 2004; DOAN & CASTOE, 2005; PELLEGRINO *et al.*, 2005; RODRIGUES *et al.*, 2005; CARRANZA & ARNOLD, 2006; KOHLSDORF & WAGNER, 2006; MIRALLES *et al.*, 2006; SILVA, 2006; WHITING *et al.*, 2006; BERGMANN & RUSSEL, 2007; GIUGLIANO *et al.*, 2007; RODRIGUES *et al.*, 2007; TORRES-CARVAJAL, 2007; GAMBLE *et al.*, 2008a e 2008b; GEURGAS & RODRIGUES 2008; PASSONI *et al.*, 2008; MIRALLES *et al.*, 2009; MOTT & VIEITES, 2009; RODRIGUES *et al.*, 2009; WERNECK *et al.*, 2009; CAROLINO, 2010; CASSIMIRO, 2010; GEURGAS & RODRIGUES 2010; MIRALLES & CARRANZA, 2010; SIEDCHLAG *et al.*, 2010; D'ANGIOLELLA *et al.*, 2011; GAMBLE *et al.*, 2011a, 2011b, 2012; LAGUNA, 2011; PELLEGRINO *et al.*, 2011; SANTOS, 2011; TOWNSEND *et al.*, 2011; GOICOECHEA *et al.*, 2012; HEDGES & CONN, 2012; NICHOLSON *et al.*, 2012; NUNES *et al.*, 2012; WERNECK *et al.*, 2012; TEIXEIRA JR. *et al.*, 2013a; DOMINGOS *et al.*, 2014; RECODER *et al.*, 2014; PRATES *et al.* 2015; WERNECK *et al.*, (*in press*)).

Dentre os primeiros estudos a respeito da classificação e das relações evolutivas dos grupos de lagartos, foi de enorme importância o trabalho de Charles L. Camp, publicado na década de 1920 e sendo portanto anterior ao estabelecimento do paradigma cladista. Além de revisar todas as propostas de classificação anteriores, e baseando-se em dados morfológicos e de distribuição de espécies, CAMP (1923) propôs um arranjo classificatório no qual reconheceu 21 famílias. Estas foram divididas em três grandes grupos: Iguania, Autarchoglossa e Gekkota, sendo que Serpentes apareceriam como uma sub-ordem dentro de Autarchoglossa (Figura 1). Desde o trabalho de Camp, muitos trabalhos fizeram tentativas mais ou menos bem sucedidas

de reconstruir a história evolutiva dos lagartos (ver revisão em PREGILL & FROST, 1988). A primeira delas, baseada exclusivamente em caracteres morfológicos e com uma proposta filogenética, foi levada a cabo já no final da década de 1980, no livro editado por ESTES & PREGILL (1988).

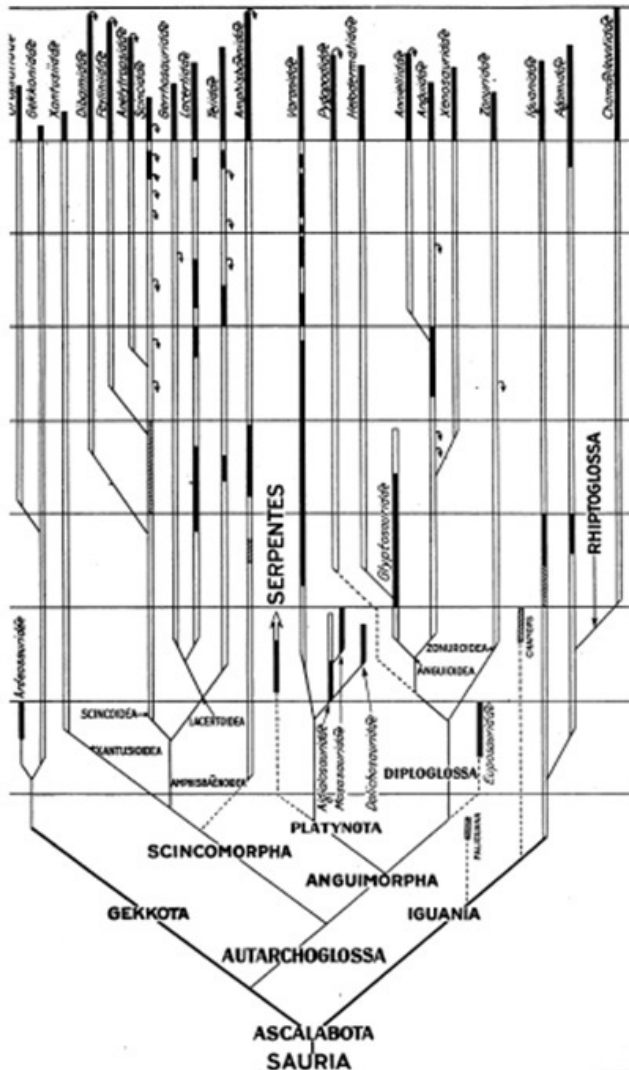


Figura 1: Filogenia e classificação dos lagartos, segundo CAMP (1923).

Nesta obra com abordagem filogenética explícita, diversos autores propõem hipóteses de relacionamento entre os principais grupos de Squamata. GAUTHIER *et al.* (1988) confirmam a monofilia de Lepidosauria, e dentro deste, dos Squamata; ESTES *et al.* (1988), estudaram as relações entre os Squamata, concluindo que os “lagartos” não formam um grupo monofilético, que dentro de Squamata havia uma dicotomia entre os Iguania e os Scleroglossa, e que Serpentes, Amphisbaenia e Dibamidae deveriam ser considerados *incertae sedis*; ETHERIDGE & DE QUEIROZ (1988), propuseram uma filogenia para a família Iguanidae, reconhecendo-a como um

metatáxon e para a qual propuseram oito grupos supra-genéricos monofiléticos ('anolóides', 'basiliscíneos', 'crotafítíneos', 'esceloporíneos', 'iguaníneos', 'morunasauróides', 'opluríneos e 'tropiduríneos') (Figura 2); GRISMER (1988) propôs uma filogenia e fez a revisão taxonômica dos gecos eublefarídeos, além de trabalhar com biogeografia do grupo; PRESCH (1988), reconheceu a monofilia de Scincomorpha, composta pelas famílias Cordylidae, Gymnophthalmidae, Lacertidae, Scincidae, Teiidae e Xantusidae.

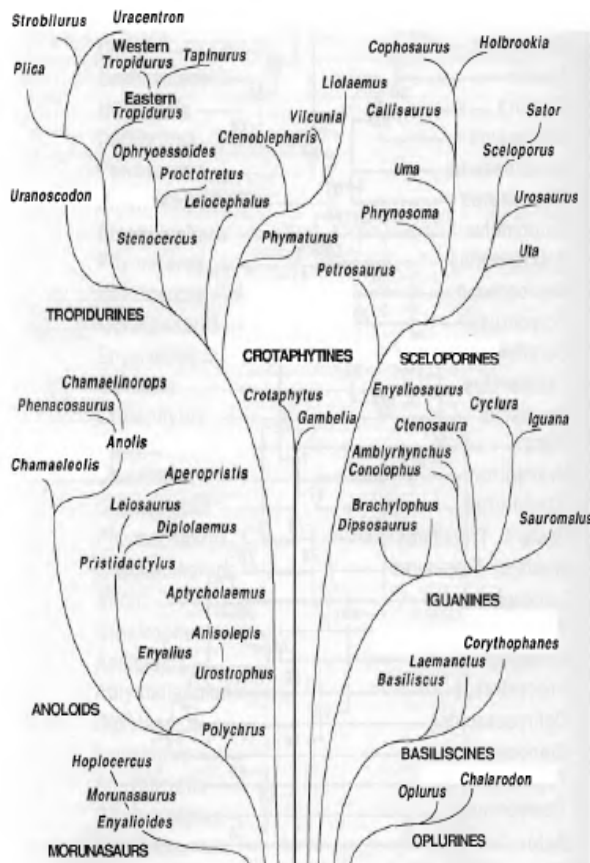


FIGURE 18. The New Tree, illustrating the relationships of iguanid lizard genera based on the present study.

Figura 2: Relações filogenéticas dos grupos de lagartos iguanídeos, propostas por ETHERIDGE & DE QUEIROZ (1988).

Estas propostas tiveram grande aceitação na literatura, sendo adotadas em livros-texto de herpetologia (e.g., PIANKA & VITT, 2003; POUGH *et al.*, 2004; VITT & CALDWELL, 2009) e foi bastante explorada para explicar a evolução da história de vida dos Squamata (VITT & PIANKA, 2005). Extensos trabalhos recentes, utilizando dados morfológicos com espécies fósseis e atuais (CONRAD, 2008; GAUTHIER *et al.*, 2012) corroboram a hipótese de uma divisão basal entre Iguania e os demais linhagens de Squamata (Figura 3).

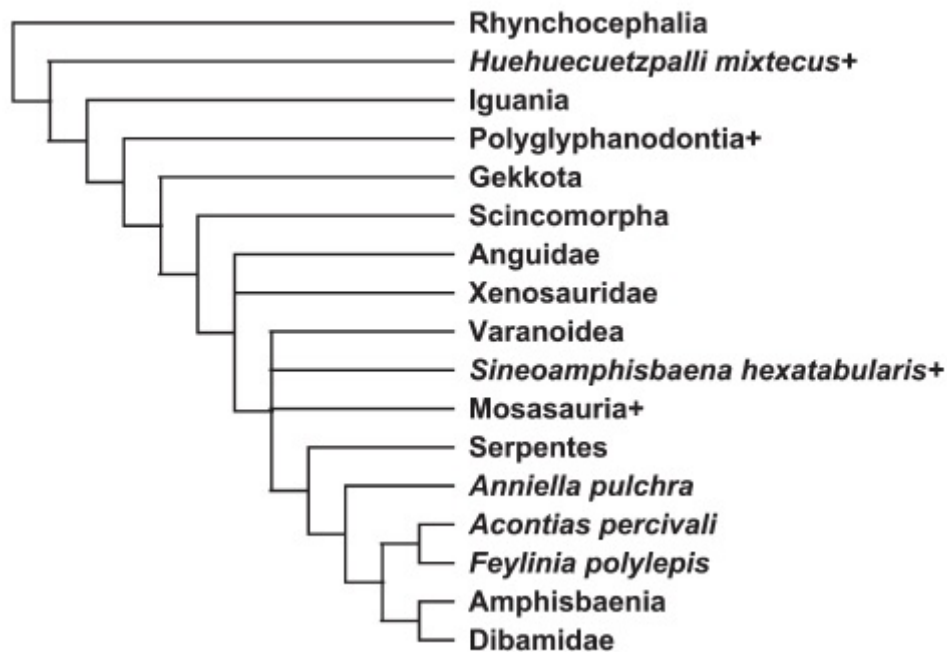


Figura 3: Filogenia de Squamata, obtida por dados morfológicos (GAUTHIER *et al.*, 2012)

Desde as primeiras grandes filogenias de Squamata utilizando dados moleculares até as mais recentes (e.g, HARRIS *et al.*, 2001; TOWNSEND *et al.*, 2004; FRY *et al.*, 2006; VIDAL & HEDGES, 2009; SITES *et al.*, 2011; WIENS *et al.*, 2012; , PYRON *et al.*, 2013), todas as propostas têm sido unânimes em suportar a monofilia do grupo, mas no tocante às relações internas , literalmente têm invertido a interpretação dos dados morfológicos. Estas filogenias apresentam algumas diferenças entre si, mas todas colocam Iguania como um clado derivado dentro de Squamata sendo que alguns autores (FRY *et al.*, 2006; SITES *et al.*, 2011, PYRON *et al.*, 2013, Figura 4) recuperam-no relacionado a Serpentes, em um clado chamado Toxicofera . Outra modificação significativa das propostas moleculares em relação às filogenias de dados morfológicos é o posicionamento de Amphisbaenia, que nas hipóteses moleculares aparece como grupo irmão de Lacertidae e ambos relacionados à Teiidae + Gymnophthalmidae.

A discrepância entre interpretações morfológicas vs. moleculares no tocante os níveis hierárquicos superiores em Squamata ainda não tem perspectiva de solução. Conforme observam LOSOS *et al.* (2012), o problema pode ser posto desta maneira: ou os dados moleculares implicam em uma espantosa homoplasia morfológica e sugerem que o conhecimento das relações entre estruturas morfológicas e hábitos de

vida sejam bastante limitados, ou então a morfologia implica um padrão de evolução molecular que ainda precisa ser melhor explicado.



Figura 4: Filogenia de Squamata, obtida a partir de dados moleculares (PYRON *et al.*, 2013)

Nas relações entre os níveis taxonômicos inferiores, especialmente família e gênero, há maior concordância sobre os resultados das propostas filogenéticas baseadas em caracteres moleculares. Na região Neotropical, algumas famílias e vários gêneros beneficiaram-se da enorme contribuição de dados moleculares que auxiliaram o entendimento de suas relações evolutivas, padrões de diversificação,

detecção de espécies crípticas e biogeografia (e.g., GAMBLE *et al.*, 2008a; PELLEGRINO *et al.*, 2011; GOICOECHEA *et al.*, 2012; NUNES *et al.*, 2012; WERNECK *et al.*, 2012).

2) O posicionamento do gênero *Tropidurus* dentro dos Iguania

ETHERIDGE & DE QUEIROZ (1988) foram os primeiros a reanalisar as relações filogenéticas de subgrupos de Iguanidae, reconhecendo oito linhagens principais. Baseados em análises filogenéticas de caracteres morfológicos, FROST & ETHERIDGE (1989) não encontraram suporte para a monofilia da família (*sensu lato*) nem conseguiram resolver as relações internas do grupo. Estes autores, entretanto reconheceram a monofilia dos oito grupos supra-genéricos reconhecidos por ETHERIDGE & DE QUEIROZ (1988). Segundo FROST & ETHERIDGE (1989), esses grupos eram consistentes com sua árvore de consenso estrito sendo assim atribuídos às famílias Polychridae, Corytophanidae, Crotaphytidae, Iguanidae, Hoplocercidae, Opluridae, Phrynosomatidae e Tropiduridae, esta última com três subfamílias: Leiocephalinae, Liolaeminae e Tropidurinae (Figura 5).

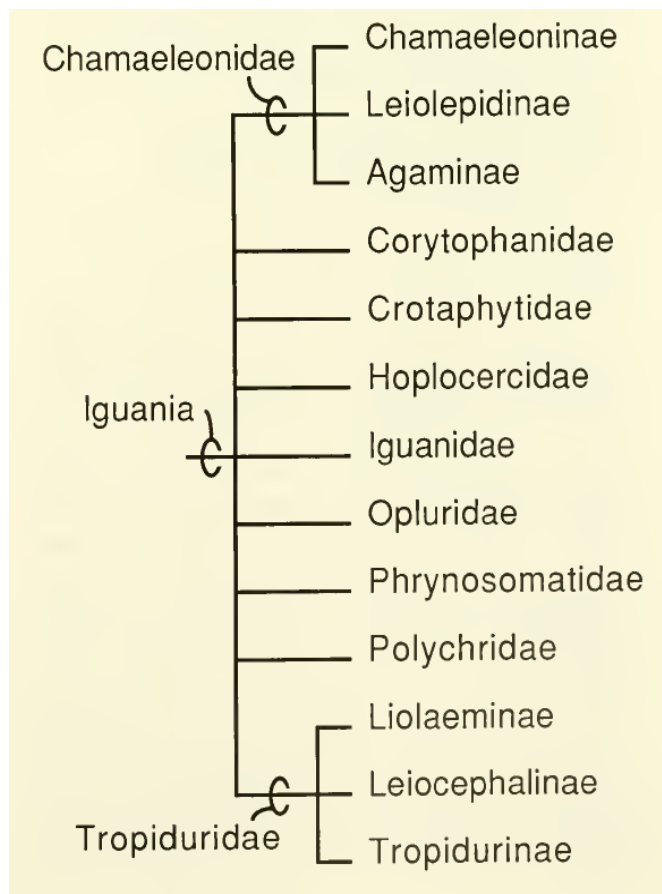


Figura 5: Hipótese filogenética, baseada em dados morfológicos, das relações entre as linhagens de Iguania (FROST & ETHERIDGE, 1989).

Desde esta proposta, a literatura tem apresentado divergências quanto ao reconhecimento destes grupos como famílias ou sub-famílias; ver MACEY *et al.*, (1997) e SCHULTE II *et al.*, (1998) para pesadas críticas e rejeição da proposta de classificação de FROST & ETHERIDGE (1989). KNAPP & GOMEZ-ZLATAR (2006) fizeram um histórico da discussão e apontam para uma tendência à aceitação desta proposta. Posteriormente, FROST *et al.* (2001a) demonstraram que a família Polychridae (FROST & ETHERIDGE, 1989), apropriadamente renomeada como Polychrotidae (ver KNAPP & GOMEZ-ZLATAR, 2006), mostrou-se parafilética e seus gêneros divididos em duas famílias: Polychrotidae e Leiosauridae. A família Tropiduridae (*sensu* FROST & ETHERIDGE, 1989) também foi considerada não-monofilética e as três subfamílias foram elevadas a famílias: Leiocephalidae, Liolaemidae e Tropiduridae (Figura 6).

Iguania Cope, 1864
 Acrodonta Cope, 1864 (= Chamaeleonidae of Frost and Etheridge, 1989).
 Chamaeleonidae Rafinesque, 1815 (= Chamaeleoninae of Frost and Etheridge, 1989)
 “Agamidae” (*see note at end of list*)
 Spix, 1825 (= Leiolepidinae plus Agaminae of Frost and Etheridge, 1989; diagnostically equivalent to the Acrodonta as well as the Chamaeleonidae *sensu* Frost and Etheridge, 1989)
 Pleurodonta Cope, 1864 (= Iguanidae *sensu* Boulenger, 1885)
 Corytophanidae Fitzinger, 1843
 Crotaphytidae Smith and Brodie, 1982
 Hoplocercidae Frost and Etheridge, 1989
 Iguanidae Opper, 1811
 Leiocephalidae Frost and Etheridge, 1989 (= Leiocephalinae of the Tropiduridae of Frost and Etheridge, 1989)
 Leiosauridae *New*
 Leiosaurinae *New*
 Enyaliinae *New*
 Liolaemidae Frost and Etheridge, 1989
 (= Liolaeminae of the Tropiduridae of Frost and Etheridge, 1989).
 Opluridae Moody, 1983
 Phrynosomatidae Fitzinger, 1843
 Polychrotidae Fitzinger, 1843 (as defined above)
 Tropiduridae Bell, 1843 (= Tropidurinae of the Tropiduridae of Frost and Etheridge, 1989)

Figura 6: Sumário da proposta de classificação elaborada por FROST *et al.* (2001a).

TOWNSEND *et al.* (2011) publicaram abrangente filogenia dos Iguania, confirmando a monofilia de Pleurodonta e indicando 12 grandes clados, reconhecidos na categoria de famílias. O acréscimo, em relação ao trabalho prévio de FROST *et al.* (2001a) é que, reconhecida a parafilia de Polychrotidae, alocam o gênero *Anolis* (*sensu lato*) em uma nova família, Dactyloidae. Nesse trabalho, Tropicoduridae aparece como grupo-irmão do clado Dactyloidae/Corytophanidae (Figura 7).

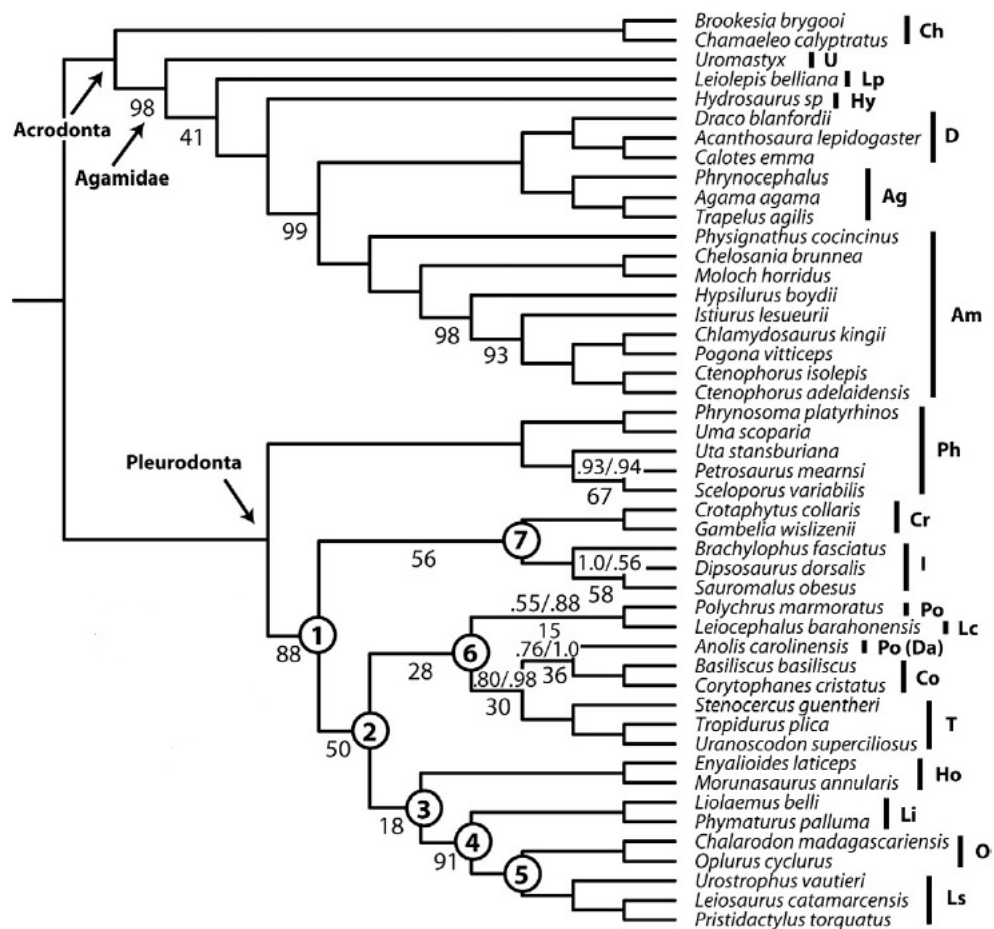


Figura 7: Filogenia de Iguania, mostrando as relações filogenéticas entre as famílias do grupo. As iniciais correspondem a: Ch: Chamaleonidae; U: Uromastycinae; Lp: Leiolepidinae; Hy; Hydrosaurinae; D: Draconinae; Ag: Agaminae; Am: Amphibolurinae; Ph: Phrynosomatidae; Cr: Crotaphytidae; I: Iguanidae; Po: Polychrotidae; Lc: Leiocephalidae; Po(Da): Dactyloidae; Co: Corytophanidae; T: Tropicoduridae; Ho: Hoplocercidae; Li: Liolaemidae; O: Opluridae; Ls: Leiosauridae (TOWNSEND *et al.*, 2011)

A última proposta filogenética, que sugere hipóteses de relacionamento de Tropiduridae com os demais Pleurodonta, é a de PYRON *et al.* (2013) (Figuras 4 e 8). Nela, também são recuperados dentro de Pleurodonta 12 grandes clados reconhecidos na categoria de família e Tropiduridae é recuperada como a grupo-irmão dos demais Pleurodonta.

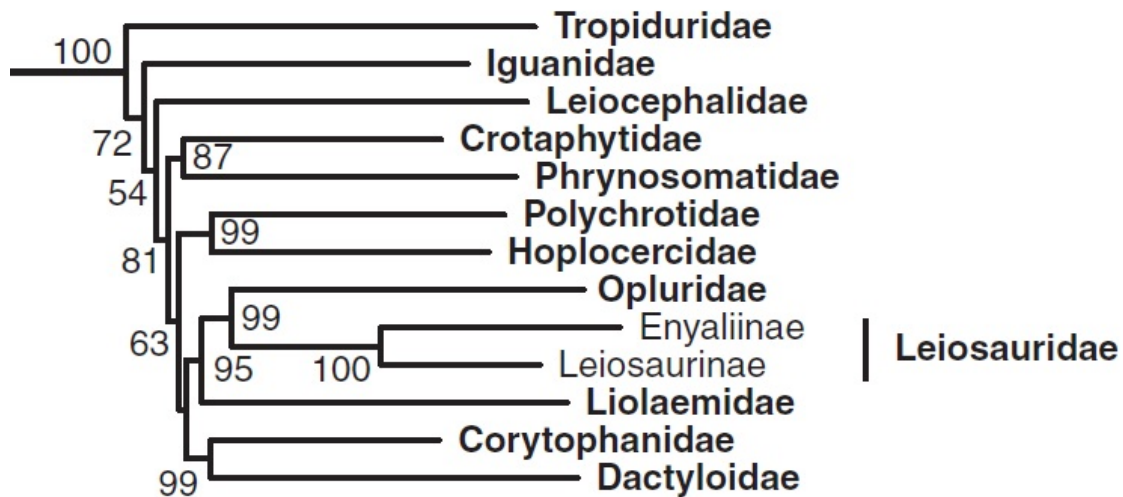


Figura 8: Detalhe da filogenia apresentada por PYRON *et al.* (2013) mostrando sua hipótese de relacionamento de Tropiduridae e os demais Pleurodonta.

3) As hipótese de relacionamento do gênero *Tropidurus* dentro de Tropiduridae

FROST (1992) realizou a primeira revisão sistemática da família Tropiduridae e apresentou uma hipótese filogenética, baseada em caracteres morfológicos. Nesta proposta, as espécies Trans-Andinas do gênero *Tropidurus* foram colocadas em gêneros à parte (*Microlophus* e *Plesiomicrolophus*) e as todas as espécies cisandinas, incluindo as dos gêneros *Plica*, *Strobilurus*, *Tapinurus* e *Uracentron*, foram transferidas para o gênero *Tropidurus* (Figura 9).

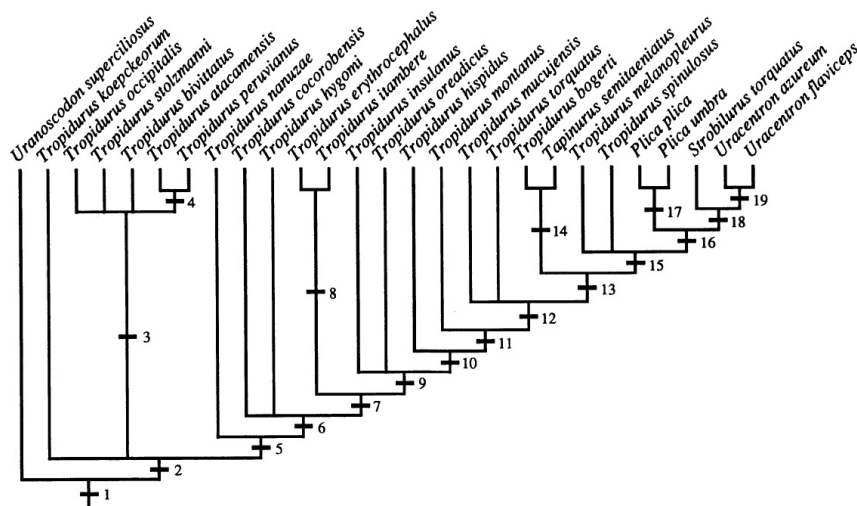


Figura 9: Hipótese de relacionamento dentro de Tropiduridae, obtida a partir de caracteres morfológicos (FROST, 1992).

Em trabalho posterior, HARVEY & GUTBERLET JR (2000) propõem uma nova filogenia para o gênero, também baseada em caracteres morfológicos mas utilizando novos caracteres de micro-estrutura das escamas. Neste estudo, os autores sinonimizam *Plesiomicrolophus* com *Microlophus* e *Uranoscodon* com *Tropidurus* (Figura 10).

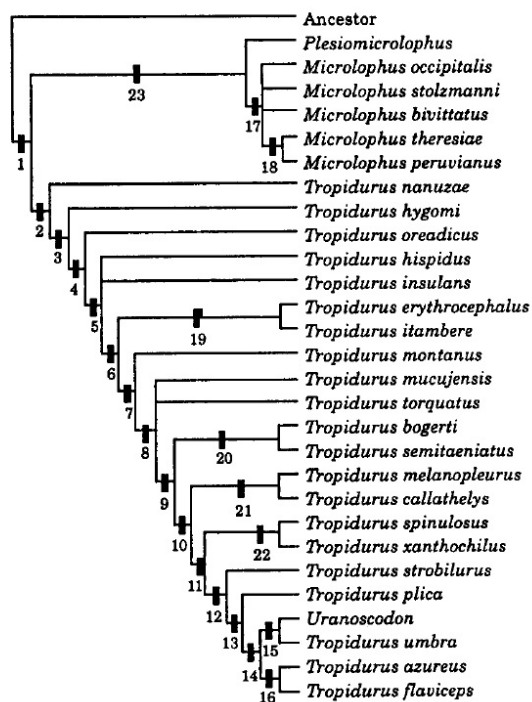


Figura 10: Hipótese filogenética para os Tropiduridae, segundo HARVEY & GUTBERLET JR (2000).

FROST *et al.* (2001b) apresentaram uma nova proposta, utilizando pela primeira vez conjuntamente dados morfológicos e moleculares. Foi feita a partir de uma matriz com dados morfológicos de 93 caracteres e como dados moleculares, seqüências correspondentes aos seguintes genes: 12S rDNA, valina tDNA e 16S rDNA. Como resultado, os autores redefiniram novamente o gênero, revalidando *Uranoscodon*, *Plica*, *Strobilurus* e *Uracentron*, criando um gênero novo para os *Tropidurus* do grupo *nanuzae* (*Eurolophosaurus*) e restringiram o gênero *Tropidurus* às formas Cis-Andinas de formações abertas (Figura 11).

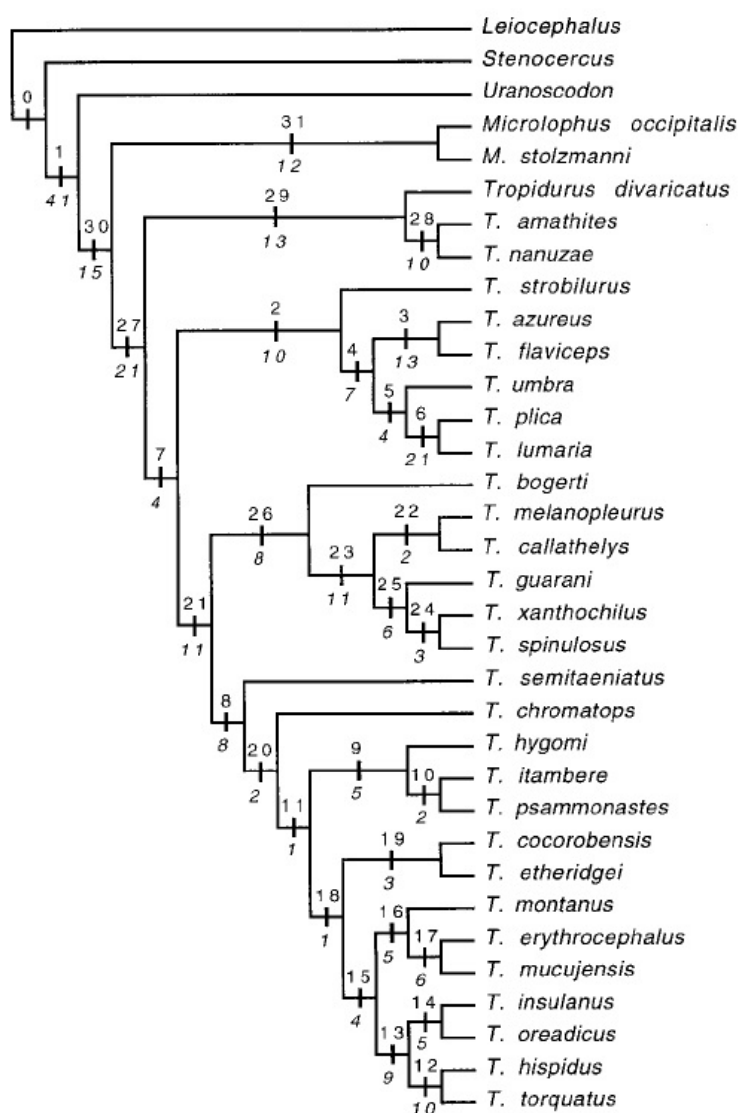


Figura 11: Filogenia do gênero *Tropidurus*, baseada em caracteres morfológicos e moleculares (FROST *et al.* 2001b)

Este trabalho definiu e dividiu o gênero *Tropidurus* em quatro grupos: 1) grupo *T. bogerti* [*T. bogerti* saiu do grupo *torquatus* e foi posto em um grupo a parte]; 2) grupo *T. spinulosus* [*T. callathelys*, *T. guarani*, *T. melanopleurus*, *T. spinulosus* e *T. xanthochilus*]; 3) grupo *T. semitaeniatus* [*T. helenae*, *T. pinima* e *T. semitaeniatus*] e 4) grupo *T. torquatus* [*T. chromatops*, *T. cocorobensis*, *T. erythrocephalus*, *T. etheridgei*, *T. hispidus*, *T. hygomi*, *T. insulanus*, *T. itambere*, *T. montanus*, *T. mucujensis*, *T. oreadicus*, *T. psammonastes* e *T. torquatus*].

A árvore apresentada nesse trabalho mostrou que o grupo *torquatus* é monofilético. Entretanto, o suporte de Bremer é fraco nos ramos 20 (todo o grupo *torquatus*), 11 (grupo *torquatus*, exceto *T. chromatops*) e 10 (*T. itambere* + *T. psammonastes*); moderado nos ramos 9 ((*T. hygomi* + (*T. itambere* + *T. psammonastes*)), 19 (*T. cocorobensis* + *T. etheridgei*), 15 (((*T. montanus* + (*T. erythrocephalus* + *T. mucujensis*)) + ((*T. insulanus* + *T. oreadicus*) + (*T. hispidus* + *T. torquatus*))), 16 ((*T. montanus* + (*T. erythrocephalus* + *T. mucujensis*)), 14 (*T. insulanus* + *T. oreadicus*) e forte nos ramos 13 ((*T. insulanus* + *T. oreadicus*) + (*T. hispidus* + *T. torquatus*)), 12 (*T. hispidus* + *T. torquatus*) e 17 (*T. erythrocephalus* + *T. mucujensis*).

Por outro lado, na análise de PYRON *et al.*, (2013), *Tropidurus* é recuperado como parafilético em relação a *Eurolophosaurus*, *Strobilurus*, *Uracentron* e *Plica* e as relações entre as espécies do grupo *torquatus* apresentam diferenças significativas (Figura 12). Resumindo as alterações propostas neste trabalho em relação ao de FROST *et al.* (2001b), tem-se:

1) *T. bogerti* foi recuperado como grupo-irmão de *Uracentron*, e estes com outros gêneros de tropidurídeos de hábitat florestal, como *Plica* e *Strobilurus*;

2) os *Tropidurus* do grupo *spinulosus* aparecem como basal agrupo-irmão de um clado formado por os *Eurolophosaurus* e pelos *Tropidurus* do grupo *torquatus*;

3) dentro do grupo *torquatus*, *T. hygomi* aparece como grupo-irmão dos demais representantes do grupo *torquatus* (*T. chromatops* não incluído nesta filogenia), mas não relacionado com *T. psammonastes*+*T. itambere*; *T. montanus* é recuperado como basal ao grupo (exceto *T. hygomi*), e não relacionado a *T. erythrocephalus*+*T. mucujensis*; *T. cocorobensis*+*T. etheridgei* são grupo-irmão de *T. erythrocephalus*+*T. mucujensis*, e o clado que agrupa estas espécies é grupo-irmão das demais espécies (*T. insulanus*, *T. oreadicus*, *T. hispidus* e *T. torquatus*); *T. insulanus* não aparece como grupo-irmão de *T. oreadicus*, sendo basal ao clado que agrupa *T. oreadicus*, *T.*

hispidus e *T. torquatus*; *T. oreadicus* é recuperado como grupo-irmão de *T. hispidus*/*T. torquatus*.

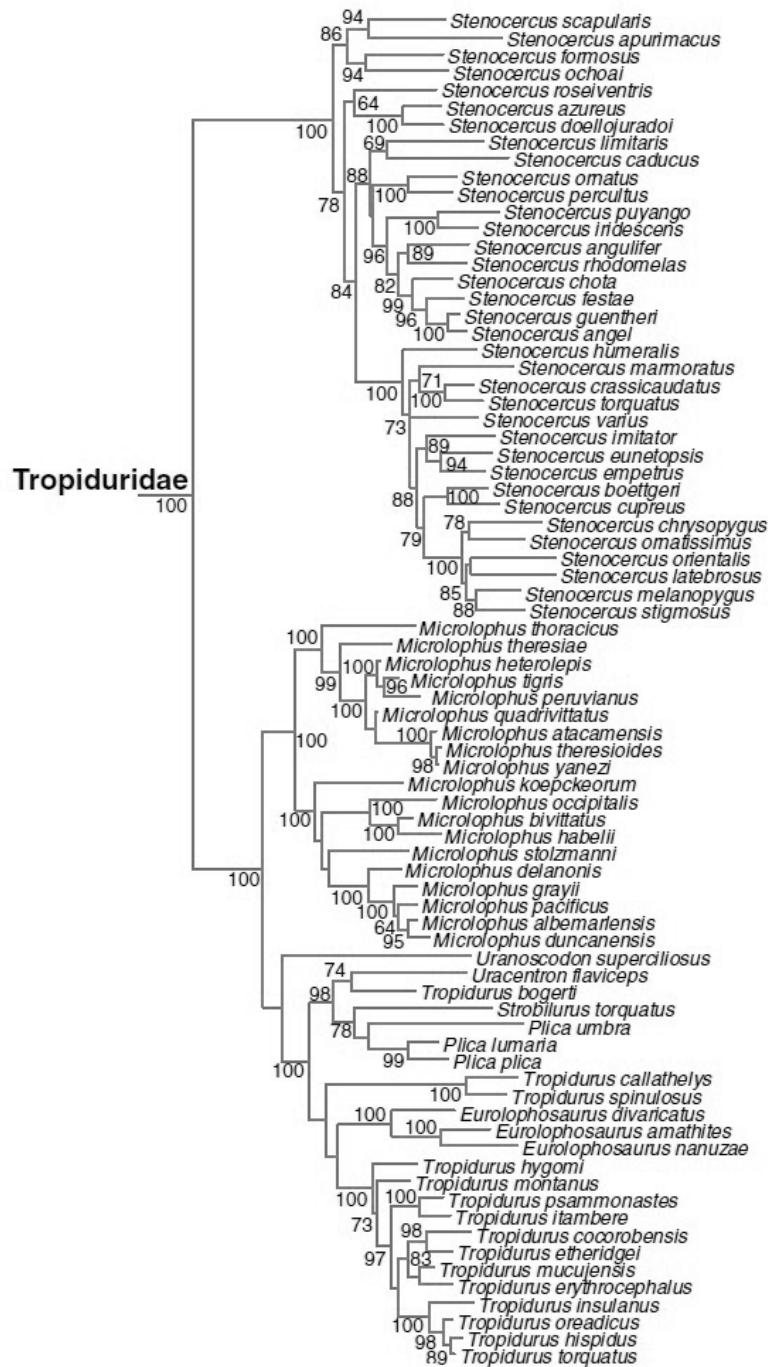


Figura 12: Detalhe da filogenia apresentada por PYRON *et al.*, (2013) mostrando sua hipótese filogenética para Tropiduridae.

4) Sistemática dos *Tropidurus* do grupo *torquatus*

Os lagartos do gênero *Tropidurus* compreendem uma bem sucedida radiação de formas ecológica e morfologicamente variadas, sendo endêmicos da América do Sul (RODRIGUES, 1987; FROST, 1992; HARVEY & GUTBERLET JR, 2000; FROST *et al.*, 2001b). Estes animais são muito abundantes, sendo considerados os lagartos mais conspícuos das paisagens abertas sul-americanas (RODRIGUES, 1987). Talvez por isso, estejam representados em gravuras muito antigas, como os trabalhos de Albert Eckhout, que veio na missão holandesa no Brasil no século XVII (ver, por exemplo, página 267, figura 181 em BRIENEN, 2010; esta imagem está na capa deste trabalho), e em pranchas de Albertus Seba no século XVIII (ver página 137, Tabula 97, figura 4 em MÜSCH *et al.* 2011).

Um dos primeiros e mais importantes naturalistas viajantes que percorreram o Brasil no começo do século XIX foi Maximilian Alexander Phillip, Prinz zu Wied-Neuwied. Wied ficou no Brasil entre 1815 e 1817 e passou algum tempo nas caatingas da Bahia, nos cerrados de Minas Gerais, mas concentrou suas atividades na Mata Atlântica (MAXIMILIANO, 1989; VANZOLINI, 1996).

No seu relato da viagem ao Brasil, Wied faz menção a uma lagartixa de coleira preta, que ele cita pela primeira vez em um casebre na área que hoje corresponde à Lagoa do Paulista no litoral norte fluminense, como sendo frequente em todas as regiões por ele atravessadas (MAXIMILIANO, 1989, p. 88). Ele faz outra menção específica a esta espécie, quando passou por outro casebre abandonado às margens do Rio Catolé, já no Estado da Bahia. Este foi o material utilizado para a descrição de *Stellio torquatus* (WIED, 1820). Posteriormente, ele criou um novo gênero, *Tropidurus*, para essa espécie (WIED, 1825). A descrição apresentada nesse trabalho, juntamente com a figura apresentada (WIED, 1824), seguramente referem-se à espécie *Tropidurus torquatus* (RODRIGUES, 1987).

Quase simultaneamente, aparecem na literatura da época a descrição de *Agama operculata* (Lichtenstein, 1822) e *Agama brasiliensis* (RADDI, 1822), que tornaram-se sinônimos de *Tropidurus torquatus* (WIED, 1820) (*vide* RODRIGUES, 1987; FROST, 1992). Outro nome que apareceu na literatura, *Agama taraguira*, Lichtenstein, 1823, não possui localidade e descrição precisas, aparentemente perdeu o holótipo e por isso RODRIGUES (1987) manteve-a como espécie inquirenda.

A próxima contribuição à literatura vem do trabalho de outro importante naturalista viajante que percorreu o Brasil, Johann Baptist von Spix. Spix em 1825

adicionou mais quatro nomes para as espécies do grupo: *Agama tuberculata*, *A. hispida*, *A. cyclurus* e *A. nigrocollaris*. O primeiro, *Agama tuberculata*, provou-se ser mais um sinônimo de *Tropidurus torquatus*, ao passo que os outros três nomes referiam-se a uma então nova espécie do grupo, cujo nome válido ficou sendo *Tropidurus hispidus* e *A. cyclurus* e *A. nigrocollaris* tornaram-se seus sinônimos (RODRIGUES, 1987). Em 1861 Reinhardt & Luetken descrevem *Tropidurus hygomi* em Maruim, na planície costeira de Sergipe.

No final do século XIX BOULENGER (1885) propôs um arranjo no qual foram considerados sinônimos de *Tropidurus torquatus* os nomes *Tropidurus microlepidotus* Fitzinger 1843, *Taraguira darwinii* Gray 1845 e como sinônimos de *Tropidurus hispidus* as designações *Taraguira smithii* Gray 1845, *Proctotretus toelsneri* (Berthold, 1859), *Tropidurus macrolepis* Reinhardt & Luetken 1861 e *Trachycyclus superciliaris* (Günther, 1861). Por esse arranjo, as únicas espécies válidas do grupo seriam *Tropidurus torquatus* (Wied, 1820), *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825) e *Tropidurus hygomi* Reinhardt & Luetken, 1861.

Este arranjo permaneceu até década de 30, quando BURT & BURT (1930) sinonimizaram *Tropidurus hispidus* a *T. torquatus*. Pouco depois, esses mesmos autores, propuseram que *Tropidurus torquatus* e *Tropidurus hispidus* deveriam ser consideradas subespécies de *Tropidurus torquatus*, tornando-se respectivamente *T. torquatus torquatus* e *T. torquatus hispidus* (BURT & BURT, 1931). Ainda sob esse arranjo, *Tropidurus hygomi* foi considerado sinônimo de *T. torquatus hispidus*.

ROZE (1958) descreveu, para Auyantepui, Venezuela, uma nova espécie de *Tropidurus*, *T. bogerti*. A espécie, segundo o autor, tem características tanto de *Plica* quanto de *Tropidurus*, sendo, no entanto, próxima a *T. torquatus hispidus* (*sensu* BURT & BURT, 1931). DONOSO-BARROS (1968) chegou a incluir a espécie em *Plica*, mas ETHERIDGE (1970) realocou-a em *Tropidurus*.

O arranjo proposto por BURT & BURT (1931), apesar de criticado (VANZOLINI, 1963; VANZOLINI, 1972; VANZOLINI & GOMES, 1979) foi seguido por boa parte da literatura (ver RODRIGUES, 1987). No final dos anos 70 VANZOLINI & GOMES (1979) começaram a desmembrar *Tropidurus torquatus* (*sensu* BURT & BURT, 1931). Neste sentido, eles revalidam *Tropidurus hygomi*, e destacam que tanto *T. torquatus* quanto *T. hispidus* poderiam ser nomes válidos, e o que eles designam complexo *Tropidurus torquatus-hispidus* poderia agregar várias outras espécies e subespécies.

Logo em seguida, CEI (1982) descreve uma nova espécie de *Tropidurus* do Chaco argentino, sob o nome *Tropidurus etheridgei*. Um ano depois, GUDYNAS & SKUK (1983) descreveram para o norte do Uruguai *Tropidurus catalanensis*.

Na década de 80 o gênero *Tropidurus* foi alvo de revisão sistemática por RODRIGUES (1987), que estudou as espécies do grupo *torquatus* ao sul do Amazonas. Nesse trabalho, foram reconhecidas como válidas e alocadas no grupo *torquatus* as espécies: *Tropidurus bogerti* (não abordada, por estar além da distribuição da revisão), *T. etheridgei*, *T. hispidus*, *T. hygomi* e *T. torquatus*. *Tropidurus catalanensis* foi considerado sinônimo de *T. torquatus* e sete novas espécies foram descritas para o grupo: *T. cocorobensis*, *T. erythrocephalus*, *T. insulanus*, *T. itambere*, *T. montanus*, *T. mucujensis* e *T. oreadicus*. Posteriormente, outra espécie do grupo, *Tropidurus psammnonastes*, foi descrita (RODRIGUES *et al.*, 1988). CEI (1993) comparando as populações argentinas de *T. catalanensis* com *T. torquatus* de Cabo Frio (RJ), concorda com a sinonimização de *T. catalanensis* a *T. torquatus*, embora defenda a manutenção do epíteto *catalanensis* na categoria de subespécie, *T. torquatus catalanensis*.

HARVEY & GUTBERLET JR. (1998) descreveram mais três espécies de *Tropidurus* da Bolívia, sendo uma delas do grupo *torquatus*. *Tropidurus chromatops* foi considerada relacionada a *Tropidurus etheridgei* e até recentemente só era conhecida na localidade-tipo, sendo registrada recentemente para o sudoeste do estado de MT (MORAIS *et al.*, 2014).

Recentemente, KUNZ & BORGES-MARTINS (2013), fazendo uma análise morfológica de exemplares do Centro-Oeste, Sudeste e Sul do país, reconhecem dentro de *Tropidurus torquatus* (*sensu* RODRIGUES, 1987) três formas distintas: uma que se distribui do litoral do RJ à BA; uma segunda da região montanhosa do RJ e MG e uma terceira dos cerrados do Brasil Central. Além disso, revalidam a espécie plena *T. catalanensis* e descrevem uma nova espécie, *T. imbituba*, restrita à localidade-tipo.

5) Diversificação das formas arenícolas/saxícolas dos *Tropidurus* do grupo *torquatus*: os indícios na literatura que sugerem um quadro mais complexo da evolução do grupo

RODRIGUES (1987) menciona que a existência de espécies, ou populações de uma espécie, limitadas a regiões arenosas em um grupo majoritariamente saxícola é um fato zoogeográfico e ecológico importante. A ocupação dos ambientes arenosos por espécies de *Tropidurus* do grupo *torquatus* ocorreu em *T. cocorobensis* (RODRIGUES, 1987), *T. hygomi* (VANZOLINI & GOMES, 1979; RODRIGUES, 1987) e

T. psammonastes (RODRIGUES *et al.*, 1988) que são arenícolas obrigatórias; outras espécies como *T. etheridgei*, *T. hispidus*, *T. torquatus* e *T. oreadicus* possuem populações saxícolas e arenícolas.

Pela filogenia apresentada por FROST *et al.* (2001b), as linhagens arenícolas de *Tropidurus* do grupo *torquatus* aparecem independentemente pelo menos três vezes, nos ramos 9 (*T. hygomi*), 10 (*T. psammonastes*) e 19 (*T. cocorobensis*) e as espécies com populações saxícolas/arenícolas aparecem independentemente nos ramos 19 (*T. etheridgei*) e 14 (*T. oreadicus*); a linhagem dos *T. torquatus/T. hispidus*, que possuem populações saxícolas e arenícolas são irmãs (ramo 12).

As espécies *T. cocorobensis*, *T. hygomi*, *T. psammonastes* fazem parte de um grupo ecológico que têm sua distribuição atualmente limitada a solos arenosos, possuindo um padrão de distribuição inegavelmente relictual (RODRIGUES *et al.*, 1988). Para explicar a origem de *T. hygomi*, RODRIGUES (1987) propôs, baseado na similaridade ecológica, pouca diferenciação morfológica e contiguidade de distribuição geográfica, a hipótese que as populações litorâneas de *T. torquatus* e *T. hygomi* tivessem uma ancestralidade comum. Já as espécies *T. cocorobensis* e *T. psammonastes* seriam espécies com distribuição relictual, cujas origens a partir de formas saxícolas não puderam ser determinadas na época (RODRIGUES, 1988).

Tropidurus etheridgei foi descrito como uma espécie saxícola (CEI, 1982), mas são conhecidas populações que embora vivendo exclusivamente em cerrados arenosos têm sido atribuídas a esta espécie (e.g., VITT, 1991). As populações litorâneas de *T. hispidus* e *T. torquatus* ocupam regiões de dunas e restingas do litoral brasileiro (e.g., RODRIGUES, 1987; TEIXEIRA & GIOVANELLI, 1999; KIEFER *et al.*, 2005), sendo que as populações interioranas de *T. torquatus* adentram o domínio do Cerrado (RODRIGUES, 1987) e as populações interioranas de *T. hispidus* ocupam todo domínio das Caatingas e avançam por enclaves na Amazônia, atingindo as Guianas e Venezuela (VANZOLINI *et al.*, 1980; RODRIGUES, 1987; AVILA-PIRES, 1995). RODRIGUES (1996) registrou para a região do médio São Francisco *T. hispidus* ocupando áreas de rocha e areia.

Tropidurus oreadicus, da mesma forma, tem registro de populações saxícolas (e.g., FARIA & ARAÚJO, 2004; MEIRA *et al.*, 2007), mas na região do vale do Rio Tocantins há registros de populações associadas a solos arenosos (PAVAN, 2007). As populações de *Tropidurus* dos Cerrados arenosos do Jalapão tem sido tratadas na literatura como *Tropidurus "oreadicus"* (*sic*) (VITT *et al.*, 2005; MESQUITA *et al.*, 2006) ou como *Tropidurus cf. oreadicus* (RECODER *et al.*, 2011). Ainda em relação

aos ambientes arenosos do Brasil Central, RODRIGUES *et al.* (2008) observam que esses habitats podem abrigar uma série de espécies de lagartos endêmicas que devem ser alvo de preocupação especial em pesquisa e políticas de conservação.

Dentro destas espécies com populações saxícolas/arenícolas, a literatura tem apresentado muitas evidências de que cada um delas pode compreender mais de uma espécie. RODRIGUES (1987), referindo-se às populações de Porto Velho (RO) e de outros enclaves de formações abertas na Amazônia, recomendou que provisoriamente fossem chamadas de *T. oreadicus*. Outros autores (VANZOLINI, 1986; VITT, 1993) têm se referido às populações de *Tropidurus* de Rondônia como espécies distintas ainda não descritas. VANZOLINI (1986; 1992) reconhece em RO duas formas distintas, que ele trata informalmente, dando-lhes como nomes vernáculos não latinizados “*Tropidurus ariquemés*” e “*T. santacruz*”. GAINSBURY & COLLI (2003) relatam um forma não descrita de *Tropidurus* encontrada em enclaves rochosos no entorno do Parque Nacional dos Pacaás Novos, em Guajará-Mirim.

KASAHARA *et al.* (1996) chamaram a atenção para o fato que *T. torquatus* e *T. hispidus* possuem populações que apresentam variação geográfica do cariótipo, sugerindo que dentro destas espécies possivelmente há táxons não descritos. RODRIGUES (2003) comenta que espécies “com adaptações psamofílicas e distribuição disjunta como *Tropidurus cocorobensis* são sérios candidatos a serem desdobrados em várias espécies”. VALDUJO *et al.* (2009) referem-se à população estudada no Parque Nacional das Emas (GO) como *T. aff. etheridgei*. Nas áreas do vale do Rio Paranã (GO), WERNECK & COLLI (2006) reportam uma espécie não descrita de *Tropidurus*, referida ali como *Tropidurus* sp..

A elevada diversidade de espécies deste grupo e sua fidelidade ecológica estrita aos habitats abertos da América do Sul cisandina representam o contexto ideal para que, com base em uma filogenia robusta, possamos compreender um pouco melhor a história destas paisagens e dos mecanismos que levaram à diversidade atual. O acúmulo de material e de tecidos dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* realizado nos últimos 30 anos fornecem-nos agora uma base de dados sólida para reinvestigar os problemas taxonômicos pendentes e as relações de parentesco nestes lagartos.

VI. CONCLUSÕES

Como conclusões ao trabalho aqui apresentado tem-se:

1) o gênero *Tropidurus*, tal como atualmente definido, não é monofilético; na redefinição do gênero, existe a opção de manter os grupos *torquatus* e *semitaeniatus* juntos como *Tropidurus*, ou no caso de decidir-se separá-los, restringir *Tropidurus* para as formas do grupo *torquatus* e revalidar *Tapinurus* para as formas do grupo *semitaeniatus*. O grupo *spinulosus* é recuperado como um gênero à parte, e, aparentemente, sem nome disponível;

2) as formas do grupo *torquatus* aqui estudadas, que compreendem 14 das 15 espécies atualmente reconhecidas, formam um grupo monofilética;

3) das 14 espécies do grupo *torquatus* incluídas no presente trabalho, seis foram recuperadas como monofiléticas, em todas as análises concatenadas: *T. erythrocephalus*, *T. hygomi*, *T. insulanus*, *T. montanus* e *T. mucujensis* e *T. psammonastes*;

4) das oito espécies restantes, seis foram recuperadas como para- ou polifiléticas: *T. cocorobensis*, *T. etheridgei*, *T. itambere*, *T. hispidus*, *T. oreadicus*, *T. torquatus*;

5) *T. catalanensis* e *T. imbituba* foram recuperadas como clados , com ampla distribuição geográfica e variação morfológica que exige que estas formas sejam redescritas;

6) *T. imbituba*, descrito como microendêmico e listado como Criticamente Ameaçado, faz parte de uma linhagem amplamente distribuída pela região oriental brasileira, estando portanto, fora de categoria de ameaça;

7) pelo menos 10 linhagens podem ser indicadas como candidatas a espécie, uma vez que pelas análises combinadas de reconstrução filogenética empregadas são recuperadas como clados bem definidos que as análises de PCA's discriminam morfológica e/ou morfometricamente;

8) linhagens candidatas a espécie no Grupo 1: “aff. itambere”, “itambere MT”, “oreadicus Chapada dos Guimarães MT”; “oreadicus RO”;

9) linhagens candidatas a espécie no Grupo 2: “cf. montanus Caetitê/Ibotirama BA”, já em fase de descrição; “cocorobensis Sul”; “etheridgei Leste”, “torquatus Restingas”, “torquatus RJ litoral Sul”;

10) linhagens candidatas a espécie no Grupo 4: dois pequenos clados arenícolas “hispidus/oreadicus BA/TO” e “oreadicus Jalapão TO”, a respeito dos quais as relações ainda não estão claras e podem vir a ser a mesma forma;

11) as linhagens de formas arenícolas são recuperadas aqui em dez linhagens, sendo que o hábito arenícola aparece independentemente pelo menos quatro vezes: 1) no clado “hygomi” (= *T. hygomi*); 2) no clado “psammonastes” (= *T. psammonastes*); 3) no Grupo 2, nas linhagens “cocorobensis Sul”, “cocorobensis Tipo”, “etheridgei Tipo”, “etheridgei Leste”, “torquatus Restingas”, “torquatus Tipo” e “torquatus RJ litoral Sul”; 4) pelo menos duas vezes no Grupo 4 nas linhagens arenícolas de “hispidus/oreadicus BA/TO” e “oreadicus Jalapão TO”;

12) dentro de *T. hispidus*, *T. oreadicus* e *T. torquatus*, espécies consideradas de ampla distribuição geográfica e pelos critérios de conservação, alvo de mínima preocupação, foram recuperadas várias linhagens micro-endêmicas que demandam atenção especial no que diz respeito a políticas de conservação.

VII. RESUMO

Os lagartos *Tropidurus* do grupo *torquatus* compreendem um conjunto de 15 espécies atualmente reconhecidas que se distribuem pelas áreas abertas da América do Sul cis Andina. Estas espécies apresentam populações saxícolas e arenícolas, cuja relação não era bem compreendida. O objetivo deste trabalho foi, utilizando cinco marcadores moleculares, dois mitocondriais e três nucleares, propor uma hipótese filogenética robusta. Foi feita a mais extensa cobertura geográfica da distribuição conhecida do grupo, o que proporcionou incluir o maior número possível de populações arenícolas e saxícolas. Juntamente com as análises moleculares, foram feitas contagens de caracteres merísticos e medidas morfométricas de modo a delimitar as linhagens encontradas. Foram incluídas nas análises moleculares 14 das 15 espécies, e para os dados morfológicos, todas as espécies contaram com pelo menos um indivíduo. O gênero *Tropidurus* não foi recuperado como monofilético. Embora a monofilia do grupo *torquatus* não tenha sido formalmente testada pela ausência de *T. chromatops* nas análises moleculares, todas as demais espécies foram recuperadas em um grupo monofilético. Das 14 espécies estudadas, seis provaram-se monofiléticas: *T. erythrocephalus*, *T. hygomi*, *T. insulanus*, *T. montanus* e *T. mucujensis* e *T. psammonastes*; as demais mostraram-se para- ou polifiléticas. Foram testadas hipóteses de relacionamento entre as populações arenícolas e saxícolas, mostrando que o quadro é bastante complexo, com uma grande plasticidade eco-morfológica, indicada pelos múltiplos eventos de ocupação das áreas arenosas ao longo da América do Sul Cis-Andina. Houve pelo menos 10 eventos independentes de linhagens arenícolas, mostrando uma grande plasticidade eco-morfológica. Entre os clados recuperados, há pelo menos 10 linhagens que podem ser candidatas a espécie, obtidas de clados bem resolvidos e morfologicamente distintos. Os resultados mostraram que muitas das espécies consideradas de ampla distribuição e por isto consideradas de menor preocupação para políticas de conservação, como *T. hispidus*, *T. oreadicus* e *T. torquatus*, na verdade são constituídas por muitas linhagens microendêmicas que devem receber atenção especial quanto a sua conservação.

VIII. ABSTRACT

As presently understood, the *Tropidurus torquatus* group comprises 15 lizard species distributed in open areas throughout Cis-Andean South America. These species include saxicolous and psammophilous populations with uncertain phylogenetic relationships. The aim of this work was to provide a comprehensive phylogenetic analysis of the group based on two mitochondrial and three nuclear markers. Our sample represents the most extensive geographic coverage of the group's distribution, including the largest possible number of saxicolous and psammophilous populations. Our approach also involve a parallel morphological analysis based on meristic and morphometric data in order to delimit the taxonomic lineages. The phylogenetic analyses included 14 of the 15 species known to date, whereas morphological data were obtained from at least one individual of all nominal species. Our results recovered the genus *Tropidurus* as non-monophyletic; of the 14 species included in the molecular analyses *T. erythrocephalus*, *T. hygomi*, *T. insulanus*, *T. montanus*, *T. mucujensis* and *T. psammonastes* are monophyletic, whereas all other traditional taxa are apparently para/polyphyletic aggregates. The relationships between psammophilous and saxicolous populations are complex indicating least 10 independent origins of sandy lineages, as well as at least 10 candidate species without available names. Many of the traditional species previously considered widespread, and therefore of minor concern from conservation perspectives, (e.g., *T. hispidus*, *T. oreadicus* and *T. torquatus*) in fact consist of many microendemic lineages that should receive special conservational attention.

IX. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMARO, R.C.; LAGUNA, M.M.; MACHADO, T. & SILVA, M.J.J. Filogeografia e os mecanismos geradores da biodiversidade da herpetofauna neotropical. In: *Introdução à filogeografia aplicada à conservação biológica de vertebrados neotropicais*. Dantas, G.P.M. (org.). Curitiba: Editora CRV:57-89.

ARRUDA, J.L.S. 2009. *Ecologia de Tropidurus torquatus (Squamata: Tropiduridae) no bioma pampa, extremo sul do Brasil*. Dissertação (Mestrado). Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Animal da Universidade Federal de Santa Maria (UFMS,RS). Santa Maria, RS

ÁVILA, R.W., CUNHA-AVELLAR, L.R. & FERREIRA, V.L. 2008. Diet and reproduction of the lizard *Tropidurus etheridgei* in rocky areas of Central Brazil. *Herpetological Review* 39(4): 430-433.

AVILA-PIRES, T.C.S. 1995. *Lizards of Brazilian Amazonia* (Reptilia: Squamata). Zoologische Verhandelingen, 299: 3-706.

BAUER, A.M.; PARHAM, J.F.; BROWN, R.M.; STUART, B.L.; GRISMER, L.; PAPENFUSS, T.J.; BÖHME, W.; SAVAGE, J.M.; CARRANZA, S. & GRISMER, J.L. 2011. Availability of new Bayesian-delimited gecko names and the importance of character-based species descriptions. *Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci.* 278, 490–492.

BEHEREGARAY, L.B. & CACCONE, A. 2007. Cryptic biodiversity in a changing world. *J. Biol.* 6: 9.

BENOZZATI, M.L. & RODRIGUES, M.T. 2003. Mitochondrial restriction-site characterization of a Brazilian group of eyelid-less gymnophthalmid lizards. *Journal of Herpetology* 37(1): 161–168.

BERGMANN, P.J. & RUSSEL, A. 2007. Systematics and biogeography of the widespread Neotropical gekkonid genus *Thecadactylus* (Squamata), with the description of a new cryptic species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 339–370.

BÉRNILS, R. S. E H. C. COSTA (org.). 2012. *Répteis brasileiros: Lista de espécies*. Versão 2012.2. Disponível em <http://www.sbherpetologia.org.br/>. Sociedade Brasileira de Herpetologia. Acessada em 18/01/2013.

BICKFORD, D. LOHMAN, D.J. SODHI, N.S.; NG, P.K.; MEIER, R. WINKER, K; INGRAM, K.K. & DAS, I. 2007. cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 22: 148-155.

BOULANGER, G.A. 1884. Synopsis of the families of existing Lacertilia. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 14:117-122.

BOULANGER, G.A. 1885. *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History)*. Second Edition. V. 2. London. Trustees of the British Museum xiii + 497 p., 24 pl.

BRANDT, R. & NAVAS, C.A. 2011. Life-History evolution on Tropidurinae lizards: influence of lineage, body size and climate. *PLoS ONE* 6(5): e20040.doi:10.1371/journal.pone.0020040

BRANDT, R. & NAVAS, C.A. 2013. Body sizes variation across climatic gradients and sexual size dimorphism in Tropidurinae lizards. *Journal of Zoology* 290: 192-198.

BRIENEN, R.P. 2010. *Albert Eckhout: Visões do paraíso selvagem: Obra completa*. Rio de Janeiro: Editora Capivara, 432 p.

BURBRINK, F.T.; YAO, H.; INGRASCI, M.; BRYSON JR., R.W.; GUIHER, T.J. & RUANE, S. 2011. Speciation at the Mogollon Rim in the Arizona Mountain

Kingsnake(*Lampropeltis pyromelana*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60, 445–454.

BURT, C.E. & BURT, M.D. 1930. The South-American lizards in the collection of the United States National Museum. *Pro. U.S. Nat. Mus.* 78 (6): 52

BURT, C.M. & BURT, M.D. 1931. South American lizards in the collection of the American Museum of Natural History. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 61:227-395.

CAMP, C. 1923. Classification of the lizards. *Bulletin American Museu Natural History* 48: 289-481.

CARRANZA, S. & ARNOLD, E.N. 2006. Systematics, biogeography, and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 531–545.

CAROLINO, D.M. 2010. *Diferenciação geográfica de Ecpleopus gaudichaudii (Squamata, Gymnophthalmidae) baseada em caracteres morfológicos e moleculares, e considerações sobre a descrição osteológica*. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

CARVALHO, A.L.G. 2013. On the distribution and conservation of the South American lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae). *Zootaxa* 3640 (1): 42-56.

CARVALHO, A.L.G.; BRITTO, M.R. & FERNANDES, D.S. 2013. Biogeography of the lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae): distribution, endemism, and area relationships in South America. *PLoS One* 8(3): e59736. doi:10.1371/journal.pone.0059736

CASSIMIRO, J. 2010. *Sistemática e filogenia do gênero Gymnodactylus Spix, 1825 (Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) como base em caracteres morfológicos e*

moleculares. Tese (Doutorado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

CASEY, R.J.; BOUCHER, Y.; DAHLLÖF, I.; HOLMSTRÖM, C.; DOOLITTLE, W.F. & KJELLEBERG, S. 2007. Use of 16S rRNA and *rpoB* genes as molecular markers for microbial ecology studies. *Applied and Environmental Microbiology* 73(1): 278-288.

CASTOE, T.A.; DOAN, T.M. & PARKINSON, C.L. 2004. Data partitions and complex models in Bayesian analysis: The phylogeny of gymnophthalmid lizards. *Syst. Biol.* 53(3):448–469.

CASTRESANA, J. 2001. Cytochrome b phylogeny and the taxonomy of the great apes and mammals. *Molecular Biology and Evolution* 18: 465-471.

CEI, J.M. 1982. A new species of *Tropidurus* (Sauria, Iguanidae) from the arid Chacoan and western regions of Argentina. *Occasional Papers of Museum of Natural History*, The University of Kansas 97: 1–10.

CEI, J.M. 1993. *Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampa*. Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino. 949 p.

COLLI, G.R.; ARAÚJO, A.F.B.; SILVEIRA, R. & ROMA, F. 1992. Niche partitioning and morphology of two syntopic *Tropidurus* (Sauria: Tropiduridae) in Mato Grosso, Brazil. *Journal of Herpetology* 26(1): 66-69.

CONCISTRÉ, M. 2012. *Filogeografia de Tropidurus torquatus Wied, 1820 (Squamata: Tropiduridae) com base em marcadores mitocondriais e nucleares*. Dissertação (Mestrado) - Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

CONRAD, J.L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310: 1-182.

CRUZ, F.B. 1997. Reproductive activity in *Tropidurus etheridgei* in the semiarid Chaco of Salta, Argentina. *Journal of Herpetology* 31(3): 444-450.

D'ANGIOLELLA, A. B.; GAMBLE, T.; AVILA-PIRES, T.C.S.; COLLI, G.R.; NOONAN, B.P. & VITT, L.J. 2011. *Anolis chrysolepis* Duméril and Bibron, 1837 (Squamata: Iguanidae), revisited: Molecular phylogeny and taxonomy of the *Anolis chrysolepis* species group. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 160(2):35-63.

DARRIBA, D.; TABOADA, G.L.; DOALLO, R. & POSADA, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8): 772.

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: 101–115.

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: 405–416.

DOMINGOS, F.M.C.B.; BOSQUE, R.J.; CASSIMIRO, J.; COLLI, G.R.; RODRIGUES, M.T.; SANTOS, M.G.; BEHEREGARAY, L.B. 2014. Out of the deep: Cryptic speciation in a Neotropical gecko (Squamata, Phyllodactylidae) revealed by species delimitation methods. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 80: 113–124.

DONOSO-BARROS, R. 1968. The lizards of Venezuela (Checklist and key). *Carib. J. Sci.* 8: 105-122.

DIÁRIO OFICIAL DA UNIÃO, Nº 245, 18 de Dezembro de 2014. Portaria No. 444, de 17 Dezembro de 2014. Acesso 18/01/2015: http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/biodiversidade/fauna-brasileira/avaliacao-do-risco/PORTARIA_N%C2%BA_444_DE_17_DE_DEZEMBRO_DE_2014.pdf

- DUNN, G. & EVERITT, B.S. 1982. *An introduction to mathematical taxonomy*. Dover Publications, Inc. Mineola: New York.
- ESTES, R. & PREGILL, G. (Eds). 1988. *Phylogenetic relationships of lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford, California: Stanford University Press. 631 p.
- ESTES, R., DE QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: Estes, R. & Pregill, G. (eds). *Phylogenetic relationships of the lizard families*. Stanford, California, p. 119-281.
- ETHERIDGE, R. 1970. A review of the South America iguanid genus *Plica*. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 19:237-256
- ETHERIDGE, R. & DE QUEIROZ, K. 1988. A phylogeny of Iguanidae. In: Estes, R. & Pregill, G. (eds). *Phylogenetic relationships of the lizard families*. Stanford, California, p.283-367.
- FARIA, R.G. & ARAUJO, A.F.B. 2004. Syntopy of two *Tropidurus* lizards species (Squamata: Tropiduridae) in a rocky cerrado habitat in Central Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 64(4): 775-786.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39(4): 783-791.
- FROST, D.R. 1992. Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropidurus* group of lizards (Iguania: Tropiduridae). *American Museum Novitates*. 3033: 1-68.
- FROST, D.R. & ETHERIDGE, R.E. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 81: 1-65.

FROST, D.R.; ETHERIDGE, R.; JANIES, D. & TITUS, T.A. 2001a. Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *Am. Mus. Novitates* 3343: 1:38.

FROST, D.R.; RODRIGUES, M.T.; GRANT, T. & TYTUS, T.A. 2001b. Phylogenetics of the lizard genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): direct optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between molecular data and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21(3): 352–371.

FRY, B.G.; VIDAL, N.; NORMAN, J.A.; VONK, F.J.; SCHEIB, H.; RAMJAM, S.F.R.; KURUPPU, S.; FUNG, K.; HEDGES, S.B.; RICHARDSON, M.K.; HODGSON, W.C.; IGNJATOVIC, V.; SUMMERHAYES, R. & KOCHVA, E. 2006. Earliest evolution of the venom system in lizards and snakes. *Nature* 439: 584-588.

FOUQUET, A.; LOEBMANN, D.; CASTROVIEJO-FISHER, S.; PADIAL, J.M.; ORRICO, V.G.D.; LYRA, M.L.; ROBERTO, I.J.; KOK, P.J.R.; HADDAD, C.F.B. & RODRIGUES, M.T. 2012. From Amazonia to the Atlantic forest: Molecular phylogeny of Phyzelaphryninae frogs reveals unexpected diversity and a striking biogeographic pattern emphasizing conservation challenges. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 547–561.

GAINSBURY, A.M. & COLLI, G.R. 2003. Lizard assemblages from natural enclaves in Southwestern Amazonia: the role of stochastic extinctions and isolation. *Biotropica* 35(4): 503-519.

GAMBLE, T.; BAUER, A.M.; GREENBAUM, E. & JACKMAN, T.R. 2008a. Evidence for Gondwanan vicariance in an ancient clade of gecko lizards. *Journal of Biogeography* 35: 88–104.

GAMBLE, T.; BAUER, A.M.; GREENBAUM, E. & JACKMAN, T.R. 2008b. Out of the blue: a novel, trans-Atlantic clade of geckos (Gekkota, Squamata). *Zoologica Scripta* 2008: 1-12.

GAMBLE, T.; BAUER, A.M.; COLLI, G.R.; GREENBAUM, E.; JACKMAN, T.R.; VITT, L.J. & SIMONS, A.M. 2011a. Coming to America: multiple origins of New World geckos. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 231-244.

GAMBLE, T.; DAZA, J.D.; COLLI, G.R.; VITT, L.J. & BAUER, A.M. 2011b. A new genus of miniaturized and pug-nosed gecko from South America (Sphaerodactylidae: Gekkota). *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 1244–1266.

GAMBLE, T.; COLLI, G.R.; RODRIGUES, M.T.; WERNECK, F.P.; SIMONS, A.M. 2012. Phylogeny and cryptic diversity in geckos (*Phyllopezus*; Phyllodactylidae; Gekkota) from South America open biomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 943-953.

GAUTHIER, J.; ESTES, R. & DE QUEIROZ, K. 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In: *Phylogenetic relationships of lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. Estes, R. & Pregill, G. (Eds). Stanford, California: Stanford University Press:15-98.

GAUTHIER, J.A.; KEARNEY, M.; MAISANO, J.A.; RIEPPEL, O. & BEHLKE, A.D.B. 2012. Assembling the squamate Tree of Life: Perspectives from the phenotype and fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 53(1):3-308.

GEHARA, M.; CANEDO, C. HADDAD, C.F.B. & VENCES, M. 2013. From widespread to microendemic: molecular and acoustic analyses show that *Ischnocnema guentheri* (Amphibia: Brachycephalidae) is endemic to Rio de Janeiro, Brazil. *Conservation Genetics* 14: 973-982.

GEURGAS, S.R. & RODRIGUES, M. T. 2008. The genus *Coleodactylus* (Sphaerodactylinae, Gekkota) revisited: A molecular phylogenetic perspective. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 92–101.

GEURGAS, S.R. & RODRIGUES, M. T. 2010. The hidden diversity of *Coleodactylus amazonicus* (Sphaerodactylinae, Gekkota) revealed by molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 583–593.

GIUGLIANO, L.G.; COLLEVATTI, R.G. & COLLI, G.R. 2007. Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 168–179.

GLOR, R.E.; VITT, L.J. & LARSON, A. 2001. A molecular phylogenetic analysis of diversification in Amazonian *Anolis* lizards. *Molecular Ecology* 10: 2661–2668.

GOICOECHEA, N.; PADIAL, J.M.; CHAPARRO, J.C.; CASTROVEIJO-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: 953–964.

GOLOBOFF, P.A.; FARRIS, J.S.; & NIXON, K.C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.

GOMIDES, S.; RIBEIRO, L.B.; PETERS, V.M. & SOUZA, B.M. 2013. Feeding and reproduction ecology of the lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in a rock outcrop area in southeastern Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 137–151.

GRANT, T., FROST, D.R., CALDWELL, J.P., GAGLIARDO, R., HADDAD, C.F.B., KOK, P.J.R., MEANS, B.D., NOONAN, B.P., SCHARGEL, W. & WHEELER, W.C. 2006. Phylogenetic systematics of dart–poison frogs and their relatives (Anura,

Athesphatanura, Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299: 1–262.

GRISMER, L.L. 1988. Phylogeny, taxonomy, classification, and biogeography of eublepharid geckos. In: *Phylogenetic relationships of lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. Estes, R. & Pregill, G. (Eds). Stanford, California: Stanford University Press:369-470.

GRIZANTE, M.B.; NAVAS, C.A. & GARLAND Jr, T. & KOHLSDORF, T. 2010. Morphological evolution in Tropidurinae squamates: an integrated view along a continuum of ecological settings. *J. Evol. Biol.* 23: 98–111.

GUDYNAS, E. & SKUK, G. 1983. A new species of the iguanid lizard genus *Tropidurus* from temperate South America. *C.E.D. Orione Cont. Biol.* 10: 1-10.

GUINDON, S. & GASCUEL, O. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood". *Systematic Biology* 52: 696-704.

HARRIS, D.J.; MARSHALL, J.C. & CRANDALL, K.A. 2001. Squamate relationships based on C-mos nuclear DNA sequences: increased taxon sampling improves bootstrap support. *Amphib. Reptil.* 22: 235-242.

HARVEY, M.B. & GUTBERLET JR., R.L. 1998. Lizards of the genus *Tropidurus* (Iguania: Tropiduridae) from the Serrania de Huanchaca, Boliva: New species, natural history, and a key to the genus. *Herpetologica* 54: 493–520.

HARVEY, M. B. & GUTBERLET JR., R.L. 2000. A phylogenetic analysis of the tropidurine lizards (Squamata: Tropiduridae), including new characters of squamation and epidermal microstructure. *Zoological Journal of Linnean Society* 128: 189–233.

HARVEY, M.B.; UGUETO, G.N. & GUTBERLET, R.L. JR. 2012. Review of Teiid morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa* 3459: 1-156.

HEDGES, S.B. & CONN, C.E. 2012. A new skink fauna from Caribbean islands (Squamata, Mabuyidae, Mabuyinae). *Zootaxa* 3288: 1-244.

HEBERT, P.D.; PENTON, E.H.; BURNS, J.M.; JANZEN, D.H. & HALLWACHS, W. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 14812–14817.

HILLIS, D.M. & BULL, J.J. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Syst. Biol.* 42(2):182-192.

JOLICOUER, P. & MOSIMANN, J.E. 1960. Size and shape variation in a painted turtle; a principal component analysis. *Growth* 24: 339-354.

KACHIGAN, S.K. 1986. *Statistical analysis: an interdisciplinary introduction to univariate and multivariate methods*. Radius Press: New York.

KASAHARA, S.; PELLEGRINO, K.C.M. ; RODRIGUES, M.T. & YONENAGA-YASSUDA, Y. 1996. Comparative cytogenetic studies of eleven species of the *Tropidurus torquatus* group (Sauria, Tropiduridae), with banding patterns. *Hereditas* 125: 37–46.

KATOH, K.& STANDLEY, D.M. 2013. MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.* 30(4):772–780

KIEFER, M. C.;VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2005. Body temperatures of *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from coastal populations: Do body temperatures vary along their geographic range? *Journal of Thermal Biology* 30 (6): 449-456.

KIEFER, M.C.; VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2007. Thermoregulatory behavior in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. *Acta Zoologica* 88: 81-87.

KIEFER, M.C.; VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2008. Clutch and egg size of the tropical lizard *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) along geographic range in coastal eastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 86: 1376-1388.

KNAPP, C.R. & GOMEZ-ZLATAR, P. 2006. Iguanidae or Iguaninae? A taxonomic summary and literature-use analysis. *Herpetological Review* 37(1): 29-34.

KOCHER, T.D.; THOMAS, W.K.; MEYER, A.; EDWARDS, S.V.; PAABO, 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 of the USA*, 86 (16): 6196-6200.

KOHLSDORF, T. & WAGNER, G.P. 2006. Evidence for the reversibility of digit loss: a phylogenetic study of limb evolution in *Bachia* (Gymnophthalmidae: Squamata). *Evolution* 60 (9): 1896-1912.

KOLSDORF, T. & NAVAS, C.A. 2007. Evolution of jumping capacity in Tropidurinae lizards: does habitat complexity influence obstacle-crossing ability? *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 393-402.

KOLSDORF, T.; JAMES, R.S.; CARVALHO, J.E.; WILSON, R.S.; PAI-SILVA, M.D. & NAVAS, C.A. 2004. Locomotor performance of closely related *Tropidurus* species: relationships with physiological parameters and ecological divergence. *The Journal of Experimental Biology* 207: 1183-1192.

KUNZ, T. & BORGES-MARTINS, M. 2013. A new microendemic species of *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) from southern Brazil and revalidation of *Tropidurus catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983. *Zootaxa* 3681 (4): 413–439.

LAGUNA, M.M. 2011. *Estudos cromossômicos e moleculares em espécies de lagartos microteídeos, com ênfase na tribo Ecpleopodini (Gymnophthalmidae, Squamata)*.

Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

LOMOLINO, M.V. 2005. Body size evolution in vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography* 32: 1683-1699.

LOSOS, J.B.; HILLIS, D.M. & GREENE, H.W. 2012. Who speaks with forked tongue? *Science* 338: 1428-1429.

MACEY, J.R.; LARSON, A.; ANANJEVA, N.B. & PAPENFUSS, T.J. 1997. Evolutionary shifts in three major structural features of the mitochondrial genome among iguanian lizards. *J. Mol. Evol.* 44:660-674.

MACHADO, T.; SILVA, V.X. & SILVA, M.J.J. 2013. Phylogenetic relationships within *Bothrops neuwidi* group (Serpentes, Squamata): Geographically highly-structure lineages, evidence of introgressive hybridization and Neogene/Quaternary diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 71: 1-14.

MANLY, B.F. 2000. *Multivariate statistical methods*. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton: Florida.

MAUSFELD, P.; SCHMITZ, A.; BÖHME, W.; MISOF, B.; VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 2002. Phylogenetic affinities of *Mabuya atlantica* Schmidt, 1945, endemic to the Atlantic Ocean Archipelago of Fernando de Noronha (Brazil): Necessity of partitioning the genus *Mabuya* Fitzinger, 1826 (Scincidae: Lygosominae). *Zool. Anz.* 241: 281–293.

MAXIMILIANO, PRÍNCIPE DE WIED-NEUWIEDI, 1989, *Viagem ao Brasil*. Tradução de Edgar Sússekind de Mendonça e Flávio Poppe de Figueiredo. Belo Horizonte: Itatiaia; São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, Coleção Reconquista do Brasil. 2ª. Série, v. 156. 536 p.

MEIRA, K.T.R.; FARIA, R.G.; SILVA, M.D.M.; MIRANDA, V.T. & ZAHN-SILVA, W. 2007. História natural de *Tropidurus oreadicus* em uma área de cerrado rupestre do

<http://www.biotaneotropica.org.br/v7n2/pt/abstract?article+bn043070220>

MESQUITA, D.O.; COLLI, G.R.; FRANÇA, F.G.R, & VITT, L.J. 2006. Ecology of a Cerrado Lizard assemblage in the Jalapão Region of Brazil. *Copeia* 2006(3): 460–471.

MILLER, M. A., PFEIFFER, W. & SCHWARTZ, T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 14 November 2010. New Orleans, LA, pp. 1–8.

MIRALLES, A.; BARRIOS-AMOROS, C.L.; RIVAS, G. & CHAPARRO-AUZA, J.C. 2006. Speciation in the “Várzea” flooded forest: a new *Mabuya* (Squamata, Scincidae) from Western Amazonia. *Zootaxa* 1188: 1–22.

MIRALLES, A.; CHAPARRO, J.C. & HARVEY, M.B. 2009. Three rare and enigmatic South American skinks. *Zootaxa* 2012: 47–68.

MIRALLES, A. & CARRANZA, S. 2010. Systematics and biogeography of the Neotropical genus *Mabuya*, with special emphasis on the Amazonian skink *Mabuya nigropunctata* (Reptilia, Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 857–869.

MORAIS, C.J.S.; BARRETO-LIMA, A.F.; DANTAS, P/T.; DOMINGOS, F.M.C.B.; LEDO, R.M.D.; PANTOJA, D.L.; SOUZA, H.C. & COLLI, G.R. 2014. First records of *Tropidurus callathelys* and *T. chromatops* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae) in Brazil. *Check List* 10(5): 1213–1217.

MORANDO, M.; AVILA, L.J. & SITES JR., J.W., 2003. Sampling strategies for delimiting species; genes, individuals, and populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* complex (Squamata; Liolaemidae) in andean-patagonian South America. *Syst. Biol.* 52, 159–185.

- MOTT, T. & VIEITES, D.R. 2009. Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 190–200.
- MÜSCH, I.; RUST, J. & WILLMANN, R. 2011. *Albertus Seba: Cabinet of Natural Curiosities*. Cologne: Taschen, 416 p.
- NEI, M. & KUMAR, S. 2000. *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford: Oxford University Press.
- NICHOLSON, K.E.; CROTHER, B.I.; GUYER, C. & SAVAGE, J.M. 2012. It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa* 3477: 1-108.
- NUNES, P.M.S.; FOUQUET, A.; CURCIO, F.F.; KOK, P.J.R. & RODRIGUES, M.T. 2012. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166: 361–376.
- ORTIZ, M.A.; BORETTO, J.M.; PIANTONI, C.; ÁLVAREZ, B.B. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. 2014. Reproductive biology of the Amazon lava lizard (*Tropidurus torquatus*) from Wet Chaco of Corrientes (Argentina): congeneric comparisons of ecotypic and interspecific variations. *Can. J. Zool.* 92: 643-655.
- PADIAL, J.M.; MIRALLES, A.; DE LA RIVA, I. & VENCES, M. 2010. The integrative future of taxonomy. *Front Zool.* 7, 16.
- PALUMBI, S. R. 1996. Nucleic acids II: The polymerase chain reaction. *In*: Hillis, D. M.; Moritz, C. & Mable, B.K. (eds). *Molecular systematics*. 2nd edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. pp: 205-247.
- PASSONI, J.C.; BENOZZATTI, M.L. & RODRIGUES, M.T. 2008. Phylogeny, species limits, and biogeography of the Brazilian lizards of the genus *Eurolophosaurus*

(Squamata: Tropiduridae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 403–414.

PAVAN, D. 2007. *Assembléias de répteis e anfíbios do Cerrado ao longo da bacia do rio Tocantins e o impacto do aproveitamento hidrelétrico da região na sua conservação*. Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo, São Paulo, SP. 414 p.

PELLEGRINO, K.C.M.; RODRIGUES, M.T.; YONENAGA-YASSUDA, Y. & SITES, J.W. JR. 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: 315–338.

PELLEGRINO, K.C.M.; RODRIGUES, M.T.; WAITE, A.N.; MORANDO, M.; YONENAGA-YASSUDA, Y. & SITES, J.W. JR. 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 13–26.

PELLEGRINO, K.C.M.; RODRIGUES, M.T.; HARRIS, D.J.; YONENAGA-YASSUDA, Y. & SITES, J.W. JR. 2011. Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): Ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 446–459.

PFENNINGER, M. SCHWENK, K. 2007. Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evol. Biol.* 7: 121

PIANKA, E.R. & VITT, L.J. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. Berkeley: University of California Press, 334 p.

- PINTO, A.C.S.; WIEDERHECKER, H.C. & COLLE, G.R. 2005. Sexual dimorphism in the Neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia* 26: 127-137.
- POE, S. 2004. Phylogeny of anoles. *Herpetological Monographs* 18:37–89.
- PORTIK, D.M.; BAUER, A.M. & JACKMAN, T.R. 2010. The phylogenetic affinities of *Trachylepis sulcata nigra* and the intraspecific evolution of ocastral melanism in the western rock skink. *African Zoology* 45(2): 147-159.
- POSADA, D. (2008) jModelTest, phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253–1256. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msn083>
- POUGH, H.P., ANDREWS, R.M., CADLE, J.E., CRUMP, M.L., SAVITSKY, A.H. & WELLS, K.D. 2004. *Herpetology*. 3rd edition. Benjamin Cummings.
- PRATES, I.; RODRIGUES, M.T.; MELO-SAMPAIO, P.R. & CARNAVAL, A.C. 2015. Phylogenetic relationships of Amazonian anole lizards (*Dactyloa*): Taxonomic implications, new insights about phenotypic evolution and the timing of diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 258–268.
- PREGILL, G. & FROST, D. 1988. Introduction. In: *Phylogenetic relationships of lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. ESTES, R. & PREGILL, G. (Eds). Stanford, California: Stanford University Press: 1-7.
- PRESCH, W. 1988. Cladistic relationships within the Scincomorpha. In: *Phylogenetic relationships of lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. ESTES, R. & PREGILL, G. (Eds). Stanford, California: Stanford University Press:471-492.
- PRIETO, A.S; LÉON, J.R. & LARA, O. 1976. Reproduction in the tropical lizard *Tropidurus hispidus*. *Herpetologica* 32: 318-323.

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.

R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

RADDI, G. 1822. Continuzione della descrizione dei rettili brasiliani indicati nella memoria inserita nel secondo fascicolo delle memorie di fisica del precedente volume XVIII. *Ati. Soc. Ital. Sci. Moderna* 19: 53-73.

RAMBAUT, A. & DRUMMOND, A.J. 2009. MCMC Trace Analysis Tool Version v1.5.0. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh and Department of Computer Science, University of Auckland. Available from: <http://beast.bio.ed.ac.uk/> (accessed 10 October 2013).

RECODER, R.S., TEIXEIRA JUNIOR, M., CAMACHO, A., NUNES, P.M.S., MOTT, T., VALDUJO, P.H., GHELLERE, J.M., NOGUEIRA, C. & RODRIGUES, M.T. 2011. Répteis da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins, Brasil Central. *Biota Neotrop.* 1(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n1/en/abstract?article+bn03611012011>.

RECODER, R.S.; RIBEIRO, M.C. & RODRIGUES, M.T. 2013. Spatial variation in morphometry in *Vanzosaura rubricauda* (Squamata, Gymnophthalmidae) from open habitats of South America and its environmental correlates. *South American Journal of Herpetology*, 8(3):186-197.

RECODER; R.S.; WERNECK, F.P.; TEIXEIRA JR, M.; COLLI, G..R.; SITES JR., J.W. & RODRIGUES, M.T. 2014. Geographic variation and systematic review of the lizard

genus *Vanzosaura* (Squamata, Gymnophthalmidae), with the description of a new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171: 206–225.

REEDER, T.W.; COLE, C.J. & DESSAUER, H. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3364: 1-61.

REVELLE, W. 2013. psych: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, <http://CRAN.R-project.org/package=psych> Version = 1.4.1.

RIBEIRO, L.B & FREIRE, E.M.X. 2009. *Tropidurus hispidus* (NCN). Minimum size at maturity; maximum body size. *Herpetological Review* 40 (3): 350-51.

RIBEIRO, L.B.; BRITO, M.S.; BARBOSA, L.F.S.; PEREIRA, L.C.M. & NICOLA, P.A. 2012. *Tropidurus cocorobensis* Rodrigues, 1987 (Squamata, Tropiduridae): new record and geographic distribution map in northeastern Brazil. *Cuad. herpetol.* 26 (1): 63-65.

ROCHA C.F.D.; DUTRA G.F.; VRCIBRADIC D. & MENEZES V.A. 2002. The terrestrial reptile fauna of the Abrolhos Archipelago: species list and ecological aspects. *Braz J Biol.* 62:285–291.

RODRIGUES, M.T. 1984. *Sistemática e ecologia dos Tropidurus do grupo torquatus ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae)*. Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

RODRIGUES, M.T. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia* 31(3): 1–230.

RODRIGUES, M.T. 1988. Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae), p. 305-315. In: P. E. Vanzolini. & W. R. Heyer (Eds). *Proceedings*

of a workshop on Neotropical distribution patterns. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.

RODRIGUES, M.T. 1996. Lizards, snakes, and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the Middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology* 30 (4): 513-523.

RODRIGUES, M.T.; KASAHARA, S. & YONENAGA-YASSUDA, Y. 1988. *Tropidurus psammonastes*: Uma nova espécie do grupo *torquatus* com notas sobre seu cariótipo e distribuição (Sauria, Iguanidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 36(26): 307–313.

RODRIGUES, M.T.; FREIRE, E.M.X.; PELLEGRINO, K.C.M. & SITES, J.W. JR. 2005. Phylogenetic relationships of a new genus and species of microteiid lizard from the Atlantic forest of north-eastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 144: 543–557.

RODRIGUES, M.T.; PELLEGRINO, K.C.M.; DIXO, M.; VERDADE, V.K.; PAVAN, D.; ARGOLO, A.J.S. & SITES, J.W. JR. 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.; CAMACHO, A.; NUNES, P.M.S.; RECODER, R.S.; TEIXEIRA JR., M.; VALDUJO, P.H.; GHELLERE, J.M.B.; MOTT, T. & NOGUEIRA, C. 2008. A new species of the lizard genus *Bachia* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Cerrados of central Brazil. *Zootaxa* 1875: 39-50.

RODRIGUES, M.T.; CASSIMIRO, J.; PAVAN, D.; CURCIO, F.F.; VERDADE, V.K. & PELLEGRINO, K.C.M. 2009. A new genus of microteiid lizard from the Caparaó mountains, Southeastern Brazil, with a discussion of relationships among Gymnophthalminae (Squamata). *American Museum Novitates* 3673: 1-27.

RONQUIST, F.; TESLENKO, M.; VAN DER MARK, P.; AYRES, D.L.; DARLING, A.; HÖHNA, S.; LARGET, B.; LIU, L.; SUCHARD, M.A. & HUELSENBECK, J.P. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 61(3):539–542.

ROZE, J.A. 1958. Resultados zoológicos de la expedición de la Universidad Central de Venezuela a la región del Auyantepui en la Guayana Venezolana, Abril 1965. 5. Los reptiles del Auyantepui, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 2(22):243-270.

SIEDCHLAG, A.C.; BENOZZATI, M.L.; PASSONI J.C.; & RODRIGUES, M.T. 2010. Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calyptommatus* and *Nothobachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56(2):622-30.

SANTOS, M.G. 2011. *Filogeografia de Micrablepharus atticolus (Squamata, Gymnophthalmidae) no Cerrado brasileiro*. Dissertação (Mestrado). Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília.

SCHULTE, J.A. II; MACEY, J.R.; LARSON, A. & PAPENFUSS, T.J. 1998. Molecular tests of phylogenetic taxonomies: a general procedure and example using four subfamilies of the lizard family Iguanidae. *Mol. Phylog. Evol.* 10: 367-376.

SCHULTE, J.A. II; VALADARES, J.P. & LARSON, A. 2003. Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards. *Herpetologica* 59: 399-419.

SILVA, C.M. 2006. *Filogeografia e diferenciação morfológica das populações de Liolaemus occipitalis Boulanger, 1885 (Iguania: Liolaemidae) ao longo de seu domínio geográfico*. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

SIQUEIRA, C.C.; KIEFER, M.C.; VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2010. Plant consumption in coastal populations of the lizard *Tropidurus torquatus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae): how do herbivory rates vary along their geographic range? *Journal of Natural History* 45 (3-4): 171-182.

SISTROM, M.; EDWARDS, D.L.; DONNELLAN, S. & HUTCHINSON, M. 2012. Morphological differentiation correlates with ecological but not with genetic divergence in a *Gehyra gecko*. *J. Evol. Biol.* 25, 647–660.

SISTROM, M.; DONNELLAN, S.C. & HUTCHINSON, M.N. 2013. Delimiting species in recent radiations with low levels of morphological divergence: a case study in Australian *Gehyra geckos*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68, 135–143.

SITES, J. W. JR, REEDER, T. W. & WIENS, J. J. 2011 Phylogenetic insights on evolutionary novelties in lizards and snakes: sex, birth, bodies, niches, and venom. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42, 227–244.

SMITH, H.M. 1995. *Handbook of lizards: lizards of United States and of Canada*. Darrel Frost (Foreword). Cornell University Press: Ithaca and London.

SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman Company: New York.

STAMATAKIS, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22: 2688–2690.

STATSOFT, I. 2001. *Statistica (data analysis software system)*, version 6.0 www.statsoft.com

TAMURA, K.; STECHER, G.; PETERSON, D.; FILIPSKI, A. & KUMAR, S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 30(12):2725–2729.

TAN, D.S.H.; ANG, Y.; LIM, G.S.; ISMAIL, M.R.B. & MEIER, R. 2010. From 'cryptic species' to integrative taxonomy: an iterative process involving DNA sequences, morphology, and behaviour leads to the resurrection of *Sepsis pyrrhosoma* (Sepsidae: Diptera). *Zool. Scr.* 39, 51–61.

TEIXEIRA JR., M. 2010. *Os lagartos do vale do rio Peruaçu: Aspectos biogeográficos, história natural e implicações para conservação*. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

TEIXEIRA JR, M.; DAL VECHIO, F.; NUNES, P.M.S.; MOLLO NETO, A.; LOBO, L.M.; STORTI, L.F.; GAIGA, R.A.J.; DIAS, P.H.F. & RODRIGUES, M.T. 2013a. A new species of *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the western Brazilian Amazonia. *Zootaxa* 3636 (3): 401–420.

TEIXEIRA JR., M.; RECODER, R.S.; CAMACHO, A.; DE SENA, M.A.; NAVAS, C.A. & RODRIGUES, M.T. 2013b. A new species of *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Eastern Brazilian Cerrado, and data on its ecology, physiology and behavior. *Zootaxa* 3616 (2): 173–189.

TEIXEIRA, R.L. & GIOVANELLI, M. 1999. Ecologia de *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) da restinga de Guriri, São Mateus, ES. *Revista Brasileira de Biologia* 59 (1): 11-18.

TORRES-CARVAJAL, O. 2007. Phylogeny and biogeography of a large radiation of Andean lizards (*Iguania*, *Stenocercus*). *Zoologica Scripta* 36 (4): 311–326.

TOWNSEND, T.M.; LARSON, A.; LOUIS, E. & MACEY, R. 2004. Molecular phylogenetics of Squamata: The position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the Squamata tree. *Systematic Biology* 53(5): 735-757.

TOWNSEND, T.M.; ALEGRE, R.E.; KELLEY, S.T.; WIENS, J.J. & REEDER, T.W. 2008. Rapid development of multiple nuclear loci for phylogenetic analysis using

genomic resources: An example from squamate reptiles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 129–142.

VALDUJO, P. H.; NOGUEIRA, C.C.; BAUMGARTEN, L.; RODRIGUES, F.H.G.; BRANDÃO, R.A.; ETEROVIC, A.; RAMOS-NETO, M.B. & MARQUES, O.A.V. 2009. Squamate Reptiles from Parque Nacional das Emas and surroundings, Cerrado of Central Brazil. *Check List* 5(3): 405-417.

VAN SLUYS, M. 1993. The reproductive cycle of *Tropidurus itambere* (Sauria: Tropiduridae) in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 27: 28-32.

VAN SLUYS, M.; MENDES, H.M.A.; ASSIS, V.B. & KIEFER, M.C. 2002. Reproduction of *Tropidurus montanus* Rodrigues, 1987 (Tropiduridae), a lizard from a seasonal habitat of south-eastern Brazil, and a comparison with other *Tropidurus* species. *Herpetological Journal* 12:89-97.

VAN SLUYS, M.; MARTELOTTE, S.B.; KIEFER, M.C. & ROCHA, C.F.D. 2010. Reproduction in neotropical *Tropidurus* lizards (Tropiduridae): evaluating the effect of environmental factors on *T. torquatus*. *Amphibia-Reptilia* 31: 117-126

VANZOLINI, P.E. 1963. Problemas faunísticos do Cerrado. In: *Simpósio sobre o Cerrado*. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo: 307-320.

VANZOLINI, P.E. 1972. Miscellaneous notes on the ecology of some Brazilian lizards (Sauria). *Pap. Avuls. Zool. São Paulo*, 26(8): 83-115.

VANZOLINI, P.E. 1986. *Levantamento herpetológico da área do estado de Rondônia sob a influência da rodovia BR 364*. Programa Polonoroeste, subprograma Ecologia Animal, Relatório de Pesquisa no.1: 1-50.

VANZOLINI, P.E. 1992. Paleoclimas e especiação em aniamis da América do Sul tropical. *Estudo Avançados* 6(15): 41-65.

VANZOLINI, P.E. 1996. A contribuição zoológica dos primeiros naturalistas viajantes no Brasil. *Revista USP*, São Paulo 30:190-238.

VANZOLINI, P.E. & GOMES, N. 1979. On *Tropidurus hygomi*: redescription, ecological notes, distribution and history (Sauria, Iguanidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*. 32:243-259.

VANZOLINI, P. E.; RAMOS-COSTA, A.M. & VITT, L.J. 1980. *Os répteis da caatinga*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências. 161 p.

VARON, A.; LUCARONI, N.; LIN, HONG, WHEELER, W. 2011-13. *POY Black Sabbath Development Build 5.1.1*. Available at: <http://www.amnh.org/our-research/computational-sciences/research/projects/systematic-biology/poy>. Access date: 01/20/2014.

VIDAL, N. & HEDGES, S.B. 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *C.R. Biologies* 332: 129-139.

VITT, L.J. 1991. An introduction to the ecology of cerrado lizards. *Journal of Herpetology*. 25:79-90.

VITT, L.J. 1993. Ecology of isolated open-formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in Amazonian lowland rain forest. *Canadian Journal of Zoology* 71: 2370-2390.

VITT, L. J. & PIANKA, E.R. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *PNAS* 102 (22): 7877-7881.

VITT, L.J. & CALDWELL, J. 2009. *Herpetology*. 3rd edition. Academic Press.

VITT, L.J. & GOLDBERG, S.R. 1983. Reproductive ecology of two tropical Iguanid lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. *Copeia* 1:131-141.

VITT, L.J.; ZANI, P.A. & CALDWELL, J.P. 1996. Behavior ecology of *Tropidurus hispidus* on isolated rock outcrops in Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 12: 81-101.

VITT, L.J.; CALDWELL, J.P.; ZANI, P.A. & TITUS, T.A. 1997. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 3828-3832.

VITT, L.J.; CALDWELL, J.P.; COLLI, G.R.; GARDA, A.A. & MESQUITA, D.O. 2005. Uma atualização do Guia Fotográfico dos répteis e anfíbios da região do Jalapão no Cerrado brasileiro. *Special Publications in Herpetology, Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma* No, 2: 1-24.

WERNECK, F.P. & COLLI, G.R. 2006. The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography* 33: 1983–1992.

WERNECK, F.P.; GIUGLIANO, L.G.; COLLEVATTI, R.G. & COLLI, G.R. 2009. Phylogeny, biogeography and evolution of clutch size in South American lizards of the genus *Kentropyx* (Squamata: Teiidae). *Molecular Ecology* 18: 262–278.

WERNECK, F.P.; GAMBLE, T.; COLLI, G.R.; RODRIGUES, M.T. & SITES, J.W. JR. 2012. Deep diversification and long-term persistence in the South American 'dry diagonal': integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution* 66-10: 3014–3034.

WERNECK, F.P.; LEITE, R.N.; GEURGAS, S. & RODRIGUES, M.T. (submetido). Landscape history of the semiarid Caatinga and its implications for accessing the biogeography and cryptic diversity of endemic saxicolous Tropiduridae lizards. *Journal of Evolutionary Biology*.

WHEELER, W.C. 1996. Optimization alignment, the end of multiple sequence alignment in phylogenetics? *Cladistics* 12: 1–10.

WHEELER, W.C. 2003. Implied alignment, a synapomorphy-based multiple sequence alignment method and its use in cladogram search. *Cladistics* 19: 261–268.

<http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2003.tb00369.x>

WHEELER, W.C., ARANGO, C.P., GRANT, T., JANIES, D., VARÓN, A., AAGESEN, L., FAIVOVICH, J., D'HAESE, C., SMITH, W.L. & GIRIBET, G. 2006. *Dynamic Homology and Phylogenetic Systematics, A Unified Approach Using POY*. American Museum of Natural History, New York, 365 pp.

WHITING, A.S.; BAUER, A.M. & SITES JR, J.W. 2003. Phylogenetic relationships and limb loss in sub-Saharan African scincine lizards (Squamata: Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 582–598.

WHITING, A.S.; SITES, J.W. JR; PELLEGRINO, K.C.M. & RODRIGUES, M.T. 2006. Comparing alignment methods for inferring the history of the new world lizard genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38(3): 719–730.

WIED-NEUWIED, MAXIMILIAN, PRINZ ZU 1820. *Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817*. 2 vols. Frankfurt a. M., H. L. Brönner (1820-1821)

WIED-NEUWIED, MAXIMILIAN, PRINZ ZU.1824. *Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens*. Weimar. Fascículos 4-8, p.663, pl. 35

WIED-NEUWIED, MAXIMILIAN, PRINZ ZU.1825. *Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien*. 4 vols. Weimar, Gr. H. S. priv. Landes-Industrie-Comptoirs (1825-1831)

WIEDERHECKER, H.C., PINTO, A.C.S., COLLI, G.R. 2002. Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in the highly seasonal Cerrado biome of central Brazil. *J. Herpetol.* 36: 82-91.

WIENS, J.J.; HUTTER, C.R.; MULCAHY, D.G.; NOONAN, B.P.; TOWNSEND, T.M.; SITES, J.W. JR; REEDER, T.W. 2012. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biological Letters* 8: 1043-1046.

WINCK, G.R. & ROCHA, C.F.D. 2008. Reproductive trends of Brazilian lizards (Reptilia, Squamata): the relationship between clutch size and body size in females. *North-American Journal of Zoology* 8(1): 57-62.

ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall: New Jersey.

ZWICKL, D.J. 2006. *Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion*. Ph.D. Dissertation, The University of Texas at Austin, 115 pp.