

Sergio Marques de Souza

Moléculas, morfologia e geologia: uma abordagem multidisciplinar para entender a história evolutiva de lagartos do gênero *Loxopholis* (Squamata: Gymnophthalmidae) no norte da América do Sul.

Molecules, morphology and geology: a multidisciplinary approach to understand the evolutionary history of *Loxopholis* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards in the north of South America

São Paulo

2016

Sergio Marques de Souza

Moléculas, morfologia e geologia: uma abordagem multidisciplinar para entender a história evolutiva de lagartos do gênero *Loxopholis* (Squamata: Gymnophthalmidae) no norte da América do Sul.

Molecules, morphology and geology: a multidisciplinary approach to understand the evolutionary history of *Loxopholis* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards in the north of South America

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

Orientador(a): Dr. Miguel Trefaut Rodrigues

São Paulo

2016

Marques de Souza, Sergio
Moléculas, morfologia e geologia: uma abordagem multidisciplinar para entender
a história evolutiva de lagartos do gênero *Loxopholis* (Squamata:
Gymnophthalmidae) no norte da América do Sul.

184 páginas

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

1. Amazônia 2. Biogeografia 3. Sistemática 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(a). Dr(a).

Orientador(a)

Agradecimentos

Em primeiro lugar, agradeço imensamente ao meu orientador Miguel Trefaut Rodrigues, por todo o apoio, confiança, incentivo, campos e partilha de conhecimento que tive com ele durante esses 10 anos, desde que o contactei para ser meu co-orientador durante meu mestrado em Manaus. É um privilégio poder contar com uma bagagem tão grande de conhecimento ao meu lado a qualquer hora que eu resolvesse bater na porta de sua salinha.

Agradeço muito também a minha co-orientadora, Katia Pellegrino, por todas as conversas, sugestões, dicas, explicações e conhecimentos compartilhados, principalmente sobre os enigmáticos *Loxopholis osvaldoi*, e por compartilhar comigo todo seu profundo conhecimento de sistemática molecular. Aprendi muito!

Agradeço também aos meus amigos(as) e companheiros(as) de laboratório, que tanto me ajudaram durante essa caminhada de 4 anos, com análises, conversas, risadas, descontração e coletas em campo: Mauro, Agustin, Recoder, Marco Sena, Renata Cecília, Pedro Nunes, Roberta Damasceno, Mayra, Federico Arias, Francisco “Chico” Dal Vechio, Juliana Roscito, Felipão, Cassimiro, José Mário, Ivan Prates, Carolina Nisa, Maysa, Veridiana, Bruna “Paps” e Tuliana Brunet. Será sempre uma honra dividir o laboratório com pessoas tão especiais.

A Sabrina Baroni, meu profundo agradecimento por me ensinar os primeiros passos em um laboratório de molecular, literalmente essa tese não existiria sem você. Ao Manuel e a Bia, que também muito me ajudaram, meu obrigado! Vocês são um baita time! A Nathalia e a Lílian, meu super agradecimento por sequenciar metade do conjunto de dados da filogeografia de *L. osvaldoi*.

Também agradeço a Ana Carolina Carnaval e a todo o pessoal de seu lab na CUNY pelas conversas e conselhos, principalmente a Maria Strangas e Brandon, além de todas as pessoas que participaram dos interessantes encontros do projeto AF-BIOTA, onde aprendi bastante. Aos amigos(as) e colegas de Departamento, com os quais também aprendi bastante e passei bons momentos: Mariane Targino, Rachel

Montesinos, Rafa, Gabriel, Roberta Grabowski, Gringo, Denis Machado, Julia Beneti, Pedro Dias, Jhon Jairo e Adriana Jeckel.

Ao longo de mais de 10 anos de viagens de campo para coleta de espécimes na Amazônia, tive a oportunidade, única eu diria, de conhecer pessoas muito especiais, que me ensinaram muito em relação a vida e a vida do Amazônida. Foram muitas viagens, e enumerar todas as as pessoas aqui envolvidas seria inviável. Dessa forma, cito algumas, mas agradeço a todos que ajudaram e participaram das muitas etapas de campo envolvidas neste trabalho: Mario Cohn-Haft (também pela orientação com *L. osvaldoi* no mestrado), Fabio Röhe, Alexandre Fernandes (com quem coletei minhas primeiras amostras em 2006), Vinicius Carvalho, Deyla Oliveira, Alexandre Almeida, Tomas Hrbek, Antoine Fouquet, Santiago Sanchez-Pacheco, Juruna, Luciana Frazão, Juliana Vieira, entre outros.

Agradeço aos Profs. Taran Grant, Ward Wheller, Alexandre Adalardo, Silvio Nihei, Luís Fábio Silveira, Cristina Miyaky por todo o conhecimento transferido.

A todos meus amigos-irmãos-família com quem tive a honra de dividir caminhos, idéias, risadas, tristezas, alegrias e momentos que me fizeram chegar até esse ponto de minha vida, seja em Manaus ou em Sampa: Manoela Borges, Gabi Zuquim, Catá Jacovack, Dé Junqueira, Saci, Minduca, Trupico, Thayná, Brunão Luize, Carlota Bantel, Beto Vicentini, Cintia, Zé Luis, Pardal e Ana, Flavia Pezzini, Dadão e Marininha, Rosinha, Ana Andrade, Angelita, Ana Lúcia, JB, e por aí segue o povo manauara....Em Sampa: Noni, Paulomanos, Gabriel Birú, Dani Soltys, Caule Awade, Paulinho, Pan, Paulinha, Sara, Melina, e outros não menos especiais (a lista é quase infinita...). Agradecimento especial a amiga Teresa Thomé, Tetê, pela amizade, conversas e dicas sobre filogeografia e por servir de exemplo!

Agradeço especialmente a Manô, por todos os momentos vividos durante esses 10 anos, que foram muito importantes para mim e por ter paciência comigo nas horas difíceis desse processo.

A minha família querida, Marco, Marisa, Vanessa, Alessandra, Gustavo e Edú, que sempre me apoiaram incondicionalmente no caminho que eu queria seguir, e me deram todas as condições para eu chegar hoje aqui, sempre com muito amor e união.

Agradeço aos seguintes pessoas das instituições que gentilmente colaboraram com meu projeto, me cedendo alíquotas de tecido ou autorizando a visita as coleções científicas: Ana Prudente, Fabrício Sarmiento, Teresa C.S. Avila-Pires e Marcelo Sturaro (MPEG), Hussam Zaher, Carolina Mello, Beto, Felipe Grazziotin e André (MZUSP), Richard Vogt, Fernanda Werneck, Vinícius Carvalho, Lucécia Bonora, Camila Ribas e Albertina Lima (INPA), Felipe Curcio (UFMT), Laurie Vitt, Donna Ditmann (LSU), Antoine Fouquet (CNRS), Marco Altamirano (DHMECN), David Kizirian (AMNH), Jose Rosado (MCZ), Alfredo Guzman (MHNSM), Pablo Venegas, German Chavez, Andy Barboza, Juan Arribasplata (CORBIDI), Jhon Lynch, Sandy Arroyo (ICN).

Agradeço a FAPESP por todo o apoio financeiro e pela bolsa durante esses 4 anos (processo 2012/10163-1) e ao CNPq, pela bolsa concedida no início deste projeto.

Finalmente, agradeço e dedico esta tese a todos que lutam para conhecer e preservar a biodiversidade e os ambientes amazônicos, brasileiros e mundiais. Boa leitura!

Índice

Capítulo 1. Introdução Geral.....	9
1.1. O gênero <i>Loxopholis</i> no norte da América do Sul.....	1
1.2. Breve revisão taxonômica de <i>Loxopholis</i>	3
1.3. Resumo da história das paisagens da região norte da América do Sul no Neogeno	5
1.3.1. Cenário geológico.....	5
1.3.2. Desenvolvimento da Floresta Amazônica.....	7
1.4. Referências Bibliográficas.....	8
Capítulo 2. Distribuição, taxonomia, sistemática e biogeografia do gênero <i>Loxopholis</i> no norte da América do Sul.....	15
Resumo.....	16
Abstract.....	16
2.1. Introdução.....	17
2.1.1. Refúgios, rios e arcos tectônicos: diferentes hipóteses de diversificação na Amazônia.....	18
2.1.2. O gênero <i>Loxopholis</i> e sua relação com a evolução da paisagem do norte da América do Sul.....	20
2.2. Materiais e Métodos.....	22
2.2.1. Delimitação da distribuição geográfica de <i>Loxopholis</i>	22
2.2.2. Amostragem morfológica.....	23
2.2.3. Amostragem molecular.....	24
2.2.4. Análises filogenéticas e estimativas de tempo de divergência.....	26
2.3. Resultados.....	29
2.3.1. Distribuição geográfica.....	29
2.3.2. Variação morfológica em <i>Loxopholis</i>	30
2.3.3. Relações filogenéticas.....	32
2.3.4. Tempos de divergência.....	33
2.4. Discussão.....	34
2.4.1. Distribuição das espécies de <i>Loxopholis</i>	34
2.4.2. Variação morfológica em <i>Loxopholis</i>	36
2.4.3. Relações filogenéticas em <i>Loxopholis</i>	37
2.4.4. Um modelo para explicar a história evolutiva de <i>Loxopholis</i>	39
2.5. Referências bibliográficas.....	44
2.6. Figuras.....	55
2.7. Tabelas.....	71
Capítulo 3. Análises filogeográficas e de delimitação de espécies em um lagarto de folhiço da Amazônia (<i>Loxopholis osvaldoi</i> : Gymnophthalmidae): processos evolutivos, diversidade críptica e implicações para a conservação.....	83
Resumo.....	84
Abstract.....	84
3.1. Introdução.....	85
3.2. Materiais e métodos.....	87
3.2.1. Amostragem.....	88

3.2.2. Procedimentos laboratoriais e edição de sequências.....	88
3.2.3. Análises filogenéticas e genealogias de haplótipos.....	90
3.2.4. Árvore de espécies.....	91
3.2.5. Isolamento por distância.....	92
3.2.6. Delimitação de espécies.....	93
3.2.6.1. STRUCTURE.....	93
3.2.6.2. Bayesian Phylogenetics and Phylogeography (BPP).....	95
3.2.6.3. Filogenia dos organismos por dados alélicos (POFAD).....	96
3.2.7. Análises morfológicas.....	96
3.3. Resultados.....	97
3.3.1. Diversidade haplotípica e estatísticas populacionais.....	97
3.3.2. Análises filogenéticas e distâncias genéticas.....	98
3.3.3. Potenciais casos de hibridizações.....	99
3.3.4. Árvore de espécies.....	101
3.3.5. Isolamento por distância.....	101
3.3.6. Delimitação de espécies.....	102
3.3.6.1. STRUCTURE.....	102
3.3.6.2. BPP.....	102
3.3.6.3. POFAD.....	103
3.3.7. Análises morfológicas.....	104
3.4. Discussão.....	104
3.4.1. Estrutura filogeográfica: processos e manutenção.....	104
3.4.2. Relações filogenéticas.....	106
3.4.3. Padrões geográficos de distribuição.....	107
3.4.4. Delimitação de espécies e diversidade críptica em <i>L. osvaldoi</i>	108
3.4.5. Conservação.....	111
3.5. Referências bibliográficas.....	112
3.6. Figuras.....	124
3.7. Tabelas.....	142
4. Considerações finais.....	150
Resumo Geral.....	152
General abstract.....	152
5. Apêndices.....	154

Resumo Geral

A Amazônia abriga uma grande parcela da biodiversidade mundial, no entanto, existem grandes incertezas sobre os processos de geração e manutenção dessa enorme diversidade, com várias hipóteses propostas até o momento. Diversas características como tamanho pequeno, baixa capacidade de dispersão e fidelidade ao ambiente estritamente florestal fazem de lagartos do gênero *Loxopholis* (Squamata: Gymnophthalmidae) candidatos ideais para rastrear a história de modificações da paisagem no norte da América do Sul durante o Neogeno. Nesta tese, revisamos a variação morfológica, taxonomia e a distribuição geográfica das espécies do gênero *Loxopholis*, assim como estimamos as relações filogenéticas e o tempo de divergência entre as espécies com base em sequências de DNA provenientes do genoma mitocondrial e nuclear. Com essa base de dados, construímos um modelo de como ocorreu a história evolutiva de *Loxopholis*, discutindo os resultados a partir de reconstruções geológicas provenientes da literatura, e fornecendo uma datação independente para eventos geológicos que potencialmente influenciaram a história evolutiva do gênero. Neste estudo, também revelamos que a atual diversidade descrita para *Loxopholis* está severamente subestimada. Encontramos que a espécie *L. osvaldoi* representa um complexo de espécies crípticas, contendo de 8 a 14 potenciais espécies novas, com profundas divergências genéticas tanto nos genomas mitocondrial e nuclear, praticamente dobrando a diversidade conhecida no gênero. No entanto, a morfologia em *Loxopholis* é extremamente conservada, dificultando a diagnose das espécies novas. Finalmente, descrevemos a primeira população bissexual da espécie partenogenética *L. percarinatum*, discutindo as implicações deste achado para o entendimento relativo a aparição da partenogênese em *Loxopholis*.

General abstract

The Amazon rainforest houses a significant portion of the world biodiversity, however, there is still a lot of uncertainty about the processes involved in its generation and maintenance, with several hypotheses proposed so far. *Loxopholis* lizards (Squamata: Gymnophthalmidae) are small-sized; show low vagility, and high fidelity to the humid forest environment, making them ideal to test hypotheses on the history of

landscape modifications in Northern South America, during the Neogene. In this thesis, we revise the morphological variation, the taxonomy, and the geographic distribution of *Loxopholis* species, as well as estimated a phylogenetic hypothesis and divergence times for these species based on sequences from mitochondrial and nuclear DNA. With this dataset, we build a model for the evolutionary history of *Loxopholis* and compared the results with geologic reconstructions of the Amazon available in the literature, which provided independent time estimates for geological events that potentially affected the evolutionary history of genus. In this study, we also showed that the actual diversity described for *Loxopholis* was severely underestimated. We found that *L. osvaldoi* represents a complex of cryptic species with 8-14 potential new species, and strong divergences in both the mitochondrial and the nuclear genomes, virtually doubling the actual diversity in the genus. Finally, we describe the first bisexual population for the parthenogenetic species *L. percarinatum*, discussing its implications to the origin of parthenogenesis in the genus.

A photograph of a moss-covered tree trunk in a forest. The tree trunk is covered in a thick layer of green moss. A small plant with long, narrow leaves is growing from the moss on the trunk. The background is a dense forest with many green leaves.

Capítulo 1

Introdução Geral

1.1. O gênero *Loxopholis* no norte da América do Sul

Lagartos do gênero *Loxopholis* são componentes conspícuos da herpetofauna das florestas tropicais da América do Sul e da América Central (UZZEL & BARRY, 1971; RODRIGUES & AVILA-PIRES, 2005), sendo pequenos (aproximadamente 35 mm de comprimento rostro-cloacal máximo) e habitantes da camada de folhiço do ambiente florestal. As espécies do gênero ocorrem nas florestas da porção norte da América do Sul e América Central, se estendendo da Amazônia até a Costa Rica (RUIBAL 1952; AVILA-PIRES, 1995; RODRIGUES & AVILA-PIRES, 2005), no entanto, devido a grande extensão geográfica da área de distribuição, por ocorrerem em regiões remotas do norte da América do Sul, e dificuldades na identificação taxonômica, pouco se sabe sobre os limites de distribuição das espécies. No entanto, sabe-se que o gênero apresenta uma alta fidelidade com o ambiente florestal úmido, não ocorrendo no Cerrado, apesar da grande extensão de habitats teoricamente propícios para sua ocorrência, como as amplas florestas de galerias do Brasil Central (PELLEGRINO *et al.*, 2011).

O gênero *Loxopholis sensu* GOICOCHEA e col. 2016 assume 13 espécies descritas (*Loxopholis rugiceps* COPE, 1868; *L. parietalis* COPE, 1886; *L. percarinatum* MÜLLER, 1923; *L. southi* RUTHVEN & GAIGE, 1924; *L. guianense* RUIBAL, 1952; *L. ioanna* UZZEL & BARRY, 1971; *L. hexalepis* AYALA & HARRIS, 1982; *L. osvaldoi* AVILA-PIRES, 1995; *L. snethlageae* AVILA-PIRES, 1995; *L. caparensis* ESQUEDA, 2005; *L. ferreirai* RODRIGUES & AVILA-PIRES, 2005; *L. guianensis* MACCULLOCH & LATHROP, 2001; *L. hoogmoedi* KOK, 2008). Essa configuração agrupa espécies anteriormente classificadas no gênero *Leposoma* gr. *parietale* (ver histórico taxonômico abaixo) e duas espécies anteriormente classificadas no gênero *Arthrosaura*, *L. guianensis* e *L. hoogmoedi*. No entanto, evidências recentes (Katia C.M. Pellegrino com. pess. e capítulo 2 desta tese) indicam que *Loxopholis sensu* Goicochea e col. 2016 representa um agrupamento parafilético em relação ao gênero *Amapasaurus*, não incluído em Goicochea e col. 2016. Mais especificamente, *Amapasaurus* se apresenta como grupo irmão do antigo grupo *parietale*, excluindo as espécies antigamente classificadas em *Arthrosaura*, *L. guianensis* e *L. hoogmoedi*. Evidências morfológicas confirmam esse cenário, de forma que, neste trabalho, adotamos uma postura restritiva

quanto ao gênero *Loxopholis*, considerando apenas as espécies anteriormente classificadas no antigo grupo *parietale*, ou seja, 11 espécies (*L. rugiceps*, *L. parietalis*, *L. percarinatum*, *L. southi*, *L. guianense*, *L. ioanna*, *L. hexalepis*, *L. osvaldoi*, *L. snethlageae*, *L. caparensis* e *L. ferreirai*). Essas espécies, no entanto, carecem de uma revisão taxonômica aprofundada. As últimas revisões foram realizadas por RUIBAL (1952), UZZEL & BARRY (1971) e por AVILA-PIRES (1995), esta última apenas para as espécies brasileiras. O gênero também carece de uma hipótese filogenética que leve em conta toda sua diversidade. As filogenias disponíveis (PELLEGRINO *et al.* 2011; PYRON *et al.*, 2013; GOICOCHEA *et al.*, 2016) incluíram apenas parte das 11 reconhecidas. Nesse trabalho, ampliamos a amostragem de espécies e propomos uma hipótese filogenética para *Loxopholis* baseada em uma análise *multilocus*, com marcadores mitocondriais e nucleares. Adicionalmente, detalhamos a distribuição e a variação morfológica das espécies com base em análises de espécimes em museus, e propomos um modelo para a evolução do gênero *Loxopholis* no norte da América do Sul, a partir de uma revisão dos trabalhos geológicos, geomorfológicos e paleoclimáticos que tratam sobre a região (Capítulo 2).

Algumas evidências indicam que algumas espécies de *Loxopholis* representam na verdade um complexo de espécies (AVILA-PIRES, 1995; NUNES, 2011, PELLEGRINO *et al.*, 2011; SOUZA *et al.*, 2013). Através da análise da morfologia hemipeniana, NUNES (2011) sugeriu a possibilidade de *L. guianense* abrigar mais de uma linhagem. A partir da análise morfométrica das escamas cefálicas em *L. osvaldoi*, SOUZA (2013) encontrou evidências de que populações de lados opostos do alto Rio Aripuanã pertencem a linhagens evolutivas distintas. Ainda, PELLEGRINO e col., 2011 sugerem, com base em análises moleculares, que populações de *L. guianense* que ocorrem na região de Manaus sejam na verdade mais relacionadas a *L. osvaldoi*. Sendo assim, investigamos o *status* taxonômico de *L. osvaldoi* a partir de uma detalhada análise de delimitação de espécies com evidências morfológicas e moleculares (Capítulo 3).

Outra espécie que provavelmente representa um complexo de espécies é *L. percarinatum*, que se diferencia das demais espécies de *Loxopholis* por ser a única espécie partenogenética reconhecida, onde só fêmeas são conhecidas (UZZEL & BARRY, 1971). Até o momento, foram encontradas duas linhagens evolutivas distintas

em *L. percarinatum*, diagnosticadas a partir de cariótipo (PELLEGRINO *et al.*, 2003; LAGUNA *et al.*, 2010) e dados moleculares (PELLEGRINO *et al.*, 2011). Nessa tese, investigamos a variação morfológica presente em *L. percarinatum*, mas precisamente descrevendo a primeira população bissexual atribuída a este táxon, realizando um teste de hipótese sobre sua classificação e apresentando *insights* sobre as implicações do achado para o aparecimento da partenogênese em *Loxopholis*. O trabalho com *L. percarinatum* foi publicado na revista *South American Journal of Herpetology* e se encontra no apêndice 1 desta tese.

Apresentamos ainda (abaixo) um breve histórico das mudanças taxonômicas as quais os atuais integrantes do gênero foram submetidos. Ainda, tendo em vista que a história evolutiva de *Loxopholis* é antiga e se desenrolou durante o Neogeno (23-2.5 milhões de anos atrás) (ver Capítulo 3), apresentamos também nesta introdução um resumo da história geológica e das mudanças da paisagem do norte da América do Sul durante esse período.

1.2. Breve revisão taxonômica de *Loxopholis*

O gênero *Loxopholis* foi proposto por COPE (1868) para acomodar *Loxopholis rugiceps*, com base em exemplar de New Grenada, região do Rio Magdalena, atual Colômbia. Já o nome *Leposoma* foi proposto por SPIX (1825), a partir da descrição de *Leposoma scincoides* com base em exemplares provenientes do Rio Amazonas. A ausência desta espécie na região do Rio Amazonas levou a conclusão que esse material estava com a localidade errada (AVILA-PIRES, 1995), sendo provavelmente proveniente do sudeste do Brasil. A distinção entre *Loxopholis* e *Leposoma* era baseada nos escudos ventrais, quilhados em *Leposoma* e lisos em *Loxopholis*.

COPE (1886) propôs o gênero *Mionyx* para acomodar a espécie *Mionyx parietale*, descrita a partir de exemplares de uma coleção feita em Pebas, alto rio Amazonas, Perú. A descrição levou em conta o arranjo de Teiidae proposto pelo autor (COPE, 1886), que utilizou principalmente as garras dos dedos e escamas cefálicas como características classificatórias, separando os gêneros em três categorias: dedos sem garras (*Iphisa*), dedos com garras, porém retas e cônicas (*Mionyx*) e dedos com garras curvas (*Neusticurus*, *Placosoma*, *Leposoma*, *Proctoporus* e *Emphrassiotis*). Nesse arranjo, Cope fornece uma definição ampla para *Leposoma*, incluindo espécies

de 10 gêneros na sinonímia de *Leposoma* (*Loxopholis*, *Cercosaura*, *Pantodactylus*, *Ecleopus*, *Aspidolaemnus*, *Euspondylus*, *Argalia*, *Chalcidolepis*, *Xestosaurus* e *Pristidactylus*), resultando em 28 espécies. Este arranjo de Teiidae difere bastante do proposto um ano antes por BOULENGER (1885), onde *Leposoma* possui apenas duas espécies, *L. scincoides* e *L. dispar*. Entretanto, a composição de Teiidae *sensu* BOULENGER (1885) prevaleceu na literatura.

Após a descrição de *Hylosaurus percarinatus* (MÜLLER, 1923) e *Leposoma southi* (RUTHVEN & GAIGE, 1924), o próximo trabalho a revisar a taxonomia de *Leposoma* foi RUIBAL (1952), com importantes contribuições. Primeiramente descreveu *Leposoma annectans* e propôs pela primeira vez a divisão de *Leposoma* em dois grupos de espécies: grupo *scincoides* (*L. annectans* e *L. scincoides*) e grupo *parietale* (todas as outras espécies descritas na época). Neste trabalho RUIBAL (1952) também descreve *Leposoma guianense* e inclui os gêneros *Loxopholis* e *Mionyx* na sinonímia de *Leposoma*, além de sinonimizar *Leposoma dispar* (PETERS, 1880) com *L. rugiceps*.

A revisão de *Leposoma* realizada por UZZEL & BARRY (1971) é baseada em uma análise quantitativa sobre a forma dos escudos cefálicos. Essa análise permitiu levantar caracteres diagnósticos entre *L. guianense*, *L. parietale* e *L. percarinatum*, além do reconhecimento de um táxon novo, *Leposoma ioanna* proveniente da porção leste dos Andes Colombianos. Além disso, UZZEL & BARRY (1971) propuseram a provável ocorrência de partenogênese em *L. percarinatum* devido à grande disparidade encontrada na razão sexual desta espécie, onde apenas fêmeas são conhecidas. Posteriormente, AYALA & HARRIS (1982) descrevem *Leposoma hexalepis*, com base em exemplares da Venezuela e AVILA-PIRES (1995), revisando *Leposoma* na Amazônia Brasileira, descreve duas espécies que ocorrem ao sul do Rio Amazonas, *Leposoma osvaldoi* e *Leposoma sneathlageae*. Ao analisar exemplares da porção leste da Venezuela, ESQUEDA (2005) descreve *Leposoma caparensis* e RODRIGUES & AVILA-PIRES (2005) descrevem *Leposoma ferreirai*, espécie endêmica do Arquipélago das Anavilhanas, Amazonas. Por fim, com base em uma análise molecular, Goicochea e col. 2016 retiraram *Loxopholis* da sinonímia com *Leposoma*, restringindo as espécies do grupo *parietale* *sensu* RUIBAL (1952) a esse gênero, e adicionando a *Loxopholis* também duas espécies classificadas em *Arthrosaura*, *L. guianensis* e *L. hoogmoedi*.

1.3. Resumo da história das paisagens da região norte da América do Sul no Neogeno

1.3.1. Cenário geológico

A região Amazônica pode ser dividida em duas grandes feições geológicas: os escudos pré-cambrianos, situados a leste de Manaus, e a bacia sedimentar Amazônica, na porção oeste. Tanto o Escudo das Guianas (norte do rio Amazonas) quanto o Escudo do Brasil Central (sul do rio Amazonas) permaneceram relativamente estáveis geologicamente durante o Neogeno (ALEIXO & ROSSETI, 2007; IRION & KALLIOLA, 2010), em grande parte devido à sua natureza cristalina. Já à porção do cráton amazônico a oeste de Manaus foi cenário de intensa e dinâmica atividade geológica durante o mesmo período (HOORN *et al.*, 1995; VONHOF *et al.*, 1998; ALEIXO & ROSSETI, 2007; HOORN *et al.* 2010a).

A grande dinâmica paleogeográfica deste período se deve, principalmente, ao soerguimento dos Andes, que teve início no Cretáceo e, aparentemente, avançou do sul para o norte e de oeste para leste, de maneira não contínua, com episódios de rápida orogenia (GARZIONE *et al.*, 2008). Nas porções central e norte dos Andes, responsáveis pelas principais modificações no norte da América do Sul, a maior parte do soerguimento ocorreu durante o Mioceno (ca. 30-10 Ma), com trechos da Cordilheira Leste no norte do Andes sendo soerguidas tão recentemente quanto 2-5 Ma (MORA *et al.*, 2010).

No entanto, por volta do fim do período Paleogeno e início do Neogeno (23 Ma), o soerguimento dos Andes Central e Norte era incipiente, de forma que a influência dos rios intracratônicos (i.e. provenientes dos Escudos das Guianas e do Brasil Central) na Amazônia era ainda grande (WESSELINGH *et al.*, 2010). Os rios que drenavam dos Andes incipientes e os que drenavam os dois escudos cristalinos se juntavam no sopé dos Andes, correndo no sentido sul-norte e desaguando no Caribe (HOORN *et al.*, 2010b; WESSELINGH *et al.*, 2010). Esse sistema de drenagem sub-andino existiu em decorrência da formação de uma bacia de frente de cadeia (foreland basin), (RODDAZ *et al.*, 2010). Esse sistema era delimitado a leste pelo Arco do Purus (Figura 1), situado na Amazônia Central, a oeste de Manaus, hoje soterrado (BRITO-NEVES, 2002; FIGUEIREDO *et al.*, 2009). O mesmo Arco do Purus delimitava a oeste a bacia do

Proto-Amazonas, que corria em direção ao Atlântico e drenava as porções leste dos escudos cristalinos (ver pranchas em HOORN & WESSELINGH, 2010 e HOORN *et al.*, 2010a).

Os contínuos episódios de orogênese andina ao longo do Mioceno causaram diversas alterações ambientais nas terras baixas amazônicas a leste, de origem estrutural (e.g. arcos), estratigráfica (e.g. sedimentação) e climática. Durante o Mioceno Inferior, o crescimento de altitude dos Andes gerou um aumento de intensidade das chuvas orográficas na vertente leste (FIGUEIREDO *et al.*, 2009; MORA *et al.*, 2010; HOORN *et al.* 2010a; 2010c; SACEK, 2014). Essa alta taxa de precipitação, associada ao aumento da carga gerada pela orogenia dos Andes (acentuando a bacia de frente de cadeia), afogou o sistema fluvial sub-andino e deu origem ao Lago Pebas, um mega-complexo de lagos e pântanos que, no ápice de sua extensão (Mioceno Médio, c.a. 16-11 Ma), chegou a ter 1.5 milhões de Km² ocupando quase todas as terras baixas do oeste amazônico (HOORN *et al.* 2010c). Esse ambiente fluvio-lacustre e lacustre, sujeito a repetidos e rápidos episódios de introgressões marinhas (HOVIKOSKI *et al.*, 2010), foi o palco para a diversificação de uma excepcional fauna endêmica de invertebrados (moluscos e ostracodes) e crocodilianos (WESSELINGH *et al.*, 2006; WESSELINGH & RAMOS, 2010, RIFF *et al.*, 2010), hoje em grande parte extinta.

Durante o Mioceno Superior (c.a. 11-5 Ma), um novo episódio de soerguimento da cordilheira Leste (Norte dos Andes) e dos Andes Venezuelanos (cordilheira de Mérida) influenciou drasticamente a hidrografia do norte da América do Sul, fechando a conexão do sistema Pebas com o Caribe, formando a proto-bacia do Orinoco e compartimentalizando a bacia do Rio Magdalena (HOORN *et al.*, 2010a). Os Andes Centrais também sofreram episódios de soerguimento durante esta época, aumentando ainda mais o aporte de sedimentos no sopé dos Andes. Este grande aporte de sedimentos foi responsável por mudar a orientação do relevo no sentido oeste-leste (MORA *et al.*, 2010; RODDAZ *et al.*, 2010; HOORN *et al.*, 2010b), o que gerou, por volta de 11 Ma, o estabelecimento do tronco hidrúico que hoje é o rio Amazonas-Solimões, no entanto ainda apresentando características fluvio-lacustres (HOORN *et al.*, 1995; FIGUEIREDO *et al.*, 2009; HOORN *et al.*, 2010a). Eventualmente, com novos episódios intensos de soerguimento andino por volta de 7,0 Ma, ocorre o desenvolvimento de

características fluviais do rio Amazonas (HOORN *et al.*, 2010a). O Arco Vaupés, que delimita o norte da bacia do rio Amazonas e a separa da bacia do Orinoco até os dias atuais, surgiu durante a transição do período Mioceno para o Plioceno (ca. 5,0 Ma) (MORA *et al.*, 2010). Já o limite sul da bacia amazônica também foi definido durante o Plioceno, com a formação do Arco Fitzcarrald, decorrente da subducção da cadeia de montanhas oceânica de Nazca (ESPURT *et al.*, 2010).

1.3.2. Desenvolvimento da Floresta Amazônica

De maneira geral, reconhece-se que a Floresta Amazônica é muito antiga, já que, por volta do Paleoceno (66-56 Ma) podemos reconhecer a mesma composição filogenética básica das florestas recentes (VAN DER HAMMEN & HOOGHIERSTRA, 2000; JARAMILLO *et al.*, 2006; JARAMILLO *et al.*, 2010). O aumento de temperatura durante o período Eoceno (56-34 Ma - Figura 2) elevou a diversidade florística até níveis mais altos que os atuais no “Eocene Thermal Maximum”, seguida de uma queda abrupta durante o Oligoceno (34-23 Ma), que novamente acompanhou o resfriamento global (ZACHOS *et al.*, 2001; JARAMILLO ., 2006). Análises de microfósseis botânicos (HOORN, 1994; PONS & DE FRANCHESCHI, 2007; JARAMILLO *et al.*, 2010) indicam que a composição florística presente na Amazônia durante o Ótimo Climático Miocênico era muito semelhante à encontrada atualmente, mesmo em nível genérico, e que, provavelmente, a área ocupada por florestas diminuiu com o resfriamento global ocorrido durante o Mioceno Médio-Plioceno, posteriormente se recuperando no Plioceno Superior-Pleistoceno (JARAMILLO *et al.*, 2010).

As flutuações climáticas pleistocênicas, famosas por serem o embasamento causal da teoria dos refúgios (HAFFER, 1969; VANZOLINI & WILLIAMS, 1970), provavelmente influenciaram a bacia Amazônica de forma desigual (BEHLING *et al.*, 2010; BUSH *et al.*, 2011). Evidências palinológicas mostram uma predominância do ambiente florestal no oeste amazônico mesmo durante os períodos glaciais, sendo detectadas mudanças na composição de espécies (e.g. espécies de *Podocarpus* que hoje estão restritas aos Andes) e na estrutura da vegetação, com indícios de substituição de uma floresta úmida por uma floresta semidecidual (COLINVAUX *et al.*, 1996; COLINVAUX & DE OLIVEIRA, 2001; BUSH *et al.*, 2004; BEHLING *et al.*, 2010; D'APOLITO *et al.*, 2013). Já o leste amazônico, apresenta fortes evidências de

alternância entre o ambiente florestal e savânico, concordante com os período de glaciação (ABSY *et al.*, 1991 *apud* BEHLING *et al.*, 2010; BEHLING, 2002). Dessa forma, as evidências apontam para uma menor precipitação no leste amazônico durante o Pleistoceno (concordando com o padrão climático atual), causando expansão de ambientes savânicos nesta região, e uma maior permanência do ambiente florestal úmido (ainda que com mudanças na composição de espécies) no oeste, mesmo durante os períodos glaciais (BEHLING *et al.*, 2010; MOSBLECH *et al.*, 2012; COHEN *et al.*, 2014).

4. Considerações finais

O gênero *Loxopholis* possui uma antiga história no norte da América do Sul, iniciando sua diversificação durante o Oligoceno, conforme indicado por profundas divergências moleculares. No entanto, a variação morfológica encontrada não reflete essa longa história. No geral, as espécies diferem principalmente pelo tamanho corporal e alguns caracteres merísticos e categóricos, e a taxonomia atual, realizada primariamente com base na morfologia, foi corroborada pela hipótese filogenética apresentada aqui, apesar de subestimar a diversidade do grupo graças a morfologia conservada. As espécies podem ser classificadas em três categorias de acordo com os padrões de distribuição: espécies da bacia amazônica, norte da Venezuela cis-andina, e trans-andinas. As espécies da bacia amazônica estão distribuídas em um eixo leste-oeste. Esse padrão provavelmente reflete o papel vicariante dos arcos estruturais (terras altas) que estiveram presentes na bacia amazônica ao longo do Neogeno, principalmente os arcos de Iquitos, Purus e Monte Alegre, que atuaram na diversificação das espécies *L. parietalis*, *L. snethlageae*, *L. guianense* e *L. osvaldoi*. Além disso, o Lago Pebas Miocênico, assim como incursões marinhas, também possuíram um papel importante na diversificação de *Loxopholis*, principalmente na divergência do clado formado por *L. percarinatum*, *L. ferreirai* e *L. hexalepis*, espécies que evoluíram para a vida em ambientes aquáticos. Rios e refúgios florestais pleistocênicos tiveram um papel apenas na estruturação genética intraespecífica (de acordo com a taxonomia atual), se tiveram algum papel de fato. Por fim, a expansão de *L. rugiceps* através do Istmo do Panamá é congruente com estimativas recentes (c.a. 3-4 Ma).

Diversas espécies apresentaram evidências de uma grande diversidade intraespecífica, como *L. guianense*, *L. parietalis*, *L. snethlageae*, *L. rugiceps* e *L. osvaldoi*. Esta última foi estudada em detalhes a partir de uma análise filogeográfica abrangendo quase toda a distribuição da espécie, mostrando uma profunda divergência genética iniciada no Mioceno, e as linhagens mostrando um intrincado padrão de distribuição na Amazônia Central. Em relação a taxonomia, nossos dados moleculares sugerem que 8 a 14 espécies estejam envolvidas no complexo de espécies *L. osvaldoi*, no entanto, não conseguimos realizar a diagnose morfológica destas potenciais

espécies. No geral, a morfologia de *Loxopholis* se mostrou bastante conservada, de forma que os resultados apresentados na descrição das populações bissexuais de *L. percarinatum* (artigo Apêndice 1) devem ser observados com cautela em relação a taxonomia, ainda mais com o potencial efeito complicador do surgimento da partenogênese.

Desse modo, espero ter contribuído para revelar que a história evolutiva do gênero *Loxopholis* no norte da América do Sul representa uma antiga história, muito mais antiga do que a hipotetizada por nós durante o início deste estudo. Confirmamos aqui a previsão inicial de que esse lagarto possui um incrível potencial para rastrear as mudanças da paisagem Amazônica ao longo do tempo evolutivo. Mais interessante ainda, a história evolutiva de *Loxopholis* abre uma janela para o pouco conhecido período Neogeno na América do Sul, oportunidade rara uma vez que a maioria dos grupos amazônicos estudados divergiram entre os períodos Mioceno a Pleistoceno (TURCHETTO-ZOLET *et al.*, 2012). Por exemplo, uma amostragem mais ampla das espécies *L. rugiceps* e *L. southi* (assim como as espécies não amostradas aqui, *L. caparensis* e *L. ioanna*) pode confirmar a expectativa de um agrupamento trans-andino monofilético e fornecer uma datação importante para o soerguimento dos Andes Central e Norte. Mesmo em tempos recentes (i.e. Mioceno a Pleistoceno), um estudo mais detalhado da divergência intraespecífica das espécies amazônicas pode revelar detalhes antes não apreciados da história das paisagens amazônicas, como sugere o complexo padrão de distribuição das potencias espécies do complexo *L. osvaldoi*. No entanto, essas questões permanecem em aberto para futuros estudos.

5. Referências bibliográficas geral

Absy, M.L.; Cleef, A.L.; Fournier, M.; Martin, L.; Servant, M. & Sifeddine, A. 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60.000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. CR Acad Sci Paris 312: 673-678.

Aleixo, A. & Rossetti, D. F. 2007. Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography? Journal of Ornithology, 148: 443-453.

Aleixo, A.; Portes, C.E.B.; Whittaker, A.; Weckstein, J.D.; Gonzaga, L.P.; Zimmer, K.J.; Ribas, C.C. & Bates, J. 2013. Molecular systematics and taxonomic revision of the Curve-billed Scythebill complex (*Campylorhamphus procurvoides*: Dendrocolaptidae), with description of a new species from western Amazonian Brazil. In Hoyo, J., Elliot, A., Sargatal, J. & Christie, D.A. (Eds.), Handbook of the Birds of the World. Special Volume: New Species and Global Index (pp. 253-257). Lynx Edicions, Barcelona, Spain.

Almeida-Filho, R. & Miranda, F.P. 2007. Mega capture of the Rio Negro and formation of the Anavilhanas Archipelago, Central Amazônia, Brazil: Evidences in an SRTM digital elevation model. *Remote Sensing of Environment* 110: 387-392.

Álvarez-Presas, M.; Sánchez-Gracia, A.; Carbayo, F.; Rozas, J. & Riutort, M. 2014. Insights into the origin and distribution of biodiversity in the Brazilian Atlantic forest hot spot: a statistical phylogeographic study using a low-dispersal organism. *Heredity* 112:656-665.

Antonelli, A.; Quijada-Mascareñas, A.; Crawford, A.J.; Bates, J.M.; Velazco, P.M. & Wüster, W. 2010. Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (pp. 386–404). Chichester: Wiley–Blackwell.

Avila-Pires, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen* 299: 1-706.

Avila-Pires, T.C.S., M.S. Hoogmoed & W.A. Rocha. 2010. Notes on vertebrates of northern Pará, Brazil: a forgotten part of the Guianan Region, I. Herpetofauna. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* 5(1):13-112.

Avila-Pires, T.C.S.; Mulcahy, D.G.; Werneck, F.P. & Sites Jr., J.W. 2012. Phylogeography of the teiid lizard *Kentropyx calcarata* and the sphaerodactylid *Gonatodes humeralis* (Reptilia: Squamata): Testing a geological scenario for the lower Amazon-Tocantins basins, Amazonia, Brazil. *Herpetologica* 68 (2): 272-287.

Avila-Pires, T.C.S.; Vitt, L.J.; Sartorius, S.S. & Zani, P.A. 2009. Squamata (Reptilia) from four sites in southern Amazonia, with a biogeographic analysis of Amazonian lizards. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 4(2): 99-118.

Avice, J.C. & Ball, R.M. 1990. Principles of genealogical concordance in species

concepts and biological taxonomy. *Oxford Survey of Evolutionary Biology* 7:45–67.

Avise, J.C.; Arnold, J.; Ball, R.M.; Bermingham, E.; Lamb, T.; Neigel, J.E.; Reeb, C.A.; Saunders, N.C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 18: 489-522.

Ayala, S. C. & D. M. Harris. 1982. Una nueva especie de microteido (Sauria: Teiidae) del oriente de Colombia. *Caldasia* 13 (63): 467-472.

Ayres, J.M.C., & T.H. Clutton-Brock. 1992. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *American Naturalist* 140:531–537.

Azevedo, J.A.R.; Valdujo, P.H. & Nogueira, C.C. 2016. Biogeography of anurans and squamates in the Cerrado hotspot: coincident endemism patterns in the richest and most impacted savanna on the globe. *Journal of Biogeography*, doi: 10.1111/jbi.12803

Bayona, G., Cortes, M., Jaramillo, C., Ojeda, G., Aristizabal, J.J., Reyes-Harker, A. 2008. An integrated analysis of an orogensedimentary basin pair: Latest Cretaceous-Cenozoic evolution of the linked Eastern Cordillera orogen and the Llanos foreland basin of Colombia. *Geological Society of America Bulletin* 120: 1171–1197.

Beerli, P. & Felsenstein, J. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in *n* subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of National Academic of Sciences*, 10(98): 4563-4568.

Behling, H. 2002. Late Quarternary vegetation and climate dynamics in southeastern Amazonia inferred from Lagoa da Confusão in Tocantins State, northern Brazil. *Amazoniana* 17: 27-39.

Behling, H.; Bush, M. & Hooghiemstra, H. 2010. Biotic development of Quarternary Amazonia: a palynological perspective. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (pp. 335–348). Chichester: Wiley–Blackwell.

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 in Ecology & Evolution* 22 (3): 148–155.

Bond, J.E. & Stockman, A.K. 2008. An integrative method for delimiting cohesion species: finding the population-species interface in a group of Californian Trapdoor

Spiders with extreme genetic divergence and geographic structuring. *Systematic Biology* 57(4): 628-646.

Boulenger, G.A. 1885. *Catalogue of the Lizards in the British Museum*. Vol. 2. order of the Trustees.

Brito Neves, B.B. 2002. Main stages of the development of the sedimentary basins of South America and their relationship with the tectonics of supercontinents. *Gondwana Research*, 5:175–196.

Brizuela, S. & Albino, A.M. 2015. First Tupinambinae teiid (Squamata, Teiidae) from the Palaeogene of South America. *Historical Biology*, doi: 10.1080/08912963.2014.993629

Brown, D.S.; Brown, J.C. & Brown, C. 2016. Land occupations and deforestation in the Brazilian Amazon. *Land Use Policy*, 54: 331-338.

Brunes, T.O.; Alexandrino, J.; Baeta, D.; Zina, J.; Haddad, C.F.B. & Sequeira, F. 2014. Species limits, phylogeographic and hybridization patterns in Neotropical leaf frogs (Phyllomedusinae). *Zoologica Scripta* 43(6), 586–604.

Bush, M.B., Gosling, W.D. & Colinvaux, P.A. 2011. Climate and vegetation change in the lowlands of the Amazon Basin. In M.B. Bush, J.R. Flenley & W.D. Gosling (Eds.), *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*. Berlin: Springer-Verlag.

Bush, M.B.; De Oliveira, P.E.; Colinvaux, P.A.; Miller, M.C. & Moreno, E. 2004. Amazonian paleoecological histories: one hill, three watersheds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 214: 359-393.

Campbell Jr, K. E.; Frailey, C. D. & Romero-Pittman, L. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 239: 166–219.

Caputo, M.V. & Soares, E.A..A. 2016. Eustatic and tectonic change effects in the reversion of the transcontinental Amazon River drainage system. *Brazilian Journal of Geology* 46(2): 301-328.

Carnaval, A.C.; Hickerson, M.J.; Haddad, C.F.B.; Rodrigues, M.T. & Moritz, C. 2009. Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science* 323 (5915): 785–89.

Carnaval, A.C.; Waltari, E.; Rodrigues, M.T.; Rosauer, D.; VanDerWal, J.; Damasceno, R.; Prates, I.; Strangas, M.; Spanos, Z.; Rivera, D.; Pie, M.; Firkowski, C.R.; Bornschein, M.R.; Ribeiro, L.F. & Moritz, C. 2014. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*: 281: 20141461.

Carstens, B.C.; Pelletier, T.A.; Reid, N.M. & Satler, J.D. 2013. How to fail at species delimitation. *Molecular Ecology*, 22:4369-4383.

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

Cohen, M.C.L.; Rossetti, D.F.; Pessenda, L.C.R.; Friaes, Y.S. & Oliveira, P.E. 2014. Late Pleistocene glacial forest of Humaitá-Western Amazonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 415:37-47.

Cohn-Haft, M.; Santos-Junior, M.A.; Fernandes, A.M. & Ribas, C.C. 2013. A new species of Cyanocorax jay from savannas of the central Amazon. In Hoyo, J., Elliot, A., Sargatal, J. & Christie, D.A. (Eds.), *Handbook of the Birds of the World. Special Volume: New Species and Global Index* (pp. 306-310). Lynx Edicions, Barcelona, Spain.

Cohn-Haft, M.; Whittaker, A. & Stouffer, P.C. 1997. A new look at the "species-poor" Central Amazon: the avifauna north of Manaus, Brazil. *Ornithological Monographs* 48:205-235.

Colinvaux, P.A. & De Oliveira, P.E. 2001. Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 166 (1-2): 51-63.

Colinvaux, P.A.; De Oliveira, P.E.; Moreno, J.E.; Miller, M.C. & Bush, M.B. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274: 85-88.

Colli, G.R.; Hoogmoed, M.S.; Cannatella, D.C.; Cassimiro, J.; Gomes, J.O.; Ghellere, J.M.; Sales-Nunes, P.M.; Pellegrino, K.C.M.; Salerno, P.; Souza, S.M. & Rodrigues, M.T. 2015. Description and phylogenetic relationships of a new genus and two new species of lizards from Brazilian Amazonia, with nomenclatural comments on the taxonomy of Gymnophthalmidae (Reptilia:Squamata). *Zootaxa* 4000(4): 401-427.

Constantine, J.A. & Dunne, T. 2008. Meander cutoff and the controls on the production of oxbow lakes. *Geology* 36(1): 23-26.

Cope, E.D. 1868. Sixth contribution to the Herpetology of Tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20: 305-313.

Cope, E.D. 1886. Catalogue of the species of Batrachians and Reptiles contained in a collection made at Pebas, Upper Amazon, by John Hauxwell. *Proceedings of the American Philosophical Society* 23 (121): 94-103.

Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36:49-84.

D'Apolito, C.; Absy, M.L. & Latrubesse, E.M. 2013. The Hill of Six Lakes revisited: new data and re-evaluation of a key Pleistocene Amazon site. *Quaternary Science Reviews* 76: 140-155.

Dalponete, J.C.; Silva, F.E. & Silva-Junior, J.S. 2014. New species of titi monkey, genus *Callicebus* Thomas, 1903 (Primates, Pitheciidae), from Southern Amazonia, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 54(32): 457-472.

de Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56 (6): 879-886.

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

Drummond, A.J.; Suchard, M.A.; Xie, D. & Rambaut, A. 2012. Bayesian Phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29(8): 1969-1973.

Duellman, W.E. 2005. *Cusco Amazónico: The lives of amphibians and reptiles in an Amazonian rainforest*. Comstock Pub. Associates, 433 pp.

Esput, N.; Baby, P.; Brusset, S.; Roddaz, M.; Hermoza, W. & Barbarand, J. 2010. The Nazca Ridge and uplift of the Fitzcarrald Arch: implications for regional geology in northern South America. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (pp. 89–102). Chichester: Wiley–Blackwell.

Esqueda, L.F. 2005. Un Nuevo Lepsoma (Squamata, Gymnophthalmidae) de la Reserva Forestal de Caparo, Estado Barinas, Venezuela. *Herpetotropicos* 2(1): 33-42.

Evanno, G.; Regnaut, S. & Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14 (8): 2611-2620.

Fernandes, A.M. 2013. Fine-scale endemism of Amazonian birds in a threatened landscape. *Biodiversity and Conservation* 22: 2683-2694.

Figueiredo, J.J.P.; Hoorn, C.; van der Vem, P.H. & Soares, E.F. 2009. Late Miocene onset of the Amazon River and the Amazon deep-sea fan: Evidence from the Foz do Amazonas Basin: *Geology* 37: 619–622.

Fouquet, A.; Cassini, C.S.; Haddad, C.F.B.; Pech, N. & Rodrigues, M.T. 2014. Species delimitation, patterns of diversification and historical biogeography of the Neotropical frog genus *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Biogeography* 41: 855-870.

Fouquet, A.; Courtois, E.A.; Baudain, D.; Dias Lima, J.; Souza, S.M.; Noonan, B.P. & Rodrigues, M.T. 2015. The trans-riverine genetic structure of 28 Amazonian frog species is dependent on life history. *Journal of Tropical Ecology* 31(4): 361-373.

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.

Fouquet, A.; Martinez, Q.; Zeidler, L.; Courtois, E.A.; Gaucher, P.; Blanc, M.; Lima, J.D.; Souza, S.M.; Rodrigues, M.T.; & Kok, P.J.R. 2016. Cryptic diversity in the *Hypsiboas semilineatus* species group (Amphibia, Anura) with the description of a new species from the eastern Guiana Shield. *Zootaxa*, 4084(1): 079-104.

Fusinatto, L.A.; Alexandrino, J.; Haddad, C.F.B.; Brunes, T.O.; Rocha, C.F.D. & Sequeira, F. 2013. Cryptic genetic diversity is paramount in small-bodied amphibians of the genus *Euparkerella* (Anura: Craugastoridae) endemic to the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS ONE* 8(11): : e79504. doi:10.1371/journal.pone.0079504.

Gabirot, M.; López, P. & Martin, J. 2012. Differences in chemical sexual signals may promote reproductive isolation and cryptic speciation between Iberian Wall lizard populations. *International Journal of Evolutionary Biology* doi:10.1155/2012/698520

Gamble, T.; Simons, A.M.; Colli, G.R. & Vitt, L.J. 2008. Tertiary climate change and the diversification of the Amazonian gecko genus *Gonatodes* (Sphaerodactylidae, Squamata). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 269-277.

Garzione, C.N.; Hoke, G.D.; Libarkin, J.C.; Withers, S.; MacFadden, B.; Eiler, J.; Ghosh, P. & Mulch, A. 2008. Rise of the Andes. *Science* 320: 1304-1307.

Gascon, C.; Malcolm, J.R.; Patton, J.L.; da Silva, M.N.F.; Bogart, J.P.; Lougheed, S.C.; Peres, C.A.; Neckel, S. & Boag, P.T. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of National Academic of Sciences*, 97(25): 13672-13677.

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.

Goicoechea, N.; Frost, D.R.; de la Riva, I.; Pellegrino, K.C.M.; Sites-Jr, J.; Rodrigues, M.T.; & Padial, J.M. 2016. Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics* doi: 10.1111/cla.12150.

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

Gould, S.J. & Johnston, R.F. 1972. Geographic variation. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 3: 457-498.

Guerrero, A. C. 2012. Evolução da fossorialidade nos lagartos da tribo Gymnophthalmini (Gymnophthalmidae, Squamata). Tese (Doutorado em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012. doi:10.11606/T.41.2012.tde-28082013-095209.

Gutiérrez, E.E.; Boria, R.A. & Anderson, R.P. 2014. Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition, and distributions of South American mouse opossums. *Ecography* 37: 741-753

Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-136.

Heled, J. & Drummond, A.J. 2010. Bayesian inference of species trees from

multilocus data. *Molecular Biology and Evolution*, 27(3): 570-580.

Hickerson, M.J.; Carstens, B.C.; Cavender-Bares, J.; Crandall, K.A.; Graham, C.H.; Johnson, J.B.; Rissler, L.; Victoriano, P.F. & Yoder, A.D. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after *Avise*, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54:291-301.

Hoelzer, G.A.; Drewes, R.; Meier, J. & Dorsat, R. 2008. Isolation-by-distance and outbreeding depression are sufficient to drive parapatric speciation in the absence of environmental influences. *PLOS Computational Biology* 4(7): e1000126.

Hoorn, C. & Wesselingh, F. 2010. *Amazonia, Landscape and species evolution: a look into the past*. Chichester: Wiley–Blackwell. 464 p.

Hoorn, C. 1994. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 1-54.

Hoorn, C.; Guerrero, J.; Sarmiento, G.A. & Lorente, M.A. 1995. Andean tectonics as a cause for drainage patterns in Miocene Northern South America. *Geology* 23, 237–240.

Hoorn, C.; Roddaz, M.; Dino, R.; Soares, E.; Uba, C. & Ochoa-Lozano, D. 2010b. The Amazonian Craton and its influence on past fluvial systems (Mesozoic–Cenozoic, Amazonia). In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (pp. 101–122). Chichester: Wiley–Blackwell.

Hoorn, C.; Wesselingh, F.P.; Hovikoski, J. & Guerrero, J. 2010c. The development of the Amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (pp. 123–142). Chichester: Wiley–Blackwell.

Hoorn, C.; Wesselingh, F.P.; Ter Steege, H.; Bermudez, M.A.; Mora, A.; Sevink, J.; Sanmartín, I.; Sanchez-Meseguer, A.; Anderson, C.L.; Figueiredo, J.P.; Jaramillo, C.; Riff, D.; Negri, F.R.; Hooghiemstra, H.; Lundberg, J.; Stadler, T.; Särkinen, T. & Antonelli, A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330:927-931.

Hovikoski, J.; Wesselingh, F.; Räsänen, M.; Gingras, M. & Vonhof, H. 2010. Marine influence in Amazonia: evidence from the geological record. In C. Hoorn & F. P.

Wesselingh (Eds.), Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past (pp. 143–161). Chichester: Wiley–Blackwell.

Irion, G., & Kalliola, R. 2010. Long-term landscape development processes in Amazonia. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past (pp. 185–197). Chichester: Wiley–Blackwell.

Irwin, D.E. 2002. Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow. *Evolution* 56 (12): 2383-2394.

Jaramillo, C.; Rueda, M.J. & Mora, G. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* 311: 1893-1896.

Jaramillo, C.; Hoorn, C.; Silva, S.A.F.; Leite, F.; Herrera, F.; Dino, R. & Antonioli, L. 2010. The origin of the modern Amazon rainforest: implications of the palynological and paleobotanical record. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past (pp. 317–334). Chichester: Wiley–Blackwell.

Joly, S. & Bruneau, A. 2006. Incorporating allelic variation for reconstructing the evolutionary history of organisms from multiple genes: an example from *Rosa* in North America. *Systematic Biology* 55(4): 623-636.

Kaefer, I.L.; Tsuji-Nishikido, B.M.; Mota, E.P.; Farias, I.P.; Lima, A.P. 2013. The early stages of speciation in Amazonian forest frogs: phenotypic conservatism despite strong genetic structure. *Evolutionary Biology*, 40:228-245.

Knowles, L.L. & Maddison, W.P. 2002. Statistical Phylogeography. *Molecular Ecology* 11: 2623-2635.

Knowles, L.L. 2009. Statistical Phylogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 593-612.

Kok, P.J.R. 2008. A new highland species of *Arthrosaura* Boulenger, 1885 (Squamata: Gymnophthalmidae) from Maringma tepui on the border of Guyana and Brazil. *Zootaxa* 1909: 1-15.

Kuo, C.H. & Avise, J.C. 2005. Phylogeographic breaks in low-dispersal species: the emergence of concordance across gene trees. *Genetica* 124: 179-186

Laguna, M.M.; M.T. Rodrigues; R.M.L. Santos; Y. Yonenaga-Yassuda; T.C.S. Avila-Pires; M.S. Hoogmoed & K.C.M. Pellegrino. 2010. Karyotypes of a cryptic diploid form of the unisexual *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) and the

bisexual *Leposoma ferreirai* from the Lower Rio Negro, Amazonian Brazil. *Journal of Herpetology* 44 (1): 153-157.

Lanfear, R.; Calcott, B.; Ho, S.Y.W. & Guindon, S. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1695–1701. doi:10.1093/molbev/mss020. PubMed: 22319168.

Latrubesse, E.M. & Franzinelli, E. 2005. The late Quaternary evolution of the Negro River, Amazon, Brazil: Implications for island and floodplain formation in large anabranching tropical systems. *Geomorphology* 70: 372-397.

Leaché, A.D.; & Fujita, M.K. 2010. Bayesian species delimitation in West African forest geckos (*Hemidactylus fasciatus*). *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 277:3071-3077.

Leite, R.N. & Rogers, D.S. 2013. Revisiting Amazonian phylogeography: insights into diversification hypotheses and novel perspectives. *Organisms Diversity & Evolution*, 13: 639-664.

Librado, P. & Rozas, J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25:1451-1452.

Lougheed, S. C.; Gascon, C.; Jones, D. A.; Bogart, J. P. & Boag, P. T. 1999. Ridges and rivers: a test of competing hypotheses of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epipedobates femoralis*). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 266: 1829–1835.

Lundberg, J.G.; Marshall, L.G.; Guerrero, J.; Horton, B.; Malabarba, M.C.S.L. & Wesselingh, F. 1998. The stage for neotropical fish diversification: a history of South American rivers. In M.C.S.L. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena, C.A.S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (pp. 13-48). Porto Alegre, Brazil: Edipucrs

MacCulloch, R.D. & Lathrop, A. 2001. A new species of *Arthrosaura* (Sauria: Teiidae) from the highlands of Guyana. *Caribbean Journal of Science* 37(3-4): 174-181.

Mace, G. M. & Harvey, P.H. 1983. Energetic constraints on home-range size. *American Naturalist* 121:120-132.

Maddison, W.P. & Knowles, L.L. 2006. Inferring phylogeny despite incomplete

lineage sorting. *Systematic Biology* 55(1): 21-30.

Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27 (2): 209–220.

Martins, M. 1991. The lizards of Balbina, Central Amazonia, Brazil: a qualitative analysis of resource utilization. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 26:179-190.

Mau, M.; Lovell, J.T.; Corral, J.M.; Kiefer, C.; Koch, M.A.; Aliyu, O.M.; & Sharbel, T.F. 2015. Hybrid apomicts trapped in the ecological niches of their sexual ancestors. *Proceedings of National Academy of Sciences* 112(18): doi: 10.1073/pnas.1423447112

Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. Pages 381–424 in “Species: The units of biodiversity” (M. F. Claridge, H. A. Dawah, and M. R. Wilson, eds.). Chapman and Hall, London.

Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*, Harvard University Press

Mendes-Pinto, T. J. & Souza, S.M. 2011. Preliminary assessment of amphibians and reptiles from Floresta Nacional do Trairão, with a new snake record for the Pará state, Brazilian Amazon. *Salamandra* 47(4): 199-206.

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.

Mittermeier, R.A.; Myers, N.; Mittermeier, C.G. & Robles-Gil, P. 1999. Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX.

Molina, C.; Celsa-Señaris, J. & Ayarzagüena, J. 2002. Contribution to the knowledge of the taxonomy, distribution, and natural history of *Leposoma hexalepis* (Reptilia: Gymnophthalmidae) in Venezuela. *Herpetologica* 58(4): 485-491.

Mora, A.; Baby, P.; Roddaz, M.; Parra, M.; Brusset, S. & Hermoza, W. 2010. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (pp. 38–60). Chichester: Wiley–Blackwell.

Moraes, L.J.C.L.; Pavan, D.; Barros, M.C. & Ribas, C. 2016. The combined influence of riverine barriers and flooding gradients on biogeographical patterns for

amphibians and squamates in south-eastern Amazonia. *Journal of Biogeography* doi:10.1111/jbi.12756

Moritz, C. & Faith, D. 1998. Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation. *Molecular Ecology* 7: 419-429.

Moritz, C.; Fujita, M.K.; Rosauer, D.; Agudo, R.; Bourke, G.; Doughty, P.; Palmer, R.; Pepper, M.; Potter, S.; Pratt, R.; Scott, M.; Tonione, M. & Donnellan, S. 2016. Multilocus phylogeography reveals nested endemism in a gecko across the monsoonal tropics of Australia. *Molecular Ecology*, 25: 1354-1366.

Mosblech, N.A.S.; Bush, M.B.; Gosling, W.D.; Hodell, D.; Thomas, L.; van Calsteren, P.; Correa-Metrio, A.; Valencia, B.G.; Curtis, J. & van Woesik, R. 2012. North Atlantic forcing of Amazonian precipitation during the last ice age. *Nature Geoscience* 5: 817-820.

Mulcahy, D.G.; Noonan, B.P.; Moss, T.; Townsend, T.M.; Reeder, T.W.; Sites, J.W. & Wiens, J.J. 2012. Estimating divergence dates and evaluating dating methods using phylogenomic and mitochondrial data in squamate reptiles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 974-991.

Müller, H.; Griffiths, P. & Hostert, P. 2016. Long-term deforestation dynamics in the Brazilian Amazon- Uncovering historic frontier development along the Cuiabá-Santarém highway. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 44: 61-69.

Müller, L. 1923. Neue oder seltene Reptilien und Batrachier der Zoologischen Sammlung des bayrischen Staates. *Zoologischer Anzeiger* 57 (7/8): 145-156.

Nessov. 1985. Redkie kostnye ryby, nazemiye yashcheritsy i mlekopitayushchie zony limanov i primorskikh nizmennostey mela Kyzylkumov [Rare bony fishes, terrestrial lizards, and mammals in the estuarine and coastal lowland zone of the Kyzyl-Kum Cretaceous]. *Yearbook of the All-Union Paleontological Association* 28:199-219.

Nunes, P.M.S. 2011. Morfologia hemipeniana dos lagartos microteídeos e suas implicações nas relações filogenéticas da família Gymnophthalmidae (Teiioidea: Squamata). Tese (Doutorado) apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia, São Paulo, Brasil, 137p.

Nunes, P.M.S.; Fouquet, A.; Curcio, 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 Linnean Society* 166: 361-376.

Nydam, R.L. & Cifelli, R.L. 2002. Lizards from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) Antlers and Cloverly formations. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(2): 286-298.

O'Dea, A.; Lessios, H.A.; Coates, A.G. et al. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* doi: 10.1126/sciadv.1600883.

O'Meara BC, Jackson ND, Morales-Garcia AE, Carstens BC .2015. Phylogeographic inference using approximate likelihoods, doi:10.1101/025353.

Oliveira, D.P.; Carvalho, V.T. & Hrbek, T. 2016. Cryptic diversity in the lizard genus *Plica* (Squamata): phylogenetic diversity and Amazonian biogeography. *Zoologica Scripta*, doi: 10.1111/zsc.12172

Oliveira, D.P.; Souza, S.M.; Frazão, L.; Almeida, A.P. & Hrbek, T. 2014. Lizards from central Jatapú River, Amazonas, Brazil. *CheckList* 10(1): 46-53.

Pabijan, M.; Wollenberg, K.C. & Vences, M. 2012. Small body size increases the regional differentiation of populations of tropical mantellid frogs (Anura:Mantellidae). *Journal of Evolutionary Biology* 25(11): 1-15.

Padial, J.M.; Miralles, A.; Riva, I.D.L. & Vences, M. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7:1-16.

Palumbi, S. R.; Cipriano, F. & Hare, M.P. 2001. Predicting nuclear gene coalescence from mitochondrial data: the three-times rule. *Evolution* 55 (5): 859-868.

Papadopoulou, A. & Knowles, L.L. 2016. Toward a paradigm shift in comparative phylogeography driven by trait-based hypothesis. *Proceedings of National Academic of Sciences*, 113(29): 8018-8024.

Patton, J. L.; da Silva, M. N. F. & Malcolm, J. R. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*: 1–306.

Paz A, Ibáñez R, Lips KR, Crawford AJ (2015) Testing the role of ecology and life history in structuring genetic variation across a landscape: A trait-based phylogeographic approach. *Molecular Ecology*, 24(14):3723–3737.

Pellegrino, K.C.M.; M.T. Rodrigues & Y. Yonenaga-Yassuda. 2003. Triploid karyotype of *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology* 37: 197-199.

Pellegrino, K.C.M.; M.T. Rodrigues; D.J. Harris; Y. Yonenaga-Yassuda & J. W. Sites 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 (1): 446-459.

Pellegrino, K.C.M.; M.T. Rodrigues; Y. Yonenaga-Yassuda & J.W. Sites Jr. 2001. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of Linnean Society* 74: 315-338.

Pellegrino, K.C.M.; Rodrigues, M.T.; Harris, D.J.; Yonenaga-Yassuda, Y. & Sites Jr., J.W. 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.

Peloso, P.L.V.; Pellegrino, K.C.M.; Rodrigues, M.T. & Avila-Pires, T.C.S. 2011. Description and phylogenetic relationships of a new genus and species of lizard (Squamata, Gymnophthalmidae) from the Amazonian Rainforest of northern Brazil. *American Museum Novitates* 3713: 1-24.

Perry, G. & Garland-Jr., T. 2002. Lizard home ranges revisited: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology* 83(7): 1870-1885.

Petit, R.J. & Excoffier, L. 2009. Gene flow and species delimitation. *Trends in Ecology and Evolution* 24(7): 386-393.

Pons, D. & de Franceschi, D. 2007. Neogene woods from western Peruvian Amazon and palaeoenvironmental interpretation. *Bulletin of Geosciences* 82 (4): 343-354.

Prates, I.; Rivera, D.; Rodrigues, M.T. & Carnaval, A.C. 2016. A mid-Pleistocene rainforest corridor enabled synchronous invasions of the Atlantic Forest by Amazonian anole lizards. *Molecular Ecology*, doi: 10.1111/mec.13821.

Pritchard; J.K.; Stephens, M. & Donnelly; P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.

Pyron, R.A. & Burbrink, F.T. 2014. Early origin of viviparity and multiple reversions to oviparity in squamate reptiles. *Ecology Letters* 17(1): 13-21.

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(93): 1-53.

Raposo do Amaral, F.; Albers, P.K.; Edwards, S.V. & Miyaki, C.Y. 2013. Multilocus tests of Pleistocene refugia and ancient divergence in a pair of Atlantic Forest antbirds (*Myrmeciza*). *Molecular Ecology* 22(15): 3996-4013

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

Reeder, T.W.; Townsend, T.M.; Mulcahy, D.G.; Noonan, B.P.; Wood Jr., P.L.; Sites Jr., J.W. & Wiens, J.J. 2015. Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa. *PloS ONE* 10(3): e0118199. doi:10.1371/journal.pone.0118199.

Reiss, M. 1988. Scaling home range size: body size, metabolic needs and ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 3:85-86.

Ribas, C.C.; Aleixo, A.; Nogueira, A.C.R.; Miyaki, C.Y. & Cracraft, J. 2011. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences* doi:10.1098/rspb.2011.1120.

Riff, D.; Romano, S.R.; Oliveira, G.R. & Aguilera, O.A. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in northern South America. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (pp. 259-280). Chichester: Wiley-Blackwell.

Roddaz, M.; Baby, P.; Brusset, S.; Hermoza, W. & Darrozes, J.M. 2005. Forebulge dynamics and environmental control in Western Amazonia: The case study of the Arch of Iquitos (Peru). *Tectonophysics* 399: 87-108.

Roddaz, M.; Hermoza, W.; Mora, A.; Baby, P.; Parra, M.; Christophoul, F.; Brusset, S. & Espurt, N. 2010. Cenozoic sedimentary evolution of the Amazonian foreland basin system. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past (pp. 61–88). Chichester: Wiley–Blackwell.

Rodrigues, M.T. & Avila-Pires, T.C.S. 2005. New lizard of the genus *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) from the Lower Rio Negro, Amazonas, Brazil. *Journal of Herpetology* 39 (4): 541-546.

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

Rodrigues, M.T.; Teixeira Jr., M; Dal Vechio, F.; Amaro, R.C.; Nisa, C.; Guerrero, A.C.; Damasceno, R.; Roscito, J.G.; Nunes, P.M.S. & Recoder, R.S. 2013. Rediscovery of the earless microteiid lizard *Anotosaura collaris* Amaral, 1933 (Squamata: Gymnophthalmidae): A redescription complemented by osteological, hemipenial, molecular, kariological, physiological and ecological data. *Zootaxa* 3731(3): 345-370.

Röhe, F. ; Silva-Junior, J. S. E. ; Sampaio, R. & Rylands A. B. 2009. A new subspecies of saddleback tamarin, *Saguinus fuscicollis* (Primates, Callitrichidae). *International Journal of Primatology*, 30(4): 533-551.

Ronquist, F.; Teslenko, M.; van der Mark, P.; Ayres, D.L. Darling, A. Höhna, S.; Larget, B.; Liu, L.; Suchard, M. & Huelsenbeck, J.P. 2012. MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 6(3): 539-542.

Roosmalen, M.G.M.; Roosmalen, T. & Mittermeier, R.A. 2002. A taxonomic review of the Titi Monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the description of two new species, *Callicebus bernhardi* and *Callicebus stephennashii*, from Brazilian Amazonia. *Neotropical Primates* 10(Suppl.):1-52.

Rosseti, D.F.; Cohen, M.C.L.; Bertani, T.C.; Hayakawa, E.H. Paz, J.D.S.; Castro, D.F. & Friaes, Y. 2014. Late quarternary fluvial terrace evolution in the main southern Amazonian tributary. *Catena* 116:19-37.

Rosseti, D.F.; Toledo, P.M. & Góes, A.M. 2005. New geological framework for Western Amazonia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. *Quarternary*

Research 63: 78-89.

Rossetti, D. F.; Toledo, P. M. & Góes, A. M. 2005. New geological framework for Western Amazonia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. *Quaternary Research* 63: 78–89.

Ruibal, R. 1952. Revisionary studies of some South American Teiidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 106 (11): 477-529.

Rull, V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(10): 508-513.

Ruthven, A.G. & H.T. Gaige. 1924. A new *Leposoma* from Panama. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 147: 1-3.

Sacek, V. 2014. Drainage reversal of the Amazon River due to coupling of surface and lithospheric processes. *Earth and Planetary Science Letters* 401: 301-312.

Salzburger, W.; Ewing, G.B. & von Haeseler, A. 2011. The performance of phylogenetic algorithms in estimating haplotype genealogies with migration. *Molecular Ecology* 20: 1952-1963.

Siedschlag, 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: 622-630.

Simões, P.I.; Lima, A.P. & Farias, I.P. 2010. The description of a cryptic species related to the pan-Amazonian frog *Allobates femoralis* (Boulenger 1883) (Anura: Aromobatidae). *Zootaxa*, 2406: 1-28.

Simpson, G.G. 1980. *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. New Haven: Yale University Press. ISBN 0-300-02434-7.

Sinclair, E. A.; Bezy, R. L.; Bolles, K.; Camarillo, J. L.; Crandall, K. A.; & Sites, J.W. 2004. Testing species boundaries in an ancient species complex with deep phylogeographic history: Genus *Xantusia* (Squamata: Xantusiidae). *American Naturalist* 164:396–414.

Sioli, H. 1991. *Amazonia: fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais*. Vozes: Petrópolis. 72 p.

Souza, S.M. & Rodrigues, M.T. 2009. *Leposoma percarinatum* (NCN). *Aquatic*

habitat use. *Herpetological Review*, 40(2): 322.

Souza, S.M.; Rodrigues, M.T. & Cohn-Haft, M. 2013. Are Amazonia rivers biogeographic barriers for lizards? A study on the geographic variation of the Spectacled Lizard *Leposoma osvaldoi* Avila-Pires (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology* 47(3): 511-519.

Spix, J.B. 1825. *Animalia Nova sive species novae Lacertarum, quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis: 1-26, pis. 1-18.*— Miinchen.

Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30(9): 1312-1313

Symula, R.; Schulte, R. & Summers, K. 2003. Molecular systematics and phylogeography of Amazonian poison frogs of the genus *Dendrobates*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 452-475.

Teixeira Jr., M.; Dal Vechio, F.; Nunes, P.M.S.; Neto, A.M.; Lobo, L.M.; Storti, L.F.; Gaiga, R.A.J.; Dias, P.H.F. & Rodrigues, M.T. 2013. A new species of *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the western Brazilian Amazonia. *Zootaxa* 3636(3): 401-420.

Thomé, M.T.C. & Carstens, B.C. 2016. Phylogeographic model selection leads to insight into the evolutionary history of four-eyed frogs. *Proceedings of National Academic of Sciences*, 113(29): 8010-8017.

Townsend, J.P. & Lopez-Giraldez, F. 2010. Optimal selection of gene and ingroup taxon sampling for resolving phylogenetic relationships. *Systematic Biology* 59: 446-457.

Townsend, T.M.; Mulcahy, D.G.; Noonan, B.P.; Sites, J.W. Jr.; Kuczynski, C.A.; Wiens, J.J. & Reeder, T.W. 2011. Phylogeny of iguanian lizards inferred from 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species-tree approaches for an ancient, rapid radiation. *Mol Phylogenet Evol* 61: 363–380.

Tucker, D.B.; Colli, G.R., Giugliano, L.G.; Hedges, S.B.; Hendry, C.R.; Lemmon, E.M.; Lemmon, A.R.; Sites Jr., J.W. & Pyron, R.A. 2016. Methodological congruence in phylogenomic analyses with morphological support for teiid lizards (Sauria:Teiidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103:75-84.

Tuomisto, H.; Moulatlet, G.M.; Balslev, H.; Emilio, T.; Figueiredo, F.O.G.;

Pedersen, D. & Ruokolainen, K. 2016. A compositional turnover zone of biogeographical magnitude within lowland Amazonia. *Journal of Biogeography*. doi: 10.1111/jbi.12864

Turchetto-Zolet, A.C.; Pinheiro, F.; Salgueiro, F.; Palma-Silva, C. 2012. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology*, 22(5): 1193-1213.

Uzzel, T. & Barry, J.C. 1971. *Leposoma percarinatum*, a unisexual species related to *L. guianense*; and *Leposoma ioanna*, a new species from pacific coastal Colombia (Sauria, Teiidae). *Postilla Peabody Museum Yale University* 154: 0-39.

Vallinoto, M.; Araripe, J.; do Rego, P.S.; Tagliaro, C.H.; Sampaio, I. & Schnider, H. 2006. Tocantins river as an effective barrier to gene flow in *Saguinus niger* populations. *Genetics and Molecular Biology* 29(2): 215-219.

van der Hammen, T. & Hooghiemstra, H. 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews* 19: 725-742.

Vanzolini, P.E. & Williams, E.E. 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia* 19 (1-2): 1-124.

Vanzolini, P.E. 1986. *Levantamento Herpetológico da Área do Estado de Rondônia Sob a Influência da Rodovia BR 364*. CNPq Assessoria Editorial, Brasília, Brasil.

Vitt, L. J., & Caldwell, J.P. 2009. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Third Edition. Burlington, Massachusetts, U.S.A.: Academic Press.

Vitt, L.J.; Magnusson, W.E. ; Avila-Pires, T.C.S. & Lima, A.P. 2008. *Guide to the lizards of Reserva Florestal Adolpho Ducke, Central Amazonia*. Manaus: Attema Design Editorial, 176p.

Vonhof, H. B.; Wesselingh, F. P. & Ganssen, G. M. 1998. Reconstruction of the Miocene western Amazonian aquatic system using molluscan isotopic signatures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141: 85–93.

Wallace, A.R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of Zoological Society of London* 20: 107-110.

Wanderley-Filho, J.R.; Eiras, J.F.; Cunha, P.R.C. & van der Ven, H. 2010. The paleozoic Solimões and Amazonas basins and the Acre foreland basin of Brazil. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (pp. 29–37). Chichester: Wiley–Blackwell.

Werneck, F.P.; Gamble, T.; Colli, G.R.; Rodrigues, M.T. & Sites, J.W. 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.R. & Rodrigues, M.T. 2015. Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropicuridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. *BMC Evolutionary Biology* 15:94 doi 10.1186/s12862-015-0368-3

Wesselingh, F. & Hoorn, C.; Kroonenberg, S.B.; Antonelli, A.; Lundberg, J.G.; Vonhof, H.B. & Hooghiemstra, H. 2010. On the origin of Amazonian landscapes and biodiversity: a synthesis. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (pp. 421–431). Chichester: Wiley–Blackwell.

Wesselingh, F. & Salo, J. A. 2006. A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica*, 133, 439–458.

Wesselingh, F.P. & Ramos, M.F. 2010. Amazonian aquatic invertebrate faunas (Mollusca, Ostracoda) and their development over the past 30 million years. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (pp. 302–316). Chichester: Wiley–Blackwell.

Wesselingh, F.P., Guerrero, J., Räsänen, M.E., Romero Pitmann, L., Vonhof, H.B. 2006. Landscape evolution and depositional processes in the Miocene Pebas lake/wetland system: evidence from exploratory boreholes in northeastern Peru. *Scripta Geologica* 133:323–361.

Wesselingh, F.P.; Ranzi, A. & Räsänen, M.E. 2006. Miocene freshwater Mollusca from western Brazilian Amazonia. *Scripta Geologica* 133, 419-437

Whittaker, R.J.; Araújo, M.B.; Jepson, P.; Ladle, R.J.; Watson, J.E.M. & Willis, K.J. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11: 3-23.

Wollenberg, K.C.; Vieites, D.R.; Glaw, F. & Vences, M. 2011. Speciation in little:

the role of range and body size in the diversification of Malagasy mantellid frogs. *BMC Evolutionary Biology*, 11:217.

Yang, Z. & Rannala, B. 2010. Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. *Proceedings of National Academic of Sciences*, 107(20): 9264–9269. doi:10.1073/pnas.0913022107.

Yang, Z. 2015. The BPP program for species tree estimation and species delimitation. *Current Zoology* 61 (5): 854-865

Zachos, J.; Pagani, M.; Sloan, L.; Thomas, E. & Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.

Zamudio, K. R.; Bli, R.C. & Mason, N.A. 2016. Phenotypes in phylogeography: Species' traits, environmental variation and vertebrate diversification. *Proceedings of National Academic of Sciences*, 113(29): 8041-8048.

Zheng, Y. & Wiens, J.J. 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94: 537-547.

Zimmerman, B.L. and M.T. Rodrigues. 1990. Frogs, Snakes, and Lizards of the INPA–WWF Reserves Near Manaus, Brazil. In A.H. Gentry (Ed.), *Four Neotropical Rainforests* (pp. 426-454). Yale University Press, New Haven.

Zuquim, G.; Tuomisto, H.; Costa, F.R.C.; Prado, J.; Magnusson, W.E.; Pimentel, T.; Braga-Neto, R. & Figueiredo, F. 2012. Broad scale distribution of ferns and lycophytes along environmental gradients in Central and Northern Amazonia, Brazil. *Biotropica* 44(6): 752-762.