**Maíra Concistré**

# Filogeografia de *Tropidurus torquatus* Wied, 1820 (Squamata: Tropiduridae) com base em marcadores mitocondriais e nucleares

# Phylogeography of *Tropidurus torquatus* Wied, 1820 (Squamata: Tropiduridae) based on mitochondrial and nuclear markers

São Paulo
2012

**Maíra Concistré**

# Filogeografia de *Tropidurus torquatus* Wied, 1820 (Squamata: Tropiduridae) com base em marcadores mitocondriais e nucleares

# Phylogeography of *Tropidurus torquatus* Wied, 1820 (Squamata: Tropiduridae) based on mitochondrial and nuclear markers

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

Orientador: Miguel Trefaut Rodrigues

São Paulo
2012

**Ficha Catalográfica**

Concistré, Maíra
Filogeografia de *Tropidurus torquatus* Wied, 1820 (Squamata: Tropiduridae) com base em marcadores mitocondriais e nucleares

Número de páginas xx + 141pp.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Filogeografia 2. Tropiduridae 3. Tropidurus I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

**Comissão Julgadora:**

_____ _____

Prof(a). Dr(a). Prof(a). Dr(a).

_____

Prof. Dr. Miguel Trefaut Rodrigues

(Orientador)

*Com muitas saudades, a minha*
*querida avó Aurélia Dendi Concistré,*
*cada dia ao seu lado foi um grande aprendizado.*

*Renda-se, como eu me rendi.*

*Mergulhe no que você não conhece como eu mergulhei.*

*Não se preocupe em entender, viver ultrapassa qualquer entendimento.*

*Clarice Lispector*

# AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Miguel Trefaut Rodrigues por proporcionar todas as condições necessárias à realização deste trabalho e por estar sempre disposto a passar os seus conhecimentos.

Agradeço a todos do Laboratório de Herpetologia e de Sistemática Molecular, muitos caminharam comigo sendo indispensáveis não só para sanar as inúmeras dúvidas e trocar conhecimentos como pelos momentos de descontração.

Agradeço a Sabrina Baroni não só pela amiga que se tornou, mas também pela paciência em me co-orientar informalmente me ajudando com as análises, dúvidas e crises, enfim, sem sua ajuda e amizade este resultado seria impossível.

Agradeço a Renata Cecília Amaro pela paciência, compreensão, amizade e principalmente pela enorme ajuda com as análises, foi a minha segunda co-orientadora informal. Você também foi essencial nesta jornada.

Agradeço a Jéssica Gillung e a Roberta Figueiredo, minhas doidinhas, nos conhecemos bem antes disso começar e desde então elas foram companheiras para muitos momentos, tanto bons como ruins, amigas que eu ganhei ao longo disso tudo.

Agradeço a Cláudia Olivares, Claudinha, a mais nova de idade, porém a mais antiga no laboratório. Com você compartilhei aprendizados e muitas risadas no dia-a-dia do laboratório, ganhando assim mais uma amiga.

Agradeço a Lilian Duarte de Matos, nos aproximamos no final da minha dissertação e a conexão foi imediata, rimos muito e também compartilhamos momentos de angústias profissionais, além disso tudo, ela foi fundamental sequenciando as últimas amostras necessárias para este trabalho.

Agradeço também a Beatriz Vieira que entrou no laboratório no final do meu segundo tempo e me ajudou muito também com as últimas sequências e as encrencas que sobraram.

Agradeço aos companheiros de marmita pelas inúmeras conversas e risadas na copa na hora do almoço.

Agradeço em especial as minhas amigas-irmãs Gladys Nancy de Paula e Fabíola Hernandez Nyari que não fazem a menor idéia do que faço, mas que sempre estiveram a postos quando precisei e também souberam respeitar os meus momentos de ausência, sempre me resgatando quando necessário. Vocês foram imprescindíveis nesse processo, como sempre foram e são na minha vida.

Agradeço em especial a Silvia Geurgas que iniciou este projeto comigo e depois, mesmo de longe, sempre me socorreu quando precisei e compartilhou comigo a parte boa e a ruim, me puxando de volta pra realidade sempre que foi preciso, passou de co-orientadora oficial a amiga e peça fundamental nessa jornada.

Agradeço em especial a minha mãe Isilda Cecutti Concistré que quase virou herpetóloga de tanto ler a dissertação e me ouvir falar sobre ela. Não tenho palavras para descrever o quanto você foi essencial em todas as etapas deste trabalho, aguentando minhas oscilações de humor (que não foram poucas), ausências e fornecendo coisas básicas que fazem toda a diferença, além da enorme ajuda na formatação.

Agradeço a minha irmã Marta Concistré sempre companheira, sempre amiga, sempre uma base importante em todos os meus momentos de vida. Ao meu irmão Rodrigo Luiz Concistré e ao meu pai Luiz Antônio Concistré que sempre respeitaram e apoiaram as minhas escolhas profissionais.

Agradeço aos meus amigos Rogério Sarlo (Gordo) e a Cybele Lisboa que respeitaram a minha ausência e de alguma forma sempre estiveram por perto.

Agradeço ao Denis Jacob Machado que foi meu amigo nos momentos de desespero e ajudou na formatação deste trabalho.

Agradeço ao Marco Aurélio pela ajuda com os conceitos e pelas conversas filosóficas “tropidurescas” que foram fundamentais em todas as etapas deste trabalho.

Agradeço ao Mauro Teixeira Júnior não só pelas paçocas, mas também pela ajuda com todos os mapas, fotos e correções.

Agradeço a minha cadela Nina pela companhia silenciosa nos momentos de descontração e passeios na praça necessários para conseguir terminar.

Agradeço a todos os pesquisadores que gentilmente cederam material para este estudo. Dra. Mara Cíntia Kiefer (Universidade Federal Fluminense), Dra. Leonora Costa (Universidade Federal do Espírito Santo) e Carla Piantoni (Universidade de São Paulo), obrigada pela contribuição.

Agradeço a todos os funcionários do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências pelo apoio logístico, desde aquele café nas horas certas até problemas burocráticos, todos foram essenciais.

Agradeço aos membros da banca que gentilmente aceitaram participar, Kátia Cristina Machado Pellegrino, Felipe Gobbi Grazziotin, Maria José de J. Silva, Renata Cecília Amaro e Sabrina Baroni.

Agradeço ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Técnológico) pelo apoio financeiro para que este trabalho fosse realizado.

Agradeço em especial a mim por não ter desistido apesar de todas as dificuldades.

Por fim agradeço a todos aqueles, que de alguma forma, com pequenos gestos e algumas palavras contribuíram para a realização deste trabalho.

# ÍNDICE

Lista de Figuras .....xvii

Lista de Tabelas ..... .xix

**INTRODUÇÃO ..... 1**

**OBJETIVOS ..... 19**

**MATERIAL E MÉTODOS ..... 21**

*MATERIAL PARA ESTUDO* ..... 21
*OBTENÇÃO DE DADOS MOLECULARES* ..... 28
*ANÁLISE DOS DADOS* ..... 31
*Análises Filogenéticas ..... 31*
*Rede de Haplótipos ..... 32*
*Taxas de divergência ..... 32*

**RESULTADOS ..... 35**

*TESTE DE VARIABILIDADE GENÉTICA* ..... 35
*ANÁLISES FILOGENÉTICAS* ..... 35
*REDE DE HAPLÓTIPOS* ..... 87
*Rede de haplótipos mitocondriais do clado Restinga (Figura 26) ..... 88*
*Rede de haplótipos mitocondriais do clado Centro-sul (Figura 28) ..... 91*
*Rede de haplótipos mitocondriais do clado Tipo (Figura 30) ..... 94*
*Rede de haplótipos mitocondriais do clado Leste (Figura 32) ..... 97*
*TAXAS DE DIVERGÊNCIA* ..... 100

**DISCUSSÃO ..... 105**

*ANÁLISES FILOGENÉTICAS* ..... 105
*REDE DE HAPLÓTIPOS* ..... 107
*TAXAS DE DIVERGÊNCIA* ..... 109
*HIPÓTESES FILOGEOGRÁFICAS* ..... 110

**CONCLUSÕES ..... 117**

**RESUMO ..... 119**

**ABSTRACT ..... 121**

**REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS ..... 123**

**ANEXOS ..... 133**

*ANEXO I: DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DE T. TORQUATUS COM DESTAQUE PARA AS LOCALIDADES DAS AMOSTRAS DE TECIDOS UTILIZADAS NESTE ESTUDO (PONTOS BRANCOS).* 133

*ANEXO II: DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DE QUATRO INDIVÍDUOS DE T. TORQUATUS EVIDENCIANDO AS DIFERENÇAS NO COMPRIMENTO CORPORAL ENTRE UM INDIVÍDUO INTERIORANO E OUTROS TRÊS LITORÂNEOS (IMAGEM INFERIOR EXTRAÍDA DE RODRIGUES, 1987).* ..... 134

*ANEXO III: PRINCIPAIS DIFERENÇAS MORFOLÓGICAS ENTRE AS LINHAGENS LITORÂNEAS E INTERIORANAS DE TROPIDURUS TORQUATUS.* ..... 135

*ANEXO IV: SIGLAS UTILIZADAS PARA AS LOCALIDADES E PARA OS GRUPOS EXTERNOS.* ..... 136

*ANEXO V: ÁRVORE OBTIDA POR INFERÊNCIA BAYESIANA, EVIDÊNCIA TOTAL, COM COMPRIMENTO DE RAMOS. O COMPRIMENTO DE RAMOS É PROPORCIONAL À QUANTIDADE DE MUDANÇAS EVOLUTIVAS. A BARRA ABAIXO DA ÁRVORE CORRESPONDE A 0,05 SUBSTITUIÇÕES POR SÍTIO.* ..... 139

*ANEXO VI: SCRIPT DA ESTIMATIVA DA QUANTIDADE DE HAPLÓTIPOS EXISTENTES NOS SETE CLADOS RECUPERADOS PELAS RECONSTRUÇÕES FILOGENÉTICAS.* ..... 140

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Fotos das espécies do grupo *torquatus* ..... 4
Figura 2: Fotos de exemplares de *T. torquatus* de diferentes localidades ..... 10
Figura 3: Macho adulto evidenciando a mancha negra ventral. ..... 12
Figura 4: Árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total. Os números acima dos ramos representam as probabilidades posteriores. ..... 47
Figura 5: Árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total com destaque para as linhagens encontradas. Os clados foram colapsados e os números acima dos ramos representam as probabilidades posteriores. ..... 48
Figura 6: Destaque das relações internas dentro do Clado A e B na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total. ..... 50
Figura 7: Destaque das relações internas dentro do Clado Restinga na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total. ..... 52
Figura 8: Destaque das relações internas dentro do Clado Centro-sul na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total. ..... 54
Figura 9: Destaque das relações internas dentro do Clado Tipo na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total. ..... 56
Figura 10: Destaque das relações internas dentro do Clado Leste na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total. ..... 58
Figura 11: Destaque das relações internas dentro do Grupo C na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total. ..... 60
Figura 12: Árvore obtida por inferência Bayesiana para os dados mitocondriais. Os números acima dos ramos representam as probabilidades posteriores. ..... 63
Figura 13: Árvore obtida por inferência Bayesiana para os dados nucleares. Os números acima dos ramos representam as probabilidades posteriores. ..... 66
Figura 14: Árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total. Os números acima dos ramos são os valores de bootstrap e abaixo, os suportes de Bremer. ..... 69
Figura 15: Árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total com destaque para as linhagens encontradas. Os clados foram colapsados. ..... 70
Figura 16: Destaque das relações internas dentro do Clado A e do Clado B na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total. ..... 71
Figura 17: Destaque das relações internas dentro do Clado Restinga na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total. ..... 73
Figura 18: Destaque das relações internas dentro do Clado Centro-sul na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total. ..... 74
Figura 19: Destaque das relações internas dentro do Clado Tipo na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total. ..... 75
Figura 20: Destaque das relações internas dentro do Grupo C na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total. ..... 76
Figura 21: Destaque das relações internas dentro do Clado Leste na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total. ..... 78
Figura 22: Árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia para os dados mitocondriais. Os números acima dos ramos são os valores de bootstrap e abaixo, os suportes de Bremer. ..... 81
Figura 23: Árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia para os dados nucleares. Os números acima dos ramos são os valores de bootstrap e abaixo, os suportes de Bremer. ..... 84
Figura 24: Distribuições dos clados principais e agrupamentos não sustentados de *T. torquatus* obtidos nas reconstruções filogenéticas. ..... 86

Figura 25: Área destacada da figura 6 evidenciando os rios em relação aos clados principais encontrados. 1 - Rio Jequitinhonha; 2 - Rio Doce; 3 - Rio Paraíba do Sul. ..... 86
Figura 26: Rede de haplótipos mitocondriais do Clado Restinga. ..... 89
Figura 27: Disposição geográfica dos haplótipos do Clado Restinga. ..... 90
Figura 28: Rede de haplótipos mitocondriais do Clado Centro-sul. ..... 92
Figura 29: Disposição geográfica dos haplótipos do Clado Centro-sul. ..... 93
Figura 30: Rede de haplótipos mitocondriais do Clado Tipo. ..... 95
Figura 31: Disposição geográfica dos haplótipos do Clado Tipo. ..... 96
Figura 32: Rede de haplótipos mitocondriais do Clado Leste.....98
Figura 33: Disposição geográfica dos haplótipos do Clado Leste.....99

**LISTA DE TABELAS**

Tabela 1: Atribuição de nomes a T. torquatus em ordem cronológica. ..... 8

Tabela 2: Espécies, números de campo, localidades e coordenadas de todas as amostras utilizadas..... 22

Tabela 3: Sequências dos primers utilizados neste estudo..... 29

Tabela 4: Temperaturas de hibridação dos primers usadas nas reações de amplificação dos genes de *T. torquatus* e grupos-externos..... 30

Tabela 5: Valores obtidos no teste de variabiliade genética feito entre os grupos (localidades) e entre os pares de sequências para cada gene mitocondrial e nuclear..... 35

Tabela 6: Exemplares de *Tropidurus* incluídos na análise filogenética, marcadores sequenciados ..... 36

Tabela 7: Quantidade de caracteres e terminais utilizados para a construção das matrizes utilizadas nas análises por Máxima Parcimônia e inferência Bayesiana. ..... 43

Tabela 8: Parâmetros e modelos de evolução utilizados para as reconstruções filogenéticas por inferência Bayesiana. ..... 44

Tabela 9: Parâmetros utilizados na construção das redes de haplótipos e localidades excluídas destas análises. ..... 87

Tabela 10: Níveis de divergência nas relações internas de cada clado para os genes 16S e cytb e para os dados mitocondriais concatenados.....101

Tabela 11: Distâncias médias não corrigidas entre os clados recuperados a partir das reconstruções filogenéticas com os genes 16S e cytb e para os dados mitocondriais concatenados.....103

Tabela 12: Tempos mínimos e máximos estimados para divergências entre os quatro clados principais de *T. torquatus* recuperados a partir das reconstruções filogenéticas.....104

# INTRODUÇÃO

Squamata, composto pelos lagartos, serpentes e anfisbenas, é um grupo monofilético apoiado por mais de 50 sinapomorfias morfológicas entre elas numerosos caracteres derivados do crânio, esqueleto pós-craniano e tecidos moles. Os primeiros fósseis datam do período Jurássico, era Mesozóica, conhecida como a "Era dos répteis" (Vitt & Caldwell, 2009).

Diversos estudos morfológicos (Camp, 1923; Estes *et al.*, 1988; Conrad, 2008) dividem Squamata em dois grandes clados: Iguania (Iguanidae, Agamidae e Chamaeleonidae) como grupo mais basal e Scleroglossa (Gekkota, Amphisbaenia, Dibamidae, Serpentes e Autarchoglossa - Scincomorpha e Anguimorpha), seu grupo-irmão. Devido à retenção de inúmeros caracteres ancestrais encontrados também nos Sphenodontidae (tuataras), grupo-irmão de Squamata, a posição mais basal de Iguania não era contestada, assim sendo Iguania foi considerado um grupo relativamente primitivo e Scleroglossa mais derivado. Há pouca discordância entre estes estudos e este arranjo clássico foi amplamente aceito por muito tempo (Vitt & Caldwell, 2009).

Recentemente, análises filogenéticas moleculares estão modificando estes conceitos morfológicos clássicos sobre as relações entre os Squamata. As filogenias moleculares não apresentaram suporte para a dicotomia clássica entre Iguania e Scleroglossa e rejeitaram o monofiletismo de muitos táxons. A monofilia de Iguania é aceita pela maioria dos estudos, mas a de Scleroglossa foi contestada diversas vezes tanto por estudos morfológicos quanto moleculares (Townsend *et al.*, 2004; Vidal & Hedges, 2009; Wiens *et al.*, 2010). Em níveis taxonômicos inferiores não há consenso sobre o *status* e a relação entre os táxons (Frost *et al.*, 2001; Knapp & Gomez-Zlatar, 2006; Townsend *et al.*, 2011).

Os Iguanidae (*sensu lato* Boulenger, 1884; Etheridge & De Queiroz, 1988) tem sido repetidamente divididos e reunidos ao longo dos últimos 15 anos (Knapp & Gomez-Zlatar, 2006). Segundo Estes *et al.*, 1988 esta família pertence à infraordem

Iguania, juntamente com as famílias Chamaeleontidae e Agamidae. Etheridge & De Queiroz, 1988 foram os primeiros a sugerir uma reconstrução filogenética deste grupo e reconheceram oito grupos informais: Anolóides, Basiliscíneos, Crotafíneos, Iguaníneos, Morunasauríneos, Opluríneos, Sceloporíneos e Tropiduríneos.

Frost & Etheridge, 1989 refutaram a monofilia de Iguanidae e, embora não tenham conseguido resolver as relações internas do grupo, reconheceram a monofilia dos oito grupos informais propostos por Etheridge & De Queiroz, 1988, os quais foram transformados em famílias: Polychridae, Corytophanidae, Crotaphytidae, Iguanidae, Hoplocercidae, Opluridae, Phrynosomatidae e Tropiduridae, esta última subdividida em 3 subfamílias - Tropidurinae, Leiocephalinae e Liolaeminae.

Macey *et al.*, 1997 e Schulte *et al.*, 2003 em um estudo com dados morfológicos e moleculares encontraram forte suporte para o monofiletismo de Iguanidae e sugeriram o retorno das oito principais linhagens ao nível de subfamílias.

Frost *et al.*, 2001, por sua vez, em um trabalho com dados morfológicos e moleculares propõem onze famílias, elevando e dividindo as subfamílias, Tropidurinae, Leiocephalinae e Liolaeminae de Frost & Etheridge, 1989 em famílias: Corytophanidae, Crotaphytidae, Iguanidae, Hoplocercidae, Leiosauridae, Opluridae, Phrynosomatidae, Polychrotidae, Tropiduridae, Leiocephalidae e Liolaemidae. Neste mesmo estudo também reconheceram dois grandes grupos dentro de Iguania, Acrodonta, com Agamidae e Chamaeleonidae, e Pleurodonta com todos os demais iguanídeos.

Townsend *et al.*, 2011 mostra uma outra topologia dividindo o grupo em doze famílias: Corytophanidae, Crotaphytidae, Iguanidae, Hoplocercidae, Leiosauridae, Opluridae, Phrynosomatidae, Polychrotidae, Tropiduridae, Leiocephalidae, Liolaemidae e Dactyloidae.

A família Tropiduridae, de interesse neste estudo, é composta exclusivamente por lagartos sul americanos, reunindo os gêneros *Eurolophosaurus, Microlophus, Uranoscodon, Plica, Strobilurus, Stenocercus, Uracentron* e *Tropidurus*.

O gênero *Tropidurus* foi extensamente estudado por Rodrigues, 1981, 1984, 1986, 1987 e 1988. Atualmente este gênero compreende 23 espécies de lacertílios neotropicais que ocorrem na América do Sul continental, a leste dos Andes (Rodrigues, 1987; Frost *et al.,* 2001). Segundo Frost *et al.*, 2001 as espécies do gênero estão divididas em quatro grupos (*spinulosus*, *bogerti*, *semitaeniatus* e *torquatus*) distinguíveis por caracteres morfológicos, incluindo padrões de coloração.

**Grupo *spinulosus*** - *T. callathelys* (Harvey & Gutberlet, 1998), *T. guarani* (Alvarez *et al.*, 1994), *T. melanopleurus* (Boulenger, 1902), *T. spinulosus* (Cope, 1862) e *T. xanthochilus* (Harvey & Gutberlet, 1998);

**Grupo *bogerti*** - *T. bogerti* (Roze, 1958);

**Grupo *semitaeniatus*** - *T. helenae* (Manzani & Abe, 1990), *T. pinima* (Rodrigues, 1984), *T. semitaeniatus* (Spix, 1825) e *T. jaguaribanus* (Passos *et al.*, 2011);

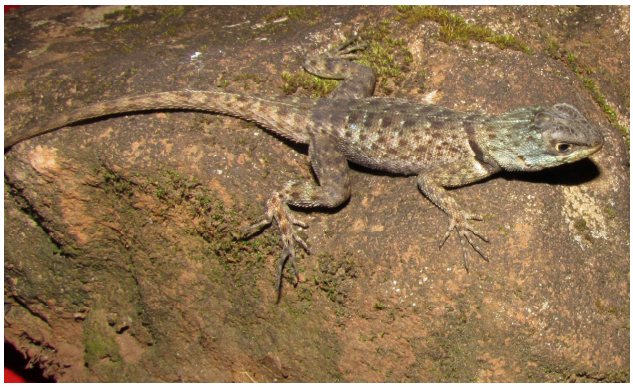
**Grupo *torquatus*** (Figura 1) - *T. chromatops* (Harvey & Gutberlet, 1998), *T. cocorobensis* (Rodrigues, 1987), *T. erythrocephalus* (Rodrigues, 1987), *T. etheridgei* (Cei, 1982), *T. hispidus* (Spix, 1825), *T. hygomi* (Reinhardt & Luetken, 1861), *T. insulanus* (Rodrigues, 1987), *T. itambere* (Rodrigues, 1987), *T. montanus* (Rodrigues, 1987), *T. mucujensis* (Rodrigues, 1987), *T. oreadicus* (Rodrigues, 1987), *T. psammonastes* (Rodrigues *et al.*, 1988) e *T. torquatus* (Wied, 1820).

1 - *T. chromatops*

2 - *T. cocorobensis*

3 - *T. erythrocephalus*

4 - *T. cf. etheridgei*



5 - *T. hispidus*

6 - *T. hygomi*

**Figura 1:** Fotos das espécies do grupo *torquatus*

7 - *T. insulanus*

8 - *T. itambere*

9 - *T. montanus*

10 - *T. mucujencis*

11 - *T. oreadicus*

12 - *T. psamonastes*

**Figura 1**: Continuação das fotos das espécies do grupo *torquatus*

O grupo *torquatus* está representado por formas diurnas e heliófilas, sendo extremamente abundantes nos vários tipos de formações abertas da América do Sul cisandina (Rodrigues, 1987). É constituído por formas predominantemente saxícolas, mas com espécies que possuem populações saxícolas e arenícolas. Porém a última filogenia disponível não abrange toda a extensão geográfica da ocorrência das formas arenícolas e indica que pode ter ocorrido o surgimento independente de linhagens que ocupam os ambientes arenosos (Frost *et al*., 2001). Segundo Rodrigues, 1987 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). Já as outras espécies como *T. etheridgei, T. hispidus*, *T. torquatus* e *T. oreadicus* possuem populações tanto saxícolas como arenícolas.

As espécies do grupo *torquatus* são separadas por caracteres qualitativos e merísticos. A forma e posição das bolsas de acarianos, um caráter qualitativo que foi ignorado por muito tempo, revelou-se importante na divisão das espécies. Foi Wied, 1825 quem mencionou pela primeira vez as bolsas, outros pesquisadores apenas comentaram o caráter sem dar grande importância. Estas bolsas são pregas de pele muitas vezes profundas, revestidas por escamas muito reduzidas ou grânulos aonde geralmente são encontrados ácaros da família *Trombiculidae*, daí o nome “bolsas de acarianos”. Somente após os trabalhos de Vanzolini & Gomes, 1979 e Cei, 1982 é que foram utilizadas como um caráter para separar as espécies. Para o grupo *torquatus* tanto a forma como a posição das bolsas de acarianos é constante na mesma espécie, além de estarem presentes em embriões prestes a eclodir, o que demonstra a sua determinação genética. Dentro do grupo quando há simpatria entre duas ou mais espécies, elas sempre diferem na disposição das bolsas e as que apresentam o mesmo tipo são facilmente separadas por outros caracteres, como os merísticos. No grupo *torquatus* estas bolsas são encontradas em quatro regiões (anteumeral, lateral do pescoço, postumeral ou axilar e prefemoral ou virilha) e divididas em oito tipos distintos. *Tropidurus torquatus*, espécie de estudo deste trabalho, é caracterizada por possuir duas bolsas de acarianos muito rasas na

lateral do pescoço, duas a três áreas na região axilar com grânulos e uma pequena prega na virilha também revestida por grânulos (Rodrigues, 1987).

*T. torquatus* foi descrita por Wied em 1820, com base em exemplares do leste brasileiro. Ao longo dos anos diversos nomes foram publicados para esta espécie (Rodrigues, 1987). Wied em sua viagem pelo Brasil entre 1815 e 1817, descreveu o lagarto *Stellio torquatus*. Com o apoio da descrição e da figura apresentada, concluiu-se que refere-se à espécie *T. torquatus* (Rodrigues, 1987). Paralelamente aparece a descrição de *Agama operculata* (Lichtenstein, 1822) e *Agama brasiliensis* (Raddi, 1822), que foram sinonimizadas a *T. torquatus* por Rodrigues, 1987 e Frost, 1992. Lichtenstein, 1823 descreveu *Agama taraguira* como uma espécie nova nos catálogos das duplicatas do Museu de Berlim, porém tanto a localidade (Brasil) como a descrição são vagas, portanto o nome nunca foi utilizado. Rodrigues, 1987 preferiu mantê-la como espécie inquirenda ou *nomen vanum*.

Outra contribuição importante veio em 1825 do naturalista Johann Baptist von Spix que percorreu o Brasil e adicionou mais quatro nomes para as espécies do grupo: *Agama tuberculata*, *A. hispida*, *A. cyclurus* e *A. nigrocollaris*. O primeiro, *A. tuberculata*, foi posteriormente sinonimizado a *T. torquatus*, já os outros três nomes referiam-se a uma nova espécie do grupo, *T. hispidus*. *A. cyclurus* e *A. nigrocollaris* foram considerados sinônimos de *T. hispidus* (Rodrigues, 1987). Boulenger, 1885 no final do século XIX propôs um arranjo no qual foram considerados sinônimos de *T. torquatus* os nomes *Tropidurus microlepidotus* (Fitzinger, 1843) e *Taraguira darwinii* (Gray, 1845). Assim permaneceu até 1930, quando Burt & Burt, 1930 propuseram que *T. torquatus* e *T. hispidus* fossem considerados subespécies de *T. torquatus*, tornando-se respectivamente *T. torquatus torquatus* e *T. torquatus hispidus*. Após isso, estes mesmos autores, sinonimizaram a espécie *T. hygomi* com a subespécie *T. torquatus hispidus* (Burt & Burt, 1931). Este arranjo foi muito criticado, mas apesar disso foi seguido por boa parte da literatura. Em 1979 Vanzolini & Gomes começaram a dividir *T. torquatus* (*sensu* Burt & Burt, 1931). Eles revalidaram *T. hygomi*, e chamaram a atenção para que tanto *T. torquatus* quanto *T. hispidus* passassem a ser nomes válidos, chamando atenção para o complexo *hispidus* / *torquatus* (Rodrigues, 1987).

Gudynas & Skuk, 1983 descreveram para o norte do Uruguai *Tropidurus catalanensis*, porém as espécies revisadas dessa localidade no trabalho de Rodrigues, 1987 concordam com *T. torquatus*. Alguns dados fornecidos pelos autores corroboram isto, outros são inconclusivos. Rodrigues, 1987 preferiu sinonimizar *T. catalanensis* com *T. torquatus*. Cei, 1993, por sua vez, revalida *T. catalanensis* como subespécie de *T. torquatus*, atribuindo estes nomes *Tropidurus torquatus torquatus* e *Tropidurus torquatus catalanensis*. Na última filogenia proposta por Frost, 2001 é formalizada a existência dos quatro grupos dentro do gênero *Tropidurus* e considerada válida a espécie *T. torquatus* (Wied, 1820). Na Tabela 1 está sumarizada as atribuições de nomes dados a esta espécie ao longo destes anos.

**Tabela 1:** Atribuição de nomes a T. torquatus em ordem cronológica.

| Nome atribuído | Autor e data |
|---|---|
| *Stellio torquatus* | Wied, 1820 |
| *Agama operculata* | Lichtenstein, 1822 |
| *Agama brasiliensis* | Raddi, 1823 |
| *Agama taraguira* | Lichtenstein, 1823 |
| *Agama hispida sive tuberculata* | Spix, 1825 |
| *Tropidurus microlepidotus* | Fitzinger, 1843 |
| *Taraguira darwinii* | Gray, 1845 |
| *Tropidurus torquatus* | Boulenger, 1885 |
| *Tropidurus torquatus hispidus*<br>*Tropidurus torquatus torquatus* | Burt & Burt, 1930 |
| *Tropidurus hygomi = Tropidurus torquatus hispidus* | Burt & Burt, 1931 |
| *Tropidurus catalanensis* | Gudynas & Skuk, 1983 |
| *Tropidurus catalanensis = Tropidurus torquatus* | Rodrigues, 1987 |
| *Tropidurus torquatus torquatus*<br>*Tropidurus torquatus catalanensis* | Cei, 1993 |
| *Tropidurus torquatus* | Frost, 2001 |

*T. torquatus* (Wied, 1820) apresenta a maior distribuição geográfica do gênero *Tropidurus* (Rodrigues, 1987), se estendendo do norte do estado do Tocantins à província de Corrientes na Argentina e do leste boliviano à costa brasileira, desde o sul da Bahia a São Paulo (Anexo I). Dentro desta ampla distribuição, observou-se a existência de dois conjuntos populacionais. Um conjunto, chamado de "populações interioranas", representado por populações predominantemente saxícolas encontradas no Cerrado de Minas Gerais, Goiás,

Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Maranhão e Tocantins, assim como em enclaves de formações abertas na região da Mata Atlântica dos Estados de Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo e Rio Grande do Sul (Rodrigues, 1987; De Sena *et al.,* 2008; Arruda *et al.,* 2008). Um segundo conjunto, tratado por "populações litorâneas", e representado por populações de hábitos arenícolas ocorre nas dunas e/ou restingas da costa da Bahia, Rio de Janeiro e São Paulo (Rodrigues, 1987) (Figura 2). Adicionalmente, é comum encontrar *T. torquatus* vivendo em simpatria com outras espécies do grupo *torquatus* tanto em formações abertas como em ambientes com influência antrópica, como exemplo, podemos citar a ocorrência de simpatria com *T. itambere*, *T. oreadicus* e *T. etheridgei* nos Cerrados do Brasil Central, e com *T. hispidus* e *T. montanus* no sul da Serra do Espinhaço em Minas Gerais. Seu hábito alimentar oportunista e generalista e a capacidade de ocupar uma diversidade de microhábitats podem ser responsáveis por sua ampla distribuição geográfica (Rodrigues, 1987).

1 - *T. torquatus* (Arinos/MG_CP110)

2 - *T. torquatus* (Serra dos Alves/MG_MTR21775)

3 - *T. torquatus* (Jequitinhonha/MG)

4 - *T. torquatus* (Pq. Est. do Rio Doce-Marliéria/MG)

5 - *T. torquatus* (Sooretama/ES_MTR21590)

**Figura 2**: Fotos de exemplares de *T. torquatus* de diferentes localidades

6 - *T. torquatus* (Osasco/SP)

7 - *T. torquatus* (Piracicaba/SP_CP013)

8 - *T. torquatus* (Formoso do Araguaia/TO_CP196)

9 - *T. torquatus* (Trancoso/BA).

10 - *T. torquatus* (Ilha Grande/RJ)

**Figura 2:** Continuação das fotos de exemplares de *T. torquatus* de diferentes localidades

Esta espécie apresenta dimorfismo sexual em relação à coloração, à forma e ao tamanho do corpo. Ao atingir a maturidade sexual os machos desenvolvem manchas amarelas ventrais que escurecem com o envelhecimento até se tornarem completamente negras em indivíduos idosos (Figura 3). Já as fêmeas não possuem essas manchas ventrais, assim como os indivíduos sexualmente imaturos (Pinto *et al.*, 2005). Em relação ao tamanho e à forma do corpo, os machos são maiores porém mais estreitos do que as fêmeas. Este dimorfismo sexual também é observado em outras espécies do gênero *Tropidurus*, como em *T. hispidus* e *T. semitaeniatus* (Vitt & Goldberg, 1983), *T. hygomi* (Vanzolini & Gomes, 1979), *T. itambere* (Van Sluys, 1998), *T. melanopleurus* (Perez-Mellado & De La Riva, 1993), *T. oreadicus* (Vitt, 1993) e em espécie próxima de outro gênero como *Uranoscodon flaviceps* (Vitt & Zani, 1996).

**Figura 3:** Macho adulto evidenciando a mancha negra ventral.

Além do dimorfismo sexual também existem características morfológicas externas distintas observadas nos grupos populacionais citados. As diferenças entre os dois grupos, saxícola e arenícola, estão relacionadas ao tamanho corporal (Anexo II), tipo e tamanho de unhas, tipo de escamas supra-oculares e padrão de coloração ventral dos machos adultos, que aparentemente, é um fator importante para a identificação sexual e hierarquia social (Pinto *et al.*, 2005) (Anexo III). Comparando esta diferenciação morfológica intraespecífica comentada em diversos trabalhos (Rodrigues, 1987; Frost, 1992), também encontrou-se uma diferenciação cariotípica em indivíduos da localidade de Guaibim, no litoral do Estado da Bahia,

em relação a indivíduos de localidades do interior dos estados de Goiás, Minas Gerais e São Paulo (Kasahara *et al.*, 1996).

No entanto, esta dicotomia entre os grupos populacionais não é tão clara quando se compara o padrão de coloração ventral dos machos. Ao contrário das demais espécies do grupo *torquatus*, onde a presença ou ausência de pigmentação é constante, assim como, para as populações saxícolas de *T. torquatus*, nas populações arenícolas, indivíduos podem ou não apresentar coloração ventral na mesma localidade. As populações arenícolas são morfologicamente mais variadas do que as populações saxícolas, isto pode demonstrar que após uma diferenciação morfológica devido a um isolamento geográfico houve o restabelecimento do contato gênico. Diante deste complexo padrão de variação, Rodrigues, 1987 aventou a possibilidade de que estes dois complexos populacionais poderiam representar duas espécies distintas. No entanto, o autor preferiu tratá-las como um único táxon na ausência de caracteres inequívocos, mesmo porque, em algumas localidades da costa, especialmente na proximidade de costões rochosos, estes morfotipos ocorrem em simpatria. Isso ocorre, por exemplo, em Petrópolis no Rio de Janeiro, localidade considerada como intermediária por Rodrigues, 1987 por conter os dois morfotipos.

Na expectativa de explicar esta aparente dicotomia entre estes dois complexos populacionais, Rodrigues, 1987 sugeriu que até o final do último glacial (Würm-Wisconsin) poderia existir isolamento reprodutivo parcial entre as populações litorâneas e interioranas de *T. torquatus*. Este isolamento teria surgido em períodos interglaciais, caracterizados por clima mais quente e úmido, durante os quais as florestas se expandiram promovendo a retração das formações abertas. O contato entre estas populações teria ocorrido nos episódios glaciais, durante os quais as florestas tiveram sua área muito reduzida e as áreas abertas se expandiram. É um modelo no qual se assume que mudanças climáticas reduziram as florestas tropicais úmidas a refúgios isolados e que este isolamento pode promover especiação (Pessoa, 2007). Este modelo, chamado de Teoria dos Refúgios Florestais, tem sido utilizado para explicar uma série de padrões geográficos e de diferenciação encontrados em diversas espécies de vertebrados (Vanzolini, 1981). Esta hipótese sugere que a divergência entre estas populações

ocorreu antes do final do Pleistoceno e poderia ser testada atualmente com análises filogeográficas.

Dessa forma, apesar dos caracteres morfológicos indicarem uma separação dos grupos litorâneos e interioranos e de haver uma diferenciação cariotípica, a ausência de variação dos caracteres merísticos e o compartilhamento do tipo e número de bolsas de acarianos não separam estes dois grupos e podem apenas refletir diferenças adaptativas relativas à ecologia das populações (Rodrigues, 1987), daí a importância de um estudo filogeográfico que esclareça esta questão.

A filogeografia é uma área que integra dados genéticos com a geografia e pode ser definida como o estudo dos princípios e dos processos que delineiam a distribuição geográfica de linhagens genealógicas (Avise *et al.*, 1987; Avise, 1994). Os processos evolutivos envolvidos são: isolamento geográfico e diversificação associada a gradientes ecológicos. Estimar e quantificar os componentes espaciais e temporais de estrutura intraespecífica das populações, e interpretar os processos evolutivos e ecológicos responsáveis por ela, são os objetivos principais da filogeografia (Sites & Morando, 2009). A filogeografia lida com a distribuição espacial de alelos cuja relação filogenética pode ser inferida unindo micro e macroevolução justamente por utilizar ambas as abordagens e conceitos em uma só análise (Martins & Domingues, 2011).

Avise *et al.*, 1979 realizaram o primeiro estudo utilizando uma abordagem explicitamente filogeográfica com roedores dos gêneros *Peromyscus* e *Geomys* na América do Norte. Este estudo já apresentava os elementos básicos da abordagem filogeográfica que permanecem até hoje. Após isso diversos trabalhos com a mesma abordagem foram publicados e o termo filogeografia foi firmado em um trabalho clássico realizado por Avise *et al.* em 1987.

Neste trabalho os autores utilizaram três premissas na formulação de hipóteses de estudos filogeográficos:

(1) a maior parte das espécies é composta de populações geograficamente estruturadas cujos membros ocupam ramos distintos em uma genealogia;

(2) espécies que possuem pouca ou nenhuma estrutura filogeográfica possuem hábitos que incluem dispersão de indivíduos ou grupos e ocupam áreas onde não existem barreiras físicas conspícuas que impeçam o fluxo gênico;

(3) grupos intraespecíficos monofiléticos separados por grandes distâncias genéticas surgem de persistentes barreiras ao fluxo gênico.

Por fim houve uma revolução na utilização do uso de conceitos filogenéticos ao nível intraespecífico ao considerar os indivíduos de uma espécie como unidades taxonômicas operacionais (*Operational Taxonomic Units - OTUs*) em análises de genética de populações (Martins & Domingues, 2011).

Desde então a região Neotropical tem sido objeto de interesse da filogeografia não só como uma unidade que se destaca das demais regiões do globo, mas também como uma região complexa e extremamente diversa. Esta região é caracterizada por um mosaico formado por grandes áreas de florestas separadas por formações abertas. Em um estudo que analisou os padrões de distribuição das aves na América do Sul foram levantados trinta e três áreas de endemismo, com isso vários outros trabalhos vêm buscando uma melhor compreensão da existência ou não de padrões geográficos e a relação histórica entre essas áreas (Cracraft, 1985).

Os primeiros estudos filogeográficos publicados com a fauna brasileira focaram-se no bioma Amazônia. Nos últimos anos, houve um crescimento das publicações com estudos realizados com a fauna da Mata Atlântica, um dos biomas mais ameaçados do planeta (Martins, 2011).

A Mata Atlântica é um bioma composto por muitos tipos diferentes de vegetações, incluindo a diagonal aberta composta pela Caatinga, Cerrado e Chaco (Cabanne, 2009). Com o aumento de estudos filogeográficos houve uma tentativa de estabelecer um padrão de distribuição em relação a variabilidade genética deste bioma.

Em um levantamento de diversos estudos filogeográficos realizado por Batalha-Filho & Miyaki, 2011, observou-se que na Mata Atlântica existem três principais descontinuidades filogeográficas associadas às glaciações e atividades neo-tectônicas ocorridas no Quaternário, assim como a diversificação de linhagens dentro de espécies também parece ter se concentrado no Pleistoceno. A existência de um componente mais ao norte e outro mais ao sul na Mata Atlântica referente ao rio Doce no estado de Minas Gerais e o rio Paraíba do Sul no estado de São Paulo, é um consenso entre estes estudos. A outra descontinuidade é referente ao Rio São Francisco que divide os estados de Sergipe e Alagoas. Apesar de ainda não ser possível levantar um padrão geral, a existência de padrões congruentes entre diferentes táxons é uma forte evidência a favor de uma história comum neste bioma (Cracraft, 1985).

Entre os estudos filogeográficos levantados podemos citar: a serpente *Bothrops jararaca* (Grazziotin *et al.*, 2006); os lagartos *Gymnodactylus darwinii* (Pellegrino *et al.*, 2005), *Leposoma* do grupo *scincoides* (Pellegrino *et al.*, 2011), *Ecpleopus gaudichaudii* (Michiute, 2010) e *Enyalius* (Bertolotto, 2006); abelhas (Batalha-Filho *et al.*, 2010); anfíbios (Carnaval *et al.*, 2009; Thomé *et al.*, 2010; Amaro *et al.*, 2012); aves (Cabanne *et al.*, 2007; Cabanne *et al.,* 2008); morcegos (Martins *et al.*, 2009) e plantas (Ribeiro *et al.*, 2010).

Muitas hipóteses biogeográficas foram propostas na tentativa de explicar ou até mesmo definir um padrão geográfico. Uma das principais hipóteses utilizadas por estes estudos para explicar estas descontinuidades filogeográficas foi a Teoria dos Refúgios Florestais (Haffer, 1969; Vanzolini & Williams, 1970; Brown & Ab'Sáber, 1979). Esse modelo propõe a especiação por alopatria e tem como base as variações climáticas extremas com alternância de períodos glaciais e interglaciais que ocorreram durante o Quaternário (Época Pleistoceno / Era Cenozóica). Durante os períodos glaciais o clima era mais frio e seco. A maior parte da água se encontrava congelada, o que favoreceu no Hemisfério Sul a expansão das áreas abertas e a retração das florestas, favorecendo a expansão dos ambientes ocupados por espécies de formações abertas como os *T. torquatus* (populações interioranas) e limitando as florestas a refúgios isolados no meio dessas áreas abertas. Já durante os períodos interglaciais o clima era mais quente e úmido.

Devido ao descongelamento das geleiras ocorreu um aumento da quantidade de água disponível, com consequente aumento do nível do mar no Hemisfério Sul, proporcionando a retração das áreas litorâneas, afetando as populações litorâneas de *T. torquatus*, as quais por sua vez foram limitadas a áreas menores. Tanto o continente como o litoral sofreram diversas retrações e expansões da área disponível. O resultado dessa expansão e retração foi o isolamento e o reagrupamento de muitas populações animais e vegetais. Com o tempo essas populações podem acumular cada vez mais diferenças nas frequências dos alelos e por fim se tornarem distintas (Rodrigues, 1987).

Outra hipótese utilizada foi o modelo de diversificação dos rios como barreiras (Wallace, 1852). Esta hipótese tem sido amplamente discutida dentro do contexto da Floresta Atlântica porque alguns rios são limites de faunas e podem atuar como barreiras ao fluxo gênico. O Rio Doce, por exemplo, é um limite de distribuição de muitas espécies (Lomolino *et al.*, 2005; Costa *et al.*, 2000; Silva *et al.*, 2004; Pellegrino *et al.*, 2005). Outro exemplo é o vale geológico do rio Paraíba do Sul que limita a distribuição de alguns táxons, indicando que a atividade tectônica que formou o vale ocorrida no fim do Terciário e início do Pleistoceno teve papel importante na separação e evolução de populações (Silva & Straube, 1996).

*T. torquatus* ocupa uma ampla área com grande heterogeneidade ao longo da sua distribuição geográfica, abrangendo diferentes ambientes. Portanto é certo que esta espécie sofra diferentes pressões seletivas ao longo da sua distribuição. Slatkin, 1987 afirma que enquanto houver contato entre as populações há fluxo gênico, mesmo em espécies com ampla distribuição geográfica, como é o caso de *T. torquatus*. Nestas espécies o fluxo gênico mantém a continuidade genética entre populações nos extremos da distribuição da espécie através das populações intermediárias. Não havendo contato pode ocorrer uma especiação alopátrica. Havendo contato pode ocorrer uma especiação simpátrica aonde o interrompimento do fluxo gênico se dá através de diferenças ecológicas e comportamentais acumuladas nas subdivisões das populações.

.

Dados de seqüências de DNA são capazes de fornecer informações sobre o nível de fluxo gênico entre populações (Slatkin, 1987), detectar eventos de fundador

e gargalos populacionais (Avise, 1994; Avise, 2000) e estimar a expansão de território em relação à localização de supostos refúgios e zonas de expansão (Rogers & Harpeding, 1992), sendo por isso, especialmente úteis para investigar os processos de especiação (Moritz *et al.*, 1987; Terborgh, 1992; Avise, 2000).

As principais vantagens do uso do DNA mitocondrial (DNAmt) são: seu tamanho reduzido, herança predominantemente materna (Lansman *et al.*, 1983), ausência de recombinação (Battey & Clayton, 1980; Hayashi *et al.*, 1981), ausência de segregação de alelos (Avise, 1994) e uma taxa de evolução 5 à 10 vezes mais rápida em relação ao genoma nuclear (Brown *et al.*, 1979; Brown *et al.*, 1982). Assim para este estudo optou-se pela utilização tanto de genes mitocondriais quanto nucleares.

Uma abordagem filogeográfica com base em marcadores mitocondriais e nucleares possibilita estimar de forma indireta a origem e divergência de linhagens ou espécies. Dentro deste contexto teórico, este projeto procurou investigar a história evolutiva do que tratamos atualmente por *T. torquatus* através do uso de dados moleculares. Esta espécie possui características que a tornam uma escolha interessante para um estudo filogeográfico pois se trata de uma espécie com ampla distribuição geográfica que abrange uma diversidade de hábitas ao longo dela, além da sua alta plasticidade adaptativa que a torna capaz de colonizar ambientes bem diversos.

# OBJETIVOS

O presente trabalho tem como objetivo principal o estudo filogeográfico da espécie *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) através do sequenciamento de diferentes genes mitocondriais e nucleares.

Os objetivos específicos desse trabalho são:

(1) compreender como a variabilidade genética da espécie está distribuída geograficamente;

(2) propor uma hipótese filogeográfica para a espécie;

(3) verificar a existência de correlação entre estrutura filogeográfica e os morfotipos saxícola e arenícola.

# MATERIAL E MÉTODOS

## *Material para estudo*

Foram analisados 165 indivíduos de *T. torquatus* amostrados em 48 localidades dos estados de Bahia, Goiás, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, São Paulo e Tocantins (Anexo I; Tabela 2), provenientes de coletas realizadas pela equipe do Laboratório de Herpetologia do IB/USP ou gentilmente cedidos por pesquisadores de outras instituições. Os vouchers e tecidos biológicos correspondentes estão depositados no Museu de Zoologia da USP e no Banco de Tecidos de Vertebrados do Departamento de Zoologia (IB/USP), respectivamente.

Como grupos-externos foram utilizadas quatro espécies do grupo *torquatus*, *T. insulanus*, *T. hispidus*, *T. oreadicus* e *T. cocorobensis*, uma do grupo *semitaeniatus*, *T. semitaeniatus*, e os gêneros *Strobilurus* e *Uranoscodon* (Frost *et al.*, 2001).

**Tabela 2**: Espécies, números de campo, localidades e coordenadas de todas as amostras utilizadas

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Coordenadas | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Latitude | Longitude |
| ***Tropidurus torquatus*** | LG 1559 | Aproveitamento Múltiplo de Manso - MT | 14°52'0.00"S | 55°47'60.00"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | JC 1359 | Rio Curumataí/Augusto de Lima - MG | 18°6'3.27"S | 44°18'39.82"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 7662 | Babaçulândia - TO | 7°12'26.92"S | 47°45'49.04"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 7687 | Babaçulândia - TO | 7°12'26.92"S | 47°45'49.04"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | 946079 | Barra do Garças - MT | 15°53'34.81"S | 52°15'35.70"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | 3615 | Praia Itaguaré/Bertioga - SP | 23°46'45.00"S | 45°58'7.00"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13622 | Camacan - BA | 15°25'24.47"S | 39°32'26.45"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13654 | Camacan - BA | 15°25'24.47"S | 39°32'26.45"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15896 | Camacan - BA | 15°25'24.47"S | 39°32'26.45"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15927 | Camacan - BA | 15°25'24.47"S | 39°32'26.45"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15934 | Camacan - BA | 15°25'24.47"S | 39°32'26.45"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15960 | Camacan - BA | 15°25'24.47"S | 39°32'26.45"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15961 | Camacan - BA | 15°25'24.47"S | 39°32'26.45"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 16086 | Camacan - BA | 15°25'24.47"S | 39°32'26.45"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 16253 | Camacan - BA | 15°25'24.47"S | 39°32'26.45"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | JFT 121 | Duas Bocas - ES | 20°16'50.53"S | 40°30'30.25"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | JFT 440 | Duas Bocas - ES | 20°16'50.53"S | 40°30'30.25"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | JFT 623 | Duas Bocas - ES | 20°16'50.53"S | 40°30'30.25"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12021 | Floresta Nacional de Goytacazes - ES | 19°26'59.89"S | 40° 5'4.86"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21231 | Praia Lopes Mendes/Angra dos Reis - RJ | 23°10'01.3"S | 44°07'54.42"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21232 | Praia Lopes Mendes/Angra dos Reis - RJ | 23°10'01.3"S | 44°07'54.42"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21233 | Praia Lopes Mendes/Angra dos Reis - RJ | 23°10'01.3"S | 44°07'54.42"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21234 | Praia Lopes Mendes/Angra dos Reis - RJ | 23°10'01.3"S | 44°07'54.42"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12517 | Itaúnas - ES | 18°25'27.73"S | 39°42'18.25"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21244 | Restinga de Jacarepiá/Saquarema - RJ | 22°56'00.47"S | 42°27'12.82"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21245 | Restinga de Jacarepiá/Saquarema - RJ | 22°56'00.47"S | 42°27'12.82"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21246 | Restinga de Jacarepiá/Saquarema - RJ | 22°56'00.47"S | 42°27'12.82"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21247 | Restinga de Jacarepiá/Saquarema - RJ | 22°56'00.47"S | 42°27'12.82"O |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Coordenadas | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Latitude | Longitude |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21248 | Restinga de Jacarepiá/Saquarema - RJ | 22°56'00.47"S | 42°27'12.82"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21249 | Restinga de Jacarepiá/Saquarema - RJ | 22°56'00.47"S | 42°27'12.82"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21238 | Restinga da Marambaia/São Gonçalo - RJ | 23°03'01.09" | 43°39'12.8"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21239 | Restinga da Marambaia/São Gonçalo - RJ | 23°03'01.09" | 43°39'12.8"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21240 | Restinga da Marambaia/São Gonçalo - RJ | 23°03'01.09" | 43°39'12.8"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21241 | Restinga da Marambaia/São Gonçalo - RJ | 23°03'01.09" | 43°39'12.8"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21242 | Restinga da Marambaia/São Gonçalo - RJ | 23°03'01.09" | 43°39'12.8"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21243 | Restinga da Marambaia/São Gonçalo - RJ | 23°03'01.09" | 43°39'12.8"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21250 | Restinga de Grussaí/São João da Barra - RJ | 21°44'12.61"S | 41°01'56.05"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21251 | Restinga de Grussaí/São João da Barra - RJ | 21°44'12.61"S | 41°01'56.05"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | JC 758 | Mariana - MG | 20°22'40.80"S | 43°25'0.06"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21235 | Restinga de Maricá/Barra de Maricá - RJ | 22°57'45.16"S | 42°51'34.2"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21236 | Restinga de Maricá/Barra de Maricá - RJ | 22°57'45.16"S | 42°51'34.2"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21237 | Restinga de Maricá/Barra de Maricá - RJ | 22°57'45.16"S | 42°51'34.2"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12520 | Mucuri - BA | 18°3'19.97"S | 39°32'58.78"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12521 | Mucuri - BA | 18°3'19.97"S | 39°32'58.78"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12522 | Mucuri - BA | 18°3'19.97"S | 39°32'58.78"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12523 | Mucuri - BA | 18°3'19.97"S | 39°32'58.78"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 20246 | Osasco - SP | 23°31'54.09"S | 46°47'23.72"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21284 | Osasco - SP | 23°31'54.09"S | 46°47'23.72"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21623 | Osasco - SP | 23°31'54.09"S | 46°47'23.72"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 6819 | Palmas - TO | 10°10'8.01"S | 48°19'54.18"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 4109 | Paranã - TO | 12°36'58.25"S | 47°53'1.14"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | LG 1671 | Peixe - TO | 12°1'34.40"S | 48°32'22.62"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 20214 | Península de Maraú/Barra Grande - BA | 14°6'55.54"S | 38°59'35.76"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 8206 | Petrolina - GO | 16°5'43.92"S | 49°20'12.38"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 22777 | Petrópolis - RJ | 22°30'16.70"S | 43°10'56.38"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | LG 1301 | Pindaíba - MT | 14°57'52.34"S | 52°18'10.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | LG 1302 | Pindaíba - MT | 14°57'52.34"S | 52°18'10.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | Cp21 | Piracicaba - SP | 22°43'29.91"S | 47°38'51.36"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | Cp14 | Piracicaba - SP | 22°43'29.91"S | 47°38'51.36"O |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Coordenadas | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Latitude | Longitude |
| ***Tropidurus torquatus*** | Cp12 | Piracicaba - SP | 22°43'29.91"S | 47°38'51.36"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | Cp27 | Piracicaba - SP | 22°43'29.91"S | 47°38'51.36"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | Cp20 | Piracicaba - SP | 22°43'29.91"S | 47°38'51.36"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12530 | Porto Seguro - BA | 16°27'4.04"S | 39° 3'52.79" |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12531 | Porto Seguro - BA | 16°27'4.04"S | 39° 3'52.79" |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12532 | Porto Seguro - BA | 16°27'4.04"S | 39° 3'52.79" |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12538 | Porto Seguro - BA | 16°27'4.04"S | 39° 3'52.79" |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17506 | Parque Estadual do Rio Doce/Marliéria - MG | 19°45'47.26"S | 42°37'53.08"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17522 | Parque Estadual do Rio Doce/Marliéria - MG | 19°45'47.26"S | 42°37'53.08"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17570 | Parque Estadual do Rio Doce/Marliéria - MG | 19°45'47.26"S | 42°37'53.08"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11554 | Parque Nacional do Caparaó - ES | 20°28'21.16"S | 41°43'32.22"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11600 | Parque Nacional do Caparaó - ES | 20°28'21.16"S | 41°43'32.22"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15764 | Parque Nacional do Caparaó - ES | 20°28'21.16"S | 41°43'32.22"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15782 | Parque Nacional do Caparaó - ES | 20°28'21.16"S | 41°43'32.22"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | 10716 | Parque Nacional do Caparaó - MG | 20°25'16.80"S | 41°51'11.15"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | 10784 | Parque Nacional do Caparaó - MG | 20°25'16.80"S | 41°51'11.15"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15431 | Parque Nacional do Caparaó - MG | 20°25'16.80"S | 41°51'11.15"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926155 | Prado - BA | 17°19'57.30"S | 39°13'50.97"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926157 A | Prado - BA | 17°19'57.30"S | 39°13'50.97"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926157 B | Prado - BA | 17°19'57.30"S | 39°13'50.97"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926156 B | Prado - BA | 17°19'57.30"S | 39°13'50.97"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926156 A | Prado - BA | 17°19'57.30"S | 39°13'50.97"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926155 B | Prado - BA | 17°19'57.30"S | 39°13'50.97"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12498 | Regência - ES | 19°34'30.90"S | 39°47'14.10"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12499 | Regência - ES | 19°34'30.90"S | 39°47'14.10"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12500 | Regência - ES | 19°34'30.90"S | 39°47'14.10"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17126 | Reserva Biológica da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | 16°20'29.67"S | 40°59'52.70"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17206 | Reserva Biológica da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | 16°20'29.67"S | 40°59'52.70"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17233 | Reserva Biológica da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | 16°20'29.67"S | 40°59'52.70"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17257 | Reserva Biológica da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | 16°20'29.67"S | 40°59'52.70"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17285 | Reserva Biológica da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | 16°20'29.67"S | 40°59'52.70"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17338 | Reserva Biológica da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | 16°20'29.67"S | 40°59'52.70"O |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Coordenadas | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Latitude | Longitude |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17382 | Reserva Biológica da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | 16°20'29.67"S | 40°59'52.70"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17383 | Reserva Biológica da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | 16°20'29.67"S | 40°59'52.70"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17384 | Reserva Biológica da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | 16°20'29.67"S | 40°59'52.70"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17401 | Reserva Biológica da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | 16°20'29.67"S | 40°59'52.70"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21544 | Reserva Biológica de Sooretama - ES | 19°1'10.98"S | 40°1'2.20"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21565 | Reserva Biológica de Sooretama - ES | 19°1'10.98"S | 40°1'2.20"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21580 | Reserva Biológica de Sooretama - ES | 19°1'10.98"S | 40°1'2.20"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21590 | Reserva Biológica de Sooretama - ES | 19°1'10.98"S | 40°1'2.20"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21595 | Reserva Biológica de Sooretama - ES | 19°1'10.98"S | 40°1'2.20"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12004 | Reserva da Companhia Vale do Rio Doce/Linhares - ES | 19°8'12.49"S | 40°3'41.53"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12091 | Reserva da Companhia Vale do Rio Doce/Linhares - ES | 19°8'12.49"S | 40°3'41.53"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12487 | Reserva da Companhia Vale do Rio Doce/Linhares - ES | 19°8'12.49"S | 40°3'41.53"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21253 | Santo Antão/Santa Maria, RS | 29°37'37"S | 53°52'25"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21254 | Santo Antão/Santa Maria, RS | 29°37'37"S | 53°52'25"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21255 | Santo Antão/Santa Maria, RS | 29°37'37"S | 53°52'25"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21256 | Santo Antão/Santa Maria, RS | 29°37'37"S | 53°52'25"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21257 | Santo Antão/Santa Maria, RS | 29°37'37"S | 53°52'25"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12537 | Santa Cruz de Cabrália - BA | 16°16'52.20"S | 39°1'23.33"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 9997 | São Domingos - GO | 13°23'40.78"S | 46°19'35.31"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21631 | Serra dos Alves - MG | 19°30'30.48"S | 43°27'15.27"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21775 | Serra dos Alves - MG | 19°30'30.48"S | 43°27'15.27"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21776 | Serra dos Alves - MG | 19°30'30.48"S | 43°27'15.27"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21813 | Serra dos Alves - MG | 19°30'30.48"S | 43°27'15.27"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21826 | Serra dos Alves - MG | 19°30'30.48"S | 43°27'15.27"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21851 | Serra dos Alves - MG | 19°30'30.48"S | 43°27'15.27"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13409 | Trancoso - BA | 16°33'16.20"S | 39°7'22.90"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13433 | Trancoso - BA | 16°33'16.20"S | 39°7'22.90"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13435 | Trancoso - BA | 16°33'16.20"S | 39°7'22.90"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13446 | Trancoso - BA | 16°33'16.20"S | 39°7'22.90"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13447 | Trancoso - BA | 16°33'16.20"S | 39°7'22.90"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13448 | Trancoso - BA | 16°33'16.20"S | 39°7'22.90"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13647 | Trancoso - BA | 16°33'16.20"S | 39°7'22.90"O |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Coordenadas | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Latitude | Longitude |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13464 | Trancoso - BA | 16°33'16.20"S | 39°7'22.90"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13468 | Trancoso - BA | 16°33'16.20"S | 39°7'22.90"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13469 | Trancoso - BA | 16°33'16.20"S | 39°7'22.90"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11435 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Luziania - GO | 16°19'35.75"S | 47°94'20.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11436 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Luziania - GO | 16°19'35.75"S | 47°94'20.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11437 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Luziania - GO | 16°19'35.75"S | 47°94'20.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11438 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Luziania - GO | 16°19'35.75"S | 47°94'20.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11439 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Luziania - GO | 16°19'35.75"S | 47°94'20.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11440 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Luziania - GO | 16°19'35.75"S | 47°94'20.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11441 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Luziania - GO | 16°19'35.75"S | 47°94'20.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11442 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Luziania - GO | 16°19'35.75"S | 47°94'20.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11443 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Luziania - GO | 16°19'35.75"S | 47°94'20.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11444 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Luziania - GO | 16°19'35.75"S | 47°94'20.01"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11434 | Usina Hidrelétrica de Corumbá/Itiquira - MT | 17°21'2.42"S | 54°15'00.3"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06715 | Usina Hidrelétrica de Lajeado - TO | 9°45'5.08"S | 48°21'27.12"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06716 | Usina Hidrelétrica de Lajeado - TO | 9°45'5.08"S | 48°21'27.12"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06722 | Usina Hidrelétrica de Lajeado - TO | 9°45'5.08"S | 48°21'27.12"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06782 | Usina Hidrelétrica de Lajeado - TO | 9°45'5.08"S | 48°21'27.12"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06768 | Usina Hidrelétrica de Lajeado - TO | 9°45'5.08"S | 48°21'27.12"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06769 | Usina Hidrelétrica de Lajeado - TO | 9°45'5.08"S | 48°21'27.12"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06654 | Usina Hidrelétrica de Lajeado - TO | 9°45'5.08"S | 48°21'27.12"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06637 | Usina Hidrelétrica de Lajeado - TO | 9°45'5.08"S | 48°21'27.12"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06638 | Usina Hidrelétrica de Lajeado - TO | 9°45'5.08"S | 48°21'27.12"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 7037 | Usina Hidrelétrica de Lajeado - TO | 9°45'5.08"S | 48°21'27.12"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 1249 | Usina Hidrelétrica de Rosal/Guaçuí - ES | 20°55'1.30"S | 41°43'16.04"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 1250 | Usina Hidrelétrica de Rosal/Guaçuí - ES | 20°55'1.30"S | 41°43'16.04"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MD 1758 | Una - BA | 15°16'10.43"S | 39°4'9.92"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21386 | Una - BA | 15°16'10.43"S | 39°4'9.92"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21387 | Una - BA | 15°16'10.43"S | 39°4'9.92"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12543 | Una - BA | 15°16'10.43"S | 39°4'9.92"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12544 | Una - BA | 15°16'10.43"S | 39°4'9.92"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | LSH 031 | Viana - ES | 20°23'22.16"S | 40°29'36.43"O |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Coordenadas | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Latitude | Longitude |
| ***Tropidurus torquatus*** | LG 2146 | Viçosa - MG | 20°45'16.52"S | 42°52'57.09"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21388 | Vitória - ES | 20°18'55.30"S | 40°18'6.36"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21389 | Vitória - ES | 20°18'55.30"S | 40°18'6.36"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21390 | Vitória - ES | 20°18'55.30"S | 40°18'6.36"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21391 | Vitória - ES | 20°18'55.30"S | 40°18'6.36"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21392 | Vitória - ES | 20°18'55.30"S | 40°18'6.36"O |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21393 | Vitória - ES | 20°18'55.30"S | 40°18'6.36"O |
| ***Uranoscodon superciliosus*** | MTR13078 | Rio Abacaxis/Pacamiri - AM | 04°35'49"S | 58°13'14"O |
| ***Strobilurus torquatus*** | MTR 16375 | Arataca - BA | 15°11'33.18"S | 39°20'48.72"O |
| ***Strobilurus torquatus*** | MTR 16418 | Arataca - BA | 15°11'33.18"S | 39°20'48.72"O |
| ***Strobilurus torquatus*** | 00123 | Guaramiranga - CE | 4°16'16.99"S | 38°56'46.48"O |
| ***Strobilurus torquatus*** | 946188 B | Itabuna - BA | 14°47'21.40"S | 39°16'40.09"O |
| ***Strobilurus torquatus*** | 946189 B | Itabuna - BA | 14°47'21.40"S | 39°16'40.09"O |
| ***Tropidurus semitaeniatus*** | MTR 22942 | Contendas do Sincorá - BA | 13°46'54.07"S | 41°2'58.48"O |
| ***Tropidurus semitaeniatus*** | MTR 22990 | Contendas do Sincorá - BA | 13°46'54.07"S | 41°2'58.48"O |
| ***Tropidurus insulanus*** | LG1291 | Vila Rica - MT | 10°0'42.52"S | 51°6'49.10"O |
| ***Tropidurus insulanus*** | LG1293 | Vila Rica - MT | 10°0'42.52"S | 51°6'49.10"O |
| ***Tropidurus oreadicus*** | MTR17902 | São Desidério - BA | 12°21'7.59"S | 44°59'3.21"O |
| ***Tropidurus oreadicus*** | MTR17903 | São Desidério - BA | 12°21'7.59"S | 44°59'3.21"O |
| ***Tropidurus hispidus*** | MTR12547 | Guaibim - BA | 13°17'25.30"S | 38°58'19.84"O |
| ***Tropidurus hispidus*** | MTR12552 | Salvador - BA | 12°58'13.38"S | 38°30'44.58"O |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR906085 | Mucugê - BA | 13°0'24.02"S | 41°22'21.53"O |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR906086 | Mucugê - BA | 13°0'24.02"S | 41°22'21.53"O |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR906038 | Morro do Chapéu - BA | 11°35'0.55"S | 41°11'27.62"O |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR906039 | Morro do Chapéu - BA | 11°35'0.55"S | 41°11'27.62"O |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR907076 | Nova Rodelas - BA | 8°51'3"S | 38°45'21"W |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR907077 | Nova Rodelas - BA | 8°51'3"S | 38°45'21"W |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR15364 | Parque Nacional do Catimbau - PE | 8°35'31.65"S | 37°14'43.66"O |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR15397 | Parque Nacional do Catimbau - PE | 8°35'31.65"S | 37°14'43.66"O |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | 916234 | Vacaria - BA | 10°40'27.19"S | 42°37'43.95"O |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | 916235 | Vacaria - BA | 10°40'27.19"S | 42°37'43.95"O |

## *Obtenção de dados moleculares*

Para a extração de DNA total utilizou-se fragmentos de tecidos (cauda, dedo ou fígado) de amostras congeladas ou preservadas em etanol utilizando a técnica do acetato de amônia descrita em Fetzner, 1999.

As amostras preservadas em etanol foram colocadas em uma estufa a 37℃ por 15 minutos para a eliminação do álcool e as congeladas foram usadas imediatamente após o descongelamento. O fragmento de tecido de cada indivíduo foi macerado separadamente em um tubo de 1,5µl com 300µl de uma solução de lise celular (10mM de Tris base, 100mM de EDTA e 2% de SDS em água, pH8,0). O macerado foi incubado a 55℃ por aproximadamente 60 minutos, após a adição de 3 à 5 µl de Proteinase-K (20mg/ml). Após esse período, adicionou-se 300µl de acetato de amônia para a precipitação das proteínas e as amostras foram incubadas a -4℃ por 30 minutos. Após a incubação as amostras foram centrifugadas por 10 minutos (13.000rpm) e o sobrenadante transferido para tubos novos. A estes tubos foram adicionados 600µl de isopropanol absoluto e foram centrifugados por mais 10 minutos (13.000rpm). O sobrenadante foi descartado e adicionou-se 700µl de etanol a 70%. Mais 10 minutos (13.000rpm) de centrifugação e o etanol foi descartado. Secou-se o *pellet* à temperatura ambiente *overnight* para a completa evaporação do álcool. Por fim o *pellet* de DNA foi ressuspendido em 100µl de solução tampão TLE (10mM de Tris base e 0,1mM de ETDA em água, pH8,0) e colocado na estufa a 37ºC por 60 minutos. As amostras extraídas foram quantificadas no Nanodrop (*Thermo Scientific NanoDrop 2000c Spectrophotometer*) e foi feita uma diluição em solução tampão TLE na concentração de 20ng/µl.

Foram sequenciados dois genes mitocondriais (16S e Citocromo b) e dois nucleares (MKL1, Leucemia megacarioblástica 1 e BDNF, Fator neurotrófico) (Tabela 3). Selecionados inicialmente em função da variabilidade que mostraram a partir de testes de distância genética utilizando o programa MEGA versão 5 (Tamura *et al.*, 2011) entre sequências da mesma e de diferentes localidades. Também considerou-se o caráter histórico de utilização desses genes no campo da herpetologia (*e.g.* Townsend *et al.*, 2008; Geurgas & Rodrigues, 2009).

**Tabela 3**: Sequências dos primers utilizados neste estudo.

| Gene | Primer | Sequência (5' - 3') | Referência |
|---|---|---|---|
| 16S | F | CTGTTTACCAAAAACATMRCCTYTAGC | Whiting *et al.*, 2003 |
| | R | TAGATAGAAACCGACCTGGATT | |
| cyt b | cytTrop | TGAAAAACCAYCGTTATTCAAC | Geurgas (não publicado) |
| | V | GGCGAATAGGAAGTATCATTC | Palumbi, 1996 |
| | H15149 | TGCAGCCCCTCAGAATGATATTTGTC | Kocher *et al.*, 1989 |
| MKL1 | f1 | GTGGCAGAGCTGAAGCARGARCTGAA | Townsend *et al.*, 2008 |
| | r2 | GCRCTCTKRTTGGTCACRGTGAGG | |
| BDNF | f | GACCATCCTTTTCCTKACTATGGTTATTTCATACTT | Townsend *et al.*, 2008 |
| | r | CTATCTTCCCCTTTTAATGGTCAGTGTACAAAC | |

As reações de amplificação dos fragmentos gênicos foram feitas pela técnica de PCR (*Polymerase Chain Reaction*) em volume total de 15µl, contendo 2,6ng/µl de DNA, tampão 1X, 1,5mM de $MgCl_2$, 0,2mM de dNTPs, 0,5uM de cada primer e 1,0u de Taq DNA *Polymerase Recombinant* (Fermentas). As condições de amplificação foram: denaturação inicial a 95°C por 5 minutos; 35 ciclos compostos por denaturação a 94°C por 40 segundos, hibridação dos primers conforme a temperatura ótima de cada primer (Tabela 4) por 40 segundos e extensão a 72°C por 1 minuto; seguidos de uma extensão final a 72°C por 7 minutos. Para os que não amplificaram foi feita uma otimização de rendimento com a variação de parâmetros da reação (e.g., temperatura de hibridazão e concentração de reagentes).

**Tabela 4**: Temperaturas de hibridação dos primers usadas nas reações de amplificação dos genes de *T. torquatus* e grupos-externos.

| **Pares de *primers*** | **T °C** |
|---|---|
| 16S (16S-F e 16S-R) | 51 |
| cytb (cytTrop e V) | 51 |
| cytb (cytTrop e H15149) | 48 |
| MKL1 (f1 e r2) | 60 |
| BDNF (f e r) | 60 |

A eficiência de amplificação foi verificada através de eletroforese em gel de agarose 2% utilizando o 100pb ou 1000pb (Fermentas) como marcador de peso molecular. Os produtos de PCR que apresentaram apenas um fragmento amplificado foram purificados enzimaticamente com Exonuclease I e Fosfatase alcalina de camarão (*ExoSap* - Fermentas). Após a purificação, os produtos de PCR foram quantificados em gel de agarose 2%, juntamente com marcador de massa *Low DNA Mass* (Invitrogen).

As reações de sequenciamento foram feitas com o kit *Big Dye Sequence Terminator* v. 3.1, conforme as instruções do fabricante. Foram seqüenciadas individualmente cada uma das fitas complementares (cadeia L e H) e os produtos analisados em seqüenciador automático ABI *Prism Genetic Analyser* (3100) do Instituto de Química/USP ou do Instituto de Ciências Biomédicas/USP. Os parâmetros utilizados para a reação de sequenciamento foram: denaturação inicial a 96°C por 30 segundos; 25 ciclos compostos por denaturação a 96°C por 10 segundos, hibridação dos primers a 50°C por 10 segundos e extensão a 60°C por 4 minutos.

## *Análise dos dados*

### *Análises Filogenéticas*

As seqüências foram analisadas e editadas no programa Codon Code Aligner (*Codon Code Corporation*), e alinhadas utilizando os parâmetros *default* do programa ClustalW (Thompson *et al.,* 1997) com edição manual posterior. As análises filogenéticas foram conduzidas para os fragmentos genômicos individuais e posteriormente, para os dados concatenados (evidência total). As reconstruções filogenéticas foram conduzidas com base nos critérios de Máxima Parcimônia e Análise Bayesiana.

A escolha do modelo de substituições nucleotídicas mais apropriado para os dados observados nas análises Bayesianas foi realizada pelo programa MrModeltest v. 2.3 (Nylander, 2004) e PAUP* 4.0 (Swofford, 1999), usando a estatística de hLRT, teste hierárquico de razão de verossimilhança, (Huelsenbeck & Crandall, 1997). As inferências Bayesianas foram feitas pelo programa MrBayes 2.0 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), a partir de 10.000.000 gerações, as quais foram amostradas a cada 1000 réplicas, em duas corridas independentes. Para a construção do consenso final, foram descartadas 25% das árvores iniciais.

As análises para as reconstruções filogenéticas baseadas no critério de Parcimônia foram feitas no programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008). Todas as análises foram conduzidas para 1.000 réplicas, sendo 100 árvores por réplica num total de armazenamento de 100.000 árvores na memória através de uma busca heurística. O algoritmo usado foi o TBR (*tree bisection and reconection*) onde a árvore é seccionada em dois pedaços e estes ligados em outras partes, em outros ramos da árvore, em diferentes posições. A cada inserção é armazenada a melhor árvore. *Gaps* foram tratados como quinto estado e como *missing data*, porém as topologias não diferiram, portanto os resultados apresentados neste estudo foram com os *gaps* como quinto estado. O cálculo do *bootstrap* foi feito a partir de 1000 réplicas e plotado sobre a árvore de consenso estrito resultante da busca heurística previamente conduzida. O índice de decaimento de Bremer (Bremer, 1994) foi

calculado a partir de análises subótimas que retinham árvores até 500 passos acima do comprimento da árvore mais parcimoniosa.

Tanto para as reconstruções filogenéticas por inferência Bayesiana como por Máxima Parcimônia foram construídas diferentes matrizes de acordo com as sequências obtidas.

***Rede de Haplótipos***

Os mapas de ilustração da disposição geográfica dos haplótipos foram feitos com o auxílio do programa *Google Earth*. A relação entre os haplótipos foi inferida por meio de uma rede de haplótipos construída com o auxílio do programa DNAsp v.5.10 (Librado & Rozas, 2009) e NETWORK v. 4.5 (*Fluxus-engineering*), utilizando somente os dados mitocondriais, que possuem uma alta taxa de mutação, para as quatro linhagens principais recuperadas na maioria das análises (Restinga, Centro-sul, Tipo e Leste). Optou-se por excluir das análises localidades representadas apenas por um indivíduo porque simplesmente o resultado seria uma inferência a uma população baseada na informação de um único exemplar.

***Taxas de divergência***

As taxas de divergência entre as sequências foram inferidas por meio de uma matriz de distâncias construída com o auxílio do programa MEGA5 (Tamura et. al, 2011) utilizando o modelo de Jukes-Cantor (Jukes & Cantor, 1969). Foi escolhido por ser o mais simples modelo desenvolvido com o objetivo de determinar a distância evolutiva entre seqüências de DNA. Neste modelo, assume-se que as transições (trocas entre bases do tipo purinas: adenina e guanina) ocorrem com a mesma probabilidade que as transversões (trocas entre bases do tipo pirimidinas: citosina e tiamina). Através deste modelo, obtém-se uma fórmula que determina o “d”, que é o número estimado de substituições de nucleotídeos por sítio ou distância evolutiva.

Ao obter percentuais de variação nas sequências através das matrizes de distância é possível estimar o tempo de divergência de um clado seguindo as taxas de evolução em répteis Squamata, estimado entre 0,47% e 1,32% por milhão de ano (M.a.), respectivamente os pontos mais baixos e mais altos encontrados em uma revisão da divergência do DNAmt em Squamata (Zamudio & Greene, 1997). Foram calculados os tempos de divergência considerando para o gene 16S a taxa mais baixa e para o gene cytb a taxa mais alta.

As matrizes de distância foram construídas separadamente para cada gene mitocondrial e posteriormente com estes dados concatenados. As estimativas dos cálculos foram feitas utilizando a matriz completa e os grupos recuperados nas reconstruções filogenéticas. Para a matriz completa foi feita uma estimativa da divergência evolutiva entre as seqüências utilizando todos os terminais. Para os grupos recuperados foram feitos duas estimativas de cálculos diferentes, um para estimar a divergência evolutiva média ao longo de pares de seqüência dentro dos grupos e outro para estimar a divergência evolutiva média sobre pares de seqüência entre estes grupos. Esta distância média é referente ao número de substituições de bases por sítio sobre todos os pares de sequências dentro e entre os grupos.

# RESULTADOS

## *Teste de Variabilidade Genética*

Os resultados obtidos através do teste de variabilidade genética para a escolha dos genes utilizados neste trabalho variaram entre 0,0% à 12,68% entre os grupos (localidades) e 0,0% à 22,26% entre os pares de sequências. Este teste foi feito com uma pequena amostragem do banco de dados (Tabela 5).

**Tabela 5**: Valores obtidos no teste de variabiliade genética feito entre os grupos (localidades) e entre os pares de sequências para cada gene mitocondrial e nuclear.

| GENE | % ENTRE GRUPOS | % ENTRE PARES DE SEQUÊNCIAS |
|---|---|---|
| 16S | 4,34 a 12,68 | 0,0 a 12,78 |
| cytb | 0,0 a 10,09 | 0,0 a 22,26 |
| MKL1 | 0,2 a 2,6 | 0,1 a 22,26 |
| BDNF | 0,2 a 1,9 | 0,0 a 3,5 |

## *Análises Filogenéticas*

Nem todas as amostras amplificaram para todos os genes. As análises concatenadas (mitocondriais e nucleares) e por evidência total foram conduzidas utilizando as amostras que amplificaram para a maioria dos genes. Aquelas que amplificaram somente para um gene foram retiradas das análises (Tabela 6).

**Tabela 6**: Exemplares de *Tropidurus* incluídos na análise filogenética, marcadores sequenciados para cada terminal e suas respectivas localidades.

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Marcadores sequenciados | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 16S(F-R) | cytb (Trop-V) | MKL1 (f1-r2) | BDNF (f-r) |
| ***Tropidurus torquatus*** | LG 1559 | APM Manso - MT | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | JC 1359 | Augusto de Lima/Rio Curumataí - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 7662 | Babaçulândia - TO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 7687 | Babaçulândia - TO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | 946079 | Barra do Garças - MT | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | 3615 | Bertioga/Praia Itaguaré - SP | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13622 | Camacan - BA | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13654 | Camacan - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15896 | Camacan - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15927 | Camacan - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15934 | Camacan - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15960 | Camacan - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15961 | Camacan - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 16086 | Camacan - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 16253 | Camacan - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11996 | Canavieiras - BA | — | — | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | JFT 121 | Duas Bocas - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | JFT 440 | Duas Bocas - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | JFT 623 | Duas Bocas - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12021 | Floresta Nac. de Goytacazes - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21231 | Ilha Grande/Lopes Mendes - RJ | X | X | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21232 | Ilha Grande/Lopes Mendes - RJ | X | X | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21233 | Ilha Grande/Lopes Mendes - RJ | X | X | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21234 | Ilha Grande/Lopes Mendes - RJ | X | X | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 10294 | Itaúnas - ES | — | — | — | — |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Marcadores sequenciados | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 16S(F-R) | cytb (Trop-V) | MKL1 (f1-r2) | BDNF (f-r) |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12517 | Itaúnas - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21244 | Jacarepiá - RJ | X | X | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21245 | Jacarepiá - RJ | X | X | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21246 | Jacarepiá - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21247 | Jacarepiá - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21248 | Jacarepiá - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21249 | Jacarepiá - RJ | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21238 | São Gonçalo/Marambaia - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21239 | São Gonçalo/Marambaia - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21240 | São Gonçalo/Marambaia - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21241 | São Gonçalo/Marambaia - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21242 | São Gonçalo/Marambaia - RJ | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21243 | São Gonçalo/Marambaia - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21250 | São João da Barra/Grussaí - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21251 | São João da Barra/Grussaí - RJ | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21252 | São João da Barra/Grussaí - RJ | — | — | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | JC 758 | Mariana - MG | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21235 | Maricá - RJ | X | X | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21236 | Maricá - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21237 | Maricá - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12520 | Mucuri - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12521 | Mucuri - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12522 | Mucuri - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12523 | Mucuri - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 20246 | Osasco - SP | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21284 | Osasco - SP | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21623 | Osasco - SP | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 6819 | Palmas - TO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 4109 | Paranã - TO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | LG 1671 | Peixe - TO | X | X | X | X |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Marcadores sequenciados | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 16S(F-R) | cytb (Trop-V) | MKL1 (f1-r2) | BDNF (f-r) |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 20214 | Península de Maraú/Barra Grande - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 8206 | Petrolina - GO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 22777 | Petrópolis - RJ | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | LG 1301 | Pindaíba - MT | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | LG 1302 | Pindaíba - MT | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | Cp21 | Piracicaba - SP | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | Cp14 | Piracicaba - SP | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | Cp12 | Piracicaba - SP | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | Cp27 | Piracicaba - SP | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | Cp20 | Piracicaba - SP | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12530 | Porto Seguro - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12531 | Porto Seguro - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12532 | Porto Seguro - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12538 | Porto Seguro - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17506 | Pq. Est. do Rio Doce/Marliéria - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17522 | Pq. Est. do Rio Doce/Marliéria - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17570 | Pq. Est. do Rio Doce/Marliéria - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11554 | Pq. Nac. do Caparaó - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11600 | Pq. Nac. do Caparaó - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15764 | Pq. Nac. do Caparaó - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15782 | Pq. Nac. do Caparaó - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | 10716 | Pq. Nac. do Caparaó - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | 10784 | Pq. Nac. do Caparaó - MG | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 15431 | Pq. Nac. do Caparaó - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926155 | Prado - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926157 A | Prado - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926157 B | Prado - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926156 B | Prado - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926156 A | Prado - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | 926155 B | Prado - BA | X | X | X | X |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Marcadores sequenciados | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 16S(F-R) | cytb (Trop-V) | MKL1 (f1-r2) | BDNF (f-r) |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12498 | Regência - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12499 | Regência - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12500 | Regência - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17126 | Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17206 | Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17233 | Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17257 | Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17285 | Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17338 | Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17382 | Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17383 | Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17384 | Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 17401 | Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21544 | Reserva Biológica de Sooretama - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21565 | Reserva Biológica de Sooretama - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21580 | Reserva Biológica de Sooretama - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21590 | Reserva Biológica de Sooretama - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21595 | Reserva Biológica de Sooretama - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12004 | Reserva da CVRD - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12091 | Reserva da CVRD - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12487 | Reserva da CVRD - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21253 | Santo Antão / Santa Maria, RS | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21254 | Santo Antão / Santa Maria, RS | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21255 | Santo Antão / Santa Maria, RS | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21256 | Santo Antão / Santa Maria, RS | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21257 | Santo Antão / Santa Maria, RS | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12537 | Santa Cruz de Cabrália - BA | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 9997 | São Domingos - GO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21631 | Serra dos Alves - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21775 | Serra dos Alves - MG | X | X | X | X |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Marcadores sequenciados | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 16S(F-R) | cytb (Trop-V) | MKL1 (f1-r2) | BDNF (f-r) |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21776 | Serra dos Alves - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21813 | Serra dos Alves - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21826 | Serra dos Alves - MG | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21851 | Serra dos Alves - MG | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13409 | Trancoso - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13433 | Trancoso - BA | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13435 | Trancoso - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13446 | Trancoso - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13447 | Trancoso - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13448 | Trancoso - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13647 | Trancoso - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13464 | Trancoso - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13468 | Trancoso - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 13469 | Trancoso - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11435 | UHE Corumbá - GO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11436 | UHE Corumbá - GO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11437 | UHE Corumbá - GO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11438 | UHE Corumbá - GO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11439 | UHE Corumbá - GO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11440 | UHE Corumbá - GO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11441 | UHE Corumbá - GO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11442 | UHE Corumbá - GO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11443 | UHE Corumbá - GO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11444 | UHE Corumbá - GO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 11434 | UHE Corumbá - MT | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06715 | UHE Lajeado - TO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06716 | UHE Lajeado - TO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06722 | UHE Lajeado - TO | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06782 | UHE Lajeado - TO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06768 | UHE Lajeado - TO | X | X | — | X |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Marcadores sequenciados | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 16S(F-R) | cytb (Trop-V) | MKL1 (f1-r2) | BDNF (f-r) |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06769 | UHE Lajeado - TO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06654 | UHE Lajeado - TO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06637 | UHE Lajeado - TO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 06638 | UHE Lajeado - TO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 7037 | UHE Lajeado - TO | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 1249 | UHE Rosal - ES | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MRT 1250 | UHE Rosal - ES | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MD 1758 | Una - BA | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21386 | Una - BA | X | — | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21387 | Una - BA | X | — | — | — |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12543 | Una - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 12544 | Una - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | LSH 031 | Viana - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | LG 2146 | Viçosa - MG | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21388 | Vitória - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21389 | Vitória - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21390 | Vitória - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21391 | Vitória - ES | X | X | X | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21392 | Vitória - ES | X | X | — | X |
| ***Tropidurus torquatus*** | MTR 21393 | Vitória - ES | X | X | — | — |
| ***Strobilurus torquatus*** | MTR 16375 | Arataca - BA | X | X | X | X |
| ***Strobilurus torquatus*** | MTR 16418 | Arataca - BA | X | X | X | X |
| ***Strobilurus torquatus*** | 00123 | Guaramiranga - CE | X | X | X | X |
| ***Strobilurus torquatus*** | 946188 B | Itabuna - BA | X | X | X | X |
| ***Strobilurus torquatus*** | 946189 B | Itabuna - BA | X | X | X | X |
| ***Uranoscodon superciliosus*** | MTR13078 | Pacamiri, Rio Abacaxis - AM | X | X | X | X |
| ***Tropidurus hispidus*** | MTR12547 | Guaibim - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus hispidus*** | MTR12552 | Salvador - BA | X | X | — | X |
| ***Tropidurus insulanus*** | LG1291 | Vila Rica - MT | X | X | X | X |
| ***Tropidurus insulanus*** | LG1293 | Vila Rica - MT | X | X | — | X |

| Espécie | Nº de Campo | Localidade | Marcadores sequenciados | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 16S(F-R) | cytb (Trop-V) | MKL1 (f1-r2) | BDNF (f-r) |
| ***Tropidurus oreadicus*** | MTR17902 | São Desidério - BA | X | X | — | — |
| ***Tropidurus oreadicus*** | MTR17903 | São Desidério - BA | X | X | — | — |
| ***Tropidurus semitaeniatus*** | MTR 22942 | Contendas / Sincorá - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus semitaeniatus*** | MTR 22990 | Contendas / Sincorá - BA | X | X | X | X |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR906085 | Mucugê - BA | X | X | — | — |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR906086 | Mucugê - BA | X | X | — | X |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR906038 | Morro do Chapéu - BA | X | X | — | — |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR906039 | Morro do Chapéu - BA | X | X | — | X |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR907076 | Nova Rodelas - BA | X | X | — | X |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR907077 | Nova Rodelas - BA | X | X | — | X |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR15364 | Parque Nacional do Catimbau - PE | X | X | — | X |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | MTR15397 | Parque Nacional do Catimbau - PE | X | X | — | X |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | 916234 | Vacaria - BA | X | — | — | — |
| ***Tropidurus cocorobensis*** | 916235 | Vacaria - BA | X | — | — | — |

De acordo com a quantidade de caracteres e terminais obtidos foram construídas diferentes matrizes (Tabela 7).

**Tabela 7**: Quantidade de caracteres e terminais utilizados para a construção das matrizes utilizadas nas análises por Máxima Parcimônia e inferência Bayesiana.

| MATRIZ | CARACTERES | TERMINAIS |
|---|---|---|
| Mitocondrial | 1302 | 186 |
| Nuclear | 1474 | 144 |
| Evidência total | 2776 | 170 |

Para as reconstruções por inferência Bayesiana foram obtidos e utilizados os seguintes parâmetros e modelos de evolução pelo programa MrModeltest v. 2.3 (Nylander, 2004) de acordo com cada matriz construída (Tabela 8).

**Tabela 8**: Parâmetros e modelos de evolução utilizados para as reconstruções filogenéticas por inferência Bayesiana.

| MATRIZ | PARTIÇÕES | MODELO | FREQUÊNCIAS DAS BASES | MATRIZ DE SUBSTITUIÇÃO | SÍTIOS INVARIÁVEIS | GAMA |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Nuclear | MKL1=1-854<br>BDNF=855-1474 | HKY+G<br>lnL=3129.8552 | A = 0.2838<br>C = 0.2283<br>G = 0.2701<br>T = 0.2178 | Ti/tv ratio=2.7715 | 0.0 | 0.1724 |
| Mitocondrial | 16S = 1-570<br>cytb = 571-1302 | GTR+I+G<br>lnL=9630.2910 | A = 0.3307<br>C = 0.3230<br>G = 0.1083<br>T = 0.2380 | [A-C] = 4.3997<br>[A-G] = 39.5111<br>[A-T] = 3.0979<br>[C-G] = 1.4703<br>[C-T] = 26.3128<br>[G-T] = 1.0000 | 0.5106 | 0.6280 |
| Evidência total | 16S=1-570<br>cytb=571-1302<br>MKL1=1303-2156<br>BDNF=2157-2776 | GTR+I+G<br>lnL=13383.6982 | A = 0.3001<br>C = 0.2767<br>G = 0.2035<br>T = 0.2197 | [A-C] = 6.0567<br>[A-G] = 20.7358<br>[A-T] = 3.8225<br>[C-G] = 0.9815<br>[C-T] = 33.7331<br>[G-T] = 1.0000 | 0.6216 | 0.4408 |

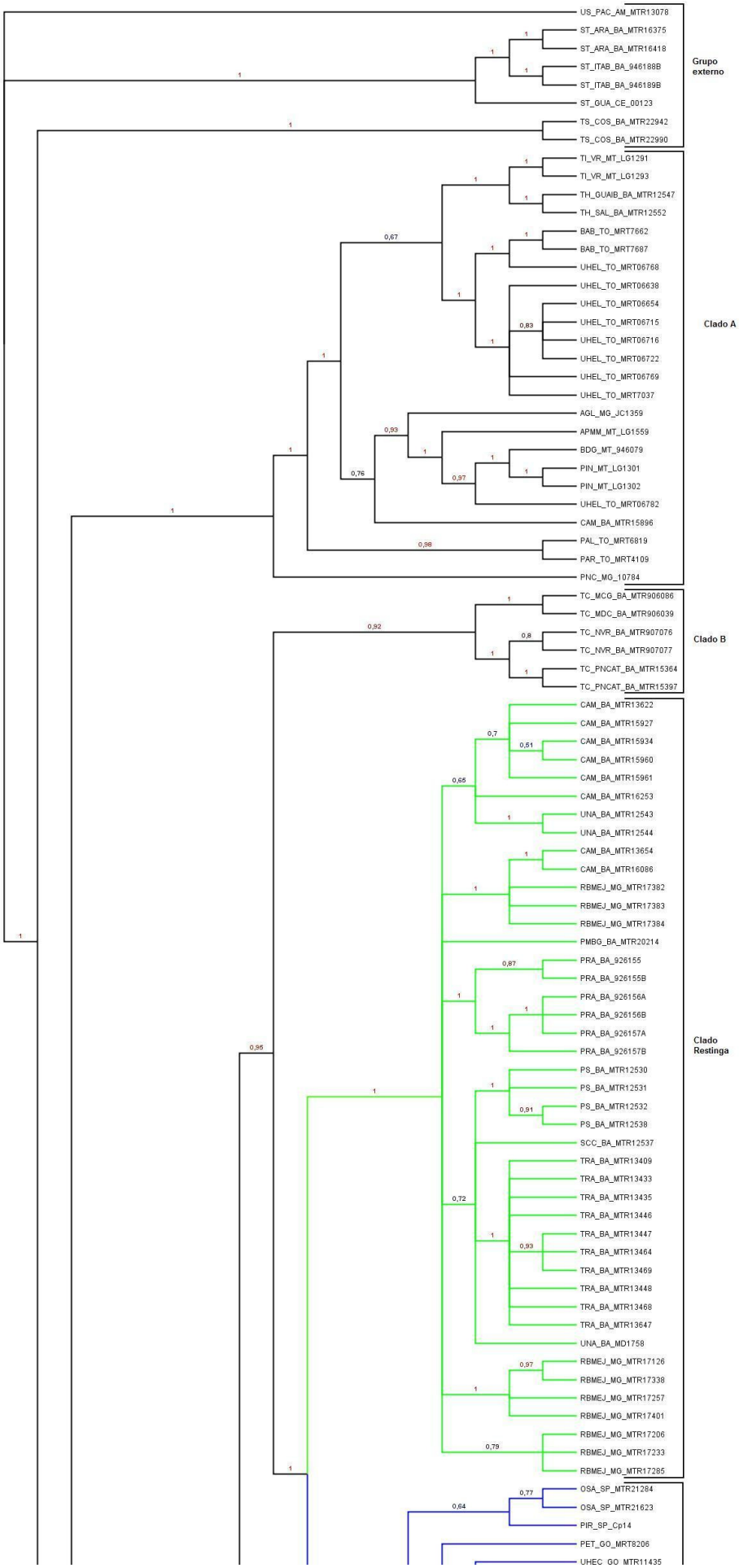
Para as reconstruções por Parcimônia o número de árvores obtidas e a melhor pontuação para as matrizes nuclear foram 80.600 árvores / 174, mitocondrial 71.600 árvores / 1.599 e evidência total 20.900 árvores / 1.794.

Os resultados obtidos a partir da Análise Bayesiana **(AB)** e Análise de Parcimônia **(AP)** mostraram que *T. torquatus* juntamente com *T. cocorobensis* formam um complexo não monofilético de populações bastante estruturadas com alguns agrupamentos monofiléticos geograficamente coerentes. Paralelamente, algumas populações ou indivíduos são recuperados de modo desorganizado, sem associação com estes principais clados, sugerindo eventos de hibridação provocados ou não pelo transporte antrópico. Embora a relação entre os agrupamentos principais obtidos não seja recuperada com suporte robusto, os dois métodos empregados resultaram em topologias muito semelhantes nas análises

mitocondriais e de evidência total permitindo recuperar sete clados, embora nem sempre com alto suporte Destes, três não tiveram as suas relações corroboradas em todas as análises, sendo que alguns incluem espécies que a princípio faziam parte do grupo-externo (clado A, B e grupo C). Os outros quatro foram considerados clados principais dentro de *T. torquatus* pois foram recuperados como linhagens monofiléticas em todas as análises independentes (clado Restinga, Centro-sul, Tipo e Leste), tanto por inferência Bayesiana como Parcimônia, não só para os dados concatenados, como para os genes mitocondriais individualmente.

Todas as amostras foram identificadas com siglas para as localidades. As amostras de *T. torquatus* possuem apenas as siglas das localidades e os números de identificação, já os indivíduos de outras espécies e gêneros possuem tanto siglas para os nomes, para as localidades e os números de identificação. Estas siglas se encontram no Anexo IV e a árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total, com comprimento de ramos se encontra no Anexo V.

A topologia com melhor resolução e suportes robustos para os sete clados foi obtida através da **AB** por evidência total. Os quatro clados principais recuperados como linhagens monofiléticas estão destacados com cores (Figura 4).


US_PAC_AM_MTR13078
ST_ARA_BA_MTR16375
ST_ARA_BA_MTR16418
ST_ITAB_BA_946188B
ST_ITAB_BA_946189B
ST_GUA_CE_00123
TS_COS_BA_MTR22942
TS_COS_BA_MTR22990
Grupo externo
TI_VR_MT_LG1291
TI_VR_MT_LG1293
TH_GUAIB_BA_MTR12547
TH_SAL_BA_MTR12552
BAB_TO_MRT7662
BAB_TO_MRT7687
UHEL_TO_MRT06768
UHEL_TO_MRT06638
UHEL_TO_MRT06654
UHEL_TO_MRT06715
UHEL_TO_MRT06716
UHEL_TO_MRT06722
UHEL_TO_MRT06769
UHEL_TO_MRT7037
AGL_MG_JC1359
APMM_MT_LG1559
BDG_MT_946079
PIN_MT_LG1301
PIN_MT_LG1302
UHEL_TO_MRT06782
CAM_BA_MTR15896
PAL_TO_MRT6819
PAR_TO_MRT4109
PNC_MG_10784
Clado A
TC_MCG_BA_MTR906086
TC_MDC_BA_MTR906039
TC_NVR_BA_MTR907076
TC_NVR_BA_MTR907077
TC_PNCAT_BA_MTR15364
TC_PNCAT_BA_MTR15397
Clado B
CAM_BA_MTR13622
CAM_BA_MTR15927
CAM_BA_MTR15934
CAM_BA_MTR15960
CAM_BA_MTR15961
CAM_BA_MTR16253
UNA_BA_MTR12543
UNA_BA_MTR12544
CAM_BA_MTR13654
CAM_BA_MTR16086
RBMEJ_MG_MTR17382
RBMEJ_MG_MTR17383
RBMEJ_MG_MTR17384
PMBG_BA_MTR20214
PRA_BA_926155
PRA_BA_926155B
PRA_BA_926156A
PRA_BA_926156B
PRA_BA_926157A
PRA_BA_926157B
PS_BA_MTR12530
PS_BA_MTR12531
PS_BA_MTR12532
PS_BA_MTR12538
SCC_BA_MTR12537
TRA_BA_MTR13409
TRA_BA_MTR13433
TRA_BA_MTR13435
TRA_BA_MTR13446
TRA_BA_MTR13447
TRA_BA_MTR13464
TRA_BA_MTR13469
TRA_BA_MTR13448
TRA_BA_MTR13468
TRA_BA_MTR13647
UNA_BA_MD1758
RBMEJ_MG_MTR17126
RBMEJ_MG_MTR17338
RBMEJ_MG_MTR17257
RBMEJ_MG_MTR17401
RBMEJ_MG_MTR17206
RBMEJ_MG_MTR17233
RBMEJ_MG_MTR17285
Clado Restinga
OSA_SP_MTR21284
OSA_SP_MTR21623
PIR_SP_Cp14
PET_GO_MRT8206
UHEC_GO_MTR11435

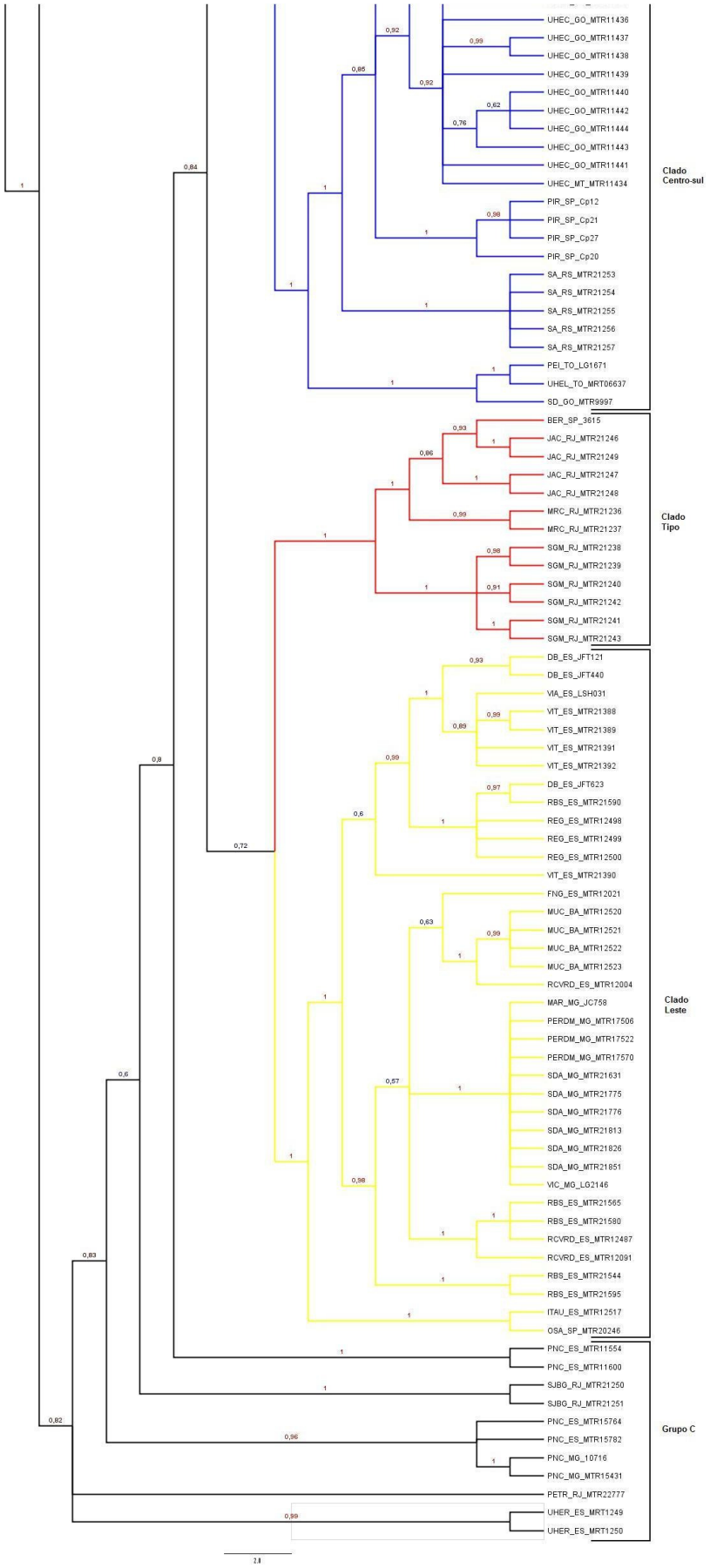



**Figura 4:** Árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total. Os números acima dos ramos representam as probabilidades posteriores.

Para destacar as relações entre estes clados foi feita uma árvore com os ramos colapsados. Os clados foram evidenciados com as seguintes cores: clado A - cinza, clado B - preto, clado Restinga - verde, clado Centro-sul - azul, clado Tipo - vermelho, clado Leste - amarelo e grupo C - rosa.

O clado A é irmão do grupo C. Já internamente observou-se duas grandes ramificações. Uma que agrupa o clado B como grupo-irmão dos clados Restinga e Centro-sul com suporte de 95%. A outra agrupa o clado Tipo como grupo-irmão do clado Leste com suporte baixo de 72%. Exceto o clado B e o grupo C, o qual não teve suas relações internas resolvidas, todos os demais clados apresentaram suportes de 100% (Figura 5).

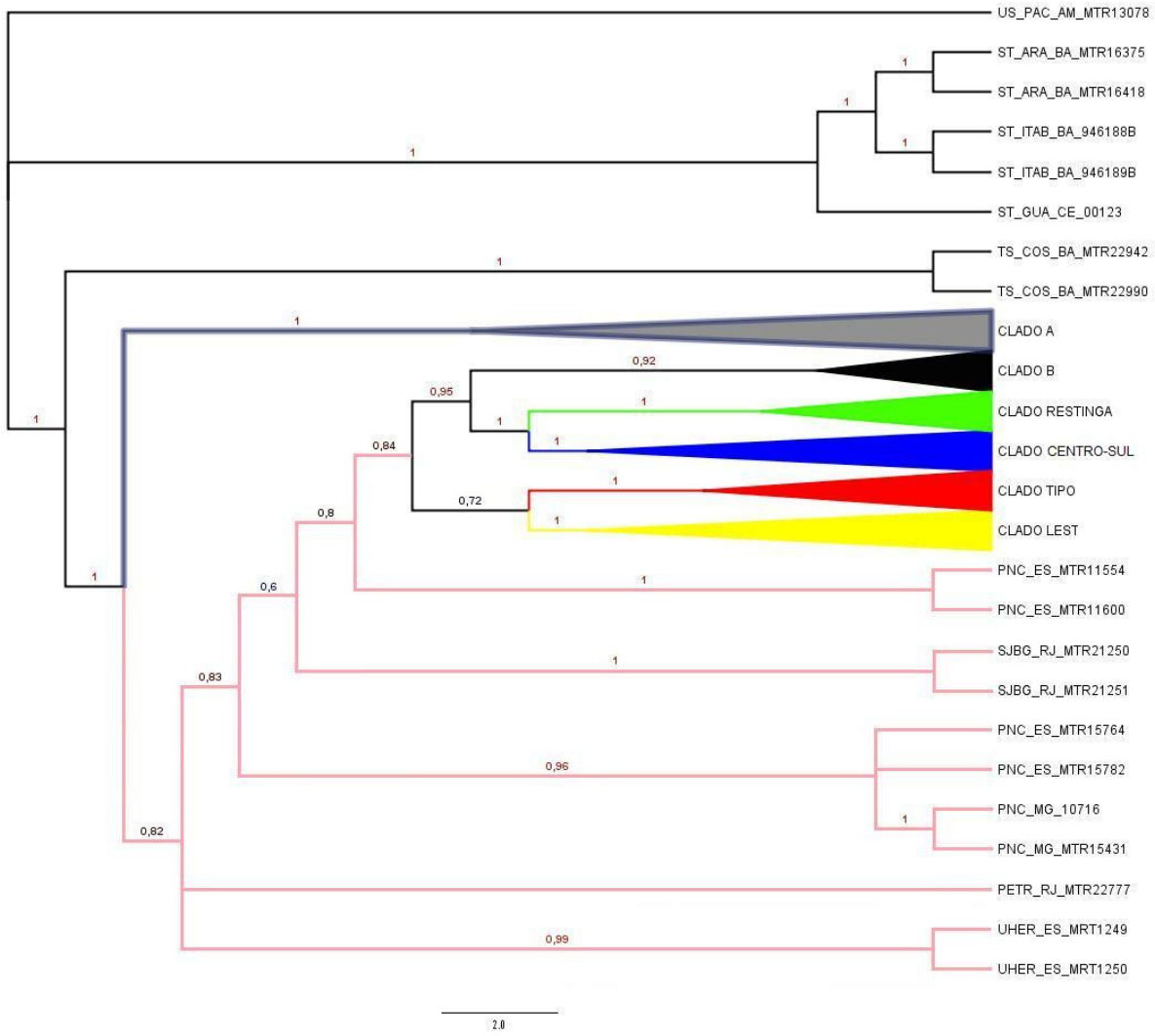


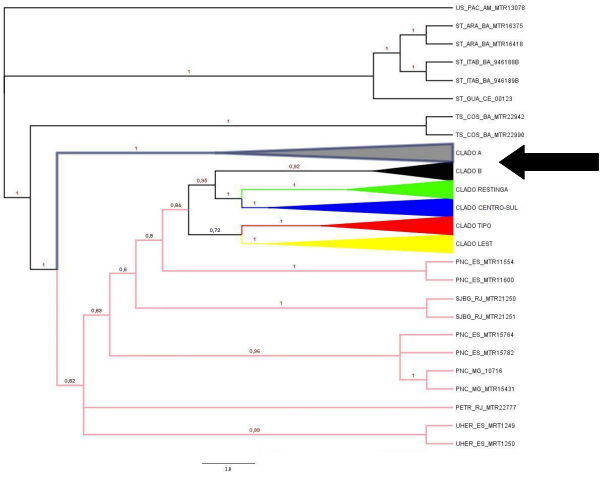

**Figura 5:** Árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total com destaque para as linhagens encontradas. Os clados foram colapsados e os números acima dos ramos representam as probabilidades posteriores.

O clado A é composto por duas espécies de *Tropidurus*, *T. insulanus* e *T. hispidus* e diversas amostras de *T. torquatus* do Tocantins, Minas Gerais, Mato Grosso e Bahia (Figura 6).

Alguns indivíduos recuperados no clado A não foram recuperados com os demais da mesma localidade. Um deles é de Camacan / BA (MTR 15896) que não foi recuperado no clado Restinga aonde estão todos os outros indivíduos desta localidade. Outra amostra foi do Parque Nacional do Caparaó / MG (10784) que foi recuperada como irmã de todos os indivíduos do clado "A", enquanto os demais dessa mesma localidade são agrupados entre eles com suportes altos no grupo C.

O clado B inclui apenas populações isoladas de *T. cocorobensis* das localidades de Mucugê / BA, Morro do Chapéu / BA, Nova Rodelas / BA e Parque Nacional do Catimbau / PE (Figura 6).

Este clado foi recuperado como monofilético e irmão dos clados Restinga e Centro-sul e suas relações internas também se mantiveram na maioria das análises.



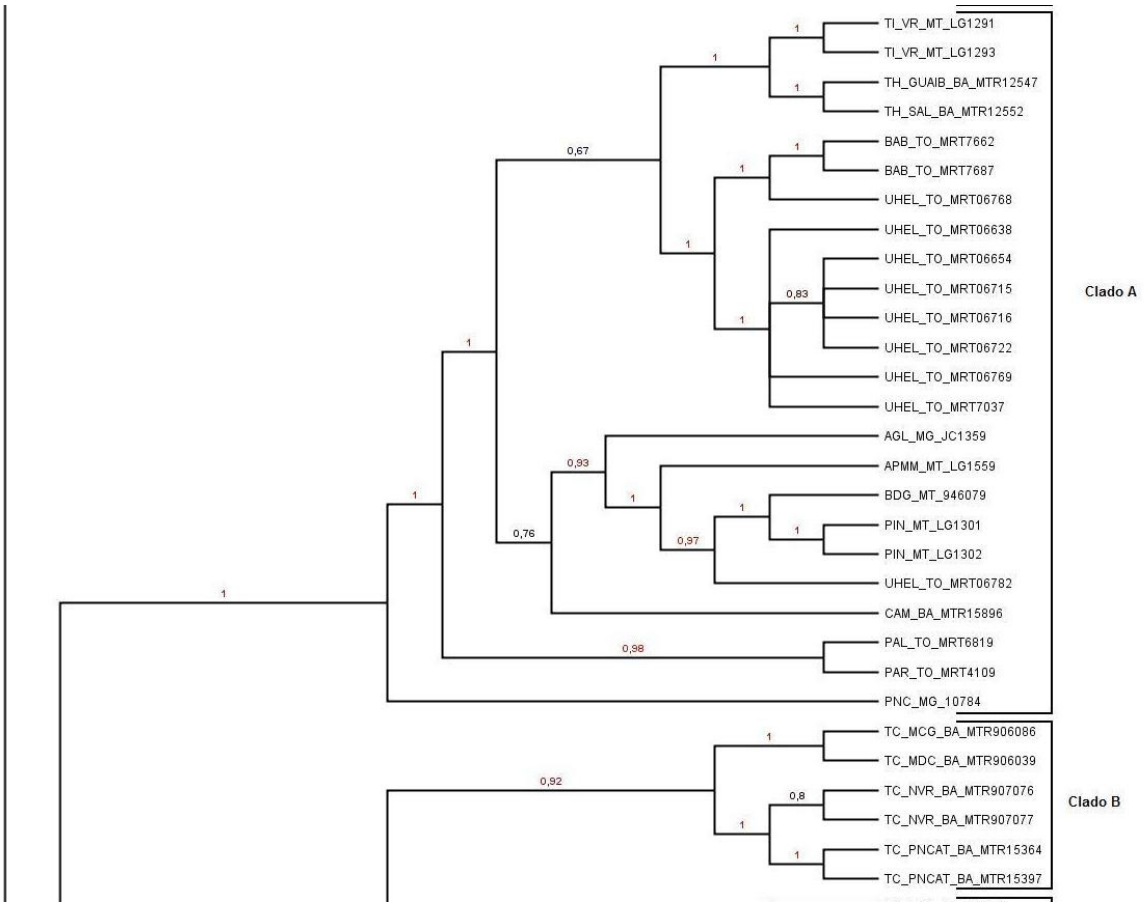
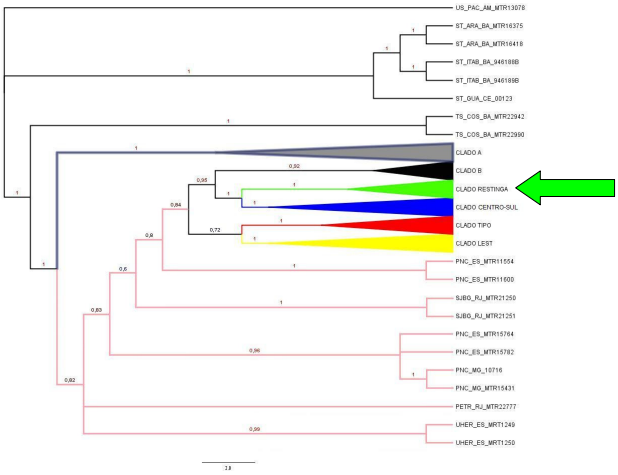




**Figura 6**: Destaque das relações internas dentro do Clado A e B na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total.

O clado Restinga é composto pelas populações do Sul da Bahia e nordeste de Minas Gerais incluindo as localidades Península de Maraú-Barra Grande / BA, Reserva Biológica da Mata Escura-Jequitinhonha / MG, Santa Cruz de Cabrália / BA, Una / BA, Camacan / BA, Prado / BA, Porto Seguro / BA e Trancoso / BA.

Este clado apresenta um suporte alto em todas as análises. Nesta análise este clado foi recuperado com suporte de 100% (probabilidade posterior) tanto para os dados mitocondriais como para evidência total. As relações dentro do clado recuperam algumas linhagens bem estruturadas de acordo com as localidades, são elas: Prado / BA, Porto Seguro / BA e Trancoso / BA. Todos com suporte de 100% (Figura 7).



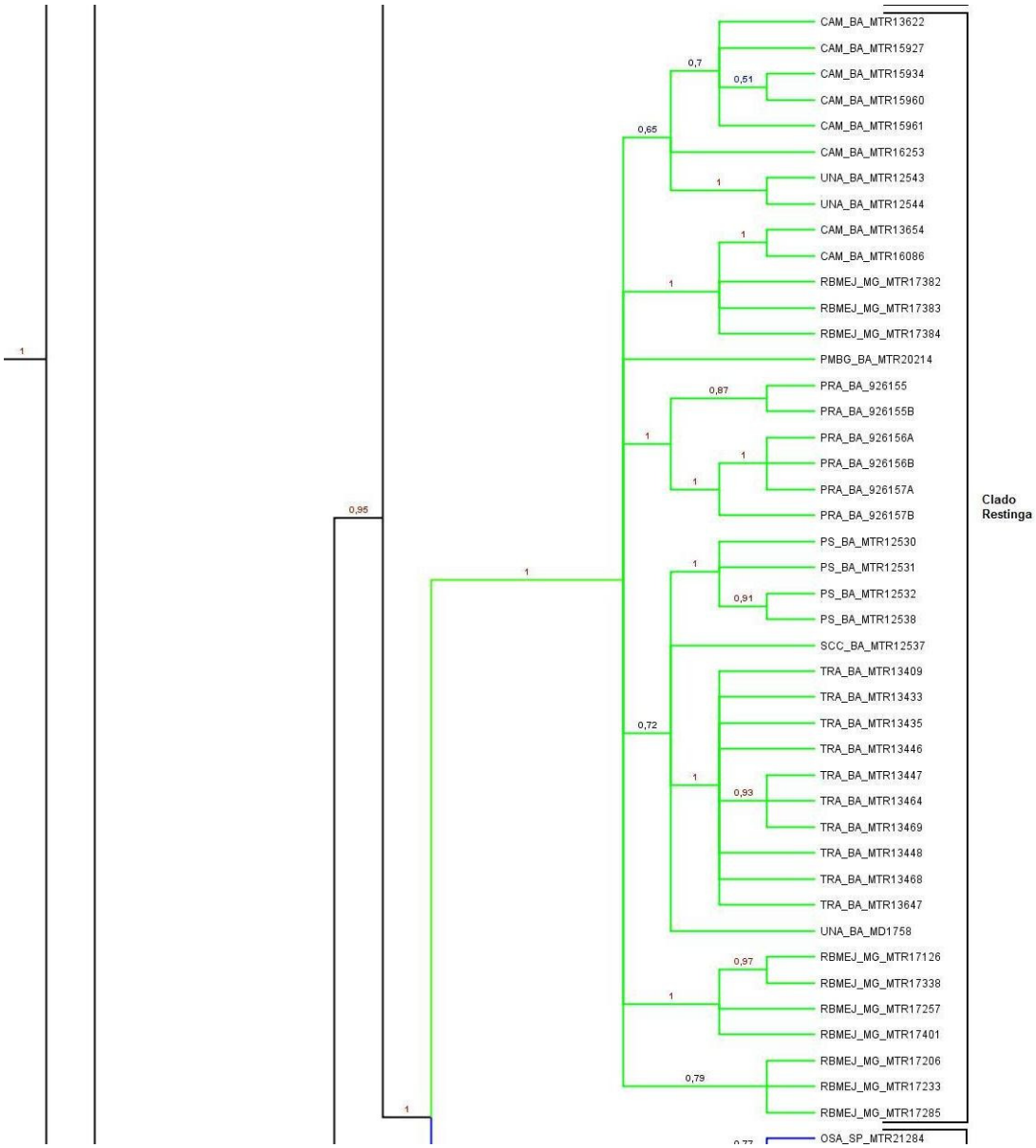
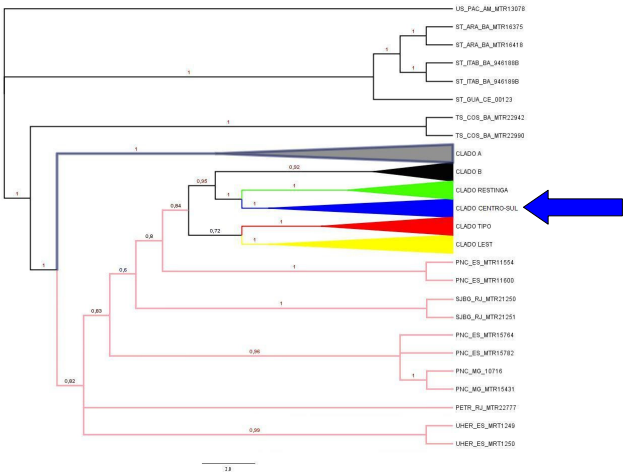




**Figura 7**: Destaque das relações internas dentro do Clado Restinga na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total.

O clado Centro-sul é composto por populações do Centro-sul do Brasil incluindo as localidades Osasco / SP, Piracicaba / SP, Petrolina / GO, Usina Hidrelétrica de Corumbá-Luziania / GO, Usina Hidrelétrica de Corumbá-Itiquira / MT, Santo Antão-Santa Maria / RS, Peixe / TO, Usina Hidrelétrica de Lajeado / TO e São Domingos / GO.

Este clado apresenta um suporte alto em todas as análises. Nesta análise este clado foi recuperado com suporte de 100% (probabilidade posterior) tanto para os dados mitocondriais como para evidência total. As relações dentro do clado recuperam algumas linhagens bem estruturadas de acordo com as localidades, são elas: Santo Antão-Santa Maria / RS e Piracicaba / SP, para esta última localidade foi encontrada a exceção de um indíviduo que não se agrupa com os demais (Piracicaba / SP, Cp14). Todos com suporte de 100% (Figura 8).



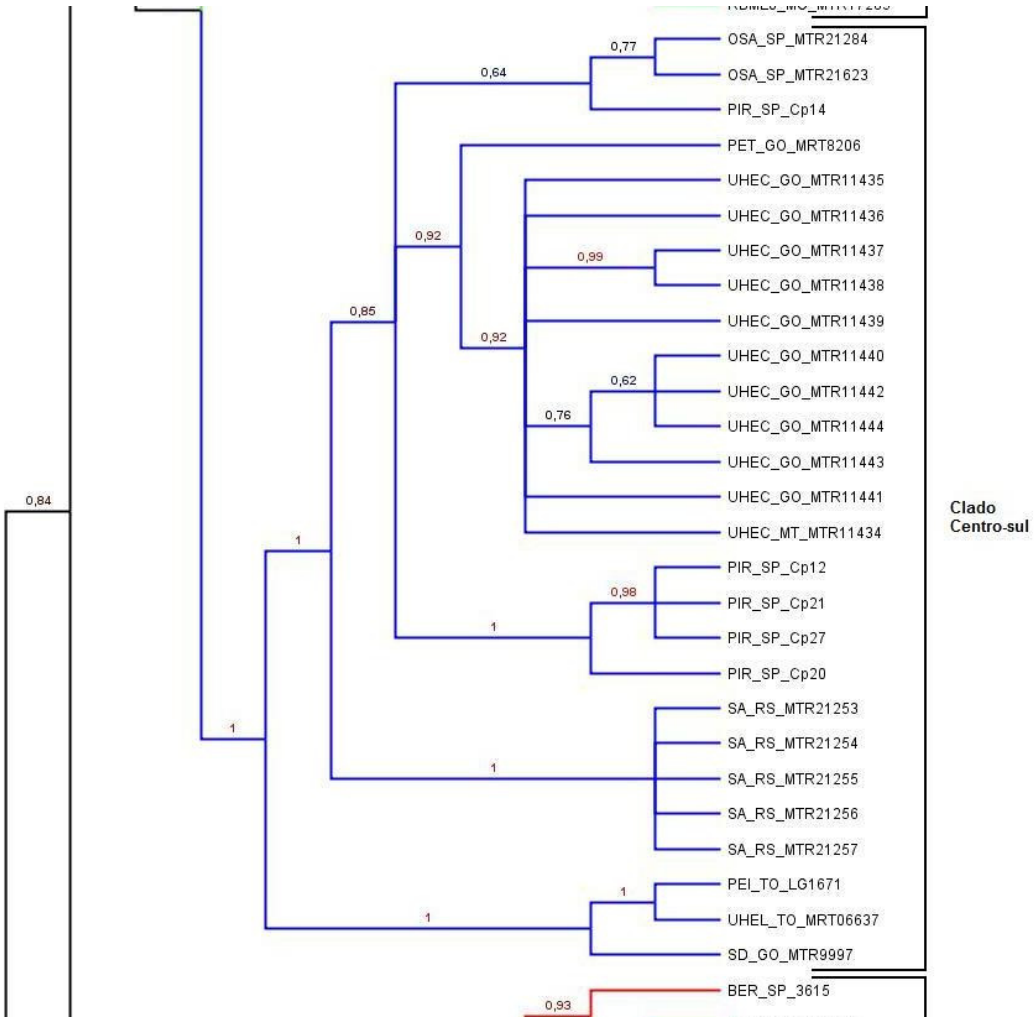
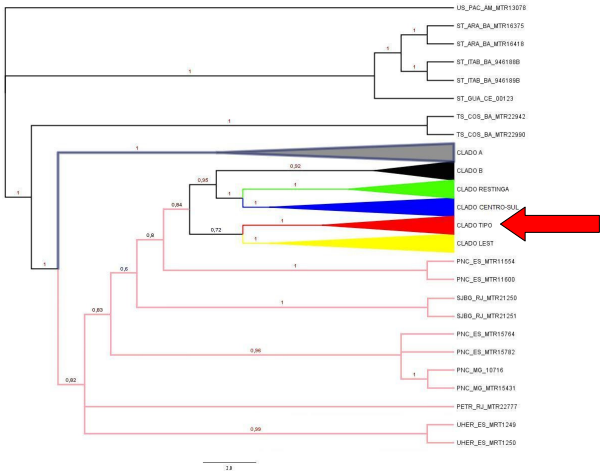




**Figura 8**: Destaque das relações internas dentro do Clado Centro-sul na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total.

O clado Tipo é composto pelas populações do sudeste do Rio de Janeiro e litoral paulista incluindo as localidades Bertioga / SP, Restinga de Jacarepiá-Saquarema / RJ, Restinga de Maricá-Barra de Maricá / RJ e Restinga da Marambaia-São Gonçalo / RJ.

O clado Tipo também é recuperado com suporte alto em todas as análises. Nesta análise este clado foi recuperado com suporte de 100% (probabilidade posterior) tanto para os dados mitocondriais como por evidência total. Nas relações dentro do clado há a recuperação de um clado com populações da Restinga da Marambaia-São Gonçalo / RJ, porém este clado foi recuperado porque nesta análise não foi incluída a localidade de Ilha Grande-Praia Lopes Mendes devido a ineficiência da amplificação dos genes nucleares, na árvore mitocondrial estas duas localidades aparecem em um clado com mais dois exemplares da Restinga de Jacarepiá-Saquarema / RJ com suporte alto (Figura 9).



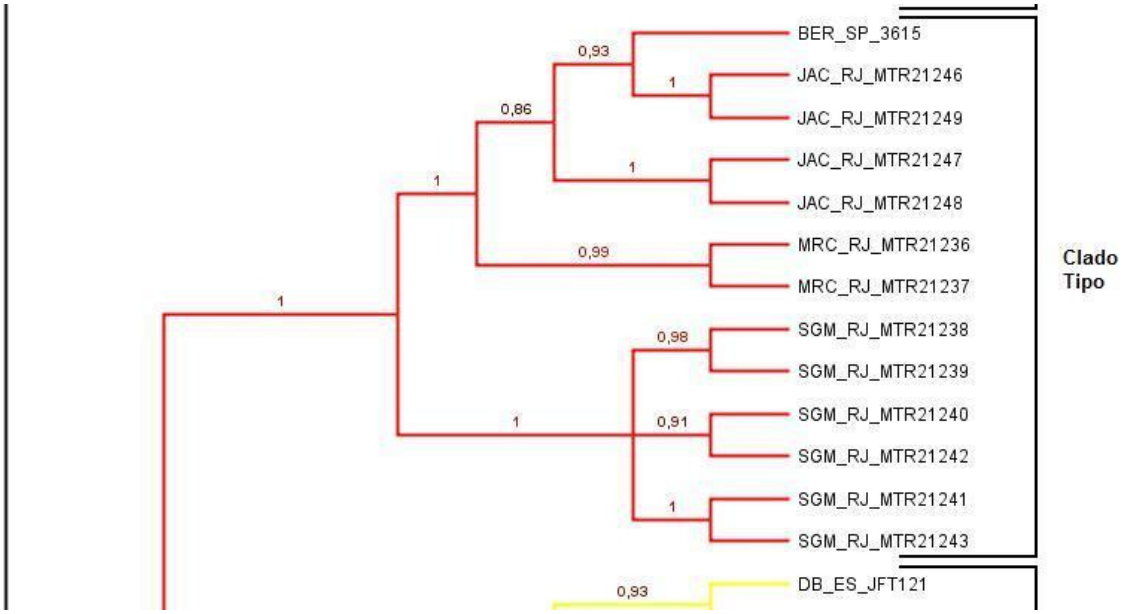




**Figura 9**: Destaque das relações internas dentro do Clado Tipo na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total.

O clado Leste é composto por populações do Leste de Minas Gerais e Espírito Santo incluindo as localidades Floresta Nacional de Goytacazes / ES, Mucuri / BA, Reserva da Companhia Vale do Rio Doce-Linhares / ES, Mariana / MG, Parque Estadual do Rio Doce-Marliéria / MG, Serra dos Alves / MG, Viçosa / MG, Reserva Biológica de Sooretama / ES, Itaúnas / ES e Osasco / SP.

O clado Leste também é recuperado com suporte alto em todas as análises. Nesta análise este clado foi recuperado com suporte de 100% (probabilidade posterior) tanto para os dados mitocondriais como para evidência total. As relações internas recuperam uma linhagem monofilética de acordo com a localidade de Mucuri / BA (Figura 10).

Neste clado chamou a atenção um indivíduo de Itaúnas / ES (MTR 12517) ter sido recuperado como grupo-irmão de um de Osasco / SP (MTR 20246) em todas as análises. Outro sinal de uma possível introdução humana. Para a localidade de Itaúnas / ES não há muito o que inferir pois havia apenas duas amostras deste local, e somente uma foi sequenciada com sucesso para todos os genes. Já para a localidade de Osasco / SP é possível inferir a ocorrência de algum evento de introdução, uma vez que, foram sequenciados mais dois indivíduos desta localidade que se agrupam no clado Centro-sul com ou próximos de linhagens de Piracicaba / SP, o que, geograficamente, faz muito mais sentido.

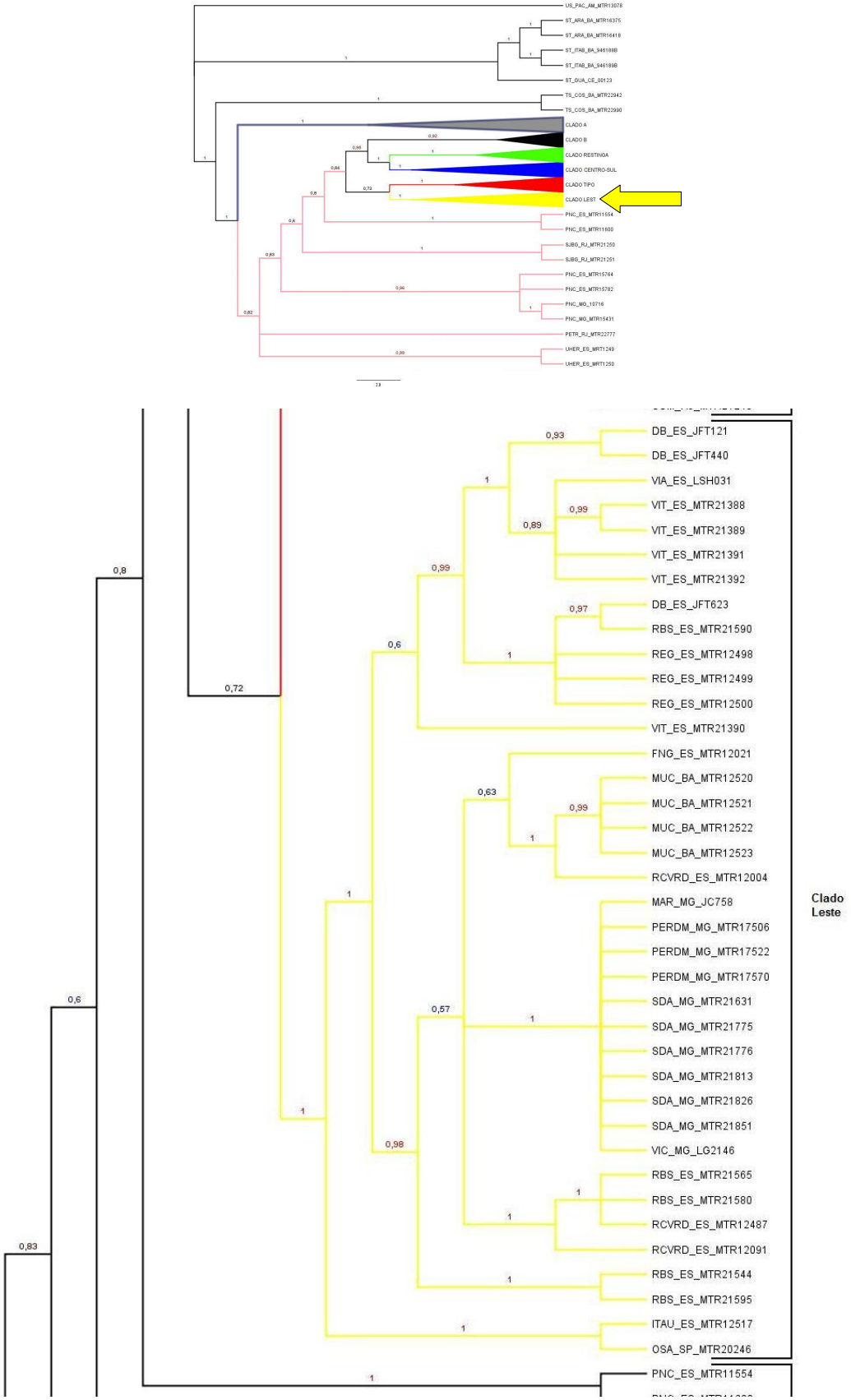
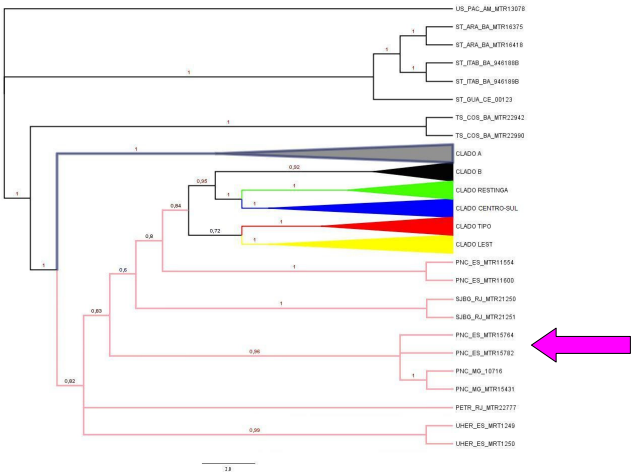



**Figura 10**: Destaque das relações internas dentro do Clado Leste na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total.

O grupo C é composto por populações aparentemente sem relações de parentesco e/ou geográficas de Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro e Bahia.

Estas populações formam um grupo mais basal aos demais clados com suportes e índices baixos na análise por inferência Bayesiana que não foi corroborada pela Parcimônia. A amostra da localidade de Petrópolis / RJ é recuperada como uma politomia, porém esta localidade já havia chamado a atenção de Rodrigues no extenso estudo sobre a sistemática, ecologia e zoogeografia do grupo *torquatus* feito em 1987 como uma localidade dita intermediária, já que apresentava os dois morfotipos, litorâneo e interiorano. As outras linhagens deste grupo são do Parque Nacional do Caparaó / ES e MG e da Restinga de Grussaí-São João da Barra / RJ e Usina Hidrelétrica de Rosal / ES. Um exemplar de Una / BA (MTR 21387) nas análises concatenadas para os dados mitocondriais é recuperado numa politomia próximo dessas linhagens, não sendo recuperado, devido a ausência de dados, nas análises por evidência total com os outros exemplares da mesma localidade que se encontram no clado Restinga (Figura 11).



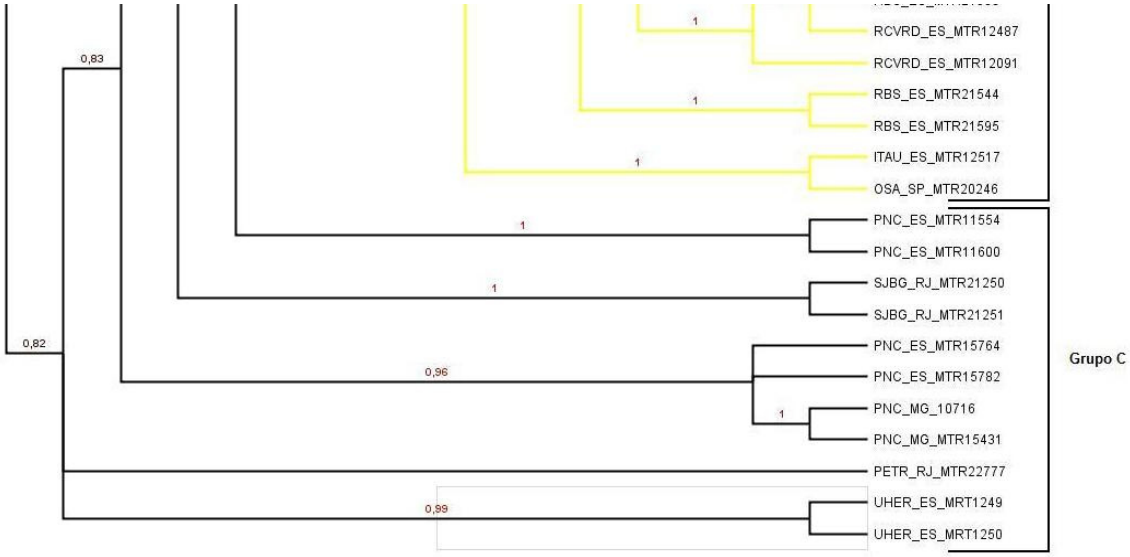
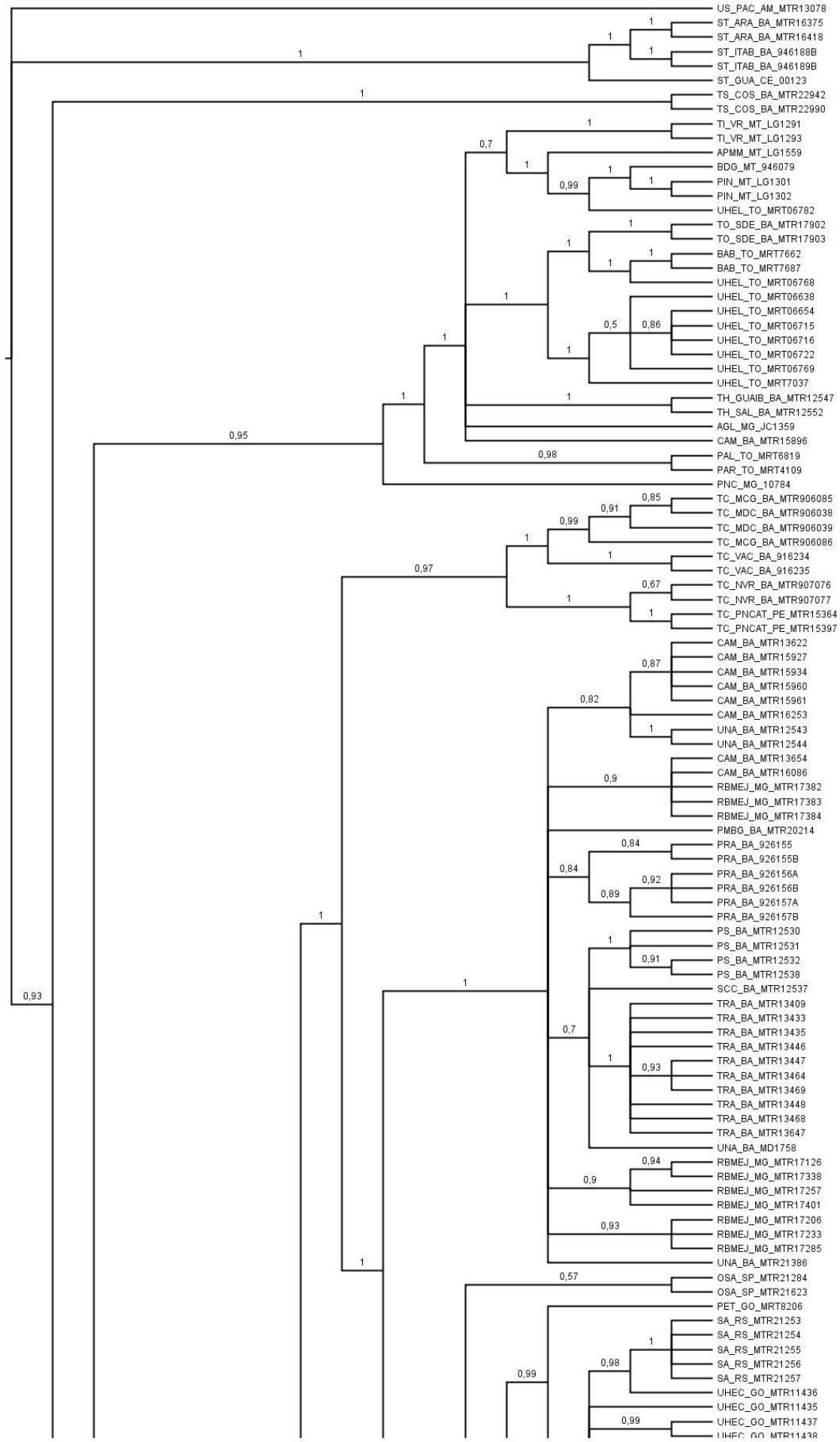




**Figura 11**: Destaque das relações internas dentro do Grupo C na árvore obtida por inferência Bayesiana, por evidência total.

A árvore obtida por inferência Bayesiana para os dados mitocondriais concatenados corrobora a **AB** feita por evidência total e os sete clados são recuperados. Exceto pela inclusão de amostras de outra espécie de *Tropidurus*, *T. oreadicus*, as quais foram recuperadas no clado A, uma amostra de Una / BA (MTR 21387) recuperada no grupo C e uma linhagem bem estruturada de acordo com a localidade de Ilha Grande-Praia Lopes Mendes / RJ no clado Tipo (Figura 12).


US_PAC_AM_MTR13078
ST_ARA_BA_MTR16375
ST_ARA_BA_MTR16418
ST_ITAB_BA_946188B
ST_ITAB_BA_946189B
ST_GUA_CE_00123
TS_COS_BA_MTR22942
TS_COS_BA_MTR22990
TI_VR_MT_LG1291
TI_VR_MT_LG1293
APMM_MT_LG1559
BDG_MT_946079
PIN_MT_LG1301
PIN_MT_LG1302
UHEL_TO_MRT06782
TO_SDE_BA_MTR17902
TO_SDE_BA_MTR17903
BAB_TO_MRT7662
BAB_TO_MRT7687
UHEL_TO_MRT06768
UHEL_TO_MRT06638
UHEL_TO_MRT06654
UHEL_TO_MRT06715
UHEL_TO_MRT06716
UHEL_TO_MRT06722
UHEL_TO_MRT06769
UHEL_TO_MRT7037
TH_GUAIB_BA_MTR12547
TH_SAL_BA_MTR12552
AGL_MG_JC1359
CAM_BA_MTR15896
PAL_TO_MRT6819
PAR_TO_MRT4109
PNC_MG_10784
TC_MCG_BA_MTR906085
TC_MDC_BA_MTR906038
TC_MDC_BA_MTR906039
TC_MCG_BA_MTR906086
TC_VAC_BA_916234
TC_VAC_BA_916235
TC_NVR_BA_MTR907076
TC_NVR_BA_MTR907077
TC_PNCAT_PE_MTR15364
TC_PNCAT_PE_MTR15397
CAM_BA_MTR13622
CAM_BA_MTR15927
CAM_BA_MTR15934
CAM_BA_MTR15960
CAM_BA_MTR15961
CAM_BA_MTR16253
UNA_BA_MTR12543
UNA_BA_MTR12544
CAM_BA_MTR13654
CAM_BA_MTR16086
RBMEJ_MG_MTR17382
RBMEJ_MG_MTR17383
RBMEJ_MG_MTR17384
PMBG_BA_MTR20214
PRA_BA_926155
PRA_BA_926155B
PRA_BA_926156A
PRA_BA_926156B
PRA_BA_926157A
PRA_BA_926157B
PS_BA_MTR12530
PS_BA_MTR12531
PS_BA_MTR12532
PS_BA_MTR12538
SCC_BA_MTR12537
TRA_BA_MTR13409
TRA_BA_MTR13433
TRA_BA_MTR13435
TRA_BA_MTR13446
TRA_BA_MTR13447
TRA_BA_MTR13464
TRA_BA_MTR13469
TRA_BA_MTR13448
TRA_BA_MTR13468
TRA_BA_MTR13647
UNA_BA_MD1758
RBMEJ_MG_MTR17126
RBMEJ_MG_MTR17338
RBMEJ_MG_MTR17257
RBMEJ_MG_MTR17401
RBMEJ_MG_MTR17206
RBMEJ_MG_MTR17233
RBMEJ_MG_MTR17285
UNA_BA_MTR21386
OSA_SP_MTR21284
OSA_SP_MTR21623
PET_GO_MRT8206
SA_RS_MTR21253
SA_RS_MTR21254
SA_RS_MTR21255
SA_RS_MTR21256
SA_RS_MTR21257
UHEC_GO_MTR11436
UHEC_GO_MTR11435
UHEC_GO_MTR11437

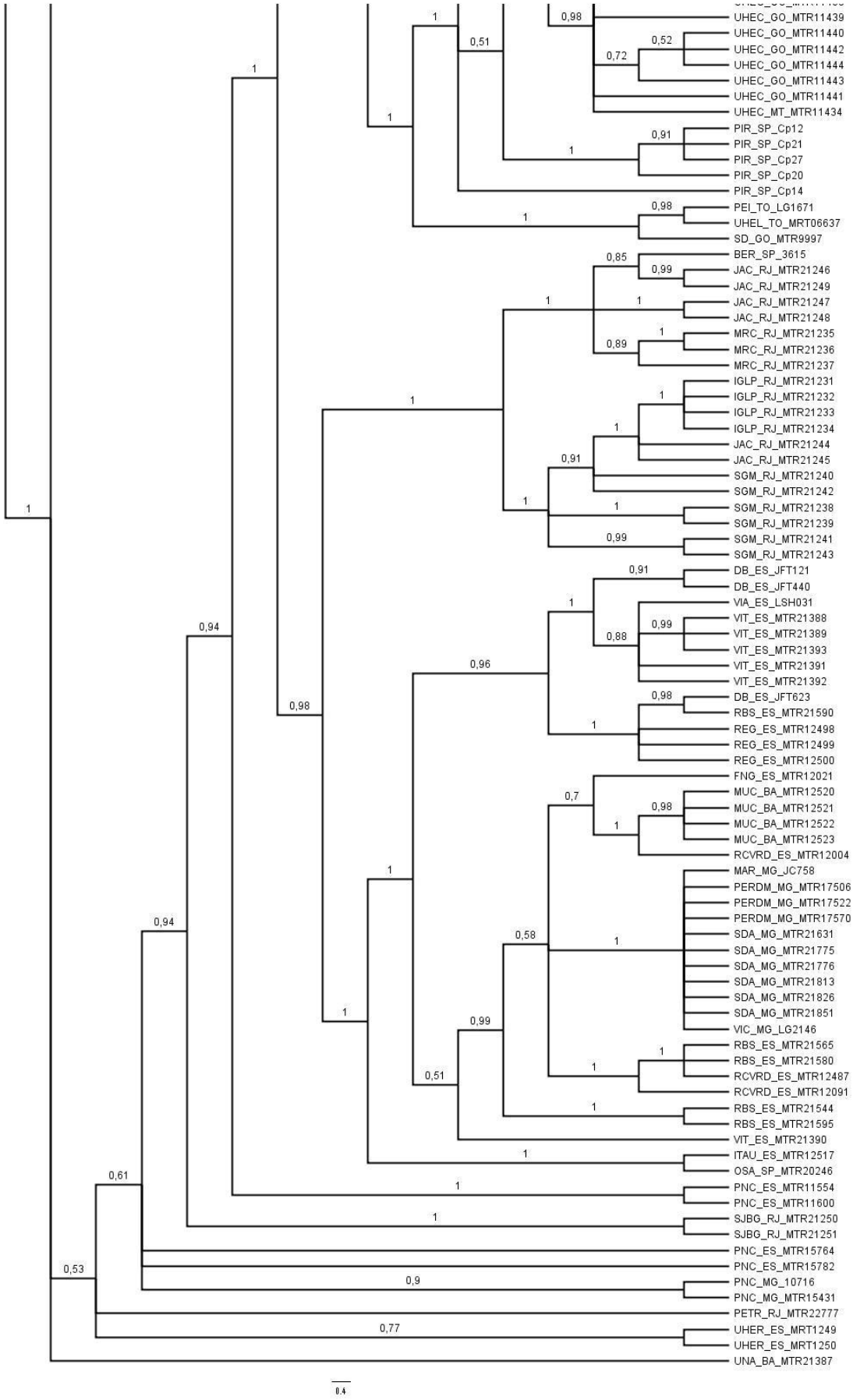



**Figura 12:** Árvore obtida por inferência Bayesiana para os dados mitocondriais. Os números acima dos ramos representam as probabilidades posteriores.

A árvore obtida por inferência Bayesiana para os dados nucleares concatenados não apresentou uma topologia bem resolvida, o que se observa é uma grande politomia com os *T. torquatus*, com um ou outro clado pouco resolvido internamente, e um clado com outras espécies de *Tropidurus* (*T. insulanus, T. hispidus* e *T. cocorobensis*) com suporte baixo de 91% (Figura 13).

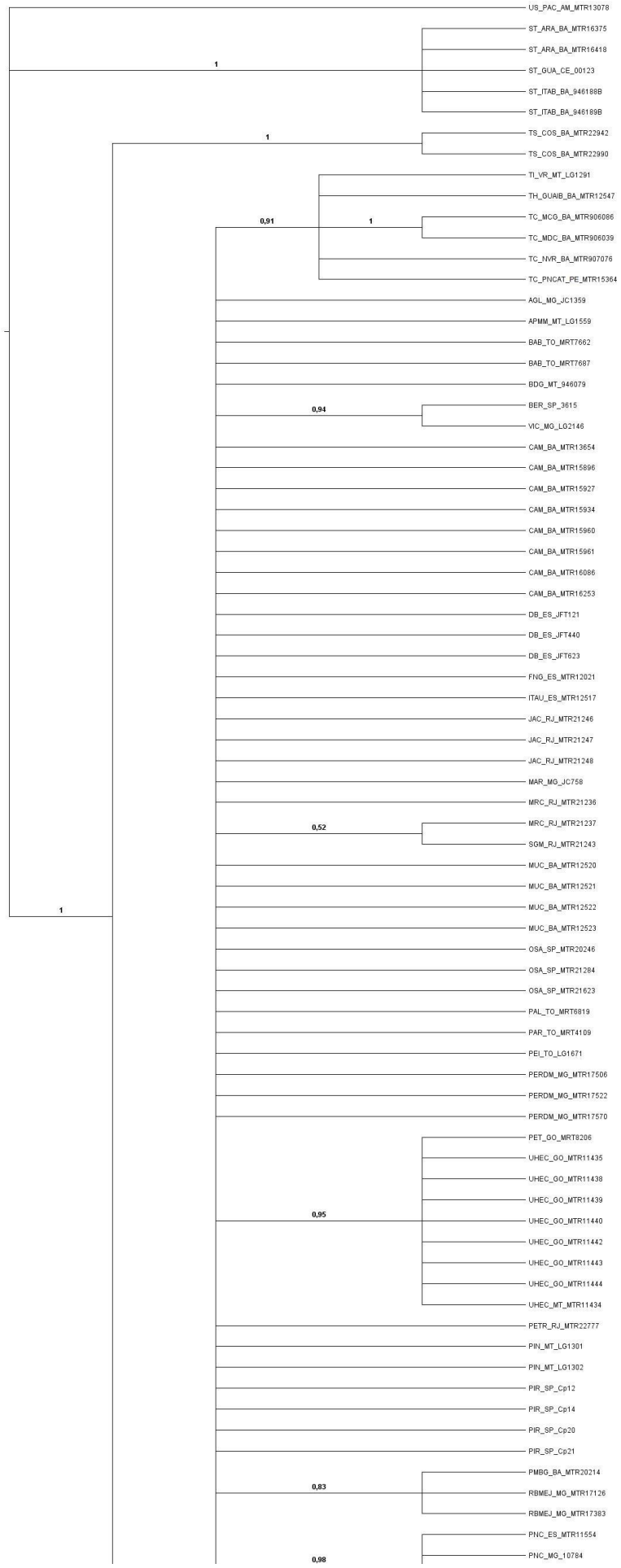
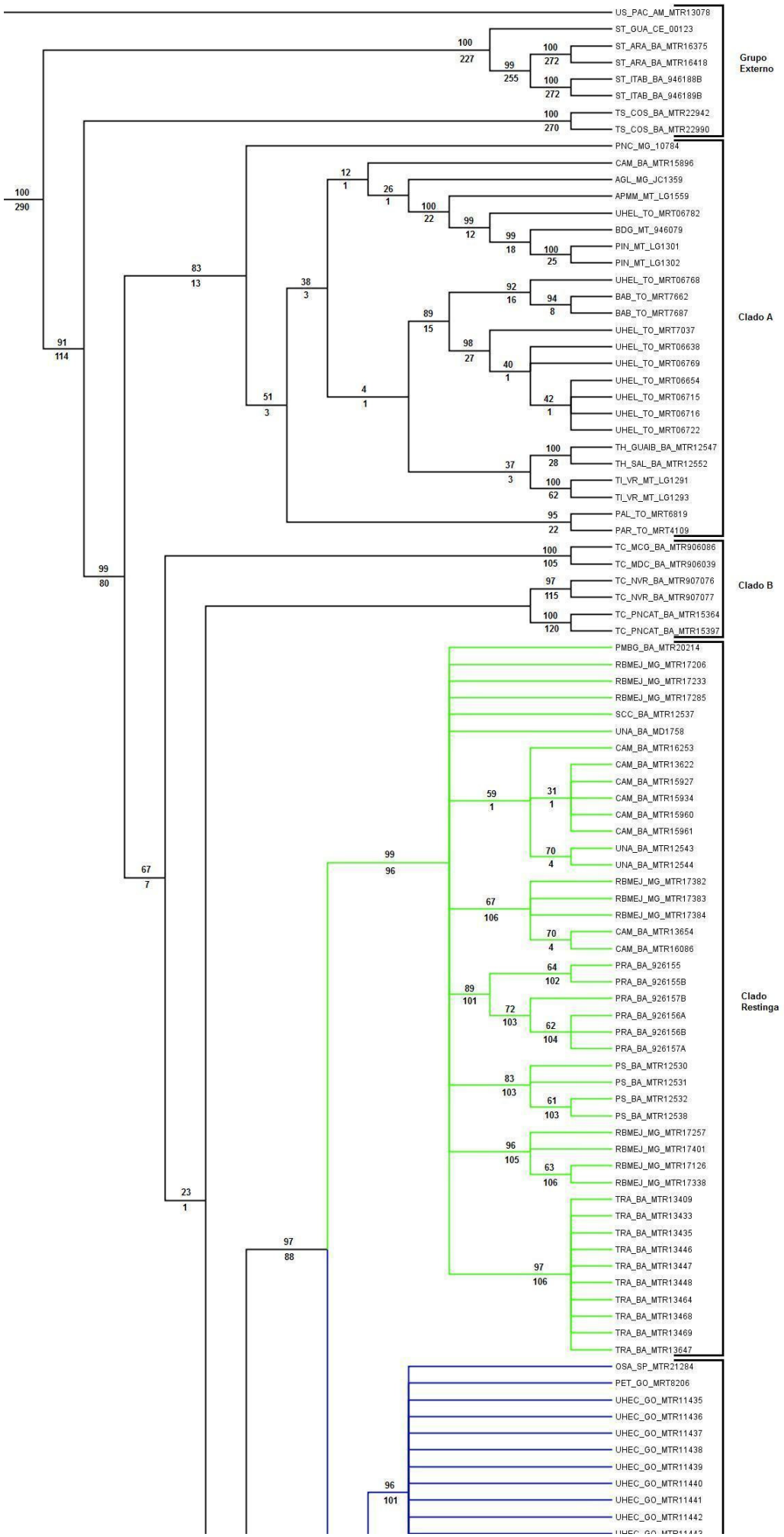

US_PAC_AM_MTR13078
ST_ARA_BA_MTR16375
ST_ARA_BA_MTR16418
ST_GUA_CE_00123
ST_ITAB_BA_946188B
ST_ITAB_BA_946189B
TS_COS_BA_MTR22942
TS_COS_BA_MTR22990
TI_VR_MT_LG1291
TH_GUAIB_BA_MTR12547
TC_MCG_BA_MTR906086
TC_MDC_BA_MTR906039
TC_NVR_BA_MTR907076
TC_PNCAT_PE_MTR15364
AGL_MG_JC1359
APMM_MT_LG1559
BAB_TO_MRT7662
BAB_TO_MRT7687
BDG_MT_946079
BER_SP_3615
VIC_MG_LG2146
CAM_BA_MTR13654
CAM_BA_MTR15896
CAM_BA_MTR15927
CAM_BA_MTR15934
CAM_BA_MTR15960
CAM_BA_MTR15961
CAM_BA_MTR16086
CAM_BA_MTR16253
DB_ES_JFT121
DB_ES_JFT440
DB_ES_JFT623
FNG_ES_MTR12021
ITAU_ES_MTR12517
JAC_RJ_MTR21246
JAC_RJ_MTR21247
JAC_RJ_MTR21248
MAR_MG_JC758
MRC_RJ_MTR21236
MRC_RJ_MTR21237
SGM_RJ_MTR21243
MUC_BA_MTR12520
MUC_BA_MTR12521
MUC_BA_MTR12522
MUC_BA_MTR12523
OSA_SP_MTR20246
OSA_SP_MTR21284
OSA_SP_MTR21623
PAL_TO_MRT6819
PAR_TO_MRT4109
PEI_TO_LG1671
PERDM_MG_MTR17506
PERDM_MG_MTR17522
PERDM_MG_MTR17570
PET_GO_MRT8206
UHEC_GO_MTR11435
UHEC_GO_MTR11438
UHEC_GO_MTR11439
UHEC_GO_MTR11440
UHEC_GO_MTR11442
UHEC_GO_MTR11443
UHEC_GO_MTR11444
UHEC_MT_MTR11434
PETR_RJ_MTR22777
PIN_MT_LG1301
PIN_MT_LG1302
PIR_SP_Cp12
PIR_SP_Cp14
PIR_SP_Cp20
PIR_SP_Cp21
PMBG_BA_MTR20214
RBMEJ_MG_MTR17126
RBMEJ_MG_MTR17383
PNC_ES_MTR11554
PNC_MG_10784
1
1
0,91
1
0,94
0,52
1
0,95
0,83
0,98

**Figura 13:** Árvore obtida por inferência Bayesiana para os dados nucleares. Os números acima dos ramos representam as probabilidades posteriores.

Na análise por Parcimônia, evidência total, ocorre a recuperação dos sete clados observados na **AB** e sustenta as quatro linhagens monofiléticas principais (Restinga, Centro-sul, Tipo e Leste, destacadas com as mesmas cores) com suporte de bootstrap e índice de decaimento de Bremer altos (Figura 14).


US_PAC_AM_MTR13078
ST_GUA_CE_00123
ST_ARA_BA_MTR16375
ST_ARA_BA_MTR16418
ST_ITAB_BA_946188B
ST_ITAB_BA_946189B
TS_COS_BA_MTR22942
TS_COS_BA_MTR22990
Grupo Externo
PNC_MG_10784
CAM_BA_MTR15896
AGL_MG_JC1359
APMM_MT_LG1559
UHEL_TO_MRT06782
BDG_MT_946079
PIN_MT_LG1301
PIN_MT_LG1302
UHEL_TO_MRT06768
BAB_TO_MRT7662
BAB_TO_MRT7687
UHEL_TO_MRT7037
UHEL_TO_MRT06638
UHEL_TO_MRT06769
UHEL_TO_MRT06654
UHEL_TO_MRT06715
UHEL_TO_MRT06716
UHEL_TO_MRT06722
TH_GUAIB_BA_MTR12547
TH_SAL_BA_MTR12552
TI_VR_MT_LG1291
TI_VR_MT_LG1293
PAL_TO_MRT6819
PAR_TO_MRT4109
Clado A
TC_MCG_BA_MTR906086
TC_MDC_BA_MTR906039
TC_NVR_BA_MTR907076
TC_NVR_BA_MTR907077
TC_PNCAT_BA_MTR15364
TC_PNCAT_BA_MTR15397
Clado B
PMBG_BA_MTR20214
RBMEJ_MG_MTR17206
RBMEJ_MG_MTR17233
RBMEJ_MG_MTR17285
SCC_BA_MTR12537
UNA_BA_MD1758
CAM_BA_MTR16253
CAM_BA_MTR13622
CAM_BA_MTR15927
CAM_BA_MTR15934
CAM_BA_MTR15960
CAM_BA_MTR15961
UNA_BA_MTR12543
UNA_BA_MTR12544
RBMEJ_MG_MTR17382
RBMEJ_MG_MTR17383
RBMEJ_MG_MTR17384
CAM_BA_MTR13654
CAM_BA_MTR16086
PRA_BA_926155
PRA_BA_926155B
PRA_BA_926157B
PRA_BA_926156A
PRA_BA_926156B
PRA_BA_926157A
PS_BA_MTR12530
PS_BA_MTR12531
PS_BA_MTR12532
PS_BA_MTR12538
RBMEJ_MG_MTR17257
RBMEJ_MG_MTR17401
RBMEJ_MG_MTR17126
RBMEJ_MG_MTR17338
TRA_BA_MTR13409
TRA_BA_MTR13433
TRA_BA_MTR13435
TRA_BA_MTR13446
TRA_BA_MTR13447
TRA_BA_MTR13448
TRA_BA_MTR13464
TRA_BA_MTR13468
TRA_BA_MTR13469
TRA_BA_MTR13647
Clado Restinga
OSA_SP_MTR21284
PET_GO_MRT8206
UHEC_GO_MTR11435
UHEC_GO_MTR11436
UHEC_GO_MTR11437
UHEC_GO_MTR11438
UHEC_GO_MTR11439
UHEC_GO_MTR11440
UHEC_GO_MTR11441
UHEC_GO_MTR11442

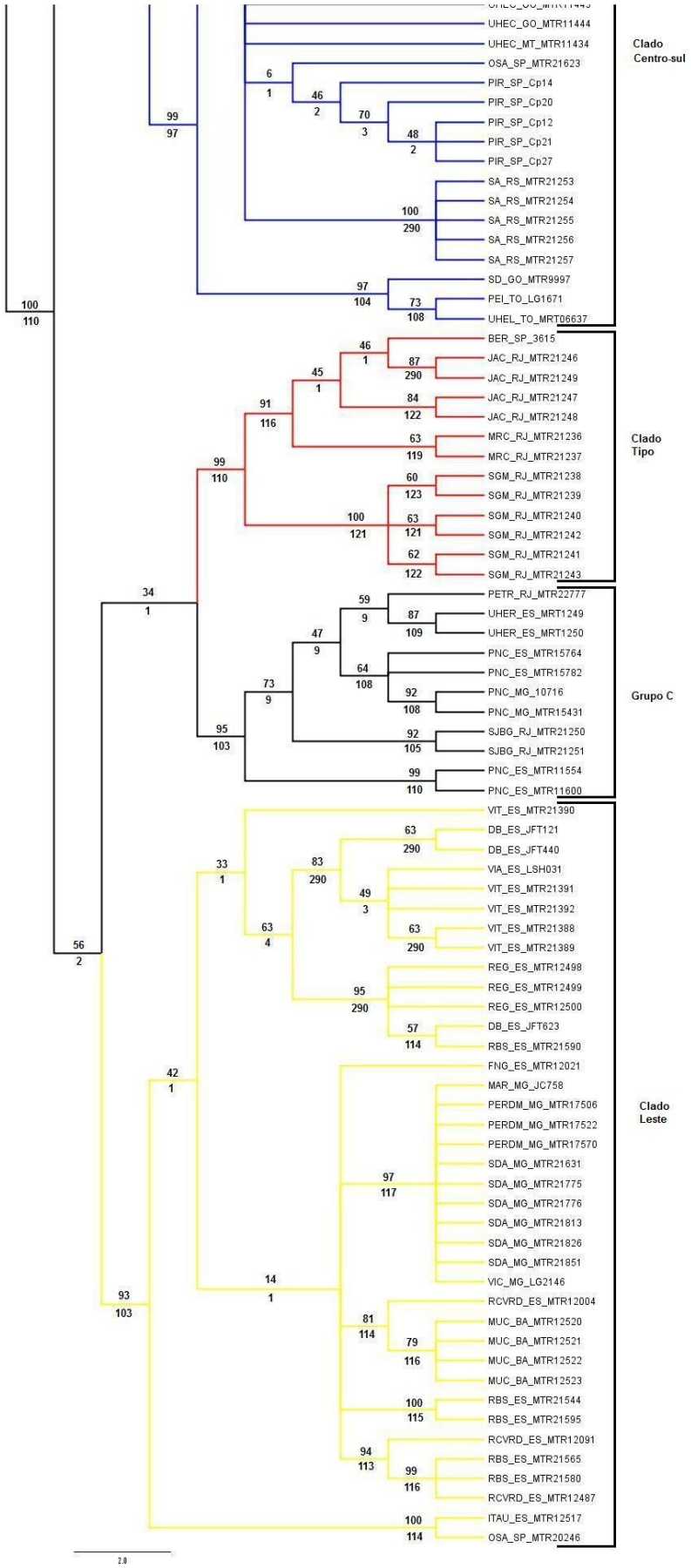



**Figura 14:** Árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total. Os números acima dos ramos são os valores de bootstrap e abaixo, os suportes de Bremer.

O que muda entre a **AP** e a **AB** por evidência total são as relações entre estes clados. Para evidenciar estas relações também foi feita uma árvore com os ramos colapsados e o mesmo padrão de cores foi utilizado (clado A - cinza, clado B - preto, clado Restinga - verde, clado Centro-sul - azul, clado Tipo - vermelho, clado Leste - amarelo e grupo C - rosa).

O clado A é recuperado como grupo-irmão de todos os demais clados. Já internamente observou-se duas grandes ramificações com indivíduos do clado B como mais basais. Uma ramificação agrupa o clado Tipo como irmão do grupo C e estes como irmãos do clado Leste. A outra agrupa o clado Restinga como irmão do clado Centro-sul. O clado B na **AP** não foi recuperado como um grupo monofilético. Basicamente as relações entre as linhagens não sofreram grandes modificações, com a recuperação dos sete clados obtidos nas diferentes análises (Figura 15).

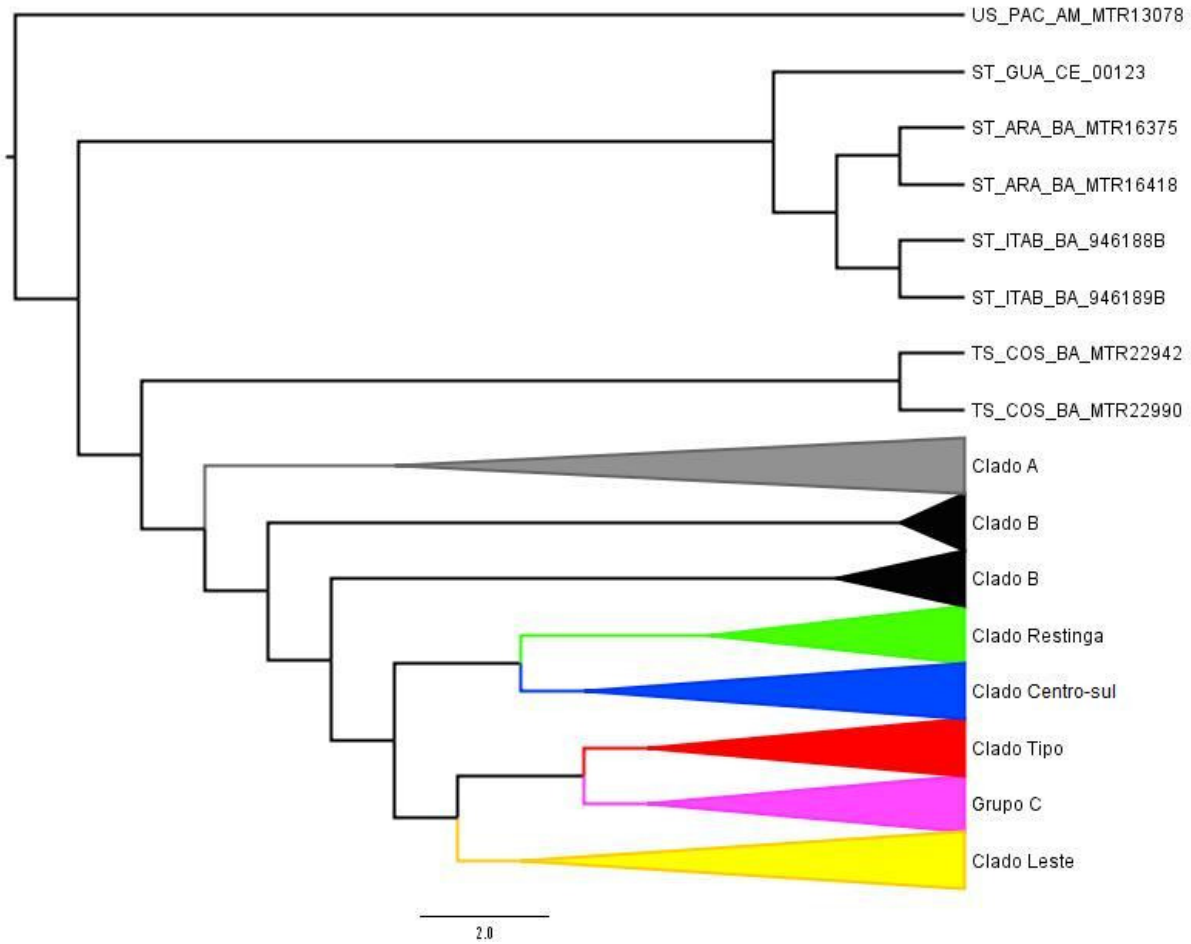
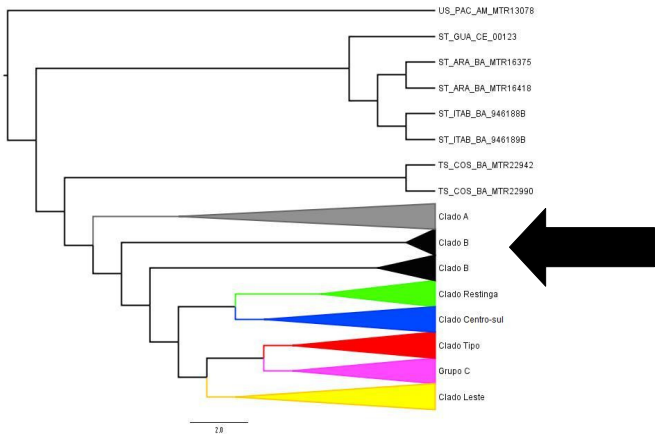



**Figura 15:** Árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total com destaque para as linhagens encontradas. Os clados foram colapsados.

O clado A e o B na topologia obtida na **AP** foram recuperados com baixos suportes de bootstrap e índice de decaimento de Bremer (Figura 16), porém as relações internas corroboram as obtidas na **AB**.



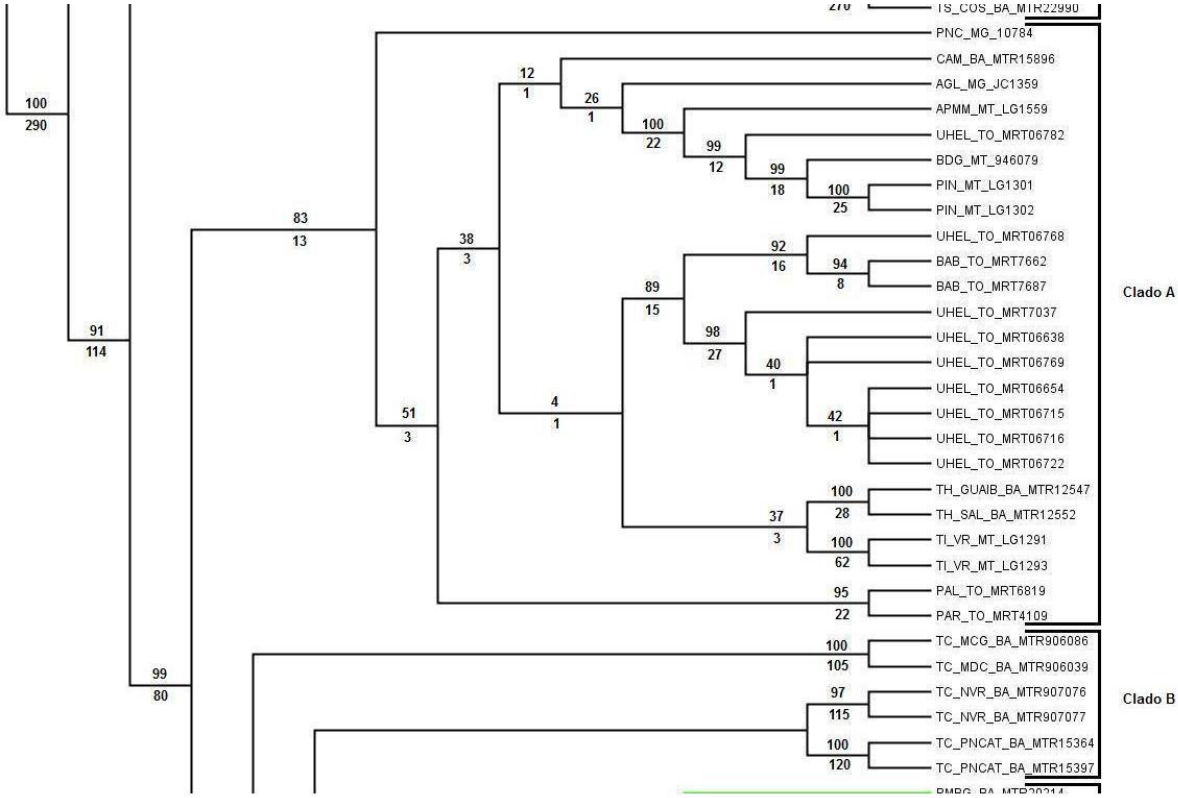




**Figura 16:** Destaque das relações internas dentro do Clado A e do Clado B na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total.

O clado Restinga também é recuperado com um suporte de bootstrap e índice de decaimento de Bremer altos. O bootstrap encontrado foi 99 e o Bremer 96. Dentro do clado os resultados obtidos corroboram as análises por inferência Bayesiana, recuperando os mesmos ramos internos com suporte e índice de decaimento altos (Figura 17).

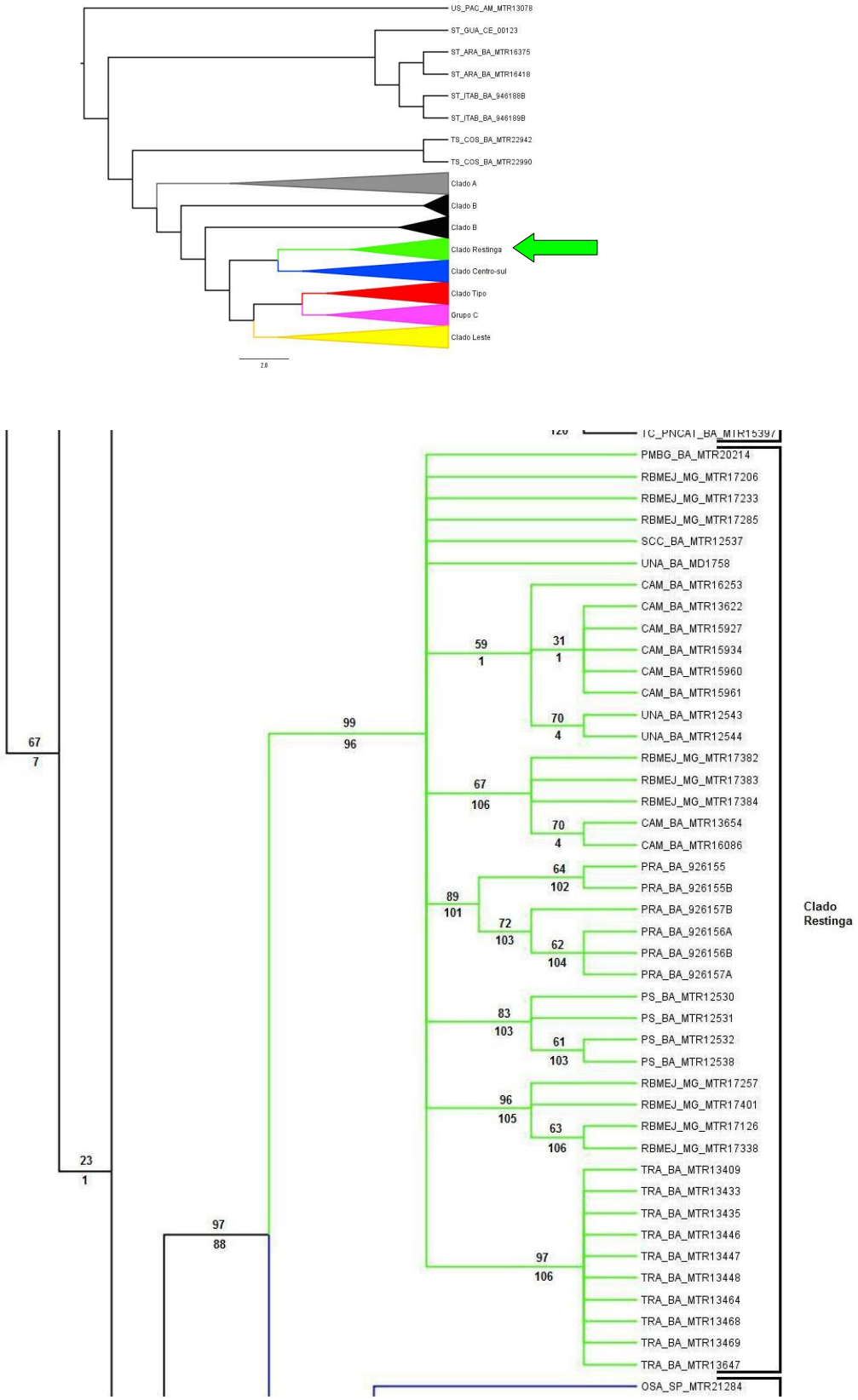



**Figura 17**: Destaque das relações internas dentro do Clado Restinga na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total.

O clado Centro-sul também é recuperado com um suporte de bootstrap e índice de decaimento de Bremer altos. O bootstrap foi 99 e o Bremer 97. Dentro do clado os resultados obtidos que corroboram com as análises por inferência Bayesiana, foram em relação a linhagem de Santo Antão-Santa Maria / RS, recuperada em todas as análises (Figura 18).

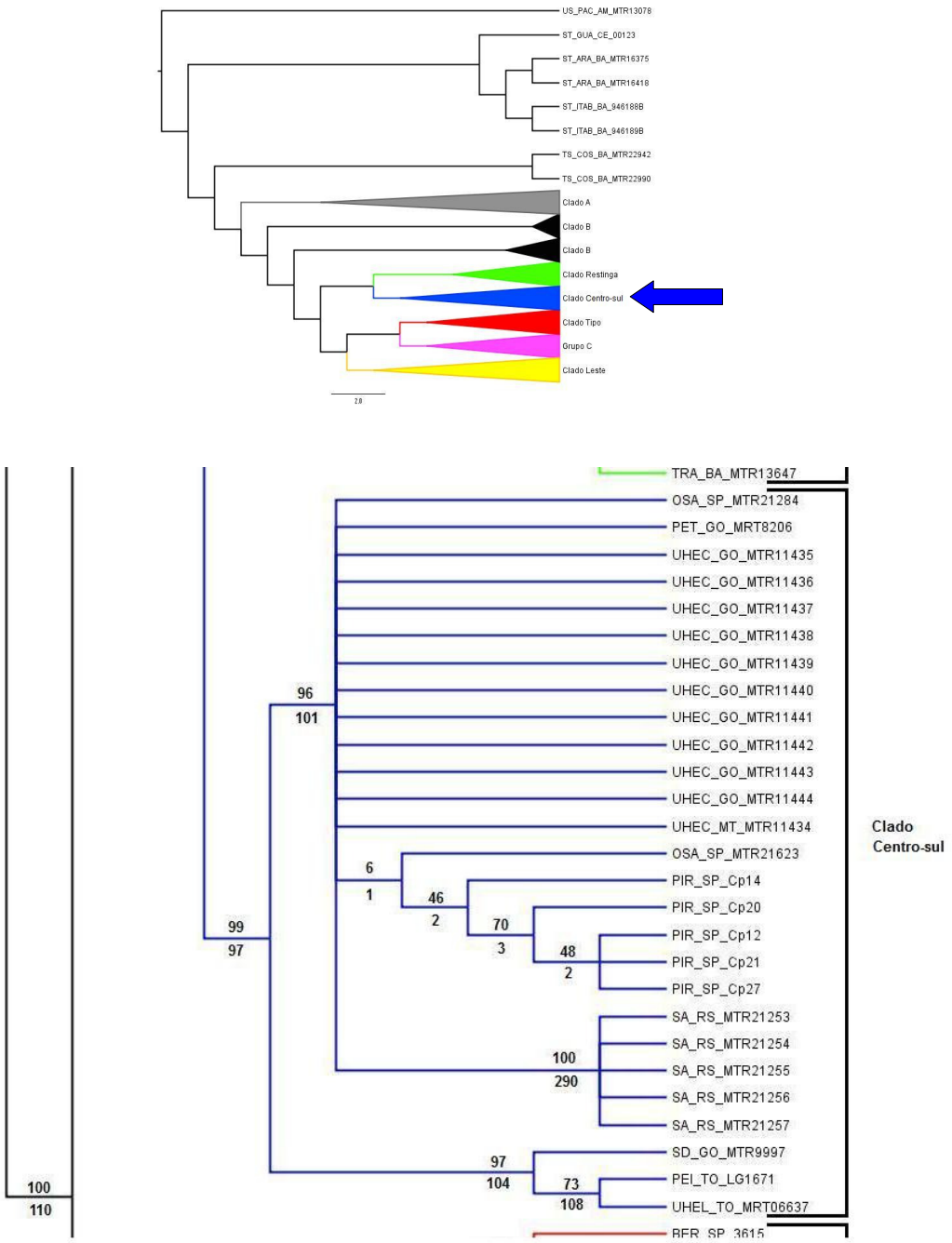
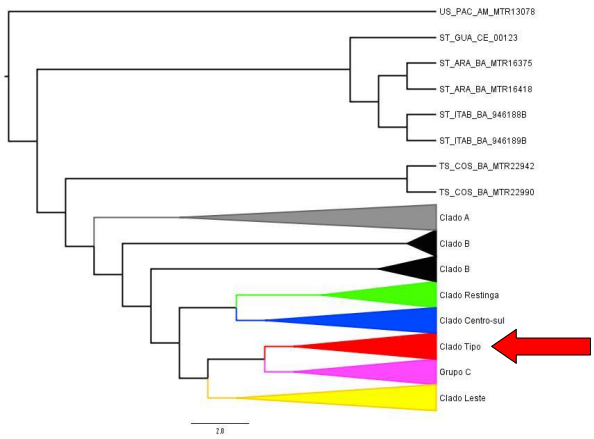



**Figura 18:** Destaque das relações internas dentro do Clado Centro-sul na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total.

O clado Tipo é recuperado com um suporte de bootstrap 99 e índice de decaimento de Bremer 110. As demais relações internas corroboram com as outras análises (Figura 19).



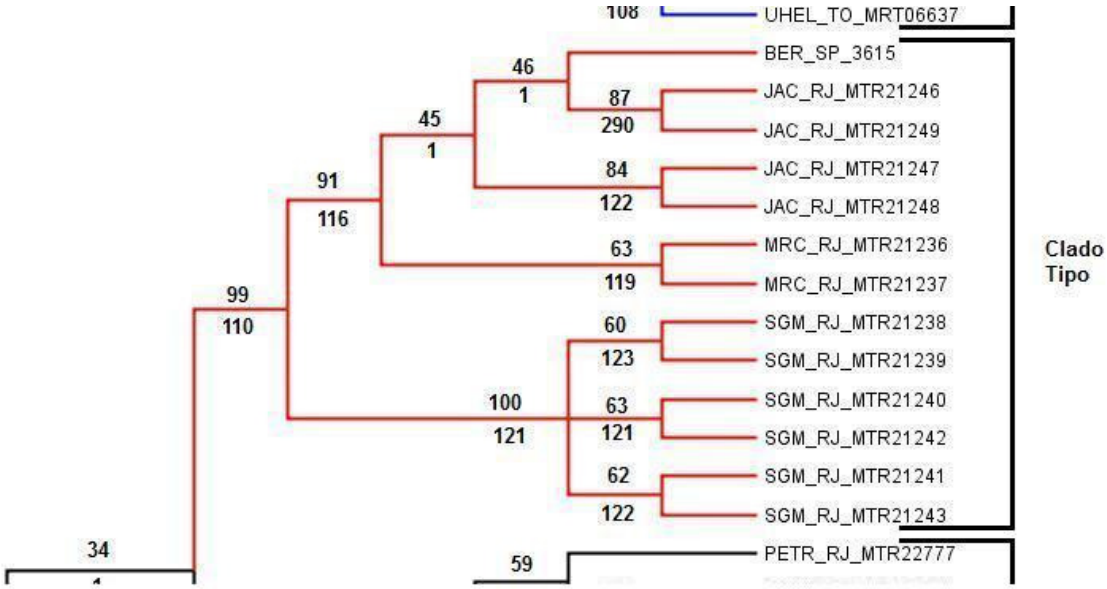
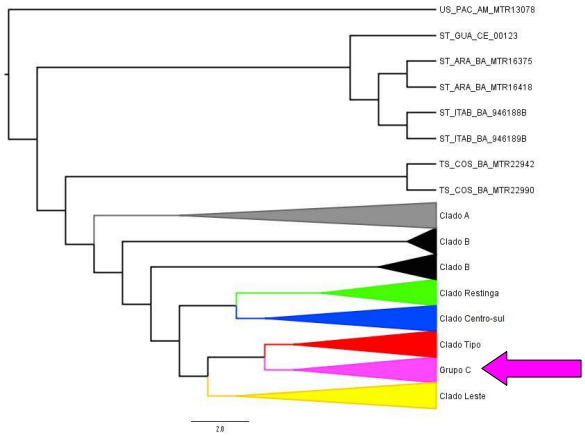




**Figura 19:** Destaque das relações internas dentro do Clado Tipo na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total.

O grupo C foi recuperado com suporte de bootstrap 95 e índices de decaimento de Bremer 103. As relações internas estão mais resolvidas dos que as obtidas na **AB** (Figura 20).



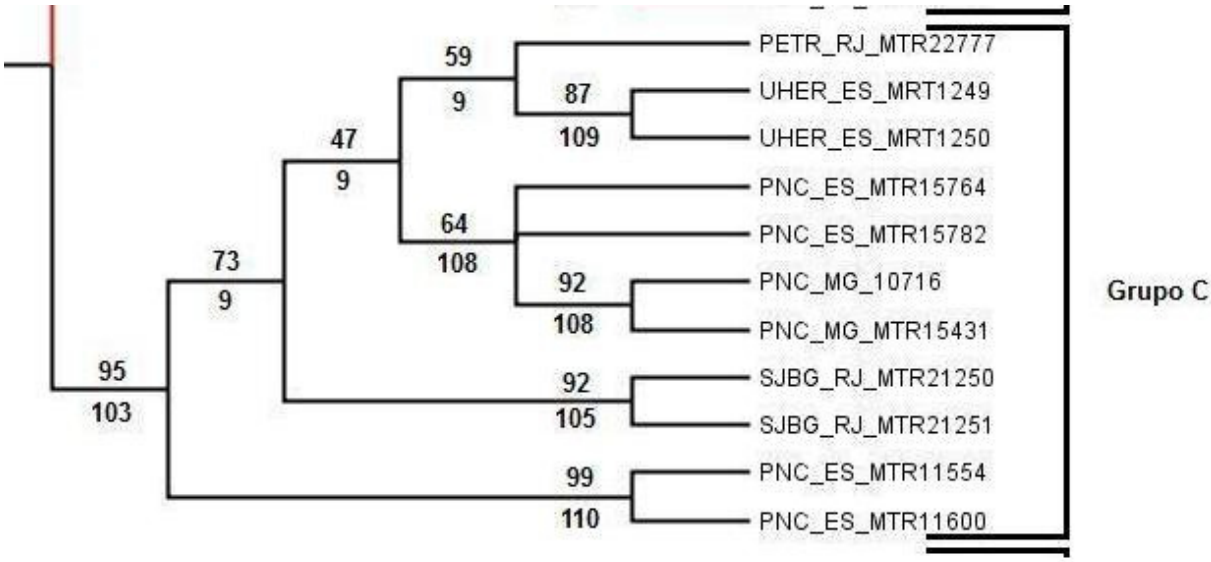




**Figura 20**: Destaque das relações internas dentro do Grupo C na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total.

O clado Leste também é recuperado com um suporte de bootstrap e índice de decaimento de Bremer altos. O bootstrap foi 93 e o Bremer 103. Dentro do clado os resultados obtidos que corroboram com as análises por inferência Bayesiana, foram em relação a linhagem de Mucuri / BA, recuperada em todas as análises (Figura 21).

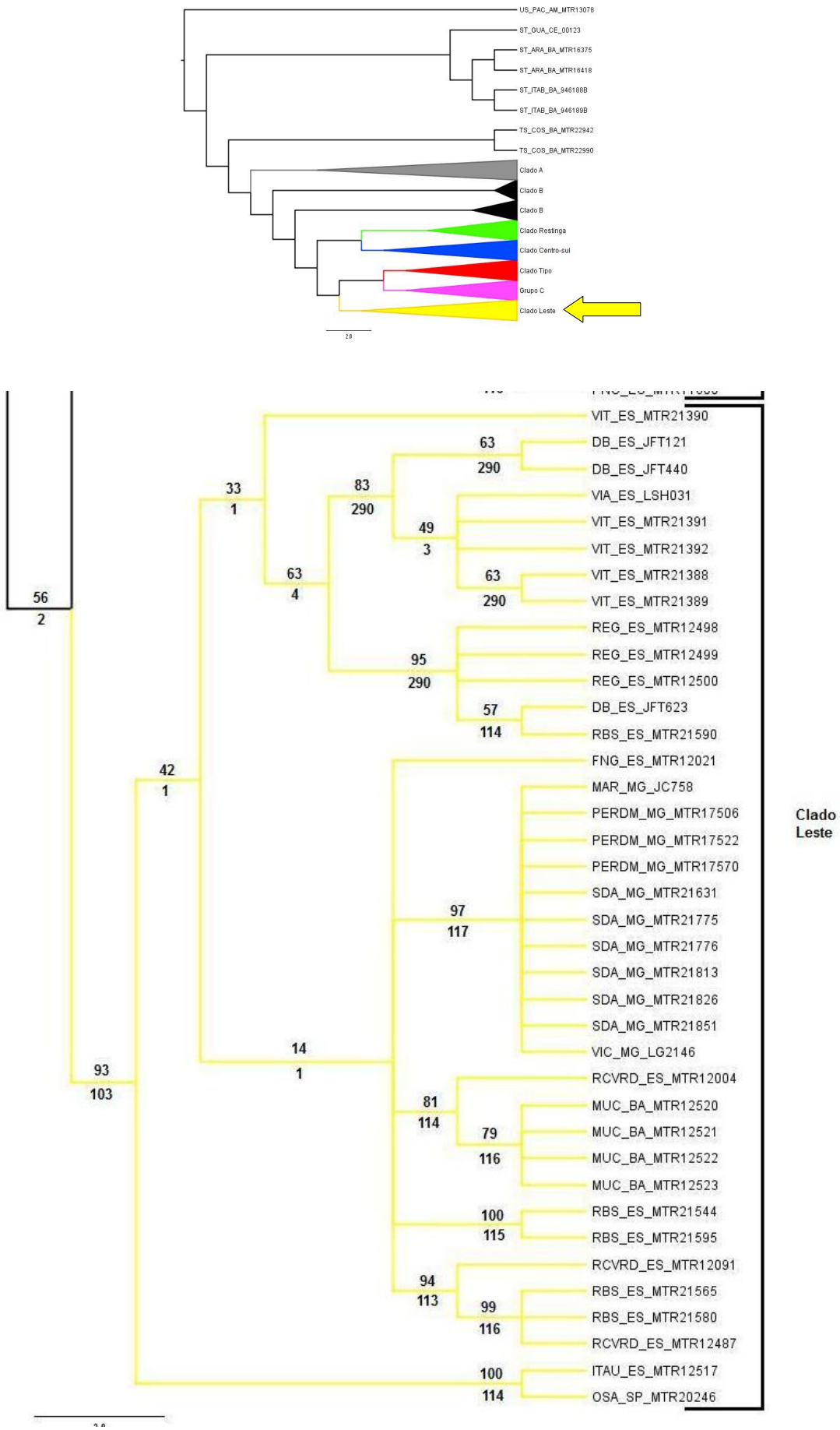
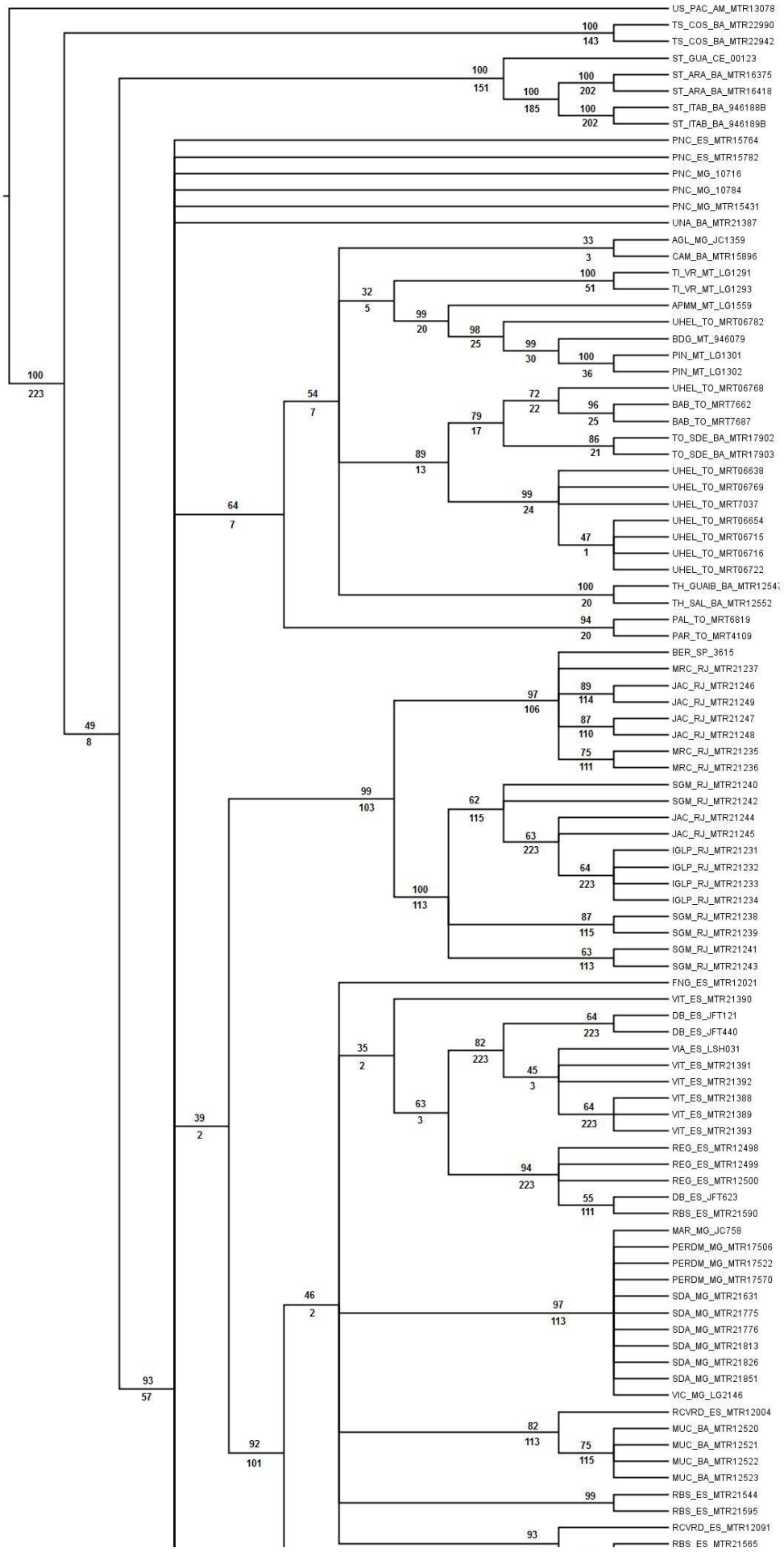



**Figura 21**: Destaque das relações internas dentro do Clado Leste na árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia, por evidência total.

A **AP** com os dados mitocondriais concantenados corrobora a topologia obtida por evidência total exceto pelos clado B e grupo C que foram recuperados numa politomia. O clado Restinga foi recuperado com bootstrap 96 e o Bremer 89. Para o Centro-sul o bootstrap encontrado foi 99 e o Bremer 95. No clado Tipo, recuperado com bootstrap 99 e Bremer 103, obteve-se sequências para a localidade de Ilha Grande-Praia Lopes Mendes / RJ, porém estas localidades não aparecem bem suportadas. E o clado Leste foi recuperado com bootstrap 92 e Bremer 101 (Figura 22).


US_PAC_AM_MTR13078
TS_COS_BA_MTR22990
TS_COS_BA_MTR22942
ST_GUA_CE_00123
ST_ARA_BA_MTR16375
ST_ARA_BA_MTR16418
ST_ITAB_BA_946188B
ST_ITAB_BA_946189B
PNC_ES_MTR15764
PNC_ES_MTR15782
PNC_MG_10716
PNC_MG_10784
PNC_MG_MTR15431
UNA_BA_MTR21387
AGL_MG_JC1359
CAM_BA_MTR15896
TI_VR_MT_LG1291
TI_VR_MT_LG1293
APMM_MT_LG1559
UHEL_TO_MRT06782
BDG_MT_946079
PIN_MT_LG1301
PIN_MT_LG1302
UHEL_TO_MRT06768
BAB_TO_MRT7662
BAB_TO_MRT7687
TO_SDE_BA_MTR17902
TO_SDE_BA_MTR17903
UHEL_TO_MRT06638
UHEL_TO_MRT06769
UHEL_TO_MRT7037
UHEL_TO_MRT06654
UHEL_TO_MRT06715
UHEL_TO_MRT06716
UHEL_TO_MRT06722
TH_GUAIB_BA_MTR12541
TH_SAL_BA_MTR12552
PAL_TO_MRT6819
PAR_TO_MRT4109
BER_SP_3615
MRC_RJ_MTR21237
JAC_RJ_MTR21246
JAC_RJ_MTR21249
JAC_RJ_MTR21247
JAC_RJ_MTR21248
MRC_RJ_MTR21235
MRC_RJ_MTR21236
SGM_RJ_MTR21240
SGM_RJ_MTR21242
JAC_RJ_MTR21244
JAC_RJ_MTR21245
IGLP_RJ_MTR21231
IGLP_RJ_MTR21232
IGLP_RJ_MTR21233
IGLP_RJ_MTR21234
SGM_RJ_MTR21238
SGM_RJ_MTR21239
SGM_RJ_MTR21241
SGM_RJ_MTR21243
FNG_ES_MTR12021
VIT_ES_MTR21390
DB_ES_JFT121
DB_ES_JFT440
VIA_ES_LSH031
VIT_ES_MTR21391
VIT_ES_MTR21392
VIT_ES_MTR21388
VIT_ES_MTR21389
VIT_ES_MTR21393
REG_ES_MTR12498
REG_ES_MTR12499
REG_ES_MTR12500
DB_ES_JFT623
RBS_ES_MTR21590
MAR_MG_JC758
PERDM_MG_MTR17506
PERDM_MG_MTR17522
PERDM_MG_MTR17570
SDA_MG_MTR21631
SDA_MG_MTR21775
SDA_MG_MTR21776
SDA_MG_MTR21813
SDA_MG_MTR21826
SDA_MG_MTR21851
VIC_MG_LG2146
RCVRD_ES_MTR12004
MUC_BA_MTR12520
MUC_BA_MTR12521
MUC_BA_MTR12522
MUC_BA_MTR12523
RBS_ES_MTR21544
RBS_ES_MTR21595
RCVRD_ES_MTR12091
RBS_ES_MTR21565

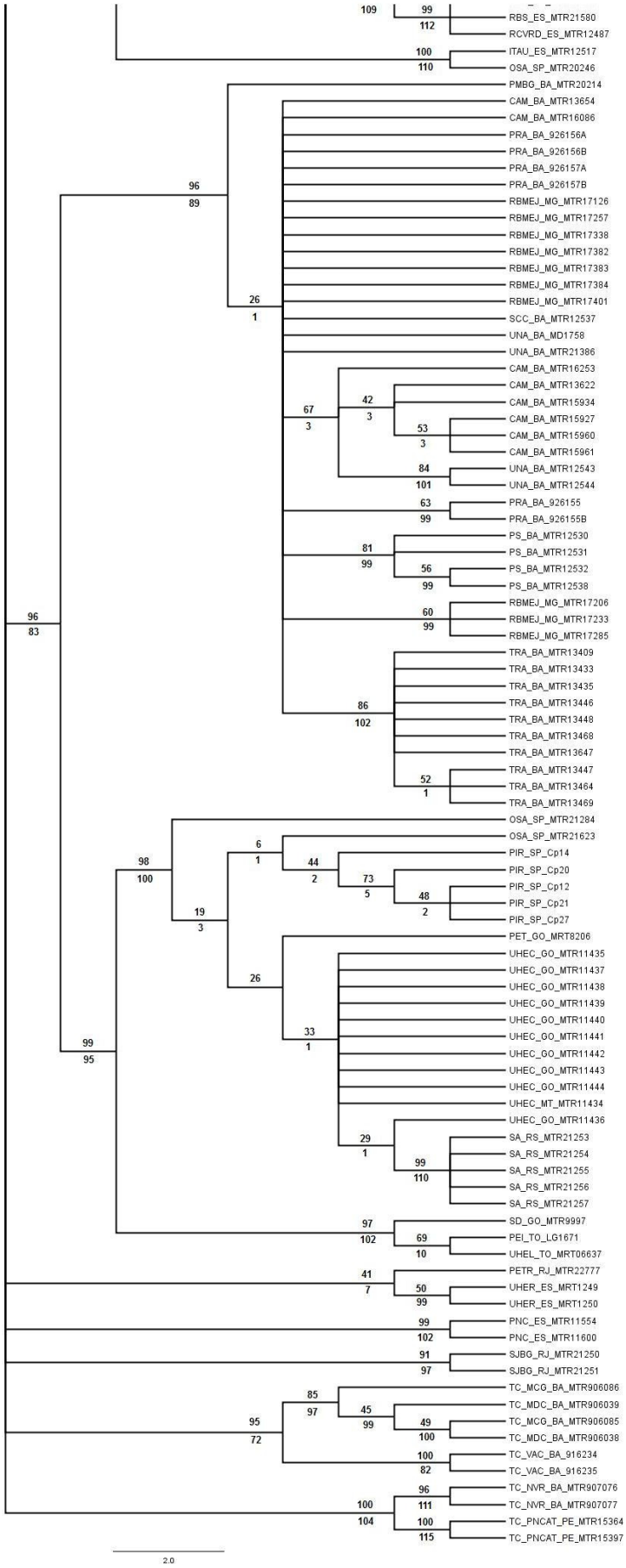
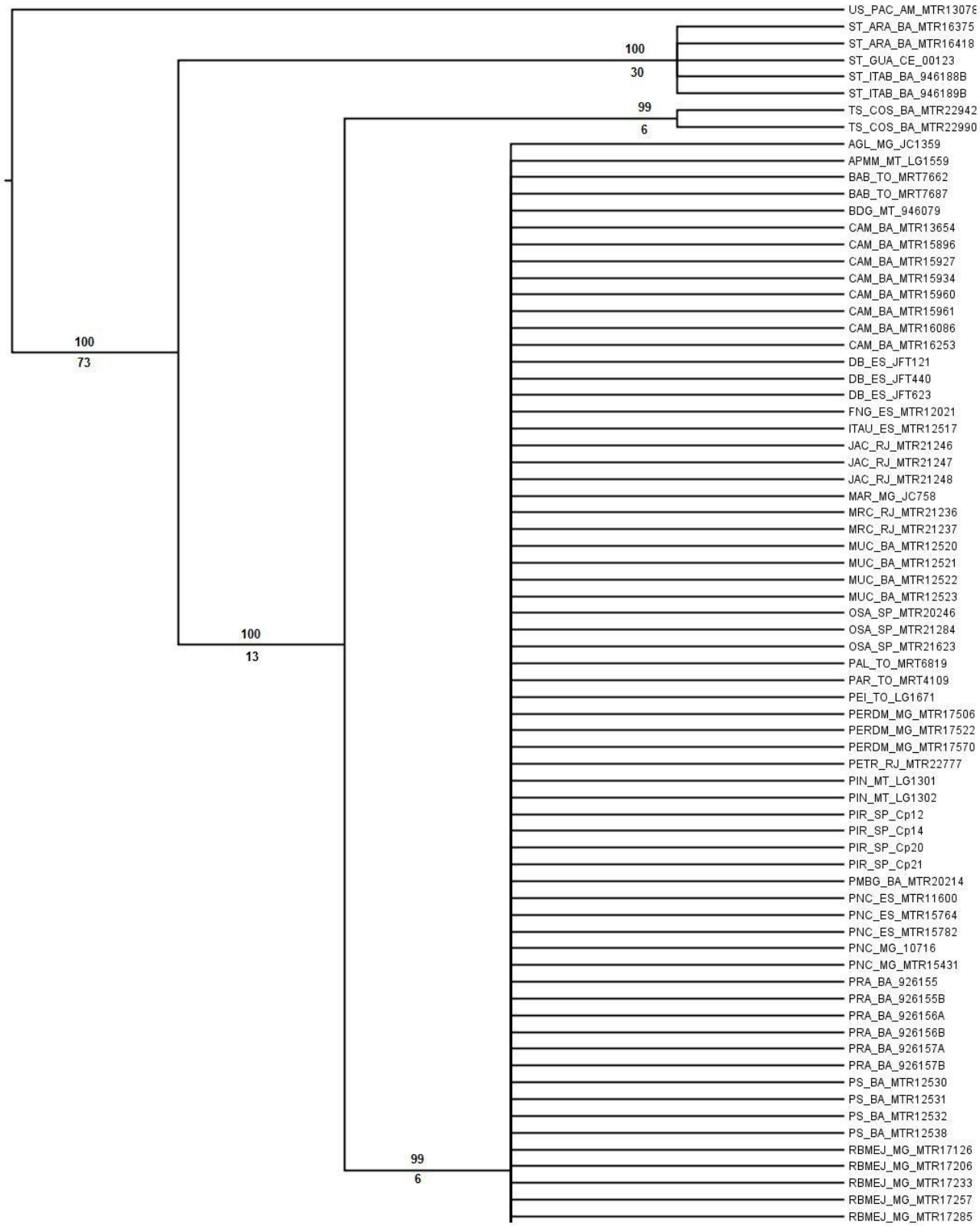



**Figura 22:** Árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia para os dados mitocondriais. Os números acima dos ramos são os valores de bootstrap e abaixo, os suportes de Bremer.

Na árvore obtida pela **AP** para os dados nucleares concatenados a topologia obtida foi uma grande politomia, assim como a obtida pela **AB** para os mesmos dados, apenas o grupo externo é recuperado com uma boa resolução (Figura 23).


US_PAC_AM_MTR13078
ST_ARA_BA_MTR16375
ST_ARA_BA_MTR16418
ST_GUA_CE_00123
ST_ITAB_BA_946188B
ST_ITAB_BA_946189B
TS_COS_BA_MTR22942
TS_COS_BA_MTR22990
AGL_MG_JC1359
APMM_MT_LG1559
BAB_TO_MRT7662
BAB_TO_MRT7687
BDG_MT_946079
CAM_BA_MTR13654
CAM_BA_MTR15896
CAM_BA_MTR15927
CAM_BA_MTR15934
CAM_BA_MTR15960
CAM_BA_MTR15961
CAM_BA_MTR16086
CAM_BA_MTR16253
DB_ES_JFT121
DB_ES_JFT440
DB_ES_JFT623
FNG_ES_MTR12021
ITAU_ES_MTR12517
JAC_RJ_MTR21246
JAC_RJ_MTR21247
JAC_RJ_MTR21248
MAR_MG_JC758
MRC_RJ_MTR21236
MRC_RJ_MTR21237
MUC_BA_MTR12520
MUC_BA_MTR12521
MUC_BA_MTR12522
MUC_BA_MTR12523
OSA_SP_MTR20246
OSA_SP_MTR21284
OSA_SP_MTR21623
PAL_TO_MRT6819
PAR_TO_MRT4109
PEI_TO_LG1671
PERDM_MG_MTR17506
PERDM_MG_MTR17522
PERDM_MG_MTR17570
PETR_RJ_MTR22777
PIN_MT_LG1301
PIN_MT_LG1302
PIR_SP_Cp12
PIR_SP_Cp14
PIR_SP_Cp20
PIR_SP_Cp21
PMBG_BA_MTR20214
PNC_ES_MTR11600
PNC_ES_MTR15764
PNC_ES_MTR15782
PNC_MG_10716
PNC_MG_MTR15431
PRA_BA_926155
PRA_BA_926155B
PRA_BA_926156A
PRA_BA_926156B
PRA_BA_926157A
PRA_BA_926157B
PS_BA_MTR12530
PS_BA_MTR12531
PS_BA_MTR12532
PS_BA_MTR12538
RBMEJ_MG_MTR17126
RBMEJ_MG_MTR17206
RBMEJ_MG_MTR17233
RBMEJ_MG_MTR17257
RBMEJ_MG_MTR17285
100
30
99
6
100
73
100
13
99
6

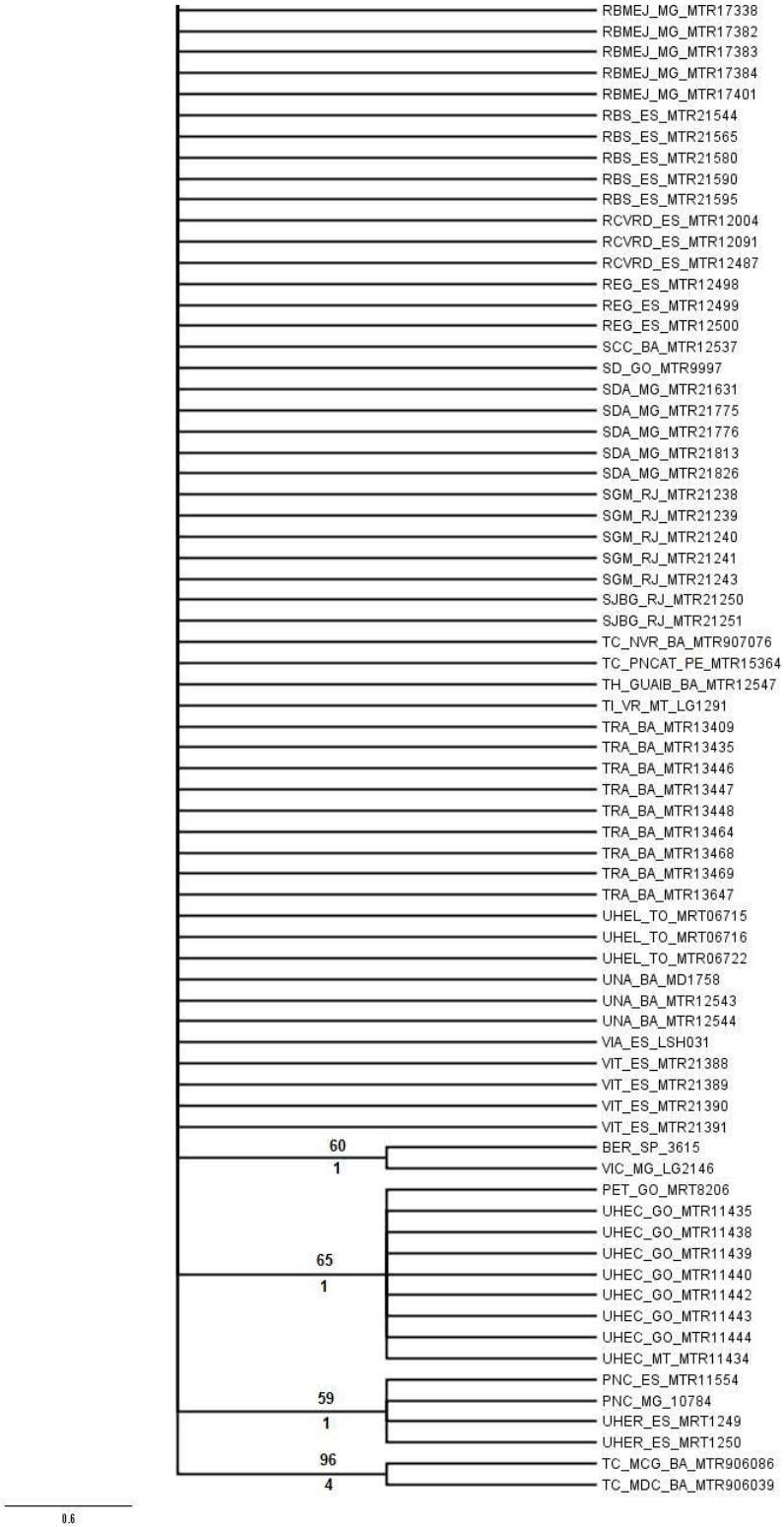



**Figura 23:** Árvore de consenso estrito obtida sob o critério de Parcimônia para os dados nucleares. Os números acima dos ramos são os valores de bootstrap e abaixo, os suportes de Bremer.

Como observado nas árvores obtidas para os dados nucleares, neste estudo os genes nucleares não mostraram uma boa resolução em nenhuma das análises (**AB** e **AP**). O gene MKL1 apresentou problemas para amplificar, o que resultou em uma quantidade menor de terminais. Já o gene BDNF apresentou pouca variabilidade, não resolvendo as relações entre indivíduos aparentados. Assim a discussão foi baseada apenas nas análises realizadas para os dados mitocondriais concatenados e por evidência total, esta última com a inclusão dos dados nucleares.

Os mapas abaixo foram feitos no programa *Google Earth* para demonstrar como os sete clados e o grupo externo estão distribuídos (Figura 24) e evidenciar os rios (Jequitinhonha, Doce e Paraíba do Sul) em relação aos quatro clados principais (Figura 25).

**Figura 24:** Distribuições dos clados principais e agrupamentos não sustentados de *T. torquatus* obtidos nas reconstruções filogenéticas.

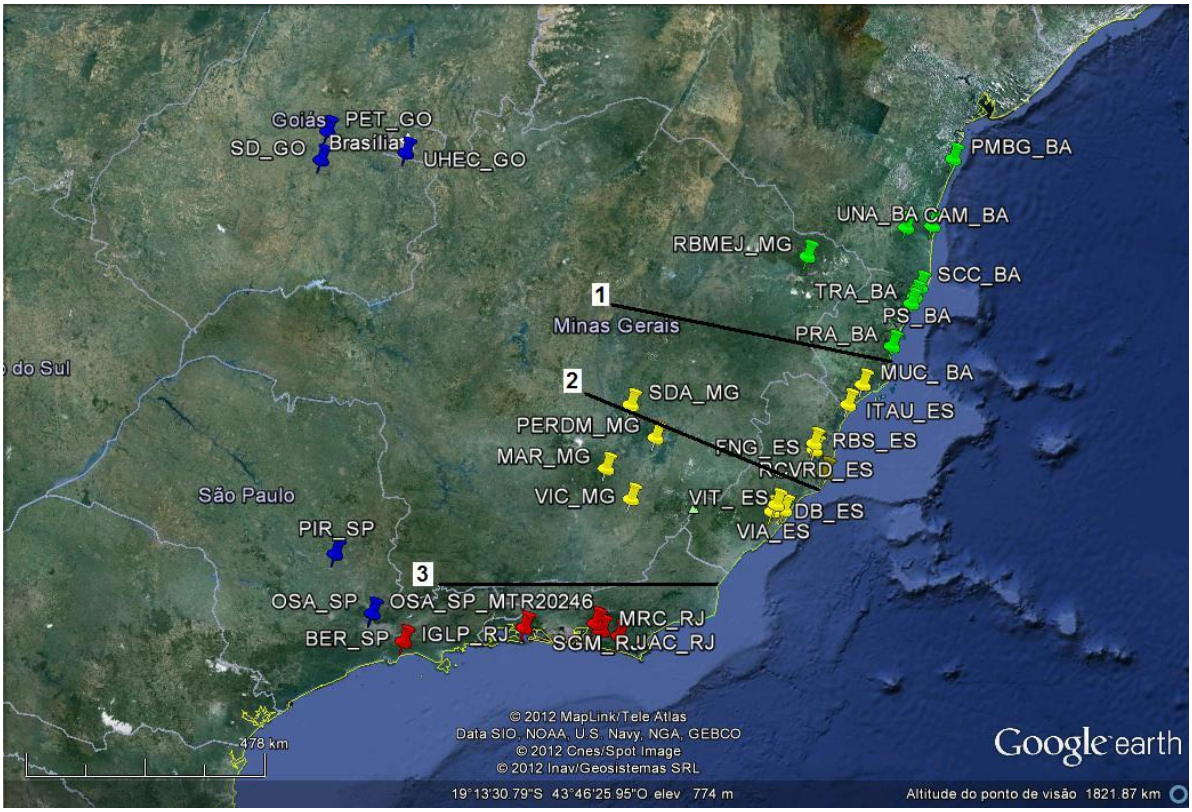



**Figura 25:** Área destacada da figura 6 evidenciando os rios em relação aos clados principais encontrados. 1 - Rio Jequitinhonha; 2 - Rio Doce; 3 - Rio Paraíba do Sul.

## *Rede de Haplótipos*

Como a rede de haplótipos é utilizada para inferir as relações entre os indivíduos de uma espécie, somente foram construídas redes para os quatro clados principais recuperados como linhagens monofiléticas (Tabela 9).

Para os sete clados obtidos através das reconstruções filogenéticas, foi feita uma estimativa da diversidade haplotípica no programa DNAsp v.5.10 (Librado & Rozas, 2009). Nesta estimativa foram identificados 65 haplótipos, dos quais apenas 14 são compartilhados por pelo menos duas populações de localidades distintas, sendo os 51 haplótipos restantes, exclusivos. Dentre as 178 sequências foi observado um total de 82 sítios polimórficos (Anexo VI).

**Tabela 9**: Parâmetros utilizados na construção das redes de haplótipos e localidades excluídas destas análises.

| Rede de Haplótipos | Número de Haplótipos | Diversidade Haplotípica | Número de Sítios Variáveis | Localidades Excluídas |
|---|---|---|---|---|
| Clado Restinga | h: 27 | Hd: 0,9715 | 157 | PMBG_BA_MTR20214<br>SCC_BA_MTR12537 |
| Clado Centro-sul | h: 19 | Hd: 0,9601 | 113 | PET_GO_MRT8206<br>PEI_TO_LG 1671<br>SD_GO_MTR9997<br>UHEC_MT_MTR11434<br>UHEL_TO_MRT06637 |
| Clado Tipo | h: 13 | Hd: 0,9474 | 45 | BER_SP_3615 |
| Clado Leste | h: 15 | Hd: 0,9261 | 57 | VIA_ES_LSH031<br>FNG_ES_MTR12021<br>MAR_MG_JC758<br>VIC_MG_LG2146<br>ITAU_ES_MTR12517<br>OSA_SP_MTR20246 |

Os haplótipos mais frequentes são os mais antigos e se encontram no interior da rede, além de possuírem múltiplas conexões, apresentam uma distribuição geográfica mais ampla. Os mais recentes se encontram na periferia, geralmente

apresentam conexões únicas com haplótipos da mesma população e uma distribuição geográfica restrita. Estas conexões únicas indicam uma origem recente desses haplótipos (Avise *et al.*, 1987).

***Rede de haplótipos mitocondriais do clado Restinga (Figura 26)***

As populações da Reserva Biológica da Mata Escura-Jequitinhonha / MG apresentaram o maior número de haplótipos, sendo seis haplótipos. Camacan / BA, Trancoso / BA e Una / BA apresentaram um total de cinco haplótipos. Porto Seguro / BA apresentou quatro e Prado / BA três. O haplótipo mais frequente é o de número 18 em Trancoso / BA. Nenhuma população mostrou-se monomórfica, ou seja, representada somente por um único haplótipo mitocondrial.

Como mostra na Figura 27 das seis localidades amostradas, quatro apresentaram uma composição haplotípica específica, não compartilhando haplótipos com nenhuma outra, são elas: Prado / BA, Porto Seguro / BA, Trancoso / BA e Una / BA. As populações que compartilham são Camacan / BA e Reserva Biológica da Mata Escura-Jequitinhonha / MG, as quais são localidades relativamente próximas.

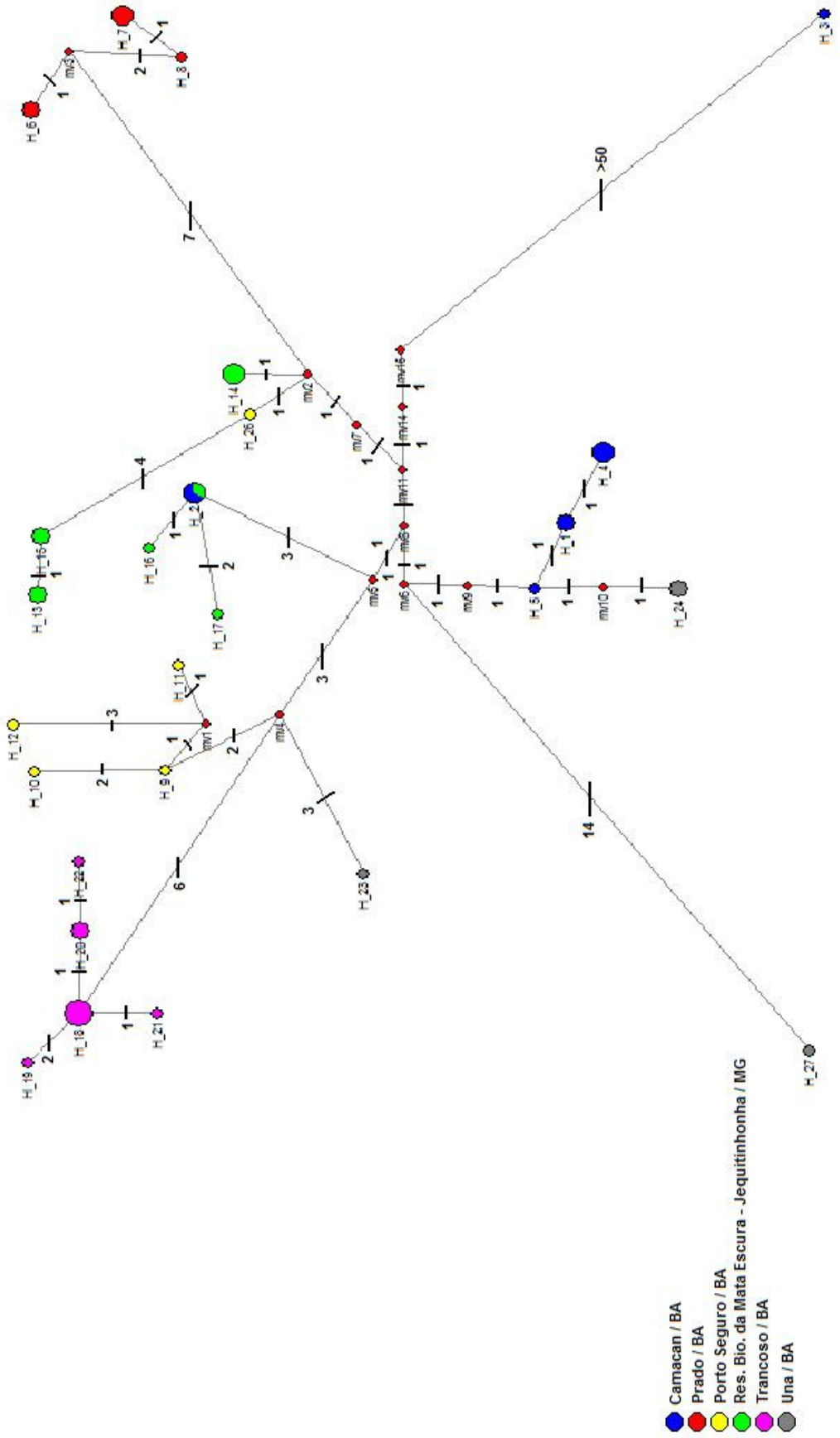
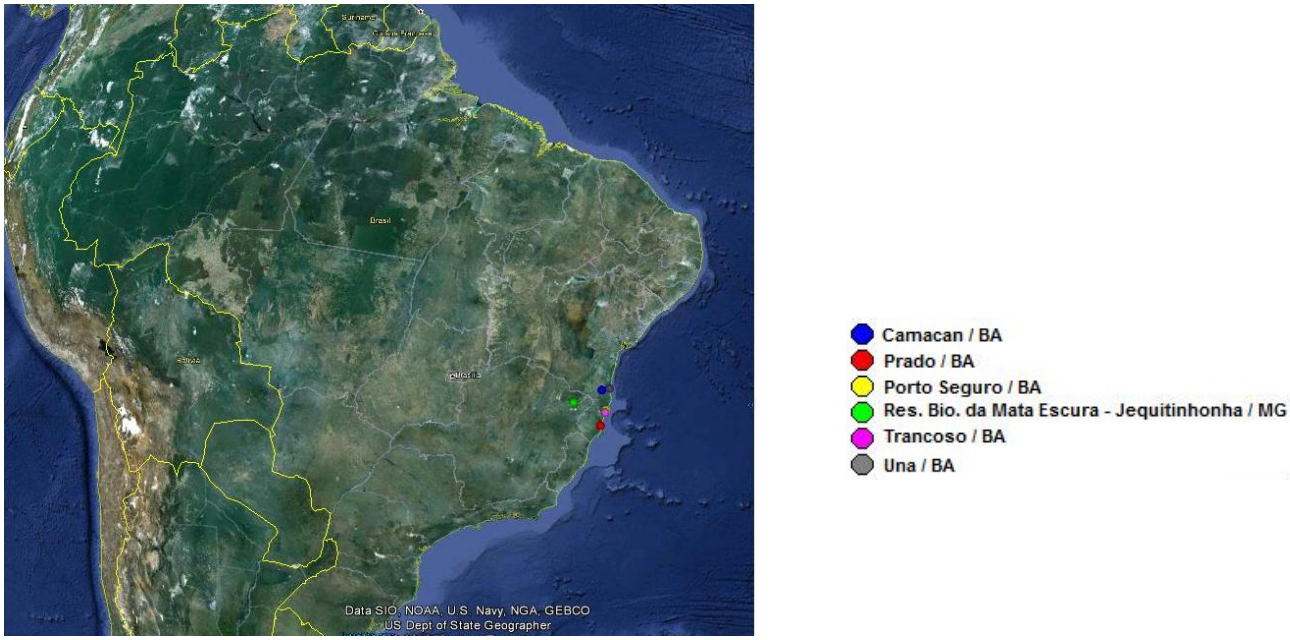



**Figura 26:** Rede de haplótipos mitocondriais do Clado Restinga.



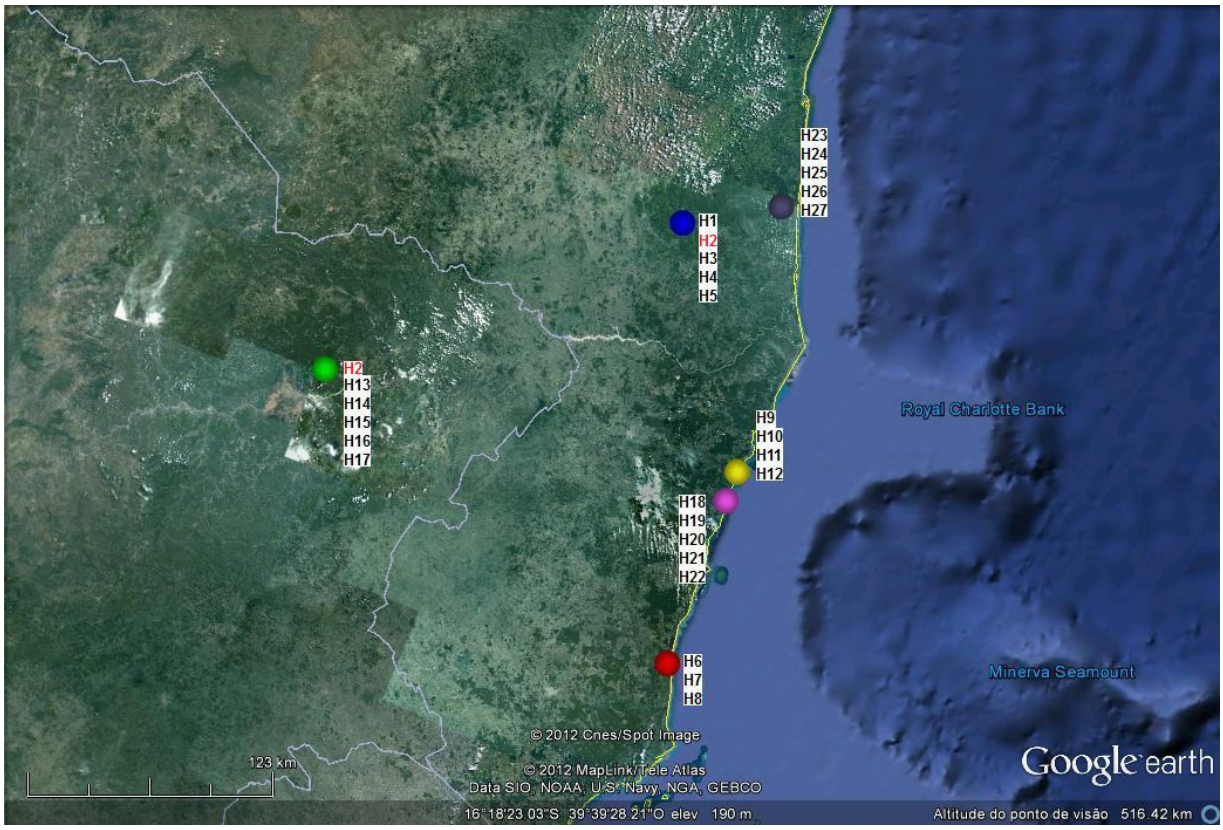




**Figura 27**: Disposição geográfica dos haplótipos do Clado Restinga.

***Rede de haplótipos mitocondriais do clado Centro-sul (Figura 28)***

Neste clado, as populações da Usina Hidrelétrica de Corumbá / GO apresentaram o maior número de haplótipos, sendo dez haplótipos. Seguidas de Piracicaba / SP com quatro e Osasco / SP com três. Já Santo Antão-Santa Maria / RS mostrou-se monomórfica para o haplótipo de número 8.

Como mostra na Figura 29 das quatro localidades amostradas, todas apresentaram uma composição haplotípica específica, não compartilhando haplótipos com nenhuma outra. Não são localidades próximas, porém existe conexão de hábitat entre elas, isso explica serem recuperadas no mesmo clado, porém apresentarem essa diversidade haplotípica.

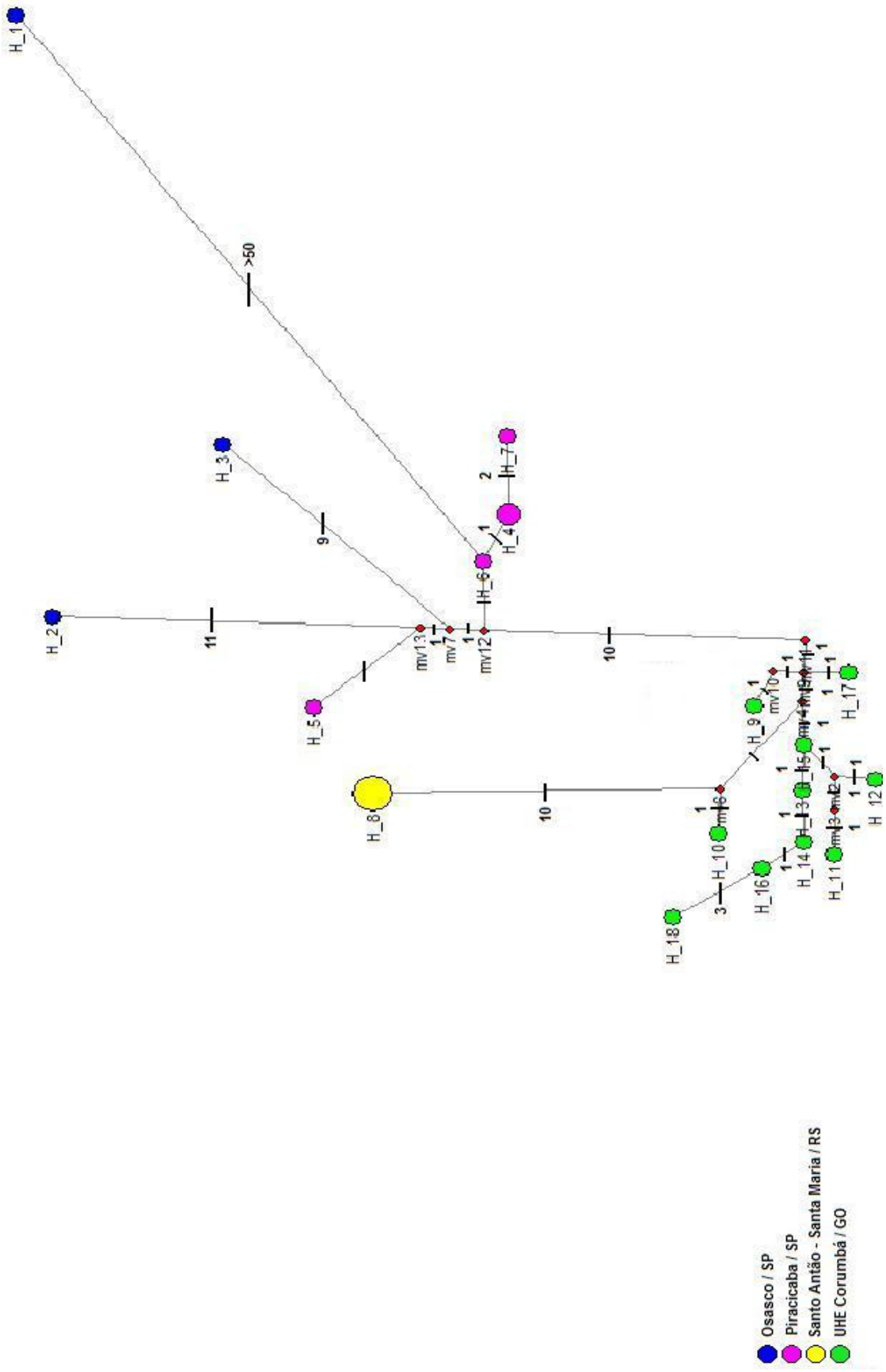



**Figura 28:** Rede de haplótipos mitocondriais do Clado Centro-sul.

Osasco / SP
Piracicaba / SP
Santo Antão - Santa Maria / RS
UHE Corumbá / GO

**Figura 29:** Disposição geográfica dos haplótipos do Clado Centro-sul.

***Rede de haplótipos mitocondriais do clado Tipo (Figura 30)***

Neste clado as populações da Restinga de Jacarepiá-Saquarema / RJ apresentaram o maior número de haplótipos, sendo cinco haplótipos. Seguidas por Restinga da Marambaia-São Gonçalo / RJ e Restinga de Maricá-Barra de Maricá / RJ com quatro e três respectivamente. Praia Lopes Mendes-Ilha Grande / RJ mostrou-se monomórfica, porém com a maior frequência deste haplótipo, o haplótipo de número 1, por se tratar de uma ilha o isolamento destes haplótipos é perfeitamente plausível.

Como mostra na Figura 31 das quatro localidades amostradas, todas apresentaram uma composição haplotípica específica, não compartilhando haplótipos com nenhuma outra. São localidades próximas, porém separadas por restingas bem delimitadas.

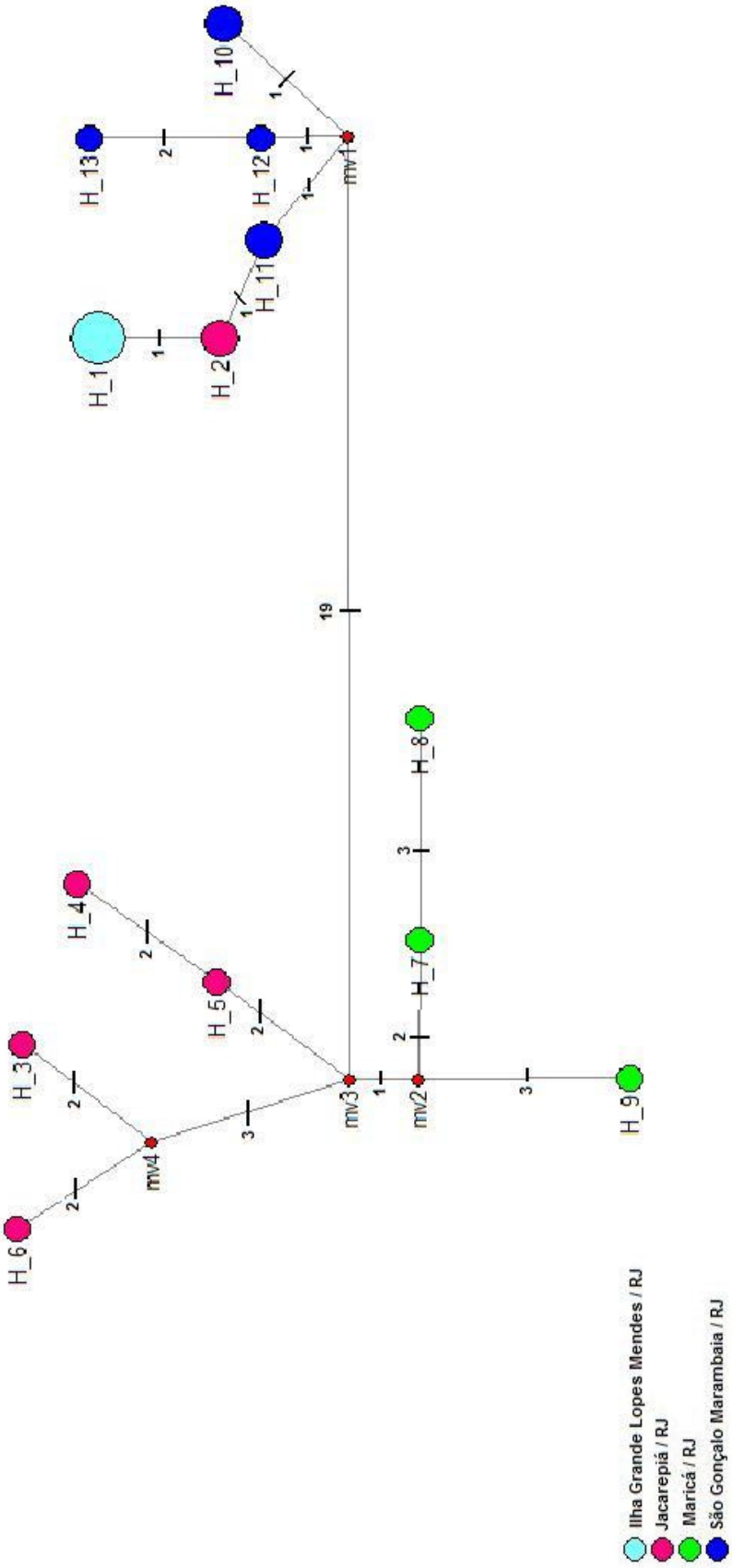



**Figura 30:** Rede de haplótipos mitocondriais do Clado Tipo.

**Figura 31**: Disposição geográfica dos haplótipos do Clado Tipo.

***Rede de haplótipos mitocondriais do clado Leste (Figura 32)***

As populações de Duas Bocas / ES, Reserva Biológica de Sooretama / ES, Reserva da Companhia Vale do Rio Doce-Linhares / ES e Vitória / ES apresentaram o maior número de haplótipos neste clado, sendo três haplótipos cada. Parque Estadual do Rio Doce-Marliéria / MG e Serra dos Alves / MG apresentaram dois e Mucuri / BA e Regência / ES mostraram-se monomórficas. Os haplótipos mais frequentes foram o de número 6 amostrado nas localidades Parque Estadual do Rio Doce-Marliéria / MG e Serra dos Alves / MG, e o de número 4 em Mucuri / BA.

Como mostra na Figura 33 das oito localidades amostradas, três apresentaram uma composição haplotípica específica, não compartilhando haplótipos com nenhuma outra, são elas: Mucuri / BA, Regência / ES e Vitória / ES. As populações que compartilham são: Duas Bocas / ES, Reserva Biológica de Sooretama / ES, Reserva da Companhia Vale do Rio Doce-Linhares / ES, Parque Estadual do Rio Doce-Marliéria / MG e Serra dos Alves / MG, as quais compartilham um haplótipo. Duas Bocas / ES compartilha o haplótipo de número 3 com Reserva Biológica de Sooretama / ES, esta última também compartilha o haplótipo de número 8 com Reserva da Companhia Vale do Rio Doce-Linhares / ES e Parque Estadual do Rio Doce-Marliéria / MG compartilha com Serra dos Alves / MG o haplótipo de número 6.

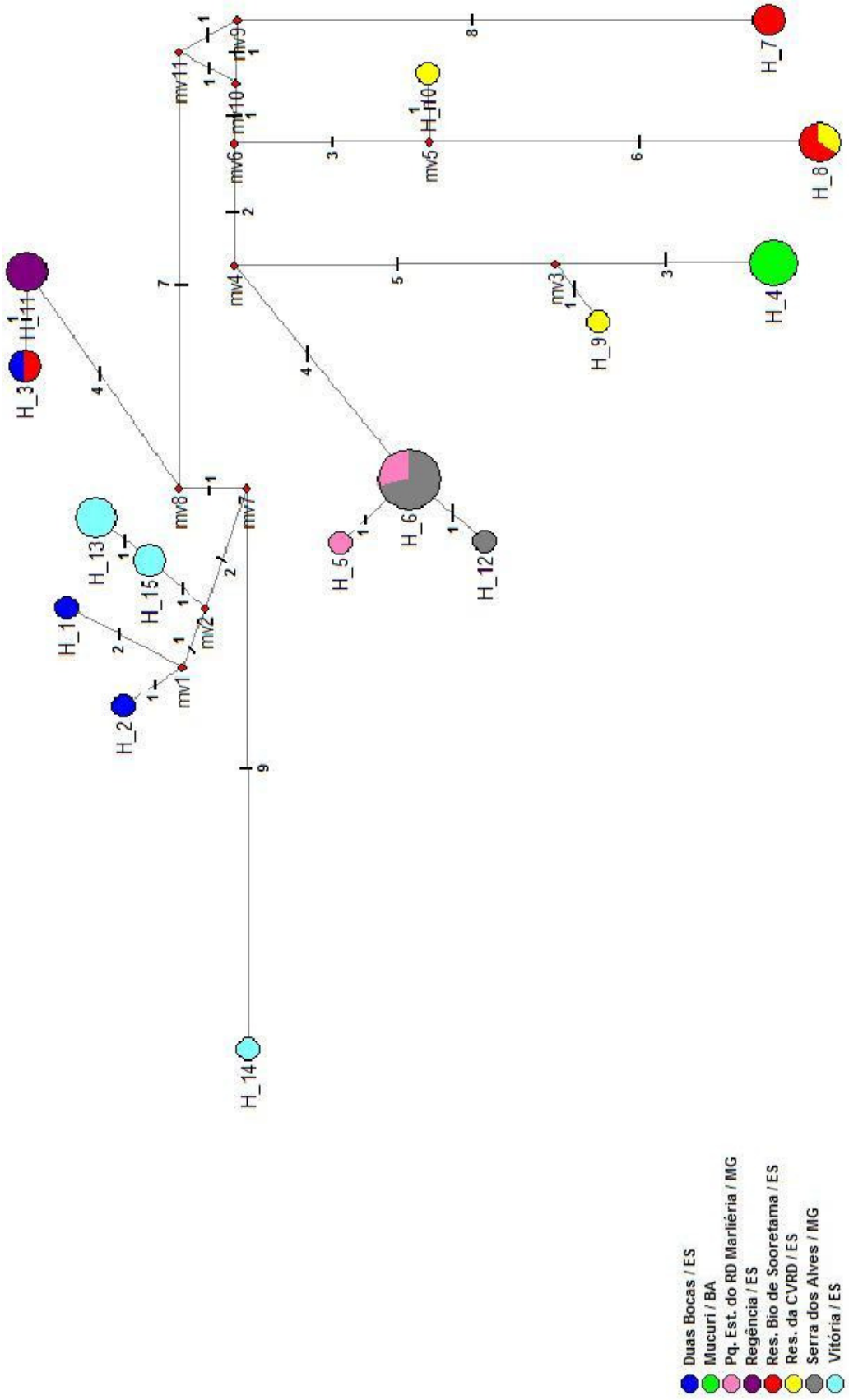
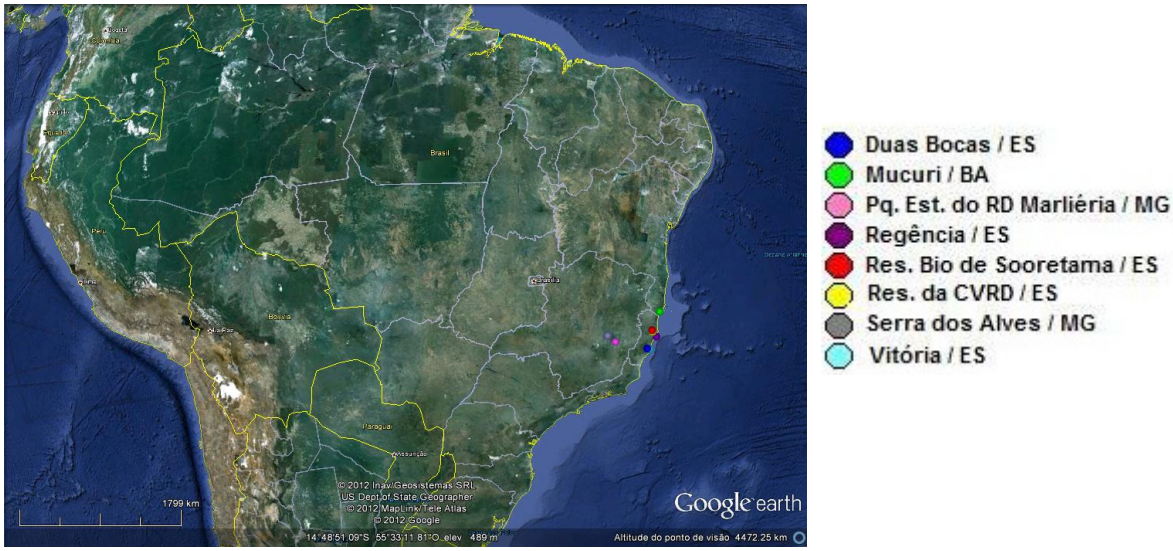



**Figura 32**: Rede de haplótipos mitocondriais do Clado Leste.



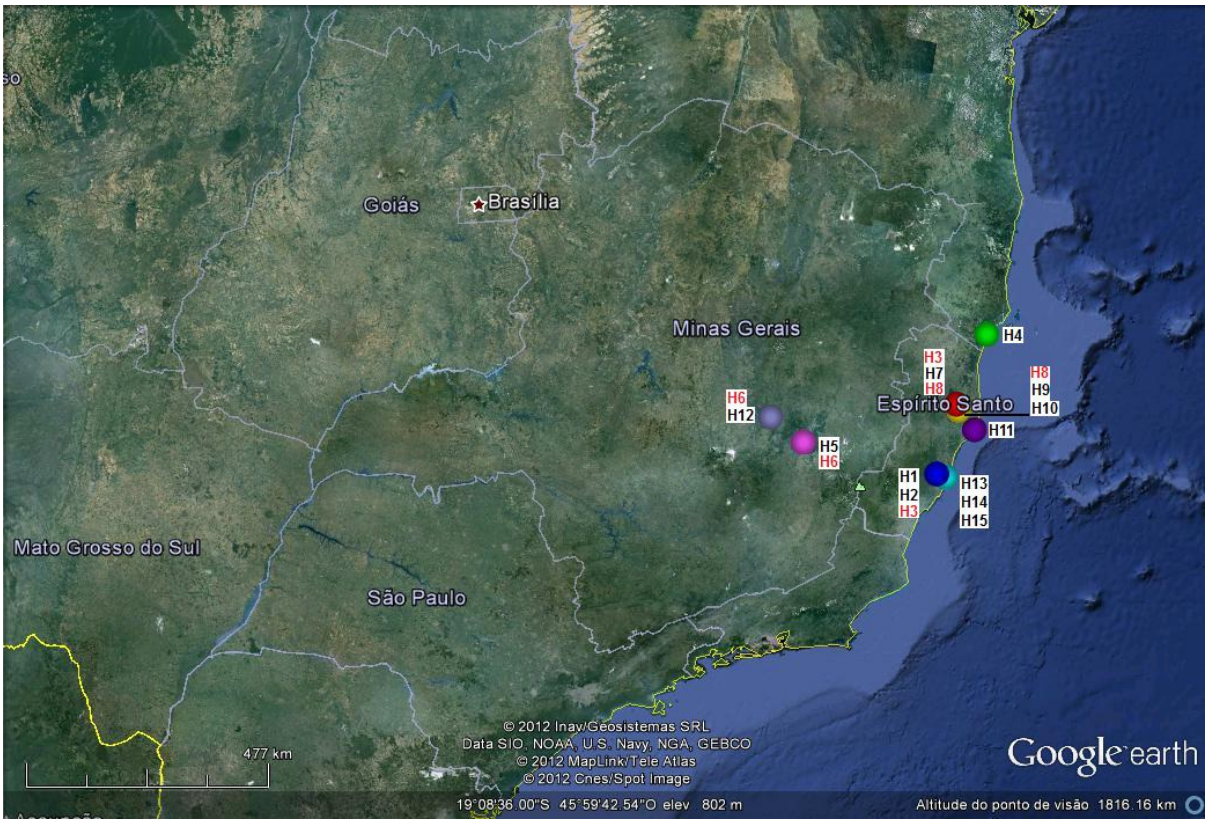




**Figura 33:** Disposição geográfica dos haplótipos do Clado Leste.

## *Taxas de Divergência*

Na construção das matrizes de distância todas as posições que contém lacunas e dados faltantes foram eliminadas. Para as matrizes de distância com o gene 16S a análise envolveu 186 sequências de nucleotídeos e houve um total de 303 posições no conjunto de dados final. Para as matrizes de distância com o gene cytb foram utilizadas 181 sequências de nucleotídeos e houve um total de 303 posições no conjunto de dados final. E por fim para as matrizes de distância com a concatenação dos dados mitocondriais foram utilizados 186 sequências de nucleotídeos com um total de 528 posições no conjunto de dados final.

Matrizes de distância foram usadas para inferir a divergência tanto entre os clados como nas relações intra-clados. Como os dados nucleares foram inconclusivos, as matrizes foram construídas somente utilizando os dados mitocondriais (16S e cytb) separadamente e concatenados. As matrizes individuais para cada gene foram feitas tanto para as linhagens principais quanto para as outras linhagens, todas com a inclusão dos grupos externos.

Na comparação dentro dos grupos recuperados nas reconstruções filogenéticas obteve-se a distância média para o gene 16S e cytb (Tabela 10).

Com o 16S dentro do grupo externo a divergência foi de 9,1%, esperado já que o grupo externo é composto por indivíduos de três gêneros distintos. Para o clado A foi de 1,1%, este valor é mais um indicativo de que este clado é um complexo de espécies atualmente válidas e precisa ser melhor analisado. O clado B obteve uma taxa de divergência de 2,3%, indicando que a espécie *T. cocorobensis*, que não é o foco deste estudo, pode ser um complexo de espécies também. As linhagens principais recuperadas apresentaram taxas de 0,3% para o clado Restinga, 0,6% para o clado Centro-sul, 0,3% para o clado Tipo e 0,5% para o clado Leste, estes resultados sustentam a monofilia destes clados. O Grupo C possui uma taxa dentro do grupo de 0,3%, isso apenas indica que estas populações são próximas, mas não resolve a baixa resolução obtida nas reconstruções filogenéticas.

O cytb, como esperado, apresentou altas taxas de divergência em relação ao gene 16S, porém confirma os resultados já obtidos. O grupo externo diverge internamente 19%. O clado A 5,5% e o clado B 6,5%. Em relação as linhagens principais, Restinga, Centro-sul, Tipo e Leste os valores encontrados foram respectivamente 1,3%, 1,6%, 1,6% e 1,5%. O grupo C diverge 1,9%.

**Tabela 10:** Níveis de divergência nas relações internas de cada clado para os genes 16S e cytb e para os dados mitocondriais concatenados.

| 16S | | cytb | | Concatenados | |
|---|---|---|---|---|---|
| Grupo externo | 9,1% | Grupo Externo | 19,0% | Grupo externo | 9,1% |
| Clado A | 1,1% | Clado A | 5,5% | Clado A | 1,1% |
| Clado B | 2,3% | Clado B | 6,5% | Clado B | 2,3% |
| Restinga | 0,3% | Restinga | 1,3% | Tipo | 0,3% |
| Centro-sul | 0,6% | Centro-sul | 1,6% | Restinga | 0,3% |
| Tipo | 0,3% | Tipo | 1,6% | Leste | 0,5% |
| Leste | 0,5% | Leste | 1,5% | Centro-sul | 0,6% |
| Grupo C | 0,3% | Grupo C | 1,9% | Grupo C | 0,3% |

Na comparação entre os grupos recuperados nas reconstruções filogenéticas obteve-se a distância média entre todos os grupos incluindo o grupo externo para o gene 16S e cytb (Tabela 11).

Para o gene 16S todas as linhagens destacadas neste estudo (Restinga, Centro-sul, Tipo e Leste) diferiram do clado A entre 3,0 a 4,0%, o que corrobora a parafilia deste clado que inclui possivelmente segmentos gênicos de *T. insulanus*, *T. hispidus*, *T. oreadicus* e *T. torquatus*. Em relação ao clado B (*T. cocorobensis*) a divergência entre as principais linhagens foi de 3,0%. Já entre as quatro linhagens, observou-se uma divergência de 1,0 a 2,0%. O clado Tipo possui uma divergência do clado Restinga, do clado Centro-sul e do clado Leste de 2,0%. Já entre estas linhagens, Restinga e Centro-sul são clados próximos, divergindo apenas 1,0%. Já o clado Leste diverge destes clados 2,0%. As populações de *T. torquatus* recuperadas com suporte baixo e pouco resolvidas pertencentes ao Grupo C divergem das demais populações desta espécie 2,0%.

Para o gene cytb a variação nas sequências entre os grupos foi bem maior em relação ao 16S devido variabilidade genética maior deste gene. A variação entre o clado A e as demais linhagens monofiléticas referentes a espécie *T. torquatus* foi de 11,0 a 14,0%, sendo mais divergente do clado Tipo e menos do clado Leste. Já o clado B com populações de *T. cocorobensis* divergiu entre 10,0% a 13,0%, sendo mais divergente do clado Tipo e menos do clado Leste. Entre as linhagens monofiléticas bem suportadas pelas demais análises o clado mais divergente em relação ao clado Tipo foi Centro-sul, com 9,0% de divergência, e o menos divergente foi Leste com 6,0%. Restinga diverge de Leste e do Centro-sul 7,0%. Leste e Centro-sul divergem 8,0%. As populações de *T. torquatus* recuperadas com suporte baixo e pouco resolvidas pertencentes ao Grupo C divergem das demais populações desta espécie entre 5,0 e 8,0%, sendo 5,0% em relação ao clado Tipo.

**Tabela 11:** Distâncias médias não corrigidas entre os clados recuperados a partir das reconstruções filogenéticas com os genes 16S e cytb e para os dados mitocondriais concatenados. GE - Grupo externo; A - Clado A; B - Clado B; T - Clado Tipo; R - Clado Restinga; L - Clado Leste; CS - Clado Centro-sul.

| **16S** | **GE** | **A** | **B** | **T** | **R** | **L** | **CS** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Grupo externo | | | | | | | |
| Clado A | 0,10 | | | | | | |
| Clado B | 0,11 | 0,04 | | | | | |
| Tipo | 0,10 | 0,03 | 0,03 | | | | |
| Restinga | 0,11 | 0,03 | 0,03 | 0,02 | | | |
| Leste | 0,11 | 0,04 | 0,03 | 0,02 | 0,02 | | |
| Centro-sul | 0,11 | 0,03 | 0,03 | 0,02 | 0,01 | 0,02 | |
| Grupo C | 0,11 | 0,04 | 0,03 | 0,02 | 0,02 | 0,02 | 0,02 |

| **cytb** | **GE** | **A** | **B** | **T** | **R** | **L** | **CS** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Grupo externo | | | | | | | |
| Clado A | 0,21 | | | | | | |
| Clado B | 0,23 | 0,13 | | | | | |
| Tipo | 0,21 | 0,14 | 0,13 | | | | |
| Restinga | 0,22 | 0,13 | 0,12 | 0,08 | | | |
| Leste | 0,21 | 0,11 | 0,10 | 0,06 | 0,07 | | |
| Centro-sul | 0,22 | 0,11 | 0,12 | 0,09 | 0,07 | 0,08 | |
| Grupo C | 0,20 | 0,12 | 0,12 | 0,05 | 0,06 | 0,06 | 0,08 |

| **Concatenados** | **GE** | **A** | **B** | **T** | **R** | **L** | **CS** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Grupo externo | | | | | | | |
| Clado A | 0,10 | | | | | | |
| Clado B | 0,11 | 0,04 | | | | | |
| Tipo | 0,10 | 0,03 | 0,03 | | | | |
| Restinga | 0,11 | 0,03 | 0,03 | 0,02 | | | |
| Leste | 0,11 | 0,04 | 0,03 | 0,02 | 0,02 | | |
| Centro-sul | 0,11 | 0,03 | 0,03 | 0,02 | 0,01 | 0,02 | |
| Grupo C | 0,11 | 0,04 | 0,03 | 0,02 | 0,02 | 0,02 | 0,02 |

As estimativas máxima e mínima de taxas de evolução do DNAmt foram feitas entre os quatro clados principais de *T. torquatus* (Tabela 12).

**Tabela 12:** Tempos mínimos e máximos estimados para divergências entre os quatro clados principais de *T. torquatus* recuperados a partir das reconstruções filogenéticas (taxas de divergência de mtDNA de acordo com Zamudio & Greene, 1997).

| Clados divergentes | Taxa de divergência de mtDNA (%/M.a.) | Tempo estimado (M.a.) menor e maior |
|---|---|---|
| Entre Clado Restinga e Tipo | 0,47<br>1,32 | 4,25<br>6,06 |
| Entre Clado Restinga e Centro-sul | 0,47<br>1,32 | 2,12<br>5,30 |
| Entre Clado Restinga e Leste | 0,47<br>1,32 | 4,25<br>5,30 |
| Entre Clado Tipo e Centro-sul | 0,47<br>1,32 | 4,25<br>6,81 |
| Entre clado Tipo e Leste | 0,47<br>1,32 | 4,25<br>4,54 |
| Entre Clado Centro-sul e Leste | 0,47<br>1,32 | 4,25<br>6,06 |

# DISCUSSÃO

## *Análises Filogenéticas*

As análises filogenéticas conduzidas no presente estudo revelam que o que vinha sendo chamado de *Tropidurus torquatus* não foi recuperado como monofilético pois *T. cocorobensis* e outros exemplares do gênero foram recuperados internamente, embora nem sempre com suporte robusto. Também não foi possível obter uma relação bem resolvida entre os principais terminais. Contudo, foi constatada a existência de sete linhagens bem definidas e recuperadas com alto suporte (Clado A, B, Restinga, Centro-sul, Tipo, Leste e Grupo C), revelando uma diversidade muito maior do que se previa. Quatro destas linhagens foram consideradas principais dentro de *T. torquatus* por terem seu monofiletismo recuperado em todas as reconstruções filogenéticas apresentadas com suportes altos, mesmo quando utilizados métodos de análises distintos, recuperam as mesmas linhagens de forma robusta, são os clados Restinga, Centro-sul, Tipo e Leste.

Esse panorama geral foi encontrado em praticamente todas as análises, exceto por alguns indivíduos que se destacaram pela posição em que foram recuperados pois não se agruparam com os demais da sua localidade. No clado A (Figura 6) isto ocorreu com um indivíduo de Camacan / BA (MTR 15896) e outro do Parque Nacional do Caparaó / MG (10784), os demais destas localidades se agruparam respectivamente com indivíduos dos clados Restinga e grupo C. No grupo C com os dados mitocondriais (Figura 12) o mesmo ocorreu com um indivíduo de Una / BA (MTR 21387), os demais desta localidade se agruparam no clado Restinga. No clado Leste (Figuras 10) um indivíduo de Itaúnas / ES (MTR 12517) foi recuperado como irmão de um espécime de Osasco / SP (MTR 20246). Para a localidade de Itaúnas não foram amplificadas mais amostras, no entanto para Osasco as demais amostras foram recuperadas no clado Centro-sul. Como estes lagartos são colonizadores agressivos, adaptam-se bem a qualquer hábitat aberto e sua dispersão é facilitada por transporte humano, especialmente em troncos de

árvores, madeiras, diversas cargas como pedras, tijolos, sugere-se a possibilidade de introdução humana.

Outra possibilidade aventada somente no caso do indivíduo de Camacan / BA (MTR 15896) foi de uma possível contaminação ou troca de tecidos devido à enorme diferença observada na sequência desta amostra ao compará-lo com as demais da mesma localidade. Contudo tanto o sequenciamento como a extração foram repetidos a exaustão, além de voltar ao voucher para a conferência da identificação. Todos os resultados foram corroborados e verificou-se que se trata de fato de um *T. torquatus*, apoiando a idéia de introdução e/ou transporte humano. A repetição do sequenciamento e da extração não foi feita com as demais amostras além da citada porque as sequências mostraram uma estruturação de acordo com cada localidade, portanto nos testes preliminares estas amostras não chamaram atenção, apenas nas análises finais porque se agruparam em um clado com outras espécies do grupo *torquatus*.

A heterogeneidade constatada no clado A não pôde ser verificada para eliminar a hipótese de haver erros de identificação, pois até a conclusão deste trabalho, não foi possível rever estes indivíduos devido à reforma do Museu de Zoologia da USP. Estes possíveis erros de identificação não prejudicaram os resultados já que observou-se a quebra do monofiletismo da espécie e a recuperação de quatro linhagens monofiléticas forte e recorrentemente corroboradas nas demais análises.

O que foi chamado de grupo C apresentou-se de modo diverso nas análises sendo que a resolução das relações dessas linhagens não foi corroborada em todas as análises. Ora encontrou-se uma politomia (Figura 11), ora algumas relações internas são resolvidas (Figura 20). Apenas uma amostragem que inclua mais genes nucleares poderá ajudar a esclarecer estes problemas. Talvez seja necessário a introdução de mais amostras dessas localidades para inferir alguma hipótese com maior segurança.

## *Rede de Haplótipos*

A rede de haplótipos mostra as relações genealógicas entre os haplótipos. Neste trabalho, de um modo geral, foi encontrada forte estruturação populacional nas linhagens principais com pouquíssimo ou nenhum compartilhamento de haplótipos. O que demonstra que estão geneticamente estruturadas, sendo baixo ou inexistente o fluxo gênico entre elas.

O compartilhamento de haplótipos foi observado entre as populações de Camacan / BA e Reserva Biológica da Mata Escura-Jequitinhonha / MG no clado Restinga (Figura 26), as quais são localidades próximas (Figura 27). No clado Leste as populações que compartilham haplótipos são (Figura 32): Duas Bocas / ES, Reserva Biológica de Sooretama / ES, Reserva da Companhia Vale do Rio Doce-Linhares / ES, Parque Estadual do Rio Doce-Marliéria / MG e Serra dos Alves / MG, as quais compartilham um haplótipo. Duas Bocas / ES compartilha o haplótipo de número 3 com Reserva Biológica de Sooretama / ES, esta última também compartilha o haplótipo de número 8 com Reserva da Companhia Vale do Rio Doce-Linhares / ES e Parque Estadual do Rio Doce-Marliéria / MG compartilha com Serra dos Alves / MG o haplótipo de número 6. Nos clados Centro-sul (Figura 28) e Tipo (Figura 30) não há compartilhamento de haplótipos.

Na rede de haplótipos mitocondriais do clado Restinga (Figuras 26) vale ressaltar que o haplótipo de número 3 pertencente à localidade de Camacan / BA (MTR 15896), a mesma que nas análises filogenéticas é recuperada no clado A, aqui também aparece com uma estruturação diferente das demais amostras da mesma localidade. O clado A agrupa amostras de diferentes localidades dos estados de Tocantins e Mato Grosso do Sul, além de outras espécies do grupo *torquatus* (*T. insulanus*, *T. hispidus* e *T. oreadicus*). A quantidade de mutações que separam este haplótipo de número 3 dos demais é maior do que cinquenta. Isso pode indicar mais uma vez que este exemplar revela introdução humana ou mostra sinais de introgressão, possivelmente causada por ela. Já o haplótipo de número 27 pertencente ao indivíduo de Una / BA (MTR 21387) apresenta quatorze mutações. Nas reconstruções filogenéticas para os dados mitocondriais tanto por inferência

Bayesiana (Figura 12) como Parcimônia (Figura 22), este indivíduo é recuperado numa politomia mais basal no cladograma, não se agrupando com os demais da mesma localidade que se encontram dentro do clado Restinga. Este resultado é mais um indicativo de uma possível introdução humana ou de uma complexa história de isolamento da fauna desta área como tem sido demonstrado em outros trabalhos (Pellegrino *et al.*, 2011; Amaro *et al.*, 2012).

Na rede de haplótipos mitocondriais do clado Centro-sul (Figuras 28) vale ressaltar que o haplótipo de número 1 de Osasco / SP (MTR 20246), a mesma localidade que nas análises filogenéticas é recuperada no clado Leste como irmã de um indivíduo de Itaúnas / ES (MTR 12517). Como da localidade de Itaúnas / ES somente foi possível conseguir a sequência de um indivíduo devido a problemas no sequenciamento de outras amostras, fica difícil inferir alguma hipótese baseada em tão poucos dados. Este haplótipo é separado dos demais por mais de cinquenta mutações.

Na rede de haplótipos mitocondriais do clado Leste (Figuras 32) como as localidades de Duas Bocas / ES e Reserva Biológica de Sooretama / ES são separadas pelo Rio Doce (Figura 25), o compartilhamento de haplótipos entre as populações destas localidades pode ser indicativo de um compartilhamento de haplótipos ancestrais. Este não é o caso da Reserva Biológica de Sooretama / ES e da Reserva da Companhia Vale do Rio Doce-Linhares / ES que são localidades próximas, sem barreiras entre elas. Por fim, Parque Estadual do Rio Doce-Marliéria / MG e Serra dos Alves / MG não são localidades próximas, estão separadas pelo Rio Doce e compartilham haplótipos (Figura 33).

A inferência quanto a frequência dos haplótipos é somente uma estimativa, uma vez que nem todas as localidades possuíam o mesmo número de amostras. O número de amostras por localidade variou de 1 à 10, portanto uma localidade com 10 amostras quando comparada a outra com menor número mostrará uma frequência maior de haplótipos devido a quantidade.

## *Taxas de divergência*

As matrizes de distância demonstram claramente diferenças marcantes nas taxas de evolução entre os genes mitocondriais. As maiores taxas de divergência registradas para as relações internas de cada clado com os genes 16S, cytb e para os dados mitocondriais concatenados, foram respectivamente 9,1%, 19,0% e 9,1%. Na comparação entre clados esta divergência foi 11,0%, 23% e 11,0%.

Os clados Restinga, Centro-sul, Tipo, Leste e o grupo C possuem baixas taxas de divergência entre si em comparação aos clados A e B. O clado A que nas reconstruções filogenéticas foi recuperado como um clado com alta heterogeneidade devido às diferentes localidades e espécies agrupadas apresentou altas taxas de divergência entre seus terminais, variando respectivamente para os genes 16S, cytb e com os dados concatenados, 1,1%, 5,5% e 1,1%. O clado B também apresentou uma divergência interna alta. Os clados citados como linhagens principais dentro de *T. torquatus* apresentaram baixa divergência nas relações internas.

As estimativas de tempo de divergência obtidas entre os quatro grupos principais recuperados e definidos pelas reconstruções filogenéticas como linhagens monofiléticas dentro de *T. torquatus* (taxas de divergência de mtDNA de acordo com Zamudio e Greene, 1997) variaram entre 4,25 M.a. e 6,81 M.a., para praticamente todos os clados, exceto entre os clados Restinga e Centro-sul que tiveram uma divergência entre 2,12 M.a. e 5,30 M.a., demonstrando claramente a ancestralidade saxícola com uma posterior ocupação dos ambientes arenosos. Estes resultados situam os eventos cladogênicos no Plioceno, período Neógeno da Era Cenozóica (Tabela 12). No Plioceno a Terra já começa a se tornar semelhante à que temos hoje. Nesta época ocorre um esfriamento das águas e consequentemente um aumento das calotas polares e diminuição do nível dos oceanos. É considerada como uma fase de transição entre o Mioceno, mais quente, e o Pleistoceno, aonde começam as glaciações. O clima mais frio e seco do Plioceno favoreceu a expansão das áreas abertas, restringindo as florestas a pequenos refúgios (Vanzolini, 1992),

isso favoreceu tanto as populações interioranas como as litorâneas de *T. torquatus*, permitindo o contato entre elas e a expansão do hábitat de origem.

Porém tendo em vista a ausência de fósseis que poderiam ser utilizados como pontos de referência para uma estimativa mais acurada destes tempos de divergência, a estimativa dada é a única possível com os dados obtidos, ainda assim, válida como um primeiro panorama da divergência ocorrida entre as linhagens encontradas dentro de *T. torquatus*.

Os resultados para ambos os genes se corroboram. Os resultados com os dados mitocondriais concatenados são bem próximos quando não idênticos aos resultados obtidos com o gene 16S. Estes resultados só confirmam que realmente se trata de um complexo de espécies e que a diversidade dentro do grupo *torquatus* é bem maior do que se conhece atualmente.

## *Hipóteses Filogeográficas*

A hipótese de diversificação dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* demonstra a princípio ao menos dois padrões distintos. Como relatado no trabalho de Rodrigues, 1987, existem basicamente dois conjuntos ecológicos de espécies. Um que reúne formas de ampla distribuição geográfica que parece acompanhar a expansão e retração das formações abertas logo após o início da deterioração climática. Outro que reúne formas restritas aos ambientes arenosos que provavelmente só encontra condições favoráveis de expansão na outra fase do ciclo, quando as temperaturas e o nível do mar estão mais baixos, o que permite um rearranjo dos lençóis arenosos da plataforma continental.

Esta hipótese sugere que as linhagens arenícolas surgiram independentemente mais de uma vez durante sua história evolutiva. Na última filogenia apresentada por Frost *et al.*, 2001, as linhagens arenícolas de *Tropidurus* do grupo *torquatus* aparecem independentemente pelo menos três vezes em *T. hygomi*, *T. psammnonastes* e *T. cocorobensis*, já as espécies com populações

saxícolas e arenícolas aparecem independentemente quatro vezes em *T. etheridgei, T. hispidus*, *T. torquatus* e *T. oreadicus*.

Neste estudo recuperou-se três grupos essencialmente arenícolas, o clado B (Figura 6), o clado Restinga (Figura 7) e o clado Tipo (Figura 9), e quatro grupos saxícolas, clado A (Figura 6), Centro-sul (Figura 8), Leste (Figura 10) e o grupo C (Figura 11). O fato de que esses grupos arenícolas não foram recuperados como uma linhagem monofilética em nenhuma das análises filogenéticas e a predominância de indivíduos saxícolas nos clados mais basais indica que possivelmente o ancestral era saxícola (Figura 4). De acordo com a hipótese de diversificação do grupo *torquatus* (Frost *et al.*, 2001) pode-se inferir que estes três clados arenícolas também tenham surgido independentemente na história evolutiva de *T. torquatus*. Nesta última filogenia observou-se que a ocupação dos ambientes de areia parece ter sido convergente, aparecendo independentemente em diferentes linhagens. Entretanto, o suporte de Bremer para a maioria dos ramos é apenas moderado neste trabalho e uma filogenia mais robusta que inclua uma melhor cobertura da distribuição das espécies se faz necessária para testar a hipótese da origem das populações de *Tropidurus* do grupo *torquatus* que ocuparam os ambientes arenosos. Dentro de espécies com populações saxícolas/arenícolas, como *T. torquatus* e *T. hispidus*, a literatura tem apresentado muitas evidências de que cada um delas possa compreender mais de uma espécie. Kasahara *et al.*, 1996 chamaram a atenção para o fato que estas duas espécies possuem populações que apresentam variação geográfica do cariótipo. Como já foi dito, neste estudo foi encontrada uma diferenciação cariotípica em indivíduos de *T. torquatus* da localidade de Guaibim, no litoral do Estado da Bahia, em relação a indivíduos de localidades do interior dos estados de Goiás, Minas Gerais e São Paulo.

Uma linhagem ancestral saxícola também foi levantada em um trabalho realizado por Kiefer, 2003 sobre a ecologia geográfica de *T. torquatus* em áreas de restinga. Neste trabalho observou-se que a redução no tamanho corpóreo das populações de restinga pode ter ocorrido após a colonização dessas áreas por populações interioranas ancestrais que possuíam tamanhos corpóreos maiores. Como tanto a morfologia como a ecologia dos lagartos podem ser influenciadas pela estrutura do hábitat ocupado (Vitt *et al.*, 1997) aventou-se a possibilidade de que

após a ocupação inicial das restingas pelas populações ancestrais interioranas, as diferentes características ambientais locais possam ter sido uma importante pressão de seleção em relação a redução do tamanho corpóreo dos indivíduos das áreas de restinga. Neste mesmo trabalho também foi feito um estudo das características reprodutivas da espécie e constatou-se que as populações litorâneas possuem características reprodutivas semelhantes entre si quando comparadas com as interioranas, o que pode ser mais um indicativo de ser um grupo diferenciado dentro da espécie. Entretanto neste estudo citado devido a ambiguidade das características, sendo algumas restritas aos grupos populacionais e outras a espécie, não foi possível inferir até que ponto as variações geográficas e as características reprodutivas são determinadas pela história evolutiva do grupo e quanto é consequência das condições ambientais de cada localidade.

A ocorrência de variações ecológicas de uma espécie ao longo da sua distribuição geográfica podem ser resultados de características fixas, influência histórica ou influência do ambiente. A recuperação de quatro linhagens monofiléticas dentro da espécie em questão demonstra claramente que não são apenas frutos de adaptações ao ambiente gerando uma diferenciação, mas sim de uma especiação vigente.

A primeira tentativa de explicar a existência dos dois complexos populacionais dentro de *T. torquatus* baseada na Teoria dos Refúgios Florestais (Rodrigues, 1987) explica parte da história evolutiva desta espécie, uma vez que, dados os resultados obtidos, pode-se concluir que a espécie atualmente reconhecida como *T. torquatus* constitui não somente uma espécie e nem um conjunto com duas populações distintas, mas sim um complexo de espécies, além de ter sofrido muito mais influências climáticas do Plioceno do que do Pleistoceno, porém somente uma filogenia robusta do grupo *torquatus* poderá elucidar essa questão. É fato que, com as futuras mudanças deste complexo grupo de espécies chamado *torquatus*, muito estudos filogeográficos serão necessários para esclarecer a história evolutiva de cada espécie.

Muitos estudos têm demonstrado uma correlação entre os padrões de diversidade genética e as alterações climáticas e florestais ocorridas durante o

Pleistoceno, por exemplo, em aves (Cabanne *et al.*, 2008, Cabanne, 2009), anfíbios (Carnaval *et al.*, 2009; Amaro *et al.*, 2012), répteis e mamíferos (Grazziotin *et al.*, 2006; Carnaval & Moritz, 2008).

No estudo com a espécie *Proceratophrys boiei* feito por Amaro *et al.*, 2012 observou-se diferentes respostas biológicas referentes ao período do último glacial em diferentes faixas de altitude ao longo da Mata Atlântica. Foram encontrados pelo menos dois filogrupos divergentes, não distintos morfologicamente, além de relatar uma quebra filogeográfica na região central de São Paulo. No trabalho de Cabanne, 2009 essa quebra em São Paulo também é observada nos padrões de distribuição de quatro espécies de passeriformes endêmicos. Grazziotin *et al.*, 2006 também observou uma maior diversidade genética em um estudo filogeográfico da espécie *Bothrops jara*raca em diferentes faixas de altitude dentro da Mata Atlântica. Estes estudos filogeográficos, quando comparados, demonstram um padrão no qual a distribuição temporal e espacial das florestas é muito dinâmica, aonde norte e sul seriam regiões mais instáveis devido às alterações climáticas, tanto locais quanto globais, ou seja, os ciclos glaciais e interglaciais (Cabanne, 2009). Isto é congruente com os modelos obtidos para simulação da cobertura florestal feito por Carnaval & Moritz, 2008. Esses padrões florestais dinâmicos podem ser responsáveis pela evolução independente de cada linhagem em refúgios distintos, como as linhagens encontradas no presente trabalho para *T. torquatus*.

A segunda tentativa foi usando a diversificação dos rios como barreiras (Wallace, 1852). Ao delimitar geograficamente este complexo de espécies, foi feita uma correlação da ocorrência dos clados recuperados de acordo com os principais rios citados como delimitadores de fauna em diversos estudos (Pellegrino *et al.*, 2005; Bertolotto, 2006; Grazziotin *et al.*, 2006; Cassimiro, 2010; Michiute, 2010). Observou-se que as populações do clado Leste se encontram delimitadas pelos Rios Jequitinhonha e Paraíba do Sul, ocorrendo uma separação de algumas localidades pelo Rio Doce (Figura 25). As populações das localidades Mucuri / BA, Itaúnas / ES, Floresta Nacional de Goytacazes / ES, Reserva Biológica de Sooretama / ES, Reserva da Cia. Vale do Rio Doce / ES, Regência / ES, Serra dos Alves / MG e Parque Estadual do Rio Doce-Marliéria / MG se encontram ao norte do Rio Doce. As populações das localidades Mariana / MG, Viçosa / MG, Vitória / ES,

Viana / ES e Duas Bocas / ES se encontram ao sul do Rio Doce. As populações do clado Tipo estão isoladas pelo Rio Paraíba do Sul (ao sul deste Rio). As populações do clado Restinga se encontram ao norte do Rio Jequitinhonha, e os terminais do grupo C, ao sul do Rio Doce.

No trabalho realizado por Bertolotto, 2006 com o gênero de lagartos *Enyalius* o Rio Doce separou dois clados compostos por diferentes espécies, assim como o Rio Jequitinhonha e o São Francisco também foram delimitadores de espécies. No trabalho de Pellegrino *et al.*, 2005 num estudo com o lagarto *Gymnodactylus darwinii* na costa brasileira, demonstrou uma grande variabilidade genética que resultou na sua separação em duas espécies e no reconhecimento de populações geneticamente diferenciadas, aparentemente separadas pelos principais rios da região (Rios São Francisco, Paraguaçu, Jequitinhonha, Doce e Paraíba do Sul). No trabalho de Grazziotin *et al.*, 2006 realizado com a espécie de serpente *Bothrops jararaca* a disjunção filogeográfica na região do baixo Rio Doce também foi observada. Michiute, 2010 estudou o gênero *Ecpleopus*, a princípio monotípico, e o Rio Doce também atuou como uma barreira importante na divergência de duas linhagens. Cassimiro, 2010 em um trabalho de sistemática e filogenia do gênero *Gymnodactylus* também observou um padrão geral dos grandes rios da costa leste da Mata Atlântica atuando como barreiras. Porém este último autor também encontrou uma indicação de que o Rio Doce não tenha atuado como uma barreira primária e efetiva na separação de linhagens ao sul e ao norte do seu leito, assim como encontrado neste trabalho nas linhagens do clado Leste.

A coincidência dos rios e dos padrões de diferenciação genética na Mata Atlântica não se restringe aos gêneros *Gymnodactylus*, *Tropidurus*, *Ecpleopus* e *Enyalius*. Na verdade outros exemplos indicam que existe um padrão de distribuição em relação a estes rios que sugerem uma história evolutiva comum. Entre os lagartos tropidurídeos, *T. hispidus* e *T. hygomi* não ocorrem ao sul da Bahia de Todos os Santos (Rodrigues, 1987). O geckonídeo *Coleodactylus meridionalis* ocorre na parte norte da Mata Atlântica, mas não ocorre ao sul do Rio Jequitinhonha. O lagarto *Stenolepis ridleyi* da família Gymnophthalmidae, tem

distribuição semelhante, não se estende ao sul do Rio São Francisco (Rodrigues, 1990; Pellegrino *et al.*,2005).

Sem descartar a forte influência constatada em muitos estudos das oscilações climáticas iniciadas no Neógeno e que se estenderam até o Quartenário na distribuição atual da fauna ao longo da costa Atlântica brasileira e fazendo um paralelo com os efeitos diretos e indiretos das mudanças no nível do mar que também ocorreram neste período, pode-se inferir uma explicação para estas linhagens cortadas pelo Rio Doce que apresentam uma separação incompleta. Essas alterações do nível do mar podem ter causado alterações do curso do rio ou a transferência de populações insularizadas de uma margem à outra causando esse padrão secundário observado neste trabalho e no trabalho de Cassimiro, 2010.

Conclui-se que a complexidade das linhagens de *T. torquatus* encontradas não podem ser explicadas somente com uma ou outra teoria, como a dos refúgios ou dos rios. Na verdade, na Mata Atlântica, áreas compreendidas entre os principais rios são congruentes com as áreas preditas como remanescentes florestais do Pleistoceno, logo, torna-se difícil distinguir entre tais hipóteses alternativas (Baroni, 2010). Essa ausência de um padrão geral pode demonstrar uma história evolutiva complexa devido a influência diferencial de eventos paleogeográficos e paleoclimáticos na diferenciação dos grupos taxonômicos (Cracraft & Prum, 1988).

Com este estudo ainda é precipitado determinar a elevação ou não de algumas linhagens ao nível de espécie devido à enorme complexidade constatada. Um trabalho utilizando mais genes, especialmente nucleares, e que conte com uma amostragem maior de indivíduos de cada localidade, principalmente aquelas que estão em clados parafiléticos poderá trazer mais clareza sobre a delimitação de espécies. Em caráter preliminar sugere-se que três das quatro linhagens recuperadas como monofiléticas, com suportes altos, que possuem uma estruturação geográfica e uma uniformidade morfológica poderiam ser elevadas a espécies. São elas: Clado Restinga, Clado Centro-sul, Clado Tipo e Clado Leste.

O que foi possível concluir é que as populações litorâneas e interioranas de *T. torquatus* apresentaram uma grande diversidade de linhagens e foram

recuperadas como linhagens monofiléticas, mas não demonstraram uma evolução única dos hábitos arenícolas e saxícolas. Pôde-se inferir, através de um critério mais parcimonioso, que o ancestral destas linhagens era saxícola e que houve três evoluções independentes para o hábito arenícola (clados B, Restinga e Tipo). Isto no entanto permanece no campo conjectural enquanto não for possível contar com uma filogenia robusta que recupere as relações de parentesco entre estas linhagens, já que o monofiletismo da "espécie" não foi recuperado. Três espécies, *T. insulanus*, *T. hispidus* e *T. cocorobensis*, escolhidas a princípio como grupo-externo quebraram esta monofilia.

Deve-se enfatizar que, com os resultados aqui obtidos, procurou-se compreender se existia alguma correlação molecular com os dois morfotipos observados em diversos estudos na espécie *T. torquatus*. Porém o que se obteve foi um panorama da complexidade e diversidade deste complexo de espécies. Além disso as espécies do grupo são geralmente colonizadores agressivos, especialmente *T. torquatus*, portanto a introdução humana de indivíduos em diferentes localidades que não a de origem é perfeitamente plausível. Dito isso, os resultados indicam que a diversidade é muito maior do que se acreditava até o momento e que, a idéia de apenas dois morfotipos dentro de *T. torquatus* indicando uma linearidade na origem das linhagens arenícolas e saxícolas não foi corroborada.

O estudo filogeográfico com base em dados moleculares aqui proposto permitiu uma compreensão mais adequada da complexidade desta espécie ao longo de sua ampla área geográfica, assim como identificou linhagens monofiléticas ao longo dos ambientes colonizados por ela. Também contribuiu no entendimento dos padrões de diversificação entre estes conjuntos de populações ecologicamente distintos.

# CONCLUSÕES

1. O monofiletismo de *T. torquatus* não foi recuperado neste estudo, na verdade o que se encontrou foi um complexo de espécies;

2. As análises filogenéticas revelam que existem quatro clados principais de acordo com características ecológicas e ambientais, são eles: Restinga, Centro-sul, Tipo e Leste;

3. O clado Leste é delimitado pelos Rios Jequitinhonha e Paraíba do Sul e possui populações separadas pelo Rio Doce, com um grupo mais ao norte e outro ao sul deste rio;

4. As populações do clado Tipo estão isoladas pelo Rio Paraíba do Sul (ao sul deste rio);

5. As populações do clado Restinga se encontram ao norte do Rio Jequitinhonha;

6. Este estudo filogeográfico com *T. torquatus* corroborou os demais estudos que levantaram possíveis padrões em relação a duas das três descontinuidades filogeográficas (Rio Doce e Rio Paraíba do Sul), a terceira, Rio São Francisco, não faz parte da distribuição geográfica da espécie;

7. Apesar de ser um grupo amplamente estudado, este estudo mostra a necessidade de uma filogenia robusta e mais trabalhos filogeográficos para elucidar sua complexidade.

# RESUMO

Estudos morfológicos constataram que a espécie *Tropidurus torquatus* apresenta dois morfotipos geograficamente distintos ao longo da área ocupada pela espécie. Um com preferência por ambientes saxícolas, situado mais para o interior do continente e, outro, mais costeiro, ocupando predominantemente os solos arenosos de dunas e restingas. Estes morfotipos possuem características morfológicas externas distintas associadas a estes ambientes. Porém, estas diferenças morfológicas observadas não foram determinantes para um estudo mais conclusivo dos padrões de diferenciação e da história zoogeográfica da espécie em questão. Dentro deste contexto teórico, este trabalho abordou a história das populações de *T. torquatus* com o uso de dados moleculares mostrando como a variabilidade genética da espécie esta distribuída geograficamente. Esta espécie se mostrou muito mais diversa do que se imaginava inicialmente. Quatro diferentes linhagens foram recuperadas na maioria das análises e apresentam relação com a geografia. Os resultados mostraram que esta espécie está se expandido e que possivelmente pode ocorrer uma diferenciação intraespecífica. Também mostrou que pode estar ocorrendo fluxo gênico não só dentro desta espécie, mas como entre as outras espécies do gênero, porém somente uma filogenia mais robusta poderá elucidar a relação entre elas.

# ABSTRACT

Morphological studies have showed that *Tropidurus torquatus* presents two geographically distinct morphotypes along the area occupied by the species. The first morphotype is saxicolous and exhibits a preference for rocky environments located farther inland, and the other morphotype is located in more coastal areas, occupying predominantly sandy soils of dunes and sandbanks. These morphotypes have distinct external morphological traits associated with the environments they occupy. However, these differences were not observed morphological determinants for a more conclusive study of the differentiation patterns of differentiation and zoogeographical history of the species. Within this theoretical context, this work addressed the history of *T. torquatus* populations using molecular data, in order to understand the geographical distribution of genetic variability. Results showed that this species is far more diverse than initially hypothesized. Four different lineages were recovered in most analyzes, each one related to its intrinsic distributional pattern. Besides, this study shows that this species is expanding its distribution area and for this reason a differentiation among populations is likely to occur, potentially with formation of new species. Also results show that gene flow may be occurring not only within the species, but also between other *Tropidurus* species. Nonetheless, only a more robust phylogeny may elucidate the relationship between these species.

# REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS


ALVAREZ, B.B; CEI, J.M. & SCOLARO, J.A., 1994. A new subspecies of *Tropidurus spinulosus* (Cope, 1862) from the subtropical wet mesic Paraguayan region (Reptilia Squamata Tropiduridae).*Tropical Zoology*, 7 (1): 161-179.

AMARO, R.C.; RODRIGUES, M.T.; YONENAGA-YASSUDA, Y. & CARNAVAL, A.C., 2012. Demographic processes in the montane Atlantic rainforest: Molecular and cytogenetic evidence from the endemic frog *Proceratophrys boiei*. *Molecular Phylogenetics and Evolution,* 62, 880-888.

ARRUDA, J.L.S.; ARRUDA, D.A. & CECHIN S.Z., 2008. Notes on geographic distribution, Reptilia, Squamata, Tropiduridae, *Tropidurus torquatus*: Distribution extension. Check List, 4 (3): 269-271.

AVISE, J.C., 1994. Molecular Markers, Natural History and Evolution. *Chapman & Hall*, New York. 511 pp.

AVISE, J.C., 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. *Harvard University Press*, Cambridge, MA. 447 pp.

AVISE, J.C.; ARNOLD, J.; BALL, R.M.Jr.; BERMINGHAM, E.; LAMB, T.; NEIGEL, J.E.; REEB, C.A. & SAUNDERS, N.C., 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 489-522.

AVISE, J.C.; GIBLIN-DAVIDSON, C.; LAERM, J.; PATTON, J.C. & LANSMAN, R.A., 1979. Mitochondrial DNA evolution clones and matriarchal phylogeny within and among geographic populations of the pocket gopher, *Geomys pinetis. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76, 6694-6698.

BARONI, S., 2010. Estudos moleculares em *Gymnotus pantherinus* (Gymnotiformes, Gymnotidae): uma abordagem Sistemática e Filogeográfica. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, São Paulo, SP. 155 pp.

BATALHA-FILHO, H & MIYAKI, C.Y., 2011. Filogeografia da Mata Atlântica. *Revista da Biologia, Vol. Especial Biogeografia*, 31-34.

BATALHA-FILHO, H.; WALDSCHMIDT, A.M.; CAMPOS, L.A.O.; TAVARES, M.G. & FERNANDES-SALOMÃO, T.M., 2010. Phylogeography and historical demography of the Neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie*, 534-547.

BATTEY, J. & CLAYTON, D.A., 1980. The transcription map of human mitochondrial DNA implicates transfer RNA excision as a major processing event. *Journal of Biological Chemistry*, 255: 11599-11606.

BERTOLOTTO, C.E.V., 2006. *Enyalius* (Leiosauridae, Squamata): o que os dados moleculares e cromossômicos revelam sobre esse gênero de lagartos endêmico do Brasil. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, São Paulo, SP. 129 pp.

BOULENGER, G.A., 1884. Synopsis of the families of existing Lacertilia. *Ann. Mag.Nat. Hist.*, 14 (5): 117-122.

BOULENGER, G.A., 1885. Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). Second Edition. V. 2. *Trustees of the British Museum: London.* 497 pp.

BOULENGER, G.A., 1902. Description of new batrachians and reptiles from Andes of Peru and Bolivia. *Ann. Mag . Nat. Hist.*, 10 (7): 394-402.

BREMER, K., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295-304.

BROWN, K.S. & AB'SÁBER, A.N., 1979. Ice - ages forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological, and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas,* 5, 1-30.

BROWN, W.M.; GEORGE, M.Jr. & WILSON, A.C., 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76, 1967-1971.

BROWN, W.M.; PRAGER, E.M.; WANG, A. & WILSON, A.C., 1982. Mitochondrial DNA sequences of primates: tempo and mode of evolution. *Journal of Mol. Evolution*, 18, 225-39.

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

CABANNE, G.S., 2009. Padrões de distribuição geográfica de linhagens intra-específicas e processos demográficos históricos em aves da Floresta Atlântica. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, São Paulo, SP. 143 pp.

CABANNE, G.S.; D'HORTA, F.M.; SARI, E.H.R.; SANTOS, F.R. & MIYAKI, C.Y., 2008. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution,* 49, 760-773.

CABANNE, G.S.; SANTOS, F.R. & MIYAKI, C.Y., 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent

demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91, 73-84.

CAMP, C.L., 1923. Classification of the lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 48 (11): 289-480.

CARNAVAL, A.C. & MORITZ, C., 2008. Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35, 1187-1201.

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, 785-789.

CASSIMIRO, J., 2010. Sistemática e filogenia do gênero *Gymnodactylus* Spix, 1825 (Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) com base em caracteres morfológicos e moleculares. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia, São Paulo, SP. 271 pp

CEI, J.M., 1982. A new species of *Tropidurus* (Sauria, Iguanidae) from the arid chacoan and western regions of Argentina. *Occasional Papers of the 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 pampas*. Museo Regionale di Scienze Naturali*, Torino, Monogr., 949 pp.

CONRAD, J.L., 2008. Phylogeny and Systematics of Squamata (Reptilia) Based on Morphology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 310, 182 pp.

COPE, E. D., 1862. Catalogues of the reptiles obtained during the explorations of the Parana Paraguay, Vermejo and Uruguay Rivers, by Capt. Thos. J. Page, U.S.N., and of those procured by Lieut. N. Michier, U. S. Top. Eng., Commander of the expedition conducting the survey of the Atrato River. *Proc. Acad. Nat. Sci.*, Philadelphia, 346-359.

COSTA, L.P.; FONSECA, Y.L.R. & FONSECA, M.T., 2000. Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 32, 872-881.

CRACRAFT, J. & PRUM, R.O., 1988. Pattern and processes of diversification in some Neotropical birds. *Evolution*, 43, 603-620.

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

DE SENA, M.A.; CASSIMIRO, J.; DAVID, C.J.; DA SILVA, J.G & RODRIGUES, M.T., 2008. *Tropidurus torquatus*. *Herpetological Revie*w, 39 (3): 369.

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 University Press*, California, 119-281.

ETHERIDGE, R. & DE QUEIROZ, K., 1988. A phylogeny of Iguanidae. In: ESTES, R. & PREGILL, G. (Eds). *Phylogenetic relationships of the lizard families*. *Stanford University Press*, California, 283-367.

FETZNER, J., 1999. Extracting high-quality DNA from shed reptile skins: a simplified method. *Biotechniques*, 26: 1052-1054.

FITZINGER, L., 1843. Systema Reptilium. Fasciculus primus. *Amblyglossae. Braumüller Seidel Bibliopolas: Vienna*, 106 pp.

FROST, D.R. & ETHERIDGE, R., 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publications*, 81: 1-65.

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.; RODRIGUES, M.T.; GRANT, T. & TYTUS, T.A., 2001. 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.

GEURGAS, S.R. & RODRIGUES, M.T., 2009. The hidden diversity of *Coleodactylus amazonicus* (Sphaerodactylinae, Gekkota) revealed by molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 583-593.

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

GOOGLE EARTH, 2012. Mapas. http://mapas.google.com. Consultas realizadas em Novembro de 2012.

GRAY, J.E., 1845. Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum. *Trustees of the British Museum: London*. 289 pp.

GRAZZIOTIN, F.G.; MONZEL, M.; ECHEVERRIGARAUY, S. & BONATO, S.L., 2006. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology*, 15, 3969-3982.

GUDYNAS, E. & SKUK, G., 1983. A new species of the iguanid li zard genus *Tropidurus* from temperate south-america (Lacertilia: Iguanidae). C.E.D. Orione Cont. Biol., 10: 1-10.

HAFFER, J., 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165, 131-137.

HARVEY, M.B. & GUTBERLET, R.L. Jr., 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.

HAYASHI, J.I.; TAGASHIRA, J.; MORIWAKI, K. & YOSIDA, T.H., 1981. Polymorphisms of mitochondrial DNAs in Norway rats *(Rattus norvegicus*): Cleavage site variations and length polymorphism of restriction fragments. Mol. Gen. Genet., 184: 337-341.

HUELSENBECK, J.P. & CRANDALL, K.A., 1997. Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. *Annual Review of Systematic*, 28, 437-466.

HUELSENBECK, J.P. & RONQUIST, F., 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17: 754-755.

JUKES, T.H. & CANTOR, C.R., 1969. Evolution of protein molecules. In: Munro HN, ed. Mammalian Protein Metabolism. Academic Press: New York, 21-132.

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

KIEFER, M.C., 2003. Ecologia geográfica de *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) em áreas de restinga da costa sudeste e sul-nordeste do Brasil: Aspectos reprodutivos, ecologia térmica e comunidades de nematódeos associados. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 214 pp.

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.

LANSMAN, R.A.; AVISE, J.C.; AQUADRO, C.F.; SHAPIRA, J.F. & DANIEL, S.W., 1983. Extensive genetic variation in mitochondrial DNAs among geographic populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Evolution*, 37, 1-16.

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

LICHTENSTEIN, M.H.K., 1822. Die Werke von Maregrave und Piso über die Naturgeschichte Brasiliens Erläutert aus den wieder aufgefundenen. *Original-Abbildungen. Abh. Akad. Wiss. Berlin,* 1820-1821: 237-254.

LICHTENSTEIN, M.H.K., 1823. Verzeichniss der Doubleten des zoologischen Museums der Königl. Universität zu Berlin nebst Beschreibung vieler bisher

unbekaunten Arten von Sängethieren, Vögeln, Amphibien und Fischen. Berlin: T. Trautwein, X+118 pp.

LOMOLINO, M.V.; RIDDLE, B.R. & BROWN, J.H., 2005. *Biogeography*. 3ed. Sunderland: Sinauer Associates.

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. *Journal of Mol. Evolution*, 44, 660-674.

MANZANI, P.R.; ABE, A.S., 1990. A new species of *Tapinurus* from the Caatinga of Piauí, northeastern Brazil (Squamata: Tropiduridae). *Herpetologica Journal,* 46 (4): 462-467.

MARTINS, F.M. & DOMINGUES, M.V., 2011. Filogeografia. *Revista da Biologia, Vol. Especial Biogeografia*, 26-30.

MARTINS, F.M., 2011. Historical biogeography of the Brazilian Atlantic forest and the Carnaval-Moritz model of Pleistocene refugia: what do phylogeographical studies tell us? *Biological Journal of the Linnean Society, 3, 499-509.*

MARTINS, F.M., TEMPLETON, A.R., PAVAN, A.C.O., KOHLBACH, B.C. & MORGANTE, J.S., 2009. Phylogeography of the common vampire bat *(Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evolutionary Biology*, 9, 294.

MICHIUTE, D.C., 2010. Diferenciação geográfica de *Ecpleopus gaudichaudii* (Squamata, Gymnophthalmidae) baseada em caracteres morfológicos e moleculares, e considerações sobre a descrição osteológica. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia, São Paulo, SP. 132 pp.

MORITZ, C.; DOWLING, T.E. & BROWN, W.M., 1987. Evolution of Animal Mitochondrial DNA Relevance for Population Biology and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 269-292.

NYLANDER, J.A.A., 2004. Disponivel na World Wide Web em: http://www.ebc.uu.se/systzoo/staff/nylander.html.

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, Massachutts: Sinauer Associates. 655p.

PASSOS, D.C.; LIMA, D.C. & BORGES-NOJOSA, D. M., 2011. A new species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) of the *semitaeniatus* group from a semiarid area in Northeastern Brazil. *Zootaxa*, 2930, 60-68.

PELLEGRINO, K.C.M.; RODRIGUES, M.T.; HARRIS, D.J.; YASSUDA, Y.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.

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

PEREZ-MELLADO, V. & DE LA RIVA, I., 1993. Sexual size dimorphism and ecology: The case of a tropical lizard, *Tropidurus melanopleurus* (Sauria: Tropiduridae). *Copeia*, 969-976.

PESSOA, R.O., 2007. Sistemática e Biogeografia Histórica da Família *Conopophagidae* (Aves: Passeriformes): Especiação nas Florestas da América do Sul. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, São Paulo, SP. 94 pp.

PINTO, A.C.S.; WIEDERHECKER, H.C. & COLLI, G.R., 2005. Sexual dimorphism in the Neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae*). Amphibia-Reptilia*, 26: 127-137.

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

REINHARDT, J. & LUETKEN, G., 1861. Biltrag til Kundskab om Brasiliens Padder og Krybdyr. Förste Afdeling Padderne og Oglerne. *Vid. Medd. Nat. For. Copenhagen*, 143-242.

RIBEIRO, R.A.; LEMOS-FILHO, J. P.; RAMOS, A.C.S. & LOVATO, M.B., 2010. Phylogeography of the endangered rosewood *Dalbergia nigra* (Fabaceae): insights into the evolutionary history and conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Heredity*, 1-12.

RODRIGUES, M.T., 1981. Uma nova espécie de *Tropidurus* do Brasil (Sauria: Iguanidae)*. Papéis Avulsos Zool., São Paulo*, 34 (13): 145-149.

RODRIGUES, M.T., 1984. Uma nova espécie brasileira de *Tropidurus* com crista dorsal (Sauria: Iguanidae). *Papéis Avulsos Zool., São Paulo*, 35 (16): 169-175.

RODRIGUES, M.T., 1986. Um novo *Tropidurus* com crista dorsal do Brasil, com comentários sobre suas relações, distribuição e origem (Sauria: Iguanidae). Papéis Avulsos Zool. São Paulo, 36, 171-179.

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): 105-230.

RODRIGUES, M.T., 1988. Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae). In: VANZOLINI, P.E. & HEYER, W.R. (Eds). *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências*, 305-315.

RODRIGUES, M.T., 1990. Os lagartos da Floresta Atlântica: distribuição atual e pretérita e suas implicações para estudos futuros. In: II Simpósio sobre ecossistemas da costa sul brasileira. Estrutura, função e manejo. *Academia de Ciências do Estado de São Paulo*, 404-410.

RODRIGUES, M.T.; KASAHARA, S. & YASSUDA, Y.Y., 1988. *Tropidurus psammonastes,* uma nova espécie do grupo *torquatus* com notas sobre seu cariótipo e distribuição (Sauria: Iguanidae). *Papéis Avulsos Zool,* 36, 171-179.

ROGERS, A.R. & HARPENDING, H., 1992. Population Growth Makes Waves in the Distribution of Pairwise Genetic Differences. *Molecular Biology and Evolution*, 9 (3): 552-569.

ROZE, J.A., 1958. *Resultados zoológicos de la expedition de la Universidad Central de Venezuela en la Guayana Venezolana*, Abril de 1956. 5. los reptiles del Auyantepui, Venezuela, basandose en las coleciones de las expediciones del Phelps-Tate, del American Museum of Natural History, 1937-1938, y de la Universidad Central de Venezuela, 156. Acta Biol. Venezuela, 2 (22): 243-270.

SCHULTE II, J.A.; 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, J.M.C. & STRAUBE, F.C., 1996. Systematics and biogeography of Scaled Woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 31, 3-10.

SILVA, J.M.C.; SOUZA, M.C. & CASTELLETTI, C.H.M., 2004. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 85-92.

SITES, J.W. Jr. & MORANDO, M., 2009. Phylogeography. *In: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd: Chichester*, 1-8.

SLATKIN, M., 1987.Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236: 787-792.

SPIX, J.B., 1825. *Animalia nova sive species novae lacertarum quas in itinere per Brasiliam annis* MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspicius Maximiliani; Josephi I Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J.B. de Spix. Lipsiae: T.O. Weigel. 26 pp.

SWOFFORD, D.L., 1999. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), v. 4.0. *Sinauer Associates, Sunderland, Massachussets, USA*.

TAMURA, K.; PETERSON, D.; PETERSON, N.; STECHER, G.; NEI, M. & KUMAR, S., 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28 (10): 2731-2739.

TERBORGH , J., 1992. Diversity and the tropical rain forest. *Scientific American Library, W. H. Freeman, New York*. XII+242p.

THOMÉ, M.T.C.; ZAMUDIO, K.R., GIOVANELLI, J.G.R., HADDAD, C.F.B., BALDISSERA, F.A. Jr. & ALEXANDRINO, J.M.B., 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55, 1018-1031.

THOMPSON, J.D.; GIBSON, T.J.; PLEWNIAK, F.; JEANMOUGIN, F. & HIGGINS, D.G., 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 24: 4876-4882.

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.

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.; 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. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61 (2): 363-80.

VAN SLUYS, M., 1998. Growth and body condition of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 32: 359-365.

VANZOLINI, P.E. & GOMES, N., 1979. On *Tropidurus hygomi*: redescription, ecological notes, distribution and history (Sauria, Iguanidae). Papéis Avulsos de Zoologia, 32 (21): 243-259.

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 de São Paulo*, 19 (1-4): 1-298.

VANZOLINI, P.E., 1981. A quasi-historical approach to the natural history of the differentiation of reptiles in tropical geographical isolates. *Papéis Avulsos Zoologia*, 34 (19): 189-204.

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

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

VITT, L. J. & CALDWELL, J.P., 2009. Herpetology, an introductory Biology of Amphibians and Reptiles. *Academic Press*. 3rd edition.

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

VITT, L.J. & ZANI, P.A., 1996. Ecology of the South American Lizard *Norops chrysolepis* (Polychrotidae). *Copeia,* 56-58.

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

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.

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

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

WIED-NEUWIED, M., Prinz zu, 1820. Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817. 2 vols. Frankfurt a. M. Heinrich Ludweig Brönner (1820-1821).

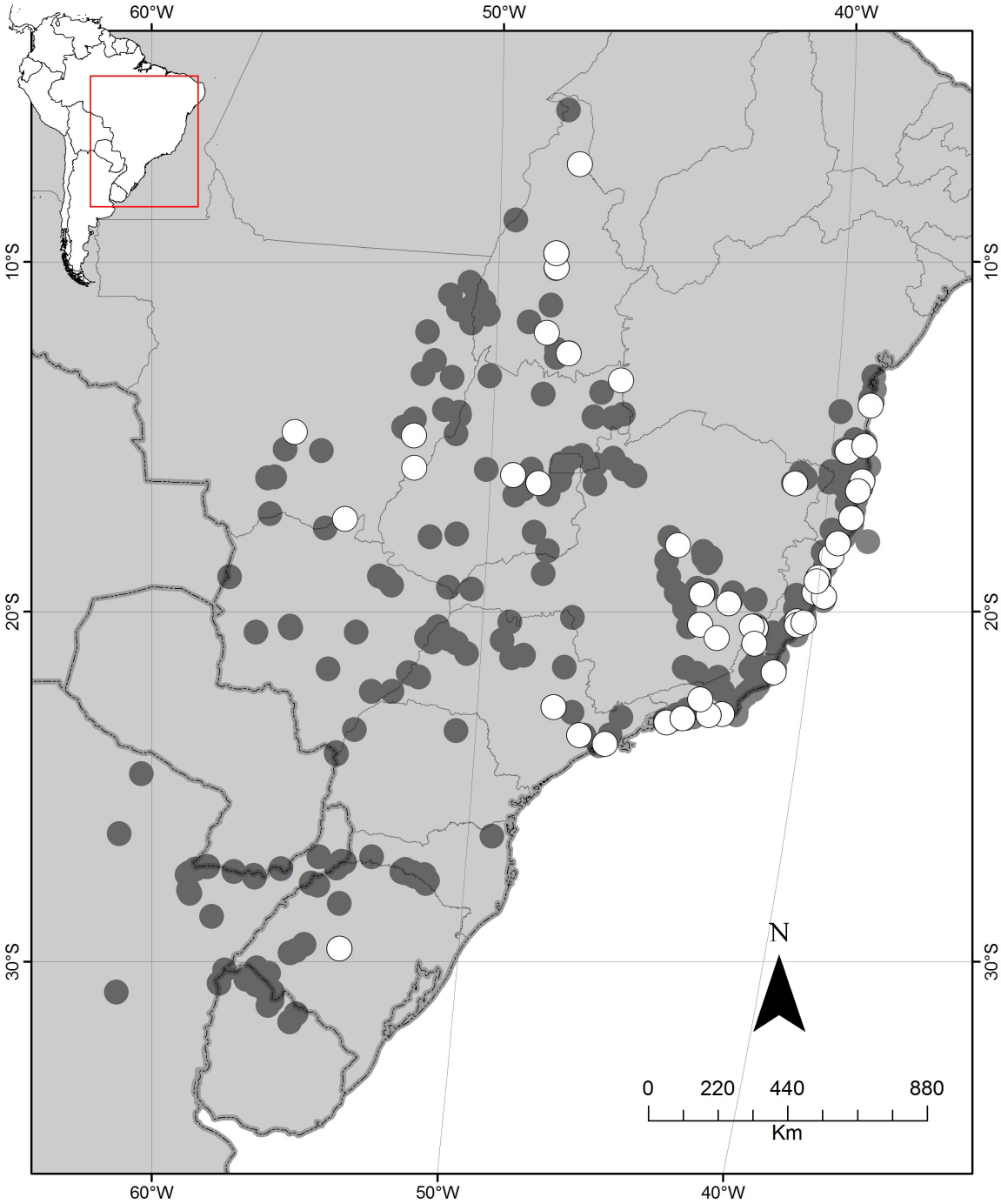
WIED-NEUWIED, M., Prinz zu, 1825. Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. 4 vols. Weimar: G. H. S. priv. Landes-Industrie-Comptoirs (1825-1831).

WIENS , J. J.; KUCZYNSKI C.A.; TOWNSEND, T.; REEDER, T.W.; MULCAHY, D.G. & SITES, J.W. Jr., 2010. Combining Phylogenomics and Fossils in Higher-Level Squamate Reptile Phylogeny: Molecular Data Change the Placement of Fossil Taxa. Systematic Biologists, 59 (6): 674-688.

ZAMUDIO, K.R. & GREENE, H.W., 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta:* Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematics, and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62, 421-442.

# ANEXOS

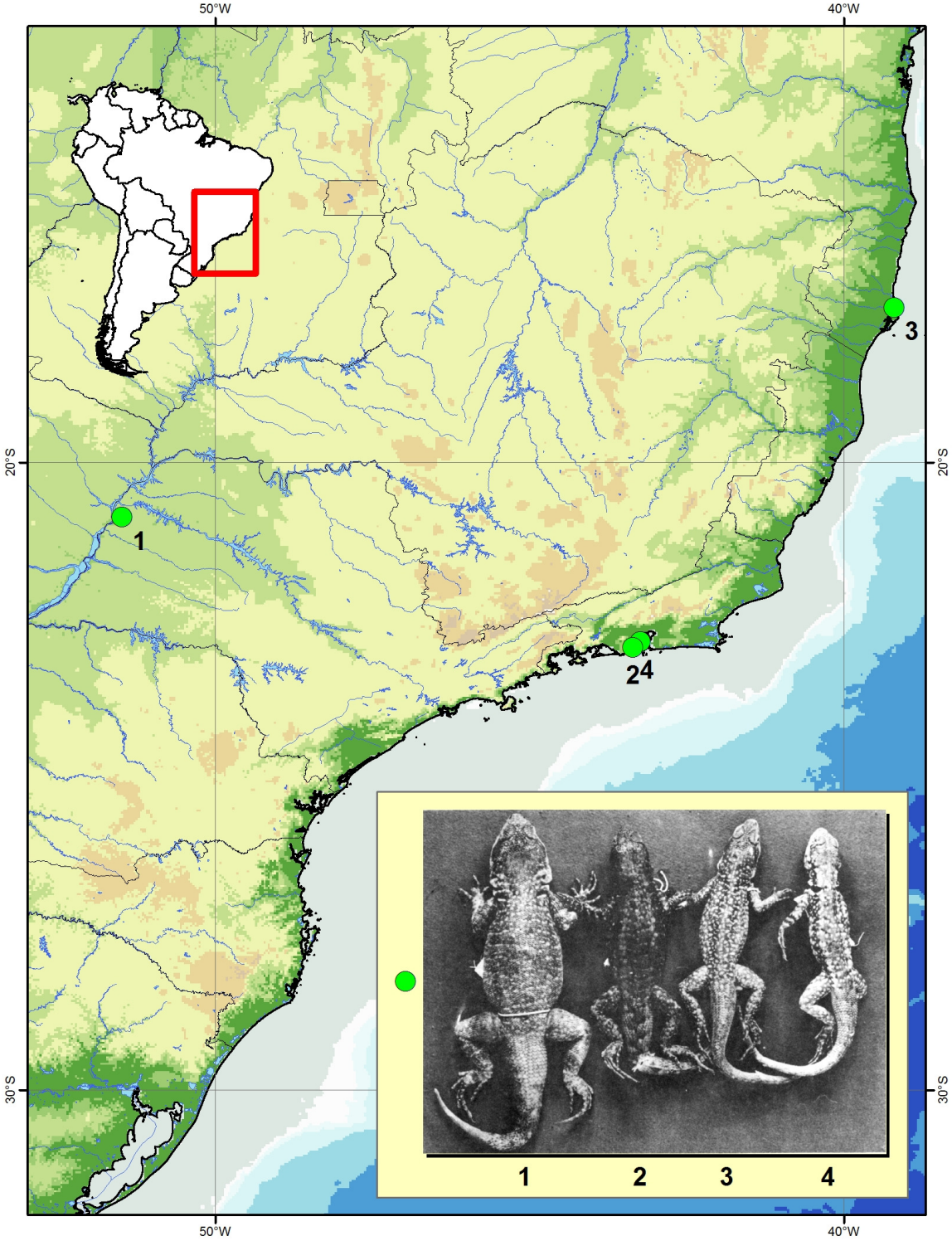
***ANEXO I:*** *Distribuição geográfica de T. torquatus com destaque para as localidades das amostras de tecidos utilizadas neste estudo (pontos brancos).*




Tecidos

Tropidurus torquatus

***ANEXO II:*** *Distribuição geográfica de quatro indivíduos de T. torquatus evidenciando as diferenças no comprimento corporal entre um indivíduo interiorano e outros três litorâneos (Imagem inferior extraída de Rodrigues, 1987).*




**1.** MZUSP 10199 - Castilho, SP; **2.** MZUSP 36486 - Jacarepaguá, RJ;
**3.** MZUSP 56417 - 10 Km W Alcobaça, BA; **4.** MZUSP 54482 - Ilha do Fundão, RJ.

***ANEXO III:*** *Principais diferenças morfológicas entre as linhagens litorâneas e interioranas de Tropidurus torquatus.*

| **Caráter** | **Populações litorâneas** | | **Populações interioranas** | |
|---|---|---|---|---|
| **comprimento máximo do corpo** | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| | 104mm | 86mm | 139mm | 106mm |
| **pigmento negro ventral** | presente ou ausente | ausente | presente | ausente |
| **unhas** | longas e afiladas | | curtas, curvas e espessas | |
| **escamas supra-oculares** | lisas e largas | | rugosas e estreitas | |

***ANEXO IV:*** *Siglas utilizadas para as localidades e para os grupos externos.*

| LOCALIDADES | SIGLAS |
|---|---|
| APM Manso - MT | APMM_MT |
| Arataca - BA | ARA_BA |
| Augusto de Lima - MG | AGL_MG |
| Babaçulândia - TO | BAB_TO |
| Barra do Garças - MT | BDG_MT |
| Bertioga/Praia Itaguaré - SP | BER_SP |
| Camacan - BA | CAM_BA |
| Canavieiras - BA | CAN_BA |
| Contendas / Sincorá - BA | COS_BA |
| Duas Bocas - ES | DB_ES |
| Floresta Nac. de Goytacazes - ES | FNG_ES |
| Guaibim - BA | GUAIB_BA |
| Guaramiranga - CE | GUA_CE |
| Ilha Grande/Lopes Mendes - RJ | IGLP_RJ |
| Itabuna - BA | ITAB_BA |
| Itaúnas - ES | ITAU_ES |
| Jacarepiá - RJ | JAC_RJ |
| Mariana - MG | MAR_MG |
| Maricá - RJ | MRC_RJ |
| Morro do Chapéu - BA | MDC_BA |
| Mucugê - BA | MCG_BA |
| Mucuri - BA | MUC_BA |
| Nova Rodelas - BA | NVR_BA |
| Osasco - SP | OSA_SP |
| Pacamiri, Rio Abacaxis - AM | PAC_AM |
| Palmas - TO | PAL_TO |
| Paranã - TO | PAR_TO |
| Peixe - TO | PEI_TO |
| Península de Maraú/Barra Grande - BA | PMBG_BA |
| Petrolina - GO | PET_GO |
| Petrópolis - RJ | PETR_RJ |
| Pindaíba - MT | PIN_MT |
| Piracicaba - SP | PIR_SP |
| Porto Seguro - BA | PS_BA |
| Pq. Est. do Rio Doce/Marliéria - MG | PERDM_MG |
| Pq. Nac. do Caparaó - ES | PNC_ES |
| Pq. Nac. do Caparaó - MG | PNC_MG |
| Pq. Nac. do Catimbau - PE | PNCAT_PE |
| Prado - BA | PRA_BA |
| Regência - ES | REG_ES |
| Res. Bio. da Mata Escura/Jequitinhonha - MG | RBMEJ_MG |
| Reserva da CVRD - ES | RCVRD_ES |
| Reserva Biológica de Sooretama - ES | RBS_ES |
| Salvador - BA | SAL_BA |
| Santo Antão / Santa Maria, RS | SA_RS |
| Santa Cruz de Cabrália - BA | SCC_BA |
| São Desidério - BA | SDE_BA |
| São Domingos - GO | SD_GO |
| São Gonçalo/Marambaia - RJ | SGM_RJ |

| | |
|---|---|
| São João da Barra/Grussaí - RJ | SJBG_RJ |
| Serra dos Alves - MG | SDA_MG |
| Trancoso - BA | TRA_BA |
| UHE Corumbá - GO | UHEC_GO |
| UHE Corumbá - MT | UHEC_MT |
| UHE Lajeado - TO | UHEL_TO |
| UHE Rosal - ES | UHER_ES |
| Una - BA | UNA_BA |
| Vacaria - BA | VAC_BA |
| Viana - ES | VIA_ES |
| Viçosa - MG | VIC_MG |
| Vila Rica - MT | VR_MT |
| Vitória - ES | VIT_ES |

**GRUPO EXTERNO / SIGLAS**

US - *Uranoscodon superciliosus*

ST - *Strobilurus torquatus*

TS - *Tropidurus semitaeniatus*

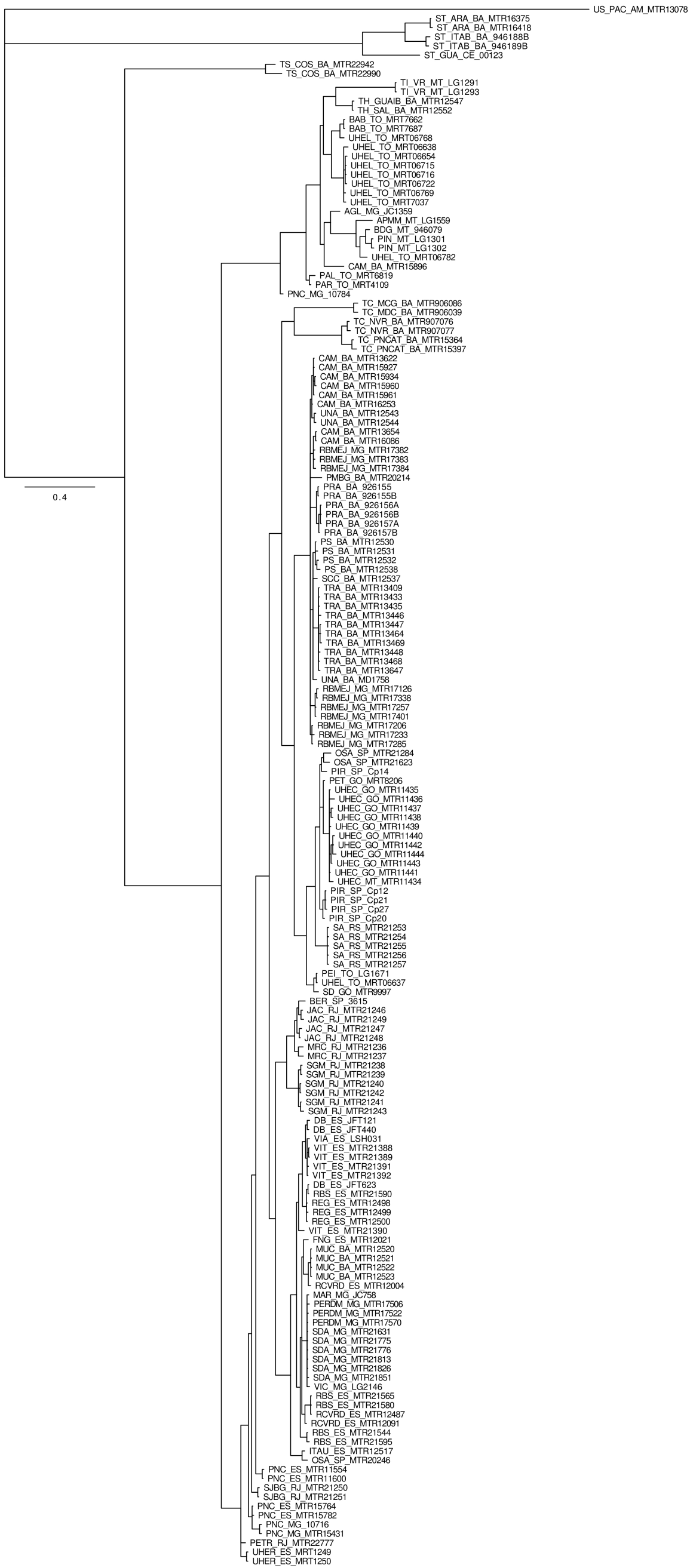
TI - *Tropidurus insulanus*

TH - *Tropidurus hispidus*

TO - *Tropidurus oreadicus*

TC - *Tropidurus cocorobensis*

***ANEXO V:*** *Árvore obtida por inferência Bayesiana, evidência total, com comprimento de ramos. O comprimento de ramos é proporcional à quantidade de mudanças evolutivas. A escala corresponde à 0,4 substituições por sítio.*



***ANEXO VI:*** *Script da estimativa da quantidade de haplótipos existentes nos sete clados recuperados pelas reconstruções filogenéticas.*

Hap_1: 2 [TI_VR_MT_LG1291 TI_VR_MT_LG1293]
**Hap_2: 4 [TO_SDE_BA_MTR17902 TO_SDE_BA_MTR17903 BAB_TO_MRT7662 BAB_TO_MRT7687]**
**Hap_3: 2 [TH_GUAIB_BA_MTR12547 TH_SAL_BA_MTR12552]**
**Hap_4: 2 [TC_MCG_BA_MTR906085 TC_MDC_BA_MTR906038]**
**Hap_5: 2 [TC_MCG_BA_MTR906086 TC_MDC_BA_MTR906039]**
Hap_6: 2 [TC_NVR_BA_MTR907076 TC_NVR_BA_MTR907077]
Hap_7: 2 [TC_PNCAT_BA_MTR15364 TC_PNCAT_BA_MTR15397]
Hap_8: 1 [TC_VAC_BA_916234]
Hap_9: 1 [TC_VAC_BA_916235]
Hap_10: 1 [AGL_MG_JC1359]
Hap_11: 1 [APMM_MT_LG1559]
Hap_12: 1 [BDG_MT_946079]
**Hap_13: 5 [BER_SP_3615 JAC_RJ_MTR21246 JAC_RJ_MTR21247 JAC_RJ_MTR21248 JAC_RJ_MTR21249]**
**Hap_14: 22 [CAM_BA_MTR13622 CAM_BA_MTR13654 CAM_BA_MTR15927 CAM_BA_MTR15934 CAM_BA_MTR15960 CAM_BA_MTR15961 CAM_BA_MTR16086 CAM_BA_MTR16253 PRA_BA_926156A PRA_BA_926156B PRA_BA_926157A PRA_BA_926157B RBMEJ_MG_MTR17126 RBMEJ_MG_MTR17257 RBMEJ_MG_MTR17338 RBMEJ_MG_MTR17382 RBMEJ_MG_MTR17383 RBMEJ_MG_MTR17401 UNA_BA_MD1758 UNA_BA_MTR12543 UNA_BA_MTR12544 UNA_BA_MTR21386]**
Hap_15: 1 [CAM_BA_MTR15896]
Hap_16: 1 [DB_ES_JFT121]
Hap_17: 1 [DB_ES_JFT440]
**Hap_18: 5 [DB_ES_JFT623 RBS_ES_MTR21590 REG_ES_MTR12498 REG_ES_MTR12499 REG_ES_MTR12500]**
Hap_19: 1 [FNG_ES_MTR12021]
**Hap_20: 8 [IGLP_RJ_MTR21231 IGLP_RJ_MTR21232 IGLP_RJ_MTR21233 IGLP_RJ_MTR21234 JAC_RJ_MTR21244 JAC_RJ_MTR21245 SGM_RJ_MTR21240 SGM_RJ_MTR21242]**
Hap_21: 1 [ITAU_ES_MTR12517]
**Hap_22: 11 [MAR_MG_JC758 PERDM_MG_MTR17506 PERDM_MG_MTR17522 PERDM_MG_MTR17570 SDA_MG_MTR21631 SDA_MG_MTR21775 SDA_MG_MTR21776 SDA_MG_MTR21813 SDA_MG_MTR21826 SDA_MG_MTR21851 VIC_MG_LG2146]**
Hap_23: 2 [MRC_RJ_MTR21235 MRC_RJ_MTR21236]
Hap_24: 1 [MRC_RJ_MTR21237]
**Hap_25: 5 [MUC_BA_MTR12520 MUC_BA_MTR12521 MUC_BA_MTR12522 MUC_BA_MTR12523 RCVRD_ES_MTR12004]**
Hap_26: 1 [OSA_SP_MTR20246]
Hap_27: 1 [OSA_SP_MTR21284]
Hap_28: 1 [OSA_SP_MTR21623]
Hap_29: 1 [PAL_TO_MRT6819]
Hap_30: 1 [PAR_TO_MRT4109]
**Hap_31: 2 [PEI_TO_LG1671 UHEL_TO_MRT06637]**
**Hap_32: 7 [PET_GO_MRT8206 UHEC_GO_MTR11435 UHEC_GO_MTR11437 UHEC_GO_MTR11438 UHEC_GO_MTR11439 UHEC_GO_MTR11441 UHEC_MT_MTR11434]**
**Hap_33: 9 [PETR_RJ_MTR22777 PNC_ES_MTR15764 PNC_ES_MTR15782 PNC_MG_10716 PNC_MG_10784 PNC_MG_MTR15431 UHER_ES_MRT1249 UHER_ES_MRT1250 UNA_BA_MTR21387]**
Hap_34: 2 [PIN_MT_LG1301 PIN_MT_LG1302]
Hap_35: 2 [PIR_SP_Cp12 PIR_SP_Cp21]
Hap_36: 1 [PIR_SP_Cp14]
Hap_37: 1 [PIR_SP_Cp20]
Hap_38: 1 [PIR_SP_Cp27]
Hap_39: 1 [PMBG_BA_MTR20214]
Hap_40: 2 [PNC_ES_MTR11554 PNC_ES_MTR11600]

Hap_41: 2 [PRA_BA_926155 PRA_BA_926155B]
Hap_42: 2 [PS_BA_MTR12530 PS_BA_MTR12532]
Hap_43: 1 [PS_BA_MTR12531]
Hap_44: 1 [PS_BA_MTR12538]
Hap_45: 3 [RBMEJ_MG_MTR17206 RBMEJ_MG_MTR17233 RBMEJ_MG_MTR17285]
Hap_46: 1 [RBMEJ_MG_MTR17384]
Hap_47: 2 [RBS_ES_MTR21544 RBS_ES_MTR21595]
**Hap_48: 4 [RBS_ES_MTR21565 RBS_ES_MTR21580 RCVRD_ES_MTR12091 RCVRD_ES_MTR12487]**
Hap_49: 5 [SA_RS_MTR21253 SA_RS_MTR21254 SA_RS_MTR21255 SA_RS_MTR21256 SA_RS_MTR21257]
Hap_50: 1 [SCC_BA_MTR12537]
Hap_51: 1 [SD_GO_MTR9997]
Hap_52: 2 [SGM_RJ_MTR21238 SGM_RJ_MTR21239]
Hap_53: 2 [SGM_RJ_MTR21241 SGM_RJ_MTR21243]
Hap_54: 2 [SJBG_RJ_MTR21250 SJBG_RJ_MTR21251]
Hap_55: 9 [TRA_BA_MTR13409 TRA_BA_MTR13433 TRA_BA_MTR13435 TRA_BA_MTR13446 TRA_BA_MTR13447 TRA_BA_MTR13464 TRA_BA_MTR13468 TRA_BA_MTR13469 TRA_BA_MTR13647]
Hap_56: 1 [TRA_BA_MTR13448]
Hap_57: 1 [UHEC_GO_MTR11436]
Hap_58: 3 [UHEC_GO_MTR11440 UHEC_GO_MTR11442 UHEC_GO_MTR11443]
Hap_59: 1 [UHEC_GO_MTR11444]
Hap_60: 7 [UHEL_TO_MRT06638 UHEL_TO_MRT06654 UHEL_TO_MRT06715 UHEL_TO_MRT06716 UHEL_TO_MRT06722 UHEL_TO_MRT06769 UHEL_TO_MRT7037]
Hap_61: 1 [UHEL_TO_MRT06768]
Hap_62: 1 [UHEL_TO_MRT06782]
Hap_63: 1 [VIA_ES_LSH031]
Hap_64: 5 [VIT_ES_MTR21388 VIT_ES_MTR21389 VIT_ES_MTR21391 VIT_ES_MTR21392 VIT_ES_MTR21393]
Hap_65: 1 [VIT_ES_MTR21390]