Renata Moretti

Revisão taxonômica do gênero *Coleodactylus*
Parker, 1926 (Squamata: Sphaerodactylidae).

São Paulo

2009

Renata Moretti

Revisão taxonômica do gênero *Coleodactylus*
Parker, 1926 (Squamata: Sphaerodactylidae).

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

Orientador: Prof. Dr. Miguel Trefaut
Rodrigues

São Paulo

2009

Moretti, Renata
Revisão taxonômica do gênero
Coleodactylus Parker, 1926 (Squamata:
Sphaerodactylidae).
268 páginas

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

1. *Coleodactylus* 2. Taxonomia 3.
Sphaerodactylidae I. Universidade de São
Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Miguel Trefaut Rodrigues

Orientador

Ao Professor Paulo Emílio Vanzolini,
A quem mais admiro na Ciência brasileira.
Pela valiosa contribuição ao desenvolvimento científico
e à Herpetologia do país.
Com todo o carinho.

“Os animais são todos iguais, mas uns são mais iguais que outros.”

George Orwell (1903 - 1950),

A revolução dos bichos, 1945.

“Everything that is really great and inspiring
is created by the individual who can labor in freedom.”

Albert Einstein (1879-1955),

Out of my later years, 1950.

Agradecimentos

Agradeço meu orientador, Prof. Miguel Trefaut Rodrigues, pela oportunidade em integrar seu grupo de estudo e pelas críticas e sugestões ao meu trabalho;

À CAPES, pela concessão da bolsa de estudos;

Aos curadores de coleções herpetológicas por disponibilizarem o material de estudo: Prof. Dr. Hussam Zaher (MZUSP), Prof. Dr. Ronaldo Fernandes (MNRJ), Profa. Dra. Ana Lúcia Prudente (MPEG), Prof. Dr. Marcos André de Carvalho (UFMT), Prof. Dr. Guarino Colli (CHUNB), Dr. Richard Vogt (INPA), Profa. Dra. Maria Elisa Xavier Freire (CHBEZ - UFRN). Aos técnicos do MPEG Francílio da Silva Rodrigues e Ângelo Dourado pelo auxílio na coleção.

Ao Tiago Gomes dos Santos, por disponibilizar exemplares de *Coleodactylus* para esse estudo e por fornecer imagens para ilustração da tese.

A todos os funcionários do Depto de Zoologia do IB pelo bom convívio num ambiente descontraído.

A todos os professores do Departamento de Zoologia, por quem sempre tive muito respeito e admiração. Sempre gostei demais de presenciar suas discussões, tenham sido nas várias reuniões departamentais ou nos corredores. Sempre que procurei um professor, fui muito bem recebida e agradeço a todos por tratarem com carinho as minhas dúvidas.

Aos Profs. Drs. Elizabeth Höfling, Mônica de Toledo Piza e Luís F. Silveira pelas correções e sugestões sobre minha aula de qualificação e pela prontidão em sempre auxiliar no que fosse necessário ao meu trabalho. Ao Luís agradeço ainda pela coleta de exemplares de *Coleodactylus* e pelos vários pequenos esclarecimentos sobre assuntos relacionados à tese.

Aos docentes das disciplinas que cursei: Prof. Dr. Antonio Carlos Marques (Tim), Prof. Dr. Fernando P. L. Marques e Prof. Dr. José Rubens Pirani. Ao Tim agradeço ainda por sua prestatividade enquanto presidente da Comissão de Pós-graduação da Zoologia. Ao Fernando agradeço também por esclarecer e discutir comigo dúvidas sobre as análises moleculares. Ao Prof. José Rubens Pirani, por sua disposição em sempre responder meus questionamentos, e por despertar em mim interesse ainda maior pelas plantas e pelo estudo da Biogeografia;

Duas professoras tiveram participação essencial durante meu doutorado: Profa. Dra. Eleonora Trajano e Profa. Dra. Sônia G. B. C. Lopes. Tenho profunda admiração pelo conhecimento da Léo e da Sônia, e com elas aprendi muito, muito mais do que Zoologia. Elas reforçaram o conceito que eu tenho sobre ser um bom professor; elas souberam me ouvir, instigar, ajudaram a construir meu conhecimento, me desafiaram. Agradeço a essas professoras por terem me dito: você sabe, você aprende, você é capaz!

A Léo costumávamos chamá-la de “encyclopedia woman”. Ela sabe tudo sobre bichos! E responde mais rápido que a velocidade da luz! Até irrita! Durante a graduação, eu assistia às suas aulas no diurno e noturno para conseguir anotar tudo. Tive o privilégio de me aproximar dela durante nossa viagem à África, e além de ter aprendido mais sobre vertebrados nos dias de Botswana, nos divertimos muito. Agradeço à Léo pelas discussões sobre ciência, pelo crédito, pela sensibilidade e torcida.

Tive o prazer de ter tido a Sônia como primeira professora de Zoologia e primeira orientadora, há 12 anos. Com ela aprendi, acima de tudo, a ser criteriosa, a não me cansar de procurar a resposta correta. Ela é sem dúvida a bióloga mais encantada que conheço. A Sônia tem o brilho no olho! Está interessada por cada ramo da Biologia e aprende sobre todos eles. É uma delícia descobrir qualquer coisa sobre Ciência e ter a vontade de ir correndo contar pra ela. Agradeço à Sônia pelo carinho, dedicação em

minha formação profissional, por me ouvir em qualquer momento, por estar sempre me ensinando e por dividir comigo sua paixão pela Biologia.

Ao amigo Prof. Plínio de Carvalho Lopes, companhia agradabilíssima em viagens e incentivador da vida. Agradeço por me ensinar que um texto maduro pode ser um texto simples. Com ele tive também a certeza de que não existe idade pra voltar a ser criança.

Ao querido Prof. Dr. Paulo Emílio Vanzolini, por disponibilizar mais uma vez seu acervo de separatas e fichário de coordenadas geográficas e pelo incentivo indireto através da leitura de seus textos sobre *Coleodactylus*.

À Profa. Dra. Tereza Cristina Ávila-Pires e ao Prof. Dr. Marinus Hoogmoed, pelas breves discussões que reacenderam minha gana em contar escamas;

À querida Carol Mello, profissional sempre solícita e amiga pra vida toda. Espero que os encontros das quatro herpetólogas (junto com a Lu e a Duja) sejam mais freqüentes.

Aos colegas do Grupo de Discussão de Biogeografia, Márcio (MBS), Humberto (Teté), George, Lia, Ricardo, Felipe (Fino), Harley, Suzana, pelas produtivas e bem humoradas discussões. O GD foi motivador em vários momentos ao longo do meu trabalho.

Aos colegas do Depto de Zoologia, que me ouviram e ajudaram a aperfeiçoar minhas teorias não científicas e as científicas impublicáveis, pelos inúmeros momentos de diversão, pelas discussões sobre taxonomia, sistemática, biogeografia e sobre a vida. Pela empolgação que compartilhamos ao ler um trabalho do Hooke (o incrível!), fazermos carreata para ver um placozoa no aquário ou alimentar um onicóforo (isso é ser biólogo!). Vou sentir saudade da nossa rotina.

Aos colegas aracnólogos, pela companhia e várias ajudas e discussões. O Teté ainda tirou fotos dos exemplares fixados, MBS discutiu comigo hipóteses de

distribuição do grupo e a Sabrina e a Marie foram companhia em vários momentos importantes e me acompanharam nas fugas da tese.

Aos colegas do laboratório de Herpetologia, pelo companheirismo e boa convivência: Agustín, Cassimiro, Daniel, Liliam, Mauro, Pedro, Recoder, Renata e Sílvia. Ao Dante e Felipe agradeço também por disporem exemplares de *Coleodactylus* para este estudo. Ao Mauro, agradeço ainda pela ajuda com a confecção dos mapas. À Ju Roscito (Juscita) e Helena Nery pela cumplicidade e inúmeros momentos de gargalhadas. A criatividade e o humor da Ju são peculiares e me divertiram demais. Já a Helena... com quem eu poderia gastar minutos durante a tarde jogando vôlei de bolhinhas de sabão? A Ju, a Helena e o Mauro me ajudaram ainda na fase de redação da tese.

Às Noraly Liou e Tami Mott, pelo apoio irrestrito, pelo companheirismo e pela amizade dedicada. À Tami por disponibilizar exemplares de *Coleodactylus*.

À querida amiga Vanessa Verdade. A conclusão deste trabalho foi menos difícil pela dedicação dela. Profissional admirável, professora na essência, sempre esteve disponível para ler meus textos, discutir qualquer assunto científico e esclarecer dúvidas. Apesar de ser a que mais se destaca em conhecimento dentre nós, trazia também suas dúvidas, demonstrando que é com humildade que se aprende. Agradeço à Vanessa pela compreensão de sempre, pelo apoio, paciência e interesse pelo meu trabalho e pelo meu progresso pessoal.

À querida amiga Paula Valdujo. À Dujá eu tenho que agradecer por muitos ítems: forneceu exemplares, transportou espécimes entre o IB e museus, ajudou-me demais com as análises estatísticas, leu meus textos, participou do GD de Biogeografia, forneceu pontos de coordenadas geográficas, ajudou na confecção de mapas, formatação de figuras e ficou algumas madrugadas comigo no *Skype* resolvendo e discutindo tudo que se relaciona à tese. Além disso, sempre foi amiga muito prestativa, ouvia minhas abobrinhas como ninguém... e quando eu recebia como resposta um

“aiaiai”, sabia que tinha que voltar pro trabalho. Mesmo sendo nômade, esteve sempre presente e foi companhia de primeira qualidade!

Aos amigos pelo convívio divertido durante esses quatro anos: Helena Pacca, Charlie, Zé Eduardo, Carol Chechia, Clarice, Fritz, Zé Patané, Poli, Bob T., Pigozzo, Karen, Clarice, Glin, Edu, Ge, Laureta, Maia, Larissa, GB, Rê Armelin, Gabi Perez.

À minhas “roomies” Marcella Sobral (Marmellinha) e Gisele Dantas, pela convivência respeitosa e divertida, às vezes madrugada afora.

Ao Rodrigo Hirata, amigo pra tudo, pra todas as horas. O Rô (agora Prof. Dr.) é exemplo de que se pode ser profissional de primeiro time e ainda assim ser divertido e estar disponível para os amigos.

Ao Paulinho, pelo carinho de sempre, pela torcida e ombro amigo.

Ao Fábio Christianini, que está perto em momentos importantes durante minha vida de estudante, desde antes de eu ser bióloga. Agradeço pelo carinho e longas conversas que sempre me fizeram bem.

À Dra. Elisabete Sallowicz Morangon, profissional irretocável, andou de mãos dadas comigo durante todo o doutorado. Por me ensinar a procurar e encontrar soluções.

Aos colegas Marcelo Sturaro e Pedro Peloso, pela hospedagem e companhia muito divertida durante minha estada em Belém. O Pedro ainda forneceu fotos de animais vivos.

A torcida das minhas tias Elisabeth, Oréstia e Maria (*in memoriam*), que me viram começar o Doutorado, e tia Mina, tia Yvonne e tio Zuza.

À Lu Lobo, é meu HD externo, sabe e acompanha cada pedacinho da minha vida, mesmo porque eu faço backup das minhas histórias umas 500 vezes. Riu das minhas piores piadas. Companhia em todos os momentos me viu e ajudou a crescer. E ela ainda fez em um dia os desenhos que eu demoraria os quatro anos para concluir.

À Monica Y. Castro, Moskita, amiga mais do que fiel. Companhia nas viagens para longe, péssima guia no Chile (ainda mais sendo chilena). Companhia integral durante a redação da tese, prestou várias ajudinhas. Agora eu mereço o meu Sahne-Nuss!!!!

À Rê Faria, Bruna e Claudinha, pela amizade de primeira e apoio em muitos momentos. Acho que essas três são as que mais me fazem rir na vida!

Aos meus primos Celina e Claudinho, a quem recorro quando quero diversão e escutar verdades. O Claudinho é exemplo de foco e de que pra resolver um problema temos que olhar pra ele. A Cê sabe o quanto é grande pra mim, acompanha de perto minha vida desde que sou criança, é minha incentivadora e torcedora em todos os momentos.

Aos meus cunhados, Márcio P. Fernandes e Graziela F. Moretti, pela torcida de sempre.

Meu maior agradecimento é para as pessoas mais importantes da minha vida: meu pai, Valdir, minha mãe, Benilde, minha irmã, Cristiane e meu irmão, Eduardo. Que time! Minha família me ensinou a ser perseverante, dedicada, honesta e, o mais importante, sonhadora. Eu me espelho em cada um por serem exemplo de pessoas batalhadoras e vencedoras. Agradeço pelo amor incondicional e apoio irrestrito, pelo incentivo, por respeitarem minhas escolhas, pela paciência e pela compreensão. Por fim, agradeço ao meu mais novo amor, minha pequena Anny, que nasceu no começo do meu doutorado... e aprendeu muito mais em três anos do que eu em quatro!

ÍNDICE

Capítulo 1. Sistemática de <i>Coleodactylus</i> : os grupos de espécies	01
Capítulo 2. O complexo <i>meridionalis</i>	16
Capítulo 3. O complexo <i>brachystoma</i>	80
Capítulo 4. O complexo <i>septentrionalis</i>	125
Capítulo 5. O complexo <i>amazonicus</i>	193
Capítulo 6. Discussão geral e conclusões	252
Abstract	267
Resumo	268

Capítulo 1: A sistemática de *Coleodactylus*: os grupos de espécies.

INTRODUÇÃO

O gênero *Coleodactylus* está alocado na família Sphaerodactylidae, que pertence ao grupo Gekkota, o maior clado dentro de Scleroglossa. Os Gekkota, distribuídos por todos os continentes com exceção da Antártica, são reconhecidos principalmente pela presença de lamelas adesivas nos dígitos, pele granular, escamas pequenas e olhos grandes com pupila elíptica nas formas noturnas e crepusculares (Pough, 1998). Popularmente, os representantes desse grupo são denominados lagartixas, com a exceção de um pequeno grupo, os pigopodídeos, que são animais de formas alongadas e membros reduzidos.

Os Gekkota são tradicionalmente aceitos como agrupamento natural, e sua posição basal dentro de Scleroglossa é pouco contestada (Estes e col., 1988; Han e col., 2004). A composição de seus táxons e a relação entre eles, entretanto, têm sofrido modificações porque os autores, intuitivamente, davam ênfase diferencial a um ou outro caráter (e.g. Boulenger, 1884; Gadow, 1901; Camp, 1923; Smith, 1933; Underwood, 1954; Hamilton 1960; Romer, 1956; Kluge, 1967; Estes e col., 1988).

A hipótese filogenética de Gekkota baseada em dados morfológicos mais atual é a de Kluge (1987), na qual o clado está subdividido em três famílias monofiléticas: Eublepharidae, Gekkonidae e Pygopodidae. Mais recentemente, as filogenias moleculares trouxeram algumas mudanças na classificação dos táxons (eg Han e col., 2004; Townsend e col., 2004; Vidal & Hedges, 2005; Feng e col., 2007; Gamble e col., 2008a), sendo que a proposta de Gamble e col. (2008b), a que reúne mais terminais, reconhece sete famílias: Diplodactylidae, Carphodactylidae, Pygopodidae, Eublepharidae, Gekkonidae, Phyllodactylidae e Sphaerodactylidae.

Até a publicação do trabalho de Gamble e col. (2008a), os esferodactilídeos eram uma subfamília neotropical que somava 145 espécies alocadas em cinco gêneros: *Coleodactylus* Parker, 1926, *Gonatodes* Fitzinger, 1843, *Lepidoblepharis* Peracca, 1897, *Pseudogonatodes* Ruthven, 1915 e *Sphaerodactylus* Wagler, 1830. Na nova classificação, esses gêneros passaram a compor a tribo Sphaerodactylini, que com a

adição de *Saurodactylus* forma a subfamília Sphaerodactylinae. A subfamília acrescida de outros cinco gêneros (*Qedenfeltia*, *Aristelliger*, *Teratoscincus*, *Pristurus* e *Euleptes*) forma a família Sphaerodactylidae.

Junto com a nova classificação, Gamble e col. (2008b) propõem que a família é gondwânica e originou-se durante o Médio Cretáceo, apresentando hoje distribuição disjunta pela porção centro sul do continente asiático à oeste da Índia, na península arábica, na região mediterrânea ao norte do continente africano, e no continente americano, desde a região centro-norte da América do Sul até o sul do México, incluindo as ilhas da América Central.

Dos gêneros de Sphaerodactylini, *Sphaerodactylus* é o maior deles, agrupando cerca de 90 espécies, seguido de *Gonatodes*, com 17 espécies e *Lepidoblepharis*, com 16 espécies. *Pseudogonatodes* e *Coleodactylus* reúnem cinco espécies cada (Pianka & Vitt, 2003). Estudos sobre as relações de parentesco entre esses gêneros concordam quanto ao monofiletismo dos táxons, mas diferem com relação à posição desses clados, com exceção de *Gonatodes* e *Coleodactylus*, que aparecem na posição basal e terminal, respectivamente (Vanzolini, 1968; Huey & Dixon, 1970; Hoogmoed, 1985; Kluge, 1995).

Foram também Gamble e col. (2008), os primeiros a proporem uma hipótese filogenética de Sphaerodactylinae com base em dados moleculares. Nela, *Pseudogonatodes* sai como grupo irmão de *Coleodactylus*, e estes, grupo irmão de *Sphaerodactylus*. O agrupamento *Gonatodes* + *Lepidoblepharis* é basal dentro da tribo e apresenta grande suporte, ao contrário do que supunham os pré-cladistas Noble (1921), Parker (1926) e Vanzolini (1968).

No estudo feito por Geurgas e col. (2008), com exceção do grupo (*Gonatodes*, *Lepidoblepharis*), as demais inferências de relacionamento dentre os gêneros não são bem definidas. Na análise bayesiana, o gênero *Coleodactylus* aparece basal dentro da tribo, mas os autores apontam que essa evidência deve ser analisada com cautela.

O gênero *Coleodactylus*

Coleodactylus é um dos gêneros de lagartos mais amplamente representados no Brasil. Suas cinco espécies estão assim distribuídas pelo norte da América do Sul: *Coleodactylus amazonicus* (Andersson, 1918) ocorre na Amazônia, na região delimitada entre o Acre e o Baixo Amazonas, sul da Venezuela, sul da Guiana, Guiana Francesa e Suriname; *C. brachystoma* (Amaral, 1935) é encontrada em enclaves de floresta no cerrado do Brasil central; *C. meridionalis* (Boulenger, 1888) ocorre em áreas de florestas do nordeste brasileiro; *C. natalensis* Freire, 1999 é conhecida apenas do Rio Grande do Norte e *C. septentrionalis* Vanzolini, 1980 estende-se do leste da Venezuela ao oeste do Suriname e norte de Roraima, com lacunas de distribuição entre as áreas (Vanzolini, 1957; 1980; Vanzolini e col., 1980; Ávila-Pires, 1995; Freire, 1999; Colli et. al. 2002) (Figura 1).

Figura 1. Distribuição das cinco espécies de *Coleodactylus*.

Os lagartos desse gênero são diurnos, com exceção de *C. brachystoma* que é ativo também à noite, e vivem associados ao folhiço (Vanzolini, 1957, Brandão e Motta, 2005). Embora *C. amazonicus* esteja basicamente associada a ambientes florestais sombreados, as demais espécies podem ser encontradas em ambientes de dossel fechado em matas úmidas a formações abertas mais méxicas (Vanzolini, 1980; Ávila-Pires, 1995; Freire, 1999; Vitt e col., 2005). São de tamanho pequeno (a maior espécie, *C. brachystoma*, não atinge mais que 60 mm de comprimento total), com membros curtos e cauda menor que o corpo. A unha acomoda-se no interior de uma câmara formada por escamas (denominada estojo ungueal), que confere aparência bulbosa à ponta dos artelhos. O estojo é composto de quatro, no caso de *C. amazonicus*, ou cinco escamas, numa conformação assimétrica. Uma das funções associadas ao estojo é a de poder manter as garras protegidas de enganchar em substratos durante os saltos, hábito comum a esses animais, e aumentar o contato com o substrato na aterrissagem; outra função seria a de auxiliar na locomoção sobre a superfície da água.

Os dedos também são curtos e com grau de assimetria variável; são cilíndricos, com a lamela subdigital lisa e transversalmente dilatada. A cabeça e o pescoço apresentam grânulos, e as escamas dorsais do tronco são imbricadas, podendo ser lisas ou carenadas. Já as escamas ventrais são sempre lisas. A maioria das escamas dorsais da cabeça é pequena, a rostral é grande e posteriormente incisa. A pupila é redonda e a aba palpebral é bem desenvolvida, apresentando a parte anterior escamosa e a posterior granulosa. Os poros pré-anais e femorais estão ausentes, as vértebras são procélicas e a clavícula é dilatada e não perfurada (Vanzolini, 1957; Ávila-Pires, 1995).

A maioria dos estudos sobre o gênero trata de ecologia (Ramos, 1981; Vitt e col., 2005), descrição do cariótipo (Santos e col., 2003) e variações morfológicas intraespecíficas (Vanzolini, 1968; Hoogmoed, 1985; Ávila-Pires, 1995). Nos poucos estudos de cunho taxonômico (Vanzolini, 1957; Vanzolini, 1980; Freire, 1999), há

também poucas alterações, principalmente devido à homogeneidade morfológica das espécies e da decorrente dificuldade em se encontrar caracteres distintivos entre elas.

Histórico taxonômico do gênero *Coleodactylus* Parker, 1926

O gênero *Coleodactylus* foi descrito em 1926 por Parker, para a espécie *Sphaerodactylus meridionalis* Boulenger, 1888, com base em três fêmeas. Comparando a espécie com as demais de *Sphaerodactylus*, Parker encontrou diferenças com relação à composição do estojo ungueal, a inexistência de um acúleo superciliar e a presença da clavícula dilatada e imperfurada em *Coleodactylus* (Parker, 1926). Neste mesmo trabalho, o autor registrou ainda a possibilidade de que *S. amazonicus* Andersson, 1918 também pudesse pertencer ao novo táxon. Em 1928, Wettstein descreveu a segunda espécie do gênero, *Coleodactylus zenyi*.

Vanzolini, em 1957, revisou o gênero e, além de ter corroborado as conclusões de Parker com base na análise de uma amostra maior de exemplares de *Coleodactylus meridionalis*, sinonimizou *S. amazonicus* e *C. zenyi*, a *C. amazonicus*. Neste mesmo trabalho o autor reuniu *Homonota brachystoma* Amaral, 1935 e *Sphaerodactylus pfrimeri* Miranda-Ribeiro, 1937 na espécie *Coleodactylus brachystoma* (Amaral 1935) e descreveu uma nova espécie para o gênero: *C. guimaraesi*, posteriormente sinonimizada por Ávila-Pires (1995) a *C. amazonicus*. Em 1980 seria descrita *Coleodactylus septentrionalis*, a qual incluiria os exemplares de *C. meridionalis* distribuídos pela região norte da hileia amazônica (Vanzolini, 1980). A última espécie a ser incluída no grupo foi *C. natalensis* (Freire, 1999).

Atualmente, os principais caracteres que separam as cinco espécies de *Coleodactylus* estão relacionados à foliose da cabeça. Com exceção da presença de quilha nas escamas dorsais de *C. amazonicus* e das variações do estojo ungueal, são poucas as diferenças qualitativas diagnósticas das espécies. As poucas registradas,

como a forma da sinfisa e da rostral, têm sido tomadas como características variáveis em outros grupos de lagartos, e, por isso, não foram consideradas (Vanzolini, 1957).

O trabalho mais abrangente que trata do gênero foi realizado por Vanzolini em 1968b. Nele, ao observar as características ecológicas dos animais, o autor propõe uma explicação para a diversificação e atual distribuição dos lagartos desse grupo. Sendo animais adaptados à vida no solo da mata sombreada, Vanzolini especulou que a distribuição desses animais estaria intimamente relacionada à distribuição das florestas, e uma vez que estas sofram redução ou expansão, existe a possibilidade de os animais acompanharem tal motilidade. Em seu modelo, Vanzolini propõe que tenha havido ao menos dois ciclos de especiação. A espécie ancestral habitara uma floresta contínua, na região hoje ocupada pela hiléia amazônica e parte dos campos cerrados e caatinga. O desaparecimento parcial dessa floresta teria isolado as populações no sentido norte/sul, que evoluíram separadamente e deram origem a *C. meridionalis* e *C. brachystoma*. Inicialmente, a região ocupada por *C. meridionalis* seria de floresta contínua; a disjunção atual teria sido causada pela deterioração da cobertura florestal e/ou causada por episódios de competição interespecífica com *C. amazonicus*. O limitado grau de diferenciação encontrada nas populações disjuntas poderia ser explicado ou por conservação dos caracteres ao longo da evolução ou porque o evento de isolamento seria recente.

Até recentemente não havia proposta de relações de parentesco entre as espécies de *Coleodactylus* baseada em métodos filogenéticos, os quais permitiriam a análise biogeográfica e a proposição de modelos de padrões de distribuição e diferenciação dos táxons. Em 2008, Geurgas e col. publicaram um estudo filogeográfico com base em um gene mitocondrial (16S rRNA) e dois genes nucleares (*c-mos* e *RAG-1*). O trabalho confirmou o monofiletismo do grupo, que outrora havia sido especulado por Vanzolini (1957, 1968a), estimou o tempo relativo de divergência entre os clados e corroborou a suspeita de que as espécies atualmente reconhecidas são, na verdade, agrupamentos de espécies crípticas.

Ao contrário da hipótese de diferenciação recente proposta por Vanzolini (1957, 1968a, b), o resultado do trabalho de Geurgas e col. (2008) indica que os eventos cladogenéticos dentro do grupo ocorreram entre o Cretáceo tardio e o Plioceno, num intervalo de aproximadamente 67 milhões de anos. O primeiro evento teria ocorrido entre 75,2 e 64,2 m.a. e separou a população inicial em duas grandes linhagens, uma que hoje compreende a espécie *C. amazonicus* e outra que reúne as demais espécies, denominada pelos autores, para simplificação, de grupo *meridionalis*. Além da diferença morfológica compartilhada entre os dois agrupamentos, como a presença de quilha nas escamas dorsais e fusão de uma escama do estojo ungueal de *C. amazonicus*, a análise molecular indicou duas deleções de 18 e seis pares de base no gene *RAG-1* compartilhadas pelas espécies do grupo *meridionalis*.

Entre 58,0 e 31,8 m.a. ocorrera a segunda cladogênese, isolando *C. septentrionalis*, grupo que sofreu nova deleção de seis pares de base no gene *RAG-1*. O outro agrupamento compartilha a deleção de três pares de base no gene *c-mos*. O evento seguinte, entre 44,4 e 17,8 m.a. separou *C. brachystoma*. *Coleodactylus natalensis* estaria inserida no clado *C. meridionalis*, indicando, deste modo, tratar-se de um agrupamento parafilético.

Ainda segundo a hipótese de Geurgas e col. (2008) outros eventos de diversificação dentro de *C. amazonicus*, *C. septentrionalis*, *C. brachystoma* e *C. meridionalis* teriam ocorrido, e cada clado desses representa, portanto, um complexo de espécies. Outro ponto, além da idade dos clados, que diverge dos sugeridos por Vanzolini, diz respeito à relação de parentesco de *C. septentrionalis* e *C. meridionalis*. Vanzolini, baseado em padrões de semelhança entre os táxons, afirma que as duas espécies são mais aparentadas entre si; contudo, a análise de Geurgas e col. aponta para um ancestral comum exclusivo entre *C. brachystoma* e *C. meridionalis* + *C. natalensis*, sendo *C. septentrionalis* basal a esse clado. Apesar do melhor grau de esclarecimento das relações entre os clados de *Coleodactylus*, os autores não propõem uma nova classificação.

O esquema taxonômico de *Coleodactylus* utilizado ainda hoje foi elaborado com base em grandes hiatos de distribuição. Deste modo, com o acúmulo de material de diversas áreas não consideradas nos estudos anteriores, a complexidade morfológica revelada em novas localidades vem tornando cada vez mais difícil a identificação precisa de espécimes provenientes destas regiões. Por isso, um estudo de revisão taxonômica considerando as amostras com séries satisfatórias e com maior cobertura de distribuição tornou-se necessário. Deste modo, é possível investigar se o modelo sistemático vigente é fruto de artefatos de amostragem ou se de fato o resultado da história evolutiva do grupo resultou num complexo de espécies crípticas para as quais o atual esquema taxonômico é insatisfatório. Ainda neste contexto, dadas as divergências entre a classificação morfológica e a molecular, é indispensável a revisão taxonômica do gênero para diagnosticar as unidades evolutivas nele incluídas.

Estudos de filogenia molecular de outros gêneros mostraram-se importantes ferramentas para guiar a identificação de espécies crípticas (Avice e col, 1987; Hillis, 1987; Slade & Moritz, 1998; Wiens & Penkrot, 2002; Seberg, 2004; Bergmann & Russell, 2007). Além disso, a disponibilidade do estudo de Geurgas e col. (2008), realizado com base em boa amostra de populações do gênero seria uma ferramenta adicional para a investigação de caracteres diagnósticos.

OBJETIVOS

Os objetivos desta tese foram revisar as cinco espécies de *Coleodactylus*, determinar unidades evolutivas do grupo testando as congruências com as identificadas por Geurgas e col. (2008) e procurar entender o padrão de distribuição geográfica dos agrupamentos. Apesar do reconhecimento dos táxons neste estudo, sua descrição formal será feita posteriormente na publicação desta revisão.

Apresentação dos capítulos seguintes

A ordem e o conteúdo dos capítulos foram baseados na classificação vigente e no resultado da proposta molecular de Geurgas e col. (2008). Assim, a primeira espécie a ser apresentada é *C. amazonicus* (capítulo 2), seguida de *C. septentrionalis* (capítulo 3), *C. brachystoma* (capítulo 4) e *C. meridionalis* + *C. natalensis* (capítulo 5).

O capítulo 6 conclui o estudo apresentado aqui, com uma discussão sobre o panorama de diversificação intragenérica e os padrões de distribuição das unidades evolutivas. Ao final da tese encontra-se uma chave de identificação para o gênero.

BIBLIOGRAFIA

- Ávila-Pires, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazônia (Reptilia – Squamata). **Zoologische Verhandelingen**, **299**: 1-706
- Avise J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb & N. C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **18**: 489–522.
- Bergmann, P. J. & A. P. Russell. 2007. Systematics and biogeography of the widespread Neotropical gekkonid genus *Thecadactylus* (Squamata), with the description of a new cryptic species. **Zool. J. Linn. Soc.**, **149**: 339–370.
- Boulenger, G. A. 1884. Synopsis of the families of the existing Lacertilia. **Ann. Mag. Nat. Hist.**, **5 (14)**: 117-122.
- Brandão, R. A. & P. C. Motta. 2005. Circumstantial evidences for mimicry of scorpions by the neotropical gecko *Coleodactylus brachystoma* (Squamata, Gekkonidae) in the Cerrados of central Brazil. **Phyllomedusa**. **4 (2)**: 139-145
- Colli, G., R. Bastos & A. Araujo. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In: Oliveira, P., R. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University, New York, 223-241.
- Estes, R., K. de Queiroz & J. Gauther. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: Estes R. & G. Pregill (Eds). *Phylogenetic relationships of the lizard families*. Stanford: Stanford University Press, 119-281.
- Feng, J., D. Han, A. M. Bauer & K. Zhou. 2007. Interrelationships among Gekkonid geckos inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences. **Zool. Sc.**, **24**: 656–665.

- Freire, E. M. X. 1999. Espécie nova de *Coleodactylus* Parker, 1926 das dunas de Natal, Rio Grande do Norte, Brasil, com notas sobre as relações de dicromatismo sexual no gênero (Squamata, Gekkonidae). **Bol. Mus. Nac. nova Série (Rio de Janeiro)**, **399**: 1-14.
- Gadow, H. 1901. *Cambridge natural history vol VIII: Amphibia and reptiles*. London. 668pp.
- Gamble, T.; A. M. Bauer; E. Greenbaum & T. R. Jackman. 2008a. Evidence for Gondwanan vicariance in an ancient clade of gecko lizards. **J. Biogeogr.**, **35**: 88-104.
- Gamble, T.; A. M. Bauer; E. Greenbaum & T. R. Jackman. 2008b. Out of the blue: a novel, trans-Atlantic clade of geckos (Gekkota, Squamata). **Zoologica Scripta**, **37**: 355–366.
- Geurgas, S.; M. T. Rodrigues & C. Moritz. 2008. The genus *Coleodactylus* (Sphaerodactylinae, Gekkota) revisited: A molecular phylogenetic perspective. **Mol. Phyl. Evol.**, **49**: 92-101.
- Hamilton, D. W. 1960. Observations of the morphology of the inner ear in certain gekkonid lizards. **Univ. Kansas Sci. Bull.**, **41**: 983-1024.
- Han, D.; K. Zhou & A. M. Bauer. 2004. Phylogenetic relationships among gekkotan lizards inferred from C-mos nuclear DNA sequences and a new classification of the Gekkota. **Biol. Jour. Lin. Soc.**, **83**: 353-368.
- Hillis D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **18**: 23–42.
- Hoogmoed, M. S. 1985. *Coleodactylus septentrionalis* Vanzolini, a lizard new for the Surinamese fauna (Sauria: Gekkonidae). **Notes on the herpetofauna of Suriname X. Zool Meded**, **59**: 229-238.
- Huey, R. B. & J. R. Dixon. 1970. A new *Pseudogonatodes* from Peru with remarks on other species of the genus. **Copeia**, **1970 (3)**: 538-542.

- Kluge, A. G. 1967. Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. **Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.**, **135**: 1-59.
- Kluge, A. G. 1987. Cladistic relationships in the Gekkonoidea (Squamata, Sauria). **Misc. Publ. Mus. Zool., University of Michigan**, **173**: 1-54.
- Kluge, A. G. 1995. Cladistic relationships of sphaerodactyl lizards. **Am. Mus. Nat. Hist.**, **3139**: 1-23.
- Noble, G. K. 1921. The bony structure and phyletic relationships of *Sphaerodactylus* and allied lacertilian genera, with the description of a new genus. **Amer. Mus. Novitates**, **4**: 16 pp.
- Parker, H. W. 1926. The Neotropical lizards of the genera *Lepidoblepharis*, *Pseudogonatodes*, *Lanthrogecko*, and *Sphaerodactylus*, with the description of a new genus. **Ann. Mag. Nat. Hist.**, **17 (9)**: 291-301.
- Pianka, E. R. & L. J. Vitt. 2003. *Lizards. Windows to the evolution of diversity*. University of California Press, Los Angeles. 346pp.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky & K. D. Wells. 1998. *Herpetology*. New Jersey, Prentice-Hall. Xi + 577 pp.
- Ramos, A. R. 1981. Aspectos do nicho alimentar de *Coleodactylus amazonicus* (Sauria, Gekkonidae). **Acta Amazon.**, **11**: 511-526.
- Romer, A. S. 1956. *Osteology of the reptiles*. Univ. Chicago Press, Chicago. 772pp.
- Santos, R. M. L.; C. E. V. Bertolotto; K. C. M. Pellegrino; M. T. Rodrigues & Y. Yonenaga-Yassuda. 2003. Chromosomal studies on sphaerodactyl lizards of genera *Gonatodes* and *Coleodactylus* (Squamata, Gekkonidae) using differential staining and fragile sites analyses. **Citogenet. Genome Res.**, **103**: 128-134.
- Seberg O. 2004. The future of systematics: assembling the tree of life. **The Systematist**, **23**: 2–8.

- Slade R. W. & C. Moritz. 1998. Phylogeography of *Bufo marinus* from its natural and introduced ranges. **Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.**, **265**: 769–777.
- Smith, M. A. 1933. Remarks on some Old World Geckoes. **Rec. Indian Mus.**, **1933**: 9-19.
- Townsend, T., A. Larson, E. Louis, J. Macey. 2004. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. **Syst. Biol.**, **53**: 735-757.
- Underwood, G. L. 1954. On the classification and evolution of geckos. **Proc. Zool. Soc. London**, **124**: 469-492.
- Vanzolini P. E. 1957. O gênero *Coleodactylus* (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Dep. de Zool. (São Paulo)**, **13 (1)**: 1-17.
- Vanzolini, P. E. 1968a. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (sáuria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17 (1)**: 1-84.
- Vanzolini, P. E. 1968b. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17 (2)**: 85-112.
- Vanzolini, P. E. 1980. *Coleodactylus septentrionalis*, sp. n., with notes on the distribution of the genus (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Zool., (São Paulo)**, **34 (1)**: 1-9.
- Vanzolini, P. E.; A. M. M. Ramos-Costa & L. J. Vitt. 1980. *Répteis das caatingas*. Acad. Bras. Ciênc. Rio de Janeiro. 161pp.
- Vidal, N. & S. B. Hedges. 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. **C. R. Biologies.**, **328**: 1000–1008.
- Vitt, L. J.; S. S. Sartorius; T. C. Ávila-Pires; P. A. Zani & M. C. Sposito. 2005. Small in a big world: ecology of leaf-litter geckos in new world tropical forests. **Herpetol. Monogr.**, **19**: 137–152.

Wettstein, O. 1928. *Coleodactylus zernyi* nov. spec., ein neuer Gecko aus Brasilien. **Zool. Anz. Leipzig.**, **76 (3-6)**: 110-2.

Wiens, J. J. & T. A. Penkrot. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). **Sys. Biol.**, **51**: 69–91.

Capítulo 2: Os *Coleodactylus* do complexo *meridionalis*

ABSTRACT

We present herein the taxonomic review of two species from the genus *Coleodactylus* situated at the Northeastern Brazil based on external morphology: *C. meridionalis* at the Atlantic Forest of northeastern Brazil and forest patches in the Caatinga and Cerrado (the Brazilian savanna); and *C. natalensis* endemic to the forest found among the sand dunes of Natal, State of Rio Grande do Norte. The evolutionary proximity between these new species was confirmed by a molecular approach presented by Geurgas et al. (2008) where *C. meridionalis* was recovered as paraphyletic because it includes *C. natalensis*. In the same study, authors suggest that diversity of this complex of species (*C. meridionalis* + *C. natalensis*) is underestimated. Since the group origin, estimated to be 29.3 ± 4.3 million years, cladogenetic events occurred following a latitudinal transect that splitted this group into five evolutionary units (Una (Murici (Pacoti, Mamanguape) (Carolina (Natal Central)))), with *C. natalensis* being considered the sister group of populations from Caatinga and Cerrado at Central Brazil.

Using a sample containing 242 exemplars from 48 localities, the present study shows the morphological variation found among individuals of *Coleodactylus* of *meridionalis* complex, including the redescription of *C. meridionalis*, and the description of two new species, one from southern State of Bahia, and the other from northern State of Tocantins and southern State of Maranhão. The characters diagnosing the species are a combination of characters regarding dorsal coloration pattern and meristic: number of scales in contact with the first infralabial, number of genials rows (from the second row of pos-sinfisal to the transversal line of posterior margin of the orbit), number of ventrals and snout-vent length. The lack of characters diagnosing other clades recovered by Geurgas et al. (2008) suggest that other sources of characters should be further explored in order to recover the real diversity of the group.

RESUMO

Está aqui apresentado o estudo taxonômico com base em morfologia externa para duas espécies de *Coleodactylus* da região Nordeste: *C. meridionalis*, distribuído por regiões de mata atlântica do nordeste brasileiro e fragmentos de floresta na Caatinga e no Cerrado, e *C. natalensis*, endêmica da mata interdunar de Natal, RN. A proximidade evolutiva das duas espécies foi confirmada pelo estudo molecular de Geurgas e col. (2008), com a indicação de que *C. meridionalis* é parafilética, pois inclui *C. natalensis*. O trabalho sugere ainda que a diversidade do grupo é subestimada e que desde a origem do complexo *meridionalis* (*C. meridionalis* + *C. natalensis*), há 29.3 ± 4.3 milhões de anos, ocorreram eventos cladogenéticos seguindo um gradiente latitudinal que resultaram em ao menos cinco clados (Una (Murici (Pacoti, Mamanguape) (Carolina (Natal Central)))), sendo *C. natalensis* grupo-irmão das populações de Caatinga e Cerrado do Brasil Central.

Com uma amostra de 242 exemplares de 48 localidades, o presente estudo apresenta as variações morfológicas encontradas nos *Coleodactylus* do complexo *meridionalis*, com a redescrição da espécie e descrição de duas novas, uma para a população do sul da Bahia e outra para as populações de mata do norte de Tocantins e sul do Maranhão. A diagnose das espécies considera uma combinação de caracteres relacionados à coloração do dorso e aos caracteres merísticos: número de escamas em contado com a primeira infralabial, número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita, número de escamas ventrais e comprimento rostro-cloacal. A falta de evidência morfológica que caracterizassem outros táxons indicados na publicação de Geurgas e col. (2008) sugere que caracteres de outra natureza sejam analisados em estudos futuros a fim de conhecer a diversidade real do grupo.

INTRODUÇÃO

Barbour, em 1921, revisou o gênero *Sphaerodactylus* e registrou que *S. meridionalis* Boulenger, 1888, de Pernambuco, não apresentava o espinho supraciliar, diagnóstico do gênero. Embora tenha adotado postura conservadora em não propor mudança taxonômica, o autor sugere que a espécie deveria ser atribuída a um novo gênero.

Poucos anos mais tarde, em 1926, além da ausência do espinho supraciliar, Parker observou que os três únicos exemplares de *Sphaerodactylus meridionalis* de que dispunha, os mesmos estudados por Boulenger, tinham a clavícula dilatada e imperfurada e apresentavam diferença com relação à composição e assimetria do estojo ungueal, formado por escamas que recobrem a unha. Diante dessas modificações, Parker descreve o novo gênero *Coleodactylus*, tendo *C. meridionalis* como espécie tipo.

Novos registros de *C. meridionalis* não foram realizados até 1935, quando Parker identificou um exemplar proveniente da Serra de Pacaraima, nas Guianas, como pertencente à espécie. Na data, *Coleodactylus amazonicus* já estava descrita, e apesar da proximidade geográfica desta espécie, também amazônica, com o exemplar da Guiana, Parker encontrou mais semelhanças entre estes e os da Mata Atlântica. Uma delas refere-se à presença ou não de quilha nas escamas dorsais. Tanto as populações do norte da Amazônia quanto as do nordeste brasileiro apresentam escamas dorsais lisas, em contraposição a *C. amazonicus*, que apresenta dorsais quilhadas.

O novo registro representava um caso de distribuição disjunta bastante curioso, uma vez que as populações distam mais de 3.000km entre si. Mesmo diante desse fato, outros autores seguiram o exemplo de Parker e identificaram como *C. meridionalis* espécimes coletados na Amazônia, por não encontrarem caracteres que pudessem

diagnosticar um novo táxon. Foi o caso de Vanzolini (1957), para exemplares da Vila de Surumu, em Roraima, e Donoso-Barros (1968) e Rivero-Blanco (1968) para exemplares do Estado Bolívar, na Venezuela.

Em 1957, Vanzolini revisou o gênero tendo como representantes de *C. meridionalis* dois exemplares de São Miguel, em Alagoas, além daquele da Vila de Surumu. O autor estranha a grande distância entre as populações amazônicas e atlânticas, e registra as poucas diferenças encontradas entre elas, como o formato da cabeça, formato da rostral e número de escamas ventrais e em volta do meio do corpo. Entretanto, o próprio autor não dá peso às distinções e assegura que mesmo que viessem a ser encontrados caracteres diagnósticos para cada uma das populações, certamente elas tratar-se-iam de espécies irmãs. Em trabalhos subseqüentes, Vanzolini (1967; 1968a; b) continua a comentar a disjunção das populações e reafirma seu ponto de vista sobre a relação de parentesco entre elas.

A questão da taxonomia de *C. meridionalis* foi melhor esclarecida somente em 1980, após Vanzolini avaliar quatro exemplares da Ilha de Maracá além do que já dispunha da Vila de Surumu. No trabalho, baseado no menor número de escamas ventrais e principalmente na presença de pares de manchas claras no dorso presentes nos exemplares amazônicos de *C. meridionalis*, o autor diagnostica a espécie *C. septentrionalis*.

Nos últimos anos têm sido registradas ocorrências de *C. meridionalis* em fragmentos de floresta na Caatinga e no Cerrado (Vanzolini, 1980; Vanzolini e col. 1980, Freire, 1999; Colli e col., 2002; Nogueira, 2006; Pavan; 2007) e há um registro de ocorrência em campos de dunas (Rodrigues, 1996). Estas contribuições ampliaram a distribuição da espécie, que era conhecida apenas das matas da região atlântica.

Em 1999, Freire descreve a segunda espécie atlântica do gênero, *C. natalensis*, endêmica das matas que ocorrem entre as dunas de Natal, no Rio Grande do Norte. A autora reconhece, baseada em semelhanças compartilhadas, relação próxima de parentesco de *C. natalensis* com *C. septentrionalis* e com *C. meridionalis*, e por isso faz

a comparação da nova espécie com as duas já descritas. A diagnose de *C. natalensis* foi dada segundo diferenças estatisticamente significativas de alguns caracteres. Com relação a *C. septentrionalis*, o número de escamas ventrais e do redor do meio do corpo isolam a espécie de *C. meridionalis* + *C. natalensis*. Já os caracteres que isolam estatisticamente as duas últimas congêneres são o número de escamas pós-rostrais, número de lamelas do quarto artelho, e menor comprimento total. Outra diferença entre elas é o padrão de manchas no dorso, apresentado por *C. natalensis*. Apesar do colorido semelhante ao de *C. septentrionalis*, Freire ressalta que a espécie por ela descrita apresenta dicromatismo sexual.

A semelhança entre *C. sepetentrionalis* e as populações da costa brasileira, apesar do desconhecimento de *C. natalensis*, levou Vanzolini (1957, 1980) a propor um esquema biogeográfico para o gênero, ocorrido em duas fases. A população ancestral de *Coleodactylus* era distribuída na floresta contínua úmida. A chegada do clima seco reduziu as matas, e a população ficou separada em dois blocos, um ao norte e outro ao sul, que evoluíram independentemente. Quando o clima úmido retornou, os refúgios de mata coalesceram, mas a Amazônia central estava ocupada por *C. amazonicus*, que impediu seu adentramento por *C. meridionalis* e *C. septentrionalis*. O próprio autor considerou o esquema simples e intuitivo, e como a hipótese foi formulada sem arcabouço filogenético, a teoria ficou enfraquecida. Mesmo assim, na ausência de estudos posteriores baseados em métodos cladistas, a hipótese de Vanzolini foi mantida.

A primeira proposta filogenética para *Coleodactylus* foi publicada recentemente, em 2008, por Geurgas e col., com base em caracteres moleculares. Nela, a hipótese de parentesco evolutivo indicada por Vanzolini (1957, 1967, 1968a, 1980) e Freire (1999) não é sustentada. Segundo os autores, o primeiro evento cladogenético dentro do gênero causou a separação de *C. amazonicus* do outro clado, formado por *C. brachystoma*, *C. meridionalis*, *C. natalensis* e *C. septentrionalis*, as demais espécies válidas do gênero. O segundo evento, ocorrido no Eoceno ($46.4 \pm 4.22\text{ma}$) teria

separado *C. septentrionalis* do ramo formado pelas outras três espécies, que compartilham a deleção de três pares de base do gene *c-mos*. No Oligoceno, há cerca de 29.3 ± 4.33 ma, foram separados *C. brachystoma* de *C. meridionalis* e *C. natalensis*.

Ainda segundo o artigo, dentro desse último ramo, a seqüência de cladogêneses indica uma diferenciação dos ramos ao longo do gradiente latitudinal. A população de Una, no sul da Bahia, é a mais basal, seguida por da de Murici, em Alagoas. Em seguida há um grupo formado pelas populações de Pacoti (CE) e Mamanguape (PB), que é grupo-irmão do clado (Carolina (Natal, Central)). Os autores ressaltam o fato interessante de *C. natalensis* agrupar-se com a população de *C. meridionalis* da caatinga (Central, BA) e do cerrado (Carolina, MA), e não com as demais da Mata Atlântica. Para eles, esse fato pode indicar que *C. meridionalis* é a única espécie altamente estruturada com a história de episódios de expansão e colonização, e que *C. natalensis* se originou de um isolado periférico durante um desses eventos. A árvore molecular mostra que *C. natalensis* é um dos ramos terminais dentro de *C. meridionalis*, tendo divergido no Quaternário, entre 0,6 e 3,2 m.a. Essa análise indica que *C. meridionalis*, no esquema taxonômico atual, não é monofilético. A exemplo das demais espécies do gênero, para Geurgas e col. (2008), o agrupamento *C. meridionalis* + *C. natalensis* também consiste de um complexo de espécies, o qual será aqui denominado complexo *meridionalis*.

A hipótese dos autores indica que *C. meridionalis* (incluindo *C. natalensis*) é irmão de *C. brachystoma*, e não de *C. septentrionalis*, como suspeitava Vanzolini. A hipótese de Vanzolini de que as espécies com escamas dorsais lisas eram primitivas também não se confirmou, uma vez que *C. amazonicus* é grupo-irmão do resto.

O estudo apresentado neste capítulo foi realizado considerando *C. meridionalis* e *C. natalensis* como um agrupamento natural, como aponta a filogenia molecular de Geurgas e col. (2008). Deste modo, apresenta-se aqui o resultado da análise da morfologia externa de populações deste complexo, a fim de encontrar nas variações

morfológicas caracteres que permitam diagnosticar as unidades evolutivas, utilizando a árvore molecular como hipótese a ser testada.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram examinados e utilizados nas análises estatísticas 251 exemplares de *Coleodactylus* do complexo *meridionalis* provenientes de 50 localidades. O material estudado está tombado das coleções herpetológicas do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), além de espécimes ainda não incorporados em coleção, sob as etiquetas de campo MTR e MRT (Miguel Trefaut Rodrigues) Estr (Estreito) e TG (Tiago Gomes) (Apêndice I).

As coordenadas geográficas das localidades foram levantadas dos catálogos das coleções, encontradas por meio de busca usando como ferramenta o software *Google Earth* ou fornecidas pelos coletores dos espécimes. O mapa de distribuição do complexo *meridionalis* foi produzido com auxílio do programa Arcview 3.2. Nele estão localidades cujos exemplares foram aqui examinados.

A seguir estão elencados os caracteres morfométricos, merísticos e qualitativos investigados. Foram considerados nas análises, entretanto, aqueles tradicionalmente utilizados em estudos taxonômicos de lagartos e alguns outros que se mostraram informativos numa avaliação prévia.

Caracteres morfométricos

Os dados de medidas de escamas foram tomados sob microscópio estereoscópico com ocular milimetrada (Motic SMZ – 168 series). Os demais foram tomados com auxílio de paquímetro digital Mitutoyo IP65, de resolução 0,01/0.0005”.

Os caracteres morfométricos foram registrados em milímetros.

- 1- Comprimento rostro-cloacal (CRC) - medido da margem anterior do focinho até a abertura da cloaca;
- 2- Comprimento do tronco (CTr) - medido da margem anterior da cintura peitoral até a abertura da cloaca;
- 3- Largura da cabeça (LCab) - medida em sua maior largura, na região pós-orbital;
- 4- Comprimento do fêmur (CFe);
- 5- Largura da base da cauda (LBC);
- 6- Comprimento da cauda (CCa); medido desde a abertura cloacal até a ponta da cauda. Foram considerados apenas os exemplares com cauda não mutilada e não regenerada;

Caracteres merísticos

Estão elencados a seguir todos os caracteres merísticos analisados. Somente os utilizados na análise estão com a abreviatura ao lado (Figura 1).

1. Número de fileiras de escamas dorsais (Do) - contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna;
2. Número de fileiras de escamas ventrais (Ve) - contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna;
3. Número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo (VC);
4. Número de escamas supralabiais;
5. Número de escamas infralabiais - foram contadas as maiores, até a altura do final das supralabiais, pois, a partir desse ponto, em muitos casos há dúvida se há presença de escama ou grânulos aumentado;
6. Número de escamas entre as frontonasais;

7. Número de grânulos ao redor da escama nasal;
8. Número de grânulos em contato com a primeira escama supralabial;
9. Número de grânulos pós-nasais - contados a partir do primeiro pós-nasal até a margem anterior da órbita;
10. Número de fileiras de grânulos do focinho contados da margem posterior da primeira supralabial à outra;
11. Número de fileiras de grânulos do focinho contados em linha reta desde o pós-rostral até a transversal anterior à órbita;
12. Número de escamas da face interna da aba supraciliar;
13. Número de escamas da face externa da aba supraciliar;
14. Número de grânulos da face interna da aba supraciliar;
15. Número de grânulos da face externa da aba supraciliar;
16. Número de fileiras de grânulos orbitais entre o final da última escama da aba supraciliar até a borda interna da órbita;
17. Número de fileiras de grânulos e escamas desde a margem posterior da mancha occipital à margem anterior do braço;
18. Número de fileiras de grânulos presentes na mancha occipital – contadas na região mediana da mancha;
19. Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura labial até a borda anterior do ouvido;
20. Número de grânulos à volta do ouvido;
21. Número de escamas pós-sinfisais;
22. Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita (GSO);

23. Número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra;

24. Número de escamas em contato com a primeira infralabial (CInf);

25. Número de lamelas do dedo 4;

26. Número de fileiras de escamas ao longo do dedo 4;

27. Número de fileiras de escamas ao redor do dedo 4;

28. Número de escamas do estojo ungueal;

29. Número de fileiras de escamas da base da palma da mão;

30. Número de fileiras longitudinais de escamas do dorso da mão;

31. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do braço;

32. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do braço;

33. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do antebraço;

34. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do antebraço;

35. Número de fileiras de escamas reduzidas na margem superior da cloaca;

36. Número de fileira de escamas da margem superior da cloaca;

37. Número de fileiras de escamas reduzidas na margem inferior da cloaca;

38. Número de escamas da margem inferior da cloaca;

39. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da coxa;

40. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da coxa;

41. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da perna;

42. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da perna;

43. Número de fileiras de escamas presentes na região mediana da mancha da coxa – contadas transversalmente;

44. Número de fileiras de escamas ao longo do artelho 4;

45. Número de fileiras de escamas ao redor do artelho 4;

46. Número de lamelas do artelho 4.

Caracteres qualitativos

Os caracteres qualitativos consistiram na análise do formato e tamanho relativo dos grânulos presentes no focinho e das escamas sinfisal, rostral, supralabiais, infralabiais, pós-sinfisais, geniais, presentes na aba supraciliar, dorsais, ventrais, do estojo ungueal, da palma da mão, da planta do pé, do braço, do antebraço, da coxa, da perna, caudais e cloacais. Foram avaliados também o padrão de pigmentação do corpo e da íris dos exemplares.

Análise estatística

As análises estatísticas foram realizadas com auxílio do programa SPSS 17.0 para Windows, e para todos os testes descritos foi adotado um nível de significância de 5%.

Para verificar a existência de dimorfismo sexual entre os indivíduos, foi feita análise qualitativa em busca de caracteres diagnósticos entre os sexos e também foi realizado para os caracteres morfométricos um teste *t*-Student. Nesta análise foram considerados 22 indivíduos de Mamanguape, PE, sendo 10 machos e 12 fêmeas, e 23 indivíduos de Una, BA, sendo 13 machos e 10 fêmeas. Os machos foram identificados pela presença de hemipênis, e as fêmeas pela ausência de hemipênis ou presença de ovos. As análises mostraram que não há diferenças entre machos e fêmeas, e por isso os indivíduos foram tratados em conjunto.

As espécies de *Coleodactylus* são consideradas crípticas, e, portanto, a busca por diferenças entre as populações torna-se um trabalho mais custoso. Assim, tendo em mãos muitos dos exemplares utilizados por Geurgas e col. (2008) em sua proposta de filogenia molecular, foi permitida a análise minuciosa dos espécimes (tabela 1). A árvore foi utilizada como apoio por indicar em quais populações poderiam ser encontradas diferenças morfológicas.

Tabela 1. Exemplares de *C. meridionalis* e *C. natalensis* utilizados no estudo de Geurgas e col. (2008) *.

Espécie	Localidade	Exemplares analisados
<i>C. meridionalis</i>	Carolina, MA	ESTR 973; ESTR 112
<i>C. meridionalis</i>	Central, BA	MTR 10360; MRT 9882
<i>C. meridionalis</i>	Mamanguape, PB	MRT 9762; MRT 9768
<i>C. meridionalis</i>	Murici, AL	MTR 10368-10369
<i>C. meridionalis</i>	Pacoti, CE	MRT 94; MRT 4538
<i>C. meridionalis</i>	Una, BA	MD 1721; MD 2613
<i>C. natalensis</i>	Natal, RN	MRT 9906-9907

* No trabalho original alguns números de campo dos exemplares estão designados como MTR, porém a grafia correta é MRT.

Após a análise prévia, os exemplares foram observados e comparados dentro das localidades para se detectar possíveis casos de simpatria, e então observados e comparados entre localidades, de acordo com a proximidade geográfica. De acordo com as diferenças encontradas previamente na avaliação dos caracteres qualitativos e quantitativos, as amostras foram então divididas em OTUs (*Operational Taxonomic Units*).

A fim de testar a validade das OTUs e ressaltar as diferenças entre elas, foi realizada uma análise discriminante para caracteres morfométricos e merísticos (Tabachnick e Fidell, 2001). A análise discriminante canônica foi escolhida porque permite maximizar a separação entre as OTUs e indicar as variáveis que mais contribuem para a discriminação entre os grupos (Albrecht 1980; Cavalcanti & Lopes 1993). Os escores dos indivíduos foram projetados no espaço reduzido dos eixos canônicos, permitindo determinar graficamente os padrões de discriminação entre as OTUs consideradas.

Os valores merísticos faltantes (*missing values*) foram substituídos pela média dos valores do determinado caráter dentro de cada localidade. Para remover o efeito do tamanho do corpo, foram calculados os resíduos de regressão linear entre cada variável morfométrica e o comprimento rostro-cloacal. Assim, jovens e adultos também foram tratados em conjunto.

Foi realizada análise discriminante por passos para identificar os caracteres que apresentaram associação significativa às OTUs (Tabachnick & Fidell, 2001). As diferenças entre os agrupamentos foram analisadas através de funções discriminantes canônicas. A significância das classificações foi testada por meio de um teste de probabilidade posterior de estimativa de erros por validação cruzada (*crossvalidation*).

Os caracteres utilizados na análise discriminante são também apresentados sob a forma descritiva, com os valores mínimo, máximo e de média e desvio padrão. Os caracteres que indicaram diferença entre as OTUs foram apresentados também sob gráficos do tipo caixa (*boxplot*).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram analisados 242 exemplares de *C. meridionalis* e nove de *C. natalensis* provenientes de 48 e duas localidades, respectivamente. No total foram avaliados, além dos caracteres qualitativos, seis caracteres morfométricos e 46 merísticos. Desses foram utilizados na análise estatística os morfométricos e cinco merísticos; os dados restantes foram registrados e aqui apresentados como registros de variação (tabela 2).

Tabela 2. Amplitude de variação para os caracteres merísticos que não apresentaram variação informativa nos *Coleodactylus* do complexo *meridionalis*.

Número de escamas supralabiais	4
Número de escamas infralabiais	3 - 4
Número de escamas entre as frontonasais	1 - 3
Número de escamas ao redor da escama nasal	3 - 4
Número de escamas em contato com a primeira escama supralabial	3 – 5
Número de escamas pós-nasais	5 – 9
Número de fileiras de escamas do focinho contadas da margem posterior da primeira supralabial à outra	14 – 18
Número de fileiras de escamas do focinho contadas em linha reta desde a pós-rostral até transversal anterior da orbita	6 – 10

Número de escamas da face interna da aba supraciliar	2 fileiras; 4-5 escamas em cada.
Número de escamas da face externa da aba supraciliar	4-5
Número de grânulos da face interna da aba supraciliar	4-6
Número de grânulos da face externa da aba supraciliar	4-8
Número de fileiras de grânulos orbitais entre o final da última escama da aba supraciliar até a borda interna da órbita	23 – 33
Número de fileiras de grânulos e escamas desde a margem posterior da mancha cefálica à transversal anterior do braço	25-39
Número de fileiras de grânulos presentes na mancha occipital	4 – 8
Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura labial até a borda anterior do ouvido	14 – 18
Número de grânulos em volta do ouvido	13 – 16
Número de escamas pós-sinfisais	2 – 5
Número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra	12 – 17
Número de lamelas do dedo 4	5 – 6
Número de fileiras de escamas ao longo do dedo 4	7 – 9
Número de fileiras de escamas ao redor do dedo 4	4

Número de escamas do estojo ungueal	
Número de fileiras de escamas da base da palma da mão	4 – 7
Número de fileiras longitudinais de escamas do dorso da mão	3 – 6
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do braço	9 – 11
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do braço	8 – 10
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do antebraço	6 – 8
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do antebraço	8 – 12
Número de fileiras de escamas reduzidas na margem superior da cloaca	2
Número de fileira de escamas da margem superior da cloaca	1 - 3 fileiras; 9 - 23 escamas cada
Número de fileiras de escamas reduzidas na margem inferior da cloaca	3
Número de escamas da margem inferior da cloaca	1 - 2 fileiras; 10 - 13 escamas cada
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da coxa	11 – 14
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da coxa	7 – 9

Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da perna	11 – 15
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da perna	7 – 9
Número de fileiras de escamas presentes na região mediana da mancha da coxa	3 – 5
Número de fileiras de escamas ao longo do artelho 4	9 – 10
Número de fileiras de escamas ao redor do artelho 4	4
Número de lamelas do artelho 4	5 – 6

As populações das duas espécies foram analisadas em conjunto, e o resultado da análise morfológica foi a separação do grupo em três OTUs. A primeira OTU é formada por populações de Una e Ilhéus, do sul da Bahia (OTU Una), a segunda, por populações de Estreito, Carolina, Palmeiras do Tocantins, Lajeado e Miracema do Tocantins (OTU Estreito). A última e maior OTU, a qual foi denominada OTU Mamanguape devido ao maior número de exemplares analisados da localidade, corresponde ao restante das populações (Figura 2).

Com exceção da população de Natal, que pode apresentar manchas pareadas claras ao longo do dorso (Figura 3), a OTU Mamangape compreende indivíduos com o dorso de coloração homogênea e região cefálica com manchas claras distribuídas pela região occipital e focinho (ver redescrição da espécie em Freire, 1999) (Figuras 4 à 6). Um mesmo indivíduo pode apresentar o conjunto de manchas ou apenas a occipital, sendo rara a ausência destas. Foram analisados aqui somente espécimes preservados em álcool, e os indivíduos exibiam colorido castanho avermelhado, castanho médio e castanho claro. A coloração, entretanto, pode apresentar artefato de fixação nos demais exemplares da OTU Mamanguape, cuja maioria foi coletada há mais de uma década.

Os indivíduos da OTU Estreito apresentam coloração do dorso marrom escura e homogênea, às vezes com machas mais claras na região cefálica (ver descrição da OTU); o ventre também é mais pigmentado (Figuras 7 e 8). À primeira vista, os animais parecem mais esguios. O pescoço aparenta ser mais alongado, e talvez por isso pareça também maior o número de grânulos da região pós-occipital até o início das dorsais. Entretanto, as variáveis morfométricas e merísticas (número de dorsais, ventrais e de grânulos do pescoço e focinho) registradas para os espécimes não foram informativas, assim como o número de grânulos pós-occipitais. Assim, para esclarecer melhor os caracteres diagnósticos dessas populações serão necessários registros de outros caracteres morfométricos, ou até um estudo de morfometria geométrica.

Com relação à OTU Una, os indivíduos também apresentam coloração do dorso homogênea e escura, porém são mais claros e avermelhados que os da OTU Estreito; a mancha occipital é ausente ou menos conspícua. O ventre dos animais tem pigmentação clara, semelhante à dos indivíduos da OTU Mamanguape (Figuras 9 e 10). Além da coloração, os exemplares da OTU Una parecem ter o focinho mais alongado e também o corpo mais esguio, porém menos que os da OTU Estreito. Novamente a morfometria utilizada aqui não se mostrou informativa, assim como os caracteres merísticos para grânulos do focinho. A avaliação do tamanho dos grânulos (sem medição) indicou que em muitos casos eles são mais alongados nos exemplares do sul da Bahia. Reforça-se, assim a sugestão de que novos dados morfométricos, inclusive de tamanho de grânulos, sejam registrados a fim de esclarecer as diferenças dessa população. A primeira escama infralabial é mais alongada nos indivíduos dessa OTU, a maneira de traduzir em caracteres merísticos foi a contagem do número de escamas em contato com ela. De fato esse caráter mostrou tendência à modificação, apresentando média de 8,28 (mín. = 7; máx. = 11) maior que na OTU Estreito ($X = 5,59$; mín. = 4; máx. = 7) e Mamanguape ($X = 6,79$; mín. = 4; máx. = 8).

O número de fileiras de grânulos e escamas desde a margem posterior da mancha occipital à margem anterior do braço, contagem em que se esperava encontrar variação, não pôde ser registrada para a maioria dos indivíduos, pois alguns da OTU Mamanguape não apresentavam a mancha ou perderam a cor pós-fixação, e também porque a mancha é inconspícua no material das OTU Estreito e Una. Mesmo assim, naqueles indivíduos em que a contagem foi realizada ($n = 58$; $X = 31,57$; mín. = 26; máx. = 37) não houve variação. Não houve variação também no número de fileiras de grânulos desde a transversal de um ouvido ao outro até o início das dorsais, onde se esperava encontrar diferença ($X = 24,76$; mín. = 18; máx. = 27). Novamente, talvez o tamanho dos grânulos indique variação.

Na análise discriminante canônica foram consideradas as duas primeiras funções discriminantes, sendo que a primeira explicou 75,6% da amostra e a função 2, 24,4%. Na função 1, que possui autovalor de 1.433, as variáveis que mais contribuem para ressaltar as diferenças são o número de escamas em contato com a primeira infralabial (CInf; coeficiente .904) e o comprimento rostro-cloacal (CRC; coeficiente -.038). Na função 2, com autovalor de 0.464, as variáveis que melhor explicam a divisão dos grupos são o número de escamas ventrais (Ve; coeficiente .708), o número de escamas em contato com a primeira infralabial (CInf; coeficiente -.217) e o número de fileiras de escamas geniais contadas desde a segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita (GSO; coeficiente -.159) (tabela 3).

Tabela 3. Coeficientes padronizados das funções canônicas discriminantes.

	Função	
	1	2
Do	0,260	0,293
Ve	0,343	0,708
VC	0,064	0,272
GSO	0,152	-0,159
CRC	-0,038	0,696
res.tronco	-0,036	0,004
res.femur	0,087	-0,184
res.Lcab ^a	-,045	,046
res.basecauda	-0,035	0,109
CInf	0,904	-0,217

a. Variável não utilizada na análise.

Como pode ser observado no gráfico gerado pela análise discriminante canônica, existe tendência à separação das OTUs, porém os grupos não estão completamente isolados (Figura 11). A função discriminante 1 separa claramente as OTUs Una e Estreito, e mostra uma tendência de separação da OTU Mamanguape. A função discriminante 2 não é informativa, e por isso será discorrido aqui apenas sobre os caracteres considerados na função 1.

O resultado da classificação dos indivíduos das OTUs apresentou grande porcentagem de acerto para a OTU Mamanguape (94,1%), seguido da OTU Una (87,5%) e da OTU Estreito (72,7%) (Tabela 4). Nota-se ainda que não há exemplares

da OTU Estreito classificados como OTU Una e vice-versa. Novos dados que vierem a ser registrados e analisados possivelmente denotem maiores diferenças entre as OTUs e estes, quando utilizados na classificação, provavelmente separem melhor os indivíduos, aumentando a porcentagem de acerto para cada grupo.

Tabela 4. Resultados da classificação*.

OTU		Membro previsto do grupo			Total
		1	2	3	
Classificação original	Mamanguape	160	7	3	170
	Estreito	6	16	0	22
	Una	5	0	35	40
%	Mamanguape	94,1	4,1	1,8	100,0
	Estreito	27,3	72,7	0,0	100,0
	Una	12,5	0,0	87,5	100,0

*.90,9% dos agrupamentos originais foram corretamente classificados

A análise dos gráficos tipo caixa (*boxplot*) para os dois caracteres que mais contribuem na função 1 não evidencia o isolamento de nenhum agrupamento (Figura 12); apenas o gráfico do número de escamas em contato com a primeira infralabial (CInf) denota separação da OTU Una das demais. Do mesmo modo as tabelas com os valores descritivos não indicam isolamento de nenhuma OTU, mas sim a tendência de a OTU Una ter mais escamas em contato com a primeira infralabial (tabela 5).

Tabela 5: Análise descritiva para os valores de caracteres merísticos e morfométricos (em mm) das três OTUs presentes nos *Coleodactylus* do complexo *meridionalis* com valores de média, desvio padrão, mínimo e máximo. (CRC = comprimento rostro-cloacal; CTr = comprimento do tronco; LCab = largura da cabeça; CFe= comprimento do fêmur; LBC = largura da base da cauda; CCa = comprimento da cauda; Do = número de fileiras de escamas dorsais; Ve = número de fileiras de escamas ventrais; VC = número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo; GSO = número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita; CInf = número de escamas em contato com a primeira infralabial).

Variável	Mín	Máx	Média	Desvio padrão	N
CRC	12,45	30,36	20,85	3,30	169
CTr	4,35	17,86	12,07	2,35	167
LCab	2,15	4,64	3,40	0,49	168
CFe	1,56	3,83	2,77	0,41	142
LBC	1,20	3,29	2,25	0,41	111
CCa	10	24,8	16,5	3,1	39
Do	38	54	45,72	2,93	115
Ve	30	46	36,06	2,26	117
VC	44	55	48,33	2,01	95
GSO	7	17	11,15	1,81	108
CInf	4	8	6,79	0,78	130

OTU Mamanguape

Variável	Mín	Máx	Média	Desvio padrão	N
CRC	19,19	28,20	24,53	2,25	24
CTr	11,53	16,64	14,52	1,41	24
LCab	3,19	4,66	3,84	0,37	23
CFe	2,35	3,81	3,21	0,42	23
LBC	1,82	3,50	2,57	0,38	22
CCa	12,33	20,51	18,18	2,93	12
Do	40	52	46,33	3,15	21
Ve	34	48	38,45	3,47	20
VC	45	52	49,06	2,21	18
GSO	7	14	10,78	1,54	23
CInf	4	7	5,59	0,73	22

OTU Estreito

Variável	Mín	Máx	Média	Desvio padrão	N
CRC	16,47	31,03	23,96	3,21	41
CTr	9,03	18,45	14,02	2,10	42
LCab	2,70	4,60	3,77	0,38	39
CFe	2,12	3,82	3,19	0,37	32
LBC	1,35	3,10	2,56	0,42	30
CCa	19,67	25,95	23,26	2,33	6
Do	40	53	47,70	3,50	27
Ve	34	43	39,64	2,01	33
VC	48	51	49,50	0,95	26
GSO	10	15	11,92	1,5	25
CInf	7	11	8,28	0,96	32

OTU Una

A escama sinfisal apresentou variação de formato em algumas localidades, levantando a hipótese de que houvesse diferenciação de algumas populações. Há casos em que a margem distal da escama é mais arredondada, e em outros apresentam a sinfisal mais alta e angulada (Figura 13). Como não houve ocorrência isolada do caráter nas populações, a variação passou a ser considerada intraespecífica.

Com relação à espécie *C. natalensis*, não foram encontrados caracteres que separassem a espécie das demais populações da OTU Mamanguape. Freire (1999) diagnostica o táxon por apresentar padrão de colorido diferente, pelo menor comprimento do corpo, menor número de pós-rostrais e maior de lamelas. A amostra

analisada da espécie concorda com o descrito pela autora, porém a análise do padrão de colorido ficou prejudicada, devido à preservação dos exemplares em álcool; mesmo assim, o padrão foi confirmado para quatro deles. Quanto ao tamanho dos animais, a população de *C. natalensis* ficou no meio da amplitude de variação das demais (CRC *C. natalensis* $X = 21,77$; $dp = 1,86$; $mín = 18,11$; $máx = 24,04$; CRC OTU Mamanguape $X = 20,85$; $dp = 3,3$; $mín = 12,45$; $máx = 30,36$). A variação do número de pós-rostrais informado no trabalho é de três a cinco, considerando os supranasais (frontonasais neste estudo). Aqui, o valor encontrado varia de um a três, o que corresponde aos grânulos entre os frontonasais. O número de lamelas contadas por Freire e neste estudo teve divergência, apresentando os exemplares de Natal o mesmo número dos demais.

Ao contrário do que Freire (1999) encontrou para *C. meridionalis*, *C. septentrionalis* e *C. natalensis*, neste estudo não foi detectado dimorfismo sexual. No trabalho, a autora encontrou evidência de que os machos de *C. natalensis* apresentam-se na menor faixa de tamanho para as três espécies, mas com relação às fêmeas, não há diferença entre *C. natalensis* e *C. meridionalis*, mas sim dessas duas com relação à *C. septentrionalis*. Tratando do padrão de colorido do dorso (pares de manchas claras), a autora referiu-se como este sendo similar ao de *C. septentrionalis*, e que mesmo padrão não foi observado em nenhum outro *C. meridionalis* incluído em sua análise. Para diagnosticar *C. natalensis*, foram consideradas também a diferença significativa entre o número de grânulos pós-rostrais e de lamelas do dedo 4, que na espécie são menor e maior, respectivamente.

A análise de Geurgas e col. (2008) sugere o seguinte relacionamento entre as populações: (Una (Murici ((Pacoti, Mamanguape) (Carolina (Natal, Central))))), sendo Una pertencente à OTU Una, Carolina à OTU Estreito e as restantes pertencentes à OTU Mamanguape. Os exemplares disponíveis de Murici (MTR 10368-10369) estão sem a cauda e parte da pele do corpo, e por isso, além de a amostra ser pequena, não foi possível fazer uma avaliação ainda mais detalhada do material.

Comparando a árvore gerada por Geurgas com os resultados obtidos aqui, há congruência se considerar cada ramo como um táxon potencialmente diferente. Entretanto, a análise morfológica indicou separação de três delas. Tratando-se o gênero de espécies crípticas, acredito que a análise de Geugas pode indicar possíveis espécies e talvez a busca por caracteres de outra natureza (osteológica, miológica, ecológica) ou ainda utilizando recursos ópticos melhores para analisar outras estruturas possam auxiliar na identificação dos novos grupos.

Tendo em vista as variações morfológicas encontradas para as populações de Pacoti e do interior da Bahia, as evidências moleculares de diferenciação dos clados e dificuldade em encontrar caracteres diagnósticos para as espécies do gênero como um todo, cabe adotar postura mais conservadora e não sugerir sinonimização de *C. natalensis*. Além disso, sugere-se que os outros terminais podem ser de fato novas espécies, e por isso esforços em buscar outros caracteres que possam ser diagnósticos são necessários.

Com relação à composição do estojo ungueal, caráter este utilizado na diagnose de outros grupos de Sphaerodactylini (Parker, 1926; Vanzolini, 1968a), não foi encontrada variação nos exemplares da amostra analisada. As poucas diferenças que potencialmente mostravam-se informativas foram descartadas após análise mais minuciosa, por se tratarem de provável artefato de fixação.

A nova taxonomia do complexo *meridionalis*

A análise da amostra mostrou a existência de três unidades evolutivas, as quais apresentam coerência geográfica e são apoiadas pelos dados moleculares. Assim, cabe a descrição de duas novas espécies para os *Coleodactylus* do complexo *meridionalis*.

A espécie *C. meridionalis* tem como localidade tipo o município de Igarassu, em Pernambuco. A descrição do material tipo coincide com os exemplares da OTU Mamanguape, sendo que, além disso, a localidade está inserida na área de distribuição da espécie. A seguir é apresentada a redescrição da espécie e a descrição das duas novas espécies, que não tem disponíveis nomes na literatura.

***Coleodactylus meridionalis* (Boulenger, 1888)**

(Figuras 4-6; 14)

Sphaerodactylus meridionalis Boulenger, 1888: 240. Descrição.

Coleodactylus meridionalis Parker 1926: 298. Revisão.

Coleodactylus meridionalis, Vanzolini, 1957: 2. Fig. Revisão.

Coleodactylus meridionalis, Vanzolini, 1968a: 38. Fig. Revisão.

Material tipo: Três fêmeas de Igarassu (erro por Igarasse), Pernambuco, Brasil. coletada por B. A. Ramage. Depositadas no Museu Britânico.

Localidade tipo: Brasil, Pernambuco, Igarassu.

Material analisado: BRASIL. **Alagoas.** Murici. MTR 10368-10369 Passo de Camarajibe. MZUSP 94113-94116. Pilar. MNRJ 11403. Rio Largo Maceió, Mata do Catolé. MPEG 22241; 22242. São Miguel dos Campos. MZUSP 351; MZUSP 352. **Bahia.** Casa Nova, Alagoado. MZUSP 75625. Camaçari, Areembepe. MZUSP 65702-65704. Buritirama. MZUSP 7687. Central. MRT 9882-9884; MZUSP 89288- 89289; MZUSP 89297. Camaçari, Guarajuba. MZUSP 56539. Irecê. MZUSP 36707-36708.

Itacaré. MZUSP 11794-11797. Jussara, Toca da Esperança. MZUSP 89286. Salinas de Margarida, Mata de São João, Praia do Forte. MRT 9757-9758. Salvador. MZUSP 92098-92129. Maragogipe, São Roque de Paraguaçu, Fazenda Mata Nova. MZUSP 78149. Valença, Fazenda Aldeia MZUSP 78148. **Ceará**. Barbalha. Arajara. MZUSP 51686. Pacoti. MZUSP 9742-9743; MZUSP 78728; MZUSP 87573-87579; MZUSP 88669-88677. **Maranhão**. Riachão. Estrada para a cachoeira Santa Bárbara. MPEG 24852 – 24853. **Pará**. Ipixuna do Pará. TG IP. Paragominas. MPEG 19030. **Paraíba**. Areia. MZUSP 66106; MZUSP 89294-89295. João Pessoa, Universidade Federal da Paraíba. MZUSP 59045-59051. Mamanguape. MZUSP 5402-5404; MZUSP 5406; MZUSP 59091-59100; MRT 9759-9769. São José dos Ramos. Parque Estadual do Pico do Jabre. MZUSP 65605-65610; MZUSP 62780-62783. **Pernambuco**. Água Preta, Engenho Sacramento MZUSP 78383-78386. Rio Formoso, Estação Ecológica de Saltinho. MZUSP 65669-65672. Rio Formoso Estação Experimental Florestal Saltinho. MZUSP 23127. Exu, Fazenda Canterino, 10km ao Nordeste de Exu. MZUSP 49149-49150. Inajá, Reserva Biológica de Serra Negra. MZUSP 65906-65907; MZUSP 45755-45758. Ilha de Itamaracá. MZUSP 78351-78354. Recife, Mata dos Dois Irmãos. MZUSP 36700. Caruaru, Serra dos Cavalos. MZUSP 66046; MZUSP 66086; MZUSP 66126- 66127. Timbaúba. MZUSP 59060-59066. Vicência, Água Azul. MZUSP 23105; MZUSP 23128. **Piauí**. José de Freitas, Fazenda Eco Resort Nazaré. MPEG 22261; MPEG 21825; MPEG 21826. **Sergipe**. Indiaroba. MNRJ 15032. Canindé de São Francisco, Fazenda Cana Brava. MPEG 22243 – 22244. Carmópolis. MZUSP 49267-49269. Santa Luzia do Itanhy, Areia Branca. MZUSP 88090-88094.

Diagnose

Lagartos diurnos de pequeno porte que habitam o folhiço de mata. Corpo cilíndrico, com membros e cauda curtos. Maior comprimento rostro cloacal igual a 30,8mm. Escamas dorsais lisas, em número de 38 a 54 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna.

Escamas ventrais maiores que as dorsais, em número de 30 a 46 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Número de escamas em volta do corpo entre 44 e 55. Cinco a oito granulos pós-nasais. Quatro a dez grânulos entre a última escama supralabial e a comissura bucal. Três a quatro infralabiais. Duas a cinco escamas pós-sinfisais. Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita entre 7 e 17. Número de escamas em contato com a primeira infralabial de quatro a oito. Coloração do dorso da cabeça, corpo e cauda castanho. Região cefálica pode ou não apresentar padrão de manchas claras, a mais comum uma faixa transversal na região occipital. É comum apresentar manchas claras no focinho e região loreal. Pode apresentar coloração uniforme e sem manchas.

Distribuição

Mata Atlântica do nordeste brasileiro, desde o centro sul da Bahia até o leste do Pará e caatinga do interior da Bahia (Figura 2).

Redescrição

Rostral grande, dorsomedialmente deprimida, com margem posterior ligeiramente côncava. Por vezes um grânulo encaixado na região mediana posterior. Mais larga do que alta, com incisão posterior mediana profunda mais da metade da escama. Em contato posterior com os grânulos frontonasais, em contato lateral com a primeira infralabial e com a narina. Narina inserida entre o grânulo frontonasal e primeira infralabial.

Um par de grânulos frontonasais entumescidos, arredondados ou alongados. Entre eles, um a quatro grânulos menores, tão largos quanto longos, algo arredondados, com margens irregulares e também em contato com a rostral.

Raramente não há grânulos entre as frontonasais ou ocorrerem dois. Posteriormente fazem contato com os grânulos do focinho.

Narina arredondada, situada lateralmente, com abertura voltada para trás. Em contato anterior com a rostral, lateral (mas em lados opostos) com o frontonasal, a primeira infralabial e posterior com dois grânulos pós-nasais arredondados e achatados, com margens irregulares. Narinas pouco menores que os grânulos adjacentes.

Quatro supralabiais, mais largas do que altas, decrescendo em altura posteriormente; a primeira mais larga, as demais de largura semelhante. As duas primeiras de formato trapezoidal ou retangular no caso da segunda. Terceira e quarta, retangulares. As duas primeiras terminam no nível do início da órbita. Quatro a dez grânulos achatados entre a última supralabial e a comissura labial.

Focinho recoberto por grânulos achatados, arredondados, lisos e irregulares em forma e tamanho, variando de ligeiramente imbricados a justapostos. Grânulos da região frontal do focinho do tamanho ou pouco menores que os frontonasais. Grânulos da face lateral do focinho algo menores, justapostos, achatados, lisos. Grânulos da região dorsal da cabeça diminuindo discretamente de tamanho em direção à região posterior, tornando-se cônicos na região parietal e parte do pescoço, aumentando progressivamente de tamanho e tornam-se achatados posteriormente, assumindo progressivamente a forma das dorsais.

Grânulos da região loreal diminuem de tamanho em direção à região ocular. Número de grânulos pós-nasais entre cinco e oito.

Diâmetro do olho pouco menor que a largura das duas primeiras supralabiais. Pupila redonda.

Aba palpebral conspícua, estendendo-se entre a margem anterior da órbita e a altura de pouco mais da metade do olho. Face interna da aba com duas fileiras grosseiramente paralelas de quatro a cinco escamas aumentadas; levemente

imbricadas, lisas, retangulares ou poucas vezes quadradas, com margem arredondada; primeira escama menor que as demais. Fileira superior da aba com escamas maiores. As duas primeiras do mesmo tamanho, as demais reduzidas distalmente. As escamas da face interna da aba são mais pigmentadas.

Face externa da aba formada por quatro a cinco escamas, segunda e terceira maiores, por vezes até duas vezes maiores que as demais. Com exceção do número, a disposição das escamas segue a descrição da face interna.

Grânulos supraciliares adjacentes à aba circulares, algo menores que os adjacentes a eles. Abertura auditiva elíptica, situada diagonalmente com o maior eixo na região dorsoventral, localizado no nível da comissura labial.

Sinfisal subtrapezoidal, com o maior lado aumentado anteriormente; margem anterior no mínimo duas vezes mais larga que a posterior. Margens laterais retas ou curvadas, em contato com a primeira infralabial. Duas a cinco pós-sinfisais, distalmente aumentadas, arredondadas. Se duas, iguais em tamanho, no caso de mais escamas, as laterais na maioria das vezes pouco menores.

Duas a três escamas infralabiais, acompanhadas posteriormente por mais três ou quatro grânulos menores até a comissura labial. Primeira infralabial mais alongada, terminando na metade da quarta supralabial. Segunda infralabial retangular, pouco menos larga que a quarta supralabial. Terceira escama, quando presente, subtrapezoidal ou retangular, reduzida. Altura da primeira infralabial diminui pouco posteriormente a partir do último quinto; margem inferior reta ou algo côncava. Em contato com a primeira infralabial está uma fileira composta por quatro a oito escamas.

Escamas da região genial arredondadas, variando de achatadas a pouco salientes; justapostas ou levemente imbricadas. Primeira fileira de escamas geniais pouco menor que as pós-sinfisais. Até entre a quarta ou décima fileira as escamas diminuem discretamente de tamanho até atingirem em torno de um terço do tamanho das primeiras. A partir da fileira seguinte permanecem do mesmo tamanho até o contato as gulares.

Gulares pouco maiores que as escamas da região genial, aumentando progressivamente em tamanho até atingirem quase o dobro destas e tomarem conformação das ventrais. Gulares justapostas, lisas e arredondadas, às vezes com bordas irregulares.

Dorsais lisas, imbricadas, arredondadas, diferenciando-se ligeiramente dos grânulos dorsais na região anterior e aumentando progressivamente de tamanho até o nível dos braços.

Volta da raiz do braço, com exceção da região anterior e ventral, recoberta por grânulos cônicos e arredondados ou alongados na região posterior. Lateralmente, as dorsais aumentam de tamanho progressivamente nos flancos, passando gradualmente a assumir a forma das ventrais, que são lisas e imbricadas, pouco maiores que as dorsais.

Fileiras de escamas dorsais variando entre 38 e 54, contadas do nível da margem anterior do braço até a margem anterior da perna. Escamas ventrais, contadas da mesma maneira, variando entre 30 e 46. Número de escamas em volta do corpo de 44 a 55.

Regiões anterior e dorsal do antebraço e braço recobertos por escamas lisas e fortemente imbricadas, do mesmo tamanho que as dorsais. Região posteroventral do antebraço e braço recoberta por grânulos pequenos, arredondados, com borda irregular e quase cônicos, semelhantes aos grânulos laterais do pescoço. Face ventral do braço recoberta por escamas pouco maiores, achatadas e irregulares. Coxa e perna com escamação semelhante à do antebraço e do braço.

Superfície palmar e plantar com escamas intumescidas, arredondadas, de borda irregular, justapostas e pouco menores que as do braço.

Estojó ungueal composto por cinco escamas, duas inferolaterais, duas medianas e uma supero-lateral. As inferolaterais são iguais em forma e tamanho, mais largas na região distal, que se aproximam ventralmente, encerrando a unha. A supero-lateral é

de formato semelhante, porém menor. Junto com as medianas, forma a parte superior do estojo.

Tamanho dos dedos semelhante, porém primeiro dedo menor, seguido em tamanho pelo quinto, segundo, quarto e terceiro. Segundo artelho maior, e quinto menor. Primeiro, terceiro e quarto de tamanho semelhante.

Cabeça pouco deprimida dorsoventralmente, de largura pouco maior que a do pescoço, que é cilíndrico e pouco mais estreito que o corpo. Focinho mais afunilado, com região anterior romba.

Cauda curta, recoberta por escamas lisas, imbricadas, variando entre lanceoladas e arredondadas.

Face superior da cloaca com uma a três fileiras de nove a 15 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Escamas do mesmo tamanho daquelas da região interna da coxa.

Face inferior da cloaca com uma ou duas fileiras de 10 a 13 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Mesmo tamanho que as escamas da face superior.

Morfometria

Comprimento total do corpo entre 24,86 e 47,49mm. Comprimento da cauda de 10 a 24,8mm. Cabeça com largura entre 2,15 e 4,64mm,

Coloração em espécimes preservados

Coloração dorsal da cabeça, corpo e cauda castanho avermelhado, claro ou escuro. Região cefálica pode ou não apresentar padrão de manchas claras, descrito a seguir. Região pós-parietal com faixa clara contínua transversal de bordas irregulares, com constrição mediana posterior, que pode separar a mancha contínua em duas laterais. A faixa pode estender-se lateralmente em direção à região anterior, até medianamente a região posterior da órbita. Cinco a oito grânulos presentes na região mediana transversal da faixa. Bordeando-a, pode ocorrer uma fina faixa marrom escuro da largura de dois a quatro grânulos. Uma segunda mancha de forma triangular, com base na região entre as órbitas e um dos vértices na região interparietal. As duas manchas podem se conectar na região mediana.

A região frontal do focinho pode apresentar mancha clara, homogênea ou não, conspícua ou não. Região de contato entre as labiais pode ser desprovida de pigmento, dando a impressão de estrias claras transversais.

Ventre claro, de coloração homogênea, eventualmente com pequenas marcas de pigmento. A região da garganta pode apresentar até quatro estrias laterais e pouco diagonais. Joelhos e cotovelos podem ser mais claros.

A cauda pode apresentar duas faixas dorsolaterais claras, que se iniciam na altura da cintura pélvica e seguem em direção posterior, podendo ou não percorrer a cauda toda. No ventre, duas listras laterais partem do início da cauda em direção posterior, podendo ou não atingir o final da cauda.

Os exemplares de Natal podem apresentar, além das manchas cefálicas, duas faixas dorsolaterais que percorrem o corpo em direção posterior e continua até a cauda, que pode apresentar, no lugar das estrias contínuas, manchas claras, da largura da cauda, eqüidistantes, em toda sua extensão.

Não há distinção de coloração entre jovens e adultos ou machos e fêmeas.

***Coleodactylus* sp. nova (Estreito)**

(Figuras 7-8)

Distribuição

Ocorre no Cerrado do sudoeste do Maranhão e região central do Tocantins (Figura 2).

Material analisado. Brasil. Maranhão. Carolina. Estr 112 ; Estr 348-349 ; Estr 973. Estreito. Estr 549 ; Estr 878 ; Estr 2218. Tocantins. Palmeiras do Tocantins. Estr 481; Estr 542; Estr 706. Lajeado. MRT 7066-7067; MRT 7086. Miracema do Tocantins, Usina Hidrelétrica Luís Eduardo Magalhães. MZUSP 94882 – 94888.

Diagnose

Lagartos diurnos de pequeno porte que habitam o folhiço de mata. Corpo cilíndrico, com membros e cauda curtos. Maior comprimento rostro cloacal igual a 28,20mm. Escamas dorsais lisas, em número de 40 a 52 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Escamas ventrais maiores que as dorsais, em número de 34 a 48 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Número de escamas em volta do corpo entre 45 e 52. Cinco a oito

granulos pós-nasais. Sete a dez granulos entre a ultima escama supralabial e a comissura bucal. Três a quatro escamas pós-sinfisais. Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita entre sete e 14. Número de grânulos em contato com a primeira infralabial de quatro a sete. Coloração dorsal da cabeça, corpo e cauda castanho a marrom escuro. Região cefálica pode ou não apresentar padrão de manchas claras na região occipital

Descrição

Rostral grande, dorsomedialmente deprimida, com margem posterior ligeiramente côncava. Por vezes um grânulo encaixado na região mediana posterior. Mais larga do que alta, com incisão posterior mediana profunda mais da metade da escama. Em contato posterior com os grânulos frontonasais, em contato lateral com a primeira infralabial e com a narina. Narina inserida entre o grânulo frontonasal e primeira infralabial.

Um par de grânulos frontonasais entumescidos, arredondados ou alongados. Entre eles, dois a três grânulos menores, tão largos quanto longos, algo arredondados, com margens irregulares e também em contato com a rostral. Posteriormente faz contato com os grânulos do focinho.

Narina arredondada, situada lateralmente, com abertura voltada para trás. Em contato anterior com a rostral, lateral (mas em lados opostos) com o frontonasal, a primeira infralabial e posterior com dois ou três grânulos pós-nasais achatados, arredondados ou alongados, com margens irregulares. Narinas pouco menores que os grânulos adjacentes.

Quatro supralabiais, mais largas do que altas, decrescendo em altura posteriormente; a primeira mais larga, as demais de largura semelhante. As três primeiras em formato trapezoidal, a primeira mais acentuada; as demais podem ser

retangulares. Quarta supralabial retangular. As duas primeiras terminam no nível do início da órbita. Sete a dez grânulos achatados entre a última supralabial e a comissura labial.

Focinho recoberto por grânulos achatados, arredondados, lisos e irregulares em forma e tamanho, variando de ligeiramente imbricados a justapostos. Grânulos da região frontal do focinho do tamanho ou pouco menores que os frontonasais. Grânulos da face lateral do focinho algo menores, justapostos, achatados, lisos. Grânulos da região dorsal da cabeça diminuindo discretamente de tamanho em direção à região posterior, tornando-se cônicos na região parietal e parte do pescoço, aumentando progressivamente de tamanho e tornam-se achatados posteriormente, assumindo progressivamente a forma das dorsais.

Grânulos da região loreal diminuem de tamanho em direção à região ocular. Número de grânulos pós-nasais entre cinco e oito.

Diâmetro do olho um pouco menor que a largura das duas primeiras supralabiais. Pupila redonda.

Aba palpebral conspícua, estendendo-se entre a margem anterior da órbita e a altura de pouco mais da metade do olho. Face interna da aba com duas fileiras grosseiramente paralelas de quatro a cinco escamas aumentadas; levemente imbricadas, lisas, retangulares ou poucas vezes quadradas, com margem arredondada; primeira escama menor que as demais. Fileira superior da aba com escamas maiores. As duas primeiras do mesmo tamanho, as demais reduzidas distalmente. As escamas da face interna da aba são mais pigmentadas.

Face externa da aba formada por quatro a cinco escamas, segunda e terceira maiores, por vezes até duas vezes maiores que as demais. Com exceção do número, a disposição das escamas segue a descrição da face interna.

Grânulos supraciliares adjacentes à aba circulares, algo menores que os adjacentes a eles. Abertura auditiva elíptica, situada diagonalmente com o maior eixo na região dorsoventral, localizado no nível da comissura labial.

Sinfisal subtrapezoidal, com o maior lado aumentado anteriormente, com margem anterior no mínimo duas vezes mais larga que a posterior. Margens laterais retas, em contato com a primeira infralabial. Três ou quatro pós-sinfisais, distalmente aumentadas, arredondadas; as laterais na maioria das vezes menores.

Três escamas infralabiais, acompanhadas posteriormente por mais três ou quatro grânulos menores até a comissura labial. Primeira infralabial mais alongada, retangular, terminando entre a metade e o final da segunda supralabial. Segunda infralabial trapezoidal, da largura da terceira supralabial. Terceira infralabial retangular ou subtrapezoidal, da largura. Altura da primeira infralabial diminui pouco posteriormente a partir do último sexto; margem inferior reta ou algo côncava. Em contato com a primeira infralabial está uma fileira composta por quatro a oito escamas.

Escamas da região genial arredondadas, variando de achatadas a pouco salientes; justapostas ou levemente imbricadas. Primeira fileira de escamas geniais pouco menor que as pós-sinfisais. Até entre a quarta ou décima fileira as escamas diminuem discretamente de tamanho até atingirem em torno de um terço do tamanho das primeiras. A partir da fileira seguinte permanecem do mesmo tamanho até o contato as gulares.

Gulares pouco maiores que as escamas da região genial, aumentando progressivamente em tamanho até atingirem mais que o dobro destas e tomarem conformação das ventrais. Gulares justapostas, lisas e arredondadas, às vezes com as bordas irregulares.

Dorsais lisas, imbricadas, arredondadas, diferenciando-se ligeiramente dos grânulos dorsais na região anterior e aumentando progressivamente de tamanho até o nível dos braços.

Volta da raiz do braço, com exceção da região anterior e ventral, recoberta por grânulos cônicos e arredondados ou alongados na região posterior. Lateralmente, as dorsais aumentam de tamanho progressivamente nos flancos, passando gradualmente a assumir a forma das ventrais, que são lisas e imbricadas, pouco maiores que as dorsais.

Fileiras de escamas dorsais variando entre 40 e 52, contadas do nível da margem anterior do braço até a margem anterior da perna. Escamas ventrais, contadas da mesma maneira, variando entre 34 e 48. Número de escamas em volta do corpo de 45 a 52.

Regiões anterior e dorsal do antebraço e braço recobertos por escamas lisas e fortemente imbricadas, do mesmo tamanho que as dorsais. Região posteroventral do antebraço e braço recoberta por grânulos pequenos, arredondados, com borda irregular e quase cônicos, semelhantes aos grânulos laterais do pescoço. Face ventral do braço recoberta por escamas pouco maiores, achatadas e irregulares. Coxa e perna com escamação semelhante à do antebraço e do braço.

Superfície palmar e plantar com escamas intumescidas, arredondadas, de borda irregular, justapostas e pouco menores que as do braço.

Estojo ungueal composto por cinco escamas, duas inferolaterais, duas medianas e uma supero-lateral. As inferolaterais são iguais em forma e tamanho, mais largas na região distal, que se aproximam ventralmente, encerrando a unha. A supero-lateral é de formato semelhante, porém menor. Junto com as medianas, forma a parte superior do estojo.

Tamanho dos dedos semelhante, porém primeiro dedo menor, seguido em tamanho pelo quinto, segundo, quarto e terceiro. Segundo artelho maior, e quinto menor. Primeiro, terceiro e quarto de tamanho semelhante.

Cabeça pouco deprimida dorsoventralmente, de largura pouco maior que a do pescoço, que é cilíndrico e pouco mais estreito que o corpo. Focinho mais afunilado, com região anterior romba.

Cauda curta, recoberta por escamas lisas, imbricadas, variando entre lanceoladas e arredondadas.

Face superior da cloaca com uma a três fileiras de nove a 23 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Escamas do mesmo tamanho daquelas da região interna da coxa.

Face inferior da cloaca com uma ou duas fileiras de 10 a 13 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Mesmo tamanho que as escamas da face superior.

Morfometria

Comprimento total do corpo entre 35,39 e 51,84mm. Comprimento da cauda de 12,33 a 20,51mm.. Cabeça com largura entre 3,19 e 4,66mm.

Coloração em espécimes preservados

Coloração dorsal da cabeça, corpo e cauda castanho a marrom escuro. Região cefálica pode ou não apresentar padrão de manchas claras na região occipital composta de duas a quatro manchas. Uma segunda mancha de forma triangular, com base na região entre as órbitas e um dos vértices na região interparietal. As duas manchas podem se conectar na região mediana.

A região frontal do focinho pode apresentar mancha clara, homogênea, conspícua.

Ventre claro mas pigmentado, de coloração homogênea. Joelhos e cotovelos podem ser mais claros.

O começo da cauda pode apresentar duas faixas dorsolaterais claras, inconspícuas que se iniciam na altura da cintura pélvica e seguem em direção posterior. No ventre liso, pigmentado; podem ocorrer das listras longitudinais escuras, da largura de meia escama, que percorrem o primeiro terço da cauda.

Não há distinção de coloração entre jovens e adultos ou machos e fêmeas.

***Coleodactylus* sp. nova (OTU Una)**

(Figuras 9-10)

Distribuição

Conhecida para a Mata Atlântica costeira do sul da Bahia, em Una e Ilhéus (Figura 2).

Material analisado.

Bahia. Ilhéus, Olivença. MZUSP 92287. Una MZUSP 89864-89905.

Diagnose

Lagartos diurnos de pequeno porte que habitam o folhiço de mata. Corpo cilíndrico, com membros e cauda curtos. Maior comprimento rostro cloacal igual a 31,03mm. Escamas dorsais lisas, em número de 40 a 53 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Escamas ventrais maiores que as dorsais, em número de 34 a 43 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Número de escamas em volta do corpo entre 48 a 51. Seis a nove

granulos pós-nasais. Seis a dez granulos entre a ultima escama supralabial e a comissura bucal. Três escamas infralabiais. Três a cinco escamas pós-sinfisais. Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita entre 10 e 15. Número de grânulos em contato com a primeira infralabial de sete a onze. Coloração do dorso homogênea, castanha escura. Dorso da cabeça podendo apresentar manchas claras inconspícuas.

Descrição

Rostral grande, dorsomedialmente deprimida, com margem posterior ligeiramente côncava. Por vezes um grânulo encaixado na região mediana posterior. Mais larga do que alta, com incisão posterior mediana profunda mais da metade da escama. Em contato posterior com os grânulos frontonasais, em contato lateral com a primeira infralabial e com a narina. Narina inserida entre o grânulo frontonasal e primeira infralabial.

Um par de grânulos frontonasais entumescidos, arredondados ou alongados. Entre eles, um a quatro grânulos menores, tão largos quanto longos, algo arredondados, com margens irregulares e também em contato com a rostral. Posteriormente faz contato com os grânulos do focinho.

Narina arredondada, situada lateralmente, com abertura voltada para trás. Em contato anterior com a rostral, lateral (mas em lados opostos) com o frontonasal, a primeira infralabial e posterior com dois ou três grânulos pós-nasais achatados, arredondados ou alongados, com margens irregulares. Narinas pouco menores que os grânulos adjacentes.

Quatro supralabiais, mais largas do que altas, decrescendo em altura e largura posteriormente. As três primeiras em formato trapezoidal, a primeira mais acentuada; as demais podem ser retangulares. Quarta supralabial retangular. As duas primeiras

terminam no nível do início da órbita. Seis a dez grânulos achatados entre a última supralabial e a comissura labial.

Focinho recoberto por grânulos achatados, arredondados, lisos e irregulares em forma e tamanho, variando de ligeiramente imbricados a justapostos. Grânulos da região frontal do focinho do tamanho ou pouco menores que os frontonasais. Grânulos da face lateral do focinho algo menores, justapostos, achatados, lisos. Grânulos da região dorsal da cabeça diminuindo discretamente de tamanho em direção à região posterior, tornando-se cônicos na região parietal e parte do pescoço, aumentando progressivamente de tamanho e tornam-se achatados posteriormente, assumindo progressivamente a forma das dorsais.

Grânulos da região loreal por vezes mais alongados que aqueles da região frontal; diminuem de tamanho em direção à região ocular. Número de grânulos pós-nasais entre seis e nove.

Diâmetro do olho um pouco menor que a largura das duas primeiras supralabiais
Pupila redonda.

Aba palpebral conspícua, estendendo-se entre a margem anterior da órbita e a altura de pouco mais da metade do olho. Face interna da aba com duas fileiras grosseiramente paralelas de quatro a cinco escamas aumentadas; levemente imbricadas, lisas, retangulares ou poucas vezes quadradas, com margem arredondada; primeira escama menor que as demais. Fileira superior da aba com escamas maiores. As duas primeiras do mesmo tamanho, as demais reduzidas distalmente. As escamas da face interna da aba são mais pigmentadas.

Face externa da aba formada por quatro a cinco escamas, segunda e terceira maiores, por vezes até duas vezes maiores que as demais. Com exceção do número, a disposição das escamas segue a descrição da face interna.

Grânulos supraciliares adjacentes à aba circulares, algo menores que os adjacentes a eles. Abertura auditiva elíptica, situada diagonalmente com o maior eixo na região dorsoventral, localizado no nível da comissura labial.

Sinfisal subtrapezoidal, com o maior lado aumentado anteriormente, com margem anterior no mínimo duas vezes mais larga que a posterior. Margens laterais retas, em contato com a primeira infralabial. Três a cinco pós-sinfisais, distalmente aumentadas, arredondadas; as laterais na maioria das vezes menores.

Três escamas infralabiais, acompanhadas posteriormente por mais quatro a seis grânulos menores até a comissura labial. Primeira infralabial mais alongada, terminando entre o fim da segunda e a metade da terceira supralabial. Segunda infralabial trapezoidal, da largura da terceira supralabial. Terceira infralabial retangular ou subtrapezoidal. Altura da primeira infralabial diminui pouco posteriormente a partir do último sexto; margem inferior reta ou algo côncava. Em contato com a primeira infralabial está uma fileira composta por sete a onze escamas.

Escamas da região genial arredondadas, variando de achatadas a pouco salientes; justapostas ou levemente imbricadas. Primeira fileira de escamas geniais pouco menor que as pós-sinfisais. Até entre a quarta ou décima fileira as escamas diminuem discretamente de tamanho até atingirem em torno de um terço do tamanho das primeiras. A partir da fileira seguinte permanecem do mesmo tamanho até o contato as gulares.

Gulares pouco maiores que as escamas da região genial, aumentando progressivamente em tamanho até atingirem mais que o dobro destas e tomarem conformação das ventrais. Gulares justapostas, lisas e arredondadas, às vezes com as bordas irregulares.

Dorsais lisas, imbricadas, arredondadas, diferenciando-se ligeiramente dos grânulos dorsais na região anterior e aumentando progressivamente de tamanho até o nível dos braços.

Volta da raiz do braço, com exceção da região anterior e ventral, recoberta por grânulos cônicos e arredondados ou alongados na região posterior. Lateralmente, as dorsais aumentam de tamanho progressivamente nos flancos, passando gradualmente a assumir a forma das ventrais, que são lisas e imbricadas, pouco maiores que as dorsais.

Fileiras de escamas dorsais variando entre 40 e 53, contadas do nível da margem anterior do braço até a margem anterior da perna. Escamas ventrais, contadas da mesma maneira, variando entre 34 e 43. Número de escamas em volta do corpo varia de 48 a 51.

Regiões anterior e dorsal do antebraço e braço recobertos por escamas lisas e fortemente imbricadas, do mesmo tamanho que as dorsais. Região posteroventral do antebraço e braço recoberta por grânulos pequenos, arredondados, com borda irregular e quase cônicos, semelhantes aos grânulos laterais do pescoço. Face ventral do braço recoberta por escamas pouco maiores, achatadas e irregulares. Coxa e perna com escamação semelhante à do antebraço e do braço.

Superfície palmar e plantar com escamas intumescidas, arredondadas, de borda irregular, justapostas e pouco menores que as do braço.

Estojo ungueal composto por cinco escamas, duas inferolaterais, duas medianas e uma supero-lateral. As inferolaterais são iguais em forma e tamanho, mais largas na região distal, que se aproximam ventralmente, encerrando a unha. A supero-lateral é de formato semelhante, porém menor. Junto com as medianas, forma a parte superior do estojo.

Tamanho dos dedos semelhante, porém primeiro dedo menor, seguido em tamanho pelo quinto, segundo, quarto e terceiro. Segundo artelho maior, e quinto menor. Primeiro, terceiro e quarto de tamanho semelhante.

Cabeça pouco deprimida dorsoventralmente, com largura pouco maior que a do pescoço, que é cilíndrico e pouco mais estreito que o corpo. Focinho mais afunilado, com região anterior romba.

Cauda curta, recoberta por escamas lisas, imbricadas, variando entre lanceoladas e arredondadas.

Face superior da cloaca com uma a três fileiras de nove a 15 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Escamas do mesmo tamanho daquelas da região interna da coxa.

Face inferior da cloaca com uma ou duas fileiras de 10 a 13 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Mesmo tamanho que as escamas da face superior.

Morfometria

Comprimento total do corpo entre 28,8 e 47,09mm. Comprimento da cauda de 19,67 a 25,95mm. Cabeça com largura entre 2,7 e 4,6mm.

Coloração em espécimes preservados

Dorso de coloração homogênea, castanha escura. Podem ou não estar presentes uma ou mais das três manchas claras cefálicas de bordas irregulares, inconspícuas: faixa occipital transversal, da largura de cinco a oito grânulos, margeada posteriormente por uma fina listra marrom escuro da largura de dois grânulos; mancha interocular alargando em pouco posteriormente e terminando na região interorbital e duas faixas laterodorsais, partindo cada uma da região mediana pós-orbital e terminando na faixa pós parietal.

Região de contato entre as supralabiais pode ser não ter pigmento. Ventre de coloração homogênea, clara. Joelhos e cotovelos podem ser mais claros.

A cauda pode apresentar duas faixas dorsolaterais claras, que se iniciam na altura da cintura pélvica e seguem em direção posterior, podendo ou não percorrer a cauda toda. No ventre, duas listras laterais partem do início da cauda em direção posterior, podendo ou não atingir o final da cauda.

Não há distinção de coloração entre jovens e adultos ou machos e fêmeas.

Figura 1. Vistas dorsal, lateral e ventral de *Coleodactylus* do complexo *meridionalis* de Una, BA (MZUSP 89883). 1- número de escamas supralabiais; 2- número de escamas infralabiais; 3- número de escamas entre as frontonasais; 4- número de grânulos ao redor da escama nasal; 5- número de grânulos em contato com a primeira escama supralabial; 6- número de grânulos pós-nasais; 7- número de fileiras de grânulos do focinho contados da margem posterior da primeira supralabial à outra; 8- número de fileiras de grânulos do focinho contados em linha reta desde o pós-rostral até a transversal anterior à orbita; 9- número de escamas da face externa da aba supraciliar; 10- número de grânulos da face externa da aba

supraciliar; 11- número de fileiras de grânulos orbitais entre o final da última escama da aba supraciliar até a borda interna da órbita; 12- número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura labial até a borda anterior do ouvido; 13- número de escamas pós-sinfisais; 14- número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita; 15- número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra; 16- número de escamas em contato com a primeira infralabial; 17*- Número de grânulos em contato com o grânulo frontonasal; 18*- número de fileiras de grânulos do focinho contados do primeiro pós-nasal ao outro.

*= dados registrados para *C. amazonicus* somente (capítulo 5).

Figura 2. Mapa de relevo da área de distribuição das OTUs dos *Coleodactylus* do complexo *meridionalis*.

Figura 3. Exemplar de *C. natalensis*, de Natal (CHBEZ 1092) em vista dorsal (A) e ventral (B) (CHBEZ 1134), ilustrando o padrão de coloração. As manchas mais claras são pouco evidentes devido à preservação dos animais.

Figura 4. Exemplares de *Coleodactylus* do complexo *meridionalis* em vista dorsal. Em A, João Pessoa (MZUSP 59049) e B, Pacoti (MZUSP 78728).

Figura 5. Exemplos de *Coleodactylus* do complexo *meridionalis* em vista ventral. Em A, João Pessoa (MZUSP 59049) e B, Pacoti (MZUSP 78728) em vista ventral.

Figura 6. Detalhe da região anterior de indivíduos de *Coleodactylus* do complexo *meridionalis* com mancha clara da região occipital com diferentes formas e tamanhos. Em A, João Pessoa (MZUSP 59048), B, Pacoti (MZUSP 78728) e C, (Pacoti 88670).

Figura 7. Espécime de Estreito (MZUSP 79229) em vista dorsal (A) e ventral (B), ilustrando o padrão de coloração uniforme do dorso.

Figura 8. Detalhe da região anterior de indivíduo de espécime de Estreito (Estr 549) com a mancha clara na região occipital, inter-ocular e focinho.

Figura 9. Exemplar de Una (MZUSP 89899) em vista dorsal (A) e ventral (B), ilustrando o padrão de colorido uniforme.

Figura 10. Detalhe da região anterior de exemplar de *C. meridionalis* de Una. Em A (MZUSP 89879), coloração homogênea, em B (MZUSP 89882) pode-se notar a mancha clara na região occipital.

Figura 11. Gráfico das funções discriminantes 1 e 2 para as três OTUs identificadas nos *Coleodactylus* do complexo *meridionalis*.

Figura 12. Gráficos de caixa (*boxplot*) para as duas variáveis que mais contribuem na função discriminante 1. Para o número de escamas em contato com a primeira infralabial (Cinf; N total = 238; OTU Mamanguape N = 185; OTU Estreito = N 22; OTU Una N = 41); para o comprimento rostro-cloacal (CRC; N total = 234; OTU Mamanguape N = 170; OTU Estreito = N 24; OTU Una N = 40).

Figura 13. Esquema da região anterior ventral de exemplar de Pacoti, CE, e de Una, BA, mostrando os diferentes formatos da escama sinfiscal.

Figura 14. Exemplar de *C. meridionalis* em Coribe, BA.

APÊNDICE I – Lista de espécimes analisados, com as respectivas localidades.

Coleodactylus meridionalis – Brasil.

Localidade	Coordenadas	Número
Alagoas		
<u>Murici</u>		MTR 10368-10369
<u>Passo de Camaragibe</u>	-9.233, -35.483	MZUSP 94113-94116
<u>Pilar</u>	-9.58, -35.955	MNRJ 11403
<u>Rio Largo</u> , Mata do Catolé	-9.550, -35.834	MPEG 22241; 22242
<u>São Miguel dos Campos</u> . São Miguel	-9.783, -36.083	MZUSP 351; MZUSP 352
Bahia		
<u>Buritirama</u>	-10.717, -43.65	MZUSP 7687
<u>Camaçari</u> . Areembepe	-12.75, -38.167	MZUSP 65702-65704
<u>Camaçari</u> . Guarajucaba	-12.7, -38.1	MZUSP 56539
<u>Canavieiras</u>	-15.683, -39.933	MRT 9770
<u>Casa Nova</u> . Alagoado	-9.483, -41.35	MZUSP 75625
<u>Central</u>	-11.133, -42.133	MRT 9882-9884; MZUSP 89288- 89289; MZUSP 89297

<u>Ilhéus</u> . Olivença	-14.95, -39.016	MZUSP 92287
<u>Irecê</u>	-11.3, -41.867	MZUSP 36707-36708
<u>Itacaré</u>	-14.263, -39.033	MZUSP 11794-11797
<u>Jussara</u> . Toca da Esperança	-11.047, -41.969	MZUSP 89286
<u>Maragogipe</u> . São Roque de Paraguaçu, Fazenda Mata Nova	-12.85, -38.85	MZUSP 78149
<u>Salinas de Margarida</u> . Mata de São João, Praia do Forte	-12.933, -38.550	MRT 9757-9758
<u>Salvador</u>	-12.983, -38.517	MZUSP 92098-92129
<u>Una</u>	-15.283, -39.083	MZUSP 89864-89905
<u>Valença</u> . Fazenda Aldeia	-13.366, -39.083	MZUSP 78148
Ceará		
<u>Barbalha</u> . Arajara	-7.35, -39.4	MZUSP 51686
<u>Pacoti</u>	-4.2166, -38.933	MZUSP 9742-9743; MZUSP 78728; MZUSP 87573-87579; MZUSP 88669-88677
Maranhão		
<u>Riachão</u> . Estrada para a cachoeira Santa Bárbara	-7.351, -46.536	MPEG 24852 – 24853

Pará		
<u>Ipixuna do Pará</u>	-2.622, -48.013	TG IP
<u>Paragominas</u>	3.0740, -47.334	MPEG 19030
Paraíba		
<u>Areia</u>	-6.97, -35.704	MZUSP 66106; MZUSP 89294-89295
<u>João Pessoa.</u> Universidade Federal da Paraíba	-7.117, -34.867	MZUSP 59045-59051
<u>Mamanguape</u>	-6.833, -35.117	MZUSP 5402-5404; MZUSP 5406; MZUSP 59091-59100; MRT 9759-9769
<u>São José dos Ramos.</u> Parque Estadual do Pico do Jabre	-7.252, -35.384	MZUSP 65605-65610; MZUSP 62780-62783
Pernambuco		
<u>Água Preta.</u> Engenho Sacramento	-8.7, -35.517	MZUSP 78383-78386
<u>Caruaru.</u> Serra dos Cavalos	-8.283, -35.976	MZUSP 66046; MZUSP 66086; MZUSP 66126-66127
<u>Exu.</u> Fazenda Canterino, 10km ao Nordeste de Exu	-7.512, -39.724	MZUSP 49149-49150
<u>Ilha de Itamaracá</u>	-7.75, -34.85	MZUSP 78351-78354

<u>Inajá</u> . Reserva Biológica de Serra Negra. Carnaubeira da Penha	-8.5167, -38.75	MZUSP 45755-45758
<u>Inajá</u> . Reserva Biológica de Serra Negra. Floresta	-8.633, -38.0333	MZUSP 65906-65907
<u>José de Freitas</u> . Fazenda Eco Resort Nazaré	-4.769, -42.567	MPEG 22261; MPEG 21825; MPEG 21826
<u>Recife</u> . Mata de Dois Irmãos	-8.05, -34.9	MZUSP 36700
<u>Rio Formoso</u> . Estação Ecológica de Saltinho	-8.7167, -35.167	MZUSP 65669-65672
<u>Rio Formoso</u> . Estação Experimental Florestal Saltinho, Rio Formoso	-8.667, -35.15	MZUSP 23127
<u>Timbaúba</u>	-7.517, -35.317	MZUSP 59060-59066
<u>Vicência</u> . Água Azul	-7.667, -35.33	MZUSP 23105; MZUSP 23128
Rio Grande do Norte		
<u>Natal</u>	-5.783, -35.217	MZUSP 72799
<u>Natal</u> . Parque Estadual das Dunas de Natal	-5.82, -35.19	CHBEZ 645 – 648; CHBEZ 1000; CHBEZ 1092; CHBEZ 1134-1135
Sergipe		
<u>Canindé de São Francisco</u> . Fazenda Cana Brava	-9.645, -37.767	MPEG 22243 – 22244

<u>Carmópolis</u>	-10.65, -36.9833	MZUSP 49267-49269
<u>Indiaroba</u>	-11.52, -37.512	MNRJ 15032
<u>Santa Luzia do Itanhy.</u> Areia Branca	-11.316, -37.533	MZUSP 88090-88094
Tocantins		
<u>Carolina</u>	-7.286, -47.490	Estr 112 ; Estr 348-349 ; Estr 973
<u>Estreito</u>	-6.733, -47.436	Estr 549 ; Estr 878 ; Estr 2218
<u>Lajeado</u>	-9.7523, -48.3490	MRT 7066-7067
<u>Lajeado</u>	-9.751, -48.354	MRT 7086
<u>Palmeiras do Tocantins</u>	-6.67, -47.53	Estr 481; Estr 542; Estr 706
<u>Miracema do Tocantins,</u> <u>Usina Hidrelétrica Luís</u> <u>Eduardo Magalhães</u>	-9.731, -48.3867	MZUSP 94882 – 94888

BIBLIOGRAFIA

- Albrecht, G. H. 1980. Multivariate analysis and the study of form with special reference to canonical variate analysis. **Am. Zool.**, **20**: 679-693.
- Barbour, T. 1921. Sphaerodactylus. **Mem. Mus. comp. Zool., Harvard**, **47**: 215-78
- Boulenger, G. A. 1888. On some Reptiles and Batrachians from Iguarasse, Pernambuco. **Ann. Mag. nat. Hist.** (6), **2**: 40-3.
- Cavalcanti, M. J. & P. R. D. Lopes. 1993. Análise morfométrica multivariada de cinco espécies de Serranidae (Teleostei: Perciformes). **Acta. Biol. Leop.**, **15(1)**: 53-64.
- Colli, G., R. Bastos & A. Araujo. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. *In*: Oliveira, P., R. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University, New York, 223-241.
- Donoso-Barros, R. 1968. The lizards of Venezuela (check list and key). **Carib. J. Sci.** **8**, (3-4): 105 :122.
- Freire, E. M. X. 1999. Espécie nova de *Coleodactylus* Parker, 1926 das dunas de Natal, Rio Grande do Norte, Brasil, com notas sobre as relações de dicromatismo sexual no gênero (Squamata, Gekkonidae). **Bol. Mus. Nac. nova Série (Rio de Janeiro)**, **399**: 1-14.
- Geurgas, S.; M. T. Rodrigues & C. Moritz. 2008. The genus *Coleodactylus* (Sphaerodactylinae, Gekkota) revisited: A molecular phylogenetic perspective. **Mol. Phyl. Evol.** **49**: 92-101.
- Nogueira, C. C. 2006. Diversidade e Padrões de Distribuição da Fauna de Lagartos do Cerrado. Tese (Doutorado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 295 pp.

- Parker, H. W. 1926. The Neotropical lizards of the genera *Lepidoblepharis*, *Pseudogonatodes*, *Lanthrogecko*, and *Sphaerodactylus*, with the description of a new genus. **Ann. Mag. Nat. Hist.**, **17** (9): 291-301.
- Parker, H. W. 1935. The frogs, lizards, and snakes of British Guiana. **Proc. Zool. Soc. London 1935** (3): 505-530.
- Pavan, D. 2007. Assembléias de répteis e anfíbios do Cerrado ao longo da bacia do rio Tocantins e o impacto do aproveitamento hidrelétrico da região na sua conservação. Tese (Doutorado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 404 pp.
- Rivero-Blanco, C. 1968. Un género y dos especies de tuqueques (Sauria: Sphaerodactylinae) citados por primera vez para Venezuela, com notas sobre la distribución de otras especies poco conocidas. **Mem. Soc. Ci. La Salle (Caracas)** **27** (77): 104-119
- Rodrigues, M.T. 1996. Lizards, snakes and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle rio São Francisco: Bahia: Brazil. **Jour. Herpetol.** **30** (4): 513-523.
- Tabachnick, B. G. & I. S. Fidell. 2001. *Using Multivariate Statistics*. Allyn & Bacon. Needham Heights. 966 pp.
- Vanzolini P. E. 1957. O gênero *Coleodactylus* (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Dep. de Zool. (São Paulo)**, **13** (1): 1-17.
- Vanzolini, P. E. 1967. Sobre *Pseudogonatodes*, com a descrição de uma espécie nova da Amazônia (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Zool., (São Paulo)**, **21**: 1-12.
- Vanzolini, P. E. 1968a. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (Sauria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17** (1): 1-84.
- Vanzolini, P. E. 1968b. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17** (2): 85-112.

Vanzolini, P. E. 1980. *Coleodactylus septentrionalis*, sp. n., with notes on the distribution of the genus (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Zool., (São Paulo), 34 (1):** 1-9.

Vanzolini, P. E.; A. M. M. Ramos-Costa & L. J. Vitt. 1980. *Répteis das caatingas*. Acad. Bras. Ciênc. Rio de Janeiro. 161pp.

Capítulo 3: A espécie *Coleodactylus brachystoma*

ABSTRACT

Coleodactylus brachystoma are the largest lizards in the genus *Coleodactylus*, occurring in forest patches of Cerrado (Brazilian Savannas) in Central Brazil, at the States of Piauí, Tocantins, Goiás, and Mato Grosso do Sul. The species was allocated to the genus by Vanzolini (1957) as a result of *Homonota brachystoma* Amaral, 1935 and *Sphaerodactylus pfrimeri* Miranda-Ribeiro 1937 synonymy. Since Vanzolini (1957) the taxonomy of the genus was not studied, until the publication of Geurgas et al. (2008), who presented a phylogeny for the genus based on genetic differentiation, where new taxa would be hidden under the name *C. brachystoma*.

The current work presents the results of a morphological analysis of 1337 *C. brachystoma* specimens from Cerrado areas ranging, although including some gaps, from Southwestern State of Piauí, through the West of States of Mato Grosso, and Mato Grosso do Sul. Intra-populational variations were detected mainly regarding body color pattern, and scales counting, as the number of supralabials, number of scales rolls around mid-body, number of genials (from the second roll after the snout to the transversal line posterior to the orbit margins), and number of scales contacting the first infralabial. The discriminant analysis shows a tendency of separation in four units named OTUs (Operational Taxonomic Unit) Cana Brava, Serra da Mesa, Jalapão, and Barão de Melgaço. However, the characters which contribute the most to the differentiation exhibited an overlap, preventing the diagnosis of new species. The results confirm that species within *Coleodactylus* are cryptical. Redescription of *C. brachystoma* is presented below.

RESUMO

A espécie *Coleodactylus brachystoma* compreende os maiores lagartos do gênero, e distribui-se por enclaves de floresta no Cerrado do Brasil Central, nos Estados do Piauí, Tocantins, Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul. A espécie foi incluída no gênero na revisão de 1957 de Vanzolini, resultado da sinonimização de *Homonota brachystoma* Amaral, 1935 e *Sphaerodactylus pfrimeri* Miranda-Ribeiro, 1937. Desde a revisão de Vanzolini não foram realizados estudos taxonômicos considerando a espécie, até a publicação do trabalho de Geurgas e col. (2008), que, baseada em divergências genéticas compartilhadas entre populações, estimou que poderiam haver novos táxons sob o nome *C. brachystoma*.

O presente estudo mostra o resultado da análise morfológica de 1337 espécimes de *C. brachystoma*, cuja cobertura geográfica do material, embora permeada por falhas de amostragem, engloba desde o cerrado do sudoeste do Piauí até o oeste dos estados do Mato Grosso e Mato Grosso do Sul. Diferenças morfológicas intrapopulacionais foram encontradas principalmente no padrão de colorido do corpo e caracteres merísticos como o número de escamas supralabiais, número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo, número de fileiras de escamas geniais contadas desde a segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita e número de escamas em contato com a primeira infralabial. A análise discriminante indicou separação sutil da amostra em quatro agrupamentos, denominados OTUs Cana Brava, Serra da Mesa, Jalapão e Barão de Melgaço, porém a avaliação dos caracteres que mais contribuem para as separações indicou sobreposição de valores, e portanto não foram diagnosticadas novas espécies, reforçando o caso de cripticalidade encontrado nas espécies de *Coleodactylus*. Ao final encontra-se a redescrição de *C. brachystoma*.

INTRODUÇÃO

Os lagartos da espécie *Coleodactylus brachystoma* (Amaral, 1935) são os maiores do gênero, podendo atingir 60 mm de comprimento total. São animais diurnos, eventualmente noturnos (Brandão & Motta, 2005), que ocorrem em enclaves de floresta no cerrado do Brasil central, geralmente nas depressões interplanálticas abaixo de 500m, porém podem ocorrer em áreas de campo ou cerrado aberto sobre planaltos extensos (Vanzolini, 1968 a e b, 1970; Colli e col., 2002; Nogueira, 2006, Uetanabaro e col. 2007).

A espécie foi incluída no gênero por Vanzolini em 1957 e é resultado da sinonimização de duas outras, *Homonota brachystoma* Amaral, 1935, descrita para Cana Brava, Arraias, TO, e *Sphaerodactylus pfrimeri* Miranda-Ribeiro, 1937, de Rio Palmas¹, TO. A descrição de *H. brachystoma* é curta e não explica as razões que o levaram a incluir no gênero *Homonota*, que reúne lagartos que não apresentam estojo ungueal, presente em *Coleodactylus*. Vanzolini (1957) também não dá mais explicações sobre o motivo da mudança taxonômica; apenas comenta que o novo sinônimo adequa-se melhor a *Coleodactylus*.

A série tipo da espécie, composta de 16 exemplares, está tombada no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, e com base nessa série Vanzolini (1957) faz a descrição da espécie. Após este trabalho não há outros que acrescentem informações sobre as variações morfológicas de *C. brachystoma*.

A posição filogenética de *C. brachystoma* com relação às demais espécies do gênero também foi pouco discutida. Vanzolini (1968b) propõe que a espécie, junto com *C. meridionalis*, seja mais “primitiva” dentro do clado devido às escamas dorsais lisas e ao menor grau de assimetria dos dígitos. No entanto, essas considerações foram feitas sem o embasamento de um estudo cladista.

1. A localidade foi corrigida por Vanzolini (1957) para Rio da Palma, na época no Estado de Goiás e hoje no município de Arraias, Tocantins.

Em 2008, Geurgas e col. apresentaram proposta filogenética para o gênero baseada em dados moleculares, na qual *C. brachystoma* aparece como um clado monofilético grupo-irmão de *C. meridionalis*, sendo que os dois compartilham a deleção de três pares de base do gene *c-mos*. Segundo os autores, a separação desses clados ocorreu no Oligoceno ($29,3 \pm 4,33$ m.a.). A análise foi feita para quatro localidades (Serra da Mesa, GO, Parque Estadual de Uruçuí-Una, PI, Paranã, TO e Serra do Amolar, em Corumbá, MS), com tecido de oito exemplares, dois de cada uma. Dentro do clado, a população de Paranã teria sido a primeira a se diferenciar, há cerca de 21,4 m.a., seguida da população do P.E. de Uruçuí-Una, com idade de aproximadamente 8,9 ma. Os haplótipos de Serra da Mesa e Serra do Amolar seriam mais próximos filogeneticamente e teriam divergido no Plioceno ($4,1 \pm 1,8$ m.a.).

Mesmo diante da ausência de dados sobre variação morfológica do táxon na literatura, a análise molecular permite que seja feito um estudo de morfologia direcionado a encontrar possíveis divergências para os ramos identificados. Estudos dessa natureza são comuns na literatura para espécies que são molecularmente distintas e cuja morfologia é aparentemente conservada (Highton e col., 1989; Burbrink, 2002; Leaché & Reeder, 2002; Jockusch & Wake, 2002). Assim, diante da proposta de Geurgas e col. (2008) e de amostras maiores e com melhor cobertura geográfica, apresenta-se a seguir a revisão taxonômica do grupo.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram examinados 1337 exemplares de *Coleodactylus brachystoma* provenientes de 31 localidades (figura 1). Destes, foram utilizados nas análises estatísticas 315, pois 1232 exemplares eram de uma mesma localidade (Serra da Mesa). O material está tombado nas coleções herpetológicas do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), da Universidade de Brasília (CHUnB) e da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT). Foram analisados também espécimes ainda não incorporados em coleção, sob as etiquetas de campo MTR e MRT (Miguel Trefaut Rodrigues), PHV (Paula Hanna Valdujo), Estr (Estreito) e do resgate de fauna da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, que apresenta somente a numeração, sem sigla adicional.

As coordenadas geográficas das localidades foram levantadas dos catálogos das coleções, Gazetteers disponíveis *on line* (<http://www.fallingrain.com>, <http://www.maplandia.com>) ou fornecidas pelos coletores dos espécimes. O mapa de distribuição de *Coleodactylus brachystoma* foi produzido com auxílio do programa Arcview 3.2. Nele estão as localidades cujos exemplares foram aqui examinados.

A seguir estão elencados os caracteres morfométricos, merísticos e qualitativos investigados. Foram considerados nas análises, entretanto, somente aqueles que se mostraram informativos numa avaliação prévia e os tradicionalmente utilizados em estudos taxonômicos de lagartos.

Caracteres morfométricos

Os dados de medidas de escamas foram tomados sob microscópio estereoscópico com ocular milimetrada (Motic SMZ – 168 series). Os demais dados foram obtidos com auxílio de paquímetro digital Mitutoyo IP65, de resolução 0,01/0.0005". Os caracteres morfométricos foram registrados em milímetros.

- 1- Comprimento rostro-cloacal (CRC) - medido da margem anterior do focinho até a abertura da cloaca;
- 2- Comprimento do tronco (CTr) - medido da margem anterior da cintura peitoral até a abertura da cloaca;
- 3- Largura da cabeça (LCab) - medida em sua maior largura, na região pós-orbital;
- 4- Comprimento do fêmur (CFe);
- 5- Largura da base da cauda (LBC);
- 6- Comprimento da cauda (Cca); medido desde a abertura cloacal até a ponta da cauda. Foram considerados apenas os exemplares com cauda não mutilada e não regenerada;

Caracteres merísticos

Estão elencados a seguir todos os caracteres merísticos analisados. Somente os utilizados na análise estão com a abreviatura ao lado (ver figura 1 – Capítulo 2).

1. Número de fileiras de escamas dorsais (Do) - contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna;
2. Número de fileiras de escamas ventrais (Ve) - contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna;
3. Número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo (VC);
4. Número de escamas supralabiais;
5. Número de escamas infralabiais - foram contadas as maiores, até a altura do final das supralabiais, pois, a partir desse ponto, em muitos casos há dúvida se há presença de escama ou grânulos aumentado;
6. Número de grânulos entre as frontonasais;

7. Número de grânulos ao redor da escama nasal;
8. Número de grânulos em contato com a primeira escama supralabial;
9. Número de grânulos pós-nasais - contados a partir do primeiro pós-nasal até a margem anterior da órbita;
10. Número de fileiras de grânulos do focinho contados da margem posterior da primeira supralabial à outra;
11. Número de fileiras de grânulos do focinho contados em linha reta desde o pós-rostral até a transversal anterior à órbita;
12. Número de escamas da face interna da aba supraciliar;
13. Número de escamas da face externa da aba supraciliar;
14. Número de grânulos da face interna da aba supraciliar;
15. Número de grânulos da face externa da aba supraciliar;
16. Número de fileiras de grânulos orbitais entre o final da última escama da aba supraciliar até a borda interna da órbita;
17. Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura labial até a borda anterior do ouvido;
18. Número de grânulos à volta do ouvido;
19. Número de escamas pós-sinfisais;
20. Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a transversal da margem posterior da órbita (GSO);
21. Número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra;
22. Número de escamas em contato com a primeira infralabial (CInf);
23. Número de lamelas do dedo 4;

24. Número de fileiras de escamas ao longo do dedo 4;
25. Número de escamas do estojo ungueal;
26. Número de fileiras de escamas da base da palma da mão;
27. Número de fileiras longitudinais de escamas do dorso da mão;
28. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do braço;
29. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do braço;
30. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do antebraço;
31. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do antebraço;
32. Número de fileiras de escamas reduzidas na margem superior da cloaca;
33. Número de fileira de escamas da margem superior da cloaca;
34. Número de fileiras de escamas reduzidas na margem inferior da cloaca;
35. Número de escamas da margem inferior da cloaca;
36. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da coxa;
37. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da coxa;
38. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da perna;
39. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da perna;
40. Número de fileiras de escamas presentes na região mediana da mancha da coxa – contadas transversalmente;
41. Número de fileiras de escamas ao longo do artelho 4;
42. Número de fileiras de escamas ao redor do artelho 4;
43. Número de lamelas do artelho 4.

Caracteres qualitativos

Os caracteres qualitativos consistiram da análise do formato e tamanho relativo dos grânulos presentes no focinho e das escamas sinfisal, rostral, supralabiais, infralabiais, pós-sinfisais, geniais, presentes na aba supraciliar, dorsais, ventrais, do estojo ungueal, da palma da mão, da planta do pé, do braço, do antebraço, da coxa, da perna, caudais e cloacais. Foram avaliados também o padrão de pigmentação do corpo e da íris dos exemplares.

Análise estatística

As análises estatísticas foram realizadas com auxílio do programa SPSS 17.0 para Windows, e para todos os testes descritos foi adotado um nível de significância de 5%.

Para verificar a existência de dimorfismo sexual entre os indivíduos, foi feita análise qualitativa em busca de caracteres diagnósticos entre os sexos e também foi realizado, para os caracteres morfométricos, um teste *t*-Student. Nesta análise foram considerados 41 indivíduos de Serra da Mesa, GO, 25 machos e 16 fêmeas. Os machos foram identificados pela presença de hemipênis, e as fêmeas pela ausência de hemipênis ou presença de ovos. As análises mostraram que não há diferenças entre machos e fêmeas, e por isso os indivíduos foram tratados em conjunto.

As espécies de *Coleodactylus* são consideradas crípticas, e portanto a busca por diferenças entre as populações torna-se um trabalho mais custoso. Tendo em mãos muitos dos exemplares utilizados por Geurgas e col. (2008) em sua proposta de filogenia molecular, foi permitida a análise minuciosa dos espécimes (tabela 1). A árvore foi utilizada como apoio por indicar em quais populações poderiam ser encontradas diferenças morfológicas.

Tabela 1. Exemplares de *C. brachystoma* utilizados no estudo de Geurgas e col. (2008) *. Foram analisados no presente trabalho aqueles identificados em negrito.

Localidade	Exemplares analisados
Paranã, TO	MTR 4318 (MZUSP 88844); MTR 4129 (MZUSP 88842)
Corumbá, MS. Serra do Amolar:	IAH 20; IAH 637
Uruçuí, Parque Estadual de Uruçuí-Una, PI:	MTR 5225; MTR 1701
Serra da Mesa, GO:	MTRCB200; MTR 9756

* No trabalho original os números de campo dos exemplares estão designados como MTR, porém a grafia correta é MRT.

Após o estudo prévio, os exemplares foram observados e comparados dentro das localidades para serem detectados possíveis casos de simpatria, e então observados e comparados entre localidades, de acordo com a proximidade geográfica. A partir das diferenças encontradas na avaliação dos caracteres qualitativos e quantitativos, as amostras seriam então divididas em OTUs (*Operational Taxonomic Units*).

A avaliação da morfologia externa não permitiu a separação das amostras em agrupamentos distintos. Deste modo, foi realizado teste de validade de possíveis OTUs para os terminais encontrados por Geurgas e col. (2008). A fim de ressaltar as diferenças entre os agrupamentos, foi realizada uma análise discriminante para caracteres morfométricos e merísticos (Tabachnick & Fidell, 2001). A análise

discriminante canônica foi escolhida porque permite maximizar a separação entre as OTUs e indicar as variáveis que mais contribuem para a discriminação entre os grupos (Albrecht, 1980; Cavalcanti & Lopes, 1993). Os escores dos indivíduos foram projetados no espaço reduzido dos eixos canônicos, permitindo determinar graficamente os padrões de discriminação entre as OTUs consideradas.

Os valores merísticos faltantes (*missing values*) foram substituídos pela média dos valores do determinado caráter dentro de cada localidade. Para remover o efeito do tamanho do corpo, foram calculados os resíduos de regressão linear entre cada variável morfométrica e o comprimento rostro-cloacal. Assim, jovens e adultos também foram tratados em conjunto.

Foi realizada análise discriminante por passos para identificar os caracteres que apresentaram associação significativa às OTUs (Tabachnick & Fidell, 2001). A significância das classificações foi testada por meio de teste de probabilidade posterior de estimativa de erros por validação cruzada (*crossvalidation*).

Os caracteres utilizados na análise discriminante são também apresentados sob a forma descritiva, com os valores mínimo, máximo, média e desvio padrão.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Assim como as demais espécies de *Coleodactylus*, *C. brachystoma* apresentou-se conservada morfológicamente. Poucos foram os caracteres que mostraram variação, como o formato da escama sinfiscal dos grânulos do focinho. Assim como observado para as demais espécies de *Coleodactylus*, não foi encontrada variação intraespecífica com relação à composição do estojo ungueal. Não há registros adicionais na literatura sobre a variação morfológica em *C. brachystoma*.

A presença da primeira supralabial dividida em alguns indivíduos da população da Serra do Amolar, Corumbá, MS. O caráter, que inicialmente parecia diagnóstico, variou dentro da mesma amostra: cinco escamas em cada lado (N=5), cinco escamas de um lado e quatro do outro (N=4), e quatro escamas em ambos os lados (N=1).

A característica que variou mais, entretanto, foi a coloração do dorso dos exemplares, variação esta já reportada por Vanzolini (1957) para a amostra de Cana Brava, TO (Figura 2). Em princípio houve a suspeita de dicromatismo sexual, como encontrado por Freire (1999) para *C. natalensis*; contudo, a variação dá-se intrasexual e populacional e não foi possível estabelecer padrão geográfico algum. Os indivíduos apresentam o dorso de coloração castanha com diferentes padrões de manchas tanto na cabeça quanto no corpo, inclusive no grau de conspicuidade. A descrição mais detalhada da coloração e suas variações estão apresentadas mais adiante, na redescrição da espécie.

Ainda com relação ao padrão de colorido, dois exemplares (MZUSP 88841 e MZUSP 88844) apresentaram o dorso acinzentado com duas faixas dorsolaterais conspícuas e largas, que se encontram na região pós-parietal (figura 3). Em princípio a diferença na coloração desses espécimes foi considerada caráter diagnóstico, entretanto, esse mesmo padrão, embora menos conspícuo, foi encontrado em

indivíduos de Serra da Mesa. Com relação aos caracteres merísticos, os dois exemplares não apresentaram diferença, e por isso foi adotada postura mais conservadora em se manter a classificação atual.

Dado que a avaliação prévia da morfologia não indicou nenhuma diferença que dividisse agrupamentos, foram elencadas para a análise discriminante canônica cinco variáveis merísticas que mostraram amplitude de variação considerável, além dos seis caracteres morfométricos (tabela 2). Os demais caracteres não passaram por tratamento estatístico, estando aqui apresentados para registro de amplitude de variação (tabela 3)

Tabela 2: Análise descritiva para os valores de caracteres merísticos e morfométricos (em mm) da amostra analisada de *C. brachystoma* com valores de média, desvio padrão, mínimo e máximo. (CRC = comprimento rostro-cloacal; CTr = comprimento do tronco; LCab = largura da cabeça; CFe= comprimento do fêmur; LBC = largura da base da cauda; CCa = comprimento da cauda; Do = número de fileiras de escamas dorsais; Ve = número de fileiras de escamas ventrais; VC = número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo; GSO = número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita; CInf = número de escamas em contato com a primeira infralabial).

Variável	Mín	Máx	Média	Desvio padrão	N
CRC	14,96	29,06	22,72	2,99	148
CTr	8,32	23,85	13,34	2,25	147
LCab	2,87	4,95	3,83	0,42	142
CFe	1,65	44,16	3,34	3,52	138
LBC	1,62	3,67	2,6	0,39	119
CCa	13,49	27,43	21,19	3,07	45

Do	36	56	43,57	4,12	273
Ve	33	42	36,86	2,05	237
VC	44	57	49,81	2,84	121
GSO	14	18	9,2	2,27	125
CInf	3	8	4,87	0,88	120

Tabela 3. Amplitude de variação dos caracteres merísticos não informativos para os *Coleodactylus* do complexo *brachystoma*.

Número de escamas supralabiais	4 - 5
Número de escamas infralabiais	3
Número de escamas entre as frontonasais	1-3, sendo 1 mais freqüente
Número de escamas ao redor da escama nasal;	3 - 4
Número de escamas em contato com a primeira escama supralabial	3 – 4
Número de escamas pós-nasais	6 – 7
Número de fileiras de escamas do focinho contadas da margem posterior da primeira supralabial à outra	11 – 13
Número de fileiras de escamas do focinho contadas em linha reta desde a pós-rostral até	5 – 6

transversal anterior da orbita	
Número de escamas da face interna da aba supraciliar	2 fileiras; 4-5 escamas cada
Número de escamas da face externa da aba supraciliar	4-6
Número de grânulos da face interna da aba supraciliar	4-5
Número de grânulos da face externa da aba supraciliar	4-7
Número de fileiras de grânulos orbitais entre o final da última escama da aba supraciliar até a borda interna da órbita	20 – 25
Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura labial até a borda anterior do ouvido	14 – 18
Número de grânulos em volta do ouvido	13 – 16
Número de escamas pós-sinfisais	2-4
Número de lamelas do dedo 4	6 – 7
Número de fileiras de escamas ao longo do dedo 4	8 – 9
Número de fileiras de escamas ao redor do dedo 4	4
Número de escamas do estojo ungueal	5

Número de fileiras de escamas da base da palma da mão	6 - 9
Número de fileiras longitudinais de escamas do dorso da mão	4 – 6
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do braço	7 – 9
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do braço	9 – 13
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do antebraço	8 – 10
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do antebraço	10 – 14
Número de fileiras de escamas reduzidas na margem superior da cloaca	2 – 3
Número de fileira de escamas da margem superior da cloaca	2 – 3
Número de fileiras de escamas reduzidas na margem inferior da cloaca	1-3 fileiras; 8- 14 escamas cada
Número de escamas da margem inferior da cloaca	1-2 fileiras; 10- 13 escamas cada
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da coxa	11 – 14

Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da coxa	7 – 9
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da perna	11 – 15
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da perna	7 – 10
Número de fileiras de escamas presentes na região mediana da mancha da coxa	3 – 6
Número de fileiras de escamas ao longo do artelho 4	10 – 12
Número de fileiras de escamas ao redor do artelho 4	4
Número de lamelas do artelho 4	9 - 10

A fim de testar a ocorrência de possíveis OTUs não detectadas na análise morfológica, foi realizada uma análise discriminante canônica considerando cada população como uma OTU distinta (Figura 4).

Em seguida, as OTUs foram sendo reorganizadas de acordo com a distribuição dos pontos, até obter o gráfico com os quatro agrupamentos seguintes: Cana Brava (Cana Brava, Paranã e P. E. U.Una), Jalapão (Jalapão), Serra da Mesa (Mateiros, Monte Alegre de Goiás, Niquelândia e Serra da Mesa) e Barão de Melgaço (Barão de Melgaço, Serra Negra, Baía Chá Mariana, Fazenda Santa Fé, Aquidauana, Serra do Amolar, Rondonópolis, Cuiabá, Vale de São Domingos, Itiquira e Sonora). Tais agrupamentos, contudo, não acompanham a proposta filogenética de Geurgas e col.

(2008) ao agrupar Paranã e P.E. U.Una, que naquela filogenia apareceriam como grupo parafilético. Por outro lado, os grupos obtidos na análise dos autores apareciam com sobreposições na análise discriminante, impedindo de separá-los.

Observa-se no gráfico (Figura 5) que, embora haja indicação de quatro agrupamentos, existe sobreposição entre os pontos. Para este gráfico foram utilizadas as funções 1 e 2, que possuem autovalor de 2,468 e 1,842 e acumulam 57,1 e 42,6% da variância da amostra, respectivamente.

Na função 1, os caracteres que mais contribuem para a separação dos grupos são o número de escamas em volta do corpo (VC; coeficiente .765) e número de fileiras de escamas geniais contadas desde a segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita (GSO; coeficiente -.116). Para a função 2 contribuíram mais a variável GSO (coeficiente .929), o número de escamas em contato com a primeira infralabial (CInf; coeficiente .243) e o comprimento do fêmur (CFe; coeficiente -.103) (tabela 4).

Tabela 4. Coeficientes padronizados das funções canônicas discriminantes.

	Função	
	1	2
VC	,765*	,066
GSO	-,116*	,929*
CInf	-,041	,243*
CFe	-,062	-,103*
LBC	,007	,089
Ve	,428	,134
Do	,053	,173
CTr	-,048	,018
CRC	-,013	,130
LCab	-,041	-,038

Variáveis ordenadas pelo tamanho absoluto de correlação dentro da função.

Diante do resultado da análise discriminante foram produzidos gráficos tipo caixa (*boxplot*) para as variáveis que mais contribuíram para as funções discriminantes e, portanto para as diferenças entre os agrupamentos obtidos (Figura 6). O número de escamas em volta do corpo (VC) apresenta sobreposição em todas as localidades, entretanto mostra tendência de separação para a OTU Jalapão e pouco menor para a OTU Cana Brava. O caráter GSO, embora também apresente sobreposição de valores, indica que dois agrupamentos (OTUs Barão de Melgaço + Cana Brava e OTUs Jalapão + Serra da Mesa) tendem a ser diferentes. O número de escamas em contato com a primeira infralabial não indicou variação considerável na amostra, apesar dos poucos registros de *outliers* na OTU Cana Brava e na OTU Serra da Mesa. Por último o comprimento do fêmur também não se mostrou variável informativa.

Dois caracteres tradicionalmente utilizados em estudos de taxonomia, o número de escamas dorsais (mín = 36; máx = 56; $X = 43,57$) e o número de escamas ventrais (mín = 33; máx = 42; $X = 36,86$) causaram estranheza ao apresentarem grande amplitude de variação e não indicarem tendência à separar nenhuma população. Foram gerados gráficos de frequência para melhor compreender o comportamento desses caracteres dentro das OTUs (Figuras 7 e 8), e o que se pode observar é distribuição de valores semelhantes para cada uma, inclusive os valores de média. No caso do número de escamas dorsais, observa-se um deslocamento da distribuição dos valores das populações de Serra da Mesa para um número menor. No caso das demais populações, especialmente a do Jalapão, os gráficos indicam pequenos intervalos entre os valores, explicado talvez pelas amostras serem menores.

Observando a distribuição de *C. brachystoma* (Figura 1) nota-se que os pontos de coleta ainda são esparsos, concentrando-se nas regiões onde levantamentos e resgates de fauna foram realizados em virtude da construção de usinas hidrelétricas, como Serra da Mesa e Cana Brava (Pavan, 2007). Possivelmente, uma melhor amostragem permitiria que as variações geográficas pudessem ser melhor identificadas. A importância de amostras maiores fica clara por exemplo, nos gráficos

de frequência de contagens das escamas dorsais e ventrais. A amostra de Serra da Mesa, representada na análise por 210 exemplares, apresenta distribuição normal de número de escamas dorsais e ventrais. Esse tipo de distribuição não é observado para as demais OTUs, provavelmente devido a desvios amostrais.

Os resultados obtidos no estudo morfológico não são congruentes com aqueles obtidos com base em dados moleculares por Geurgas e col. (2008), em que são observados agrupamentos distintos sob o nome de *C. brachystoma*. Deve-se considerar, contudo, que sendo *C. brachytoma* pertencente a um gênero de espécies crípticas, os caracteres que as separam morfológicamente podem estar velados, e por isso estudos sobre anatomia interna, ecologia e comportamento, dentre outros, são desejáveis para esclarecer possíveis diferenças. Na falta de diferenças morfológicas claramente diagnósticas, considero prudente não descrever novas espécies sem que outros caracteres sejam testados. Assim, apresento a seguir a redescrição de *C. brachystoma* incluindo os dados obtidos para a maior amostra disponível analisada até o momento:

***Coleodactylus brachystoma* (Amaral, 1935)**

(Figuras 2-3; 9-13)

Homonota brachystoma, Amaral, 1935: 254. Fig. Descrição. (Holótipo MZUSP 4055, localidade tipo: Cana Brava, Arraias, Tocantins, Brasil.).

Sphaerodactylus pfrimeri Miranda-Ribeiro, 1937: 46. Fig. Descrição. (localidade tipo: Rio das Palmas, Goiás, R. Pfrimer col.).

Coleodactylus brachystoma, Vanzolini, 1957: 4. Fig. Revisão.

Coleodactylus brachystoma, Vanzolini, 1968: 35. Fig. Revisão.

Holótipo: MZUSP 4055. *Homonota brachystoma* (Figura 9).

Parátipos: MZUSP 4056-4070.

Localidade tipo: Brasil. Tocantins. Arraias. Cana Brava.

Material analisado: vou deixar no Apêndice

Diagnose

Lagartos diurnos de pequeno porte que habitam o folhiço de mata. Corpo cilíndrico, com membros e cauda curtos. Maior comprimento rostro cloacal igual a 29,06 mm. Escamas dorsais lisas, em número de 36 a 56 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna. Escamas ventrais maiores que as dorsais, em número de 33 a 42 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Número de escamas em volta do corpo entre 44 e 57. Quatro ou cinco infralabiais. Três ou quatro infralabiais. Número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra de 14 a 18. Número de escamas em contato com a primeira infralabial de quatro a seis. Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura bucal até a borda anterior do ouvido entre 14 e 18. Coloração do dorso da cabeça, corpo e cauda variando de castanha a cinza, podendo apresentar no corpo um par de listras dorsolaterais ou manchas e pontuações esparsas, mais claras. A cabeça pode apresentar diferentes tipos de manchas mais claras. Pode apresentar coloração uniforme e sem manchas.

Distribuição

Espécie endêmica de Cerrado ocorrendo desde o sul do Piauí , sudeste do Tocantins, centro norte e sudoeste de Goiás, sul do Mato Grosso e região central e norte do Mato Grosso do Sul, com hiatos de distribuição (Figura 1).

Redescrição

Rostral grande, dorsomedialmente deprimida, com margem posterior ligeiramente côncava. Mais larga do que alta, com incisão posterior mediana profunda mais da metade da escama. Em contato posterior com os grânulos frontonasais, em contato lateral com a primeira infralabial e com a narina. Narina inserida entre o grânulo frontonasal e primeira infralabial

Um par de grânulos frontonasais alongados e intumescidos. Entre eles, um ou dois grânulos menores, tão largos quanto longos, algo arredondados, com margens irregulares e também em contato com a rostral. Os frontonasais fazem contato posteriormente com os grânulos do focinho.

Narina arredondada, situada lateralmente, com abertura voltada para trás. Em contato anterior com a rostral, lateral (mas em lados opostos) com a frontonasal, a primeira infralabial e posterior com três grânulos pós-nasais arredondados e achatados, com margens irregulares. Narinas pouco menores que os grânulos adjacentes. Quatro fileiras de escamas pós-nasais aumentadas,

Quatro a cinco supralabiais, mais largas do que altas, decrescendo em altura e largura posteriormente. As duas primeiras terminam no nível do início da órbita. Quatro a oito grânulos entre a última supralabial e a comissura labial.

Focinho recoberto por grânulos achatados, arredondados, lisos e irregulares em forma e tamanho, variando de ligeiramente imbricados a justapostos. Grânulos da região frontal do focinho de tamanho dos frontonasais ou pouco menores. Grânulos da face lateral do focinho menores, justapostos, achatados, lisos, por vezes alongados. Grânulos da região dorsal da cabeça diminuindo discretamente de tamanho em direção à região posterior, tornando-se cônicos na região parietal e parte do pescoço, aumentando progressivamente de tamanho e tornam-se achatados posteriormente, assumindo progressivamente a forma das dorsais.

Na região loreal os grânulos são iguais ao da região frontal, com exceção da fileira em contato com as supralabiais, que são alongados. Vão diminuindo de tamanho em direção à região ocular. Número de grânulos pós-nasais entre quatro e oito.

Diâmetro do olho um pouco menor que a largura da primeira infralabial e menor que a distância entre a narina e a margem anterior da órbita. Pupila redonda.

Aba palpebral conspícua, estendendo-se entre a margem anterior da órbita e a altura de pouco mais da metade do olho. Face interna da aba com duas fileiras grosseiramente paralelas de quatro a cinco escamas aumentadas; levemente imbricadas, lisas, retangulares ou poucas vezes quadradas, com margem arredondada; primeira escama menor que as demais. Fileira superior da aba com escamas maiores. As duas primeiras do mesmo tamanho, as demais reduzidas distalmente. As escamas da face interna da aba são mais pigmentadas.

Face externa da aba formada por quatro a seis escamas, as três primeiras maiores, por vezes até duas vezes maiores que as demais. Com exceção do número, a disposição das escamas obedece a descrição da face interna.

Grânulos supraciliares adjacentes à aba circulares, algo menores que os adjacentes a eles. Abertura auditiva elíptica circundada por grânulos menores que os adjacentes. Situada diagonalmente com o maior eixo na região dorsoventral, localizado no nível da comissura labial.

Sinfisal subtrapezoidal, com o maior lado aumentado anteriormente; mais larga do que longa, com margem anterior no mínimo duas vezes mais larga que a posterior; margem posterior côncava. Margens laterais retas ou convexas, em contato com a primeira infralabial. Duas a quatro pós-sinfisais, distalmente aumentadas, arredondadas. No caso de três ou quatro escamas, as laterais muitas vezes pouco menores.

Três ou quatro escamas infralabiais, acompanhadas posteriormente por mais três a cinco grânulos menores até a comissura labial. Primeira infralabial mais alongada, subtrapezoidal, côncava, raramente reta, terminando entre final da segunda e metade da terceira supralabial. Segunda infralabial, subtrapezoidal ou retangular, da largura da terceira supralabial. Terceira infralabial menor de todas, também retangular ou subtrapezoidal. Quarta, quando presente, do formato da terceira, mas reduzida. Em contato com a primeira infralabial está uma fileira composta por seis a nove escamas.

Grânulos da região genial arredondados, variando de achatados a pouco salientes; justapostos ou levemente imbricados. Primeira fileira de grânulos da região genial é pouco menor que as pós-sinfisais. Até entre a quarta ou décima fileira os grânulos diminuem discretamente de tamanho até atingirem em torno de um terço do tamanho dos primeiros. A partir da fileira seguinte permanecem do mesmo tamanho até o contato as gulares.

Gulares pouco maiores que os grânulos da região genial, aumentando progressivamente em tamanho até atingirem o dobro destes e tomarem conformação das ventrais. Gulares justapostas, lisas e arredondadas, às vezes com as bordas irregulares.

Dorsais lisas, imbricadas, arredondadas, diferenciando-se ligeiramente dos grânulos dorsais na região anterior e aumentando progressivamente de tamanho até o nível dos braços.

Volta da raiz do braço, com exceção da região anterior e ventral, recoberta por grânulos cônicos e arredondados ou alongados na região posterior. Lateralmente, as dorsais aumentam de tamanho progressivamente nos flancos, passando gradualmente a assumir a forma das ventrais, que são lisas e imbricadas, pouco maiores que as dorsais.

Fileiras de escamas dorsais variando entre 36 a 56, contadas do nível da margem anterior do braço até a margem anterior da perna. Escamas ventrais, contadas da mesma maneira, variando entre 33 a 42. Número de escamas em volta do corpo de 44 a 57.

Regiões anterior e dorsal do antebraço e braço recobertos por escamas lisas e fortemente imbricadas, do mesmo tamanho que as dorsais. Região posteroventral do antebraço e braço recoberta por grânulos pequenos, arredondados, com borda irregular e quase cônicos, semelhantes aos grânulos laterais do pescoço. Face ventral do braço recoberta por escamas pouco maiores, achatadas e irregulares. Coxa e perna com escamação semelhante à do antebraço e do braço.

Superfície palmar e plantar com escamas intumescidas, arredondadas, de borda irregular, justapostas e pouco menores que as do braço.

Estojo ungueal composto por cinco escamas, duas inferolaterais, duas medianas e uma supero-lateral. As inferolaterais são iguais em forma e tamanho, mais largas na região distal, que se aproximam ventralmente, encerrando a unha. A supero-lateral é de formato semelhante, porém menor. Junto com as medianas, forma a parte superior do estojo.

Tamanho dos dedos semelhante, porém primeiro dedo menor, seguido em tamanho pelo quinto, segundo, quarto e terceiro. Segundo artelho maior, e quinto menor. Primeiro, terceiro e quarto de tamanho semelhante.

Cabeça deprimida dorsoventralmente, largura pouco maior que a do pescoço, que é cilíndrico e pouco mais estreito que o corpo. Focinho mais afunilado, com região anterior romba.

Cauda curta, com escamas lisas, imbricadas, variando entre lanceoladas e arredondadas.

Face superior da cloaca com uma a três fileiras de oito a 14 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Escamas do mesmo tamanho daquelas da região interna da coxa.

Face inferior da cloaca com uma ou duas fileiras de 10 a 13 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Mesmo tamanho que as escamas da face superior.

Não há distinção de coloração entre jovens e adultos ou machos e fêmeas.

Morfometria

Comprimento total do corpo entre 15,67 e 52,42 mm. Comprimento da cauda de 13,49 a 27,43 mm. Cabeça com largura entre 2,87 e 4,95 mm.

Coloração em espécimes preservados

Coloração dorsal da cabeça, corpo e cauda variando de castanho, castanho acinzentado a quase negro. Há espécimes de colorido homogêneo e com padrão de manchas, que podem apresentar bastante variação (Figura 2).

Na cabeça podem estar manchas claras na face frontal do focinho, loreal, região interparietal e occipital. Pode estar presente um par de listras mais escuras laterais, da largura de dois grânulos, partindo da lateral da rostral, passando pela narina e terminando no início da órbita. Há exemplares que apresentam faixa mais clara transversal de largura de cinco grânulos na região pós-parietal, encaminhando-se para frente lateralmente e terminando na órbita e posteriormente pouco menos clara acompanha latero-dorsal do corpo até a região caudal. Manchas claras arredondadas também presentes nos joelhos e cotovelos e eventualmente ao longo de braços e pernas.

Ventre claro, podendo estar presentes algumas manchas pequenas e disformes (Figura 10).

Garganta clara, com poucas listras melanizadas esparsas ou não (Figura 11). Escamas labiais sem pigmentação nas laterais (Figura 12).

Figura 1. Mapa de relevo da região central do Brasil com a distribuição dos exemplares de *Coleodactylus brachystoma* estudados neste trabalho.

Figura 2. Vista dorsal de *Coleodactylus brachystoma*. À esquerda, padrão de coloração homogênea (Alcinópolis, CHUNB 27727) e à direita, indivíduo com manchas (Serra da Mesa MZUSP 81041).

Figura 3. Exemplar de Paranã, TO (MZUSP 88841) que apresenta duas faixas claras dorsolaterais que se encontram na região occipital. Notar o dorso do focinho que também é claro.

Figura 4. Gráfico das funções discriminates 1 e 2 para *Coleodactylus brachystoma* considerando-se cada localidade como uma OTU (numeradas de 1 a 21). Para referência às localidades, ver seção material e métodos do texto.

Figura 5. Gráfico das funções discriminantes 1 e 2 considerando-se quatro OTUs presentes em *Coleodactylus brachystoma*.

Figura 6. Gráficos de caixa (*boxplot*) para as variáveis que mais contribuem para a função discriminante 1 obtida na análise considerando-se as populações de *Coleodactylus brachystoma* em quatro OTUs. (VC = número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo; GSO = número de fileiras de escamas geniais contadas desde a segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita; CInf = número de escamas em contato com a primeira infralabial; CFe = comprimento do fêmur).

Figura 7. Frequência de ocorrência dos valores de escamas dorsais nas quatro OTUs de *Coleodactylus brachystoma*.

Figura 8. Frequência de ocorrência dos valores de escamas ventrais nas quatro OTUs de *Coleodactylus brachystoma*.

Figura 9. Vista dorsal e ventral do holótipo de *Coleodactylus brachystoma* (MZUSP 4055).

Figura 10. Vista ventral de *Coleodactylus brachystoma*. À esquerda, padrão de coloração homogênea (Alcinópolis, CHUNB 27727) e à direita, indivíduo com manchas (Serra da Mesa MZUSP 81041).

Figura 11. Detalhe da região anterior ventral de indivíduo de *Coleodactylus brachystoma* de Serra da Mesa (MZUSP 81041), evidenciando manchas da região gular.

Figura 12. *Coleodactylus brachystoma* de Alcinópolis (CHUNB 28084), mostrando a ausência de pigmentação na lateral das escamas labiais.

Figura 13. *Coleodactylus brachystoma* de Ponte Alta do Bom Jesus, TO (foto: Tiago Gomes).

APÊNDICE I – Lista dos exemplares de *Coleodactylus brachystoma* analisados, com respectivas localidades.

Coleodactylus brachystoma – Brasil.

Localidade	Coordenada	Número
Bahia		
<u>Formosa do Rio Preto</u> . Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins	-10.625,-46.134	MTR 14834; MTR 14968; PHV 2151; PHV 2171-2172
Goiás		
<u>Caiapônia</u> Serra Negra	-16.5, -52.167	MZUSP 75036
<u>Monte Alegre de Goiás</u>	-13.233, -47.167	MZUSP 69368
<u>Niquelândia</u>	-14.458 -48.466	MZUSP 90068
Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa	<u>Minacu</u> -13.533, -48.22; <u>Campinaçu</u> -13.867, -48.394 <u>Niquelandia</u> -14.022, -48.306	MRT 9756; MZUSP 79767-79772; MZUSP 80227 – 80238; MZUSP 80633-80644; MZUSP 81031-81043; MZUSP 81940; MZUSP 87239-87312; MZUSP 87314-87321; MZUSP 87323-87326; MZUSP 87328-87364; MZUSP 87368-87372; MZUSP 87375-87401; MZUSP 87757-87758.

		<p>Numeração de campo do resgate de fauna.</p> <p>5988; 6809; 18077; 18090-18091; 18094-18097; 18718; 22252; 22364; 22786; 22930-22931; 22934; 23646; 26283-26284; 26362; 26364; 28166; 32787; 32945-35844; 35984; 36959; 37072; 37195; 37197; 37200; 37205; 37216; 37305; 37327; 37564; 37579; 37581-37584; 37592; 37735-37736; 37738; 37743; 37745-37749; 37751-37752; 38144; 38147; 38153; 38161; 38166; 38169; 38363; 38373; 38377-38378; 38382; 38390; 38395; 38401-38402; 38662; 38664; 38668-38669; 38672-38673; 38684; 38707; 38714; 38718-38719; 38932; 38935; 39033; 39035; 39048; 39050; 39095; 39317; 39343-39345; 39348; 39352-39355; 39359; 39393; 39409; 39500-39501; 39595; 39604; 39656; 39715; 39727; 39762; 39764; 39779; 39781; 39784-39786; 39792-39793; 39834; 39889; 39926-39927; 39964; 40041-40043; 40045; 40051-40054; 40060-40061; 40074; 40084; 40096; 40128- 40130; 40217; 40329-40330; 40332-40334; 40377; 40406-40407; 40420; 40422- 40424; 40435; 40439-40440; 40533; 40565-40566; 40616; 40643; 40710; 40851-40852; 40854-40857; 40860; 40885; 40983; 40986; 40990; 40996-40999; 41001-41002; 41004 41006-41007; 41009; 41011; 41016-41018;</p>
--	--	--

		41020-41023; 41030-41034; 41066; 41080; 41094-41100; 41106-41107; 41111-41112; 41140; 41200; 41298; 41344-41345; 41401-41403; 41409-41410; 41420-41422; 41426-41427; 41432; 41470; 41480-41483; 41488-41489; 41491; 41539; 41629; 41633-41634; 41636; 41640-41641; 41643; 41649; 41651; 41653-41654; 41708; 41737-1738; 41740; 41837-41841; 41843; 41846-41847; 41849-41852; 41855-41860; 41863-41867; 41870-41881; 41887-41888; 41890-41892; 41895; 41905; 41907-41909; 41917; 41921-41923; 41972; 42015; 42018-42020; 42027-42028; 42031-42033; 42112; 42126-42129; 42131; 42146-42153; 42165; 42186; 42215; 42242-42243; 42251; 42291; 42294; 42345; 42347; 42421; 42472-42477; 42481; 42484; 42486; 42488-42493; 42496-42497; 42499- 42501; 42503-42509; 42512-42513; 42582- 42583; 42585-42586; 42588; 42643; 42654-42655; 42679; 42804-42805; 42807- 42808; 42840; 42845-42848; 42868; 42870-42871; 42900-42901; 42905; 42919; 42921-42922; 42926-42930; 42932; 42955; 43083; 43139; 43161; 43205; 43223; 43289-43305; 43308-43320; 43322; 43324- 43326; 43329; 43412-43414; 43419-43420; 43480-43484; 43487-43492; 43494; 43497- 43498; 43504; 43547; 43612; 43618; 43620-43621; 43736; 43749-43750; 43755;
--	--	--

		<p> 43799; 43866-43868; 43958-43960; 43968; 44027-44035; 44041-44054; 44056; 44058- 44062; 44065; 44100-44103; 44141; 44152; 44201; 44323; 44374; 44431- 44432; 44434; 44448-44451; 44459-44460; 44469-44470; 44506-44507; 44510; 44514; 44521; 44523-44528; 44549-44551; 44561; 44564-44571; 44573-44577; 44579-44588; 44613; 44620-44621; 44665; 44667; 44670-44672; 44691; 44769; 44777; 44866-44872; 44874-44875; 44899-44902; 44905; 44907-44910; 44916- 44918; 44922-44929; 44977-44978; 45020; 45027- 45028; 45040-45043; 45045-45047; 45064- 45067; 45069-45070; 45097; 45109; 45247; 45266-45267; 45389-45390; 45392- 45400; 45403; 45405-45406; 45431; 45434-45435; 45439; 45443-45446; 45460- 45463; 45465-45466; 45469-45470; 45473; 45475-45476; 45478; 45526-45529; 45537; 45541; 45544-45545; 45594; 45636-45640; 45642; 45657; 45670-45673; 45712-45717; 45720-45722; 45727-45728; 45736-45738; 45750-45751; 45756; 45762; 45764-45765; 45775; 45783; 45816-45817; 45909; 45934; 45936-45937; 45963-45964; 46062; 46076; 46078; 46088; 46090; 46170- 46174; 46176-46187; 46189-46197; 46222- 46243; 46314-46317; 46344-46347; 46366; 46372; 46448; 46481-46482; 46561; 46564-46565; 46641; 46727; 46729; </p>
--	--	---

		46734-46737; 46739; 46740-46741; 46750; 46757; 46761-46763; 46765-46769; 46771; 46777-46781; 46783; 46818-46821; 46825-46828; 46833-46835; 46837-46839; 46842-46843; 46850; 46859; 46882; 46890-46891; 46901-46905; 46913-46915; 46928; 46951-46954; 46957-46962; 46964-46969; 46979; 46988-46989; 46997-46999; 47046; 47051; 47143; 47150-47151; 47222; 47280; 47282; 47325; 47412; 47424; 47426; 47522; 47532; 47555; 47559; 47632-47633; 47736; 47877; 47895; 47914; 47941; 48009; 48044; 48078; 48138-48139; 48236; 48245; 48279; 48361; 48366; 48368; 48371; 48382; 48410; 48475; 48544; 48549; 48643; 48667; 48689; 48698; 48702; 48735; 48801; 48862; 48876; 48887; 48892; 49101; 49116; 49295; 49317; 49355; 49551; 49557; 49562; 49572-49573; 49577; 49627; 49688; 49704.
Mato Grosso		
<u>Barão de Melgaço.</u> Baía Chá Mariana	-16.3, -55.883	MZUSP 79395-79398
<u>Barão de Melgaço</u>	-16.179, -55.965	UFMT 4438; UFMT 4440; UFMT 4442
<u>Cuiabá</u>	-15.593, -56.087	UFMT 2325; UFMT 3537; UFMT 6114
<u>Itiquira</u>	17.213, -54.150	UFMT 4439

<u>Rondonópolis</u>	-16.471, -54.637	UFMT 1610
<u>Vale de São Domingos</u>	-15.285, -59.079	UFMT 4437
Mato Grosso do Sul		
<u>Aquidauana</u>	-20.467, -55.8	MZUSP 82534-82535
<u>Alcinópolis</u> . Fazenda Vista Bonita	-18.341, -53.703	CHUNB 27727; CHUNB 28080-28086; CHUNB 28088, CHUNB 30885
<u>Corumbá</u> . Fazenda Santa Fé	18.333, -55.8	MZUSP 79630-79632
<u>Corumbá</u> . Serra do Amolar	-17.94, -57.54	UFMT 1248; UFMT 1268; UFMT 1284; UFMT 1292-1293; UFMT 1305; UFMT 1310; UFMT 1314; UFMT 1318-1319.
<u>Sonora</u>	-17.562, -54.754	UFMT 4441
Piauí		
<u>Baixa Grande do Ribeiro</u> . Estação Ecológica de Uruçuí-Una	-8.88, -45.20	MZUSP 92194-92199
Tocantins		
<u>Almas</u> . Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins	-11.120, -46.787	MTR 14220
<u>Almas</u> . Estação Ecológica Serra	-11.179, -46.83	MTR 14310-14311

Geral do Tocantins		
<u>Almas</u> . Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins	-11.184,-46.844	MTR 14562
<u>Almas</u> . Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins	-11.124,-46.791	MTR 14621-14623; MTR 14662; MTR 14755; MTR14763
<u>Arraias</u> . Cana Brava	-12.901, -46.766	MZUSP 4055-4070
<u>Arraias</u> .Usina Hidrelétrica de Cana Brava	-12.901, -46.766	MZUSP 92676-92686
<u>Almas</u> . Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins	-11.147,-46.819	MTR 14688-14690; MTR 14762; MTR 14767-14768
<u>Mateiros</u> . Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins	-10.680,-46.151	MTR 14833; PHV 2150
<u>Mateiros</u> . Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins	-10.657,-46.258	PHV 2189.
<u>Mateiros</u>	-10.58, -46.426	MZUSP 94480
<u>Paraná</u>	-12.641, -47.793	MZUSP 88841-88844
<u>Ponte Alta do Tocantins</u> . Estação Ecológica Serra	-11.102,-46.766	MTR 14297

BIBLIOGRAFIA

- Albrecht, G. H. 1980. Multivariate analysis and the study of form with special reference to canonical variate analysis. **Am. Zool.** **20**: 679-693.
- Amaral, A. 1935. Estudos sobre lacertílios neotropicos. III. Um novo gênero e duas novas espécies de Geckonideos e uma nova raça de Amphisbaenideo, procedentes do Brasil Central. **Mem. Inst. Butantan, S. Paulo** **9**: 251-6
- Brandão, R. A. & P. C. Motta. 2005. Circumstantial evidences for mimicry of scorpions by the neotropical gecko *Coleodactylus brachystoma* (Squamata, Gekkonidae) in the Cerrados of central Brazil. **Phyllomedusa**, **4(2)**: 139-145.
- Burbrink, F. T. 2002. Phylogeographic analysis of the cornsnake (*Elaphe guttata*) complex as inferred from maximum likelihood and Bayesian analyses. **Mol. Phyl. Evol.**, **25**: 465–476.
- Cavalcanti, M. J. & P. R. D. Lopes. 1993. Análise morfométrica multivariada de cinco espécies de Serranidae (Teleostei: Perciformes). **Acta Biol. Leopold.** **15(1)**: 53-64.
- Colli, G., R. Bastos & A. Araujo. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In: Oliveira, P., R. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University, New York, pp. 223-241
- Freire, E. M. X. 1999. Espécie nova de *Coleodactylus* Parker, 1926 das dunas de Natal, Rio Grande do Norte, Brasil, com notas sobre as relações de dicromatismo sexual no gênero (Squamata, Gekkonidae). **Bol. Mus. Nac. nova Série (Rio de Janeiro)**, **399**: 1-14.
- Geurgas, S.; M. T. Rodrigues & C. Moritz. 2008. The genus *Coleodactylus* (Sphaerodactylinae, Gekkota) revisited: A molecular phylogenetic perspective. **Mol. Phyl. Evol.** **49**: 92-101.

- Highton, R., G. C. Maha & L. R. Maxson. 1989. Biochemical evolution in the slimy salamanders of the *Plethodon glutinosus* complex in the eastern United States. **Illinois Biol. Monographs.**, **57**: 1–153.
- Jockusch, E. L. & D. B. Wake, 2002. Falling apart and merging: diversification of slender salamanders (Plethodontidae: *Batrachoseps*) in the American West. **Biol. J. Lin. Soc.**, **76**: 361–391.
- Leaché, A. D. & T. W. Reeder. 2002. Molecular systematics of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. **Syst. Biol.**, **51**: 44–68.
- Miranda-Ribeiro, A. 1937. *Sphaerodactylus pfrimeri*. **O Campo X-1937**: 46-7. (Reimpresso em Arq. Mus. nac. Rio de J. 42).
- Nogueira, C. C. 2006. Diversidade e Padrões de Distribuição da Fauna de Lagartos do Cerrado. Tese (Doutorado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 295 pp.
- Pavan, D. 2007. Assembléias de répteis e anfíbios do Cerrado ao longo da bacia do rio Tocantins e o impacto do aproveitamento hidrelétrico da região na sua conservação. Tese (Doutorado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 404 pp.
- Tabachnick, B. G. & I. S. Fidell. 2001. *Using Multivariate Statistics*. Ally & Bacon. Needham Heights. 966 pp.
- Uetanabaro, M., F. L. Souza, P. L. Filho, A. F. Beda & R. A. Brandão. 2007. Anfíbios e répteis do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. **Biota Neotropica**. **7(3)**: 279-289.
- Vanzolini P. E. 1957. O gênero *Coleodactylus* (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Dep. de Zool. (São Paulo)**, **13** (1): 1-17.
- Vanzolini, P. E. 1968a. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (sáuria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17** (1): 1-84.
- Vanzolini, P. E. 1968b. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17** (2): 85-112.

Capítulo 4: Os *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis*

ABSTRACT

Coleodactylus septentrionalis geographical distribution includes open areas from East of Venezuela to West of Surinam and North of State of Roraima, Brazil, including distributional gaps between these areas. In this study we analyzed the external morphology of 401 *C. septentrionalis* individuals from 12 localities, totalizing more than 60 characters analyzed. We present herein the description of two new species and therefore our results indicate that recent taxonomy of the species must be modified in order to incorporate three species in the clade, as already suggested by Geurgas et al. (2008). *Coleodactylus septentrionalis* designation should be restricted to populations from Ilha de Maracá. Two new species occur at Roraima, one in Normandia and the other at northeastern of this State. The species can be diagnosed by the coloration pattern, length of the first infralabial scale, number of genials scales that were counted from the posterior margin of the first infralabial to the posterior margin of the opposite one; number of infralabials; number of scales in contact with the first infralabial; number of granules rows from the end of bucal commissure to the anterior border of the ear; and number of ventrals. The characters studied that present the most evident variation are the number of infralabials and the size of the first infralabial, highlighting differences mainly observed in individuals from Normandia municipality.

RESUMO

Coleodactylus septentrionalis ocorre em áreas abertas estendendo-se do leste da Venezuela ao oeste do Suriname e norte de Roraima, com lacunas de distribuição entre as áreas. Neste trabalho foi realizada a análise da morfologia externa de 401 exemplares de *C. septentrionalis* distribuídos em 12 localidades, totalizando mais de 60 caracteres. O resultado indicou que, como sugerido por Geurgas e col. (2008), o modelo taxonômico atual de *C. septentrionalis* precisa ser modificado, uma vez que o clado reúne três espécies, sendo duas novas descritas neste estudo. *Coleodactylus septentrionalis* designa a população da Ilha de Maracá, e há duas novas espécies para o Estado de Roraima: uma para Normandia e outra para o nordeste do Estado.

As diferenças entre as espécies estão relacionadas com o padrão de colorido do corpo, comprimento da primeira escama infralabial; número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra; número de escamas infralabiais; número de escamas em contato com a primeira infralabial, número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura bucal até a borda anterior do ouvido e número de fileiras de escamas ventrais. Os caracteres que apresentam variação mais evidente são o número de escamas infralabiais e o tamanho da primeira infralabial, que destacam os indivíduos de Normandia.

INTRODUÇÃO

Até 1935, o único representante do gênero *Coleodactylus* conhecido da região amazônica era *C. amazonicus*. Foi neste ano que Parker identificou uma fêmea proveniente das Serras de Pacaraima, na Guiana, como pertencente a *C. meridionalis*, espécie conhecida da Mata Atlântica. Uma das características usadas na identificação do exemplar foi a presença de dorsais lisas, em contraposição às carenadas de *C. amazonicus*. Embora não tenham restado dúvidas quanto à sua identificação, o autor registra sua curiosidade em um caso de disjunção de mais de 3.000km entre o espécime coletado e aquele da localidade tipo.

Tal evento também causou estranheza a Vanzolini (1957), que comenta ser este talvez um dos casos mais relevantes de disjunção da fauna neotropical. No trabalho, o autor dispunha de uma fêmea procedente de Surumu, no Estado de Roraima, a qual também atribuiu a *C. meridionalis* ao compará-la com dois machos atlânticos da espécie. Mesmo não encontrando caracteres que permitissem reconhecer o exemplar de Surumu como uma nova espécie, o autor registra as poucas diferenças deste, restritas basicamente ao formato da cabeça, em relação àqueles da Mata Atlântica e conclui que mesmo que o táxon viesse a ser dividido, o problema zoogeográfico continuaria desafiador porque as espécies seriam irmãs.

Ainda segundo Vanzolini, a explicação para a distribuição disjunta do táxon seria o deslocamento por *C. amazonicus* das populações de *C. meridionalis*, que inicialmente ocupavam toda a hiléia e passaram a habitar regiões mais periféricas. Essa mesma explicação recebe lugar nos trabalhos subseqüentes do autor (1968a, b, 1980).

Nos anos seguintes, as amostras das populações amazônicas dos *Coleodactylus* spp. com escamas dorsais lisas continuaram a ser escassas. Outros dois exemplares foram notificados independentemente por Donoso-Barros (1968) e

Rivero-Blanco (1968) para o Estado Bolívar, na Venezuela. Os dois autores não deram destaque às possíveis diferenças encontradas e seguiram a identificação de Parker.

A amostra seguinte com maior número de exemplares foi a da Ilha de Maracá, no município de Amajari, RR, analisados por Vanzolini em 1980. Na ocasião o autor dispunha de cinco exemplares de *C. meridionalis* que ocorriam ao norte da Amazônia, sendo quatro da Ilha de Maracá e um de Surumu, e 26 de *C. meridionalis* do nordeste brasileiro. Nos exemplares de Roraima, as fileiras de ventrais contadas da margem anterior do braço até a da perna variavam de 29 a 32 e com relação à coloração, apresentavam três pares de manchas claras transversais de cada lado do dorso, enquanto os do nordeste brasileiro apresentavam de 34 a 46 ventrais e o dorso uniformemente colorido.

O padrão de coloração distinta, entretanto, só foi registrado para os espécimes da Ilha de Maracá. O exemplar da Guiana, segundo descrição fornecida a Vanzolini (1980), não apresenta o padrão de manchas claras, mas sim um par de faixas marrons dorsolaterais longitudinais, que se tornam mais evidentes na base da cauda. O autor ainda comenta que o exemplar de Surumu pode estar descolorido por sua má preservação e não há menção ao colorido do corpo para os demais exemplares. Essa falta de comentários dos outros autores e a diferença de coloração do exemplar de Parker levou Vanzolini a supor que talvez o padrão encontrado naqueles da Ilha de Maracá não ocorresse nos demais *C. meridionalis*, e assim restou-lhe a dúvida de se eles poderiam pertencer a um novo táxon.

Diante das diferenças no número de fileiras de escamas ventrais e no padrão de coloração no dorso, Vanzolini descreveu *Coleodactylus septentrionalis*, com base nos exemplares então atribuídos a *C. meridionalis* da Amazônia setentrional. Assim como seus congêneres *C. septentrionalis* habita o folhiço de matas úmidas de dossel fechado até formações mais méxicas (Vanzolini, 1980; Ávila-Pires 1995).

Em 1985, Hoogmoed registra um único exemplar para o Suriname, área de ocorrência de *C. amazonicus*, cujo padrão de colorido dorsal apresenta semelhança

com o da Guiana, e compartilhou da suspeita de Vanzolini. O que mais chama atenção no trabalho de Hoogmoed, contudo, é a raridade de *C. septentrionalis* em região de simpatria com *C. amazonicus*, sendo este registro o limite leste conhecido de distribuição da espécie, que se estende do leste da Venezuela ao oeste do Suriname e norte de Roraima, com lacunas de distribuição entre as áreas (Vanzolini, 1980; Hoogmoed, 1985; Avila-Pires, 1995).

Mesmo diante do padrão de distribuição disjunta e da suspeita de Vanzolini (1980) e Hoogmoed (1985) sobre a possibilidade de haver mais de um táxon sob o nome de *C. septentrionalis*, novos estudos com base em morfologia sobre a taxonomia da espécie não foram realizados.

A próxima discussão sobre a sistemática de *C. septentrionalis* deu-se no trabalho de Geurgas e col. (2008), com a publicação de uma proposta molecular de relacionamento com base em um gene mitocondrial (16S) e dois genes nucleares (*c-mos* e *RAG-1*) de três populações da espécie que ocorrem em Roraima. Nesse estudo, *C. septentrionalis* aparece como um grupo monofilético, sustentado pela deleção de seis pares de base do gene nuclear *RAG-1*. Os autores sugerem que a espécie consiste em um agrupamento que reúne três clados, um deles composto pela população do município de Normandia, localidade que faz divisa com a Guiana, outro pelas populações da Ilha de Maracá e o terceiro pela população de Boa Vista.

O clado de Normandia teria sido o primeiro a divergir, há cerca de 23,1 milhões de anos ($\pm 5,2$), e os clados da Ilha de Maracá e de Boa Vista teriam sofrido diferenciação no Plioceno há 3,5 milhões de anos ($\pm 1,9$). A datação publicada pelos autores contrapõe-se à idéia de Vanzolini (1957), que supôs diferenciação no Quaternário, e acrescentou que a história recente do grupo é em parte justificada pelo grande conservatismo morfológico entre as populações. Mesmo considerando a enorme diferença entre as idades de divergência entre as duas propostas e as possíveis incorreções que podem estar associadas às datações moleculares, a hipótese de Geurgas e col. (2008) é o único modelo de relacionamento feito com base

cladista, e é nele que as explicações de cunho biogeográfico devem se pautar. Admitindo-se a hipótese desses autores, o caso de morfologia conservada no grupo torna-se ainda mais desafiador e causa questionamentos sobre porquê as diferenças acumuladas molecularmente há tanto tempo ainda não terem se refletido mais obviamente na morfologia externa desses animais.

A proposta molecular de Geurgas e col. (2008), as observações de possíveis variações no padrão de colorido nas populações de *C. septentrionalis* e o aumento de amostras de exemplares da espécie indicaram a necessidade de um estudo taxonômico a fim de esclarecer se a diversidade do grupo está subestimada. Assim, este capítulo apresenta o estudo taxonômico com base nas variações de morfologia externa encontradas nas populações do complexo *C. septentrionalis*, a fim de testar as congruências com os resultados atuais firmados com base em dados moleculares.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram examinados 401 exemplares de *Coleodactylus septentrionalis* provenientes de 12 localidades. Dos espécimes, 217 foram utilizados nas análises estatísticas. O material faz parte do acervo herpetológico das Coleções Herpetológicas do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), além de exemplares ainda não incorporados em coleção, sob as etiquetas de campo MRT (Miguel Trefaut Rodrigues) (Apêndice I).

As coordenadas geográficas das localidades foram levantadas dos catálogos das coleções ou fornecidas pelos coletores dos espécimes. O mapa de distribuição do complexo *septentrionalis* foi produzido com auxílio do programa Arcview 3.2. Nele estão plotadas localidades cujos exemplares foram aqui examinados. A seguir estão elencados os caracteres morfométricos, merísticos e qualitativos investigados. Foram considerados nas análises, entretanto, aqueles tradicionalmente utilizados em estudos taxonômicos de lagartos e outros que se mostraram informativos numa avaliação prévia.

Caracteres morfométricos

Os dados de medidas de escamas foram tomados sob microscópio estereoscópico com ocular milimetrada (Motic SMZ – 168 series). Os demais foram tomados com auxílio de paquímetro digital Mitutoyo IP65, de resolução 0,01/0.0005”.

Os caracteres morfométricos foram registrados em milímetros.

- 1- Comprimento rostro-cloacal (CRC) - medido da margem anterior do focinho até a abertura da cloaca;
- 2- Comprimento do tronco (CTr) - medido da margem anterior da cintura peitoral até a abertura da cloaca;

- 3- Largura da cabeça (LCab) - medida em sua maior largura;
- 4- Comprimento do fêmur (CFe);
- 5- Comprimento da tíbia/fíbula (CTi);
- 6- Largura da base da cauda (LBC);
- 7- Comprimento da cauda (CCa) - medido desde a abertura cloacal até a ponta da cauda. Foram considerados apenas os exemplares com cauda não mutilada e não regenerada;
- 8- Comprimento da primeira escama supralabial (CSu);
- 9- Comprimento da primeira escama infralabial (CIn);
- 10- Largura da escama rostral (LRO);

Caracteres merísticos

Estão elencados a seguir todos os caracteres merísticos analisados. Os utilizados na análise estão com a abreviatura respectiva ao lado (ver figura 1 do Capítulo 2).

1. Número de fileiras de escamas dorsais (Do) - contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna;
2. Número de fileiras de escamas ventrais (Ve) - contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna;
3. Número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo (VC);
4. Número de escamas supralabiais (SL);
5. Número de escamas infralabiais (IL) - foram contadas aquelas até a altura do final das supralabiais, pois, a partir desse ponto, em muitos casos há dúvida se há presença de escama ou grânulo aumentado;
6. Número de grânulos entre os frontonasais (ENas);
7. Número de grânulos ao redor da escama nasal;
8. Número de grânulos em contato com a primeira escama supralabial;

9. Número de grânulos pós-nasais (PNas) - contados a partir do primeiro pós-nasal até a margem anterior da órbita;

10. Número de fileiras de grânulos do focinho contados da margem posterior da primeira supralabial à outra;

11. Número de fileiras de grânulos do focinho contados em linha reta desde o pós-rostral até a transversal anterior à órbita;

12. Número de escamas da face interna da aba supraciliar;

13. Número de escamas da face externa da aba supraciliar;

14. Número de grânulos da face interna da aba supraciliar;

15. Número de grânulos da face externa da aba supraciliar;

16. Número de fileiras de grânulos orbitais entre o final da última escama da aba supraciliar até a borda interna da órbita;

17. Número de fileiras de grânulos e escamas desde a margem posterior da mancha occipital à margem anterior do braço (MCB);

18. Número de fileiras de grânulos presentes na mancha occipital – contadas na região mediana da mancha;

19. Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura labial até a borda anterior do ouvido (CO);

20. Número de grânulos à volta do ouvido;

21. Número de escamas pós-sinfisais (PSin);

22. Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita (GSO);

23. Número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra (GI);

24. Número de escamas em contato com a primeira infralabial (CInf);

25. Número de lamelas do dedo 4;
26. Número de fileiras de escamas ao longo do dedo 4;
27. Número de fileiras de escamas ao redor do dedo 4;
28. Número de escamas do estojo ungueal;
29. Número de fileiras de escamas da base da palma da mão;
30. Número de fileiras longitudinais de escamas do dorso da mão;
31. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do braço;
32. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do braço;
33. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do antebraço;
34. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do antebraço;
35. Número de fileiras de escamas reduzidas na margem superior da cloaca;
36. Número de fileira de escamas da margem superior da cloaca;
37. Número de fileiras de escamas reduzidas na margem inferior da cloaca;
38. Número de escamas da margem inferior da cloaca;
39. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da coxa;
40. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da coxa;
41. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da perna;
42. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da perna;
43. Número de fileiras de escamas presentes na região mediana da mancha da coxa – contadas transversalmente;
44. Número de fileiras de escamas ao longo do artelho 4;
45. Número de fileiras de escamas ao redor do artelho 4;
46. Número de lamelas do artelho 4.

Caracteres qualitativos

Os caracteres qualitativos consistiram na verificação da presença ou ausência de escama no meio da região mediana da rostral e análise do formato e tamanho relativo dos grânulos presentes no focinho e das escamas sinfisal, rostral, supralabiais, infralabiais, pós-sinfisais, geniais, presentes na aba supraciliar, dorsais, ventrais, do estojo ungueal, da palma da mão, da planta do pé, do braço, do antebraço, da coxa, da perna, caudais e cloacais. Foram avaliados também o padrão de pigmentação do corpo e da íris.

Análise estatística

As análises estatísticas foram realizadas com auxílio do programa SPSS 17.0 para Windows, e para todos os testes descritos foi adotado um nível de significância de 5%.

Para verificar a existência de dimorfismo sexual entre os indivíduos, foi feita análise qualitativa em busca de caracteres diagnósticos entre os sexos e também foi realizado para os caracteres morfométricos um teste *t*-Student. Nesta análise foram considerados 28 indivíduos da Ilha de Maracá, sendo 15 machos e 13 fêmeas, tendo sido os machos identificados pela presença de hemipênis, e as fêmeas pela ausência de hemipênis ou presença de ovos. As análises mostraram que não há diferenças entre machos e fêmeas, e por isso os indivíduos foram tratados em conjunto.

As espécies de *Coleodactylus* são consideradas crípticas, e portanto, a busca por diferenças entre as populações torna-se um trabalho mais custoso. Assim, tendo em mãos muitos dos exemplares utilizados por Geurgas e col. (2008) em sua proposta de filogenia molecular, foi permitida a análise minuciosa dos espécimes (tabela 1). A árvore foi utilizada como apoio por indicar em quais populações poderiam ser encontradas diferenças morfológicas.

Tabela 1. Exemplares de *C. septentrionalis* utilizados no estudo de Geurgas e col. (2008) *. Todos eles foram analisados no presente trabalho.

Localidade	Exemplares analisados
Amajari, RR. Ilha de Maracá	MRT 9782; MRT 9789
Boa Vista, RR	MRT 9795-9796
Normandia, RR. Rio Maú	MRT 9808-9809

* No trabalho original os números de campo dos exemplares estão designados como MTR, porém a grafia correta é MRT.

Após a análise prévia, os exemplares foram observados e comparados dentro das localidades para detectar possíveis casos de simpatria, e então observados e comparados entre localidades, de acordo com a proximidade geográfica. De acordo com as diferenças encontradas previamente na avaliação dos caracteres qualitativos e quantitativos, as amostras foram então divididas em OTUs (*Operational Taxonomic Units*).

A fim de testar a validade das OTUs e ressaltar as diferenças entre elas, foi realizada uma análise discriminante para caracteres morfométricos e merísticos (Tabachnick & Fidell, 2001). A análise discriminante canônica foi escolhida porque permite maximizar a separação entre as OTUs e indicar as variáveis que mais contribuem para a discriminação entre os grupos (Albrecht 1980; Cavalcanti & Lopes 1993). Os escores dos indivíduos foram projetados no espaço reduzido dos eixos canônicos, permitindo determinar graficamente os padrões de discriminação entre as OTUs consideradas.

Os valores merísticos faltantes (*missing values*) foram substituídos pela média dos valores do determinado caráter dentro daquela OTU. Para remover o efeito do tamanho do corpo, foram calculados os resíduos de regressão linear entre cada variável morfométrica e o comprimento rostro-cloacal. Assim, jovens e adultos também foram tratados em conjunto.

Foi realizada análise discriminante por passos para identificar os caracteres que apresentaram associação significativa às OTUs (Tabachnick & Fidell 2001). As diferenças entre os agrupamentos foram analisadas através de funções discriminantes canônicas. A significância das classificações foi testada por meio de um teste de probabilidade posterior de estimativa de erros por validação cruzada (*crossvalidation*).

Os caracteres utilizados na análise discriminante são apresentados sob a forma descritiva, com os valores mínimo, máximo e de média e desvio padrão. Os caracteres que indicaram diferença entre as OTUs foram apresentados também sob gráficos do tipo caixa (*boxplot*).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Quatrocentos e um exemplares de *C. septentrionalis* de 12 localidades foram investigados com relação a caracteres qualitativos (forma, tamanho e colorido de escamas/grânulos) e quantitativos, abrangendo estes 10 morfométricos e 46 merísticos. Dos últimos, foram considerados informativos os morfométricos e 13 merísticos. Esses foram os caracteres utilizados na análise descritiva e discriminante. Os demais dados merísticos estão apresentados apenas como registro de variação (tabela 2).

Tabela 2. Amplitude de variação para os caracteres merísticos que não apresentaram variação informativa nos *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis*.

Número de grânulos ao redor da escama nasal	2 – 3
Número de grânulos em contato com a primeira escama supralabial	2 – 4
Número de fileiras de grânulos do focinho contados da margem posterior da primeira supralabial à outra	13 – 16
Número de fileiras de grânulos do focinho contados em linha reta desde o pós-rostral até a transversal anterior à órbita	5 – 7
Número de escamas da face interna da aba supraciliar	2 fileiras; 4-5 escamas em cada.
Número de escamas da face externa da aba supraciliar	4-6
Número de grânulos da face interna da aba supraciliar	4-6

Número de grânulos da face externa da abra supraciliar	4-7
Número de fileiras de grânulos orbitais entre o final da última escama da aba supraciliar até a borda interna da órbita	23 - 28
Número de fileiras de grânulos presentes na mancha occipital	3 – 7
Número de grânulos em volta do ouvido	9 - 13
Número de lamelas do dedo 4	6
Número de fileiras de escamas ao longo do dedo 4	7 – 9
Número de fileiras de escamas ao redor do dedo 4	4
Número de escamas do estojo ungueal	5
Número de fileiras de escamas da base da palma da mão	5 – 7
Número de fileiras longitudinais de escamas do dorso da mão	8 – 10
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do braço	9 – 13
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do braço	12 – 16
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do antebraço	12 – 14
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do antebraço	14 – 17
Número de fileiras de escamas reduzidas na margem superior da cloaca	2 – 3
Número de fileira de escamas da margem superior da cloaca	1 - 3 fileiras; 8 - 14 escamas cada
Número de fileiras de escamas reduzidas na margem inferior da cloaca	1 – 2

Número de escamas da margem inferior da cloaca	1 - 2 fileiras; 10 - 13 escamas cada
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da coxa	10 – 13
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da coxa	9-11
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da perna	13 – 16
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da perna	7 – 9
Número de fileiras de escamas presentes na região mediana da mancha da coxa – contadas transversalmente	8 – 11
Número de fileiras de escamas ao longo do artelho 4	8
Número de fileiras de escamas ao redor do artelho 4	4
Número de lamelas do artelho 4	8

A avaliação da morfologia externa permitiu a identificação de três OTUs no clado *C. septentrionalis*. A primeira OTU é formada por exemplares da Ilha de Maracá, em Amajari, (OTU Maracá), localidade tipo da espécie, a segunda, por indivíduos de Normandia (OTU Normandia), de ambos os lados do Rio Maú, e a terceira, pelos espécimes das demais localidades (Figura 1). A maioria dos exemplares da terceira OTU provém de Boa Vista, e por simplificação, o grupo foi denominado OTU Boa Vista. Determinadas as unidades taxonômicas, foi realizada a análise estatística de 217 exemplares. O resultado da análise discriminante canônica indicou a ocorrência clara de três OTUs em *C. septentrionalis*, que concordaram com a avaliação prévia (Figura 2).

Foram utilizadas na análise as duas primeiras funções discriminantes, que juntas respondem por 100% da variância da amostra. Com autovalor de 6.173 e explicando 62,4% da variância da amostra, a função discriminante 1 separa a OTU Normandia das

duas outras OTUs, e a função discriminante 2, com autovalor de 3.721 e explicando 37,6% da variância, separa as OTUs Maracá e Normandia da OTU Boa Vista (Tabela 3). Os caracteres que mais colaboram para a função 1 são o valor residual do comprimento da primeira escama infralabial (CIn; coeficiente -.413) (Figura 3), o número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra (GI; coeficiente -.340), o número de escamas infralabiais (IL; coeficiente .795) e o número de escamas em volta do meio do corpo (VC; coeficiente .572). Na função discriminante 2, os caracteres mais relevantes são o número de escamas em contato com a primeira infralabial (CInf; coeficiente .610), número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura bucal até a borda anterior do ouvido (CO; coeficiente .535), o número de fileiras de escamas ventrais (Ve; coeficiente -.376) e o valor residual do comprimento da primeira escama infralabial (CIn; coeficiente -.305).

Tabela 3. Coeficientes padronizados das funções canônicas discriminantes.

	Função	
	1	2
CInf	.109	.610
GI	-.340	.217
CO	.119	.535
Ve	.130	-.376
VC	.572	.405
IL	.795	-.188
GSO	.247	.185
CRC	-.083	.343
CIn	-.413	-.305

A classificação dos indivíduos nas três OTUs teve grande porcentagem de acerto (Tabela 4). O primeiro agrupamento teve 97,9% de casos corretamente distribuídos, o segundo, 97,5% e o terceiro, 100%, resultando em 98,1% de acertos no total das classificações.

Tabela 4. Resultados da classificação*.

		Membro previsto do grupo			Total
		1	2	3	
Classificação original	Maracá	94	2	0	96
	Boa Vista	1	39	0	40
	Normandia	0	0	20	20
%	Maracá	97.9	2.1	.0	100.0
	Boa Vista	2.5	97.5	.0	100.0
	Normandia	.0	.0	100.0	100.0

*.98.1% dos agrupamentos originais foram corretamente classificados

Dentre os caracteres apontados na análise discriminante, não são todos que claramente definem um ou outro grupo. Os gráficos do tipo caixa (*boxplot*) (Figuras 4 e 5) e as análises descritivas (Tabela 5) auxiliam na compreensão do resultado. No caso das variáveis apontadas da função discriminante 1 (Figura 2), que isola a OTU Normandia das demais, são três as que melhor separam a unidade (Cln - comprimento da primeira escama infralabial; GI - número de fileiras de escamas geniais contadas da

margem posterior da primeira infralabial à outra e IL - número de escamas infralabiais). A variável VC (número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo), que seria a quarta com maior peso na função, apresenta uma sutil sobreposição de valores com a OTU Boa Vista, além de alguns casos de *outliers*. Os dados descritivos de média e desvio padrão para o caráter confirmam essa sobreposição, indicando que a variável mostra uma tendência a diferenciação na OTU, mas não é diagnóstica para o grupo. Os caracteres Cln e GI também apresentam pequena sobreposição entre as OTUs no *boxplot*, entretanto, os valores de média e desvio padrão esclarecem a contribuição das variáveis, tornando-as seguras como diagnósticas.

Na função discriminante 2 foram levantadas também quatro variáveis que melhor separam as OTUs Boa Vista e Maracá entre si e entre a OTU Normandia. A análise do gráfico das funções discriminantes evidencia que a separação entre os grupos é sutil, o que também pode ser verificado nos *boxplots* (Figura 6). Ao considerar ainda os valores de média e desvio padrão, observa-se que dentre as variáveis, a única que diagnostica diferenças entre os grupos é Clnf (número de escamas em contato com a primeira infralabial), embora CO (número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura bucal até a borda anterior do ouvido) também indique fortemente o isolamento da OTU Boa Vista, apesar de apresentar pequena justaposição. A variável Ve (número de fileiras de escamas ventrais) indica tendência de separação da OTU Boa Vista da OTU Maracá, mas apresenta sobreposição dos valores de média e desvio padrão entre as duas OTUs. A quarta variável que participa com maior peso na função discriminante 2, Cln, estaria contribuindo para a diferenciação da OTU Maracá, e neste caso a sobreposição de valores de média e desvio padrão em relação à OTU Boa Vista é ainda maior.

Embora a caracterização dos agrupamentos tenha ficado evidente pelas análises estatísticas, notamos que em todos os gráficos existem indivíduos *outliers*. Além disso, todas as variáveis apresentam valores cuja amplitude de variação não permite o isolamento de nenhuma OTU. Há casos em que os valores extremos (máximo e mínimo) permitem a identificação do exemplar, mas na grande maioria, não. Assim, a identificação dos indivíduos só poderá ser feita considerando mais de um caráter.

Tabela 5: Análise descritiva para os valores de caracteres merísticos e morfométricos (em mm) das três OTUs com valores de média, desvio padrão, mínimo e máximo. (CRC = comprimento rostro-cloacal; CTr = comprimento do tronco; LCab = largura da cabeça; CFe= comprimento do fêmur; CTi = comprimento da tíbia/fíbula; LBC = largura da base da cauda; CCa = comprimento da cauda; CSu = comprimento da primeira escama supralabial; CIn = comprimento da primeira escama infralabial; LRo = largura da escama rostral; Do = número de fileiras de escamas dorsais; Ve = número de fileiras de escamas ventrais; VC = número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo; SL = número de escamas supralabiais; IL = número de escamas infralabiais; ENas = número de grânulos entre os nasais; PNas = número de grânulos pós-nasais; MCB = número de fileiras de grânulos e escamas desde a margem posterior da mancha cefálica à margem anterior do braço; CO = número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura bucal até a borda anterior do ouvido; PSin = número de escamas pós-sinfisais; GSO = número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita; GI = número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra; CInf = número de escamas em contato com a primeira infralabial).

Variável	Mín.	Máx.	Média	Desvio padrão	N
CRC	10,3	29,17	21	5,39	95
CTr	5,1	18,52	12,13	3,6	93
LCab	2,1	5,21	3,68	0,74	97
CFe	0,7	4,14	2,66	0,81	93
CTi	0,6	3,45	2,15	0,65	93
LBC	1	3,49	2,23	0,64	93
CCa	6,56	23,76	15,11	3,93	50
CSu	1,1	3	2,13	0,44	101
CIn	2,4	6,4	3,54	0,73	101
LRo	1,9	4,2	3,37	0,5	101

Do	38	46	41,97	2,11	67
Ve	30	39	34,22	2,09	63
VC	40	47	43,63	1,7	56
SL	4	5	4,35	0,48	100
IL	2	4	2,99	0,21	100
ENas	1	3	1,54	0,52	100
PNas	5	7	6,31	0,63	93
MCB	21	31	25,25	2,1	71
CO	13	18	15,72	0,73	91
PSin	2	4	2,99	0,42	99
GSO	7	14	8,93	1,47	90
GI	10	19	14,65	1,53	98
CInf	4	9	5,46	0,89	100

OTU Boa Vista

Variável	Mín.	Máx.	Média	Desvio padrão	N
CRC	14,21	28,34	23,08	3,75	73
CTr	7,03	17,73	13,33	2,65	71
LCab	2,19	5	3,96	0,63	74
CFe	1,75	4,9	3,01	0,59	67
CTi	1,6	3,44	2,32	0,45	38

LBC	1,4	3,57	2,64	0,50	61
CCa	10,96	23,1	16,53	2,91	32
CSu	1,1	2,9	1,98	0,42	42
CIn	2,1	4,4	3,31	0,63	42
LRo	2,4	4	3,33	0,42	42
Do	38	45	41,30	1,69	23
Ve	30	37	32,76	1,96	25
VC	43	52	46,42	1,89	19
SL	4	5	4,30	0,46	44
IL	2	3	2,95	0,21	44
ENas	0	2	1,08	0,42	39
PNas	6	8	6,57	0,57	30
MCB	21	28	24,60	1,73	25
CO	15	25	19,14	3,07	37
PSin	3	4	3,13	0,34	39
GSO	9	12	9,83	0,83	23
GI	13	20	15,92	1,48	39
CInf	6	9	7,40	0,86	42

OTU Maracá

Variável	Mín.	Máx.	Média	Desvio padrão	N
CRC	12,8	25,15	21,52	3,37	22

CTr	6,46	14,92	12,22	2,41	21
LCab	2,18	4,77	3,68	0,53	22
CFe	1,86	3,08	2,55	0,38	21
CTi	1,27	2,5	2,03	0,29	21
LBC	1,38	2,95	2,21	0,58	13
CCa	15	17,2	15,98	1,08	4
CSu	1,6	2,9	2,42	0,31	22
CIn	3,5	6,3	4,79	0,62	22
LRo	2,2	4,6	3,33	0,53	23
Do	37	44	40,52	2,16	21
Ve	29	37	32,39	2,31	23
VC	38	48	40,56	2,28	18
SL	4	5	4,04	0,20	25
IL	1	3	1,88	0,44	25
ENas	1	2	1,48	0,51	25
PNas	6	7	6,46	0,51	24
MCB	22	28	25,47	1,55	17
CO	15	19	17,52	1,05	25
PSin	2	3	2,96	0,20	25
GSO	8	12	10,00	1,19	25
GI	16	25	20,40	1,98	25
CInf	7	9	7,75	0,68	24

OTU Normandia

Com relação aos caracteres qualitativos, poucas variações foram observadas. Os grânulos do focinho variam em tamanho, assim como o tamanho de todas as manchas do corpo. Destaque maior merece a escama sinfisal, que apresenta variação na abertura do ângulo das bordas laterais e no grau de concavidade da borda distal.

A nova taxonomia do complexo *septentrionalis*

Tanto os resultados das análises mostraram concordância entre si quanto os agrupamentos apresentam coerência geográfica. Diante desse cenário e da concordância com os dados genéticos previamente obtidos, opto pela caracterização de cada OTU como uma espécie válida.

A localidade tipo de *C. septentrionalis* é a Ilha de Maracá, e como a OTU Maracá compreende somente exemplares dessa população, a espécie compreenderá os indivíduos da região. As duas demais unidades taxonômicas serão novas espécies, sem nomes disponíveis na literatura.

O trabalho de descrição da espécie (Vanzolini, 1980) apesar de caracterizar bem o táxon, incluiu uma amostra de apenas quatro exemplares. Deste modo, alguns detalhes das descrições, como a variação no padrão de coloração do corpo, ficaram incompletos. Por este motivo e para haver padronização com a descrição das duas novas espécies do complexo, optei por fazer a redescrição da espécie. A seguir estão, portanto, a diagnose e redescrição de *Coleodactylus septentrionalis* e a diagnose e descrição das duas espécies novas.

***Coleodactylus septentrionalis* Vanzolini, 1980**

(Figuras 3; 7-11)

***Coleodactylus septentrionalis*:** Vanzolini, 1980: 2. Descrição. (Holótipo MZUSP 52866, localidade tipo: Ilha de Maracá, Roraima, Brasil).

***Coleodactylus septentrionalis*:** Hoogmoed, 1985: 2 (parte). Revisão.

***Coleodactylus septentrionalis*:** Ávila-Pires, 1995: 251 (parte). Revisão.

Holótipo: MZUSP 52866, macho. Brasil, Roraima, Ilha de Maracá. Coletado em 24.nov.1978 por J. Salem (Figura 7).

Parátipos: MZUSP 52867, macho e MZUSP 52868, fêmea, coletados na mesma localidade e data do holótipo. MZUSP 52864, macho. Brasil, Roraima, Ilha de Maracá; coletado em 19 nov.1978 por V. Campbell.

Localidade tipo: Brasil, Roraima, Ilha de Maracá.

Material analisado: BRASIL. Roraima. Amajari, Ilha de Maracá. MZUSP 52864 (parátipo); MZUSP 52866 (holótipo); MZUSP 52867-52868 (parátipos); MZUSP 57055; MZUSP 64925-64930; MZUSP 66503-66538; MZUSP 66543-66545; MZUSP 66547-66553; MZUSP 66556-66636; MZUSP 69523-69586; MZUSP 72958; MZUSP 79302-79305; MZUSP 90076-90080; MZUSP 91273-91274; MRT 9771-9790; MRT 9813-9817.

Diagnose

Lagartos diurnos de pequeno porte que habitam o folhiço de mata. Corpo cilíndrico, com membros e cauda curtos. Maior comprimento rostro cloacal igual a 28,3mm. Escamas dorsais lisas, em número de 38 a 45 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna. Escamas ventrais maiores que as dorsais, em número de 30 a 37 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Número de escamas em volta do corpo entre 43 e 52. Três a quatro infralabiais. Primeira infralabial, de comprimento entre 2,1 e 4,4 mm, termina entre a metade e final da segunda supralabial. Número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra de 13 a 20. Número de

escamas em contato com a primeira infralabial de seis a nove. Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura bucal até a borda anterior do ouvido entre 15 e 25. Coloração do dorso da cabeça, corpo e cauda castanha, apresentando no corpo entre dois e quatro pares de manchas claras, alinhadas ou não. Cabeça apresentando manchas claras, a mais comum sendo uma faixa occipital transversal. Pode apresentar coloração uniforme e sem manchas.

Distribuição

A espécie é conhecida apenas para a Ilha de Maracá, no município de Amajari, Roraima, Brasil.

Com pouco mais de 100 mil hectares de área, a Ilha de Maracá está localizada no médio Rio Uraricoera, a 120km ao norte de Boa Vista, numa área de contato da floresta amazônica e o cerrado. A ilha está delimitada por dois furos, divisões do rio Uraricoera; ao norte está o de Santa Rosa, e o do Maracá, ao sul (figura 7).

Redescrição

Rostral grande, dorsomedialmente deprimida, com margem posterior ligeiramente côncava. Por vezes um grânulo encaixado na região mediana posterior. Pode haver escama inserida no meio da rostral. Mais larga do que alta, com incisão posterior mediana profunda mais da metade da escama. Em contato posterior com os grânulos frontonasais, em contato lateral com a primeira infralabial e com a narina. Narina inserida entre o grânulo frontonasal e primeira infralabial.

Um par de grânulos frontonasais alongados e intumescidos, quase duas vezes mais largos que longos. Entre eles, um ou dois grânulos menores, tão largos quanto longos, algo arredondados, com margens irregulares e também em contato com a rostral. Raramente não há grânulo entre as frontonasais. Posteriormente fazem contato com os grânulos do focinho.

Narina arredondada, situada lateralmente, com abertura voltada para trás. Em contato anterior com a rostral, lateral (mas em lados opostos) com o frontonasal, a primeira infralabial e posterior com dois ou três grânulos pós-nasais arredondados e achatados, com margens irregulares. Narinas pouco menores que os grânulos adjacentes.

Quatro ou cinco supralabiais, mais largas do que altas, decrescendo em altura posteriormente. As três primeiras de largura semelhante; a quarta tão larga quanto alta e pouco menor que a metade da anterior. Quinta escama rara, quando presente, reduzida e semelhante à quarta em formato. As duas primeiras terminam no nível do início da órbita. Cinco a nove grânulos entre a última supralabial e a comissura labial, que decrescem de tamanho posteriormente, até tornarem-se iguais aos da lateral da cabeça.

Focinho recoberto por grânulos achatados, arredondados, lisos e irregulares em forma e tamanho, variando de ligeiramente imbricados a justapostos. Grânulos da região frontal do focinho aproximadamente metade do tamanho dos frontonais. Grânulos da face lateral do focinho algo menores, justapostos, achatados, lisos. Grânulos da região dorsal da cabeça diminuindo discretamente de tamanho em direção à região posterior, tornando-se cônicos na região parietal e parte do pescoço, aumentando progressivamente de tamanho e tornam-se achatados posteriormente, assumindo progressivamente a forma das dorsais.

Grânulos da região loreal iguais ao da região frontal, com exceção da fileira em contato com as supralabiais, que são alongados. Vão diminuindo de tamanho em direção à região ocular. Número de grânulos pós-nasais entre seis e oito.

Diâmetro do olho pouco menor que a largura da primeira infralabial e menor que a distância entre a narina e a margem anterior da órbita. Pupila redonda.

Aba palpebral conspícua, estendendo-se entre a margem anterior da órbita e a altura de pouco mais da metade do olho. Face interna da aba com duas fileiras grosseiramente paralelas de quatro a cinco escamas aumentadas; levemente

imbricadas, lisas, retangulares ou poucas vezes quadradas, com margem arredondada; primeira escama menor que as demais. Fileira superior da aba com escamas maiores. As duas primeiras do mesmo tamanho, as demais reduzidas distalmente. As escamas da face interna da aba são mais pigmentadas.

Face externa da aba formada por quatro a seis escamas, as três primeiras maiores, por vezes até duas vezes maiores que as demais. Com exceção do número, a disposição das escamas obedece à descrição da face interna.

Grânulos supraciliares adjacentes à aba circulares, algo menores que os adjacentes a eles. Abertura auditiva elíptica circundada por grânulos menores que os adjacentes. Situada diagonalmente com o maior eixo na região dorsoventral, localizado no nível da comissura labial.

Sinfisal subtrapezoidal, com o maior lado aumentado anteriormente; mais larga do que longa, com margem anterior no mínimo duas vezes mais larga que a posterior. Margens laterais retas ou côncavas, em contato com a primeira infralabial. Três a quatro pós-sinfisais, distalmente aumentadas, arredondadas. Se duas, iguais em tamanho, no caso de três escamas, as laterais muitas vezes pouco menores.

Duas a três escamas infralabiais, acompanhadas posteriormente por mais quatro ou cinco grânulos menores até a comissura labial. Primeira infralabial mais alongada, terminando entre o final da segunda e metade da terceira supralabial. Segunda infralabial tão larga quanto alta, subtrapezoidal ou quadrada. Terceira infralabial a menor de todas, também quadrada ou subtrapezoidal. Altura da primeira infralabial diminui pouco posteriormente a partir do terceiro quarto; margem inferior reta ou algo côncava. Em contato com a primeira infralabial está uma fileira composta por seis a nove escamas.

Escamas da região genial arredondadas, variando de achatadas a pouco salientes; justapostas ou levemente imbricadas. Primeira fileira de escamas geniais pouco menor que as pós-sinfisais. Até entre a quarta ou décima fileira as escamas diminuem discretamente de tamanho até atingirem em torno de um terço do tamanho

das primeiras. A partir da fileira seguinte permanecem do mesmo tamanho até o contato com as gulares.

Gulares pouco maiores que as escamas da região genial, aumentando progressivamente em tamanho até atingirem o dobro destas e tomarem conformação das ventrais. Gulares justapostas, lisas e arredondadas, às vezes com bordas irregulares.

Dorsais lisas, imbricadas, arredondadas, diferenciando-se ligeiramente dos grânulos dorsais na região anterior e aumentando progressivamente de tamanho até o nível dos braços.

Volta da raiz do braço, com exceção da região anterior e ventral, recoberta por grânulos cônicos e arredondados ou alongados na região posterior. Lateralmente, as dorsais aumentam de tamanho progressivamente nos flancos, passando gradualmente a assumir a forma das ventrais, que são lisas e imbricadas, pouco maiores que as dorsais.

Fileiras de escamas dorsais variando entre 38 e 45, contadas do nível da margem anterior do braço até a margem anterior da perna. Escamas ventrais, contadas da mesma maneira, variando entre 30 e 37. Número de escamas em volta do corpo de 43 a 52.

Regiões anterior e dorsal do antebraço e braço recobertas por escamas lisas e fortemente imbricadas, do mesmo tamanho que as dorsais. Região posteroventral do antebraço e braço recoberta por grânulos pequenos, arredondados, com borda irregular e quase cônicos, semelhantes aos grânulos laterais do pescoço. Face ventral do braço recoberta por escamas pouco maiores, achatadas e irregulares. Coxa e perna com escamação semelhante à do antebraço e do braço.

Superfície palmar e plantar com escamas intumescidas, arredondadas, de borda irregular, justapostas e pouco menores que as do braço.

Estojo ungueal composto por cinco escamas, duas inferolaterais, duas medianas e uma supero-lateral. As inferolaterais são iguais em forma e tamanho, mais largas na região distal, que se aproximam ventralmente, encerrando a unha. A supero-lateral é de formato semelhante, porém menor. Junto com as medianas, forma a parte superior do estojo.

Tamanho dos dedos semelhante, porém primeiro dedo menor, seguido em tamanho pelo quinto, segundo, quarto e terceiro. Segundo artelho maior, e quinto menor. Primeiro, terceiro e quarto de tamanho semelhante.

Cabeça pouco deprimida dorsoventralmente, de largura pouco maior que a do pescoço, que é cilíndrico e pouco mais estreito que o corpo. Focinho mais afunilado, com região anterior romba.

Cauda curta, recoberta por escamas lisas, imbricadas, variando entre lanceoladas e arredondadas.

Face superior da cloaca com uma a três fileiras de oito a 14 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Escamas do mesmo tamanho daquelas da região interna da coxa.

Face inferior da cloaca com uma ou duas fileiras de 10 a 13 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Mesmo tamanho que as escamas da face superior.

Morfometria

Comprimento total do corpo entre 27,22 e 50,83mm. Comprimento da cauda entre 10,96 a 23,1mm. Cabeça com largura entre 2,19 e 5mm.

Coloração em espécimes preservados

Coloração dorsal da cabeça, corpo e cauda castanho escuro. Padrão de colorido mais frequente do dorso é com manchas, como o descrito a seguir, mas há exemplares sem manchas (Figura 8).

Região pós-parietal com faixa clara contínua transversal com bordas irregulares, avançando um pouco lateralmente em direção à região anterior na maioria dos exemplares. Cinco a oito grânulos presentes na região mediana transversal da faixa. Bordeando-a posteriormente, uma fina faixa marrom escuro da largura de dois grânulos. Pode apresentar região frontal do focinho mais clara e mancha clara triangular na cabeça, com base na região interparietal (Figura 9).

Dorso com dois a quatro pares de manchas claras de tamanho variável, pareadas ou não. Podem ocorrer faixas laterais menos largas conectando-as. Manchas claras arredondadas também presentes nos joelhos e cotovelos e eventualmente ao longo de braços e pernas (Figura 9).

Dorso da cauda com duas a quatro manchas claras quase equidistantes. A mais próxima da base da cauda pode estender-se lateralmente em direção à região anterior, por vezes alcançando pouco acima da cintura pélvica (Figura 8).

Ventre claro, eventualmente com pequenas marcas de pigmento. Cauda com faixa clara percorrendo toda sua extensão. Faixa pode variar de reta, levemente disforme à bastante sinuosa, de mesma largura sempre. delimitada por linha castanho escuro (Figura 10).

Lateral do focinho pode apresentar duas estrias diagonais mais escuras e equidistantes entre si, que podem estender-se até o começo do ventre. A primeira começa na terceira infralabial, e a segunda na altura da comisura labial. Região de contato entre as labiais pode ser desprovida de pigmento, dando a impressão de estrias claras transversais.

Não há distinção de coloração entre jovens e adultos ou machos e fêmeas (Figura 11).

***Coleodactylus sp. n* (OTU Boa Vista)**

(Figuras 13-15)

Coleodactylus meridionalis: Parker, 1935: 515. Revisão

Coleodactylus meridionalis: Vanzolini, 1957: 2 (parte). Fig. Revisão

Coleodactylus meridionalis, Vanzolini, 1968a: 38. Fig. Revisão.

Coleodactylus septentrionalis: Vanzolini, 1980: 2. Descrição

Coleodactylus septentrionalis: Hoogmoed, 1985: 2 (parte). Revisão.

Coleodactylus septentrionalis: Ávila-Pires, 1995: 251 (parte). Revisão.

Distribuição

Ocorre no nordeste do Estado de Roraima, no folhiço de áreas sombreadas, em região de cerrado (Figura 12).

Material analisado. BRASIL. Roraima. Alto Alegre, Apiaú MZUSP 73331; MZUSP 79318-79324. Alto Alegre, Fazenda Salvamento. MZUSP 69590; MZUSP 70180-70181; MZUSP 70336-70337; MZUSP 79310; MRT 9791. Amajari, Alto Alegre. MZUSP 68935-68937. Amajari, Tepequém. MZUSP 78007-78017; MZUSP 79648. Boa Vista. MZUSP 56967-56980; MZUSP 69592-69594; MZUSP 69884-69888; MZUSP 70200-70201; MZUSP 79261-79289; MRT 9792-9800. Bonfim, BR174 km 110 Rio Surumu. MZUSP 62846-62847. Bonfim, Surumu. MZUSP 3509; MZUSP 66973. Mucajá, Colônia Apiaú. MZUSP 68862-69909; MZUSP 68943-68945. Mucajá, Rio Apiaú, Porto do Garimpo. MZUSP 67012-67014.

Diagnose

Lagartos diurnos de pequeno porte que habitam o folhiço de mata. Corpo cilíndrico, com membros e cauda curtos. Maior comprimento rostro cloacal igual a 29,17mm. Escamas dorsais lisas, em número de 38 a 46 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Escamas ventrais maiores que as dorsais, em número de 30 a 39 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Número de escamas em volta do corpo entre 40 e 47. Duas a quatro infralabiais. Primeira infralabial, de comprimento entre 2,4 e 6,4 mm, termina entre a metade e final da segunda supralabial. Número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra de 10 a 19. Número de

escamas em contato com a primeira infralabial de quatro a nove. Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura bucal até a borda anterior do ouvido entre 13 e 18. Dorso da cabeça, corpo e cauda de coloração castanha homogênea, em alguns casos apresentando padrão de manchas claras no dorso, pareadas ou não. Cabeça apresentando manchas claras, a mais comum uma faixa occipital transversal.

Descrição

Rostral grande, dorsomedialmente deprimida, com margem posterior ligeiramente côncava. Por vezes um grânulo encaixado na região mediana posterior. Pode haver escama inserida no meio da rostral. Mais larga do que alta, com incisão posterior mediana profunda mais da metade da escama. Em contato posterior com os grânulos frontonasais, em contato lateral com a primeira infralabial e com a narina. Narina inserida entre o grânulo frontonasal e primeira infralabial.

Dois grânulos frontonasais alongados e intumescidos, quase duas vezes mais largas que longas. Entre eles, um a três grânulos menores, tão largos quanto longos, algo arredondados, com margens irregulares e também em contato com a rostral. Posteriormente faz contato com os grânulos do focinho.

Narina arredondada, situada lateralmente, com abertura voltada para trás. Em contato anterior com a rostral, lateral (mas em lados opostos) com o grânulo frontonasal, a primeira infralabial e posterior com dois ou três grânulos pós-nasais arredondados e achatados, com margens irregulares. Narinas pouco menores que os grânulos adjacentes.

Quatro ou cinco supralabiais, mais largas do que altas, decrescendo em altura posteriormente; a primeira mais larga, a segunda e a terceira de largura semelhante ou a terceira ligeiramente maior. As três primeiras de formato retangular ou de trapézio retângulo no caso da segunda. A quinta, raramente presente, é reduzida e semelhante à quarta em formato. As duas primeiras terminam no nível do início da órbita. Cinco a

nove grânulos entre a última supralabial e a comissura labial, que decrescem de tamanho posteriormente, até tornarem-se iguais aos da lateral da cabeça.

Focinho é recoberto por grânulos achatados, arredondados, lisos e irregulares em forma e tamanho, variando de ligeiramente imbricados a justapostos. Grânulos da região frontal do focinho aproximadamente metade do tamanho das frontonasais. Grânulos da face lateral do focinho algo menores, justapostos, achatados, lisos. Grânulos da região dorsal da cabeça diminuindo discretamente de tamanho em direção à região posterior, tornando-se cônicos na região parietal e parte do pescoço, aumentando progressivamente de tamanho e tornam-se achatados posteriormente, assumindo progressivamente a forma das dorsais.

Na região loreal os grânulos são iguais ao da região frontal, com exceção da fileira em contato com as supralabiais, que são alongados. Vão diminuindo de tamanho em direção à região ocular. Número de grânulos pós-nasais entre cinco e sete.

Diâmetro do olho um pouco menor que a largura da primeira infralabial e menor que a distância entre a narina e a margem anterior da órbita. Pupila redonda.

Aba palpebral conspícua, estendendo-se entre a margem anterior da órbita e a altura de pouco mais da metade do olho. Face interna da aba com duas fileiras grosseiramente paralelas de quatro a cinco escamas aumentadas; levemente imbricadas, lisas, retangulares ou poucas vezes quadradas, com margem arredondada; primeira escama menor que as demais. Fileira superior da aba com escamas maiores. As duas primeiras do mesmo tamanho, as demais reduzidas distalmente. As escamas da face interna da aba são mais pigmentadas.

Face externa da aba formada por quatro a seis escamas, as três primeiras maiores, por vezes até duas vezes maiores que as demais. Com exceção do número, a disposição das escamas obedece à descrição da face interna.

Grânulos supraciliares adjacentes à aba circulares, algo menores que os adjacentes a eles. Abertura auditiva elíptica circundada por grânulos menores que os

adjacentes. Situada diagonalmente com o maior eixo na região dorsoventral, localizado no nível da comissura labial.

Sinfisal subtrapezoidal, com o maior lado aumentado anteriormente; mais larga do que longa, com margem anterior no mínimo duas vezes mais larga que a posterior. Margens laterais retas ou côncavas, em contato com a primeira infralabial. Duas a quatro pós-sinfisais, distalmente aumentadas, arredondadas. Se duas, iguais em tamanho, no caso de três ou quatro escamas, as laterais muitas vezes pouco menores.

Duas a quatro escamas infralabiais, acompanhadas posteriormente por mais quatro ou cinco grânulos menores até a comissura labial. Primeira infralabial mais alongada, terminando na final da segunda supralabial. Segunda infralabial da largura da terceira supralabial; em formato de trapézio reto. Terceira infralabial retangular. No caso de quatro, de mesmo formato que a terceira, reduzida. Altura da primeira infralabial diminui pouco posteriormente a partir do terceiro quarto; margem inferior reta ou algo côncava. Em contato com a primeira infralabial está uma fileira composta por quatro a nove escamas.

Escamas da região genial arredondados, variando de achatadas a pouco salientes; justapostas ou levemente imbricadas. Primeira fileira de grânulos geniais pouco menor que as pós-sinfisais. Até entre a quarta ou décima fileira as escamas diminuem discretamente de tamanho até atingirem em torno de um terço do tamanho das primeiras. A partir da fileira seguinte permanecem do mesmo tamanho até o contato com as gulares.

Gulares pouco maiores que as escamas da região genial, aumentando progressivamente em tamanho até atingirem o dobro destas e tomarem conformação das ventrais. Gulares justapostas, lisas e arredondadas, às vezes com as bordas irregulares.

Dorsais lisas, imbricadas, arredondadas, diferenciando-se ligeiramente dos grânulos dorsais na região anterior e aumentando progressivamente de tamanho até o nível dos braços.

Volta da raiz do braço, com exceção da região anterior e ventral, recoberta por grânulos cônicos e arredondados ou alongados na região posterior. Lateralmente, as dorsais aumentam de tamanho progressivamente nos flancos, passando gradualmente a assumir a forma das ventrais, que são lisas e imbricadas, pouco maiores que as dorsais.

Fileiras de escamas dorsais variando entre 38 e 46, contadas do nível da margem anterior do braço até a margem anterior da perna. Escamas ventrais, contadas da mesma maneira, variando entre 30 e 39. Número de escamas em volta do corpo de 40 a 47

Regiões anterior e dorsal do antebraço e braço recobertos por escamas lisas e fortemente imbricadas, do mesmo tamanho que as dorsais. Região posteroventral do antebraço e braço recoberta por grânulos pequenos, arredondados, com borda irregular e quase cônicos, semelhantes aos grânulos laterais do pescoço. Face ventral do braço recoberta por escamas pouco maiores, achatadas e irregulares. Coxa e perna com escamação semelhante à do antebraço e do braço.

Superfície palmar e plantar com escamas intumescidas, arredondadas, de borda irregular, justapostas e pouco menores que as do braço.

Estojo ungueal composto por cinco escamas, duas inferolaterais, duas medianas e uma supero-lateral. As inferolaterais são iguais em forma e tamanho, mais largas na região distal, que se aproximam ventralmente, encerrando a unha. A supero-lateral é de formato semelhante, porém menor. Junto com as medianas, forma a parte superior do estojo.

Tamanho dos dedos semelhante, porém primeiro dedo menor, seguido em tamanho pelo quinto, segundo, quarto e terceiro. Segundo artelho maior, e quinto menor. Primeiro, terceiro e quarto de tamanho semelhante.

Cabeça pouco deprimida dorsoventralmente, largura pouco maior que a do pescoço, que é cilíndrico e pouco mais estreito que o corpo. Focinho mais afunilado, com região anterior romba.

Cauda curta, recoberta por escamas lisas, imbricadas, variando entre lanceoladas e arredondadas.

Face superior da cloaca com uma a três fileiras de oito a 14 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Escamas do mesmo tamanho daquelas da região interna da coxa.

Face inferior da cloaca com uma ou duas fileiras de 10 a 13 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Mesmo tamanho que as escamas da face superior.

Morfometria

Comprimento total do corpo entre 18,6 e 49,62 mm. Comprimento da cauda entre 6,56 a 23,76 mm. Cabeça com largura entre 2,1 e 5,21 mm.

Coloração em espécimes preservados

Coloração dorsal da cabeça, corpo e cauda castanho escuro. Dorso de coloração homogênea, alguns casos apresentando o mesmo padrão de manchas claras, pareadas ou não, presentes nos indivíduos da OTU Maracá (Figura 13). Manchas claras arredondadas também presentes nos joelhos e cotovelos e eventualmente ao longo de braços e pernas.

Dorso da cabeça pode apresentar o padrão de colorido encontrado nas populações de *C. septentrionalis* da Ilha de Maracá. Região pós-parietal com faixa clara contínua transversal com bordas irregulares, avançando um pouco lateralmente em direção à região anterior até a região orbital em alguns casos (Figura 14). Cinco a

oito grânulos presentes na região mediana transversal da faixa. Bordeando-a posteriormente, uma fina faixa marrom escuro da largura de dois grânulos. Pode apresentar mancha clara triangular na cabeça, com base na região interparietal. Podem apresentar ainda outras pequenas manchas claras no dorso da cabeça, localizadas aleatoriamente.

Dorso da cauda com duas a quatro manchas claras quase equidistantes. A mais próxima da base da cauda pode estender-se lateralmente em direção à região anterior, por vezes alcançando pouco acima da cintura pélvica.

Região de contato entre as labiais pode ser desprovida de pigmento, dando a impressão de estrias claras transversais. Ventre claro, eventualmente com pequenas marcas de pigmento.

Não há distinção de coloração entre jovens e adultos ou machos e fêmeas (Figura 15).

***Coleodactylus* sp. n (OTU Normandia)**

(Figuras 17-18)

Distribuição

Conhecida apenas das margens do Rio Maú, em Normandia, Roraima, Brasil (Figura 16).

Material analisado. BRASIL. Roraima. Normandia. MZUSP 79224-79236. Normandia, Rio Maú. MRT 9801-9812. Normandia, Fazenda Gelde. MZUSP 68931.

Diagnose

Lagartos diurnos de pequeno porte que habitam o folhiço de mata. Corpo cilíndrico, com membros e cauda curtos. Comprimento rostro cloacal máximo de 25,15mm. Escamas dorsais lisas, em número de 37 a 44 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Escamas ventrais maiores que as dorsais, em número de 29 a 37 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Número de escamas em volta do corpo entre 38 e 48. Uma a três infralabiais. Primeira infralabial, de comprimento entre 3,5 e 6,3 mm, termina entre a metade e final da terceira supralabial. Número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra de 16 a 25. Número de escamas em contato com a primeira infralabial de sete a nove. Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura bucal até a borda anterior do ouvido entre 15 e 19. Coloração dorsal da cabeça, corpo e cauda castanho escuro. Raramente há faixa transversal occipital mais clara.

Descrição

Rostral grande, dorsomedialmente deprimida, com margem posterior ligeiramente côncava. Por vezes um grânulo encaixado na região mediana posterior. Pode haver escama inserida no meio da rostral. Mais larga do que alta, com incisão posterior mediana profunda mais da metade da escama. Em contato posterior com os grânulos frontonasais, em contato lateral com a primeira infralabial e com a narina. Narina inserida entre o grânulo frontonasal e primeira infralabial.

Dois grânulos frontonasais alongados e intumescidos, quase duas vezes mais largos que longos. Entre eles, um ou dois grânulos menores, tão largos quanto longos, algo arredondados, com margens irregulares e também em contato com a rostral. Posteriormente faz contato com os grânulos do focinho.

Narina arredondada, situada lateralmente, com abertura voltada para trás. Em contato anterior com a rostral, lateral (mas em lados opostos) com o grânulo frontonasal, a primeira infralabial e posterior com dois ou três grânulos pós-nasais arredondados e achatados, com margens irregulares. Narinas pouco menores que os grânulos adjacentes.

Quatro ou cinco supralabiais, mais largas do que altas, decrescendo de altura posteriormente; a primeira mais larga, quase duas vezes o tamanho da terceira. Segunda e a terceira de largura semelhante ou a terceira ligeiramente maior; quarta escama retangular pouco mais larga do que alta, quase um terço da largura da segunda. A três primeiras de formato retangular ou de trapézio retângulo no caso da segunda. A quinta, raramente presente, é reduzida e semelhante à quarta em formato. As duas primeiras terminam no nível do início da órbita. Cinco a nove grânulos entre a última supralabial e a comissura labial, que decrescem de tamanho posteriormente, até tornarem-se iguais aos da lateral da cabeça.

Focinho é recoberto por grânulos achatados, arredondados, lisos e irregulares em forma e tamanho, variando de ligeiramente imbricados a justapostos. Grânulos da região frontal do focinho aproximadamente metade do tamanho das frontonasais. Grânulos da face lateral do focinho algo menores, justapostos, achatados, lisos. Grânulos da região dorsal da cabeça diminuindo discretamente de tamanho em direção à região posterior, tornando-se cônicos na região parietal e parte do pescoço, aumentando progressivamente de tamanho e tornam-se achatados posteriormente, assumindo progressivamente a forma das dorsais.

Na região loreal os grânulos são iguais ao da região frontal, com exceção da fileira em contato com as supralabiais, que são alongados. Vão diminuindo de tamanho em direção à região ocular. Número de grânulos pós-nasais entre seis e sete.

Diâmetro do olho um pouco menor que a largura da primeira infralabial e menor que a distância entre a narina e a margem anterior da órbita. Pupila redonda.

Aba palpebral conspícua, estendendo-se entre a margem anterior da órbita e a altura de pouco mais da metade do olho. Face interna da aba com duas fileiras grosseiramente paralelas de quatro a cinco escamas aumentadas; levemente imbricadas, lisas, retangulares ou poucas vezes quadradas, com margem arredondada; primeira escama menor que as demais. Fileira superior da aba com escamas maiores. As duas primeiras do mesmo tamanho, as demais reduzidas distalmente. As escamas da face interna da aba são mais pigmentadas.

Face externa da aba formada por quatro a seis escamas, as três primeiras maiores, por vezes até duas vezes maiores que as demais. Com exceção do número, a disposição das escamas obedece à descrição da face interna.

Grânulos supraciliares adjacentes à aba circulares, algo menores que os adjacentes a eles. Abertura auditiva elíptica circundada por grânulos menores que os adjacentes. Situada diagonalmente com o maior eixo na região dorsoventral, localizado no nível da comissura labial.

Sinfisal subtrapezoidal, com o maior lado aumentado anteriormente; mais larga do que longa, com margem anterior no mínimo duas vezes mais larga que a posterior. Margens laterais retas ou côncavas, em contato com a primeira infralabial. Duas a três pós-sinfisais, distalmente aumentadas, arredondadas. Se duas, iguais em tamanho, no caso de três escamas, as laterais muitas vezes pouco menores.

Uma a três escamas infralabiais, acompanhadas posteriormente por mais quatro ou cinco grânulos menores até a comissura labial. A primeira é mais alongada, termina na segunda metade para a final da terceira supralabial. Altura da margem posterior da primeira infralabial quase metade da anterior. Segunda e terceira infralabiais, esta última quanto presente, retangulares, de larguras semelhantes, a segunda ligeiramente mais alta que a terceira. Altura da primeira infralabial diminui pouco posteriormente a partir da metade; margem inferior algo côncava. Em contato com a primeira infralabial está uma fileira composta por sete a nove escamas.

Escamas da região genial arredondadas, variando de achatadas a pouco salientes; justapostas ou levemente imbricadas. Primeira fileira de escamas geniais pouco menor que as pós-sinfisais. Até entre a quarta ou décima fileira as escamas diminuem discretamente de tamanho até atingirem em torno de um terço do tamanho das primeiras. A partir da fileira seguinte permanecem do mesmo tamanho até o contato as gulares.

Gulares pouco maiores que as escamas da região genial, aumentando progressivamente em tamanho até atingirem o dobro destas e tomarem conformação das ventrais. Gulares justapostas, lisas e arredondadas, às vezes com as bordas irregulares.

Dorsais lisas, imbricadas, arredondadas, diferenciando-se ligeiramente dos grânulos dorsais na região anterior e aumentando progressivamente de tamanho até o nível dos braços.

Volta da raiz do braço, com exceção da região anterior e ventral, recoberta por grânulos cônicos e arredondados ou alongados na região posterior. Lateralmente, as dorsais aumentam de tamanho progressivamente nos flancos, passando gradualmente a assumir a forma das ventrais, que são lisas e imbricadas, pouco maiores que as dorsais.

Fileiras de escamas dorsais variando entre 37 e 44, contadas do nível da margem anterior do braço até a margem anterior da perna. Escamas ventrais, contadas da mesma maneira, variando entre 29 e 37. Número de escamas em volta do corpo de 38 a 48.

Regiões anterior e dorsal do antebraço e braço recobertos por escamas lisas e fortemente imbricadas, do mesmo tamanho que as dorsais. Região posteroventral do antebraço e braço recoberta por grânulos pequenos, arredondados, com borda irregular e quase cônicos, semelhantes aos grânulos laterais do pescoço. Face ventral do braço recoberta por escamas pouco maiores, achatadas e irregulares. Coxa e perna com escamação semelhante à do antebraço e do braço.

Superfície palmar e plantar com escamas intumescidas, arredondadas, de borda irregular, justapostas e pouco menores que as do braço.

Estojos ungueal composto por cinco escamas, duas inferolaterais, duas medianas e uma supero-lateral. As inferolaterais são iguais em forma e tamanho, mais largas na região distal, que se aproximam ventralmente, encerrando a unha. A supero-lateral é de formato semelhante, porém menor. Junto com as medianas, forma a parte superior do estojos.

Tamanho dos dedos semelhante, porém primeiro dedo menor, seguido em tamanho pelo quinto, segundo, quarto e terceiro. Segundo artelho maior, e quinto menor. Primeiro, terceiro e quarto de tamanho semelhante.

Cabeça pouco deprimida dorsoventralmente, largura pouco maior que a do pescoço, que é cilíndrico e pouco mais estreito que o corpo. Focinho mais afunilado, com região anterior romba.

Cauda curta, recoberta por escamas lisas, imbricadas, variando entre lanceoladas e arredondadas.

Face superior da cloaca com uma a três fileiras de oito a 14 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Escamas do mesmo tamanho daquelas da região interna da coxa.

Face inferior da cloaca com uma ou duas fileiras de 10 a 13 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Mesmo tamanho que as escamas da face superior.

Morfometria

Comprimento total do corpo entre 36,8 e 38,6mm. Comprimento da cauda entre 15 e 17,2 mm. Cabeça com largura entre 2,18 e 4,77 mm.

Coloração em espécimes preservados

Coloração dorsal da cabeça, corpo e cauda castanho escuro (Figura 17A). Dorso da cabeça pode apresentar o padrão de colorido encontrado nos indivíduos da Ilha de Maracá, porém mais sutil (Figura 17B). Região pós-parietal com faixa clara contínua transversal com bordas irregulares, avançando um pouco lateralmente em direção à região anterior. Cinco a oito grânulos presentes na região mediana transversal da faixa. Bordeando-a posteriormente, uma faixa delgada marrom escuro da largura de dois grânulos. Pode apresentar mancha clara triangular na cabeça, com base na região interparietal.

Região de contato entre as labiais pode ser desprovida de pigmento, dando a impressão de estrias claras transversais. Ventre claro, eventualmente com pequenas marcas de pigmento (Figura 18).

Não há distinção de coloração entre machos e fêmeas. Não foram analisados jovens no trabalho.

DISCUSSÃO

Assim como os demais membros do gênero, as unidades taxonômicas do complexo *septentrionalis* apresentam são conservadas morfologicamente com relação à grande maioria dos caracteres, inclusive aqueles tradicionalmente utilizados em estudos com lagartos. Essa afirmação fica evidente ao se constatar que foi necessária a análise de mais de 60 caracteres, excluindo os qualitativos, para conseguir identificar e diagnosticar as três OTUs.

Para a identificação segura das três unidades evolutivas foram consideradas sete características quantitativas, além do padrão de colorido. Os caracteres que apresentam variação mais evidente são o número de escamas infralabiais e o tamanho da primeira infralabial, que destacam os indivíduos de Normandia. Analisando a homologia das escamas, verifica-se que o aumento de tamanho da escama é devido à fusão das duas primeiras, o que também explica a redução do número.

Na filogenia molecular de Geurgas e col (2008), *C. amazonicus* é basal dentro do gênero e, dentro do grupo interno, *C. septentrionalis* é grupo-irmão do agrupamento *C. brachystoma* + *C. meridionalis*. Analisando o número de infralabiais, *C. amazonicus* e *C. brachystoma* apresentam três, *C. meridionalis* três a quatro, e dentro do complexo *septentrionalis* há variação de uma a quatro. Na OTU Maracá, o número é de dois a três ($X = 2,95$), na OTU Boa Vista varia de dois a quatro ($X = 2,99$) e na OTU Normandia, de um a três ($X = 1,88$). Isso indica que no complexo *septentrionalis* há tendência em diminuir o número de escamas infralabiais, tendo ocorrido efetivamente a redução na população de Normandia, que é basal no grupo. Nas outras populações do complexo, entretanto, a ocorrência de menos infralabiais dá-se pela supressão da última com aumento proporcional das anteriores, e não por aumento (fusão) da primeira.

Utilizando o mesmo raciocínio de otimização dos caracteres, o número de escamas em volta do meio do corpo mostra tendência a diminuir da população de Maracá para a população de Normandia, pois a média da contagem para as outras espécies do gênero fica entre 45 e 50,5, e para o complexo *septentrionalis* as médias são de 46,42 para Maracá, 43,63 para Boa Vista e 40,56 para Normandia.

Quanto ao número de ventrais, a OTU Boa Vista apresenta contagem maior ($X=34,22$), e as duas OTUs restantes, que não formam um agrupamento natural segundo a análise de Geurgas e col. (2008), apresentam sobreposição de valores (OTU Maracá, $X=32,76$; OTU Normandia, $X=32,39$). Outro caráter que se mostrou informativo foi o número de escamas em contato com a primeira infralabial, que é menor nas populações da OTU Boa Vista ($X=5,46$; $s=0,89$; OTU Maracá $X=7,4$, $s=0,86$; OTU Normandia $X=7,75$, $s=0,68$). O tamanho da primeira infralabial, entretanto, não é menor nos indivíduos dessa OTU.

Outro caráter merístico que mostra forte tendência a se diferenciar na OTU Normandia é o número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra, com tendência a aumentar nos indivíduos da população. Na literatura não há registro dessa contagem.

Com relação aos caracteres qualitativos, a escama sinfisal apresentou variação assim como observado em outras populações de *Coleodactylus* e de outros membros de Sphaerodactylini, como *Lepidoblepharis grandis* (Ávila-Pires, 2001). A composição do estojo ungueal é bastante comentada na literatura como sendo diagnóstica de agrupamentos (Vanzolini, 1968a; Kluge, 1995). Porém não foi identificada qualquer modificação indicativa de especialização em nenhuma das OTUs, o que pode indicar conservatismo do caráter dentro do agrupamento ou que as possíveis mudanças fixadas estejam em componentes das escamas, como as cerdas que as recobrem.

O resultado do presente estudo confirmou a análise de Geurgas e col. (2008), que sugeriu a presença de três clados diante da análise de seis exemplares de três populações. A datação dos eventos de vicariância feita pelos autores indica que a

diferenciação dos agrupamentos é bastante antiga (entre 23,1 e 3,5 m.a. em média), o que levantaria a hipótese de que as modificações morfológicas poderiam ser mais evidentes diante da idade dos clados. Já Vanzolini (1957; 1968a) sugere que os eventos de separação no gênero teriam sido mais recentes, tendo ocorrido no Quaternário. Se o autor indica esse tempo de divergência para as espécies, logo as cladogeneses que isolaram as unidades evolutivas do complexo *septentrionalis* são mais recentes. A proposta de Vanzolini, entretanto, não se apóia em proposta filogenética, sendo a sugestão de época em que ocorreram as especiações feita com base no modelo de retração e extensão das florestas durante as mudanças climáticas do período. Tanto o modelo de Vanzolini pode apresentar enganos quanto a proposta de Geurgas e col. (2008), devido à própria imprecisão das datações moleculares. Deste modo, ainda não se tem um cenário satisfatório de idade das divergências.

De fato não há muito que se especular sobre os padrões de distribuição das três OTUs. Intuitivamente, pode-se acreditar que o evento cladogenético que culminou na diferenciação da OTU Maracá foi o isolamento geográfico da população na ilha. Neste caso, a falta de registro de indivíduos em área de mata úmida como a da ilha no entorno da savana sugere fortemente que a colonização da ilha tenha sido por dispersão. Tanto a hipótese de especiação por vicariância como a por dispersão indicam que o evento foi posterior ao surgimento da ilha, e deste modo, espera-se que estudos que venham a indicar a idade de formação da ilha possam auxiliar na identificação da idade de diferenciação do grupo. Por outro lado, a maior largura dos braços do Rio Uraricoera que isolam a ilha é de 200m em média, distância esta que não parece ser uma barreira intransponível para os indivíduos, ainda mais se considerarmos o exemplo das populações de *C. amazonicus* que não apresentam diferenciação entre norte e sul do Rio Amazonas. Outra possível explicação seria o isolamento reprodutivo dos indivíduos não por barreira geográfica, mas por mecanismo espécie-específico, uma vez que os indivíduos da ilha apresentam o padrão de colorido do corpo distinto, e que os espécimes do gênero são diurnos e visualmente orientados (Vanzolini, 1968b). Para outros grupos de lagartos, como espécies dos gêneros

Gonatodes, *Hemidactylus* e *Sphaerodactylus* (Rodrigues, 1980; Dodd & Ortiz, 1984; Bauer & Pawels, 2002) e inclusive em *Coleodactylus*, como o caso de *C. natalensis*, a coloração diferente é reconhecidamente parte da diagnose do grupo (Freire, 1999).

Neste estudo não foram analisadas todas as amostras de *C. septentrionalis* disponíveis em museus. No trabalho de Rivero-Blanco (1968), Hoogmoed (1985), O'Shea (1989) e Ávila-Pires (1995) há comentários de exemplares da Venezuela, Suriname, Guiana e Roraima. O estudo de Rivero-Blanco sobre um exemplar de Bolívar, Venezuela, não fornece muitos dados sobre o espécime, e a informação de que este apresente 48 escamas ao redor do meio do corpo não esclarece muito sobre sua identificação. Ávila-Pires (1995) também registra contagem maior para os exemplares da Venezuela (43 a 48), além do padrão de colorido do dorso semelhante ao encontrado na OTU Boa Vista, tanto o uniforme quanto o de manchas. Mesmo que pertença a uma das OTUs apresentadas aqui, fica o registro do grande hiato de distribuição da espécie, seja ele por falta de coleta na região ou por caso real de disjunção.

O espécime (RMNH 22142) estudado por Hoogmoed (1985) encontra-se no Nationaal Natuurhistorisch Museum, em Leiden, Holanda. Esse é o único registro para a espécie no Suriname, numa região onde ocorre *C. amazonicus*. No Suriname, *C. septentrionalis* habita o folhiço de área seca com arbustos sobre solo de areia branca. A vegetação é incomum na região e foi encontrada apenas na área em que foi coletado o espécime. Ainda segundo o autor, o padrão de colorido difere daquele apresentado por Vanzolini para os exemplares da Ilha de Maracá, o que não o identifica como pertencendo à OTU Maracá com segurança. O número de escamas em contato com a primeira infralabial (figura 1 de Hoogmoed, 1985) é sete e seis em lados opostos, característica que não diagnostica o exemplar como da OTU Boa Vista. O autor afirma que a primeira infralabial é bastante longa, e por essa característica, maior proximidade geográfica e ausência de coloração de manchas no dorso, indicam que o exemplar é mais próximo daqueles da OTU Normandia. Entretanto, o padrão de colorido dorsal é

composto de manchas claras ao longo da coluna vertebral e faixas dorsolaterais claras na cauda, diferente do que ocorre em espécimes de Normandia. Outras contagens diferenciam o exemplar das três OTUs: o número de lamelas do dedo 4 e do artelho 4 apresentam uma unidade a mais no RMNH 22142, e o número de grânulos pós-nasais é de seis a oito nos *C. septentrionalis* de Roraima e dois no do Suriname. Assim, o exemplar merece ser investigado, ainda mais diante da disjunção de mais de 200km de mata úmida entre as duas populações. Outras contagens, como número de escamas supralabiais, pós-sinfisais e de grânulos entre frontonasais (pós-rostrais de Hoogmoed) não variam.

No trabalho de Ávila-Pires (1995) estão registros para exemplares de Roraima, Guiana e Venezuela. Segundo o trabalho, o exemplar da Guiana encaixa-se na descrição de *C. septentrionalis*. Contudo, sem a análise completa do material não há como diagnosticá-lo em qualquer uma das três OTUs. Ávila-Pires registra ainda a ocorrência de uma clina entre os exemplares da Fazenda Bom Intento (Boa Vista), Colônia Coronel Mota (Boa Vista), Ilha de Maracá e Venezuela, que apresentam tendência de incremento de escamas ao redor do meio do corpo, padrão este também encontrado no presente estudo ao se considerar o mesmo transecto leste-oeste para as três OTUs. O número de escamas ventrais encontrado no material proveniente de Boa Vista analisado por Ávila-Pires (26-36) difere do encontrado aqui (30-39); contudo, essa diferença serve apenas como registro de variação intrapopulacional. Outras características (número de pós-sinfisais, pós-nasais, de escamas da aba palpebral) não mostraram variação com relação aos exemplares analisados aqui.

Com relação à coloração de exemplares vivos, há apenas relatos de O'Shea (1989) para exemplares da Ilha de Maracá. Tanto a descrição dele como a de Ávila-Pires (1995) para três exemplares da Ilha de Maracá que considerou com a coloração bem preservada concordam com a descrição feita aqui para a população da OTU Maracá.

Figura 1. Mapa de relevo do Estado de Roraima e adjacências, com as localidades divididas nas três OTUs de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis* estudadas.

Figura 2. Funções discriminantes 1 e 2 para as três OTUs presentes em nos *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis*.

Figura 3. Detalhe da região das infralabiais de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis*. Em A (MZUSP 79276), espécime de Boa Vista (OTU Boa Vista); B (MZUSP 66627), da Ilha de Maracá (OTU Maracá), e em C (MRT 9810), de Normandia (OTU Normandia).

Figura 4. Gráficos de caixa (*boxplot*) para as variáveis que mais contribuem na função discriminante 1 realizada para as OTUs de *Coleodactylus* complexo *septentrionalis*. N total = 169. Boa Vista = 102, Maracá = 42, Normandia = 25. (Cln = comprimento da primeira escama infralabial; Gl = número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra; IL = número de escamas infralabiais; VC = número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo).

Figura 5. Gráficos de caixa (*boxplot*) para as variáveis que mais contribuem na função discriminante 2 na análise realizada para *Coleodactylus septentrionalis*. N total = 169. Boa Vista = 102, Maracá = 42, Normandia = 25. (Clnf = número de escamas em contato com a primeira infralabial; CO = número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura bucal até a borda anterior do ouvido; Ve = número de escamas ventrais; Cln = comprimento da primeira escama infralabial).

Figura 6. Imagem de satélite de Roraima, com detalhe da Ilha de Maracá, no centro. (Reprodução

autorizada. Disponível em <http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br>).

Figura 7. Holótipo de *Coleodactylus septentrionalis* (MZUSP 52866), da Ilha de Maracá, em vista dorsal e ventral.

Figura 8. Espécimes de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis* da Ilha de Maracá (OTU Maracá) em vista dorsal, ilustrando os diferentes padrões de coloração encontrados. Em sentido horário, dorso com coloração homogênea (MZUSP 69585); três pares de manchas claras no dorso alinhadas (MZUSP 69550) ou não (MZUSP 69533); e presença de faixas dorsolaterais (MZUSP 79302).

Figura 9. Exemplar de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis* da Ilha de Maracá (MZUSP 79302) com detalhe para a região cefálica, braço e perna esquerdos, onde podem ser observadas as manchas mais claras.

Figura 10. Exemplar de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis* da Ilha de Maracá (MZUSP 69585) em vista ventral, ilustrando o padrão de coloração encontrado. Em A observa-se o ventre de coloração clara e homogênea; em B, detalhe da região anterior do mesmo indivíduo, onde se podem notar as faixas na região da garganta.

Figura 11. Jovem de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis* da Ilha de Maracá (MZUSP 69581) em vista dorsal (à esquerda) e ventral (à direita), ilustrando o mesmo padrão de coloração encontrado nos adultos.

Figura 12. Imagem de satélite do Estado de Roraima, com detalhe para a região nordeste, área de ocorrência da OTU Boa Vista. Os círculos amarelos indicam as localidades amostradas. Reprodução autorizada. Disponível em <http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br>.

Figura 13. Indivíduos de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis* de Boa Vista (OTU Boa Vista) em vista dorsal, ilustrando os diferentes padrões de coloração do dorso do corpo. À esquerda, padrão liso (MZUSP 69592); à direita, padrão de bandas (MZUSP 56973).

Figura 14. Detalhe da região anterior de indivíduo de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis* de Boa Vista (MZUSP 56973) mostrando a faixa occipital.

Figura 15. Jovem de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis* de Boa Vista (OTU Boa Vista) em vista dorsal e ventral, ilustrando o mesmo padrão de coloração homogênea encontrado nos adultos.

Figura 16. Imagem de satélite do Estado de Roraima, com detalhe para a região nordeste, onde está plotada a área de ocorrência da OTU Normandia. Reprodução autorizada. Disponível em <http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br>).

Figura 17. Espécime de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis* de Normandia (MZUSP 79229) em vista dorsal (à esquerda) e ventral (à direita), ilustrando o padrão de coloração uniforme.

Figura 18. Detalhe da região anterior de indivíduo de *Coleodactylus* do complexo *septentrionalis* de Normandia (MZUSP 79233) onde se pode notar a mancha clara na região occipital.

APÊNDICE I – Lista de espécimes estudados, com respectiva localidade.

Coleodactylus septentrionalis– Brasil. Roraima

Localidade	Coordenadas	Número
<u>Alto Alegre.</u> Apiaú	2.667,-61.250	MZUSP 73331; MZUSP 79318-79324
<u>Alto Alegre.</u> Fazenda Salvamento	3.333,-61.4	MZUSP 69590; MZUSP 70180-70181; MZUSP 70336-70337; MZUSP 79310; MRT 9791
<u>Amajari.</u> Alto Alegre	3.354,-61.433	MZUSP 68935-68937
<u>Amajari.</u> Ilha de Maracá	3.75,-61.067	MZUSP 52864 (parátipo); MZUSP 52866 (holótipo); MZUSP 52867-52868 (parátipos); MZUSP 57055; MZUSP 64925-64930; MZUSP 66503-66538; MZUSP 66543-66545; MZUSP 66547-66553; MZUSP 66556-66636; MZUSP 69523-69586; MZUSP 72958; MZUSP 79302-79305; MZUSP 90076-90080; MZUSP 91273-91274; MRT 9771-9790; MRT 9813-9817
<u>Amajari.</u> <u>Tepequém</u>	3.73,-61.68	MZUSP 78007-78017; MZUSP 79648
<u>Boa Vista</u>	2.817,-60.667	MZUSP 56967-56980; MZUSP 69592-69594; MZUSP 69884-69888; MZUSP 70200-70201; MZUSP 79261-79289; MRT 9792-9800
<u>Bonfim.</u> BR174 km 110	3.367,-60.317	MZUSP 62846-62847

Rio Surumu		
<u>Bonfim.</u> Surumu	3.367,-60.317	MZUSP 3509; MZUSP 66973
<u>Mucajaí.</u> Colônia Apiaú	2.633,-61.2	MZUSP 68862-69909; MZUSP 68943-68945
<u>Mucajaí.</u> Rio Apiaú, Porto do Garimpo	2.65,-61.201	MZUSP 67012-67014
<u>Normandia</u>	3.876,-59.617	MZUSP 79224-79236
<u>Normandia.</u> Rio Maú	-61.000,3.000	MRT 9801-9812
<u>Normandia.</u> Fazenda Gelde	3.876,-59.618	MZUSP 68931

BIBLIOGRAFIA

- Albrecht, G. H. 1980. Multivariate analysis and the study of form with special reference to canonical variate analysis. **Am. Zool.**, **20**: 679-693.
- Ávila-Pires, T. C. S., 1995. Lizards of Brazilian Amazônia (Reptilia – Squamata). **Zoologische Verhandelingen**, **299**: 1-706.
- Ávila-Pires, T. C. S., 2001. A new species of *Lepidoblepharis* (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) from Ecuador, with a redescription of *Lepidoblepharis grandis* Miyata, 1985. **Occ. Pap. San Noble Mus. Nat Hist**, **11**: 1-11.
- Bauer, A. M. & O. S. G. Pauwels. 2002. A new Forest-dwelling *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Gabon, West Africa. **Afr. J. Herpetol.**, **51 (1)**: 1-8
- Cavalcanti, M. J. & P. R. D. Lopes. 1993. Análise morfométrica multivariada de cinco espécies de Serranidae (Teleostei: Perciformes). **Acta. Biol. Leop.**, **15(1)**: 53-64.
- Donoso-Barros, R. 1968. The lizards of Venezuela (check list and key). **Carib. J. Sci.** **8**: (3-4) : 105 :122.
- Dood Jr., C. K. & P. R. Ortiz. 1984. Variation of dorsal pattern and scale counts in the monitor gecko, *Sphaerodactylus micropithecus*. **Copeia** **1984 (3)** : 768-770.
- Freire, E. M. X. 1999. Espécie nova de *Coleodactylus* Parker, 1926 das dunas de Natal, Rio Grande do Norte, Brasil, com notas sobre as relações de dicromatismo sexual no gênero (Squamata, Gekkonidae). **Bol. Mus. Nac. nova Série (Rio de Janeiro)**, **399**: 1-14.
- Geurgas, S.; M. T. Rodrigues; C. Moritz. 2008. The genus *Coleodactylus* (Sphaerodactylinae, Gekkota) revisited: A molecular phylogenetic perspective. **Mol. Phyl. Evol.** **49**: 92-101.
- Hoogmoed, M. S. 1985. *Coleodactylus septentrionalis* Vanzolini, a lizard new for the Surinamese fauna (Sauria: Gekkonidae). **Notes on the herpetofauna of Suriname X Zool Meded**, **59**: 229-238.

- Kluge, A. G. 1995. Cladistic relationships of sphaerodactyl lizards. **Am. Mus. Novit.**, **3139**: 1-23.
- Miranda, E. E. de; Coutinho, A. C. (Coord.). Brasil Visto do Espaço. Campinas: Embrapa Monitoramento por Satélite, 2004. Disponível em: <<http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br>>. Acesso em: 16 jan. 2009.
- O'Shea, M. 1989. The herpetofauna of Ilha de Maracá, state of Roraima, northern Brazil. **Proc. of the 1988 U. K. herpetological Societies, Symposium on captive breeding, Reptiles**: 51-72.
- Parker, H. W. 1935. The frogs, lizards, and snakes of British Guiana. **Proc. Zool. Soc. London 1935 (3)**: 505-530.
- Peters, J. A. & R. Donoso-Barros. 1970. Catalogue of the neotropical Squamata. Part II. Lizards and amphisbaenians. **U. S. Nat. Mus. Bull.** **297**: I-VIII. 1-293. 104figs.
- Rivero-Blanco, C., 1968. Un género y dos especies de tuqueques (Sauria: Sphaerodactylinae) citados por primera vez para Venezuela, con notas sobre la distribución de otras especies poco conocidas. **Mem. Soc. Ci. La Salle (Caracas) 27 (77)**: 104-119.
- Rodrigues, M. T. 1980. Descrição de uma nova espécie de *Gonatodes* da Amazônia (Sauria: Gekkonidae). **Pap. Avul. Zool., S. Paulo**, **33 (21)**: 309-314.
- Tabachnick, B. G. & I. S. Fidell. 2001. *Using Multivariate Statistics*. Allyn & Bacon. Needham Heights. 966 pp.
- Vanzolini P.E. 1957. O gênero *Coleodactylus* (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Dep. de Zool. (São Paulo)**, **13 (1)**: 1-17.
- Vanzolini, P.E. 1968a. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (sáuria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17 (1)**: 1-84.
- Vanzolini, P.E. 1968b. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17 (2)**: 85-112.
- Vanzolini P.E. 1980. *Coleodactylus septentrionalis*, sp. n., with notes on the distribution of the genus (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Zool., (São Paulo)**, **34 (1)**: 1-9.

Capítulo 5: A espécie *Coleodactylus amazonicus*

ABSTRACT

Coleodactylus amazonicus present the widest distribution within *Coleodactylus*, occurring in eastern and central Amazon, and from the South of Venezuela to the South of Guiana. The species was described in the genus *Sphaerodactylus* and allocated to *Coleodactylus* by Vanzolini (1957). Subsequent studies did not contest the classification proposed by Vanzolini (1957), and the registers on morphological variation to the species are very few (Ávila-Pires, 1995).

In 2008, a molecular based phylogeny was published recovering *C. amazonicus* as a species complex in which populations differentiated early at the Cretaceous (Geurgas et al. 2008). The phylogeny obtained by the authors points also to a basal divergence occurred ca. 30 million years ago, which separated populations Eastern from western populations in the Amazon.

Guided by the results of Geurgas et al. (2008), the external morphology of 1915 *C. amazonicus* specimens sampled along the total range of distribution of the species was examined. The results failed to show morphological variation capable of diagnosing groups of populations within the species, suggesting a conservative external morphology. Given the minute size of specimens and molecular evidences that suggest the isolation of populations, characters from other sources should be investigated as an effort to diagnose cryptical species.

RESUMO

Coleodactylus amazonicus é a espécie do gênero mais amplamente distribuída, distribuindo-se pelo leste e região central da Amazônia, e desde o sul da Venezuela ao sul da Guiana. A espécie foi descrita para o gênero *Sphaerodactylus* e passou a compor *Coleodactylus* em 1957 após revisão realizada por Vanzolini. Trabalhos subsequêntes ao do autor não contestam sua classificação e poucos são os registros de variações morfológicas para o táxon (Ávila-Pires, 1995).

Em 2008 foi publicado um artigo baseado em dados moleculares indicando que *C. amazonicus* compreendia um complexo de espécies crípticas, cujos eventos que as separaram tiveram início no Cretáceo (Geurgas e col. 2008). A hipótese dos autores propõe também uma divergência basal que teria separado, há quase 30 milhões de anos, as populações a leste e a oeste da hiléia.

Orientado pelo estudo molecular de Geurgas e col. (2008), foi aqui realizado o estudo da morfologia externa de 1915 exemplares de *C. amazonicus* amostrados em quase toda sua distribuição. Os resultados não apontam diferenças morfológicas que diferenciem populações e sugerem que o clado apresenta morfologia externa altamente conservada. Dado o tamanho diminuto dos organismos e a indicação de que as diferenças genéticas de fato indicam isolamento das populações, sugere-se que caracteres de outra natureza sejam investigados a fim de encontrar variações que diagnostiquem as espécies crípticas.

INTRODUÇÃO

Coleodactylus amazonicus é uma espécie amplamente distribuída, ocorrendo no leste e região central da Amazônia, e do sul da Venezuela ao sul da Guiana (Ávila-Pires, 1995). São lagartos diurnos, mas há um registro de ocorrência de indivíduo ativo durante a noite, numa área relativamente aberta e sob luz da lua (Hoogmoed & Ávila-Pires, 1991; Vitt e col., 2005).

São predominantemente habitantes do folhço de ambientes sombreados da mata, em floresta primária (Vitt e col., 2005). As fêmeas desovam várias vezes ao longo do ano, porém um ovo é depositado por vez, dentre o folhço em decomposição (Gasc, 1990).

A espécie foi descrita por Andersson em 1918 como pertencente ao gênero *Sphaerodactylus*. Em 1921, Barbour relata que duas espécies de *Sphaerodactylus*, *S. amazonicus* e *S. meridionalis*, apresentavam de fato caracteres diagnósticos do gênero, como o estojo ungueal assimétrico, entretanto, a ausência do espinho supraciliar, outro caráter diagnóstico, fez o autor supor que as duas espécies pudessem não pertencer ao gênero. Anos mais tarde, Parker (1926) observou a presença de clavícula dilatada e imperfurada em *S. meridionalis*, e somando a esta característica os registros feitos por Barbour, descreve o gênero *Coleodactylus*, que passaria a alocar apenas uma espécie, *S. meridionalis*, sob o nome de *C. meridionalis*. No mesmo trabalho o autor registra a suspeita de que também *S. amazonicus* não pertencesse ao gênero, mas não propôs mudança taxonômica.

A segunda espécie de *Coleodactylus*, *C. zernyi*, foi descrita em 1928 por Wettstein, para um exemplar do baixo Rio Tapajós, na bacia amazônica. O autor registra que a espécie não apresenta o padrão de bandas longitudinais na cabeça encontrado em *S. amazonicus* e também difere desta com relação ao número de escamas pós-nasais. Apesar dessas diferenças e de compartilhar com *C. meridionalis* a perda do espinho supraciliar, a justificativa para incorporar a nova espécie em

Coleodactylus foi a ausência da escama supero-lateral externa (*sensu* Parker) do estojo que recobre as unhas, caráter também observado em *C. meridionalis*. Como diferenças de sua congênera, *Coleodactylus zernyi* apresentava as escamas dorsais quilhadas, uma escama pós-nasal e modificações quanto ao formato e assimetria do estojo ungueal.

A mudança taxonômica de *S. amazonicus* e *C. zernyi* veio com a revisão do gênero *Coleodactylus*, feita por Vanzolini em 1957. O autor sinonimizou essas duas espécies a *C. amazonicus*. Descreveu ainda para o alto Rio Madeira, na bacia amazônica, a espécie *C. guimaraesi*, ao analisar um macho de Porto Velho, RO, que apresentava escamas dorsais lisas e diferença na estrutura do estojo ungueal.

Baseando-se no modelo de homologia entre as escamas do estojo proposto por Parker (1926), Vanzolini (1957) comparou sua composição entre as então quatro espécies de *Coleodactylus* e apresentou para cada uma propostas de homologia para as escamas. No caso de *C. amazonicus*, o estojo estaria composto por quatro e não cinco escamas devido à fusão de duas delas, a terminal e a ínfero lateral externa, que assumiu forma mais globosa. Já para *C. guimaraesi*, também com quatro escamas encerrando a unha, o autor aponta três hipóteses de homologia para uma das escamas, incluindo em seu modelo supressão e fusão de diferentes elementos.

Em trabalho posterior, Vanzolini (1968a) corrige a descrição das escamas dorsais de *C. guimaraesi* de lisas pra quilhadas, mas ressalta que o táxon ainda difere de *C. amazonicus* com relação à estrutura do estojo ungueal, que nesta é mais assimétrico e com menos fusões. Diante da maior semelhança entre as duas espécies, ele sugere que *C. guimaraesi* possa ser apenas uma variante de *C. amazonicus*, afirmação que repete em outro trabalho sobre a distribuição dos geconídeos sul-americanos (1968b).

Coleodactylus guimaraesi foi sinonimizado a *C. amazonicus* em 1995 por Ávila-Pires. Mesmo sem analisar o holótipo, a autora considerou uma série de evidências para sua conclusão, como a abundância de *C. amazonicus* e ausência de novos

registros de *C. guimaraesi* em levantamentos de fauna em Rondônia feitos por Vanzolini (1986) e Nascimento e col. (1988), a reafirmação de Vanzolini de que *C. guimaraesi* poderia ser uma variação de *C. amazonicus* e a falta de comentários sobre *C. guimaraesi* e sua não inclusão na lista de espécies de Rondônia depositadas na coleção do MZUSP (onde o holótipo da espécie está depositado) publicada por Vanzolini (1986a). Seguindo Ávila-Pires, esta última inferência a fez concluir que o próprio autor da espécie não mais a considerava válida. Deste modo, estão representadas na Amazônia apenas duas espécies do gênero: *C. amazonicus* e *C. septentrionalis*, esta descrita em 1980 para exemplares das áreas mais abertas do norte da hileia.

Não há registros na literatura de outras variações morfológicas além das poucas aqui relatadas. Variações intraespecíficas no padrão de colorido, entretanto, são pouco mais freqüentes (eg. Wettstein, 1928; Vanzolini, 1957; Ávila-Pires, 1995). Ávila-Pires (1995) sugere que exista uma variação geográfica no padrão de colorido da espécie, que ainda não está esclarecido. Em seu trabalho ela relata que muitos exemplares do leste do Pará, da Guiana Francesa e de Urucu (AM) têm coloração uniforme, em contraposição aos espécimes de Faro e Cruz Alta (PA) e de Manaus (AM), que são comumente bem manchados. Ainda segundo a autora, no Acre são encontrados exemplares com os dois padrões de colorido.

Embora a cobertura geográfica das amostras esteja bem representada e tenham aumentado o número de exemplares de *C. amazonicus* nas coleções, desde o trabalho de Ávila-Pires (1995) não há artigos de abordagem morfológica que tratem das variações intraespecíficas. A carência de trabalhos, entretanto, parece estar mais relacionada com o fato de a espécie ser conservada morfológicamente.

Estudos moleculares mostraram-se importantes ferramentas para esclarecer as diferenças em espécies crípticas (Hillis, 1987; Highton e col. 1989; Slade & Moritz, 1998; Wiens & Penkrot, 2002; Seberg, 2004, Burbrink 2002; Leaché & Reeder 2002; Jockusch & Wake, 2002). Em trabalho recente, Geurgas e col. (2008) analisaram as seqüências dos genes 16S, *c-mos* e *RAG-1* em 21 populações de *Coleodactylus*,

sendo sete delas pertencentes a *C. amazonicus*. Os autores sugerem que o táxon seja um complexo de espécies, sendo este o motivo que pode explicar a variação no padrão de colorido a que se refere Ávila-Pires (1995). Ainda segundo Geurgas e col. (2008), *C. amazonicus* é um agrupamento monofilético que se separou do resto do gênero na primeira irradiação, no Cretáceo tardio, há cerca de 72.6 ± 1.8 milhões de anos. Esse evento encontra suporte também na morfologia: *C. amazonicus* apresenta uma escama a menos no estojo ungueal, a escama sinfiscal dividida e as dorsais carenadas, em contraposição às cinco escamas no estojo, sinfiscal inteira e dorsais lisas de seu grupo-irmão (Vanzolini, 1957, Geurgas e col. 2008). Na hipótese molecular, entretanto, *C. amazonicus* aparece como um clado irmão de todos os outros *Coleodactylus*, contradizendo Vanzolini (1968b) que considera *C. amazonicus* um grupo derivado dentro do gênero.

O resultado do trabalho de Geurgas e col. (2008) indica também que na história evolutiva do ramo que compreende *C. amazonicus*, um segundo evento cladogenético separou as populações a leste e a oeste, em torno de 28.4 ± 3.7 milhões de anos atrás, no Oligoceno. Por fim, a hipótese molecular indica que durante o Mioceno Tardio e o Plioceno, num intervalo de estimado de seis milhões de anos, cada um dos ramos sofreu ao menos mais uma diferenciação, que os autores não tentaram justificá-las com nenhum evento paleogeográfico por considerarem a incerteza relacionada à datação molecular.

A exemplo das demais espécies de *Coleodactylus*, os dados moleculares indicam que a diversidade do gênero está subestimada. Para os outros complexos dentro do grupo, o estudo morfológico afirmou a ocorrência de mais unidades evolutivas, sendo estas concordantes com o estudo molecular de Geurgas e col. (2008). Do mesmo modo espera-se que em *C. amazonicus* sejam encontrados agrupamentos distintos, e diante da boa cobertura amostral para a espécie, que os casos de variação morfológica entre as populações sejam bem esclarecidos. Assim, o objetivo deste capítulo é fazer um estudo taxonômico de *C. amazonicus* buscando na morfologia externa as variações nos caracteres que justifiquem novos táxons, usando como hipótese a proposta molecular de Geurgas e col. (2008).

MATERIAL E MÉTODOS

Foram examinados 1915 exemplares de *Coleodactylus amazonicus* provenientes de 196 localidades (Figura 1). Destes, foram utilizados nas análises estatísticas 1072 indivíduos. O material estudado está tombado nas coleções herpetológicas do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ) e da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT), além de espécimes ainda não incorporados em coleção, sob o número de campo MTR e MRT (Miguel Trefaut Rodrigues), PG (Fazenda Peugeot), MSHoogmoed (Marinus S. Hoogmoed), BML (Belo Monte) (Apêndice I).

As coordenadas geográficas das localidades foram levantadas dos catálogos das coleções, Gazetteers disponíveis *on line* (<http://www.glosk.com>, <http://www.fallingrain.com>, <http://www.maplandia.com>) encontradas por meio de busca usando como ferramenta o software *Google Earth* ou fornecidas pelos coletores dos espécimes. O mapa de distribuição da espécie foi produzido com auxílio do programa Arcview 3.2.

A seguir estão elencados os caracteres morfométricos, merísticos e qualitativos investigados. Foram considerados nas análises, entretanto, aqueles tradicionalmente utilizados em estudos taxonômicos de lagartos e alguns outros que se mostraram informativos numa avaliação prévia.

Caracteres morfométricos

Os dados de medidas de escamas foram tomados sob microscópio estereoscópico com ocular milimetrada (Motic SMZ – 168 series). Os demais dados foram tomados com auxílio de paquímetro digital Mitutoyo IP65, de resolução 0,01/0.0005”.

Os caracteres morfométricos foram registrados em milímetros.

- 1- Comprimento rostro-cloacal (CRC) - medido da margem anterior do focinho até a abertura da cloaca;
- 2- Comprimento do tronco (CTr) - medido da margem anterior da cintura peitoral até a abertura da cloaca;
- 3- Largura da cabeça (LCab) - medida em sua maior largura;
- 4- Comprimento do fêmur (CFe);
- 5- Largura da base da cauda (LBC);
- 6- Comprimento da cauda (Cca); medido desde a abertura cloacal até a ponta da cauda. Foram considerados apenas os exemplares com cauda não mutilada e não regenerada;

Caracteres merísticos

Estão elencados a seguir todos os caracteres merísticos analisados. Somente os utilizados na análise estão com a abreviatura ao lado (ver figura 1 do capítulo 2).

1. Número de fileiras de escamas dorsais (Do) - contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna;
2. Número de fileiras de escamas ventrais (Ve) - contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna;
3. Número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo (VC);
4. Número de fileira de escamas pigmentadas e não quilhadas da lateral do corpo;
5. Número de escamas supralabiais;
6. Número de escamas infralabiais - foram contadas aquelas até a altura do final das supralabiais, pois, a partir desse ponto, em muitos casos há dúvida se há presença de escama ou grânulo aumentado;
7. Número de grânulos entre as frontonasais (ENas);

8. Número de grânulos em contato com o grânulo frontonasal (CFn);
9. Número de escamas não quilhadas contadas em linha reta a partir da rostral em direção posterior;
10. Número de grânulos em contato com a primeira escama supralabial;
11. Número de grânulos pós-nasais - contados a partir do primeiro pós-nasal até a margem anterior da órbita;
12. Número de fileiras de grânulos do focinho contados do primeiro pós-nasal ao outro (PNPN);
13. Número de fileiras de grânulos do focinho contados em linha reta desde o pós-rostral até transversal anterior da órbita;
14. Número de escamas da face interna da aba supraciliar;
15. Número de escamas da face externa da aba supraciliar;
16. Número de grânulos da face interna da aba supraciliar;
17. Número de grânulos da face externa da aba supraciliar;
18. Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura labial até a borda anterior do ouvido;
19. Número de grânulos à volta do ouvido;
20. Número de escamas pós-sinfisais;
21. Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a transversal da margem posterior da órbita;
22. Número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra;
23. Número de escamas em contato com a primeira infralabial;
24. Número de lamelas do dedo 4;
25. Número de fileiras de escamas ao longo do dedo 4;

26. Número de fileiras de escamas ao redor do dedo 4;
27. Número de escamas do estojo ungueal;
28. Número de fileiras de escamas da base da palma da mão;
29. Número de fileiras longitudinais de escamas do dorso da mão;
30. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do braço;
31. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do braço;
32. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do antebraço;
33. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do antebraço;
34. Número de fileiras de escamas reduzidas na margem superior da cloaca;
35. Número de escamas na margem superior da cloaca;
36. Número de fileiras de escamas reduzidas na margem inferior da cloaca;
37. Número de escamas da margem inferior da cloaca;
38. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da coxa;
39. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da coxa;
40. Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da perna;
41. Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da perna;
42. Número de fileiras de escamas presentes na região mediana da mancha da coxa – contadas transversalmente;
43. Número de fileiras de escamas ao longo do artelho 4;
44. Número de fileiras de escamas ao redor do artelho 4;
45. Número de lamelas do artelho 4 (L4).

Caracteres qualitativos

Os caracteres qualitativos consistiram na verificação da presença ou ausência de escama no meio da região mediana da rostral e análise do formato e tamanho relativo dos grânulos presentes no focinho e das escamas sinfisal, rostral, supralabiais, infralabiais, pós-sinfisais, geniais, presentes na aba supraciliar, dorsais, ventrais, do estojo ungueal, da palma da mão, da planta do pé, do braço, do antebraço, da coxa, da perna, caudais e cloacais. Foram avaliados também o padrão de pigmentação do corpo e da íris.

Análise estatística

As análises estatísticas foram realizadas com auxílio do programa SPSS 17.0 para Windows, e para todos os testes descritos foi adotado um nível de significância de 5%.

Para verificar a existência de dimorfismo sexual entre os indivíduos, foi feita análise qualitativa em busca de caracteres diagnósticos entre os sexos e também foi realizado para os caracteres morfométricos um teste T Student. Nesta análise foram considerados 34 indivíduos de Autazes, AM, sendo 19 machos e 15 fêmeas. Os machos foram identificados pela presença de hemipênis, e as fêmeas pela ausência de hemipênis ou presença de ovos. As análises mostraram que não há diferenças entre machos e fêmeas, e por isso os indivíduos foram tratados em conjunto.

As espécies de *Coleodactylus* são consideradas crípticas, e portanto a busca por diferenças entre as populações torna-se um trabalho mais custoso. Assim, tendo em mãos muitos dos exemplares utilizados por Geurgas e col. (2008) em sua proposta de filogenia molecular, foi permitida a análise minuciosa dos espécimes (Tabela 1). A árvore foi utilizada como apoio por indicar em quais populações poderiam ser encontradas diferenças morfológicas.

Tabela 1. Exemplares de *C. amazonicus* utilizados no estudo de Geurgas e col. (2008) *. Foram analisados no presente trabalho aqueles destacados em negrito.

Localidade	Exemplares analisados
<u>Ourilândia do Norte, PA.</u> Serra do Kukoinhokren:	MTR 36308
<u>Novo Aripuanã, AM.</u> São José das Pombas:	MTR 10182; MTR 10199
Rio Preto da Eva, AM:	MTR 9898; 9899
<u>Mazagão, AP.</u> Rio Maracá, boca do Igarapé Camaipi:	JM 104; MTR 6247
<u>Manacapuru, AM.</u> Acajatuba, margem direita do Rio Negro:	MTR 10278; MTR 10280
<u>Santarém, PA.</u> Alter do Chão:	MTR 9744; MTR 9746
<u>Mucajá, RR.</u> Colônia Apiaú:	MRT 9818-9819

* No trabalho original os números de campo dos exemplares de Ourilândia do Norte, Rio Preto da Eva, Magazão, Santarém e Mucajá estão designados como MTR, porém a grafia correta é MRT.

Após a análise prévia, os exemplares foram observados e comparados dentro das localidades para detectar possíveis casos de simpatria, e então observados e comparados entre localidades, de acordo com a proximidade geográfica. De acordo com as diferenças encontradas previamente na avaliação dos caracteres qualitativos e quantitativos, as amostras seriam então divididas em OTUs (*Operational Taxonomic Units*).

A não identificação de OTUs dentro do complexo direcionou o teste de validade de possíveis OTUs para os diferentes agrupamentos encontrados por Geurgas e col. (dados não publicados – Figura 2). Deste modo, a fim de ressaltar as diferenças entre os agrupamentos, foi realizada uma análise discriminante para caracteres

morfométricos e merísticos (Tabachnick e Fidell, 2001). A análise discriminante canônica foi escolhida porque permite maximizar a separação entre as OTUs e indicar as variáveis que mais contribuem para a discriminação entre os grupos (Albrecht 1980; Cavalcanti & Lopes 1993). Os escores dos indivíduos foram projetados no espaço reduzido dos eixos canônicos, permitindo determinar graficamente os padrões de discriminação entre as OTUs consideradas.

Para remover o efeito do tamanho do corpo, foram calculados os resíduos de regressão linear entre cada variável morfométrica e o comprimento rostro-cloacal. Assim, jovens e adultos também foram tratados em conjunto.

Foi realizada análise discriminante por passos para identificar os caracteres que apresentaram associação significativa às OTUs (Tabachnick & Fidell 2001). As diferenças entre os agrupamentos foram analisadas através de funções discriminantes canônicas. A significância das classificações foi testada por meio de um teste de probabilidade posterior de estimativa de erros por validação cruzada (*crossvalidation*).

Os caracteres utilizados na análise discriminante são também apresentados sob a forma descritiva, com os valores mínimo, máximo e de média e desvio padrão.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Seis caracteres morfométricos foram analisados em 796 exemplares, e 45 merísticos foram analisados em 687; já os caracteres qualitativos foram analisados para toda a amostra (1915 espécimes). Todos os caracteres morfométricos e sete merísticos foram considerados potencialmente informativos (Tabela 2)

Tabela 2: Análise descritiva para os valores de caracteres merísticos e morfométricos (em mm) de *C. amazonicus* com valores de média, desvio padrão, mínimo e máximo. (CRC = comprimento rostro-cloacal; CTr = comprimento do tronco; LCab = largura da cabeça; CFe= comprimento do fêmur; LBC = largura da base da cauda; CCa = comprimento da cauda; Do = número de fileiras de escamas dorsais; Ve = número de fileiras de escamas ventrais; VC = número de fileiras de escamas em volta do meio do corpo; L4 = número de lamelas do dedo 4; CFn = número de grânulos em contato com o grânulo frontonasal; ENas = Número de grânulos entre as frontonasais; PNPN = número de fileiras de grânulos do focinho contados do primeiro pós-nasal ao outro.

Variável	Mín.	Máx.	Média	Desvio padrão	N
CRC	10,18	32,70	19,62	2,23	756
CTr	4,87	23,23	11,30	1,63	755
LCab	1,29	4,74	3,43	0,38	762
CFe	1,12	3,93	2,83	0,36	713
LBC	0,81	3,62	2,24	0,34	658
CCa	7,87	22,06	16,51	2,20	292
Do	31	46	38,94	2,26	517
Ve	26	39	31,95	1,91	543
VC	39	52	45,06	2,06	504

L4	5	7	5,97	0,18	662
CFn	3	7	4,73	0,75	542
ENas	1	4	2,43	0,57	569
PNPN	7	15	10,45	1,37	521

Os demais caracteres não foram considerados potencialmente informativos, mas estão aqui apresentados como registro de variação (tabela 3).

Tabela 3. Amplitude de variação dos caracteres merísticos não informativos para a espécie *C. amazonicus*.

Número de fileira de escamas pigmentadas e não quilhadas da lateral do corpo	3 – 4
Número de escamas supralabiais	3-4
Número de escamas infralabiais	3
Número de grânulos não quilhados contados em linha reta a partir da rostral em direção posterior	3 – 4
Número de grânulos em contato com a primeira escama supralabial	3 – 4
Número de grânulos em contato com o frontonasal	4-6
Número de grânulos pós-nasais	4-5
Número de fileiras de grânulos do focinho contados em linha reta desde a pós-rostral até transversal anterior da órbita	5 – 6
Número de escamas da face interna da abra	2 fileiras com 5-6

supraciliar	escamas
Número de escamas da face externa da aba supraciliar	4-5
Número de grânulos da face interna da aba supraciliar	4-6
Número de grânulos da face externa da aba supraciliar	4-7
Número de fileiras de grânulos desde o fim da comissura labial até a borda anterior do ouvido	14 - 17
Número de grânulos em volta do ouvido	9 – 12
Número de escamas pós-sinfisais	5-8, maioria 7
Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a transversal da margem posterior da órbita	7 – 9
Número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra	11 – 15
Número de escamas em contato com a primeira infralabial	3 – 4
Número de fileiras de escamas ao longo do dedo 4	8 – 9
Número de fileiras de escamas ao redor do dedo 4	4
Número de escamas do estojo ungueal	4
Número de fileiras de escamas da base da palma da mão	4 – 8
Número de fileiras longitudinais de escamas do dorso da mão	3 – 5

Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do braço	7 – 9
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do braço	8 – 11
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais do antebraço	8 – 11
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais do antebraço	9 – 13
Número de fileiras de escamas reduzidas na margem superior da cloaca	1 - 2
Número de escamas na margem superior da cloaca	10-13
Número de fileiras de escamas reduzidas na margem inferior da cloaca	1 – 2
Número de escamas da margem inferior da cloaca	10-13
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da coxa	11 – 13
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da coxa	8-10
Número de fileiras longitudinais de escamas dorsais da perna	11 – 13
Número de fileiras longitudinais de escamas ventrais da perna	7-9
Número de fileiras de escamas presentes na região mediana da mancha da coxa	3 – 5
Número de fileiras de escamas ao longo do artelho 4	9

Número de fileiras de escamas ao redor do artelho 4	4
Número de lamelas do artelho 4	7

A avaliação dos caracteres quantitativos e qualitativos não indicou a ocorrência de mais de uma unidade evolutiva na amostra. Poucos foram os caracteres quantitativos que puderam ser considerados nas análises por serem potencialmente informativos, e os que se mostraram com tendência à diferenciação foram a forma e tamanho do grânulo frontonasal, e a forma e tamanho do grânulo pós-rostral em contato com o frontonasal. O frontonasal pode ser redondo ou alongado e por vezes até duas vezes maior que os grânulos adjacentes a ele; o pós-rostral em contato com o frontonasal pode também ser redondo ou pouco alongado, na maioria dos exemplares é pouco menor que o frontonasal mas o tamanho varia até chegar a ser maior que este. Essas variações, entretanto, são intrapopulacionais e portanto, não informativas. A dificuldade em encontrar caracteres distintivos dentro do complexo de espécies foi registrada ao longo de todo o estudo com o gênero. Entretanto, em nenhuma outra espécie de *Coleodactylus* foi encontrado tamanha homogeneidade morfológica.

Na literatura a única variação registrada é com relação à coloração dos exemplares em vida (Ávila-Pires, 1995 – ver Introdução). Neste estudo não foram obtidos exemplares vivos, e deste modo, não há dados para comparação. Com relação ao colorido em espécimes preservados, foi encontrada pequena variação na presença ou não de pontos claros no dorso, mas não houve indicação de tendência geográfica alguma.

A fim de encontrar as possíveis OTUs que não foram reconhecidas na avaliação prévia, a amostra foi investigada com o auxílio da análise discriminante canônica. Para tanto, foi considerada uma hipótese de parentesco de Geurgas e col. (dados não publicados) baseada no estudo preliminar de novas populações de *C. amazonicus* (Figura 2). Destas, foram utilizadas na análise 11 populações: Igarapé-Açu, Borba (AM); São Sebastião, Borba (AM); Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus (AM),

Cachoeira das Pombas, Novo Aripuanã (AM); São José das Pombas, Novo Aripuanã (AM); Laranjal do Jari (AP); Rio Maracá, Magaço (AP); Serra do Navio (AP); Aripuanã (MT); Porto Velho (RO); Colônia Apiaú, Mucajá (RR) e Taperinha, Santarém (PA) localidade tipo da espécie. Considerando a amostra, foram feitas análises discriminantes agrupando as localidades de acordo com seu grau de parentesco, subindo os nós da árvore molecular de Geurgas e col. (2008) para agrupamentos mais inclusivos. São aqui apresentadas somente duas, tendo a primeira análise considerado cada população como uma unidade distinta (Figura 3), e a última realizada com quatro grupos: i) Rio Abacaxis, agrupando Igarapé-Açu, São Sebastião, Aripuanã, Porto Velho; ii) Reserva Ducke, com as localidades Reserva Florestal Adolpho Ducke, Colônia Apiaú, Taperinha; iii) São José das Pombas, adicionada de Cachoeira das Pombas e iv) Amapá, com o agrupamento Laranjal do Jari, Rio Maracá, Serra do Navio (Figura 4).

Os gráficos denotam claramente que, para os caracteres registrados, não há tendência à separação de populações em nenhuma das tentativas de agrupamento. Os resultados da análise morfológica sem e com uso de ferramenta estatística não eram esperados nesse estudo, uma vez que, orientada pela análise molecular, foram encontradas diferenças entre populações de *C. meridionalis* e *C. septentrionalis* (ver capítulos 2 e 4).

As espécies do gênero são sabidamente crípticas, mas, assim como ocorreu nas revisões das outras espécies, esperava-se que o número de caracteres registrados aqui, comparativamente maior do que nos outros estudos sobre taxonomia de répteis, trariam algum esclarecimento quanto aos clados indicados por Geurgas e col. (2008; dados não publicados). Assim fica confirmado grau de crípticalidade ainda maior para o complexo *C. amazonicus*.

Não há explicação evidente para a homogeneidade morfológica ainda maior dentro de *C. amazonicus*. Vanzolini (1968a) comenta que tal característica deve-se à divergência recente do grupo, afirmação esta que foi refutada por Geurgas e col. (2008), ao estipular uma idade de aproximadamente 70 milhões de anos para o clado.

Embora haja estudos que indicam a cladogênese recente para táxons crípticos (Saez & Lozano, 2005), de fato, a idéia de que táxons que não apresentam variação sofreram especiação recente não é mais uma vertente na literatura, como mostram estudos sobre organismos crípticos pertencentes a vários grupos, como anfípodas, copépodas e peixes (Colborn e col., 2001; Rocha-Olivares e col., 2001; Lefébure e col., 2006)

Sendo os integrantes do gênero animais miniaturizados, os caracteres morfológicos ficam ainda mais ocultados, pois as diferenças podem estar em características que dependem de recursos ópticos melhores para serem analisadas. Em *C. septentrionalis*, por exemplo, o tamanho da primeira escama infralabial é diagnóstico para a população de Normandia (ver capítulo 4). Esse caráter é visualmente mais detectável porque a referida escama é a maior do corpo do animal, e sua localização em relação às outras permite melhor análise. Já em *C. meridionalis*, há suspeita de que o tamanho dos grânulos do pescoço seja um caráter diagnóstico, porém, com recurso de microscópio estereoscópico não é possível encontrar diferenças (ver capítulo 2). Isso significa que os caracteres de morfologia externa podem sim estar manifestados, porém a visão humana é o fator limitante para seu reconhecimento.

Por outro lado, mais uma vez há de se considerar que as diferenças moleculares possam estar manifestadas em caracteres de natureza diferente da morfologia externa, seja ela química, sensorial, ecológica, comportamental, osteológica ou miológica, dentre outras. Jockusch & Wake (2002), por exemplo, orientados pela análise molecular, confirmaram a presença de diferenças ecológicas, osteológicas e geográficas dentre outras, para salamandras do gênero *Batrachoseps* que são morfologicamente indistinguíveis. Há na literatura outros estudos com espécies crípticas em quirópteros, aves, anuros e insetos que reconhecem sinais acústicos como diagnósticos dos táxons (Narins, 1983; Henry, 1994; Cicero, 1996; Jones & Barlow, 2003)

Por fim, mesmo não tendo sido identificadas diferenças dentro de *C. amazonicus*, a grande amostra analisada neste estudo, a qual abrange grande parte da distribuição da espécie, permite fazer sua redescrição, apresentada a seguir.

***Coleodactylus amazonicus* (Andersson, 1918)**

(Figuras 5-9)

Sphaerodactylus amazonicus. Andersson, 1918: 1. Descrição. (Holótipo NRM 3254, localidade tipo: Lago Poraquecuare, Manaus, Brasil).

Coleodactylus zernyi. Wettstein, 1928: 110. Figura. Descrição. (Holótipo NMW 18810, localidade tipo: Taperinha, Pará, Brasil)

Coleodactylus amazonicus. Vanzolini, 1957: 4. Revisão.

Coleodactylus zernyi. Vanzolini, 1957: 6. Revisão.

Coleodactylus guimaraesi. Vanzolini, 1957: 8. Descrição (Holótipo MZUSP 3162, localidade tipo: Porto Velho, Rondônia, Brasil).

Coleodactylus amazonicus. Vanzolini, 1968a: 33. Fig. Revisão.

Coleodactylus guimaraesi. Ávila-Pires, 1995: 245. Revisão.

Coleodactylus amazonicus. Ávila-Pires, 1995: 245. Revisão.

Holótipo: NRM 3254, colecionado por Roman, está no Museu de Estocolmo.

Localidade tipo: Brasil, Amazonas, Lago Poraquecuare, próximo a Manaus.

Material analisado: Apêndice I.

Diagnose

Lagartos diurnos de pequeno porte que habitam o folhiço de mata. Corpo cilíndrico, com membros e cauda curtos. Maior comprimento rostro cloacal igual a 32,7mm. Escamas dorsais quilhadas, em número de 31 a 46 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior à raiz do braço até a transversal anterior à raiz da perna. Escamas ventrais maiores que as dorsais, em número de 26 a 39 contadas em linha reta, a partir da transversal anterior da raiz do braço até a transversal anterior da raiz da perna. Número de escamas em volta do corpo entre 39 e 52. Escama rostral com depressão semicircular. Escama sinfisal dividida, em contado com 5 a oito pós-sinfisais. Três infralabiais. Número de escamas em contato com a primeira infralabial de quatro a seis. Coloração do dorso da cabeça, corpo e cauda castanha, podendo estar presentes no dorso pontos claros esparsos; na cabeça podem ocorrer manchas claras.

Distribuição

Ocorre na região leste e central da Amazônia. No Brasil é encontrada nos estados do Acre, Amazonas, Roraima, Rondônia, Mato Grosso, Pará e Amapá. Ocorre ainda no sul da Venezuela, na Guiana Francesa, no Suriname e sul da Guiana.

Redescrição

Rostral grande, com depressão dorsal semicircular, com margem posterior ligeiramente côncava. Mais larga do que alta, com incisão posterior mediana profunda no primeiro terço da escama. Em contato posterior com os grânulos frontonasais, em contato lateral com a primeira infralabial e com a narina. Narina inserida entre o grânulo frontonasal e primeira infralabial.

Um par de grânulos frontonasais maiores, redondos ou alongados. Entre eles, dois a três grânulos menores, tão largos quanto longos, algo arredondados, com

margens irregulares e também em contato com a rostral. Posteriormente faz contato com os grânulos do focinho.

Narina arredondada, situada lateralmente, com abertura voltada para trás. Em contato anterior com a rostral, lateral (mas em lados opostos) com o frontonasal, a primeira infralabial e posterior com um grânulo pós-nasal algo arredondado e achatado, com margens irregulares. Narinas pouco menores que os grânulos adjacentes.

Três supralabiais, mais largas do que altas, decrescendo em altura posteriormente; a primeira mais larga, trapezoidal com um ângulo reto, terminando no nível do início da órbita. Segunda subtrapezoidal e terceira retangular. Quatro a sete grânulos achatados entre a última supralabial e a comissura labial.

Focinho recoberto por grânulos achatados, arredondados, lisos e irregulares em forma e tamanho, variando de ligeiramente imbricados a justapostos. Grânulos da região frontal do focinho ao menos metade do tamanho dos frontonasais. Grânulos da face lateral do focinho algo menores, justapostos, achatados, lisos. Grânulos da região dorsal da cabeça diminuindo discretamente de tamanho em direção à região posterior, tornando-se cônicos na região parietal e parte do pescoço, aumentando progressivamente de tamanho e tornam-se achatados e quilhados, assumindo progressivamente a forma das dorsais.

Número de grânulos pós-nasais entre quatro e cinco. Diâmetro do olho pouco menor que a largura das duas primeiras supralabiais e maior que a distância entre a narina e a margem anterior da órbita. Pupila redonda.

Aba palpebral conspícua, estendendo-se entre a margem anterior da órbita e a altura de pouco mais da metade do olho. Face interna da aba com duas fileiras grosseiramente paralelas de cinco a seis escamas aumentadas; levemente imbricadas, lisas, retangulares ou poucas vezes quadradas, com margem arredondada; primeira escama menor que as demais. Fileira superior da aba com escamas maiores. As duas primeiras do mesmo tamanho, as demais aumentadas distalmente. As duas últimas

escamas da face externa da aba são levemente quilhadas distalmente. As escamas da face interna da aba são mais pigmentadas.

Face externa da aba formada por quatro a cinco escamas. Com exceção do número, a disposição das escamas obedece a descrição da face interna.

Grânulos supraciliares adjacentes à aba circulares, algo menores que os da região supraocular. Abertura auditiva elíptica. Situada diagonalmente com o maior eixo na região dorsoventral, localizado no nível da comissura labial.

Sinfisal dividida, subtrapezoidal, com o maior lado aumentado anteriormente; mais larga do que longa. Margens laterais retas ou curvadas, em contato com a primeira infralabial. Cinco a oito pós-sinfisais, arredondadas, iguais em tamanho.

Três escamas infralabiais, acompanhadas posteriormente por mais quatro ou cinco grânulos menores até a comissura labial. Escamas diminuem de altura posteriormente. Primeira infralabial mais retangular ou pouco trapezoidal, mais alongada que as demais, terminando entre a metade e o final da segunda supralabial. Segunda infralabial retangular, da largura da terceira supralabial. Terceira infralabial menos larga, a maior parte dela alinhando com grânulos do lábio superior. Em contato com a primeira infralabial está uma fileira composta por quatro a seis escamas.

Escamas da região genial arredondadas, variando de achatadas a pouco salientes; justapostas ou levemente imbricadas. Até entre a quinta ou décima fileira as escamas diminuem discretamente de tamanho em até um terço. A partir da fileira seguinte permanecem do mesmo tamanho até o contato as gulares.

Gulares pouco maiores que as escamas da região genial, aumentando progressivamente em tamanho até atingirem quase o dobro destas e tomarem conformação das ventrais. Gulares justapostas, lisas e arredondadas, às vezes com as bordas irregulares.

Dorsais carenadas, imbricadas, lanceoladas ou levemente arredondadas, diferenciando-se ligeiramente dos grânulos dorsais na região anterior e aumentando progressivamente de tamanho até o nível dos braços.

Volta da raiz do braço, com exceção da região anterior e ventral, recoberta por grânulos cônicos e arredondados ou alongados na região posterior. Lateralmente, as dorsais aumentam de tamanho progressivamente nos flancos, passando gradualmente a assumir a forma das ventrais, que são lisas, imbricadas e arredondadas, pouco maiores que as dorsais.

Fileiras de escamas dorsais variando entre 31 a 46, contadas do nível da margem anterior do braço até a margem anterior da perna. Escamas ventrais, contadas da mesma maneira, variando entre 26 a 39. Número de escamas em volta do corpo de 39 a 52.

Regiões anterior e dorsal do antebraço e braço recobertas por escamas arredondadas, lisas e fortemente imbricadas, do mesmo tamanho que as dorsais. Região posteroventral do antebraço e braço recoberta por grânulos pequenos, arredondados, com borda irregular e quase cônicos, semelhantes aos grânulos laterais do pescoço. Face ventral do braço recoberta por escamas pouco maiores, achatadas e irregulares. Coxa e perna com escamação semelhante à do antebraço e do braço.

Superfície palmar e plantar com escamas intumescidas, arredondadas, de borda irregular, justapostas e pouco menores que as do braço. Dorso da mão e do pé com escamas lisas, imbricadas, algo menores que as que recobrem o braço.

Estojo ungueal composto por quatro escamas assimétricas e imbricadas: duas inferolaterais, uma superolateral e uma dorsal. Uma das inferolaterais é maior e bulbosa, resultado da fusão entre a inferolateral externa e a terminal; a outra é mais lateral que esta. Essas duas escamas e a superolateral encerram a unha. A escama dorsal é a menor das quatro.

Tamanho dos dedos semelhante, porém primeiro dedo menor, seguido em tamanho pelo quinto, segundo, quarto e terceiro. Segundo artelho maior, e quinto menor. Primeiro, terceiro e quarto de tamanho semelhante.

Cabeça pouco deprimida dorsoventralmente, largura pouco maior que a do pescoço, que é cilíndrico e pouco mais estreito que o corpo. Focinho mais afunilado, com região anterior romba.

Cauda curta, recoberta por escamas carenadas, tornando-se lisas distalmente, imbricadas, variando entre lanceoladas e arredondadas.

Face superior da cloaca com uma a duas fileiras de 10 a 13 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Escamas do mesmo tamanho daquelas da região interna da coxa.

Face inferior da cloaca com uma ou duas fileiras de 10 a 13 escamas arredondadas, de borda irregular, podendo apresentar pigmentação mais marcada. Mesmo tamanho que as escamas da face superior.

Morfometria

Comprimento total do corpo entre 10,57 e 43,38mm. Comprimento da cauda entre 1,87 a 22,06mm. Cabeça com largura entre 1,29 e 4,74mm.

Coloração em espécimes preservados

Dorso de coloração castanha homogênea, às vezes com pontos claros (Figura 5). No limite dessa coloração, já na região látero-ventral, uma listra marrom escura da largura de uma ou duas escamas percorre toda a extensão, começando a partir da comissura labial (Figura 6). Região cefálica pode apresentar níveis variados de marcação dos seguintes tipos de manchas: uma mancha clara pós-ocular partindo da região mediana em linha reta até a altura da parietal, uma mancha clara de largura variável, começando na região interocular e estendendo-se até a região interparietal, mancha transversal na região pós-parietal, de borda irregular, em alguns casos em

forma de W, de largura e comprimento variável, não ultrapassando oito grânulos de largura e o comprimento podendo atingir a largura da cabeça. (Figura 7)

Focinho pode apresentar mancha clara na região dorsal (Figura 7-C). Lateralmente, as pós-nasais podem ser mais pigmentadas, deixando uma faixa bem marcada. Infralabiais pigmentadas. Uma faixa diagonal escura, da largura de duas escamas, pode ocorrer a partir da segunda infralabial até a altura da comissura labial.

Ventre claro, liso, por vezes com pontos mais pigmentados (Figura 8A). Joelhos e cotovelos mais claros.

Na cauda pode estar presentes um par de faixas claras dorsolaterais, que começam na altura das coxas e vão em direção posterior, não percorrendo mais do que metade da cauda. Ainda na região dorsal podem estar presentes manchas de largura variável, as maiores da largura da cauda. Na região ventrolateral, o limite da coloração castanha dorsal pode ser marcado por listras escuras ventro-laterais, que podem percorrer a cauda em toda sua extensão (Figura 8B).

Não há distinção de coloração entre jovens e adultos ou machos e fêmeas.

Coloração de espécimes vivos

Não foram obtidos exemplares vivos neste estudo. Para descrição de coloração em vida ver Hoogmoed (1973), Gasc (1981) e Ávila-Pires (1995) (Figura 9).

Figura 1. Mapa de relevo com a distribuição de *Coleodactylus amazonicus*.

Figura 2. Proposta filogenética preliminar feita com base em dados moleculares para populações de *Coleodactylus amazonicus* (Geurgas e col., dados não publicados).

Figura 3. Gráfico das funções discriminates 1 e 2 considerando-se 12 populações de *Coleodactylus amazonicus*.

Figura 4. Gráfico das funções discriminates 1 e 2 considerando-se quatro agrupamentos de *Coleodactylus amazonicus*.

Figura 5. Indivíduos de *Coleodactylus amazonicus* em vista dorsal, mostrando coloração homogênea. Em A, indivíduo de Colônia Apiaú (MZUSP 67012) com mancha occipital e na cauda. Em B, espécime de Aripuanã (MZUSP 81460), sem padrão de manchas.

Figura 6. Indivíduo de Colônia Apiaú (MRT 9819) em vista lateral, evidenciando as listras escuras que percorrem a lateral do corpo.

Figura 7. Detalhe da região anterior de indivíduos de *Coleodactylus amazonicus* mostrando os diferentes padrões de manchas cefálicas. Em A, indivíduo de Colônia Apiaú (9819), em B, de Aripuanã (MZUSP 81454) e em C, de Mina 14 de Abril (MZUSP 63898), o qual apresenta dorso do focinho mais claro.

Figura 8. Indivíduos de *Coleodactylus amazonicus* em vista ventral. Em A, exemplar de Colônia Apiaú (MZUSP 67012) em B detalhe da região posterior de espécime de Mina 14 de Abril (MZUSP 63898), onde se observam as listras ventrolaterais que percorrem toda a extensão da cauda.

Figura 9. Exemplares de *Coleodactylus amazonicus* de Óbidos (esquerda) e Altamira (direita), Pará (fotos: Pedro Peloso).

APÊNDICE I. Lista de espécimes de *Coleodactylus amazonicus* analisados com respectivas localidades.

Coleodactylus amazonicus.

Brasil. Acre		
Localidade	Coordenadas	Número
<u>Iquirí</u>	-7.3, -64.85	MZUSP 354.
<u>Senador Guimard</u> . Seringal Catuaba	-10.03, -67.63	MZUSP 32120.
<u>Senador Guimard</u> . Seringal Catuaba UFAC, 23km a leste de Rio Branco, BR-364	-10.03, -67.63	MPEG 16004-16008.
Brasil. Amazonas		
<u>Autazes</u> . Curuçá, Rio Madeira	-4.19, -59.92	MZUSP 41500-41509.
<u>Autazes</u> . Santa Bárbara	-4.22, -59.98	MZUSP 63816-63843; MZUSP 63851-63897.
<u>Careiro da Várzea</u> , km 12 da estrada para Autazes	-3.32, -59.87	MPEG 18891-18913.
<u>Barcelos</u> . Rio Cuieiras	0.45, -62.73	MZUSP 68939.
<u>Borba</u> .	-4.388, -59.594	MZUSP 40832-40876.
<u>Borba</u> . Santa Bárbara, margem esquerda do Rio Canumã	-4.03, -59.11	MPEG 16962-16964.
<u>Borba</u> . Santa Maria	-4.90, -60.21	MZUSP 91393-91400.

<u>Borba</u> . São João, Fazenda do Rio Marimari	-3.97, -58.82	MPEG 16971.
<u>Borba</u> . Palhalzinho: margem esquerda do Rio Abacaxis, próximo a Marvim.	-4.302, -58.634	MTR 13270-13277; MTR 13327.
<u>Borba</u> . Igarapé Açu, Rio Abacaxis	-4.309, -58.636	MTR 12682; MTR 12697; MTR 12705; MTR 12806; MTR 12831; MTR 13009.
<u>Borba</u> . São Sebastião ou Marvim, margem esquerda do Rio Abacaxis	-4.309, -58.636	MTR 12734; MTR 12752; MTR 12754; MTR 12757; MTR 12761-12762; MTR 12803; MTR 12813; MTR 12848; MTR 12907-12909; MTR 12933; MTR 12944-12945; MTR 12956.
<u>Coari</u> . Cabeceira do Rio Urucu.	-5.20, -65.61	MZUSP 75201.
<u>Coari</u> . Porto Urucu, Petrobrás	-4.10, -63.13	MPEG 15862-15863.
<u>Coari</u> . Rio Urucu, a leste de Porto Urucu e sul de Tefé	-4.3557, -63.5264	MPEG 15849.
<u>Codajás</u> . Lago Miuá	-9.596, -60.271.	MZUSP 17313
<u>Humaitá</u> . Lago Puruzinho, Rio Madeira	-7.36, -63.07	MZUSP 41540-41547.
<u>Jutaí</u> . Reserva de Desenvolvimento Sustentável Cujubim, Rio Jutaí	-3.57, -67.48	MSHoogmoed 9853; MSHoogmoed 9882-9883; MSHoogmoed 9886-9888; MSHoogmoed 9892; MSHoogmoed 9907;

		MSHoogmoed 9928; MSHoogmoed 9962; MSHoogmoed 10016; MSHoogmoed 10020-10021.
<u>Lábrea</u> . Madeireira Scheffer, Rio Ituxi	-8.26, -66.03	MPEG 20374-20375; MPEG 20409; MPEG 20422; MPEG 20428; MPEG 20434; MPEG 20444; MPEG 20458; MPEG 20471; MPEG 20485; MPEG 20495; MPEG 20507.
<u>Manacapuru</u> . Acajatuba, margem direita do Rio Negro	-3.118, -60.528	MTR 10278-10293.
<u>Manaus</u> . INPA	-3.11, -60.02	MPEG 15809-15810; MPEG 15816-15817; MZUSP 56685; MZUSP 66351; MZUSP 72952-72955.
<u>Manaus</u> . Igarapé Arara, margem esquerda do Rio Negro	-3.009, -60.397	MTR 10271-10277.
<u>Manaus</u> . Reserva Florestal Adolpho Ducke	-2.92, -59.98	MPEG 14434-14439; MPEG 15794-15796; MPEG 15798-15805; MPEG 16161; MTR 10250-10255;
<u>Manaus</u> . Reserva Florestal Adolpho Ducke	-3.13, -60.03	MZUSP 51621; MZUSP 52459-52467; MZUSP 53583-53585.
<u>Manaus</u> . Reserva Florestal Adolpho Ducke, Km 24-26 da estrada Manaus-Itacoatiara	-2.95, -59.89	MPEG 14403; MPEG 14420; MPEG 14422-14430; MPEG 14432-14433; MPEG 14440-

		14445.
<u>Manicoré</u> . Barreira do Matupiri, Rio Madeira	-5.57, -61.11	MZUSP 42122;
<u>Manicoré</u> . Restauração, Rio Madeira	-5.63, -61.06	MZUSP 41526-41528.
<u>Manicoré</u> . Região de rios dos Marmelos	-8.66, -61.41	MPEG 21619-21622; MPEG 21658-21659.
<u>Maués</u> . Areal ou Pacas, margem esquerda Rio Abacaxis	-4.597, -58.221	MTR 13052; MTR 13117-13119; MTR 13121-13122; MTR 13150-13151; MTR 13153; MTR 13181-13182.
<u>Nhamundá</u> . Margem oeste do rio Namundá	-2.038, -56.74	MPEG 15314-15315.
<u>Novo Aripuanã</u> . Cachoeira das Pombas	-6.400, -60.350	MTR 10165; MTR 10186; MTR 10187; MTR 10231.
<u>Novo Aripuanã</u> . São José das Pombas, margem esquerda do Rio Aripuanã	- 6.417, -60.367	MTR 10148; MTR 10174; MTR 10182; MTR 10189-10191; MTR 10198-10204; MTR 10241.
<u>Parintins</u> .	-2.63, -56.74	MNRJ 7337;
Brasil. Amapá		
<u>Calçoene</u> . BR-156	2.49, -50.95	MPEG 24430.
<u>Laranjal do Jarí</u> .	-0.764; -52.481.	MTR 13945; MTR 13954-13957; MTR 13969.
<u>Mazagão</u> . Rio Maracá	-0.32, -51.51	MPEG 833-844;
<u>Mazagão</u> . Rio Maracá, boca do	0.017, -51.95	MZUSP 88423-88441.

Igarapé Camaipi		
<u>Lourenço</u>	0.697, -57.713	MTR 13864; MTR 13870.
<u>Oiapoque</u> . Aldeia Tukai, km 156 da BR-156	3.76, -51.84	MPEG 24427-24428; MPEG 24431-24434.
<u>Pedra Branca do Amapari</u> . Vitória do Jari, Reserva Genética Felipe	0.93, -52.41	MPEG 20222.
<u>Serra do Navio</u> .	0.918, -53.003	MPEG 12168; MPEG 15018-15019; MPEG 15028-15029; MPEG 15063-15066; MPEG 15093; MPEG 15101-15102; MPEG 15108; MPEG 15137; MPEG 15191-15195; MPEG 15204. MRT 13770.
<u>Serra do Navio</u> . Projeto Amapari	0.87, -52.00	MPEG 19057; MPEG 19059; MPEG 19602; MPEG 19639-19653; MPEG 21820.
<u>Serra do Navio</u> . Projeto Amapari, Linha 700 sul	0.873, -52.001	MPEG 19196;
<u>Serra do Navio</u> . Projeto Amapari, Linha 50 Norte	0.873, -52.001	MPEG 19198.
<u>Tartarugalzinho</u> , Igarapé Caneco a 1 Km oeste do Rio Araguari	1.29, -51.07	MPEG 15131-15132.
Brasil. Mato Grosso		
<u>Apiacás</u> .	-9.54, -57.45	MZUSP 81615; MZUSP 81674.
<u>Aripuanã</u> .	-10.26, -59.39	MRT 9820; MZUSP 81442-

		81476; MZUSP 82548-82565.
<u>Colniza.</u>	-9.40, -59.03	UFMT 6786.
<u>Campos de Júlio.</u> Rio Juruena	-12.85, -58.93	MZUSP 82363-82390
<u>Cotriguaçu.</u>	-9.86, -58.41	PG 03; PG 05; PG 10.
<u>Nova Bandeirantes.</u>	-9.81, -57.86	UFMT 5993.
Brasil. Pará		
<u>Almeirim.</u>	-1.520, -52.581	MPEG 19005.
<u>Almeirim.</u> BR-156	-1.21, -52.21	MPEG 24429.
<u>Almeirim.</u> Monte Dourado, Área 10	-0.81, -52.59	MPEG 23130; MPEG 23133; MPEG 23136; MPEG 23139-23140; MPEG 23143; MPEG 23210; MPEG 23212; MPEG 23218; MPEG 23233; MPEG 23237-23238.
<u>Almeirim.</u> Monte Dourado, Área 14	-0.81, -52.59	MPEG 23191-23192; MPEG 23213.
<u>Almeirim.</u> Monte Dourado, Área 55	-0.81, -52.59	MPEG 23144-23145; MPEG 23333-23334; MPEG 23338; MPEG 23340-23343; MPEG 23346-23348; MPEG 23351; MPEG 23353-23355; MPEG 23371-23372; MPEG 23410-23413; MPEG 23415-23421; MPEG 23423-23425; MPEG 23427-23430; MPEG 23437-23446; MPEG 23453.

<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Área 56	-0.81, -52.59	MPEG 23127-23129; MPEG 23195-23209; MPEG 23239-23241; MPEG 23450.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Área 86	-0.81, -52.59	MPEG 23185.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Área 91	-0.81, -52.59	MPEG 23146; MPEG 23151; MPEG 23154-23155; MPEG 23159; MPEG 23165-23175; MPEG 23266-23267; MPEG 23269-23273; MPEG 23275-23283; MPEG 23294-23295; MPEG 23306-23309; MPEG 23313-23315; MPEG 23318-23319; MPEG 23324; MPEG 23328; MPEG 23330; MPEG 23332.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Área 95	-0.81, -52.59	MPEG 23152; MPEG 23164; MPEG 23263-23264; MPEG 23268; MPEG 23285-23286; MPEG 23296-23301; MPEG 23304-23305; MPEG 23311-23312; MPEG 23316-23317; MPEG 23325; MPEG 23329; MPEG 23331.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Área 127	-0.81, -52.59	MPEG 23178-23182; MPEG 23184; MPEG 23190; MPEG 23242-23243; MPEG 23246-

		23247; MPEG 23249-23250; MPEG 23255; MPEG 23257-23259.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Bituba	-0.81, -52.59	MPEG 23131-23132; MPEG 23134-23135; MPEG 23137-23138; MPEG 23141-23142; MPEG 23211; MPEG 23214-23217; MPEG 23219-23232; MPEG 23234-23236; MPEG 23451; MPEG 24145.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Castanhal	-0.81, -52.59	MPEG 23147-23148; MPEG 23150; MPEG 23153; MPEG 23156-23158; MPEG 23160-23163; MPEG 23265; MPEG 23274; MPEG 23284; MPEG 23287-23293; MPEG 23302-23303; MPEG 23310; MPEG 23320-23323; MPEG 23326-23327.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Estação	-0.81, -52.59	MPEG 23335-23336; MPEG 23339; MPEG 23352; MPEG 23356-23357; MPEG 23414; MPEG 23422; MPEG 23426.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Reserva Pacanari	-0.81, -52.59	MPEG 19947; MPEG 19949-19951; MPEG 19954; MPEG 19961; MPEG 23110-23126.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado,	-0.81, -52.59	MPEG 19958; MPEG 19960;

Reserva Itapioara		MPEG 19966-19968;
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Reserva Genética Quaruba	-0.81, -52.59	MPEG 20211; MPEG 23176-23177; MPEG 23183; MPEG 23186-23189; MPEG 23244-23245; MPEG 23248; MPEG 23251-23254; MPEG 23256; MPEG 23452.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, Reserva Genética Pacanari	-0.81, -52.59	MPEG 20217; MPEG 23193-23194; MPEG 23337; MPEG 23344-23345; MPEG 23349-23350; MPEG 23358-23370; MPEG 23373; MPEG 23409; MPEG 23431-23436; MPEG 23447-23449; MPEG 24142-24143.
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, perto de Quaruba	-0.81, -52.59	MPEG 22000;
<u>Almeirim</u> . Monte Dourado, a noroeste	-0.81, -52.59	MPEG 22001-22005; MPEG 22007-22022; MPEG 23110-23373; MPEG 23409-23453; MPEG 24142-43; MPEG 24145.
<u>Almeirim</u> . Entre as Cachoeiras de Maracanancoara, Rio Paru de Leste	1.16, -54.67	MZUSP 333-335;
<u>Almeirim</u> . São Raimundo	-1.52, -52.57	MPEG 16954-16955.
<u>Almeirim</u> . Serra de Almeirim	-1.29, -52.87	MPEG 22023-22024.

<u>Anapu.</u> Juruá, Rio Xingu	-3.11, -51.58	MZUSP 66354-66356; MZUSP 67227-67230; MZUSP 67232-67234; MZUSP 67236-67238.
<u>Anapu.</u> Usina Hidrelétrica de Belo Monte, margem direita do Rio Xingu	-3.45, -51.45	BML 364-365; BML 368; BML 377; BML 418; BML 452; BML 498; BML 506; BML 510; BML 579; BML 915; BML 1109; BML 1191; BML 1200; BML 1274; BML 1285-1287; BML 1294; BML 1358; BML 1412; BML 1442; BML 1545; MPEG 24872-24874.
<u>Aurora do Pará.</u> Km 94 Rodovia Belém-Brasília	-2.21, -47.56	MZUSP 8801-8802.
<u>Aveiro</u>	-3.62, -55.32	MZUSP 19990-19992.
<u>Aveiro</u> Monte Cristo, Rio Tapajós	-4.07, -55.63	MZUSP 30840; MZUSP 30867.
<u>Aveiro</u> Parque Nacional da Amazônia	-3.8, -56.37	MZUSP 53689-53691.
<u>Baião.</u> Margem esquerda do Rio Arapari, 500 m do rio Tocantins	-3.38, -49.54	MPEG 13153-13155; MPEG 13158-13160; MPEG 13167-13172; MPEG 13189-13198.
<u>Barcarena.</u> Vila dos Cabanos	-1.52, -48.62	MPEG 19891; MPEG 20206.
<u>Belém.</u>	-1.456, -48.504	MNRJ 1442.
<u>Belém.</u> Reserva do Mocambo EMBRAPA	-1.44, -48.44	MPEG 15630.

<u>Belterra</u> . Floresta Nacional do Tapajós	-3.58, -55.10	MZUSP 78113; MZUSP 78116-78117.
<u>Belterra</u> . Floresta Nacional do Tapajós, Sucupira	-3.58, -55.0978	MZUSP 77434-77437.
<u>Bragança</u> .	-1.07, -46.79	MPEG 12902.
<u>Breves</u> . Ilha de Marajó	-1.18, -50.16	MPEG 14732; MPEG 14751; MPEG 14758; MPEG 14862; MPEG 15761; MPEG 15765; MPEG 15787; MPEG 15793.
<u>Bujaru</u> .	-1.52, -48.04	MPEG 13234.
<u>Bujaru</u> . Cachoeira do Espelho, Rio Xingu	-1.38, -55.88	MZUSP 66273; MZUSP 66281-66282; MZUSP 66395.
<u>Bujaru</u> . Cachoeira do Limão, Rio Tapajós	-5.82, -54.45	MZUSP 53663-53664.
<u>Canaã dos Carajás</u> . Carajás	-6.49, -49.88	MPEG 21295; MPEG 21339.
<u>Faro</u> .	-2.11, -56.70	MPEG 15336; MPEG 15400; MPEG 15406-15407.
<u>Igarapé-Miri</u> . Remansão, Rio Tocantins	-1.75, -49.17	MZUSP 56692.
<u>Ipixuna do Pará</u> .	-2.56, -47.49	MPEG 16888-16889; MPEG 16901-16902; MPEG 16904-16905.
<u>Itaituba</u> . Maloquinha	-4.3, -56.08	MZUSP 20188; MZUSP 20221-20222.
<u>Itaituba</u> . Parque Nacional da	-4.67, -56.54	MPEG 22334-22344.

Amazônia, Rio Tapajós		
<u>Itaituba</u> . Parque Nacional da Amazônia, trilha da Capelinha, Rio Tapajós	-4.67, -56.55	MPEG 21967.
<u>Jacundá</u> .	-4.57, -49.12	MPEG 13425; MPEG 13441; MPEG 13645.
<u>Jacundá</u> . Estrada Jacundá-Jacundazinho a cerca de 6 km de Jacundazinho	-4.469, -49.42	MPEG 13812.
<u>Jacundá</u> . Km 67 da estrada Tucuruí-Marabá	-3.84, -49.09	MPEG 13878.
<u>Jacundá</u> . 3-5 Km da sede de Jacundá	-4.51, -49.36	MPEG 13426-13428; MPEG 13432-13438; MPEG 13485-13487; MPEG 13512-13515; MPEG 13521; MPEG 13523; MPEG 13531; MPEG 13534-13552.
<u>Jacundá</u> . 7-8 Km da sede de Jacundá	-4.51, -49.29	MPEG 13468-13472.
<u>Juruti</u> .	-2.24, -56.03	MPEG 20786; MPEG 20792; MPEG 20796; MPEG 20824; MPEG 20839; MPEG 21866; MPEG 21873-21874; MPEG 21876-21879.
<u>Marabá</u> . Área do Igarapé Saúde	-4.33, -48.68	MPEG 13585; MPEG 13604; MPEG 13632-13633; MPEG 13635; MPEG 13649-13655;

		MPEG 13667-13670.
<u>Marabá</u> . Floresta Nacional do Tapirapé-Aquiri	-5.149325, -48.849951	MPEG 18001-18012.
<u>Marabá</u> . Carajás	-6, -51.3333	MZUSP 60668-60670.
<u>Marabá</u> . Carajás, Rio Pojuca.	-6, -51.3333	MZUSP 60928.
<u>Marabá</u> . Carajás, Serra Norte.	-6, -51.3333	MZUSP 63802-63803.
<u>Marabá</u> . Serra dos Carajás	-6, -51.33	MPEG13243.
<u>Marabá</u> . Serra dos Carajás, entre acampamentos 3X e N5	-6, -51.3333	MZUSP 66173.
<u>Marabá</u> . Serra Norte, Carajás	-5.998, -50.295	MSHoogmoed 1477-1480. MPEG 12944; MPEG 13007-13008; MPEG13012-13017; MPEG 13027-13029; MPEG 13044-13046; MPEG 13054-13059; MPEG 13063; MPEG 13071-13076; MPEG 13080; MPEG 13095; MPEG 13105-13112; MPEG 21811-21813; MPEG 13263-13269; MPEG 13317-13329; MPEG13334-13351; MPEG 13556; MPEG 13575-13576; MPEG 13581; MPEG 13584; MPEG 13708; MPEG 13722-13726; MPEG 13736; MPEG 13738-13739; MPEG 13753-13760; MPEG 13765; MPEG 13953; MPEG

		13956-13958; MPEG 13964-13966; MPEG 13971-13972; MPEG 13989-13991; MPEG 14002-14004; MPEG 14008; MPEG 14012-14013; MPEG 14030-14033; MPEG 14094-14097; MPEG 14099-14100; MPEG 14102; MPEG 14110; MPEG 14112; MPEG 14136-14138; MPEG 14144-14145; MPEG 14154-14161; MPEG 14168-14169; MPEG 14177; MPEG 14184; MPEG 14187; MPEG 14217; MPEG 14219 - 14221; MPEG 14226-14229; MPEG 14233; MPEG 14238-14240; MPEG 14248; MPEG 14254; MPEG 14256-14258; MPEG 14372-14373; MPEG 14389.
<u>Medicilândia.</u>	-3.448, -52.890	MPEG 4699-4700.
<u>Medicilândia.</u> Km 74 de Altamira	-3.4, -52.78	MPEG 4673-4695.
<u>Melgaço.</u> Estação Científica Ferreira Penna, Caxiuanã, Rio Curuá	-1.64, -50.81	MPEG 16359-16360; MPEG 16416; MPEG 16429-16430; MPEG 16433-16435; MPEG 16442; MPEG 16455-16456; MPEG 16467-16468; MPEG

		16472; MPEG 16486; MPEG 16513-16515; MPEG 16517-16521; MPEG 16555; MPEG 16558-16560; MPEG 16563; MPEG 16568; MPEG 16574; MPEG 16577-16578; MPEG 16583-16585; MPEG 16590; MPEG 16592-16593; MPEG 16596-16602; MPEG16604; MPEG 16609; MPEG 16622-16624; MPEG 16627-16628; MPEG 16630-16631; MPEG 16633-16636; MPEG 16639-16643; MPEG 16648-16649; MPEG16651; MPEG 16654; MPEG 16659; MPEG 16662; MPEG 16666; MPEG 16763; MPEG 17820; MPEG 17824; MPEG 17886; MPEG 17899; MPEG 17901-17903; MPEG 17908; MPEG 17931; MPEG 19838-19840; MPEG 20242-20243; MPEG 20249-20251; MPEG 20254-20260; MPEG 20283; MPEG 20285; MPEG 20296; MPEG 20300; MPEG 20304; MPEG 20325-20327; MPEG 20332-20333; MPEG 20335; MPEG 21667-21668;
--	--	--

		MPEG 21686; MPEG 21689; MPEG 21694; MPEG 21696; MPEG 21698; MPEG 21702; MPEG 21715; MPEG 21721; MPEG 21725-21727; MPEG 21734; MPEG 21739; MPEG 21744; MPEG 21763; MPEG 21792-21795; MPEG 21829- 21833.
<u>Melgaço</u> . Floresta Nacional de Caxiuanã	-1.79, -51.43	MPEG 16378-16382; MPEG 17937; MSHoogmoed 16441; MSHoogmoed 16511; MSHoogmoed 16683; MSHoogmoed 17839.
<u>Monte Alegre</u> . Parque Estadual do Grere	-2.0, -54.08	MPEG 24192.
<u>Oriximiná</u> . As Pedras, Rio Cuminá-mirí	-1.31, -55.92	MZUSP 18537.
<u>Oriximiná</u> . Cruz Alta, 6km ao sul do Rio Trombetas	-1.72, -56.49	MPEG 15347; MPEG 15357- 15358; MPEG 15370-15375; MPEG 15381-15382; MPEG 15392-15394.
<u>Oriximiná</u> . Lago Jacaré, Rio Trombetas	-1.34, -56.86	MZUSP 53816-53820.
<u>Oriximiná</u> . Porto Trombetas	-1.47, -56.35	MPEG 14398; MPEG 24245- 24251; MPEG 24378-24379.
<u>Oriximiná</u> . Rio Paru de Leste	-1.48, -55.98	MZUSP 29647-29651.

<u>Oriximiná</u> . Tabuleiro Leonardo	-1.38, -56.84	MZUSP 53721-53735.
<u>Oriximiná</u> . Vai quem quer	-1.5, -55.83	MZUSP 77439-77442.
<u>Ouilândia do Norte</u> . Acampamento Onça	-6.73, -51.08	MPEG 21404; MPEG 21406; MPEG 21609.
<u>Ouilândia do Norte</u> . Serra do Kukoinhokren	-7.83, -51.92	MZUSP 78240-78241; MZUSP 78403; MZUSP 78908;
<u>Paragominas</u> .	-3.02, -47.27	MPEG 21419; MPEG 21421.
<u>Paragominas</u> . Fazenda Agroeste	-3.05, -47.22	MPEG 17000; MPEG 17002- 17003; MPEG 17015-17025.
<u>Paragominas</u> . Fazenda Vitoria	-2.95, -47.39	MPEG 16983-16984; MPEG 16994; MPEG 17007-17010; MPEG 17013-17014; MPEG 17027-17028; MPEG 17030- 17034; MPEG 19032-19037.
<u>Piçarra</u> .	-6.44, -48.87	MNRJ 15176-15177; MNRJ 16095.
<u>Placas</u> . Km 126 da estrada Santarém-Porto Velho	-3.67, -54.85	MZUSP 47707.
<u>Portel</u> . Floresta Nacional de Caxiuanã	-2.02, -51.72	MPEG 16608; MPEG 16619- 16620; MPEG 19927; MPEG 20031; MPEG 20359-20360; MPEG 20367
<u>Portel</u> . Fazenda Riacho Monte Verde	-3.25, -50.317	MPEG 24608-24642.

<u>Praíha</u> . Barreirinha, próximo a São Luís, Rio Tapajós	-2.58, -54.02	MZUSP 20617;
<u>Santarém</u> . Alter do Chão	-2.53, -54.97	MRT 9744-9755.
<u>Santarém</u> . BR-163	-3.15, -54.83	MPEG 17454; MPEG 17456-17458; MPEG 17462; MPEG 17465-17466; MPEG 17474; MPEG 17477; MPEG 17480; MPEG 17484; MPEG 17503; MPEG 17511; MPEG 17513; MPEG 17526; MPEG 17546; MPEG 17559-17560; MPEG 17563-17564; MPEG 17570; MPEG 17582.
<u>Santarém</u> . Tapaiúna, Rio Tapajós	-2.4, -54.68	MZUSP 30901.
<u>Santarém</u> . Cachoeira da Montanha, Rio Tapajós	-2.4, -54.68	MZUSP 53653-53655.
<u>Santarém</u> . Taperinha	-2.53, -54.28	MTR 13195-13201; MTR 13882-13888; MZUSP 19698-19700; MZUSP 30887-30898.
<u>Santarém</u> . Terra Preta Grande, Taperinha	-2.53, -54.28	MZUSP 23578.
<u>São Félix do Xingu</u> . Fazenda Cascatinha	-6.63, -51.98	MPEG 18545-18548.
<u>São Félix do Xingu</u> . Kenpore	-7.7, -51.92	MZUSP 79212;
<u>Senador José Porfírio</u> . Usina	-3.614, -51.964	BML 1095; BML 1101; BML

Hidrelétrica de Belo Monte, Vitoria do Xingu, Bom Jardim, margem esquerda		1246.
<u>Tailândia.</u>	-2.52, -48.87	MTR 14011
<u>Tucuruí.</u>	-3.77, -49.66	MPEG 13187; MPEG 24528-24531.
<u>Tucuruí.</u> Canoal Chiqueirão	-3.81, -49.72	MPEG 13392; MPEG 13397; MPEG 13404-13405.
<u>Tucuruí.</u> Margem esquerda do Rio Tocantins	-3.77, -49.64	MPEG 13360; MPEG 13377; MPEG 13402-13403.
<u>Tucuruí.</u> Usina Hidrelétrica de Tucuruí, Lago	-3.82, -49.65	MPEG 21890-21892; MPEG 22404-22408;
<u>Tucuruí.</u> Usina Hidrelétrica de Tucuruí, Ilha de Germoplasma	-3.82, -49.65	MPEG 24152-24154.
Brasil. Rondônia		
<u>Alto Paraíso.</u>	-9.62, -63.45	MZUSP 61884-61886; MZUSP 64749.
<u>Cacaulândia.</u>	-10.34, -62.9	MZUSP 89340.
<u>Candeias do Jamari.</u> Fazenda Rio Candeias, km 28 da BR-364	-8.95, -63.65	MPEG 12926.
<u>Candeias do Jamari.</u> Usina Hidrelétrica Samuel	-8.75, -63.47	MZUSP 92294-92295;
<u>Espigão do Oeste.</u> Fazenda Jaburi	--11.583, -60.75	MPEG 21482.

<u>Espigão do Oeste</u> . Floresta Nacional do Rio Jamari, Mina 14 de Abril.	-9.29, -62.86	MZUSP 63847; MZUSP 63898
<u>Guajará-Mirim</u> . Parque Nacional da Serra da Cutia	-12.04, -64.71	MPEG 20525-20534;
<u>Guajará-Mirim</u> . Parque Nacional da Serra da Cutia, Acampamento Fazenda Estrela	-12.04, -64.71	MPEG 21441-21442; MPEG 21553-21556.
<u>Itapuã do Oeste</u> . Reserva Ecológica do Rio Jamari	-9.15, -60.00	MPEG 14835; MPEG 14839-14840; MPEG 14843-14847; MPEG 14849-14855.
<u>Jaru</u> . Santa Cruz da Serra	-10.67, -62.57	MZUSP 61944-61946; MZUSP 63844-63846; MZUSP 63848-63850; MZUSP 64773; MZUSP 70286.
<u>Ji-Paraná</u> .	. -10.88, -61.94	MPEG 13871
<u>Ji-Paraná</u> . . Km 12 da linha 12B	-10.91, -61.92	MPEG 13936; MPEG 13943
<u>Ji-Paraná</u> . Nova Brasília	-10.89, -61.94	MZUSP 62292-62299; MZUSP 64782-64786.
<u>Ji-Paraná</u> . Nova Colina	-10.78, -61.68	MZUSP 62155-62167.
<u>Ji-Paraná</u> . Monte Negro	-10.26, -63.33	MTR 11767.
<u>Ouro Preto do Oeste</u> .	-10.72, -62.27	MPEG 13910; MPEG 13914; MPEG 13921-13924; MPEG 13928-13929; MPEG 14504; MPEG 14510-14511; MPEG 14063; MPEG 14067; MPEG

		14077-78; MPEG 14080.
<u>Pimenta Bueno.</u>	-11.67, -61.19	MPEG 18075-76.
<u>Porto Velho.</u>	-8.77, -63.9	MZUSP 3162 (holótipo de <i>C. guimaraesi</i>)
<u>Porto Velho.</u> Calama	-8.05, -62.88	MZUSP 41780.
<u>Vale do Anari.</u> Cachoeira de Nazaré, Rio Machado	-9.73, -61.92	MZUSP 66320-66323.
Brasil. Roraima		
<u>Caracarái.</u> 7 Km E do Rio Arajani, BR-210	1.44, -60.72	MPEG 17142-17144; MPEG 17176; MPEG 17261; MPEG 17290.
<u>Caracarái.</u> Missão Catrimani	0.47, -61.73	MZUSP 73407-7319.
<u>Mucajaí.</u> Colônia Apiaú	2.65, -61.2	MRT 9818-9819; MZUSP 79314-79317.
<u>Mucajaí.</u> Colônia Apiaú, Igarapé Serrinha	2.65, -61.2	MZUSP 66894-66896
<u>São João da Baliza.</u>	0.97, -59.93	MZUSP 79351-79352.
Guiana Francesa		
<u>Cayenne.</u>	4.93, -52.33	MZUSP 6812.
<u>Mornes de Macouria.</u>	4.95, -52.41	MPEG 16017-16019.
<u>Petit Saut.</u> Sinnamary River	5.064, -53.046	MPEG 15835-15837; MPEG 16086-16087.
Suriname		
<u>Sipaliwini.</u>	3.73, -55.98	MPEG 17855-17856.

Lista de exemplares da coleção do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA

<u>Apuí. Parque Estadual do Sucunduri</u> (AM)	-8.35, -58.61	INPA 10596; 10506; 10559; 10598; 10562; 10505; 10560; 10561; 10588; 10589; 10601; 10599; 10507; 10604; 10564; 13110; 13112; 13820; 13784; 13800; 13810; 13109; 13822; 13797; 13809; 13812; 13819; 13796; 13802; 13815; 13798; 13803; 13790; 13808; 13816; 13817; 13811; 13801; 15661; 15662; 15663; 16992; 16993; 16994; 17254; 17412; 18174; 18178; 18177; 1829; 18293; 18294; 18295; 19888; 19887; 19886; 19842; 19843; 19844.
<u>Beruri. Rio Purus</u> (AM)	-3.89, -61.37	
<u>Coari. Gasoduto Coari</u> (AM)	-4.085, -63.141	
<u>Irlanduba.</u> (AM)	-3.285, -60.186	
<u>Juruá. Comunidade do Socó</u> (AM)	-3.48, -66.07	
<u>Manacapuru.</u> (AM)	-3.3, -60.62	
<u>Manaus. Reserva do Desenvolvimento Sustentável de Tupé.</u> (AM)	-3.01, -60.23	
<u>Manaus. Reserva Florestal Adolpho Ducke</u> (AM)	-2.95, -59.89	
<u>Novo Airão. Parque Nacional do Jaú.</u> (AM)	-2.30, -62.51	
<u>Novo Aripuanã. Boca do Juma</u> (AM)	-6.80, -59.95	
<u>Novo Aripuanã. Lago Xadá, Rio Madeira</u> (AM)	-5.2, -60.67	
<u>São Gabriel da Cachoeira. Parque Nacional do Pico da Neblina</u> (AM)	0.50, -66.55	
<u>São Sebastião do Uatumã. Reserva do Desenvolvimento Sustentavel de Uatumã</u>	-2.57, -57.87	
<u>Aripuanã. Rio Aripuanã</u> (MT)	-10.16, -59.45	
<u>Santarém. BR-163</u> (PA)	-3.15, -54.83	

BIBLIOGRAFIA

- Albrecht, G. H. 1980. Multivariate analysis and the study of form with special reference to canonical variate analysis. **Am. Zool.**, **20**: 679-693.
- Andersson, L. G. 1918. New lizards from South America, collected by Nils Holmgren and A. Roman. **Ark. Zool. Stockolm** **11 (16)**: 9pp.
- Ávila-Pires, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazônia (Reptilia – Squamata). **Zoologische Verhandelingen**, **299**: 1-706.
- Barbour, T. 1921. Sphaerodactylus. **Mem. Mus. comp. Zool., Harvard**, **47**: 215-78
- Burbrink, F. T. 2002. Phylogeographic analysis of the cornsnake (*Elaphe guttata*) complex as inferred from maximum likelihood and Bayesian analyses. **Mol. Phyl. Evol.**, **25**: 465–476.
- Cavalcanti, M. J. & P. R. D. Lopes. 1993. Análise morfométrica multivariada de cinco espécies de Serranidae (Teleostei: Perciformes). **Acta. Biol. Leop.**, **15(1)**: 53-64.
- Cicero, C. 1996. Sibling species of titmice in the *Parus inornatus* complex (Aves: Paridae). **Uni. Calif. Pub. Zool**: 1–217.
- Colborn, J. et al. 2001. The evolutionary enigma of bonefishes (*Albula* spp.): cryptic species and ancient separations in a globally distributed shorefish. **Evolution** **55**: 807–820.
- Gasc, J. P. 1981. Quelques nouvelles données sur la repartition et l'écologie des sauriens en Guyane française. **Revue d'Ecologie (Terre et Vie)** **35**: 273–325.
- Gasc, J. P. 1990. Les lézards de Guyane: 1-76. Chabaud. Paris.
- Geurgas, S.; M. T. Rodrigues; C. Moritz. 2008. The genus *Coleodactylus* (Sphaerodactylinae, Gekkota) revisited: A molecular phylogenetic perspective. **Mol. Phyl. Evol.** **49**: 92-101.

- Henry, C.S. 1994. Singing and cryptic speciation in insects. **Trends Ecol. Evol.** **9**: 388–392
- Highton, R., G. C. Maha & L. R. Maxson. 1989. Biochemical evolution in the slimy salamanders of the *Plethodon glutinosus* complex in the eastern United States. **Illinois Biol. Monographs**. **57**: 1–153.
- Hillis D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **18**: 23–42.
- Hoogmoed, M. S. and T. C. S. Ávila-Pires. 1991. Annotated checklist of the herpetofauna of Petit Saut, Sinnamary River, French Guiana. **Zool. Mededelingen Leiden** 65:553–88.
- Hoogmoed, M. S. 1973. Notes on the herpetofauna of Surinam IV. The lizards and amphisbaenians of Surinam. **Biogeographica IV**: IV. 1-419, figs. 1-81. Pls 1-42. Tabelas 1-30.
- Hoogmoed, M. S. 1985. *Coleodactylus septentrionalis* Vanzolini, a lizard new for the Surinamese fauna (Sauria: Gekkonidae). **Notes on the herpetofauna of Suriname X. Zool Meded**, **59**: 229-238.
- Jockusch E. L. & D. B. Wake. 2002. Falling apart and merging: diversification of slender salamanders (Plethodontidae: Batrachoseps). **American West Biological Journal of the Linnean Society**, **76**: 361–391. With 4 figures
- Jones, G. and Barlow, K.E. 2003. Cryptic species of echolocating bats. *In*: Echolocation in Bats and Dolphins (Thomas, J.A. et al., eds): 345–349, University Of Chicago Press.
- Leaché, A. D. & T. W. Reeder. 2002. Molecular systematics of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. **Syst. Biol.**, **51**: 44–68.

- Lefébure, T. et al. 2006. Phylogeography of a subterranean amphipod reveals cryptic diversity and dynamic evolution in extreme environments. **Mol. Ecol.** **15**: 1797–1806.
- Narins, P.M. 1983. Divergence of acoustic communication systems o two sibling species of eleutherodactylid frogs. **Copeia**, **4**: 1089–1090.
- Nascimento, F. P.; T. C. S. Ávila-Pires & O. R. Cunha. 1988. Répteis Squamata de Rondônia e Mato grosso coletados através do Programa Polonoroeste. **Bol. Mus. Pas. E. Goeldi, Zool.**, **4 (1)**: 21-66.
- Parker, H. W. 1926. The Neotropical lizards of the genera *Lepidoblepharis*, *Pseudogonatodes*, *Lanthrogecko*, and *Sphaerodactylus*, with the description of a new genus. **Ann. Mag. Nat. Hist.**, **17 (9)**: 291-301.
- Rocha-Olivares, A. et al. 2001. Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod. **Mol. Biol. Evol.** **18**: 1088–1102.
- Saez, A.G. & E. Lozano. 2005. Body doubles. **Nature**, **433**: 111
- Seberg O. 2004. The future of systematics: assembling the tree of life. **The Systematist**, **23**: 2–8.
- Slade R. W. & C. Moritz. 1998. Phylogeography of *Bufo marinus* from its natural and introduced ranges. **Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.**, **265**: 769–777.
- Tabachnick, B. G. & I. S. Fidell. 2001. *Using Multivariate Statistics*. Ally & Bacon. Needham Heights. 966 pp.
- Vanzolini P.E. 1957. O gênero *Coleodactylus* (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Dep. de Zool. (São Paulo)**, **13 (1)**: 1-17.
- Vanzolini, P.E. 1968a. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (Sáuria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17 (1)**: 1-84.

- Vanzolini, P.E. 1968b. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17** (2): 85-112.
- Vanzolini, P. E. 1980. *Coleodactylus septentrionalis*, sp. n., with notes on the distribution of the genus (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Zool., (São Paulo)**, **34** (1): 1-9.
- Vanzolini, P. E. 1986. Levantamento herpetológico da área do Estado de Rondônia sob a influência da rodovia BR 364. **Programa Polonoroeste, subprograma Ecologia animal, Relatório de Pesquisa no. 1**: 1-50. MCT/CnPQ.
- Vitt, L. J.; S. S. Sartorius; T. C. Ávila-Pires; P. A. Zani & M. C. Sposito. 2005. Small in a big world: ecology of leaf-litter geckos in new world tropical forests. **Herpetological Monographs**, **19**: 137–152.
- Wettstein, O. 1928. *Coleodactylus zernyi* nov. spec., ein neuer Gecko aus Brasilien. **Zool. Anz. Leipzig**, **76** (3-6): 110-2.
- Wiens, J. J. & T. A. Penkrot. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). **Sys. Biol.**, **51**: 69–91.

Capítulo 6: Discussão geral e conclusões

DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

O estudo realizado neste trabalho reafirma os registros de que a similaridade morfológica entre os clados de *Coleodactylus* é bastante grande e que o gênero reúne espécies cuja morfologia externa é conservada (Vanzolini, 1957; 1968a; 1980; Hoogmoed, 1985; Ávila-Pires, 1995; Freire, 1999). As poucas variações morfológicas relatadas e a dificuldade em diagnosticar exemplares de determinadas populações concordam com a suposição de que *Coleodactylus* poderia compreender um complexo de espécies crípticas.

Nos últimos anos, com o advento das técnicas de sequenciamento gênico, têm sido reportadas cada vez mais espécies crípticas para todos os grupos de organismos (Sturmbauer & Meyer, 1992; Rocha-Olivares e col., 2001; Jockusch & Wake, 2002; Bickford e col., 2006; Egge & Simons, 2006; Pfenninger & Schwenk, 2007; Martín-González e col., 2008). O número de pesquisas a respeito da descrição da biodiversidade críptica tem aumentado, porém, os mecanismos que explicam o porquê dos casos de espécies crípticas com morfologia externa conservada mas distância genética acentuada ainda não foram esclarecidos. Mayr (2002), afirma que a constância morfológica é um dos problemas básicos não resolvidos da teoria evolutiva, e ilustra o que diz comentando sobre o caso dos caranguejos pata-de-cavalo (Ordem Xiphosura), que há dois milhões de anos acumularam diferenças genéticas, mas não morfológicas. O autor questiona ainda o porquê de esses organismos não terem sofrido modificações do ponto de vista morfológico enquanto outros habitantes do mesmo ecossistema sofreram diferenciações ou extinguiram-se.

Além da semelhança morfológica, o fato de serem animais miniaturizados é um obstáculo adicional à busca por caracteres distintivos dos táxons de *Coleodactylus*,

pois as características diagnósticas dos clados podem estar em estruturas menores, passíveis de serem reconhecidas com uso de recursos ópticos que apresentem maior poder de resolução. Um exemplo seriam os elementos presentes nas escamas digitais desses animais, pois, sendo geconídeos, apresentam especializações morfológicas nos dígitos, inclusive nos cílios que os recobrem, devido aos seus hábitos de locomoção. Estudos com base em microscopia eletrônica de varredura são utilizados a fim de descrever os elementos das escamas de vários grupos de Squamata (Peterson, 1983, 1984; Peterson & Bezy, 1985; Stewart & Daniel, 1973), e esta deve ser uma ferramenta a ser explorada. Há de se considerar também que as diferenças moleculares estejam expressas em caracteres de outra natureza, seja ela osteológica, ecológica ou comportamental, como já diagnosticadas para as salamandras do gênero *Batrachoseps* (Jockusch & Wake, 2002).

Diante da dificuldade em se diagnosticar espécies crípticas com base na morfologia externa, o uso da ferramenta molecular para o reconhecimento desses táxons tem se tornado fundamental (Highton e col., 1989; Slade & Moritz, 1998; Trewick, 1998; Hedin, 2000; Burbrink 2002; Jockusch & Wake, 2002; Leaché & Reeder 2002; Seberg, 2004; Bergmann & Russell, 2007; Fouquet e col., 2007). Foi reconhecendo essa tendência que este trabalho foi concebido, e teve como orientação o estudo de Geurgas e col. (2008), que publicaram um estudo filogeográfico com base em um gene mitocondrial (16S rRNA) e dois genes nucleares (*c-mos* e *RAG-1*) para 21 populações de *Coleodactylus*. Esperava-se que com o auxílio da proposta molecular dos autores e tendo disponível o grande número de espécimes analisados e com ampla cobertura geográfica, a diversidade real do grupo pudesse ser melhor esclarecida.

A revisão taxonômica de *Coleodactylus* apresentada neste estudo mostrou que a classificação atual do gênero de fato subestima sua diversidade, como indicado na proposta de Geurgas e col. (2008). Os resultados, obtidos através da análise da morfologia externa de 3904 exemplares de 289 localidades, permitiram a redefinição

das cinco espécies válidas com base nas variações na morfologia externa observadas e a descrição de quatro novas espécies, elevando, assim, para nove o número de táxons no gênero.

De maneira geral, o estudo morfológico realizado confirma o resultado da análise molecular disponível para o grupo (Geurgas e col., 2008), sendo as espécies diagnosticadas morfológicamente congruentes com os agrupamentos monofiléticos encontrados no estudo molecular. O caso mais evidente de diferenciação morfológica é notado entre *C. amazonicus* em relação aos demais táxons. A espécie acumula várias modificações, como as escamas dorsais carenadas, a escama sinfisal dividida, o número maior de pós-sinfisais e menor de escamas do estojo ungueal. O motivo para o maior número de diferenças talvez seja explicado pelo tempo de divergência entre os agrupamentos. Segundo Geurgas e col. (2008) o primeiro evento cladogenético no gênero ocorreu há $72,6 \pm 1,8$ milhões de anos e separou *C. amazonicus* de todas as outras espécies de *Coleodactylus*.

No clado compreendido pelos *Coleodactylus* de escamas dorsais lisas, as modificações morfológicas são menos evidentes, a ponto de taxonomistas admitirem em trabalhos anteriores (Vanzolini, 1957; 1968a; b; 1980; Freire, 1999) que *C. septentrionalis* e *C. meridionalis* eram espécies-irmãs, argumento refutado pela análise molecular (Geurgas e col., 2008). De fato, a morfologia externa desses dois clados indica bastante semelhança, depondo em favor da hipótese de que os lagartos do gênero apresentam morfologia externa homogênea.

Considerando-se que o resultado da análise molecular disponível (Geurgas e col 2008) reflete a história evolutiva do grupo, a única incongruência obtida refere-se aos *Coleodactylus* do complexo *meridionalis*, cuja revisão de base morfológica, na qual foram encontradas duas novas espécies (OTU Una e OTU Estreito), não diagnostica apenas clados monofiléticos. Nesse caso, *C. meridionalis* seria polifilética uma vez que *C. natalensis* e a OTU Estreito estão nela englobadas. Ainda que exista incongruência entre os dados de origem morfológica e molecular, a OTU Estreito foi considerada

como uma unidade evolutiva por apresentar caracteres diagnósticos, e espera-se que melhor amostragem de outras populações possa esclarecer e possivelmente aumentar o número de espécies do complexo.

Outro ponto a ser discutido é o acúmulo de diferenças morfológicas ao longo dos anos. O presente trabalho nem sempre diagnosticou como espécies distintas as que sofreram cladogênese há mais tempo de acordo com o trabalho de Geurgas e col. (2008). *Coleodactylus natalensis*, por exemplo, é uma espécie bastante recente, de $1,9 \pm 1,3$ m. a., assim como é o evento de separação entre as OTUs Maracá e Boa Vista, do complexo *septentrionalis*, que ocorreu há $3,5 \pm 1,9$ m. a. A análise morfológica, contudo, não conseguiu detectar os táxons separados em eventos mais antigos, como o isolamento dos *Coleodactylus amazonicus* do leste e do oeste de sua distribuição ($28,4 \pm 3,7$ m.a.), que é pouco mais recente que a separação de *C. brachystoma* e *C. meridionalis* ($29,3 \pm 4,3$ m. a.).

Por outro lado, *C. amazonicus* e *C. brachystoma*, que segundo Geurgas e col. (2008) sofreram eventos vicariantes respectivamente desde o Oligoceno e Mioceno, não apresentam evidências morfológicas de separação de populações. No caso de *C. brachystoma* encontra-se uma variação morfológica mais marcante, e talvez amostras maiores possam trazer melhores informações sobre o comportamento dos caracteres que variam. Já *C. amazonicus* apresenta a maior homogeneidade morfológica dos integrantes do gênero. Causa estranheza, essa falta de variação morfológica em clados tão antigos e com diferenças genéticas bem caracterizadas. Contudo, há registros na literatura de clados mais antigos que *C. amazonicus*, como o caso de insetos-folha da espécie *Eophyllum messelensis* (Wedmann e col., 2007), que há 47 milhões de anos mantém invariados sua morfologia e comportamento especializados, ou ainda o caso das briófitas, que têm sua origem há 400 milhões de anos e acumularam poucas mudanças (Lönnig, 2004).

No caso das espécies de *Coleodactylus*, uma hipótese para tamanho grau de conservação seria a estabilidade morfológica acompanhando a homogeneidade de

habitat - o folhiço da mata - que não teria pressionado seletivamente as variações surgidas nas populações. Coincidentemente, há vários casos de espécies crípticas e de folhiço com ampla distribuição pela Mata Atlântica e/ou Amazônia, como, por exemplo, espécies do gênero *Allobates* (e.g. Caldwell e col., 2002; Verdade e Rodrigues, 2007), *Haddadus binotatus* (M.T. Rodrigues dados não publicados) e *Ischnocnema guentheri* (Heyer, 1984).

Com relação ao padrão de distribuição dos clados, as duas propostas disponíveis na literatura, a de Vanzolini (1967; 1968a; b) e a de Geurgas e col. (2008) são incongruentes com relação ao tempo em que os eventos vicariantes ocorreram. Para Vanzolini a diferenciação dos táxons teria ocorrido mais recentemente, e a espécie ancestral estaria amplamente distribuída por uma floresta contínua, onde atualmente está a mata amazônica e parte dos campos cerrados e caatinga. Segundo o autor, foi acompanhando a dinâmica de retração e expansão das matas que teriam sido diferenciadas as espécies do gênero.

Contrariamente, Geurgas e col. (2008) propõem que a história evolutiva do grupo é muito mais antiga, tendo acontecido a primeira cladogênese no Cretáceo tardio. Os autores concordam que a origem do gênero tenha sido amazônica e argumentam que, uma vez assumida a origem dos Sphaerodactylini no arco noroeste é provável que a diferenciação dos dois ramos iniciais do gênero (*C. amazonicus* e demais espécies) tenha ocorrido na área. Em seguida, *C. amazonicus* teria ocupado a bacia amazônica e a região externa a ela teria sido invadida pelo outro clado, cuja dispersão teria sido favorecida pelo aumento de umidade e temperatura no escudo brasileiro durante o Terciário.

Apesar do avanço no reconhecimento de espécies e suas relações dentro do gênero *Coleodactylus*, é evidente que estudos de base osteológica, de microestrutura, comportamentais, ecológicos, etc; assim como o aumento da representatividade da amostra utilizada tanto no estudo morfológico como no estudo de base molecular

podem trazer grande contribuição para o esclarecimento da diferenciação dessas populações. A compreensão do cenário evolutivo em que foram diferenciadas as populações de *Coleodactylus* pode também contribuir enormemente para a compreensão da dinâmica que envolveu os biomas florestais na América Sul desde o Terciário.

BIBLIOGRAFIA

- Ávila-Pires, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazônia (Reptilia – Squamata). **Zoologische Verhandelingen**, **299**: 1-706
- Bergmann, P. J. & A. P. Russell. 2007. Systematics and biogeography of the widespread Neotropical gekkonid genus *Thecadactylus* (Squamata), with the description of a new cryptic species. **Zool. J. Linn. Soc.**, **149**: 339–370.
- Bickford D.; D. J. Lohman; N. S. Sohdi; P. K. L. Ng; R. Meier; K. Winker; K. K. Ingram & I. Das. 2006. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends Ecol. Evol.**, **22(3)**:148-155.
- Burbrink, F. T. 2002. Phylogeographic analysis of the cornsnake (*Elaphe guttata*) complex as inferred from maximum likelihood and Bayesian analyses. **Mol. Phyl. Evol.**, **25**: 465–476.
- Caldwell, J.P.; Lima, A.P. e Keller, C. 2002. Redescription of *Colostethus marchesianus* (Melin, 1941) from Its Type Locality. **Copeia**, **1**: 157–165
- Egge, J. J. D. & A. M. Simons. 2006. The challenge of truly cryptic diversity: diagnosis and description of a new madtom catfish (Ictaluridae: Noturus). **Zoologica Scripta**, **35**: 581–595.
- Fouquet, A.; Gilles, A.; Vences, M.; Marty, C. ; Blanc, M. & Gemmell, N. J. 2007. Underestimation of species richness in neotropical frogs revealed by mtDNA analyses. **PLoS One** **2 (10)**: e1109. doi: 10.1371/journal.pone.0001109
- Freire, E. M. X. 1999. Espécie nova de *Coleodactylus* Parker, 1926 das dunas de Natal, Rio Grande do Norte, Brasil, com notas sobre as relações de

- dicromatismo sexual no gênero (Squamata, Gekkonidae). **Bol. Mus. Nac. nova Série (Rio de Janeiro)**, **399**: 1-14.
- Geurgas e col. (2008 Geurgas, S.; M. T. Rodrigues & C. Moritz. 2008. The genus *Coleodactylus* (Sphaerodactylinae, Gekkota) revisited: A molecular phylogenetic perspective. **Mol. Phyl. Evol.**, **49**: 92-101.
- Hedin, M. C. Molecular Insights into species phylogeny, biogeography, and morphological stasis in the ancient spider genus *Hypochilus* (Araneae: Hypochilidae). **Mol. Phyl. Evol.**, **18 (2)**: 238-251.
- Heyer, W.R. 1984. Variation, systematics, and zoogeography of *Eleutherodactylus guentheri* and closely related species (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Smithsonian Contr. Zool.**, **402**: 1-42.
- Highton, R., G. C. Maha & L. R. Maxson. 1989. Biochemical evolution in the slimy salamanders of the *Plethodon glutinosus* complex in the eastern United States. **Illinois Biol. Monographs**. **57**: 1–153.
- Hoogmoed, M. S. 1985. *Coleodactylus septentrionalis* Vanzolini, a lizard new for the Surinamese fauna (Sauria: Gekkonidae). Notes on the herpetofauna of Suriname X. **Zool Meded.**, **59**: 229-238.
- Jockusch, E. L. & D. B. Wake, 2002. Falling apart and merging: diversification of slender salamanders (Plethodontidae: *Batrachoseps*) in the American West. **Biol. J. Linn. Soc.**, **76**: 361–391.
- Leaché, A. D. & T. W. Reeder. 2002. Molecular systematics of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. **Syst. Biol.**, **51**: 44–68.
- Lönnig, W-E., 2004. Dynamic genomes, morphological stasis, and the origin of irreducible complexity. **Dynamical Genetics**: 101-119

- Martín-González, A.; Wierzbos, J.; Gutiérrez, J. C.; Alonso, J. & Ascaso, C. 2008. Morphological Stasis of Protists in Lower Cretaceous Amber. **Protist**, **159** (2): 251-257.
- Mayr, E. 2002. Evolution ist eine Tatsache. **Laborjournal** **5/2002**: 26-30.
- Peterson, J. A. 1983. The evolution of the subdigital pad of *Anolis* 2. Comparisons among the iguanid genera related to the anoines and a view from outside the radiation. **J. Herpetol.**, **14** (4): 371-397.
- Peterson, J. A. 1984. The microstructure of the scale surface in iguanid lizards. **J. Herpetol.**, **18** (4): 437-467.
- Peterson J. A. & R. L. Bezy, 1985. The microstructure and evolution of scale surfaces in xantusiid lizards. **Herpetologica**, **41** (3): 298-324.
- Pfenninger, M. & Schwenk, K. 2007. Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. **BMC Evol. Biol.**, **7**: 121.
- Rocha-Olivares, A.; J. W. Fleeger & D. W. Foltz. 200. Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod. **Mol. Biol. Evol.** **18**(6): 1088–1102.
- Seberg O. 2004. The future of systematics: assembling the tree of life. **The Systematist**, **23**: 2–8.
- Stewart, G. & R. Daniel. 1973. Scanning electron microscopy of scales from different body regions of three lizard species. **J. Morph.**, **139**: 377-388.
- Sturmbauer, C. & Meyer, A. 1992. Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. **Nature**, **358**: 578 – 581.

- Trewick, S. A. 1998. Sympatric cryptic species in New Zealand Onychophora. **Biol. J. Linn. Soc.** **63** (3): 307-329
- Vanzolini P. E. 1957. O gênero *Coleodactylus* (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Dep. de Zool. (São Paulo)**, **13** (1): 1-17.
- Vanzolini, P. E. 1967. Sobre *Pseudogonatodes*, com a descrição de uma espécie nova da Amazônia (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Zool., (São Paulo)**, **21**: 1-12.
- Vanzolini, P. E. 1968a. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (sáuria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17** (1): 1-84.
- Vanzolini, P. E. 1968b. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). **Arq. Zool. (São Paulo)**, **17** (2): 85-112.
- Vanzolini, P. E. 1980. *Coleodactylus septentrionalis*, sp. n., with notes on the distribution of the genus (Sauria, Gekkonidae). **Pap. Av. Zool., (São Paulo)**, **34** (1): 1-9.
- Verdade, V. K. e Rodrigues, M. T. 2007. Taxonomic Review of *Allobates* (Anura, Aromobatidae) from the Atlantic Forest, Brazil. **J. Herpetol.** **41**(4): 566–580.
- Wedmann, S.; Bradler, S. & Rust, J. 2007. The first fossil leaf insect: 47 million years of specialized cryptic morphology and behavior. **Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.**, **104** (2): 565 – 569.

Chave de identificação para espécies do gênero *Coleodactylus* Parker, 1926

1.

- Escamas dorsais quilhadas, escama sinfisal dividida, quatro escamas no estojo ungueal ***Coleodactylus amazonicus***

- Escamas dorsais lisas, uma escama sinfisal, cinco escamas no estojo ungueal **2.**

2.

- Grânulos da região da cabeça estendendo-se até o início do pescoço; primeira escama infralabial nunca retangular; número de fileiras de escamas do focinho contadas da margem posterior da primeira supralabial à outra de 11 a 13; número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a transversal da margem posterior da órbita de 14 a 18; número de grânulos ao redor do ouvido de 13 a 16; dorso de coloração castanha ou cinza podendo apresentar manchas escuras; ventre claro podendo apresentar listras escuras na região da garganta

..... ***Coleodactylus brachystoma***.

- Padrão diferente do encontrado acima **3.**

3.

- Escamas dorsais em número de 38 a 46; escamas ventrais de 29 a 39; escamas em contato com a primeira infralabial de 4 a 9; escamas infralabiais de 1 a 4; número de fileiras de escamas do focinho contadas em linha reta desde a pós-rostral até transversal anterior da órbita de 5 a 7

..... **complexo *Coleodactylus septentrionalis* (4).**

- Escamas dorsais em número de 38 a 54; escamas ventrais de 30 a 48; escamas em contato com a primeira infralabial de 4 a 11; escamas infralabiais de 3 a 4; número de fileiras de escamas do focinho contadas em linha reta desde a pós-rostral até transversal anterior da órbita de 6 a 10

..... **complexo *Coleodactylus meridionalis* (6).**

4.

- Dorso de coloração castanha homogênea; primeira escama infralabial mais alongada, terminado na segunda metade até o final da terceira supralabial; número de escamas em volta do corpo entre 38 a 48; número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra entre 16 e 25

..... **OTU Normandia**

- Padrão diferente do encontrado acima **5.**

5.

- Dorso de coloração castanha, freqüentemente apresentando dois a quatro pares de manchas mais claras; número de escamas em volta do corpo entre 43 a 53; número de grânulos entre os frontonasais de 0 a 2; número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra entre 10 e 29.....

..... **OTU Maracá.**

- Dorso de coloração castanha homogênea raramente apresentando manchas claras; número de escamas em volta do corpo entre 40 a 47; número de grânulos entre os frontonasais de 1 a 3; número de fileiras de escamas geniais contadas da margem posterior da primeira infralabial à outra entre 16 e 25

..... **OTU Boa Vista.**

6.

- Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita de 10 a 15; número de escamas em contato com a primeira infralabial de 4 a 7; número de escamas em volta do meio do corpo de 48 a 51; Coloração dorsal da cabeça, corpo e cauda castanho a marrom escuro , ventre claro, com pigmentação mais marcada

..... **OTU Estreito.**

- Padrão diferente do encontrado acima **7.**

7.

- Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita de 7 a 17; número de escamas em contato com a primeira infralabial de 4 a 8; número de escamas em volta do meio do corpo de 44 a 55 **OTU Mamanguape.**

- Número de fileiras de escamas geniais contadas desde segunda fileira pós-sinfisal até a linha transversal da margem posterior da órbita de 10 a 15; número de escamas em contato com a primeira infralabial de 4 a 7; número de escamas em volta do meio do corpo de 48 a 51**OTU Una.**

ABSTRACT

Coleodactylus genus is widespread among the north of South America and assembles five species of diminutive lizards that live in forests' leaf-leather. The majority of studies regarding this genus do not consider morphological variations between species. Vanzolini (1967) made the last revision about this group. Species from this genus are known for being cryptical. Except for more evident differences that separate *C. amazonicus* from other species of this genus, diagnostic characters are mainly related to the number of scales in the head.

Recently, a work based on molecular data was published. It hypothesized the relationship between species and indicated that diversity in this group is underestimated (Geurgas et al., 2008). Herein we performed the taxonomic revision of the genus, guided by molecular analysis, considering external morphological data.

The evaluation of 3904 specimens, which were sampled in almost the entire geographical distribution of the genus, indicated strong morphological similarity among *Coleodactylus* clades, showing also conserved external morphology, despite the accentuated genetic differentiation. Results from this work, in general terms, corroborated the analysis of Geurgas et. al (2008). Diagnosed species were morphologically congruous with monophyletic groups found in this molecular work.

Morphological variations found here will allow the recognition of four new species, two of them allocated in *C. septentrionalis* and another two in *C. meridionalis*, increasing to nine the number of species in the genus. Due to their external morphology homogeneity and diminutive size, we strongly suggest that studies of different nature (osteological, ecological, etc) should be made in order to unravel the real diversity of the genus.

RESUMO

O gênero *Coleodactylus* está distribuído pelo norte da América do Sul e reúne cinco espécies de lagartos de tamanho reduzido que habitam o folhiço da mata. A maioria dos estudos acerca do gênero não trata das variações morfológicas entre as espécies, tendo sido o trabalho de Vanzolini (1967) a última revisão feita para o grupo. Suas espécies são reconhecidamente crípticas, e com exceção das diferenças mais evidentes que separam *C. amazonicus* das demais do gênero, os caracteres diagnósticos estão principalmente relacionados à folidose da cabeça.

Recentemente foi publicado um estudo baseado em dados moleculares que propõe hipótese de relacionamento entre as espécies e indica que a diversidade do grupo está subestimada (Geurgas e col., 2008). Guiado pela análise molecular, foi realizada aqui o estudo taxonômico do gênero, considerando dados de morfologia externa.

A avaliação de 3904 exemplares, amostrados em quase toda a distribuição geográfica do gênero, indicou forte similaridade morfológica entre os clados de *Coleodactylus* e que estes apresentam morfologia externa conservada, apesar da acentuada diferenciação genética. O resultado do estudo, de maneira geral, é corroborado pela análise de Geurgas e col (2008), sendo as espécies diagnosticadas morfolologicamente congruentes com os agrupamentos monofiléticos encontrados no estudo molecular.

As variações morfológicas encontradas aqui permitiram o reconhecimento de quatro novas espécies, duas hoje alocadas em *C. septentrionalis* e duas em *C. meridionalis*, elevando para nove o número de espécies do gênero. Devido à homogeneidade de morfologia externa e tamanho reduzido dos animais, sugere-se fortemente que estudos de outra natureza (osteológica, ecológica, etc.) e de microestruturas sejam realizados a fim de se conhecer a diversidade real do gênero.