

Renato Sousa Recoder

**Variação morfológica geográfica em lagartos dos gêneros
Micrablepharus e *Vanzosaura* (Squamata,
Gymnophthalmidae, Gymnophthalmini) e teste de
hipóteses biogeográficas com o uso de modelagem de
distribuição**

Versão corrigida

(original disponível na biblioteca do IB-USP)

São Paulo

2012

Renato Sousa Recoder

**Variação morfológica geográfica em lagartos dos gêneros
Micrablepharus e *Vanzosaura* (Squamata,
Gymnophthalmidae, Gymnophthalmini) e teste de
hipóteses biogeográficas com o uso de modelagem de
distribuição**

Geographical variation in morphology of lizards of the genus *Micrablepharus*
and *Vanzosaura* (Squamata, Gymnophthalmidae, Gymnophthalmini)
and test of biogeographic hypotheses with the use of species distribution
modeling

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

Orientador: **Miguel Trefaut Rodrigues**

São Paulo

2012

RECODER, Renato Sousa

Variação morfológica geográfica em lagartos dos gêneros *Micrablepharus* e *Vanzosaura* (Squamata, Gymnophthalmidae, Gymnophthalmini) e teste de hipóteses biogeográficas com o uso de modelagem de distribuição.

66 p.

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

1. Diferenciação intraespecífica 2. Morfometria 3. Ecogeografia I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Cristiano Nogueira

Prof. Dr. Taran Grant

Prof. Dr. Miguel Trefaut Rodrigues

Orientador

Dedico esta dissertação aos lagartos e sapos do Cerrado e Caatinga, que buscam um espaço para sua existência em meio à ganância do ser humano.

AGRADECIMENTOS

Esse trabalho não teria sido possível não fosse a contribuição de muitas pessoas, de forma direta ou indireta. Para exprimir a minha verdadeira gratidão eu necessitaria de uma dissertação à parte. Deixo então de forma resumida aqui referências aos que tornaram isso tudo possível.

Devo agradecer em primeiro lugar ao prof. Miguel Rodrigues, pela orientação segura e interessada, pela liberdade acadêmica, por prover todas as condições físicas e logísticas para que este estudo se realizasse e acima de tudo, pela contínua disposição em compartilhar idéias e parte de seu vasto conhecimento sobre fauna neotropical.

Agradeço à FAPESP pelo financiamento deste projeto na forma de bolsa de mestrado (processo 2008/07598-0).

Deixo um agradecimento especial a meus pais Alberto e Christina, e irmãos Rodrigo e Roberta, que com curiosidade, respeito e bom humor acompanharam de perto o desenvolver desta dissertação, sempre provendo apoio e incentivo.

Devo agradecer aos que me mostraram que a fauna de répteis e anfíbios do Cerrado é bacana. Sem dúvida, foram responsáveis pelo início do meu interesse no assunto e por grande aprendizado. Desta forma agradeço a José Natali e Wagner Ariedi Junior por me apresentarem o Cerrado e acima de tudo, os lagartos *Micrablepharus*. Devo agradecer a Cristiano Nogueira pelo apoio e incentivo, sobretudo nos tempos de graduação, por ampliar os meus limites geográficos de conhecimento da fauna do Cerrado, e ajudar a consolidar meu interesse por lagartos. Devo também retribuir um super-mega-agradecimento especial a Paula Valdujo, por me colocar em sua bagagem e literalmente carregar para os quatro cantos do Cerrado em busca de anfíbios.

Agradeço aos que permitiram que eu examinasse exemplares coletados em seus projetos de pesquisa, em muitos dos casos, oferecendo a oportunidade de observar indivíduos em ambiente natural, em diversos habitats ao longo do Cerrado e Caatinga que contribuíram muito com idéias e discussões para este estudo. Portanto, a Mauro Teixeira Junior, Paula Valdujo, Fernanda Werneck, Agustín Camacho, Cybele Araújo, Paula Lopes e Donizete Pereira deixo um agradecimento especial.

Sou grato a todos os curadores e gerentes de coleções herpetológicas que permitiram acesso ao material depositado sob seus cuidados: Carolina Mello e Hussan Zaher (MZUSP – São Paulo); Mariana Caixeta, Marcela Brasil e Guarino Colli (UnB - Brasília); Roberta Pinto (MNRJ – Rio de Janeiro); Paulo Manzani e Felipe Toledo (ZUEC - Campinas); Eliza “Juju” Freire (CHDBEZ – Natal); Gustavo Vieira (CHUFPB – João Pessoa); Tamí Mott e Marcos Carvalho (UFMT – Cuiabá); Daiana Ferraro e Julián Faivovich (MACN – Buenos Aires); Sonia Kretzschmar e Gustavo Scrocchi (FML – San Miguel de Tucumán); Ronald Sosa e Lucindo Gonzales (MNKR – Santa Cruz de la Sierra); Martha Motte e Pier Cacciali (MNHNP – Asunción); Karina Atkinson e Helen Pheasey (CZPLT – Reserva Laguna Blanca); Phillipe Kok e Georges Langlet (IRSNB – Bruxelas); Mogens Andersen e Jon Fieldsa (ZMUC – Copenhagen); Gunther Koehler (SMF – Frankfurt). Agradeço também a Patrick Campbell (British Museum) por permitir o acesso ao holótipo de *Vanzosaura rubricauda*, o qual Pedro Nunes gentilmente fotografou para mim.

Agradeço a Harley Sebastião e José Natali por ajudarem com as análises de morfometria; e um agradecimento especial a Milton César, por ajudar com as análises espaciais, pelas sugestões e paciência, e principalmente por me apresentar uma filosofia completamente nova para tratar com dados ecológicos.

Agradeço aos colegas de laboratório: Mauro, Marcão, Francisco “Bacon”, Agustín, Cassimiro, Ju, Rê Ceci, Marcinha, Carol Nisa, Maíra, Lilian, Felipão, Zé Mário “Meliante”, Bogão, Antoine “Tônico”, Pedro Nunes, Daniel, Lais, Isa, Sabrina, e mais antigamente... Rê Moretti, Dante Pavan, Noraly, Tróia, Marie, Carol Tocchet, pela companhia agradável ao longo desses anos e pelas experiências compartilhadas. Agradeço às “gringas” Robertinha e Carol Carnaval, pela companhia de campo excelente e pelas muitas boas idéias que sempre têm e compartilham. Também não poderia deixar de agradecer aos colegas do 01N, e outros colegas de graduação que fizeram parte da minha formação como biólogo. Em especial aos que me acompanharam na pós-graduação, fazendo com que a vida acadêmica fosse muito agradável e produtiva: Sabrina “Timão”, Zué, Carol, Liló, Flávio “Japa”, Lelê Shirai, Nelas, André “Ninja”, Pigozzo, Alex, Roger e outros aos quais já peço desculpas por me esquecer de listar neste momento. Agradeço também aos participantes do grupo de discussões de biogeografia do departamento de Zoologia, por poder compartilhar idéias e aprender com ótimos pesquisadores da pós-graduação de diversos departamentos do instituto.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO	08
Objetivos	10
MATERIAL E MÉTODOS	
Amostragem	11
Grupos geográficos	11
Morfometria	14
Tratamento de dados	16
Caracteres merísticos	19
Padrões de coloração	20
Análises morfológicas	22
Análises espaciais	23
Seleção de modelos	24
RESULTADOS	
Morfometria	26
Variação interpopulacional	33
Variação em escamação	36
Padrões de coloração	40
Análise espacial	42
Seleção de modelos	47
DISCUSSÃO	
Padrões morfológicos	49
Padrões geográficos	50
Considerações taxonômicas	53
REFERÊNCIAS	54
RESUMO	62
ABSTRACT	63
APÊNDICES	64

INTRODUÇÃO

A ocorrência de variação em caracteres morfológicos é característica ubíqua em organismos que apresentam distribuição ampla e, portanto populações geograficamente segregadas (Mayr, 1963). A análise de padrões de variação morfológica representa um passo básico em trabalhos de sistemática zoológica, para o reconhecimento de diferenciação entre espécies (Vanzolini, 1970). Quando revelados, os padrões de variação morfológica observados entre populações de espécies com ampla distribuição fornecem um material fundamental para a compreensão do papel da diferenciação genética e seleção natural para a especiação e adaptação dos organismos (Gould & Johnston, 1972; Thorpe, 2002; Futuyma, 2009). Assim, os padrões podem sugerir o papel de isolamento histórico e/ou condicionantes ecológicos para a diferenciação intraespecífica em estudos biogeográficos (Brown et al., 1991; Vitt et al., 1997; Thorpe et al., 2004; Kaliontzopoulou et al., 2010).

Poucos estudos tiveram como foco explorar padrões de variação geográfica de organismos ocorrentes nas formações abertas tropicais da América do Sul (*i.e.* Chaco, Cerrado e Caatinga) em comparação às formações florestais, apesar de possuírem diversidade de espécies comparavelmente alta, sobretudo para alguns grupos de vertebrados terrestres (Mares, 1991; Colli et al., 2002). Desta forma, grande parte das hipóteses biogeográficas relacionadas à origem e distribuição da diversidade faunística encontrada na região, foi desenvolvida com base em padrões generalizados de espécies florestais (Marroig & Cerqueira, 1997; Moritz et al., 2000, Antonelli et al., 2010).

As discussões iniciais sobre a diversificação de lagartos na região da diagonal de áreas abertas da América do sul foram sustentadas na dicotomia entre formações florestais e abertas, e a dinâmica histórica de seus limites (Vanzolini & Williams, 1970; Williams & Vanzolini, 1981). Ademais da importância de trocas faunísticas entre os diferentes domínios florestais e abertos por corredores de ambientes favoráveis (Rodrigues, 2005), sugere-se que tanto gradientes em condições abióticas (Costa et al., 2007) quanto padrões históricos de isolamento geográfico (Rodrigues, 1996; Nogueira et al., 2011; Werneck, 2011) podem ter contribuído significativamente para os padrões gerais de distribuição da diversidade de lagartos na região. No entanto, pela falta de exemplos empíricos que poderiam embasar hipóteses sobre padrões gerais de diferenciação, o conhecimento sobre a ação dos

processos biogeográficos envolvidos nos padrões faunísticos para a região é ainda preliminar (Zanella, 2011; Werneck, 2011).

Vanzosaura (Rodrigues, 1991) e *Micrablepharus* (Boettger, 1885) são dois gêneros de lagartos microteídeos (Gymnophthalmidae) pertencentes à tribo Gymnophthalmini, uma linhagem diversa que contém espécies que apresentam diferentes graus de adaptações morfológicas para a vida fossorial (*i.e.* alongamento do corpo, redução dos membros, fusão de escamas cefálicas, perda de pálpebras) (Rodrigues, 1991a, b, c, 1995). As espécies representantes da tribo são amplamente distribuídas ao longo de habitats abertos e florestais da América do Sul cisandina e América Central, porém uma parte substancial de sua diversidade é encontrada na região do semiárido do nordeste do Brasil (Rodrigues 1996a, 2003).

Vanzosaura e *Micrablepharus*, no entanto apresentam ampla distribuição na “grande diagonal” de formações abertas da América do Sul (Vanzolini & Carvalho, 1991; Rodrigues, 1996b). *Vanzosaura*, atualmente considerado um gênero monotípico, é representado por *Vanzosaura rubricauda* (Boulenger, 1902), uma espécie distribuída desde o Chaco seco do oeste da Argentina, até a região das Caatingas no nordeste do Brasil (Vanzolini & Carvalho, 1991). Porém, sua distribuição é interrompida na região do Planalto Central do Brasil (Nogueira, 2006) onde, apesar dos grandes esforços de coleta dispendidos, a espécie não foi registrada (Pavan, 2001; Nogueira et al., 2005; Silva et al., 2005).

O gênero *Micrablepharus* por sua vez, é representado por duas espécies: *Micrablepharus atticolus* Rodrigues 1996 e *Micrablepharus maximiliani* (Reinhardt & Lütken, 1861). *M. atticolus* é endêmica do domínio do Cerrado, ao passo que *M. maximiliani* ocorre desde a região do Chaco Úmido no Paraguai, e habitats arenosos isolados na Bolívia, até as restingas litorâneas do leste do Brasil, ocorrendo em diversos tipos de habitats abertos e semiabertos (Vanzolini et al., 1980; Rodrigues, 1996b; Nogueira, 2006; Pavan, 2007; Moura et al., 2010). Na região das Caatingas, *M. maximiliani* ocorre de forma pontual, em habitats mais méxicos, em geral associada a regiões de relevo mais destacado (Vanzolini et al., 1980; Rodrigues, 2003). Populações desta espécie também ocorrem em enclaves de savanas na região amazônica (Avila-Pires, 1995; Gainsbury & Colli, 2003).

Ao longo de suas distribuições, as populações de *M. maximiliani* e *V. rubricauda* ocorrem em habitats que apresentam condições ambientais contrastantes, definidas por

diferentes regimes de precipitação e temperaturas (Cruz, 1994; Vitt, 1995; Mesquita et al., 2006). Ademais, a região das formações secas da América do Sul possui uma história complexa, onde eventos geomorfológicos e paleoclimáticos como o soerguimento do Planalto Central, a presença de introgressões marinhas na bacia do Paraná / Paraguai, o desgaste de grandes áreas de planaltos areníticos, e flutuações climáticas com decorrente dinamismo espacial entre formações florestais e abertas, tiveram um impacto substancial na diversidade faunística da região (Colli, 2005; Zanella, 2011; Werneck, 2011).

Desta forma, *V. rubricauda* e *M. maximiliani* representam bons modelos para um estudo comparativo de variação morfológica intraespecífica na região das formações abertas secas da América do Sul.

Objetivos

Os objetivos deste estudo são:

1. Testar se há variação em caracteres morfométricos, de escamação e coloração, entre populações de *V. rubricauda* e *M. maximiliani*;
2. Revelar os padrões geográficos de diferenciação morfométrica nas duas espécies ao longo da diagonal de formações abertas;
3. Inferir quais variáveis ambientais melhor explicam os padrões de variação geográfica em morfometria.

MATERIAIS E MÉTODOS

Amostragem

Para o estudo, examinei uma amostra de 703 exemplares de *Vanzosaura rubricauda* (332 fêmeas; 371 machos) pertencentes a 88 localidades (**figura 1**); e 213 exemplares de *Micrablepharus maximiliani* (72 fêmeas; 141 machos) pertencentes a 46 localidades (**figura 2**). Os exemplares examinados (**Apêndice I**) estão tombados nas seguintes instituições: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo; Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), Brasília; Museu de Zoologia Prof. Adão José Cardoso (ZUEC), Campinas; Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Rio de Janeiro; Coleção Herpetológica do Departamento de Botânica, Ecologia e Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (CHDBEZ), Natal; Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT), Cuiabá; Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB), João Pessoa; Fundación Miguel Lilló (FML), San Miguel de Tucumán; Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Buenos Aires; Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado (MNKM), Santa Cruz de la Sierra; Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (MNHNP), Asunción; e Colección Herpetológica de Para la Tierra (CHPLT), Reserva Natural Laguna Blanca, Nueva Germania. No caso de *V. rubricauda*, a amostra corresponde à quase totalidade dos exemplares tombados em coleções salvo a uma pequena parte ainda não examinada em coleções nacionais, e alguns poucos exemplares em coleções do exterior. Para *M. maximiliani* o material em coleções nacionais é extenso e a amostra do estudo ainda representa uma parte pequena do material disponível, que continua sendo examinado. Os pontos de ocorrência das espécies foram compilados de registros de coleções e dados de literatura.

Grupos geográficos

Para testar de forma preliminar a significância da variação geográfica em morfologia, defini grupos geográficos. Para tal, me baseei em proximidade geográfica (especialmente por descontinuidades na distribuição das espécies) e nos domínios morfoclimáticos no qual ocorrem. Desta forma, organizei as amostras de *V. rubricauda* em quatro grupos geográficos: 1. **Caatinga**; 2. **Cerrado leste**; 3. **Cerrado oeste**; e 4. **Chaco** (**figura 1**).

Organizei as amostras de *M. maximiliani* em cinco grupos: 1. **Nordeste** (caatingas e restingas litorâneas da região Nordeste do Brasil); 2. **Planaltos mineiros** (chapadas e campos de altitude do estado de Minas Gerais); 3. **Cerrado centro/leste** (bacia do rio Tocantins, oeste do rio São Francisco e leste do rio Araguaia); 4. **Cerrado oeste** (lado oeste da bacia do rio Araguaia, Serra do Roncador e bacia do rio Paraguai); e 5. **Chaco** (áreas de contato entre Cerrado e Chaco no Paraguai e Bolívia) (**figura 2**).

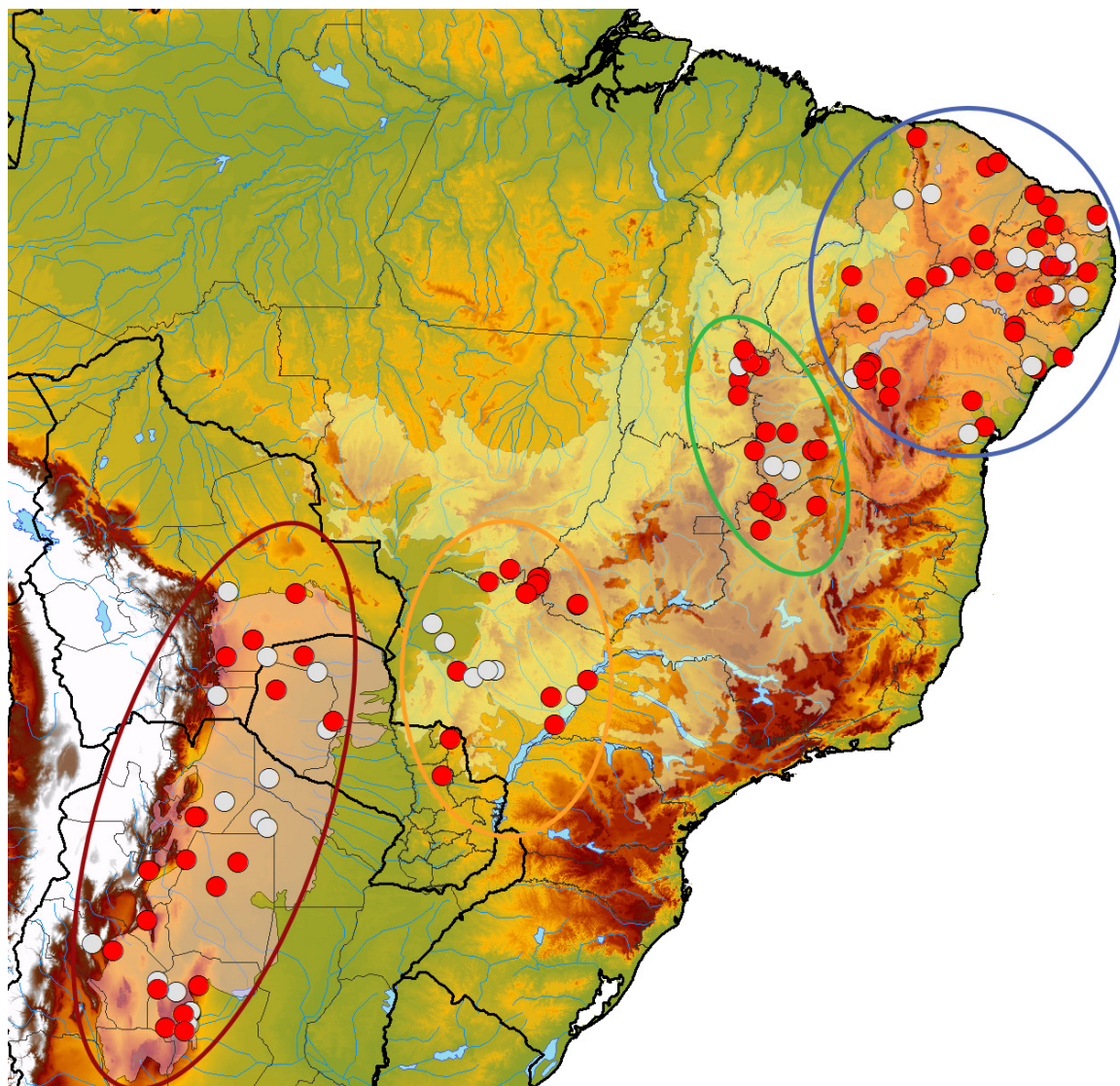


Figura 1. Registros de ocorrência de *V. rubricauda* nas formações abertas da América do Sul. Os pontos vermelhos destacam as localidades dos quais foram examinadas amostras da espécie, e pontos cinza os registros da literatura. São delimitados os quatro grupos geográficos utilizados nas comparações regionais: “Chaco” (vinho); “Cerrado oeste” (laranja), “Cerrado leste” (verde) e “Caatinga” (azul).

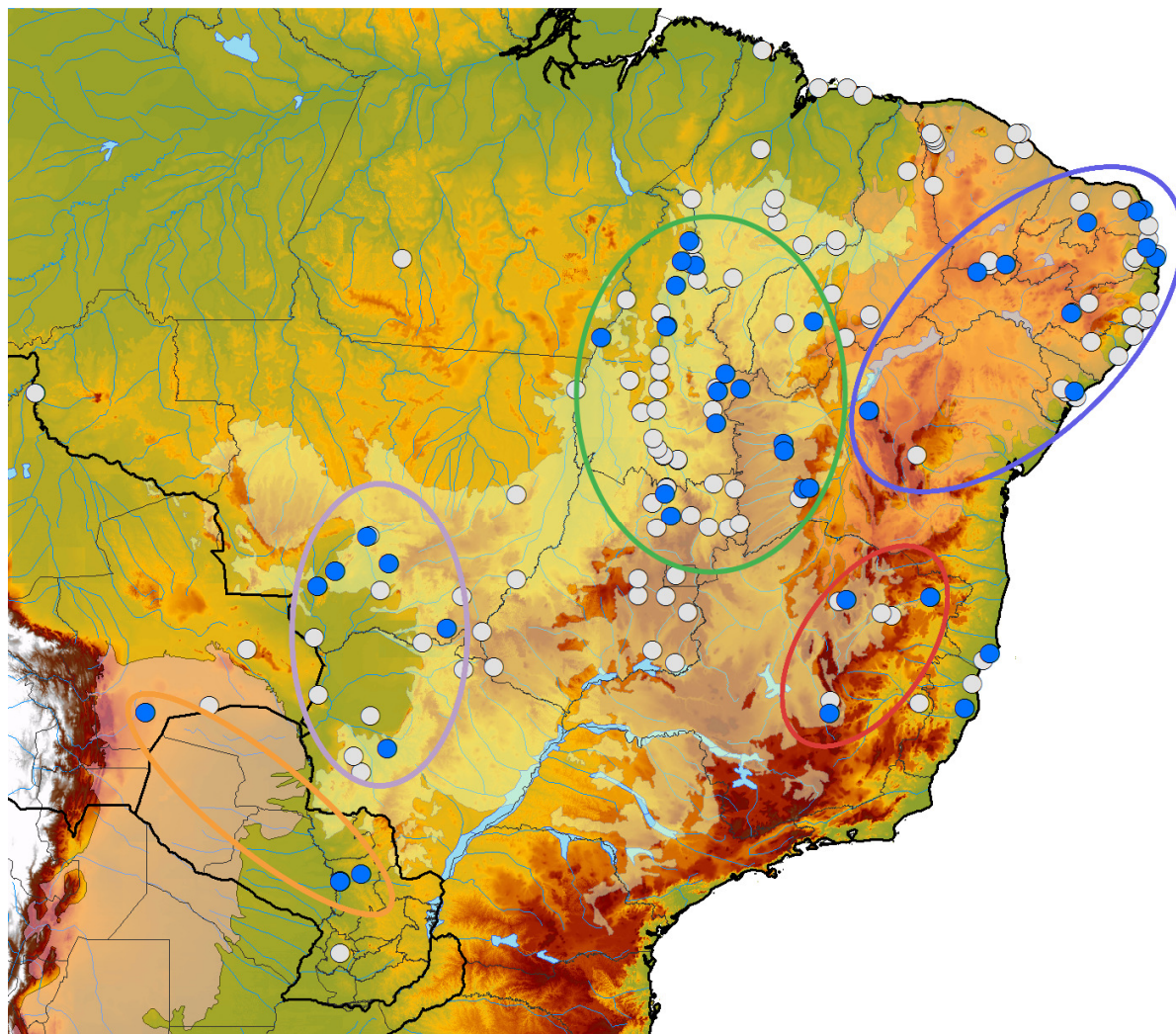


Figura 2. Registros de ocorrência de *M. maximiliani* nas formações abertas da América do Sul. Os pontos azuis destacam as localidades dos quais foram examinadas amostras da espécie, e pontos cinza os registros da literatura. São delimitados os cinco grupos geográficos utilizados nas comparações regionais: “Chaco” (laranja); “Cerrado oeste” (violeta), “Cerrado centro/leste” (verde), “Planaltos mineiros” (vermelho) e “Nordeste” (azul).

Morfometria

Tomei 12 medidas morfométricas dos indivíduos de *V. rubricauda* e *M. maximiliani*, com paquímetro digital (resolução de 0,01 mm) sob estereomicroscópio (**figura 3**): **CRC**, comprimento rostro-cloacal, distância entre abertura cloacal e ponta do focinho; **CIBN**, comprimento rostro-interbraquial, distância entre margem anterior da escama interbraquial e ponta do focinho; **CEM**, comprimento entre membros, distância entre raiz posterior do membro anterior e raiz anterior do membro posterior; **ACA**, altura da cabeça, distância entre o topo da cabeça e a região gular no ponto de maior altura da cabeça no eixo longitudinal médio; **CCA**, comprimento da cabeça, distância entre a margem anterior da abertura timpânica e a ponta do focinho; **LCA**, largura da cabeça, distância entre aberturas timpânicas no ponto mais largo da cabeça; **FEM**, comprimento do fêmur, distância entre raiz da coxa na borda da abertura cloacal e articulação do joelho; **TIB**, comprimento da tíbia, distância entre articulação do joelho e margem proximal da sola granular do pé; **CPE**, comprimento do pé, distância entre margem proximal da sola granular do pé e ponta do quarto artelho, sem contar unha; **UME**, comprimento do úmero, distância entre raiz do membro anterior e articulação do cotovelo; **BRA**, comprimento do braço, distância entre cotovelo e ponta do quarto dedo sem contar unha (dedo I ausente nestas espécies); **CC**, comprimento da cauda, distância entre margem posterior da abertura cloacal e ponta da cauda intacta (não regenerada), identificável pela presença apenas de escamas lisas na linha médio–dorsal (escamas em caudas regeneradas são todas quilhadas).

Fiz as medições no lado direito de cada exemplar, com exceção de exemplares danificados ou mal preservados em que o lado esquerdo pudesse ser medido. Para minimizar o efeito de erros de medição, repeti as medições, e utilizei a média das duas medidas nas análises subsequentes (Yezerinac et al., 1992).

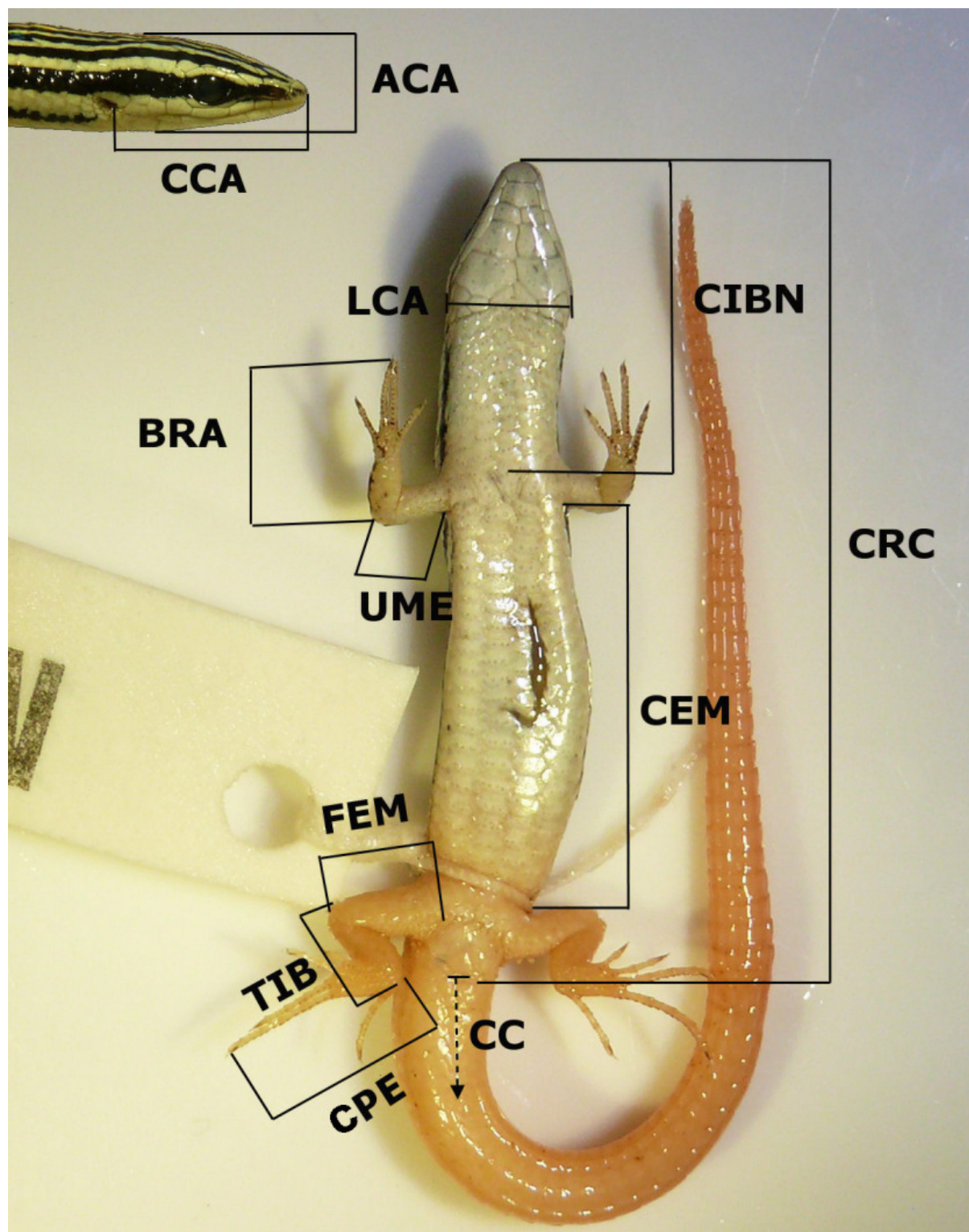


Figura 3. Modelo esquemático das medidas morfométricas tomadas dos exemplares de *V. rubricauda* e *M. maximiliani* para este estudo. As correspondem a: CRC, comprimento rostro-cloacal; CEM, comprimento entre membros; CIBN, comprimento rostro-interbraquial; ACA, altura da cabeça; LCA, largura da cabeça; CCA, comprimento da cabeça; FEM, comprimento do fêmur; TIB, comprimento da tíbia; CPE, comprimento do pé; UME, comprimento do úmero; BRA, comprimento do braço; CC, comprimento da cauda. Fotografia de exemplar macho de *V. rubricauda*.

Tratamento dos dados

Transformei as variáveis morfométricas no logaritmo decimal (\log_{10}) para atender a requerimentos de normalidade (Zar, 2009). Inspecionei visualmente em gráficos do tipo *boxplot* para a presença de valores aberrantes (*outliers*). Quando possível, retomei as medições aberrantes; quando não, excluí os indivíduos com valores aberrantes das análises. Como indivíduos jovens estiveram subrepresentados nas amostras, indivíduos menores que 24,5 mm em *V. rubricauda* e 27,5 mm em *M. maximiliani* (*outliers* para **CRC**) foram excluídos das análises. A base de dados subsequente não apresentou desvio significativo da distribuição normal (teste W de normalidade de Lilliefors, $P > 0,1$) e houve equivalência de variância entre grupos geográficos (teste de Levene, $P > 0,05$), para todos os caracteres em *V. rubricauda* e *M. maximiliani*, permitindo que estas fossem analisadas com métodos paramétricos. Exemplares com dados faltantes para algum dos caracteres morfométricos não foram incluídos nas análises multivariadas.

Para comparar a variação em forma corporal entre as populações, obtive uma base de dados morfométricos corrigidos para tamanho, por meio de regressões lineares de cada um dos caracteres (variáveis dependentes) sobre o primeiro componente principal (variável independente) de uma Análise de Componentes Principais (PCA) agrupada. Este primeiro componente principal (**PC1**), por apresentar correlação alta e positiva ($r > 0,6$) com todos os caracteres morfométricos (ver resultados) foi considerado como um vetor multivariado de tamanho (Rohlf & Bokenstein, 1987). Como **CRC** apresentou alta correlação com **PC1** e **CEM** ($r > 0,90$; $P < 0,01$) pra ambas as espécies, não utilizei este caracter nas análises de variação em forma do corpo. Nas comparações entre populações, utilizei apenas uma subamostra da base de dados morfométricos (N= 487, *V. rubricauda*, **tabela 1**; N = 179, *M. maximiliani*, **tabela 2**) que correspondem às amostras com dados completos, de localidades representadas por mais de cinco indivíduos. No caso de amostras reduzidas, agrupei localidades próximas (< 50 km). Para comparações em tamanho, utilizei apenas os cinco maiores indivíduos de cada população como uma aproximação do tamanho médio dos adultos em espécies com crescimento assintótico (Stamps & Andrews, 1992). Em caso de amostras com apenas cinco indivíduos, utilizei os três maiores.

Tabela 1. Localidades utilizadas nas comparações populacionais, representadas por amostras maiores do que cinco exemplares de *V. rubricauda* para ao menos um dos sexos. Algumas amostras populacionais agrupam indivíduos de localidades próximas (< 50 km). São fornecidas informações geográficas e tamanho das amostras de fêmeas e machos para cada população amostral.

#	população	localidade	município / província / departamento	UF	país	latitude	longitude	domínio	amostra (fêmeas / machos)
<i>Vanzosaura rubricauda</i>									
1	Cordoba	Bañado de Paja	Prov. Cordoba	-	ARG	-31,8553	-65,1764	Chaco	14 / 17
2	Salta	Joaquín V. Gonzales	Prov. Salta	-	ARG	-25,1333	-64,1333	Chaco	21 / 34
3	Cordillera	Izozog (Cordillera)	Depto. Santa Cruz	-	BOL	-19,4815	-62,3583	Chaco	14 / 18
4	Aquidauana	Aquidauana	Aquidauana	MS	BRA	-20,4633	-55,8172	Cerrado	10 / 7
5	Alcinópolis	PE Nascentes do Rio Taquari	Alcinópolis	MS	BRA	-17,9914	-53,6292	Cerrado	10 / 16
6	Alto Araguaia	Faz. Saramandaia	Alto Araguaia	MT	BRA	-17,5100	-53,2600	Cerrado	13 / 9
		Faz. Granado	Alto Taquari	MT	BRA	-17,7047	-53,2703		
7	Itiquira	Itiquira	Itiquira	MT	BRA	-17,2000	-54,1500	Cerrado	1 / 5
8	Formoso	RPPN Serra das Araras	Chapada Gaúcha	MG	BRA	-15,3000	-45,6167	Cerrado	11 / 12
		PN Grande Sertão Veredas	Formoso	MG	BRA	-15,2167	-45,8000		
9	Cocos	Fazenda Trijunção	Cocos	BA	BRA	-14,7667	-45,9167	Cerrado	5 / 6
10	Januária	PN Cavernas do Peruauçu	Januária	MG	BRA	-15,1544	-44,3030	Cerrado	22 / 17
11	Mateiros	PE do Jalapão	Mateiros	TO	BRA	-10,2628	-46,5656	Cerrado	8 / 22
		São Félix do Tocantins	São Félix do Tocantins	TO	BRA	-10,1500	-46,6500		
12	Almas	ESEC Serra Geral do Tocantins	Formosa do Rio Preto	BA	BRA	-10,6800	-46,1508	Cerrado	14 / 11
		ESEC Serra Geral do Tocantins	Almas	TO	BRA	-11,2210	-46,8857		
13	Queimadas	Queimadas	Barra	BA	BRA	-10,5667	-42,6667	Caatinga	11 / 4
14	Ibiraba	Ibiraba	Barra	BA	BRA	-10,7833	-42,8167	Caatinga	14 / 18
15	Santo Inácio	Santo Inácio	Gentio do Ouro	BA	BRA	-11,1000	-42,7167	Caatinga	5* / 1
16	Vacaria	Vacaria	Xique-Xique	BA	BRA	-10,6500	-42,6167	Caatinga	32 / 36
17	Xingó	UHE Xingó	Piranhas	AL	BRA	-9,6000	-37,9667	Caatinga	6 / 2
18	Exu	Exu	Exu	PE	BRA	-7,5000	-39,7167	Caatinga	7 / 10
19	Cariri	ESEX Univ. Fed.da Paraíba	São João do Cariri	PB	BRA	-7,4667	-36,5167	Caatinga	8 / 8
		Faz. Almas	São José de Cordeiros	PB	BRA	-7,4667	-36,8667		
20	Seridó	ESEC do Seridó	Serra Negra do Norte	RN	BRA	-6,5767	-37,2558	Caatinga	7 / 10
		FLONA de Assu	Assú	RN	BRA	-5,5667	-36,9333		

*Amostra excluída das análises multivariadas por possuir exemplares *outliers* em tamanho para comparações populacionais.

Tabela 2. Localidades utilizadas nas comparações populacionais, representadas por amostras maiores que cinco exemplares de *M. maximiliani* para ao menos um dos sexos, Algumas amostras populacionais agrupam indivíduos de localidades próximas (< 50 km). São fornecidas informações geográficas e tamanho das amostras de fêmeas e machos para cada população amostral.

#	população	localidade	município / província / departamento	UF	país	latitude	longitude	domínio	amostra (fêmeas / machos)
<i>Micrablepharus maximiliani</i>									
1	Natal	Macaíba	Macaíba	RN	BRA	-5,8500	-35,3500	Mata Atlântica	4 / 14
		PE das Dunas de Natal	Natal	RN	BRA	-5,8137	-35,1894		
		Parnamirim	Parnamirim	RN	BRA	-5,9072	-35,1663		
2	Mamanguape	REBIO Guaribas	Mamanguape	PB	BRA	-6,6000	-35,0500	Mata Atlântica	3 / 9
3	Jequitinhonha	REBIO Mata Escura	Jequitinhonha	MG	BRA	-16,3500	-41,0000	Mata Atlântica	2 / 5
4	Serra do Cipó	PN da Serra do Cipó	Jaboticatubas	MG	BRA	-19,5000	-43,7333	Cerrado	3 / 5
5	Uruçuí-Una	ESEC Uruçuí-Una	Baixa Grande do Ribeiro	PI	BRA	-8,8330	-44,1664	Cerrado	11 / 13
6	Estreito	PN Chapada das Mesas	Carolina	MA	BRA	-7,3167	-47,4000	Cerrado	5 / 10
		Estreito	Estreito	MA	BRA	-6,7297	-47,4550		
7	Palmeirante	Palmeirante	Palmeirante	TO	BRA	-12,5919	-47,8769	Cerrado	5 / 8
8	Jalapão	PE do Jalapão	Mateiros	TO	BRA	-10,2628	-46,5656	Cerrado	2 / 11
		ESEC Serra Geral do Tocantins	Formosa do Rio Preto	BA	BRA	-10,6800	-46,1508		
		ESEC Serra Geral do Tocantins	Almas	TO	BRA	-11,2210	-46,8857		
9	Serra da Mesa	UHE Serra da Mesa	Campinaçu / Colinas do Sul	GO	BRA	-14,1482	-48,1077	Cerrado	5 / 5
10	Itiquira	Itiquira	Itiquira	MT	BRA	-17,2000	-54,1500	Cerrado	2 / 6
11	C. Guimarães	PN Chapada dos Guimarães	Chapada dos Guimarães	MT	BRA	-15,4500	-55,7333	Cerrado	24 / 32
12	Chaco*	PN Ibycuy	Depto. Paraguari	-	PAR	-23,8667	-56,4833	Chaco	2 / 8
		Reserva Natural Laguna Blanca	Depto. San Pedro	-	PAR	-23,8142	-56,2947		
		Izozog (Cordillera)	Depto. Santa Cruz	-	BOL	-19,4815	-62,3583		

*A população amostral “Chaco” inclui amostras de localidades distantes (> 100 km) porém com ambientes semelhantes, e foram agrupados a fim de testar as relações das populações chaquenhas (distribuições marginais ao Cerrado) como um geral.

Caracteres merísticos

Para comparações populacionais em escamação, utilizei nove contagens de escamas: **DOR**, número de escamas dorsais em fileira longitudinal entre a interparietal e o nível da margem posterior da raiz dos membros posteriores; **VEN**, número de escamas ventrais em fileira longitudinal entre a escama interbraquial e o nível da margem anterior da raiz dos membros posteriores; **GUL**, número de escamas gulares em fileira longitudinal entre interbraquial e o colar de escamas posterior ao ultimo par de mentais; **CIN**, cinta, número de escamas em fileira transversal ao redor do meio do corpo; **LQA**, número de lamelas infradigitais do quarto artelho; e **CTP**, coxais/tibiais/escamas do pé, contagem de escamas na face dorsal do membro posterior, da raiz do membro até escama anterior à inserção do quarto artelho; **SPL**, escamas supralabiais, da rostral até abertura do ouvido; **POR**, número total de poros femorais em machos; e **SCA**, escamas subcaudais lisas. Em *M. maximiliani* também utilizei a contagem: **LQD**, lamelas infradigitais sob o quarto dedo. Esta não foi utilizada em *V. rubricauda*, pois a medida não foi realizada em grande parte da amostra. Os dados merísticos apresentaram distribuição significativamente distinta da normal (Teste de Lilliefors, $P < 0,1$) e foram analisados com métodos quantitativos não paramétricos.

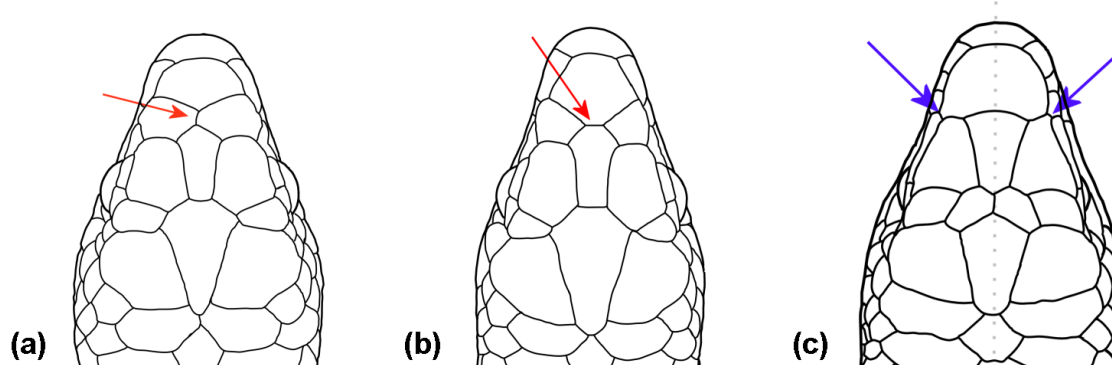


Figura 4. Exemplos de condições de contato em escamas cefálicas: a) prefrontais em contato ou b) separadas em *V. rubricauda*, e c) primeira superciliar e internasal em contato (esquerda) ou separadas (direita) em *M. maximiliani*.

Em complementação, registrei a presença ou não de contato entre escamas cefálicas que foram descritas como geograficamente variáveis ao nível intraespecífico para estas espécies na literatura (Amaral, 1934; Rodrigues, 1991c; Rodrigues, 1996). Desta forma, para *V. rubricauda* anotei a presença ou não de contato entre as escamas prefrontais (**figura 4a, b**), e para *M. maximiliani*, a presença ou não de contato entre a primeira escama superciliar, e a escama internasal (**figura 4c**).

Padrões de coloração

Em *V. rubricauda*, três padrões básicos de coloração podem ser definidos conforme o número de linhas longitudinais dorsolaterais brancas (**figura 5**): **complexo**, presença de oito a doze linhas brancas contínuas na superfície dorsolateral; **simples**, definido pela ausência ou presença de um par de linhas dorsolaterais; e **intermediário**, com presença de quatro a oito linhas dorsolaterais, porém com o par médio-dorsal sempre ausente.

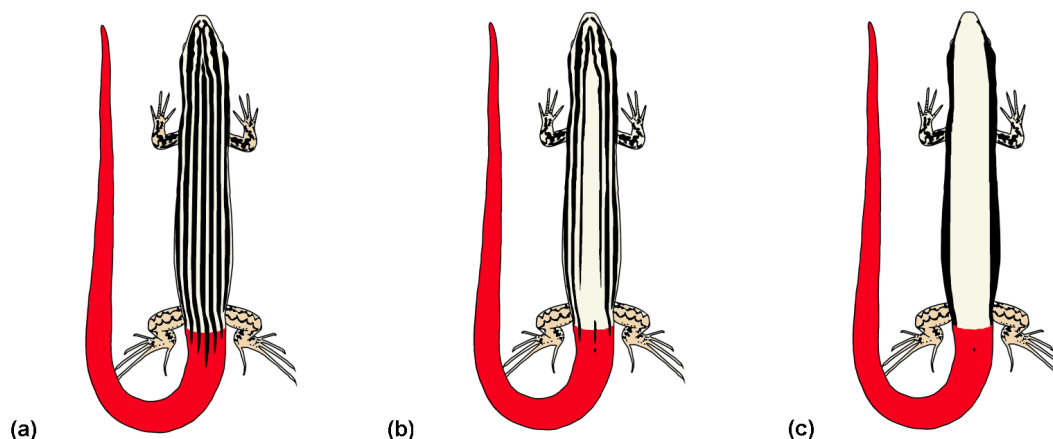


Figura 5. Padrões de coloração reconhecidos em *V. rubricauda*: a) complexo; b) intermediário e c) simples.

Em *M. maximiliani*, podem ser reconhecidos três padrões básicos de coloração, definidos pela extensão das linhas negras dorsolaterais (**figura 6**): **estendido**, onde as linhas se estendem além da porção média do corpo; **normal**, onde as linhas se estendem até a porção média do corpo; e **simples**, onde estas estão ausentes ou reduzidas a pontilhados não se estendendo além da raiz dos membros anteriores. A coloração em vida das espécies pode ser observada na **figura 7**.

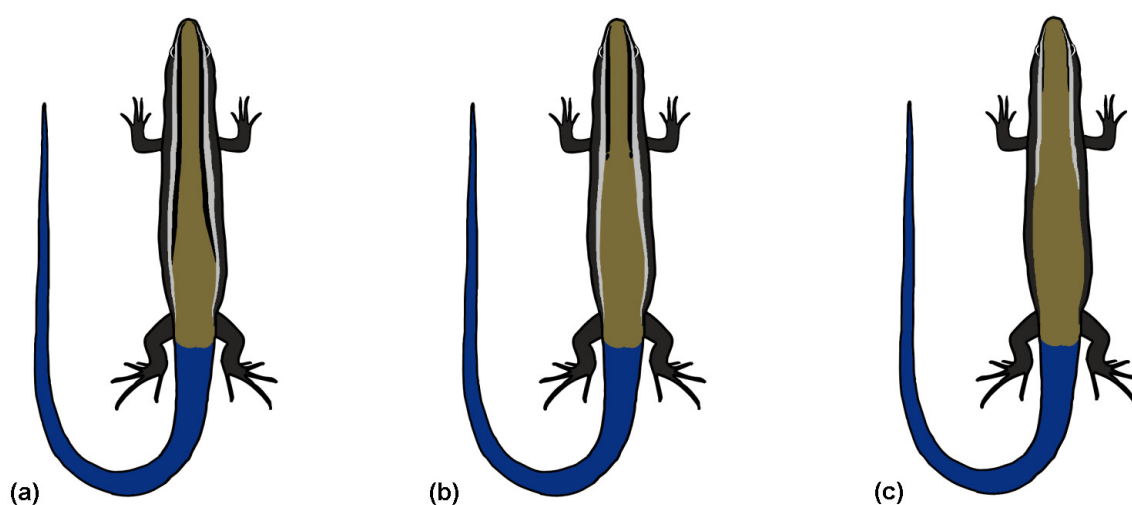


Figura 6. Padrões de coloração reconhecidos em *M. maximiliani*: a) estendido; b) normal e c) simples.



Figura 7. Padrões de coloração em vida, em indivíduos de *V. rubicauda*: A) complexo; B) intermediário; C) simples; e de *M. maximiliani*: D) estendido; E) normal e F) simples. Fotos de M. Teixeira Jr. (A – Peruaçu, MG; E – Jalapão, TO); A. Camacho (F – Catimbau, PE); M.T. Rodrigues (B, C – Vacaria, BA) e M.A. de Sena (D – Ananas, TO).

Análises morfológicas

Para testar a variação em tamanho (**CRC**) entre sexos e populações utilizei análises de variância univariadas (ANOVA). Para testar a variação em forma corporal utilizei análises de variância multivariadas (MANOVA) dos dados corrigidos para tamanho (resíduos). Realizei análises de componentes principais (PCA) sobre matrizes de covariância de caracteres morfométricos originais log-transformados (tamanho generalizado) e de resíduos dos dados corrigidos para tamanho (forma). A PCA é um procedimento multivariado que estima os eixos de maior variação nos dados. Assim, pode ser utilizada para explorar a contribuição de cada caracter para os padrões gerais de variação nos dados e visualizar a segregação das populações no espaço morfológico (Manly, 2004).

Em seguida, para analisar padrões de diferenciação entre as populações em forma corporal, fiz análises de variação canônica (CVA) sobre os dados corrigidos para tamanho. A CVA é um procedimento multivariado que busca os eixos de maior variação entre as amostras (Manly, 2004). Desta forma, difere da PCA por procurar padrões de variação entre grupos pré-definidos ao invés de explorar padrões gerais de variação nos caracteres.

Para observar a similaridade entre populações em morfometria, calculei distâncias generalizadas de Mahalanobis D^2 . O índice D^2 representa uma medida multivariada de dissimilaridade entre amostras, tendo em conta a covariação entre os caracteres utilizados. As matrizes de distâncias D^2 foram utilizadas em análises de agrupamento com o “método de agrupamento não ponderado usando médias aritméticas” (UPGMA), para assim obter fenogramas de similaridade morfológica (Sokal & Rohlf, 1995).

Para testar a variação em caracteres categóricos (merísticos) entre os sexos e grupos geográficos, utilizei o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis. Plotei as frequências dos padrões de coloração nas populações em mapa e comparei visualmente com os resultados das análises quantitativas para os outros caracteres.

Análises espaciais

Para as análises espaciais, utilizei as médias populacionais dos dados \log_{10} transformados do **CRC**, e a primeira função canônica da CVA sobre dados corrigidos para tamanho (**CV1**), como representativos respectivamente da variação geográfica em tamanho e forma. Fiz as análises apenas para indivíduos machos. Para testar a existência de autocorrelação espacial nos dados morfométricos populacionais (**CRC** e **CV1**) utilizei correlogramas, baseados em Índices *I* de Moran (Legendre & Legendre, 1998; Perez et al., 2010). Os índices variam entre 1 (correlação espacial positiva alta) e -1 (correlação espacial negativa alta), e foram calculados para dez classes de distâncias de forma que cada grupo possuísse aproximadamente o mesmo número de localidades.

Investiguei padrões geográficos de variação por análise de superfície de tendências (*trend surface analysis*, Legendre & Legendre, 1998). Obtive esta análise por uma regressão múltipla dos caracteres morfológicos (**CRC** e **CV1**) com um polinômio de terceira ordem das coordenadas geográficas. Em seguida, retirei os termos não significantes do polinômio (*e.g.* x , y , x^2 , xy , y^2 , x^3 , x^2y ...) um a um e repeti as análises até que todos se mantivessem significantes (Cardini et al., 2010). Após a retirada dos efeitos de autocorrelação espacial, interpolei os resíduos da regressão (feita sobre o “melhor” modelo geográfico) em mapa pelo método de *kriging* para visualização de padrões geográficos em morfologia.

Para a criação de modelos ambientais, obtive 48 variáveis climáticas (médias mensais em precipitação, em temperaturas médias, mínimas e máximas), uma variável de elevação, e 19 variáveis bioclimáticas no *site* do *WorldClim* (Hijmans et al., 2005). Obtive também três variáveis de condições do solo (pH, umidade, e quantidade de carbono orgânico no solo) do *site Atlas of Biosphere* (Willmott & Matsuura, 2001), e 13 medidas de aridez (aridez anual, médias mensais em evapotranspiração potencial) do *site* da *CGIAR Consortium for Spatial Information* (Trabucco & Zomer, 2009). Para reconstruções paleoclimáticas, obtive variáveis bioclimáticas que simulam cenários para: o último período interglacial (LIG) ~130.000 anos a.p. (Otto-Bliesner et al., 2006), o último máximo glacial (LGM) ~21.000 anos a.p., e médio Holoceno (~6.000 anos a.p.) no *site* do *WorldClim*. As camadas ambientais possuem resolução mínima de 2,5' de arco (5 km x 5 km).

Reduzi a informação contida em variáveis abióticas com alta correlação (redundantes) com o uso de análises de componentes principais. Desta forma, resumi as médias mensais de diferentes grupos de variáveis (*i.e.* temperaturas médias, máximas, mínimas, precipitação média, e evapotranspiração potencial) em apenas um eixo de maior variação (**PC1**) para cada. Para precipitação média e evapotranspiração potencial, retive os dois primeiros componentes principais. Devido a grande correlação entre as variáveis pH do solo e quantidade de carbono orgânico, utilizei apenas a primeira nos modelos.

Para estimar áreas de adequabilidade climática histórica para as espécies, produzi mapas de distribuição potencial das espécies no presente e no passado com o uso de modelagem de nicho ambiental (Guisan & Thuiller, 2005). Para tal, usei o algoritmo MAXENT (Phillips et al., 2006). Gerei um modelo com base nos pontos de ocorrência das espécies que obtive de dados de exemplares de coleções e da literatura (**Figuras 1 e 2**), e variáveis bioclimáticas atuais (BIO01-BIO19) para estimar a distribuição potencial das espécies no presente. Projetei então este modelo em cenários climáticos pretéritos (holoceno médio, LIG e LGM) para obter modelos de distribuição potencial no passado (Carnaval et al., 2009; Thomé et al., 2010). Testei a qualidade dos modelos com a divisão dos dados de ocorrência em dados treino (75%) e dados de validação (25%) e avaliei os modelos subsequentes pela medida da área sobre a curva (AUC), que varia entre 0,5 (predição aleatória da distribuição pelo modelo) e 1,0 (predição excelente pelo modelo).

Seleção de modelos

Utilizei 13 modelos abióticos para representar a variação ambiental na área de ocorrência das espécies: elevação, PC1 de precipitação média, PC2 de precipitação média, temperatura média, temperatura máxima, temperatura mínima, sazonalidade em precipitação, sazonalidade em temperaturas, umidade do solo, pH do solo, aridez anual, PC1 de evapotranspiração potencial, PC2 de evapotranspiração potencial. Obtive a matriz de dados pela extração dos dados climáticos para os pontos de ocorrência das populações com dados morfológicos. O ajuste de modelos matemáticos que melhor representam as relações entre as variáveis abióticas e morfológicas para cada um dos modelos teóricos foi feita por modelos aditivos generalizados (GAM).

Determinei seis modelos ecogeográficos para testar os efeitos de variáveis ambientais para os padrões de variação morfológica, de forma a representar diferentes aspectos da heterogeneidade ambiental observada ao longo da diagonal de formações abertas da América do Sul: elevação (modelo elevação); precipitação (PC1 de precipitação média + PC2 de precipitação média); temperaturas (temperatura média + temperatura máxima + temperatura mínima); sazonalidade (sazonalidade em precipitação + sazonalidade em temperaturas); solo (umidade do solo + pH do solo) e aridez (aridez anual + PC1 de evapotranspiração potencial + PC2 de evapotranspiração potencial). Com esses, foram testados um modelo de geografia (latitude + longitude) e um modelo representando a ausência de efeitos ambientais sobre a morfologia (modelo constante).

Para estimar o ajuste relativo de cada uma das hipóteses para a variação morfológica observada em cada espécie, utilizei uma abordagem de seleção de modelos candidatos baseada em critérios de teoria da informação, pelo critério de informação de Akaike (AIC) (Burnham & Anderson, 2002). O AIC representa uma medida de ajuste de modelo aos dados, e seleciona qual modelo definido *a priori* melhor explica a variação no conjunto de dados dependentes (Burnham & Anderson, 2002; Mazerolle, 2006). Modelos com valores de AIC_c (medida de Akaike corrigida para amostras reduzidas) menores que 0,2 são considerados com bom poder de explicação. Os pesos de Akaike (w_i) representam um critério baseado em comparações entre os AIC_c calculados para cada modelo, que também indica o poder explanatório dos modelos de uma forma comparativa, sendo valores $w_i > 0,1$ indicativos de um bom ajuste do modelo em relação aos outros (Burnham & Anderson, 2002).

Fiz as análises morfológicas e espaciais em ambiente R 2.14.1 (R Development Core Team, 2011) e com os programas SPSS versão 20.0, PAST v.2.2, e SAM 4.0 (Rangel et al., 2010) utilizando 0,05 de significância.

RESULTADOS

Morfometria

Em *V. rubricauda* as fêmeas são em média maiores que os machos ($F_{1, 572} = 30,77$; $P < 0,01$). Há também dimorfismo sexual significativo em tamanho generalizado (Wilks' lambda = 0,49; $F_{11, 562} = 2,83$; $P < 0,01$), sendo as maiores diferenças encontradas em **CEM**, **FEM** e **CCA** (**tabela 3**). Desta forma, as análises subsequentes de variação geográfica foram feitas para cada sexo separadamente. As populações de *V. rubricauda* diferem em tamanho (fêmeas: $F_{17, 209} = 5,43$; $P < 0,01$; machos: $F_{15, 244} = 5,13$; $P < 0,01$), com as populações do grupo “Chaco” sendo significativamente maiores que outros grupos regionais em fêmeas, e maiores que as populações do Cerrado (“Cerrado oeste” e “Cerrado leste”) nos machos (testes *ad hoc* com correção de Bonferroni; $P < 0,01$) (**figura 8**). Diferenças regionais em forma são significantes entre os quatro grupos geográficos (fêmeas: Wilks' lambda = 0,23; $F_{33, 752} = 14,81$; $P < 0,01$; machos: Wilks' lambda = 0,15; $F_{33, 858} = 23,83$; $P < 0,01$). A congruência entre a variação observada entre populações e entre regiões (**tabela 3**) demonstra que as quatro regiões geográficas selecionadas resumem de forma adequada a variação geográfica observada nos caracteres morfométricos de *V. rubricauda*.

Tabela 3: Resultados das análises de variância univariadas e multivariadas (M)ANOVA comparando caracteres morfométricos de *V. rubricauda* entre os sexos, e entre as regiões geográficas e populações para cada sexo. Valores *P* significantes (<0,05) estão destacados em negrito.

Caracteres	MACHOS						FÊMEAS			
	SEXO ¹		REGIÃO ²		POPULAÇÃO ³		REGIÃO ⁴		POPULAÇÃO ⁵	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
CRC	30,77	< 0,01	12,06	< 0,01	5,13	< 0,01	19,40	< 0,01	5,43	< 0,01
CIBN	14,75	< 0,01	10,80	< 0,01	4,60	< 0,01	2,69	0,047	2,45	< 0,01
CEM	70,53	< 0,01	28,61	< 0,01	9,52	< 0,01	34,88	< 0,01	9,51	< 0,01
ACA	10,88	< 0,01	4,65	< 0,01	4,13	< 0,01	8,73	< 0,01	4,47	< 0,01
LCA	18,78	< 0,01	8,31	< 0,01	6,76	< 0,01	11,91	< 0,01	4,84	< 0,01
CCA	33,14	< 0,01	8,42	< 0,01	4,72	< 0,01	6,36	< 0,01	2,74	< 0,01
FEM	65,24	< 0,01	1,80	0,147	6,97	< 0,01	4,34	< 0,01	4,95	< 0,01
TIB	31,07	< 0,01	13,50	< 0,01	6,40	< 0,01	11,18	< 0,01	4,61	< 0,01
CPE	20,00	< 0,01	10,56	< 0,01	11,37	< 0,01	16,00	< 0,01	5,57	< 0,01
UME	19,42	< 0,01	21,99	< 0,01	10,41	< 0,01	24,52	< 0,01	7,95	< 0,01
BRA	17,55	< 0,01	44,32	< 0,01	19,48	< 0,01	29,86	< 0,01	10,68	< 0,01
FORMA*	2,83	< 0,01	23,83	< 0,01	9,00	< 0,01	14,81	< 0,01	6,43	< 0,01

¹gl = 1, 572 ; ²gl = 3, 301; ³gl = 15, 244; ⁴gl = 3, 265 ⁵gl = 17, 209; *resíduos corrigidos para tamanho

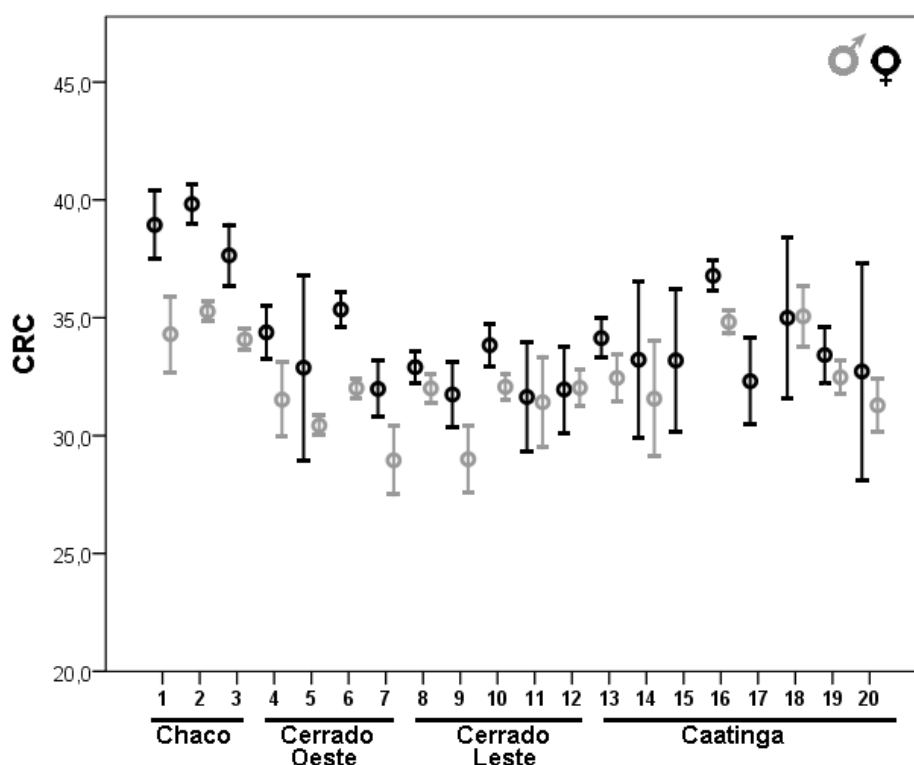


Figura 8: Médias populacionais em tamanho (CRC, em milímetros) para fêmeas (símbolos pretos) e machos (símbolos cinza) de *V. rubricauda*. Barras correspondem ao desvio padrão de cada amostra. Os números de cada população correspondem aos descritos na **Tabela 1**.

Em *M. maximiliani* também há variação sexual em caracteres morfométricos (Wilks' $\lambda = 0,47$; $F_{11, 184} = 18,29$; $P < 0,01$), que se expressa principalmente em diferenças em **CEM**, **CCA** e **FEM**. Porém, não há diferenças significantes em tamanho (**CRC**), **ACA** e **LCA** entre os sexos (**tabela 4**). Pelas diferenças sexuais e grande discrepância nas amostras entre os sexos foram analisados separadamente (**tabela 2**). As populações de *M. maximiliani* também diferem em tamanho para machos ($F_{11, 114} = 2,91$; $P < 0,05$), mas não para fêmeas ($F_{4, 44} = 1,69$; $P = 0,17$). Em machos, as diferenças se mantêm quando comparadas as regiões geográficas ($F_{4, 122} = 5,71$; $P < 0,01$), sendo as populações do Cerrado centro/leste (grupo 3) significantemente menores que outros grupos regionais (testes *ad hoc* com correção de Bonferroni; $P < 0,01$) (**figura 9**). Há diferenças regionais em forma corporal entre os machos dos cinco grupos geográficos de *M. maximiliani* (Wilks' $\lambda = 0,21$; $F_{40, 442} = 5,52$; $P < 0,01$). Para fêmeas, não houve amostra suficiente para o Chaco (grupo 5), mas a variação em forma entre os demais grupos regionais foi significante (Wilks' $\lambda = 0,28$; $F_{30, 150} = 2,70$; $P < 0,01$).

Tabela 4. Resultados das análises de variância univariadas e multivariadas (M)ANOVA comparando caracteres morfométricos de *M. maximiliani* entre os sexos, e entre as regiões geográficas e populações para cada sexo. Valores *P* significantes (<0,05) estão destacados em negrito.

Caracteres	MACHOS						FÊMEAS			
	SEXO ¹		REGIÃO ²		POPULAÇÃO ³		REGIÃO ^{4,**}		POPULAÇÃO ⁵	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
CRC	2,07	0,151	5,712	< 0,01	2,91	< 0,01	2,26	0,091	1,69	0,170
CIBN	6,96	< 0,01	2,44	0,051	1,72	0,077	1,98	0,126	0,71	0,592
CEM	14,21	< 0,01	11,16	< 0,01	4,76	< 0,01	2,76	0,050	3,16	0,023
ACA	1,80	0,182	3,86	< 0,01	4,22	< 0,01	2,47	0,071	2,62	0,048
LCA	2,25	0,135	2,88	0,026	3,11	< 0,01	1,88	0,142	1,15	0,348
CCA	13,23	< 0,01	3,30	0,013	2,33	0,013	0,94	0,428	1,02	0,410
FEM	11,34	< 0,01	4,16	< 0,01	2,98	< 0,01	0,73	0,540	1,30	0,285
TIB	6,28	0,013	5,00	< 0,01	3,19	< 0,01	1,57	0,206	1,70	0,166
CPE	7,71	< 0,01	9,76	< 0,01	3,88	< 0,01	4,74	< 0,01	1,21	0,320
UME	5,47	0,020	2,23	0,069	1,85	0,053	1,45	0,239	0,54	0,704
BRA	5,90	0,016	7,40	< 0,01	3,34	< 0,01	3,12	0,032	1,80	0,146
FORMA*	18,29	< 0,01	5,52	< 0,01	4,12	< 0,01	2,70	< 0,01	2,24	< 0,01

¹gl = 1, 192 ; ²gl = 4, 125; ³gl = 11, 114; ⁴gl = 2, 61 ⁵gl = 4, 44; *resíduos corrigidos para tamanho; **o grupo cinco (Chaco) não foi utilizado na análise devido a amostra reduzida.

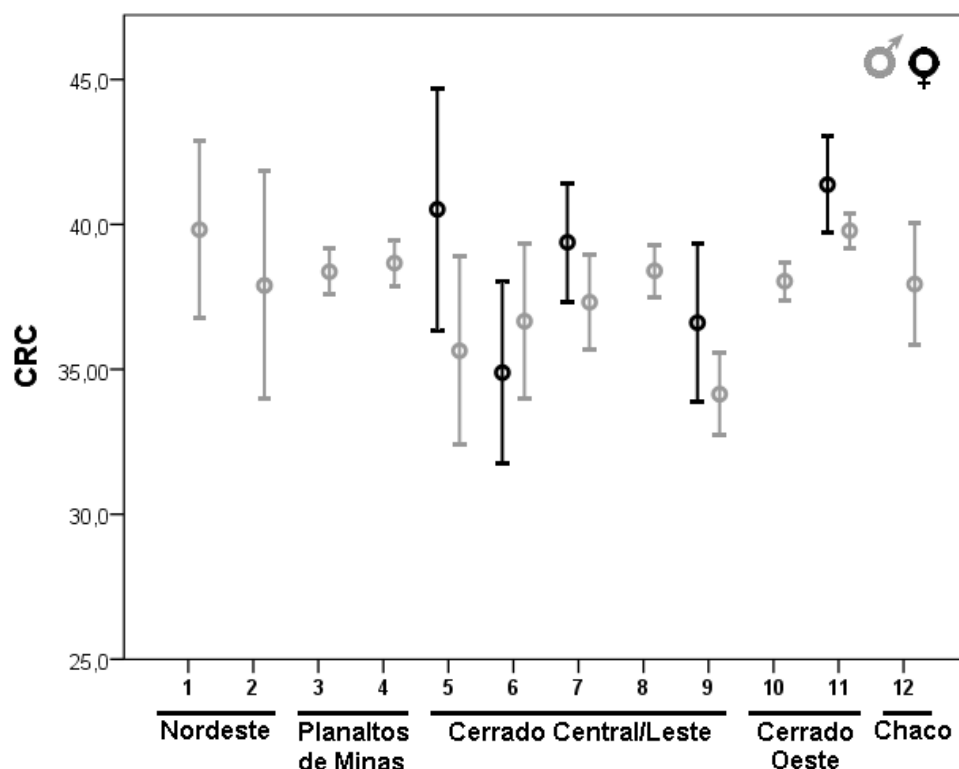


Figura 9. Médias populacionais em tamanho (CRC, em milímetros) para fêmeas (símbolos pretos) e machos (símbolos cinza) de *M. maximiliani*. Barras correspondem ao desvio padrão de cada amostra. Os números de cada população correspondem aos descritos na Tabela 2.

As análises de Componentes Principais (PCA) feitas com os dados morfométricos originais (\log_{10} transformados) de *V. rubricauda* mostram que 57,7% da variação observada em machos e 65,9% em fêmeas, são explicadas pelo primeiro componente principal, com os quais todos os coeficientes dos caracteres são positivamente e altamente correlacionados ($r > 0,6$) em ambos os sexos (**tabela 5**). Portanto, a maior parte da variação nos dados é explicada por diferenças em tamanho corpóreo entre os indivíduos. A PCA com os dados morfométricos corrigidos para tamanho (resíduos) dos machos mostra que 66,7% da variação generalizada em forma é explicada pelos três primeiros componentes principais (**tabela 5**).

Tabela 5. Resultados das análises de componentes principais (PCA) sobre dados originais \log_{10} transformados (tamanho) e corrigidos para tamanho (forma) de machos e fêmeas de *V. rubricauda*. Os coeficientes altamente correlacionados com cada eixo ($r > 0,6$) estão destacados em negrito.

Caracteres	MACHOS				FÊMEAS			
	TAMANHO		FORMA		TAMANHO		FORMA	
	PC1	PC1	PC2	PC3	PC1	PC1	PC2	PC3
CIBN	0,8544	0,0570	-0,1151	-0,0576	0,8802	0,1728	0,0959	-0,2269
CEM	0,7380	-0,7239	-0,0206	-0,6658	0,8113	-0,9530	0,0028	-0,2488
ACA	0,7528	-0,5934	-0,4179	0,5602	0,8128	-0,0641	-0,7825	0,5606
LCA	0,8300	-0,0984	0,2740	0,4630	0,8651	0,3296	-0,0414	0,3569
CCA	0,9085	0,1088	-0,1271	0,2409	0,9184	0,5027	-0,0152	-0,0399
FEM	0,7257	0,0941	0,8484	0,1136	0,8055	0,1271	0,8301	0,2266
TIB	0,8457	0,6750	0,1495	0,1091	0,8693	0,6977	0,2104	0,2129
CPE	0,6099	0,5189	0,1970	-0,3126	0,7416	0,6051	0,2186	0,0718
UME	0,6438	0,6787	-0,6025	-0,1314	0,6846	0,7567	-0,3476	-0,4655
BRA	0,6803	0,8032	0,1150	0,0900	0,7570	0,8209	0,1127	0,0200
Autovalores	0,009	0,002	0,001	0,001	0,012	0,003	0,001	0,001
% variância	57,69	32,89	19,59	14,18	65,91	42,20	19,37	11,12
% cumulativa	-	32,89	52,48	66,66	-	42,20	61,57	72,69

O primeiro componente principal (32,9% da variação) é positivamente e altamente correlacionado com variação em **BRA**, **TIB** e **UME** e negativamente correlacionado com **CEM**. O segundo componente principal (18,9% da variação) é positivamente e altamente correlacionado com variação em **FEM** e negativamente correlacionado com **UME**. O terceiro componente (14,2% da variação) é positivamente correlacionado com **CEM** e negativamente com **ACA** (**tabela 5**). Em machos, os grupos geográficos são moderadamente separados no espaço morfométrico generalizado definido pelos dois primeiros componentes principais (**figura 10a**).

Para fêmeas de *V. rubricauda*, 72,7% da variação em dados corrigidos para tamanho (forma corporal) é explicada pelos três primeiros componentes principais. O primeiro componente principal

(42,2% da variação) é positivamente e altamente correlacionado com **BRA**, **UME**, **TIB** e **CPE**, e negativamente com **CEM**. O segundo componente principal (19,4% da variação) é positivamente e altamente correlacionado com **FEM**, e negativamente com **ACA**. O terceiro componente (11,1%) é apenas fracamente correlacionado com **ACA** (tabela 5). Os grupos geográficos são moderadamente separados no espaço morfométrico generalizado definido pelos dois primeiros componentes principais, em especial com relação ao grupo “Cerrado leste” (figura 10b).

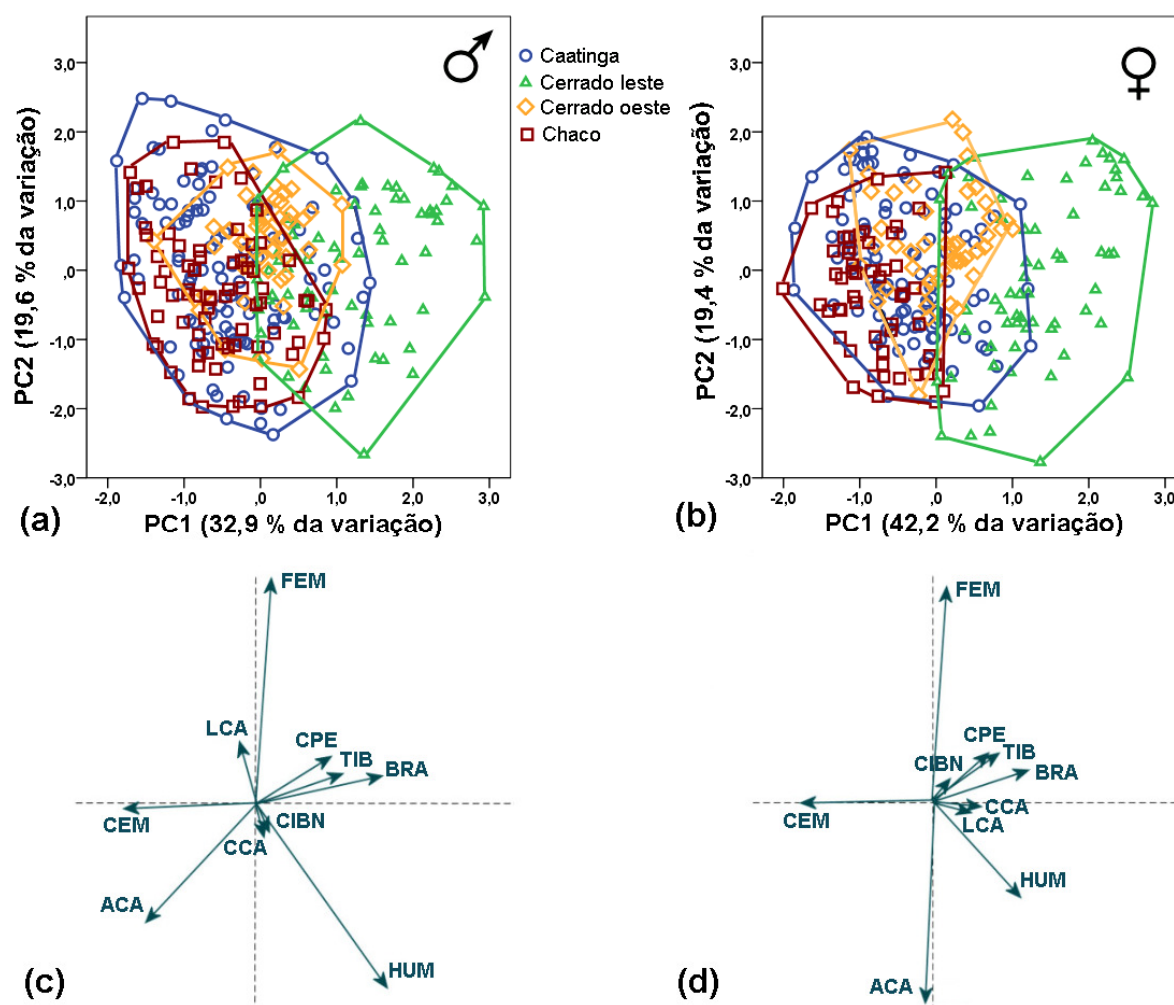


Figura 10. Resultados da PCA sobre dados corrigidos para tamanho (resíduo) em *V. rubricauda*. São representados os gráficos de dispersão dos exemplares no espaço definido pelos dois primeiros componentes principais para: a) machos e b) fêmeas. As cores dos símbolos representam as regiões geográficas: “Chaco” (quadrados vermelhos), “Cerrado oeste” (losangos laranjas), “Cerrado leste” (triângulos verdes) e “Caatinga” (círculos azuis). São demonstrados também os eixos de variação dos caracteres no espaço morfométrico para c) machos e d) fêmeas.

Portanto, a variação generalizada em forma corporal em *V. rubricauda* se expressa principalmente por um contraste entre alongamento do corpo e tamanho dos membros em

ambos os sexos. Populações dos grupos “Chaco” e “Caatinga” apresentam troncos mais largos (**CEM**) e membros proporcionalmente mais curtos, ao passo que as populações de “Cerrado leste” apresentam troncos mais curtos e membros proporcionalmente mais largos (**figura 10c, d**).

Para *M. maximiliani*, as análises de Componentes Principais (PCA) feitas com os dados morfométricos originais (\log_{10} transformados) mostram que 74,0% da variação observada em machos e 76,2% em fêmeas, são explicadas pelo primeiro componente principal. Todos os coeficientes dos caracteres são positivamente e altamente correlacionados ($r > 0,6$) com o primeiro eixo para ambos os sexos (**tabela 6**).

Tabela 6. Resultados das análises de componentes principais (PCA) sobre dados originais \log_{10} transformados (tamanho) e corrigidos para tamanho (forma) de machos e fêmeas de *M. maximiliani*. Os coeficientes altamente correlacionados com cada eixo ($r > 0,6$) estão destacados em negrito.

Caracteres	MACHOS				FÊMEAS			
	TAMANHO	FORMA			TAMANHO	FORMA		
	PC1	PC1	PC2	PC3	PC1	PC1	PC2	PC3
CIBN	0,9214	0,2552	0,0106	-0,1952	0,8438	0,3149	0,1052	0,8312
CEM	0,8651	0,1959	-0,8855	0,2748	0,8675	-0,7235	-0,6461	-0,1408
ACA	0,7011	-0,9592	0,0283	-0,0309	0,8455	-0,4682	0,7484	-0,2242
LCA	0,8511	-0,6481	-0,0677	-0,2952	0,9193	-0,3378	0,2080	0,4279
CCA	0,9431	-0,1887	-0,1581	-0,3624	0,9594	-0,1400	-0,0878	0,5618
FEM	0,8600	0,5873	0,1059	-0,7181	0,8386	0,4332	-0,4746	0,0274
TIB	0,9204	0,1722	0,1796	0,4296	0,9340	0,7059	0,2084	-0,0563
CPE	0,8349	0,3710	0,2296	0,2976	0,8152	0,7572	-0,0489	-0,4366
UME	0,8504	0,0784	0,7505	0,3122	0,8320	0,0050	0,3334	-0,2248
BRA	0,8766	0,2885	0,1318	0,3901	0,8896	0,5500	-0,1732	-0,3546
Autovalores	0,010	0,0012	0,0007	0,0005	0,014	0,0012	0,0009	0,0006
% variância	74,03	32,04	19,12	13,03	76,20	28,01	21,22	14,32
% cumulativa	-	32,04	51,16	64,19	-	28,01	49,24	63,56

Em machos, o primeiro componente principal (32,0% da variação) tem correlação alta e negativa com **ACA** e **LCA**, e correlação fraca e positiva com **FEM** (**tabela 6**). O segundo componente principal (19,1% da variação) tem correlação alta e negativa com **CEM** e positiva com **UME**. O terceiro componente é altamente e negativamente correlacionado com **FEM**. As populações das cinco regiões geográficas apresentam apenas uma sutil separação no espaço morfológico definido pelos dois primeiros componentes principais, com uma pequena separação do grupo “Nordeste” (**figura 11**).

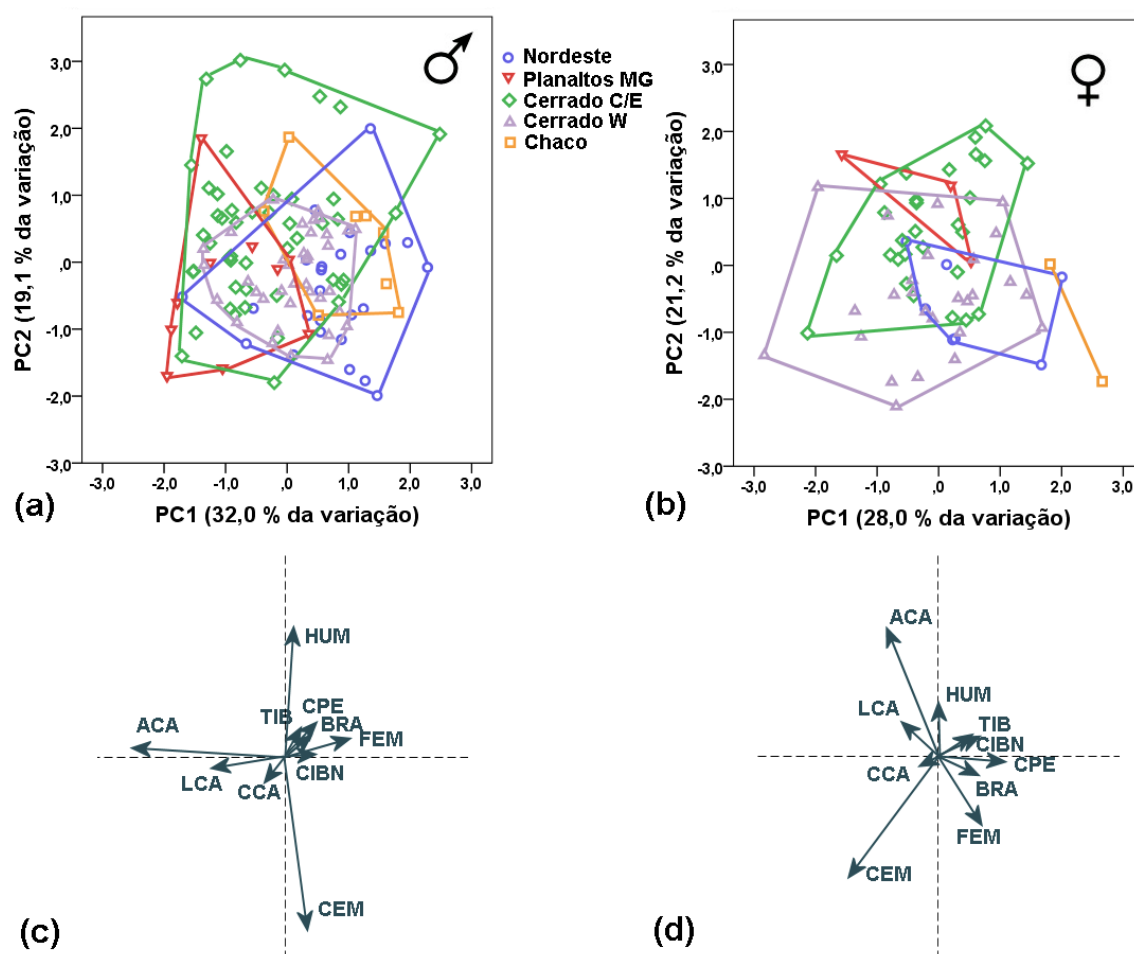


Figura 11. Resultados da PCA sobre dados corrigidos para tamanho (resíduos) em *M. maximiliani*. É representada a dispersão dos exemplares no espaço morfométrico definido pelos dois primeiros componentes principais para: a) machos e b) fêmeas. As cores dos símbolos representam as regiões geográficas: “Chaco” (quadrados laranjas), “Cerrado oeste” (triângulos violetas), “Cerrado centro/leste” (losangos verdes), “Planaltos mineiros” (triângulos invertidos vermelhos) e “Nordeste” (círculos azuis). São demonstrados os eixos de variação dos caracteres no espaço morfométrico para c) machos e d) fêmeas.

Em fêmeas, o primeiro componente principal (28,0% da variação) tem correlação alta e positiva com **CPE** e **TIB** e negativa com **CEM** (Tabela 6). O segundo componente principal (21,2%) tem correlação alta e positiva com **ACA** e negativa com **CEM**. O terceiro componente (14,3%) tem correlação alta e positiva com **CRC**. Os grupos regionais apresentam separação no espaço morfométrico definido pelos dois primeiros componentes principais (figura 11b), mas devido à pequena amostra para alguns grupos (*i.e.* “Nordeste”, “Planaltos mineiros” e “Chaco”) não é possível inferir se há um padrão geográfico morfológico. Em relação à variação entre os caracteres, machos e fêmeas apresentam um contraste sutil entre tamanho da cabeça e tamanho dos membros (figura 11c, d). Em fêmeas, a variação em largura do tronco (**CEM**) tem maior importância para a variação geográfica observada do que em machos.

Variação interpopulacional

As análises de variação canônica (CVA) feitas com os dados morfométricos de *V. rubricauda*, corrigidos para tamanho, mostram que 75,7% da variação observada entre as populações de machos e 77,8% de fêmeas, são explicadas pelas duas primeiras funções canônicas (**tabela 6**). Tanto em machos quanto em fêmeas, a primeira função canônica (CV1) está fortemente correlacionada com variação positiva em **BRA** e negativa em **CEM**. Também para ambos os sexos, a segunda função canônica está fortemente correlacionada com variação positiva em **FEM** (**tabela 6**).

Tabela 6. Resultados das análises de variação canônica (CVA) sobre dados corrigidos para tamanho (forma) de machos e fêmeas de *V. rubricauda*. Os coeficientes altamente correlacionados com cada eixo ($r > 0,5$) estão destacados em negrito.

Caracteres	MACHOS		FÊMEAS	
	CV1	CV2	CV1	CV2
CEM	-0,6270	0,0240	-0,7750	-0,1428
BRA	0,5570	0,0349	0,6300	0,1315
FEM	0,0582	0,8240	0,0417	0,8260
UME	0,2038	-0,4590	0,2420	-0,0189
CPE	0,1930	0,2009	0,3497	0,1127
LCA	0,1141	0,0999	-0,0111	-0,3525
CCA	0,1873	-0,2708	0,0980	-0,0954
ACA	-0,1693	-0,2808	0,3111	-0,0398
CIBN	0,0374	-0,2195	0,4046	-0,3759
TIB	0,3290	0,2003	0,3803	0,3620
Autovalores	5,83	1,30	5,13	1,19
% variância	61,87	13,80	63,08	14,68
% cumulativa	61,87	75,67	63,08	77,76

Em machos, as populações das regiões “Cerrado leste” e “Chaco” aparecem bem separadas das demais no espaço morfométrico definido pela primeira função canônica, em posições opostas do eixo. Em fêmeas, as populações do “Cerrado leste” aparecem bem separadas das demais no eixo da primeira função canônica (**figura 12**).

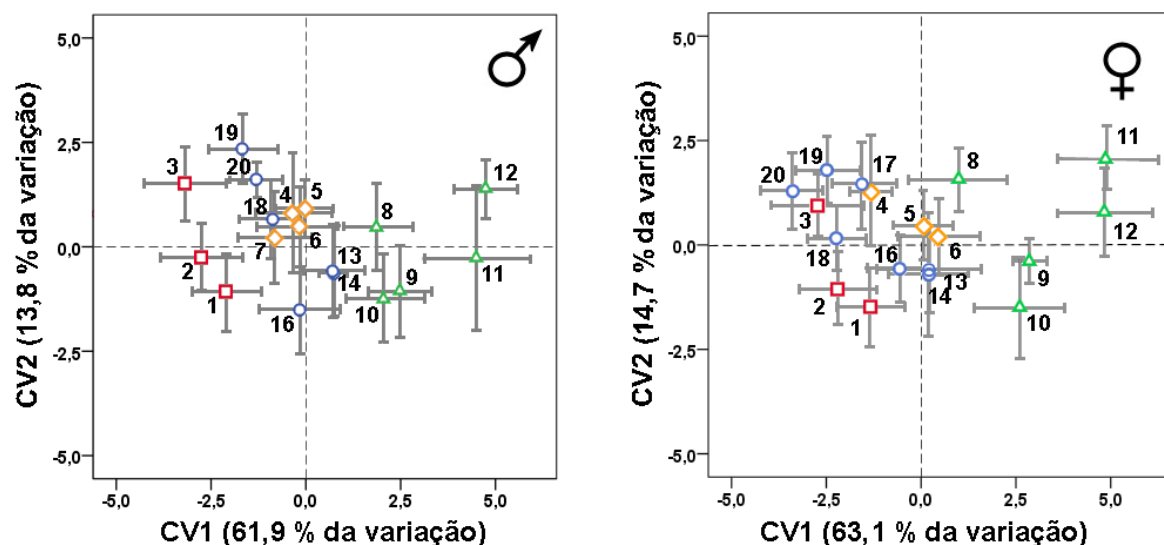


Figura 12. Resultados das CVA sobre os dados corrigidos para tamanho para machos (esquerda) e fêmeas (direita) de *V. rubricauda*. São demonstrados os centróides e desvios-padrão dos coeficientes canônicos para cada população. Símbolos correspondem às regiões: “Chaco” (quadrados vermelhos), “Cerrado oeste” (losangos laranjas), “Cerrado leste” (triângulos verdes) e “Caatinga” (círculos azuis). Números correspondem às populações listadas na **tabela 1**.

Os fenogramas de similaridade em morfometria para ambos os sexos de *V. rubricauda* são concordantes e indicam grande similaridade entre as populações do “Cerrado leste”, e diferenciação destas em relação a outras populações (**figura 13**). A diferenciação entre populações de outras regiões geograficas é menos pronunciada.

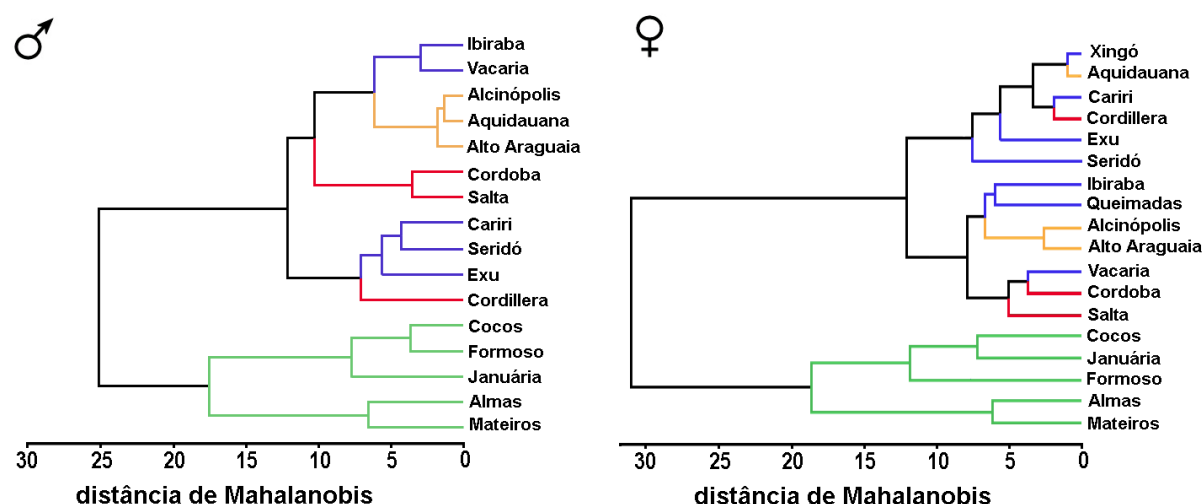


Figura 13. Fenogramas de similaridade em morfometria obtidas pelo método UPGMA baseadas nas distâncias de Mahalanobis D^2 entre populações de *V. rubricauda* para machos (esquerda) e fêmeas (direita). Cores dos ramos correspondem às regiões: “Chaco” (vermelho), “Cerrado oeste” (laranja), “Cerrado leste” (verde) e “Caatinga” (azul).

A CVA em machos de *M. maximiliani* mostra que 64,5% da variação observada entre as populações é explicada por duas funções canônicas (**tabela 7**). A primeira função canônica (41,3 % da variação) é positivamente correlacionada com **CPE**, e negativamente com **CEM**. A segunda função (23,2%) é positivamente correlacionada com **CIBN** e negativamente com **CEM** (**tabela 7**). As fêmeas apresentaram poucas localidades com amostra superior a cinco indivíduos (**tabela 2**) e não foram utilizadas nas comparações populacionais.

Tabela 7. Resultados das análises de variação canônica (CVA) sobre dados corrigidos para tamanho (forma) de machos de *M. maximiliani*. Os dois caracteres que apresentam coeficientes com maior correlação com cada eixo estão destacados em negrito.

Caracteres	MACHOS	
	CV1	CV2
CIBN	0,2493	0,5770
CEM	-0,3332	-0,4970
ACA	0,1033	-0,2032
LCA	0,3032	0,1240
CCA	-0,2984	-0,4088
FEM	-0,2371	0,3105
TIB	0,2286	-0,4455
CPE	0,3702	0,0185
UME	-0,2018	0,3266
BRA	-0,1928	-0,0972
Autovalores	1,888	1,060
% variância	41,29	23,18
% cumulativa	41,29	64,47

Em machos de *M. maximiliani*, as populações apresentaram diferenciação, com uma separação entre populações das regiões geográficas “Planaltos mineiros”, e “Nordeste” que ocuparam posições opostas no espaço morfométrico definido pela primeira função canônica (**figura 14a**). A segunda função canônica define uma separação entre populações dentro dos grupos regionais “Cerrado oeste” e “Cerrado centro/leste”.

O fenograma de similaridade em morfometria para os machos de *M. maximiliani* indica uma diferenciação entre grupos regionais próximos, como “Planaltos mineiros” e “Nordeste” e a heterogeneidade em grupos pré-definidos, como “Cerrado oeste” e “Cerrado central/leste” (**figura 14b**). Quanto à diferenciação dentro de grupos regionais, populações de planaltos (i.e. Chapada dos Guimarães, Serra da Mesa) aparecem diferenciadas das populações de regiões mais baixas (i.e. depressões das bacias dos rios Araguaia e Tocantins).

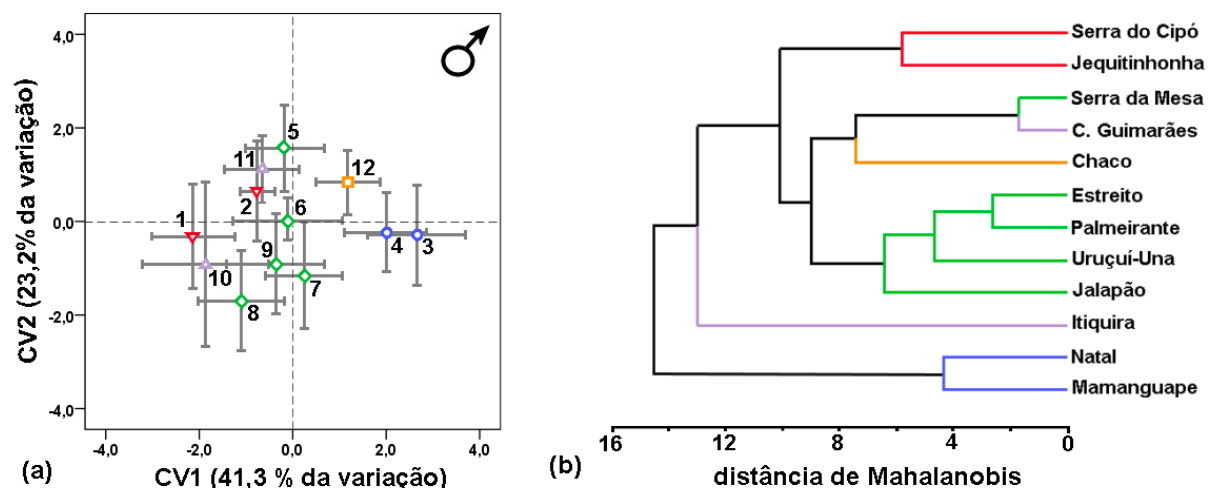


Figura 14. Resultados das CVA sobre os dados corrigidos para tamanho para machos de *M. maximiliani*: (a) centróides e desvios-padrão dos coeficientes canônicos para cada população no espaço morfométrico definido pelas duas primeiras funções canônicas; (b) fenograma de similaridade em morfometria obtida pelo método UPGMA baseada nas distâncias de Mahalanobis D^2 entre as populações. As cores correspondem às regiões: “Nordeste” (azul), “Planaltos mineiros” (vermelho), “Cerrado centro/leste” (verde), “Cerrado oeste” (violeta) e “Chaco” (laranja). A correspondência entre os números e as populações pode ser conferida na **tabela 2**.

Variação em escamação

As contagens de escamas apresentaram variação sexual em *V. rubricauda*, com as fêmeas apresentando maiores contagens em **DOR** e **VEN** e menores contagens em **SCA** do que os machos (Kruskal-Wallis; $P < 0,01$).

Todas as contagens de escamas apresentaram variação significativa entre as regiões geográficas para ambos os sexos de *V. rubricauda* (Kruskal-Wallis; $P < 0,01$), exceto em **CIN** (**Tabela 8**). Duas contagens de escamas se destacam por possuir pouca sobreposição entre populações: número de subcaudais lisas (**SCA**), encontradas em número reduzido nas populações do grupo “Cerrado leste”, e número de poros femorais em machos (**POR**) que em média, são encontradas em menor número em populações do grupo “Caatinga” (**figura 15**). Apesar de haver sobreposição, há também uma menor contagem em **CTP** no grupo “Chaco” e maiores contagens em **VEN** e **DOR** nos grupos “Chaco” e “Caatinga” em relação aos demais.

Tabela 8. Resultados das análises não paramétricas de Kruskal-Wallis para comparação entre grupos geográficos para oito contagens de escamas de *V. rubricauda*. São apresentadas as médias de cada contagem, o desvio-padrão e o *P* de significância de variação geográfica. Valores *P* significantes (< 0,05) estão destacados em negrito.

	sexo	Grupo 1 "Caatinga"		Grupo 2 "Cerrado leste"		Grupo 3 "Cerrado oeste"		Grupo 4 "Chaco"		<i>P</i>
		média	desvio	média	desvio	média	desvio	média	desvio	
DOR	F	35,9	0,20	34,4	0,24	35,5	0,21	36,3	0,33	< 0,01
	M	34,0	0,20	32,8	0,17	34,1	0,18	34,0	0,44	< 0,01
VEN	F	26,3	0,19	24,7	0,24	25,8	0,28	27,2	0,17	< 0,01
	M	23,2	0,21	22,1	0,16	22,4	0,20	23,9	0,34	< 0,01
GUL	F	10,3	0,16	10,5	0,10	10,6	0,19	10,0	0,37	0,003
	M	10,3	0,12	10,6	0,10	10,8	0,14	10,3	0,36	< 0,01
CIN	F	16,0	0,04	16,0	0	16,0	0	16,0	0	0,307
	M	16,0	0,05	16,0	0	16,0	0	16,0	0	0,321
LQA	F	16,8	0,17	15,7	0,12	16,7	0,13	15,7	0,42	< 0,01
	M	17,0	0,17	16,0	0,13	17,0	0,11	16,3	0,18	< 0,01
CTP	F	16,0	0,14	15,9	0,16	16,4	0,24	14,7	0,56	< 0,01
	M	16,2	0,21	16,3	0,13	16,2	0,14	14,3	0,36	< 0,01
POR	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	M	11,2	0,21	13,7	0,13	13,6	0,23	13,7	0,18	< 0,01
SCA	F	35,0	1,15	16,8	0,76	37,5	0,75	37,7	2,19	< 0,01
	M	32,8	1,17	13,8	0,56	33,7	0,63	33,3	1,43	< 0,01

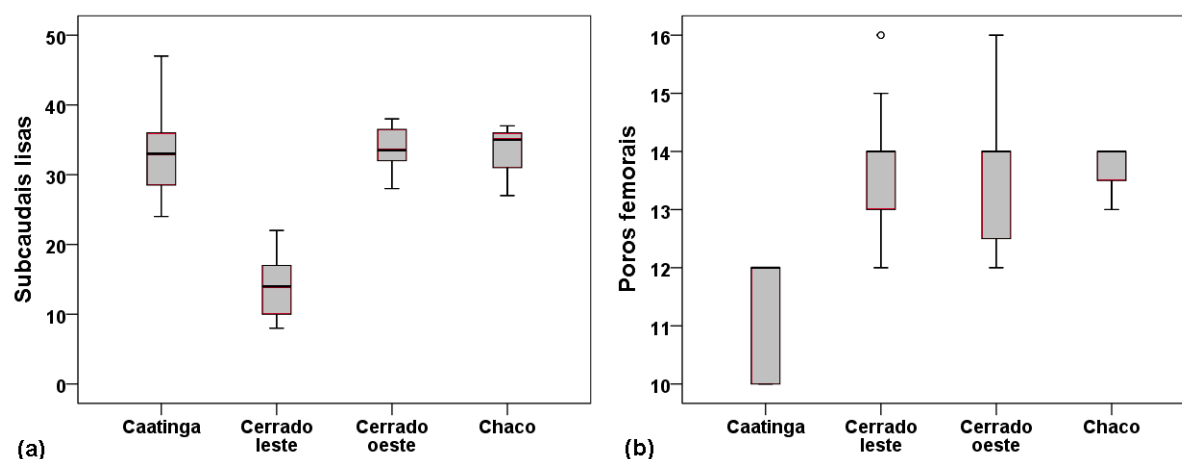


Figura 15. Variação em contagens de escamas entre os quatro grupos geográficos de *V. rubricauda*: a) número de subcaudais lisas (ambos os sexos); b) número de poros femorais em machos. Barras representam o desvio padrão de cada amostra.

A condição do contato entre as escamas prefrontais é polimórfica em *V. rubricauda*. Populações da “Caatinga” apresentaram, em média, maior frequência de contato entre as escamas prefrontais (81,5%) enquanto a frequência de separação entre as escamas foi em média, maior em “Cerrado leste” (63,5%), “Cerrado oeste” (100%) e “Chaco” (81,3%) (**Figura 16**).

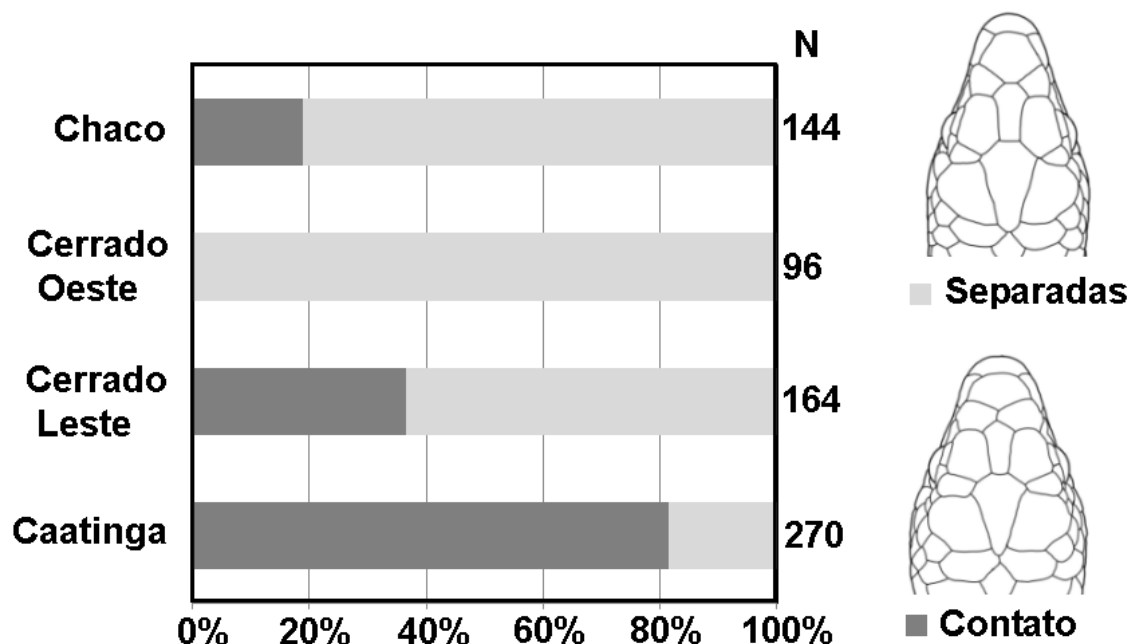


Figura 16. Frequência relativa da presença de contato (cinza escuro) ou separação (cinza claro) entre escamas prefrontais em *V. rubricauda* em cada um dos quatro grupos geográficos.

Em *M. maximiliani*, as fêmeas apresentaram maiores contagens em **DOR** e **VEN** que machos (Kruskal-Wallis; $P < 0,01$), mas não houve variação sexual em outros caracteres merísticos. Houve variação geográfica em sete das dez contagens de escama em machos de *M. maximiliani* (**tabela 9**): **VEN**, **DOR**, **GUL**, **LQA**, **LQD**, **POR** e **SCA**. Em geral, as contagens de escamas apresentaram maiores valores nos grupos “Cerrado oeste” e “Chaco”, exceto em **LQD** que apresentou contagens mais elevadas no grupo “Nordeste”. Em fêmeas, apenas três caracteres de contagens de escamas se mostraram variáveis geograficamente: **DOR**, **GUL** e **SCA** (**tabela 9**). O grupo “Cerrado oeste” apresentou maiores valores para estas contagens. Diferentemente de *V. rubricauda*, nenhum caracter merístico apresentou variação que permitisse a discriminação entre indivíduos de diferentes regiões geográficas.

A condição do contato entre a primeira superciliar e a internasal em *M. maximiliani* também se mostrou polimórfica. O grupo “Nordeste” apresentou maior frequência de separação (59,3%) enquanto a frequência de contato foi maior em “Planaltos mineiros” (100%), “Cerrado centro/leste” (92,2%), “Cerrado oeste” (75,4%) e “Chaco” (66,7%) (**figura 17**).

Tabela 9. Resultados das análises não-paramétricas de Kruskal-Wallis para comparação entre grupos geográficos para dez contagens de escamas de *M. maximiliani*. São demonstrados as médias, o desvio-padrão e o *P* de significância de variação. Valores *P* significantes (<0,05) estão destacados em negrito.

		Grupo 1 "Nordeste"		Grupo 2 "Planaltos Mineiros"		Grupo 3 "Cerrado centro/leste"		Grupo 4 "Cerrado oeste"		Grupo 5 "Chaco"		
	sexo	média	desvio	média	desvio	média	desvio	média	desvio	média	desvio	<i>P</i>
DOR	F	31,6	0,74	31,3	1,15	31,8	0,86	32,9	1,01	31,3	2,08	< 0,01
	M	30,3	0,67	30,6	0,97	30,6	0,82	31,9	0,94	31,6	0,79	< 0,01
VEN	F	20,5	1,51	21,0	1,00	20,4	0,73	21,2	1,15	21,3	2,08	0,06
	M	18,7	0,82	19,4	0,70	18,7	0,84	19,3	0,81	20,0	0,82	< 0,01
GUL	F	9,3	0,46	9,3	0,58	10,0	0,68	10,4	0,83	10,3	0,58	0,01
	M	9,3	0,75	9,3	0,67	10,2	0,64	10,6	0,81	10,9	0,38	< 0,01
CIN	F	16,0	0	16,0	0	16,0	0	16,0	0	16,0	0	1,00
	M	16,0	0,00	16,1	0,32	16,0	0,14	16,0	0	16,0	0	0,11
LQA	F	16,9	0,99	16,0	1,00	16,2	0,66	16,1	0,92	16,0	1,00	0,28
	M	17,1	0,71	15,7	0,67	16,0	0,84	15,7	0,83	15,9	0,38	< 0,01
LQD	F	12,0	0,76	12,0	1,73	12,0	0,78	12,4	0,94	12,0	1,00	0,54
	M	12,5	0,96	11,5	0,71	12,1	0,79	12,2	0,81	12,0	0,58	< 0,01
CTP	F	18,8	1,28	19,0	0,00	18,8	1,00	19,4	1,24	18,7	0,58	0,18
	M	18,6	0,84	18,6	0,97	18,8	1,06	19,3	1,00	18,7	0,49	0,06
SPL	F	8,0	0	8,0	0	7,8	0,38	7,9	0,26	8,0	0	0,52
	M	8,1	0,23	8,0	0	7,9	0,25	8,0	0	8,0	0	0,15
POR	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	M	10,9	0,99	10,2	0,67	10,7	1,08	11,8	0,91	10,2	0,67	< 0,01
SCA	F	25,3	3,40	26,0	0	23,8	3,97	30,1	2,89	27,0	0	0,02
	M	23,8	1,72	22,3	3,06	24,2	2,79	29,5	2,60	24,8	3,13	< 0,01

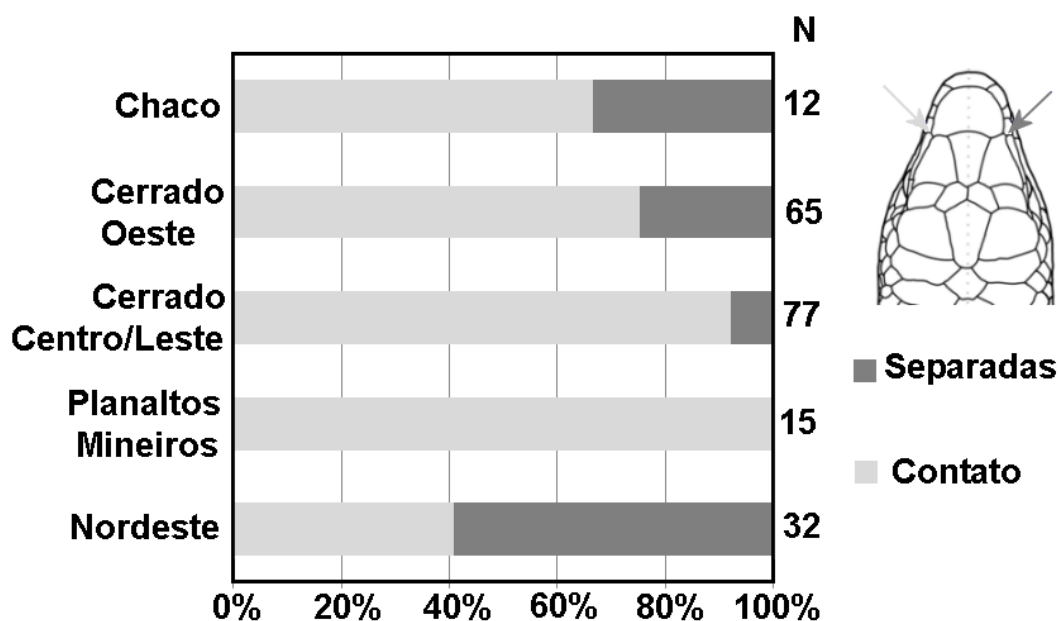


Figura 17. Frequência relativa da presença de contato (cinza claro) ou separação (cinza escuro) entre as primeiras superciliares e internasal em *M. maximiliani* em cada um dos cinco grupos geográficos.

Padrões de coloração

Os padrões de coloração de *V. rubricauda* se mostraram variáveis em nível local, especialmente na região “Caatinga”. Em geral, o padrão “complexo” prevalece, sendo o único padrão presente em 11 das 18 populações analisadas (**figura 18**). Padrões de coloração “simples” foram encontrados apenas em populações do grupo “Caatinga” (e.g. Vacaria, Exu, Seridó) e em uma população do “Chaco” (i.e. Izozog). De fato, a população do Izozog destaca-se por ser a única da porção ocidental (i.e. grupos “Chaco” e “Cerrado oeste”) a apresentar polimorfismo em coloração. Entre as populações do grupo “Cerrado leste”, apenas foi encontrada variação na área de contato entre o domínio do Cerrado e das Caatingas na região da Serra Geral da Bahia (e.g. municípios de Cocos, Correntina e Santa Maria da Vitória).

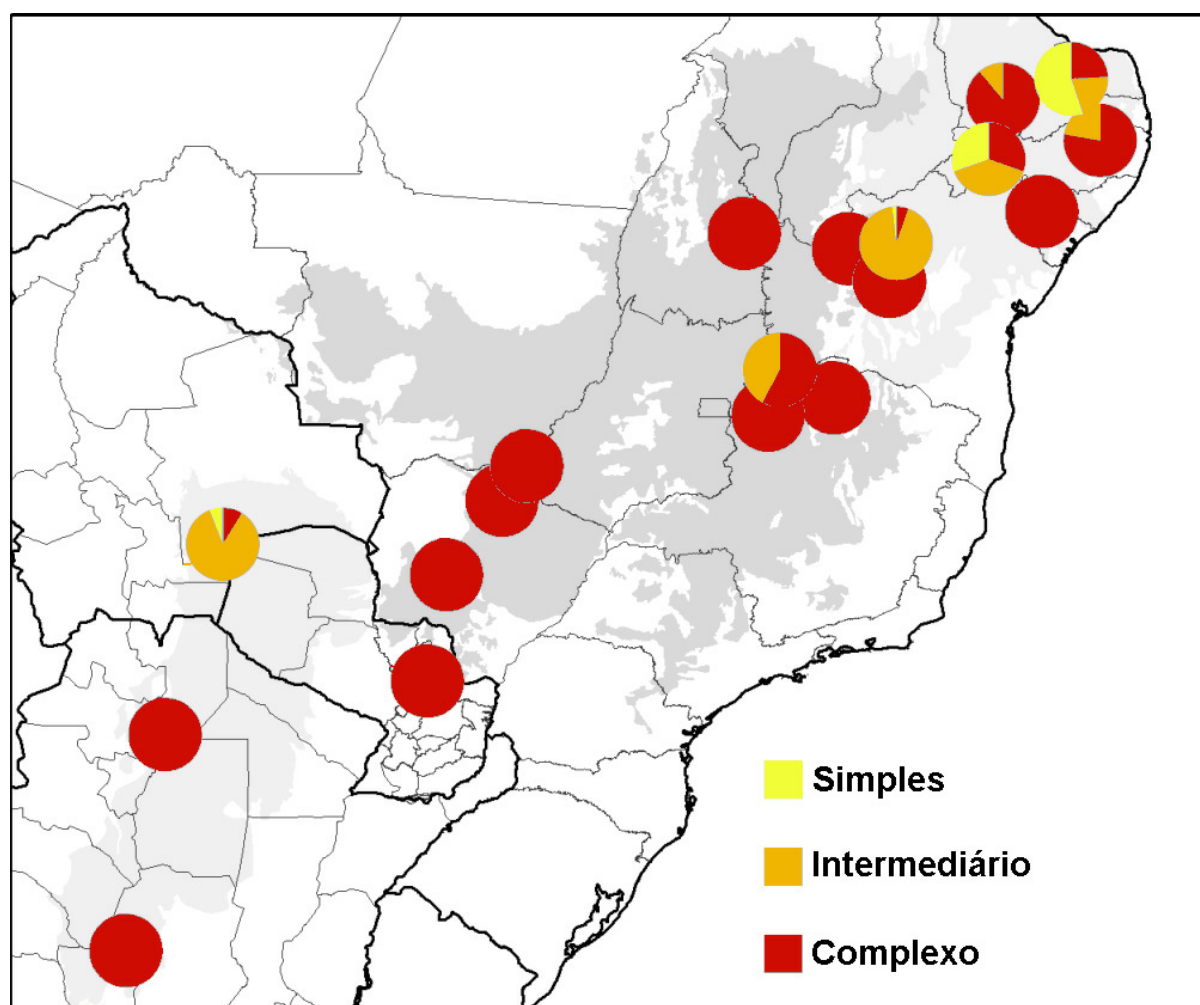


Figura 18. Frequência dos padrões de coloração observados em *V. rubricauda* em diferentes populações (N > 10) ao longo da distribuição.

Em *M. maximiliani* também foi observado um polimorfismo populacional acentuado em padrões de coloração. Destaca-se o fato de os padrões “simples” e “estendido” terem se apresentado alopátricos (**figura 19**). O padrão simples foi encontrado em populações do grupo “Nordeste”, e no grupo “Cerrado leste” em populações na região de contato entre os domínios da Caatinga e Cerrado (*i.e.* Uruçuí-Una, no Piauí e Serra Geral, no oeste da Bahia e leste do Tocantins). O padrão “estendido” se mostrou comum em algumas populações do Cerrado, especialmente na região da bacia do rio Tocantins, e na porção oeste do domínio, no contato com o Chaco úmido e Pantanal (**figura 19**).

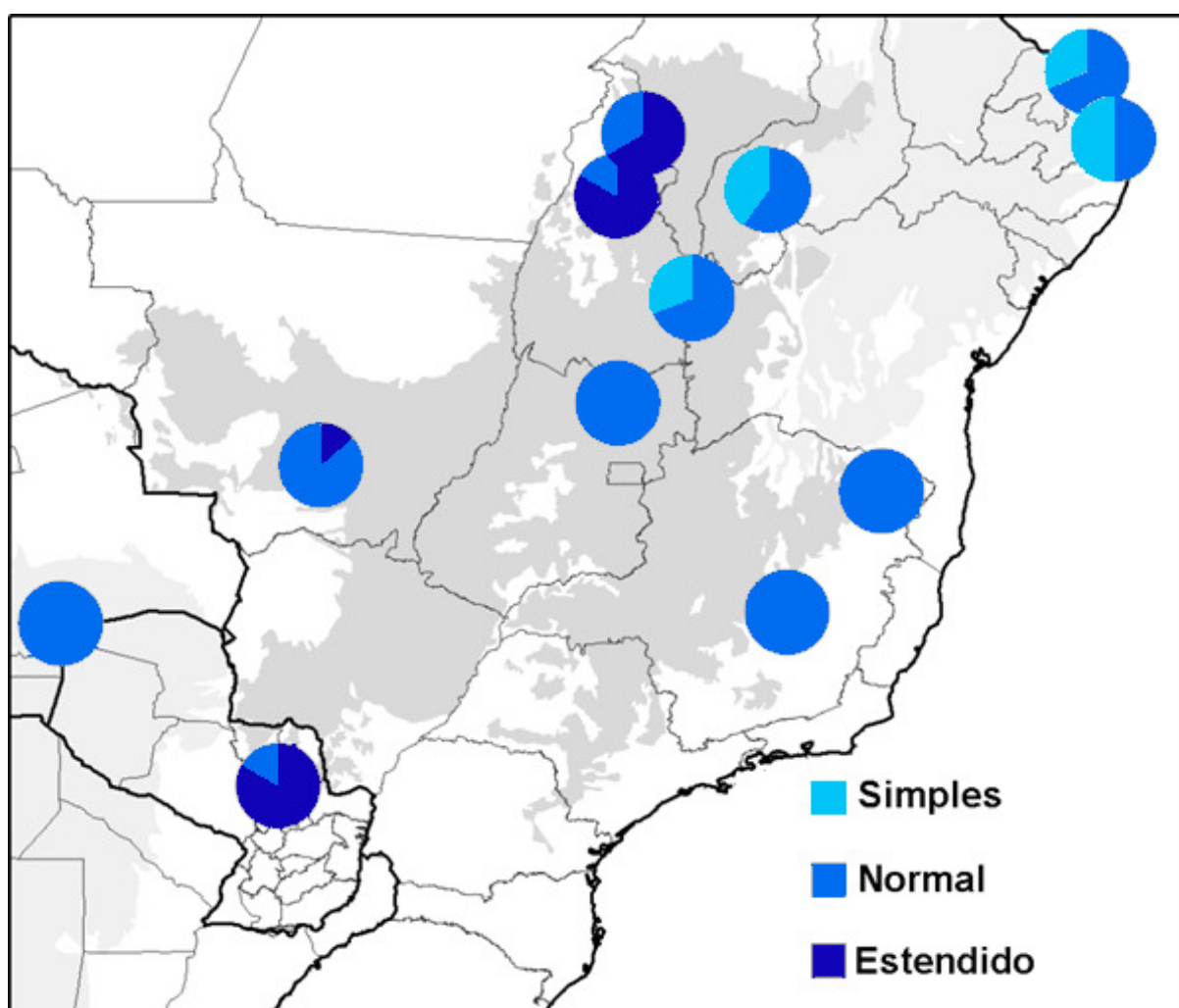


Figura 19. Frequência dos padrões de coloração observados em *M. maximiliani* em diferentes populações (N > 10) ao longo da distribuição.

Análise espacial

A medida morfológica de variação em forma em *V. rubricauda* (CV1) apresentou autocorrelação espacial positiva e significativa ($> 0,5$) em categorias abaixo de 500 km, e negativas em categorias próximas a 1200 km e 2500 km, indicando uma evidente estrutura regional nos dados. Para tamanho (CRC), foi observada autocorrelação negativa alta em categoria de 1740 km, havendo pouca estrutura dentro de regiões geográficas (Figura 20).

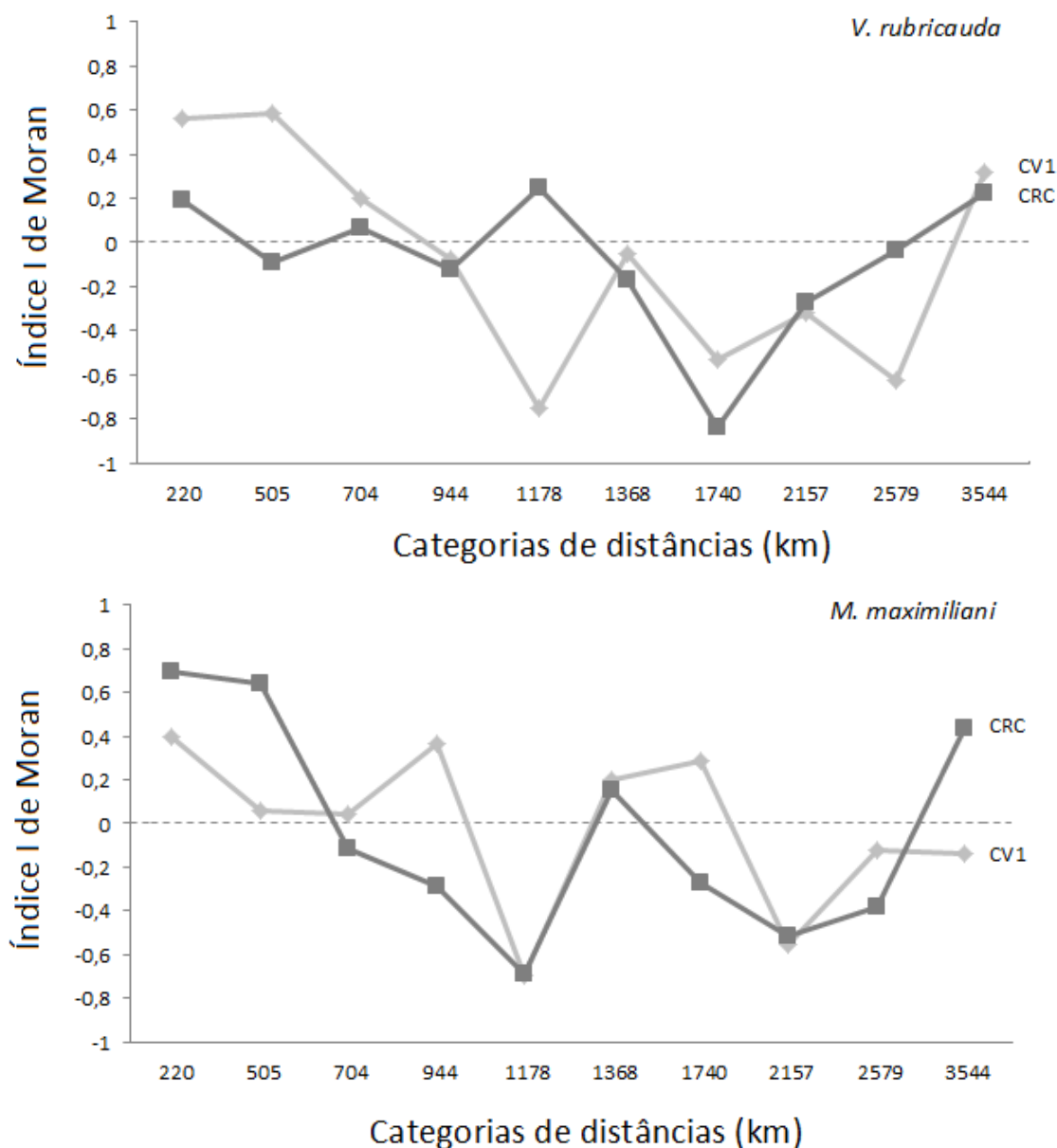


Figura 20. Correlogramas baseados em índices I de Morans para autocorrelação espacial em dados morfológicos para *V. rubricauda* (acima) e *M. maximiliani*. Traços representam valores para tamanho (CRC) e forma (CV1) das espécies em cada categoria de distância.

Em *M. maximiliani*, foi observada autocorrelação espacial significativa em categorias de até 500 km em tamanho (**Figura 20**). No entanto, **CRC** e **CV1** apresentaram autocorrelação negativa em categorias próximas a 1200 km e 2200 km. A medida **CRC** apresentou alta correlação positiva em categoria de 3500 km, o que indica um agrupamento em distâncias que basicamente correspondem à metade da distribuição da espécie.

O melhor modelo geográfico estimado pela análise de superfícies de tendência (**TSA**) explicou bem a variação em forma em *V. rubricauda* ($r^2 = 0,625$; $P < 0,01$), mas pouco em tamanho ($r^2 = 0,332$; $P < 0,01$). Em *M. maximiliani*, o modelo geográfico estimado pela **TSA** explicou bem a variação em forma ($r^2 = 0,746$; $P < 0,01$) e pouco em tamanho ($r^2 = 0,331$; $P = 0,03$).

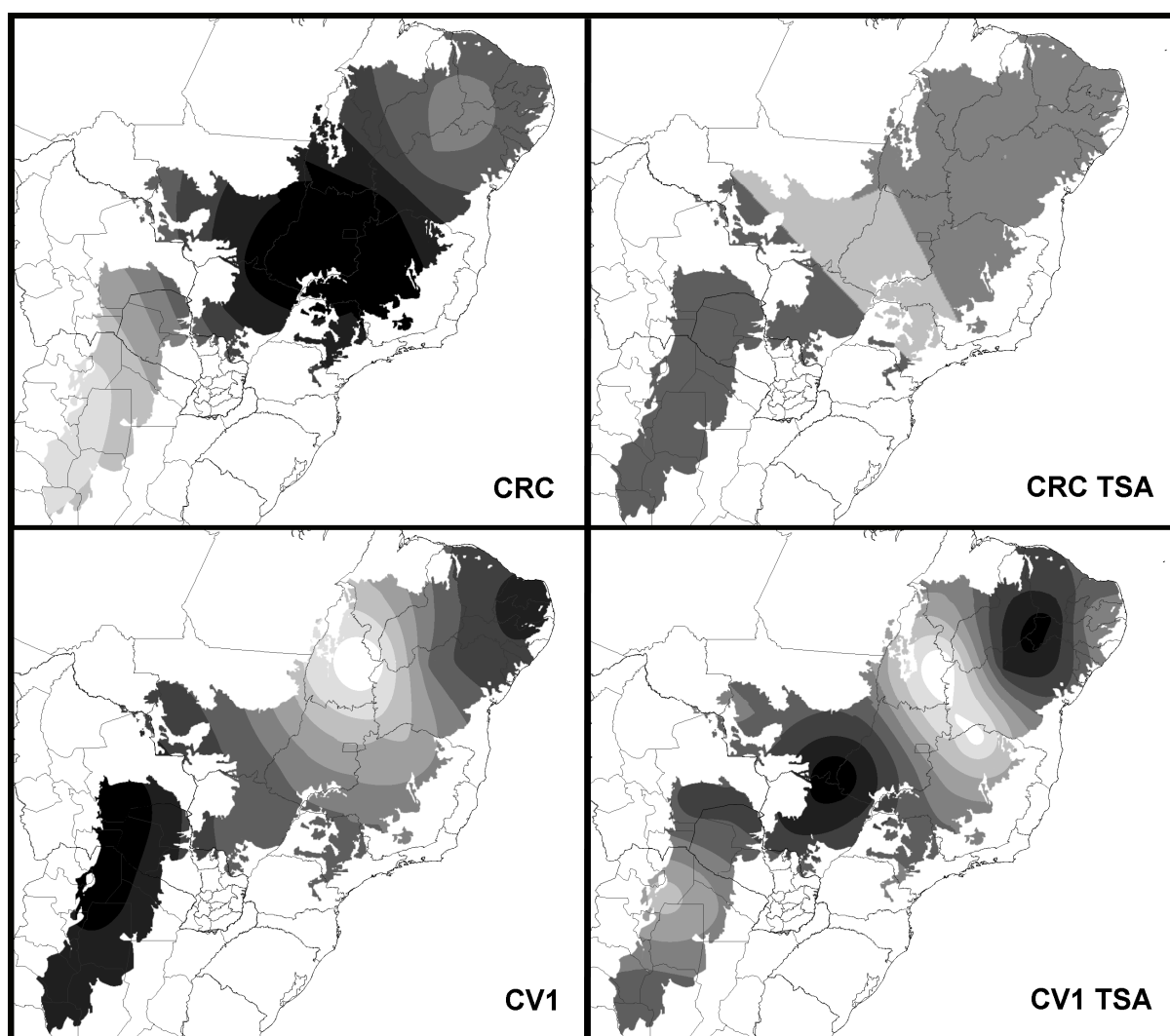


Figura 21. Interpolação dos dados morfológicos para *V. rubricauda*: dados originais (esquerda) e resíduos da análise de superfícies de tendência (TSA) (direita). São representadas a variação geográfica em tamanho (acima) e forma (abaixo). Cores claras indicam valores maiores e cores escuras valores menores.

Em *V. rubricauda*, com a retirada dos efeitos de dependência espacial dos dados morfológicos pela **TSA**, os padrões geográficos foram evidenciados (**Figura 21**). A variação geográfica foi ainda significativa tanto pra tamanho (ANOVA; $F_{14,245} = 3,55$; $P < 0,01$) quanto para forma ($F_{14,245} = 26,77$; $P < 0,01$).

Para tamanho, o padrão de variação tornou-se menos definido, podendo ser resumido por diferenças categóricas nas médias entre as porções leste e oeste da distribuição, com tamanhos mais baixos na região do Cerrado. Em forma, a análise revelou uma variação mais abrupta do que sugerida pelos dados brutos, que acentua a heterogeneidade na região do Cerrado, e a distinção das populações do Cerrado leste em morfometria.

Em *M. maximiliani*, a variação em tamanho entre populações que é significativa para os dados brutos, tornou-se insignificante (ANOVA; $F_{13,112} = 0,51$; $P = 0,915$). Para forma, a variação permanece significativa ($F_{13,112} = 2,52$; $P < 0,01$). Os padrões, no entanto, foram resumidos a uma variação categórica entre as porções oeste e leste, ao contrário da variação mais sutil e regionalizada sugerida pelos dados brutos (**Figura 22**).

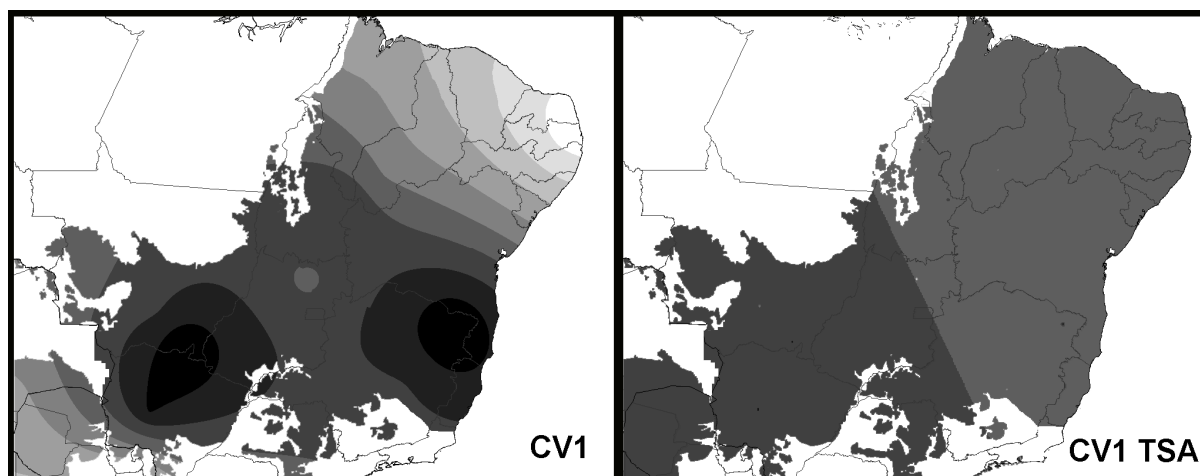


Figura 22. Interpolação dos dados de forma (CV1) para *M. maximiliani*: dados originais (esquerda) e resíduos da análise de superfícies de tendência (TSA) (direita). Cores claras indicam valores menores, escuras maiores.

O modelo de nicho para o presente prevê uma área de ocorrência potencial para *V. rubricauda* mais ampla que a observada (**Figura 23**). No entanto, para o último máximo glacial o modelo prevê uma grande área de baixa adequabilidade na porção central do Cerrado, concordante com a disjunção observada na distribuição da espécie. Populações da região das cabeceiras do Araguaia caem nesta área de “instabilidade climática”. A área de baixa adequabilidade se mantém até o médio Holoceno. O modelo para o último interglacial estima uma área de ocorrência potencial semelhante à atual.

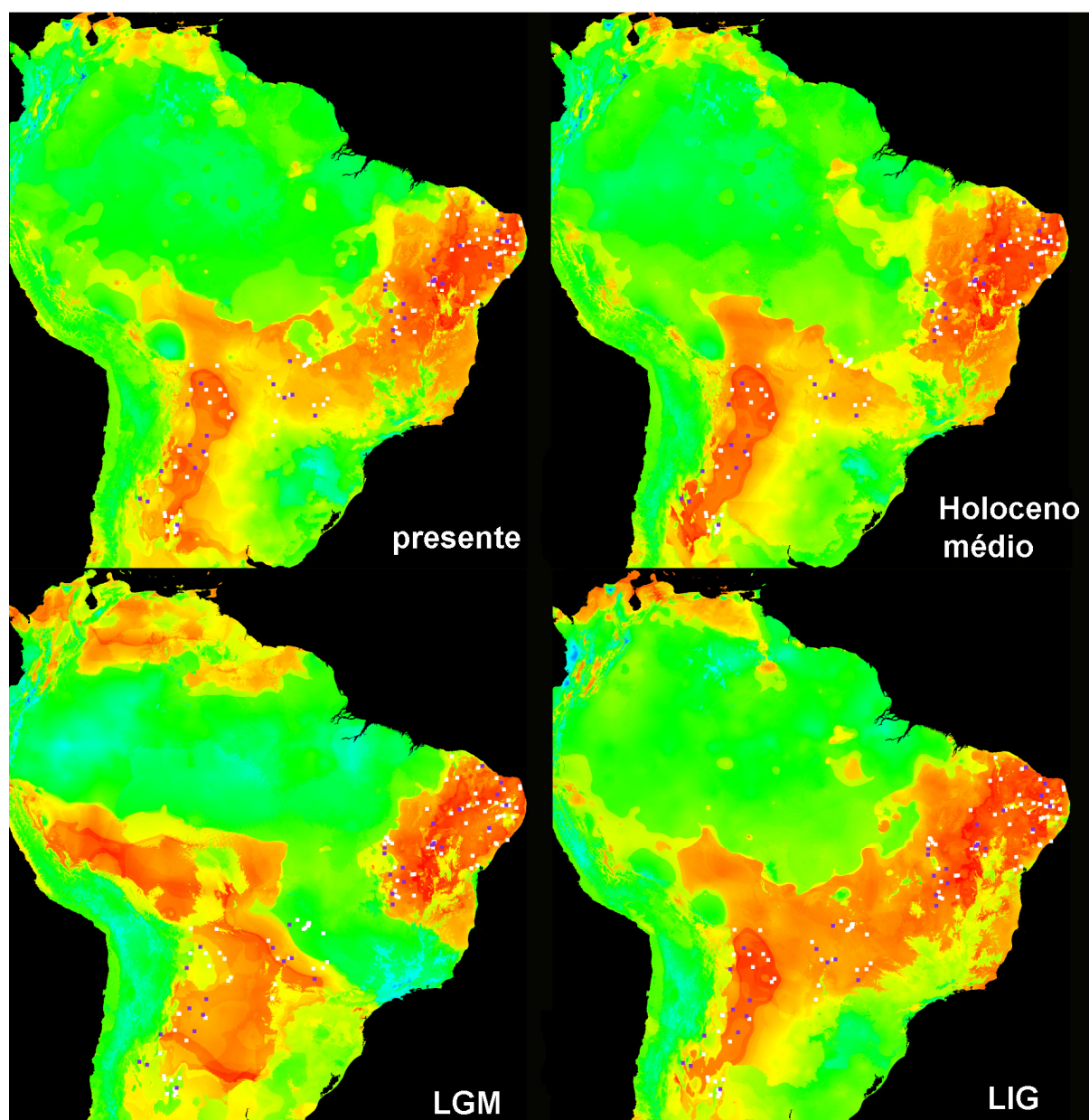


Figura 23. Projeções da distribuição potencial de *V. rubricauda* para o presente, holoceno médio (c.a. 6.000 nos a.p.), último máximo glacial (LGM, ca. 21.000 anos a.p.) e último interglacial (LIG, c.a. 130.000 anos a.p.) modelado com o algoritmo MAXENT. Os modelos possuem AUC = 0,915 (presente).

O modelo de nicho para o presente prevê de forma acurada a distribuição observada em *M. maximiliani*, porém estimando uma área mais extensa de ocorrência na Bolívia e Amazônia. O modelo para o último máximo glacial (**Figura 24**) prevê uma quebra na distribuição da espécie em dois grandes blocos aproximadamente na altura da depressão do rio Araguaia. A porção ocidental apresentou baixa adequabilidade para a presença da espécie em latitudes mais baixas, sobretudo na região Chaquenha. A porção oriental apresentou uma redução em distribuição, em especial em áreas mais secas. O modelo para o último interglacial estima uma área de ocorrência potencial semelhante à atual.

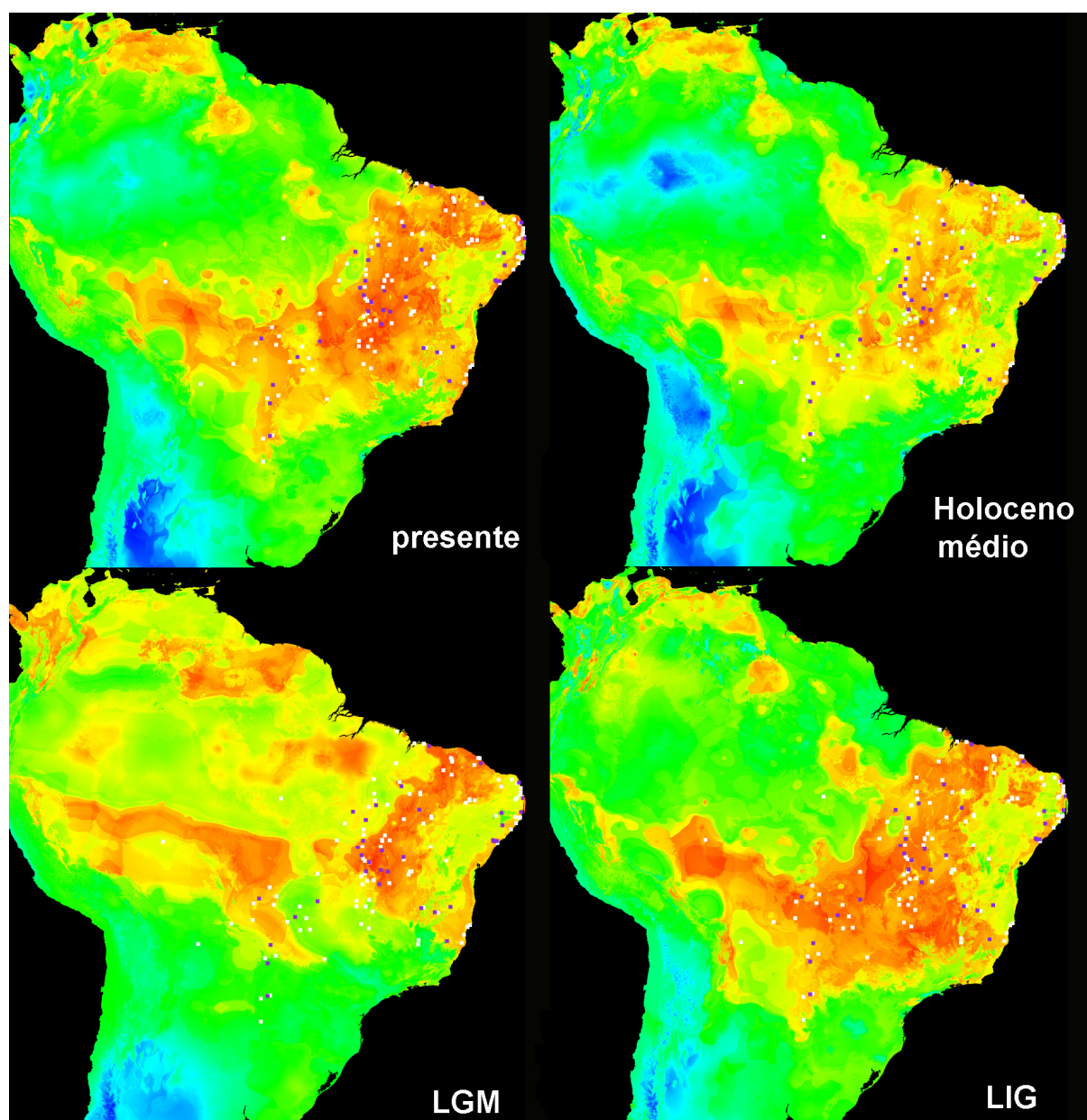


Figura 24. Projeções da distribuição potencial de *M. maximiliani* para o presente, holoceno médio (c.a. 6.000 nos a.p.), último máximo glacial (LGM, ca. 21.000 anos a.p.) e último interglacial (LIG, c.a. 130.000 anos a.p.) modelado com o algoritmo MAXENT. Os modelos possuem AUC = 0,910 (presente).

Seleção de modelos

Os modelos com melhores ajustes com a variação em tamanho (**CRC**) em *V. rubricauda* foram Aridez, e Temperatura ($AIC_c < 2,0$). Precipitação também teve um bom poder explanatório nas comparações entre modelos ($w_i > 0,1$), apesar de apresentar $AIC_c > 2,0$. O modelo que teve melhor poder explanatório sobre a variação em forma (**CV1**) foi Aridez, que se mostrou muito superior aos outros modelos ($w_i = 0,98$) (**Tabela 10**).

Tabela 10. AIC_c , número de parâmetros (K) e pesos de Akaike (w_i) da regressão múltipla de sete modelos ecogeográficos candidatos e um modelo constante, para a variação morfológica em *V. rubricauda*.

Modelo ecogeográfico		K	df	AIC_c	w_i
<i>Vanzosaura rubricauda</i>					
CRC	Aridez	5	13,2	0,0	0,48
	Temperatura	5	12,1	0,4	0,38
	Precipitação	4	13,1	2,5	0,13
	Geografia	4	14,1	9,1	0,01
	Sazonalidade	4	10,2	11,8	0,00
	Solo	3	8,5	16,7	< 0,001
	Elevação	3	4,6	33,0	< 0,001
	Modelo constante	2	2	40,2	< 0,001
CV1	Aridez	5	22,4	0,0	0,98
	Temperatura	5	26	7,4	0,02
	Geografia	4	14,5	20,8	< 0,001
	Solo	3	18,9	33,6	< 0,001
	Sazonalidade	4	18,5	69,5	< 0,001
	Precipitação	4	18,9	126,3	< 0,001
	Elevação	3	10,3	429,6	< 0,001
	Modelo constante	2	2	470,1	< 0,001

O modelo com melhor ajuste com a variação em tamanho (**CRC**) em *M. maximiliani* foi Sazonalidade ($AIC_c < 2,0$). Geografia teve um bom poder explanatório nas comparações entre modelos ($w_i > 0,1$). O modelo que teve melhor poder explanatório sobre a variação em forma (CV1) foi Temperaturas, e mais uma vez, geografia teve um bom poder explanatório nas comparações entre modelos ($w_i > 0,1$) (**Tabela 11**).

Tabela 11. AIC_c , número de parâmetros (K) e pesos de Akaike (w_i) da regressão múltipla de sete modelos ecogeográficos candidatos e um modelo constante, para a variação morfológica em *M. maximiliani*.

Modelo ecogeográfico		K	df	AIC_c	w_i
<i>Micrablepharus maximiliani</i>					
CRC	Sazonalidade	4	5,3	0,0	0,59
	Geografia	4	5,6	2,4	0,18
	Temperatura	5	11,6	3,5	0,10
	Precipitação	4	9	3,9	0,09
	Solo	3	7,1	7,1	0,02
	Aridez	5	11,3	8,1	0,01
	Elevação	3	4,4	8,6	0,01
	Modelo constante	2	2	9,3	0,01
CV1	Temperatura	5	15,7	0,0	0,84
	Geografia	4	13,7	4,1	0,11
	Precipitação	4	13,8	6,8	0,03
	Aridez	5	21,4	9,1	0,01
	Sazonalidade	4	19,7	10,3	0,00
	Solo	3	17,3	12,1	0,00
	Elevação	3	7,4	30,3	< 0,001
	Modelo constante	2	2	106,7	< 0,001

DISCUSSÃO

Padrões morfológicos

A variação interpopulacional em morfometria observada em *Vanzosaura rubricauda* reproduz em menor escala uma tendência geral de alongamento do corpo e redução de membros observada entre espécies pertencentes à tribo Gymnophthalmini (Rodrigues, 1995; Grizante, 2009). Esta tendência evolutiva é recorrente em muitas linhagens de répteis escamados, tendo resultado em formas de corpo serpentiforme inúmeras vezes independentemente (Wiens et al., 2006). Em geral, é sugerido que pressões seletivas favoreçam um plano de corpo alongado como uma forma de adaptação a hábitos de vida criptozóicos ou fossoriais (Pianka & Vitt, 2003). Já *Micrablepharus maximiliani*, apresentou uma forma de corpo mais conservada em relação a tamanho e forma, com variação geográfica sutil. Nesta espécie, apesar de haver um contraste entre proporções da cabeça e tamanho dos membros, as análises morfométricas não discriminam bem os grupos geográficos pré-definidos. Uma maior amostragem geográfica é necessária para inferir os limites geográficos da variação populacional em morfometria.

Em relação aos padrões de coloração é notável o contraste entre o polimorfismo observado em escala local, porém a ocorrência irregular do mesmo ao longo da distribuição das espécies, como por exemplo, a ocorrência disjunta de polimorfismo local em *V. rubricauda* na Caatinga e Chaco, mas não no Cerrado. O padrão geográfico irregular e a aparente incongruência em relação aos outros grupos de caracteres sugerem que apenas fatores históricos não são suficientes para explicar a variação em coloração observada. Em ambas as espécies, o padrão lineado (*i.e.* “complexo” em *V. rubricauda*, “estendido” em *M. maximiliani*) é predominante, ou mais frequentemente observado na região do Cerrado.

Da mesma forma, *M. atticolus*, que é uma espécie endêmica do domínio do Cerrado, possui um padrão de coloração com dois pares de linhas negras e dois pares de linhas brancas dorsolaterais bem definidas (Rodrigues, 1996b). Apresenta assim, um padrão lineado mais conspícuo que sua espécie-irmã *M. maximiliani* e demonstra pouca variação geográfica (Rodrigues, 1996b). Outras espécies com hábitos terrícolas da tribo Gymnophthalmini (*i.e.* gêneros *Tretioscincus*, *Gymnophthalmus*, *Procellosaurinus* e *Psilophthalmus*) não se distribuem pela região central do Cerrado e possuem padrão de

coloração simples e quando um par de linhas dorsolaterais está presente, não se estendem além do meio do corpo (Avila-Pires, 1995; Rodrigues 1991b, c; Vanzolini & Carvalho, 1991).

Estes fatos sugerem que para os Gymnophthalmini, o padrão de coloração lineado poderia ser favorecido em regiões com ambientes de savanas e campos de gramíneas, formações predominantes no Cerrado. Esta variação é observada em outras linhagens de lagartos, com espécies endêmicas de formações abertas do Cerrado possuindo um padrão lineado mais conspícuo que seus relativos de outros domínios ou ocorrente em ambientes florestais, como no gênero *Kentropyx* (Gallagher & Dixon, 1992; Werneck et al., 2009), *Ophiodes* (Borges-Martins, 1995), *Mabuya* (Rodrigues, 2000; Miralles et al., 2005) e *Cnemidophorus* (Avila-Pires, 1995; Colli et al., 2007; Arias et al., 2011).

Para algumas linhagens de lagartos, foi sugerida uma relação estreita entre a presença de padrões listrados de coloração, com o grau de exposição a predadores (*i.e.* tempo de forrageamento, uso de habitats abertos) (Hawlena, 2009). Desta forma, o padrão listrado, associado a um comportamento de forrageamento por entre a vegetação herbácea favoreceria uma estratégia de defesa por fuga ao proporcionar camuflagem disruptiva contra predadores visuais em habitats abertos (Cooper & Greenberg, 1992; Hawlena, 2009).

Delfim & Freire (2007) sugerem uma associação entre o padrão de coloração “simples” e solos arenosos para populações de *V. rubricauda* das regiões do Cariri e Seridó, na porção nordeste do domínio da Caatinga. Apesar de a relação não ser evidente para a região do Cerrado, e para a região das dunas do médio curso do rio São Francisco, que é uma região de Caatinga com história geológica e faunística complexa (Rodrigues, 1996a; Passoni et al., 2008; Siedschlag et al., 2010), pode haver uma relação entre tipo de solo e a presença de polimorfismo em coloração nas regiões do Cerrado e Chaco. De fato, outras populações onde foram observados polimorfismos (*i.e.* Izozog na Bolívia, Exu e Catimbau, em Pernambuco) ocorrem em regiões com presença de lençóis de areias (Gonzales, 1998; Rodrigues & Silva, 2008).

Padrões geográficos

No que diz respeito a padrões geográficos generalizados para ambas as espécies, é possível destacar a heterogeneidade morfológica observada entre as populações do

Cerrado, que podem ser divididas em um grupo oeste e um grupo leste. Também é possível observar uma distinção de populações do Nordeste (*i.e.* Caatinga e Restingas) em relação a outras regiões de formações abertas.

Em *V. rubricauda*, a diferenciação entre as populações das porções leste e oeste do Cerrado é esperada, devido à ampla disjunção na distribuição da espécie (Nogueira 2006). Nesta espécie, as regiões geográficas definidas *a priori* delimitaram de forma muito consistente a variação morfológica observada entre as populações. Este padrão geográfico é concordante com dados filogeográficos preliminares baseados em um gene mitocondrial (F. Werneck, dados não publicados).

De fato, com base na grande diferenciação morfológica observada nas populações do “Cerrado leste”, e devido à presença de indivíduos com características morfológicas intermediárias ao grupo “Caatinga” na região de contato entre os dois domínios morfoclimáticos, pode-se sugerir que isolamento histórico e fatores ecológicos locais estejam envolvidos. O modelo paleoclimático indica uma adequabilidade de ocorrência da espécie na região ao longo do Pleistoceno. No entanto, é possível que as populações dos dois grupos, historicamente associadas a diferentes tipos de habitats (*i.e.* savanas e caatingas) tenham interdigitado a sua distribuição na região da Serra Geral em períodos de oscilações climáticas devido à dinâmica de retração e expansão dos habitats.

Vanzolini (1976) sugere que na região dos planaltos areníticos no contato Cerrado-Caatinga ocorreu uma intensa dinâmica espacial entre formações savânicas e formações típicas de caatingas ao longo de períodos de flutuações climáticas, resultando em trocas faunísticas intensas entre os dois domínios. Tal modelo poderia explicar a convergência morfológica de formas distintas de *V. rubricauda* na porção sul do planalto.

Os resultados da seleção de modelos ecogeográficos mostram que a variação morfológica em *V. rubricauda* pode ser explicada por diferenças entre populações de regiões mais áridas (*i.e.* Caatinga e Chaco) em relação a regiões relativamente mais méxicas (Cerrado). No entanto, apesar de a convergência em morfologia entre as duas regiões áridas disjuntas sugerir a importância de fatores ecológicos para os padrões morfológicos observados, pelo grau de diferenciação em populações do “Cerrado leste” e da heterogeneidade entre grupos de diferentes partes do Cerrado, é evidente a importância de fatores históricos.

Como base nos modelos de paleodistribuição, pode-se supor que a disjunção observada na distribuição da espécie na porção central do Cerrado seja resultado da inadequabilidade para a ocorrência da espécie na região em climas pretéritos. No entanto, apenas com estimativas de tempos de divergência será possível discutir se esta hipótese é factível em vistas a hipóteses alternativas embasadas em eventos históricos mais antigos (*e.g.* soerguimento do planalto central). A diferenciação morfológica observada em *M. maximiliani* mostra que agrupamentos regionais definidos por proximidade não resumem de forma adequada os padrões geográficos observados. Apesar de os modelos ecogeográficos sugerirem a importância de geografia como explicação para a variação morfológica, as análises de TSA mostram que autocorrelação espacial é responsável por boa parte do padrão geográfico observado.

A heterogeneidade morfológica observada em *M. maximiliani* na região do Cerrado parece refletir um contraste entre populações de planaltos ou chapadões (*e.g.* Planalto Central, Serra do Roncador no Mato Grosso, Planaltos de Minas Gerais e Serra do Espinhaço) em relação a populações de depressões (*e.g.* várzea dos rios Araguaia e Tocantins, planície do Pantanal) (Silva & Bates, 2002; Pavan, 2009; Nogueira, 2010). Os modelos mostram fraca relação entre variação morfológica e gradientes altitudinais. No entanto, há uma relação com áreas de climas menos rústicos nas áreas abertas, com grande variação na distribuição potencial de ocorrência da espécie em climas pretéritos mais secos. Desta forma, os padrões observados podem refletir a interação entre compartimentação histórica entre regiões de planaltos e depressões, associadas a uma dinâmica espacial de dispersão determinada por condições climáticas adequadas para a ocorrência da espécie (Pavan, 2009; Valdujo, 2011).

Em suma, os resultados das análises sugerem que os processos envolvidos na diferenciação destas duas espécies ao longo da diagonal de formações abertas da América do Sul são necessariamente complexos, envolvendo tanto fatores históricos (isolamento) quanto ecológicos. Não há um padrão evidente comum entre as espécies, apesar do grau de parentesco, morfologia similar e distribuição parcialmente coincidente. Modelos ecogeográficos simples como a regra de Bergmann, (*i.e.* associação entre variação em tamanho de corpo com latitude ou altitude) (Ashton & Feldman, 2003) não se aplicam a estas espécies.

Considerações taxonômicas

À altura da ultima consideração sobre a taxonomia de *V. rubricauda*, quando Rodrigues (1991c) redefiniu o gênero *Gymnophthalmus* e descreveu o gênero *Vanzosaura* para alocar as populações ocorrentes na diagonal de formações abertas secas da América do Sul, pela falta de evidências morfológicas que separassem as espécies deste grupo, o autor decidiu sinonimizar as espécies *Gymnophthalmus rubricauda* Boulenger 1902 e *G. multiscutatus* Amaral 1932 sob *V. rubricauda*, ficando o gênero monotípico. Até então, poucas populações eram conhecidas do domínio do Cerrado (Vanzolini & Carvalho, 1991). No entanto, a espécie passou a ser registrada em diferentes localidades do Cerrado, principalmente devido ao uso de armadilhas-de-queda como metodologia de inventário (Mesquita et al., 2006; Recoder & Nogueira, 2007; Werneck & Colli, 2006; Valdujo et al., 2009; Recoder et al., 2011), tendo sua amostra em coleções aumentado substancialmente.

Os resultados do presente trabalho, baseados na análise de amostra representativa, indicam que o status taxonômico do gênero *Vanzosaura* precisa ser reavaliado. A grande diferenciação das populações do “Cerrado leste”, cujos indivíduos podem ser prontamente diagnosticados por morfometria, contagens de escamas subcaudais lisas e em alguns casos pela presença de um padrão de coloração “complexo” peculiar (*i.e.* redução no número de linhas na porção lateral e menor largura das faixas negras dorsolaterais), atestam este fato. Da mesma forma, é também evidente a necessidade de revalidar *G. multiscutatus* Amaral, 1932 para as populações da Caatinga, por suas características peculiares em escamação.

No caso de *M. maximiliani*, em vistas da amostragem ainda reduzida, e da baixa diferenciação morfológica apontada pelas análises, não é possível ainda afirmar que haja mais de uma espécie sendo tratada sobre este nome. No entanto, há ainda lacunas grandes de amostragem e é válido de nota o fato de que as populações cuja variação é mais evidente (*i.e.* regiões “Nordeste” e “Cerrado oeste”) incluem respectivamente os sítipos de *M. maximiliani* (de Maruim, Sergipe) e um de seus sinônimos, *M. glaucurus* Boettger, 1885 (de “Paraguai”), examinados e incluídos nas presentes análises. Sendo assim, é possível afirmar que há uma diferenciação sutil entre essas espécies nominais, mas apenas após uma comparação mais extensiva será possível afirmar se há necessidade de rearranjos taxonômicos.

REFERÊNCIAS

- Amaral, A. 1932. Estudos sobre lacertídeos neotropicos. I. Novos gêneros e espécies de lagartos do Brasil. Memórias do Instituto Butantan, 7: 51–74 .
- Amaral, A. 1934. Collecta herpetológica no nordeste do Brasil. Memórias do Instituto Butantan, 8: 185 – 192.
- Antonelli, A., Quijada-Mascareñas, Q., Crawford, A.J., Bates, J.M., Velazco, P.M. & Wuster, W. 2010. Molecular studies and phylogeography of Amazon tetrapods and their relation to geological and climatic models. *In* Amazonia: landscape and species evolution, a look into the past. (Hoorn, C. e Wesseling, F. Eds.). Oxford: Willey-Blackwell.
- Arias, F., Carvalho, C.M., Rodrigues, M.T. & Zaher, H. 2011. Two new species of *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from the Caatinga, Northwest Brazil. Zootaxa, 2787: 37–54.
- Ashton, K.G. & Feldman, C.R. 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57(5): 1151-1163.
- Avila-Pires, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). Zoologische Verhandelingen, 299: 1–706.
- Borges-Martins, M. 1998. Revisão taxonômica e sistemática filogenética do gênero *Ophiodes* Wagler, 1828 (Sauria, Anguidae, Diploglossinae). Tese de Doutorado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Brown, R.P., Thorpe, R.S. & Baez, M. 1991. Parallel within island microevolution of lizards on neighbouring islands. *Nature*, 352: 60-62.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference – A Practical Information-Theoretic Approach. 2ed. Springer-Verlag, New York. 488p.
- Cardini, A., Diniz Filho, J.A.F., Polly, P.D. & Elton, S. 2010. Biogeographic analysis using geometric morphometrics: clines in skull size and shape in a widespread African arboreal monkey. Pp. 191-217. *In* Geometric Morphometrics, (Elewa, A. ed.). Springer.
- Carnaval, A., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T. & Moritz, C., 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, 323: 785–789.
- Colli, G.R. 2005. As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado. Pp. 247–264. *In* Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação. (Scariot, A. Souza-Silva, J.C. & Felfili, J.M. eds.). Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

- Colli, G.R., Giugliano, L.G., Mesquita, D.O. & França, F.R.G. 2009. A new species of *Cnemidophorus* from the Jalapão region, in the Central Brazilian Cerrado. *Herpetologica*, 65(3): 311–327.
- Cooper, W.E. Jr. & Greenberg, N. 1992. Reptilian coloration and behavior. Pp. 298–422. *In* Biology of the Reptilia, Vol. 18, Physiology and Behavior (C. Gans and D. Crews, eds.). University of Chicago Press.
- Cruz, F.B. 1994. Actividad reproductiva en *Vanzosaura rubricauda* (Sauria: Teiidae) del Chaco occidental de Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 8(1): 112–118.
- Delfim, F.R. & Freire, E.M.X. 2007. Os lagartos Gimnoftalmídeos (Squamata: Gymnophthalmidae) do Cariri Paraibano e do Seridó do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil: Considerações acerca da distribuição geográfica e ecologia. *Oecologia Brasiliensis*, 11(3): 365–382.
- Futuyma, D.J. 2009. *Evolution*. 2^a ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Gallagher, D.S. & Dixon, J.R. 1992. Taxonomic revision of the South American lizard genus *Kentropyx* Spix (Sauria, Teiidae). *Museo Regionale di Scienze Naturali Bollettino* (Torino) 10 (1): 125–171.
- Gainsbury, A.M. & Colli, G.R. 2003. Lizard assemblages from natural Cerrado enclaves in southwestern Amazonia: the role of stochastic extinctions and isolation. *Biotropica*, 35: 503–519.
- Gonzales, L. 1998. La herpetofauna del Izoceño. *Ecología en Bolivia*, 31: 45–51.
- Gould, S.J. & Johnston, R.F. 1972. Geographic variation. **Annual Reviews in Ecology and Systematics**, 3: 457–498.
- Grizante, M.B. 2009. Relações evolutivas entre ecologia e morfologia serpentiforme em espécies de lagartos microteídeos (Sauria: Gymnophthalmidae). Dissertação de Mestrado, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.
- Guisan, A., & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993–1009.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, 165: 131–137.
- Hawlena, D. 2009. Colorful tails fade when lizards adopt less risky behaviors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64: 205–213.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and A. Jarvis, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965–1978.

- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A. & Llorente, G.A. 2010. Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 1234-1244.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd ed. Elsevier Science, Amsterdam.
- Manly, B.F.J. 2004. *Multivariate Statistical Methods: A Primer*, third ed. Chapman and Hall, CRC Press Company, New York.
- Mares, M.A. 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. **Science**, 255: 976–979.
- Marroig, G. & Cerqueira, R. 1997. Plio-Pleistocene South American history and the Amazon Lagoon Hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. **Journal of Comparative Biology**, 2: 103–119.
- Mazerolle, M.J. 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia*, 27: 169-180.
- Mayr, E. 1963. **Animal Species and evolution**. Harvard University Press. 797p.
- Mesquita, D.O., Colli, G.R., França, F.G.R. & Vitt, L.J. 2006. Ecology of a Cerrado Lizard Assemblage in the Jalapão Region of Brazil. *Copeia*, 2006(3): 460–471.
- Miralles, A., Rivas, G., Barrio-Amorós, C.L., 2005. Taxonomy of the genus *Mabuya* (Reptilia, Squamata, Scincidae) in Venezuela. *Zoosystema*, 27(4), 825–837.
- Moritz, C., Patton, J.L., Schneider, C.J. & T.B. Smith. 2000. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach. **Annual Reviews of Ecology and Systematics**, 31: 533–563.
- Moura, M.R., Dayrell, J.S. & São-Pedro, V.A. 2010. Reptilia, Gymnophthalmidae, *Micrablepharus maximiliani* (Reinhardt and Lutken, 1861): Distribution extension, new state record and geographic distribution map. *Check List*, 6: 419–426.
- Nogueira, C. 2006. Diversidade e padrões de distribuição da fauna de lagartos do Cerrado. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Nogueira, C., Valdujo, P.H. & França, F.G.R. 2005. Habitat variation and lizard diversity in a Cerrado area of Central Brazil. *Studies on Neotropical. Fauna and Environment.*, 40: 105–112.
- Nogueira, C., Colli, G.R., Costa, G.C. & Machado, R.B. 2010. Diversidade de répteis Squamata e evolução do conhecimento faunístico no Cerrado. Pp. 333–375. *In* Cerrado: conhecimento científico quantitativo como subsídio para ações de conservação. (Diniz, I.R. Marinho-Filho, J., Machado, R.B & Cavalcanti, R.B. eds.). Editora UnB, Brasília.

- Nogueira, C., Ribeiro, S., Costa, G.C. and Colli, G.R. 2011. Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado Squamate reptiles. *Journal of Biogeography*, 38(10): 1907–1922.
- Otto-Bliesner, B., Marshall, S., Overpeck, J., Miller, G., Hu, A., Anderson, P., Bennike, O., Bigelow, N., Brigham-Grette, J., Duvall, M., Edwards, M., Fréchette, B., Funder, S., Johnson, S., Knies, J., Koerner, R., Lozhkin, A., MacDonald, G., Marshall, S., Matthießen, J., Montoya, M., Muhs, D., Reeh, N., Sejrup, H., Turner, C. & Velichko, A. (2006): Simulating Arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science*, 311 (5768): 1751-1753.
- Passoni, J.C., Benozzati M.L., Rodrigues, M.T. 2008. Phylogeny, species limits, and biogeography of the Brazilian lizards of the genus *Eurolophosaurus* (Squamata: Tropiduridae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46(2): 403–414.
- Pavan, D. 2001. Considerações ecológicas sobre a fauna de sapos e lagartos de uma área do Cerrado brasileiro sob o impacto do enchimento do reservatório de Serra da Mesa. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Pavan, D. 2007. Assembléias de répteis e anfíbios do Cerrado da bacia do Rio Tocantins e o impacto do aproveitamento hidrelétrico da região na sua conservação. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Perez, S.I., Diniz-Filho, J.A.F., Bernal, V. & Gonzalez, P.N. 2010. Spatial regression techniques for inter-population data: studying the relationships between morphological and environmental variation. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 237–248.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Shapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Pianka, E.R. & Vitt. L.J. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, Berkeley.
- R Development Core Team. 2011. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F. and Bini, L.M. 2010. SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 33: 1-5.
- Recoder, R. & Nogueira, C. 2007. Composição e diversidade de répteis na região sul do Parque Nacional Grande Sertão Veredas, Brasil Central. *Biota Neotropica*, 7(3): 267–278.

- Recoder, R.S., Teixeira Jr. M., Camacho, A.G., Nunes, P.M.S., Mott, T., Valdujo, P.H., Ghellere, J.M., Nogueira, C., Rodrigues, M.T. 2011. Répteis da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins, Brasil Central. *Biota Neotropica*, 11: 1–19.
- Rodrigues, M.T. 1991a. Herpetofauna das dunas interiores do rio São Francisco, Bahia, Brasil. I. Introdução à área e descrição de um novo gênero de microteiídeos (*Calyptommatus*) com notas sobre sua ecologia, distribuição e especiação (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37(19): 285–320.
- Rodrigues, M.T. 1991b. Herpetofauna das dunas interiores do rio São Francisco, Bahia, Brasil. II. *Psilophthalmus*: um novo gênero de Microteiidae sem pálpebra (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37(20): 321–327.
- Rodrigues, M.T. 1991c. Herpetofauna das dunas interiores do rio São Francisco, Bahia, Brasil. III. *Procellosaurinus*: um novo gênero de microteiídeos sem pálpebra, com a redefinição do gênero *Gymnophthalmus* (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37(21): 329–342.
- Rodrigues, M.T. 1995. Filogenia e história geográfica de uma radiação de lagartos microteiídeos (Sauria, Teiioidea, Gymnophthalmidae). Tese de Livre Docência, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Rodrigues, M.T. 1996a. Lizards, Snakes, and Amphisbaenians from the Quaternary Sand Dunes of the Middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 30(4): 513–523.
- Rodrigues, M.T. 1996b. A new species of lizard, genus *Micrablepharus* (Squamata: Gymnophthalmidae), from Brazil. *Herpetologica*, 52(4): 535–541.
- Rodrigues, M.T. 2000. A new species of Mabuya (Squamata: Scincidae) from the semiarid caatingas of Northeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 41(21): 313–328.
- Rodrigues, M.T. 2003. Herpetofauna da Caatinga. Pp. 181–236. *In* *Ecologia e Conservação da Caatinga* (Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva J.M.C. Orgs.). Recife, Universidade Federal de Pernambuco, pp.
- Rodrigues, M.T., Zaher, H. & Curcio, F.F. 2001. A new species of lizard, genus *Calyptommatus*, from the Caatingas of the State of Piauí, Northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 41(28): 529–546.
- Rodrigues, M.T. & Santos, E.M. 2008 A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zootaxa*, 1873: 50–60.

- Rohlf, F.J. & FL. Bookstein. 1987. A comment on shearing as a method for "size correction". *Systematic Zoology*, 36(4): 356–367.
- Siedschlag, A.C., Benozzati, M.L., Passoni, J.C., Rodrigues, M.T. 2010. Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calypotommatus* and *Nothobachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(2): 622–630.
- Silva, J.M.C. da & Bates J.M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna Hotspot. *BioScience*, 52:225–233.
- Silva Jr., N.J., Silva, H.L.R, Rodrigues, M.T.U., Valle, N.C., Costa, M.C., Castro, S.P., Linder, E.T., Johansson, C., Sites Jr., J.W. 2005. A fauna de vertebrados do vale do alto rio Tocantins em áreas de usinas hidrelétricas. *Estudos*, 32: 57–101.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry: the principles of statistics in biological research*. New York, Freeman.
- Stamps, J.A. & Andrews, R.M. 1992. Estimating asymptotic size using the largest individuals per sample. *Oecologia*, 92: 503–512.
- Thomé, M.T.C, Zamudio, K.R., Giovanelli, J.G.R., Haddad, C.F.B., Baldissera, F.A. Jr & Alexandrino, J. 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 1018–1031.
- Thorpe, R.S. 2002. Geographic variation; pp. 430-435. In: M. D. Pagel (Ed.), *Encyclopedia of Evolution*. Oxford University Press, U.K.
- Thorpe, R.S., Malhotra, A. Stenson, A.G. & Reardon, J.T. 2004. Adaptation and speciation in Lesser Antillean anoles. Pp. 322-344. *In* *Adaptive Speciation*. (Dieckmann, U., Doebeli, M., Metz, J.A.J. & Tautz, D. Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Trabucco, A., and Zomer, R.J. 2009. Global Aridity Index (Global-Aridity) and Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at: <http://www.csi.cgiar.org>.
- Valdujo, P.H. 2011. Diversidade e distribuição de anfíbios no Cerrado: o papel dos fatores históricos e dos gradientes ambientais. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Valdujo, P.H., Nogueira, C.C., Baumgarten, L., Rodrigues, F.L.G., Brandão, R.A., Eterovic, A. Ramos-Neto, M.B. & Marques, O.A.V. 2009. Squamate reptiles from Parque Nacional das Emas and surroundings, Cerrado of Central Brazil. *Check List*, 5(3): 405–417.

- Vanzolini, P. E. 1970. Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia, Série Teses e Monografias, 3: 1-56.
- Vanzolini, P. E. 1976. On the lizards of a cerrado–caatinga contact: evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). Pap. Av. Dept. Zool., São Paulo, 29 (16):111–119.
- Vanzolini, P.E. & Carvalho, C.M. 1991. Two sibling and sympatric species of *Gymnophthalmus* in Roraima, Brasil (Sauria:Teiidae). Papéis Avulsos de Zoologia, 37(12): 173–226.
- Vanzolini, P.E. & Williams, E. 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). Arquivos de Zoologia, São Paulo, 19: 1–298.
- Vanzolini, P.E., Ramos–Costa, A.M.M. & Vitt, L.J. 1980. Répteis das Caatingas. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Vitt, L.J., 1995, The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeastern Brazil. Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History, 1: 1–29.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P., Zani, P.A. & Titus, T. A. 1997. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 94: 3828-3832.
- Zanella, F.C.V. 2011. Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul. Pp. 198–220. In Biogeografia da América do Sul: Padrões & processos. (Carvalho C.J.B. & Almeida, E.A.B. eds). Ed. Roca, São Paulo.
- Zar, J.H. 2009. Biostatistical Analysis. 5 ed. Prentice Hall, New Jersey.
- Werneck, F.P., Giugliano, L., Collevatti, R.G. & Colli, G.R. 2009 . Phylogeny, biogeography and evolution of clutch size in South American lizards of the genus *Kentropyx* (Squamata: Teiidae). Molecular Ecology, 18: 262–278.
- Werneck, F.P. 2011. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. Quaternary Science Reviews, 30: 1630–1648.
- Werneck, F.P. & Colli, G.R. 2006. The lizard assemblage from seasonally dry tropical forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. Journal of Biogeography, 33: 1983–1992.
- Wiens, J.J., Brandley, M.C. & Reeder, T.W. 2006. Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snake–like body form in squamate reptiles. Evolution, 60: 123–141.

- Williams, E.E. & Vanzolini, P.E. 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 34(23): 251–255.
- Willmott, C. J. & Matsuura, K.(2001): Terrestrial Water Budget Data Archive: Monthly Time Series (1950-1999). Available at: <http://climate.geog>.
- Yezerinacs, M., Loughheed, S.C. & Handford, P. 1992. Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience. *Systematic Biology*, 41: 471–482.

RESUMO

Vanzosaura rubricauda e *Micrablepharus maximiliani* são duas espécies de lagartos microteídeos (Gymnophthalmidae) com ampla distribuição na “grande diagonal” de formações abertas da América do Sul. Ao longo de suas distribuições, as espécies estão sujeitas a condições ambientais muito variáveis, em região com complexa história geomorfológica. Representam bons modelos para estudo de variação geográfica. Com o uso de técnicas de biometria e análise espacial, estudei os padrões de variação geográfica em morfometria em *V. rubricauda* e *M. maximiliani*. Ambas as espécies apresentaram dimorfismo sexual e variação geográfica significativa em morfometria e contagem de escamas. A variação geográfica em *V. rubricauda* é concordante entre os sexos e pode ser definida por um contraste entre alongamento do corpo e tamanho dos membros. Populações do “Cerrado leste” se destacam por possuir menor tamanho, troncos mais curtos, membros longos e baixo número de subcaudais lisas. Os padrões de coloração são grandemente variáveis em nível local, havendo polimorfismo em populações da Caatinga e em uma do Chaco. Em *M. maximiliani* a variação geográfica observada é menos evidente, porém populações do “Cerrado oeste” se destacam pelo maior tamanho e maiores contagens de escamas, enquanto do grupo “Nordeste” apresentam troncos mais curtos e pés proporcionalmente maiores. Em relação aos padrões geográficos, é destacada a heterogeneidade morfológica entre populações das duas espécies na região do Cerrado, e sua diferenciação em relação às populações do semiárido e restingas litorâneas. O modelo ecogeográfico que melhor explica a variação em *V. rubricauda* é aridez, determinando um contraste em morfologia entre populações do Cerrado em relação a outras regiões. Para *M. maximiliani*, temperatura, sazonalidade e geografia tiveram maior poder explanatório, no entanto, o padrão geográfico é afetado por autocorrelação espacial. Modelos de paleodistribuição sugerem que flutuações climáticas podem ter causado isolamento de populações em climas pretéritos mais secos que o atual. O grau de diferenciação intraespecífica em *V. rubricauda* sugere a necessidade de uma reavaliação taxonômica do gênero.

ABSTRACT

Vanzosaura rubricauda and *Micrablepharus maximiliani* are two species of microteiid lizards (Gymnophthalmidae) widespread in the "great diagonal" of open formations in South America. Throughout their distribution, the species are subject to highly variable environmental conditions, in a region with complex geomorphological history. Therefore, represent good models for a study of geographic variation. With the use of biometry techniques and spatial analysis I studied the patterns of morphological variation in *V. rubricauda* and *M. maximiliani*. Both species showed sexual dimorphism and significant geographical variation in morphometry and scale counting. Geographic variation in *V. rubricauda* is consistent between the sexes and can be defined by a contrast between body elongation and length of limbs. Populations of "Eastern Cerrado" are distinguished by having smaller body size, shorter trunks, longer limbs and low number of smooth subcaudal scales. The color patterns are highly variable at the local level, with polymorphism in populations of the Caatinga and Chaco. In *M. maximiliani* geographical variation observed is less clear however, populations of the "Western Cerrado" are larger and possess higher scale counts, while the group "Northeast" present shorter trunks and proportionately larger feet. Regarding geographic patterns, the morphological heterogeneity among populations of both species in the Cerrado region is highlighted, and its differentiation from the populations of the "Northeast" group. The ecogeographical model that best explains the variation in *V. rubricauda* is aridity, due a contrast in morphology between populations of the Cerrado in relation to other regions. For *M. maximiliani*, temperature, seasonality and geography had greater model selection; however, the geographical pattern is affected by spatial autocorrelation. Paleodistributional models suggest that climatic fluctuations may have caused isolation of population during past climates with drier conditions than current. The degree of intraspecific differentiation in *V. rubricauda* suggests the need of a taxonomic reassessment for the genus.

APÊNDICES

Apêndice I: Lista de exemplares examinados

Vanzosaura rubricauda – **ARGENTINA**: CATAMARCA: Depto. Valle Viejo: Sumalao (FML 01088). CÓRDOBA: Depto. San Alberto: Villa Dolores: Bañado de Paja (MACN 33074 – 33079, 33241 – 33257); Depto. Calamuchita: Villa General Belgrano (MACN 7998 – 7999); Depto. Punilla: Icho Cruz (FML 02048-1, 02048-2), Villa Carlos Paz (FML 23386); Depto. Santa Maria: Villa Serranita (MACN 36275); Depto. Totoral: Sierra de Macha (MACN 12503); Depto. Cruz del Eje: Serrezuela (MACN 12504). LA RIOJA: Depto. Capital: Dique Los Sauces (MACN 25153); Depto. Chilecito: Chilecito (MACN 33499). SALTA: Depto. Anta: Joaquin Victor Gonzáles: Finca Pozo Largo (FML 02709, 03124, 03126, 03305 – 03306 [0-2], 03307 [1-7], 03310 [1-3], 03311 [1-2], 03312, 03313 [1-2], 03314 [1-4], 03316, 03318, 03320 – 03323, 06108, 06110, 06112 [1-2], 06113, 06117 [1-2], 06118 [1-2], 06122, 06123 [1-2], 06124 [1-4], 06125 [1-3], 06708, 08183, 03315, 03317 [1-2], 06121); Coronel Olleros: Rio Juramento (FML 00450, 00607). SANTIAGO DEL ESTERO: Dique "Los Quintogas" (MACN 32531); Depto. Alberdi: Campo Gallo (MACN 10099); Depto. Figueroa: Caspi Corral (FML 01086); Depto. Pellegrini: Pampa Pozo (MACN 26645, MACN 30962). TUCUMÁN: Depto. Tafí del Valle: Tafí Del Valle (FML 00210). **BOLÍVIA**: SANTA CRUZ: Prov. Chiquitos: Monte Abayoi (MNKM 3223); Prov. Cordillera: Cerro Colorado (MNKM 3187, 3189 – 3190, 3192 – 3194); Pista de estación Isoso: Parque Nacional ANMI *Kaa Iya* (MNKM 4023 – 4030, 4099 – 4104; 4150 – 4163, 4183, 4202 – 4204). **BRAZIL**: ALAGOAS: Delmiro Gouveia (CHUNB 49910); Piaçabuçu (MNRJ 17631 – 17632); Piranhas (CHUNB 49907, 49911); UHE Xingó (MZUSP 78943 – 78945). BAHIA: Barra: Barra (MZUSP 75620), Ibipaba (CHUNB 30963 – 30970; MZUSP 71865, 71868, 71845, 71850 – 71852 71856 – 71857, 71872 – 71874, 71881 – 71882, 71884 – 71886, 71894 – 71895, 93468 – 93471), Queimadas (MZUSP 74970 – 74974, 75318, 76917 – 76922, 76924 – 76926, 77889 – 77892, 77995 – 78003); Cachoeira (MZUSP 55819); Cocos: Fazenda Trijunção (CHUNB 23752, 49175 – 49178, 49180 – 49190, 51296 – 51298); Correntina (MTR 17938); Curaçá (MZUSP 77170); Formosa do Rio Preto: Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (MTR 14912, 14942, 14949, 14967; PHV 2138, 2173 – 2174, 2200); Ibipeba (CHUNB 24224); Gentio do Ouro: Santo Inácio (MTR 11245, 11295 11391, 71606, 74966 – 74968, 76240; MTR 20191); Jussara: Toca da Esperança (MZUSP 89287); Riachão do Jacuípe (MNRJ 10530 – 10531); Santa Maria da Vitória (MTR 17967 – 17969); São Desidério (MTR 17844, 17853 – 17855, 17888 – 17889); Xique-Xique: Capim Verde (MZUSP 71607 – 71608), Vacaria (MZUSP 71609 – 71613, 71615, 71618 – 71622, 71624 – 71630, 71632 – 71633; 71635 – 71638, 71640 – 71642, 71644 –

71647, 71650, 71652, 71658, 71663 – 71666, 74236 – 74237, 75476, 76298 – 76304, 76932 – 76941, 76943, 76945 – 76951, 76957 – 76958, 76960 – 76962, 76966 – 76968, 76973, 76975, 76984 – 77886, 77888, 77986 – 77994, 71614, 71616 – 71617, 71621, 71623, 71631, 74233 – 74235, 77887).

CEARÁ: Milagres (CHUNB 56529; MNRJ 18498); Várzea da Conceição (CHUFPB 280, 290, 298); Viçosa do Ceará (CHUNB 57373). GOIÁS: Mineiros: RPPN Nascentes do Araguaia (CHUNB 23752 – 23753), São Domingos (CHUNB 12848); Serranópolis (CHUNB 12847, 58588 – 58589, 58591 – 58592, 58586 – 58587, 58590, 58593). MINAS GERAIS: Arinos (CHUNB 37302 – 37304); Chapada Gaúcha: Parque Estadual da Serra das Araras (CHUNB 33994 – 33996); Formoso (CHUNB 23821), Parque Nacional Grande Sertão Veredas (MZUSP 94144 – 94178; 95705 – 94711); Januária: Parque Nacional Cavernas do Peruaçu (MZUSP 99857 – 99895). MATO GROSSO: Alto Araguaia (PHV-AR 001 – 020; MZUSP 78875); Itiquira (FLI 004 – 005, 016, 038 – 039, 045), UHE Ponte de Pedra (MZUSP 98637). MATO GROSSO DO SUL: Alcinoópolis: Parque Estadual Nascentes do Rio Taquari (CHUNB 27951 – 27980); Aquidauana (CHUNB 58277, 58572 – 58578; FML 06897; MZUSP 82326 – 82331, 98091 – 98095); Santa Rita do Pardo (MZUSP 89275 – 89277); Três Lagoas: Usina Termoeletrica Luís Carlos Prestes (ZUEC 3519), Faz. Canaã (MZUSP 14430); UHE Sérgio Mota (MZUSP 87644, 92285 – 92286). PARAÍBA: Cabaceiras (MZUSP 66232); Piancó (MZUSP 5590); São João do Cariri: Estação Experimental da UFPB (CHUFPB 395 – 396, 404, 408, 411, 417 – 418, 805); São José dos Cordeiros (CHUFPB 803, CHDBEZ 2035 – 2039); Serra Branca (MNRJ 19686); Umbuzeiro (MZUSP 4723). PERNAMBUCO: Arcoverde (CHUFPB 282); Exu (MZUSP 48742 – 48748, 50152 – 50169, 48749 – 48750). Nascente (CHUFPB 46); Serra Talhada (CHUFPB 281). PIAUÍ: Paulistana (CHUFPB 300); Rio Grande do Piauí (CHUFPB 794); São Raimundo Nonato: Serra da Capivara (ZUEC 0872; MZUSP 54841). RIO GRANDE DO NORTE: Assú: Floresta Nacional de Assú (CHDBEZ 889 – 900); Macaíba (CHDBEZ 2664 – 2665); Monte Alegre (CHDBEZ 1003); Mossoró: Campo do Amaro (CHDBEZ 614, 1002); Tenente Laurentino Cruz (CHDBEZ 2957 – 2959); Serra Negra do Norte: Estação Ecológica do Seridó (CHUNB 30565; CHDBEZ 773 – 776). SERGIPE: Areia Branca: 88097 – 88900); Canindé do São Francisco: UHE Xingó (CHUNB 49908 – 49909, 49913). TOCANTINS: Almas: Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (MTR 14226, 14244, 14257, 14304, 14398, 14405, 14565, 14567, 14624, 14664 – 14665, 14675, 14729, 14732, 14735, 14740, 14754); Dianópolis (CHUNB 33076, 33090); Mateiros: Parque Estadual do Jalapão (CHUNB 28161, 28163 – 28174, 28176 – 28182, 28185 – 28186, 28188 – 28189; ZUEC 3022 – 3025); São Félix do Tocantins (CAB 1723, 1731). **PARAGUAI**: Depto. Alto Paraguay: Parque Nacional Defensores del Chaco (MNHNP 11212); Depto. Amambay: Parque Nacional Cerro Corá (MNHNP 2835 – 2836, 8461); Depto. Boquerón: Ayoreo Yunucujai (MNHNP 10616), Parque Nacional Teniente Encisto (MNHNP 10720); Depto. San Pedro: Nueva Germánia: Reserva Natural Laguna Blanca (CZPLT H 015, 021, 029, 153, 154).

Micrablepharus maximiliani – **BOLÍVIA**: SANTA CRUZ: Prov. Cordillera: Fortín Ravelo (MNKM 3112, 3115 – 3118). **BRAZIL**: BAHIA: Barreiras (MNRJ 2548 – 2552); Correntina (MTR 17937, 18006); Formosa do Rio Preto: Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (PHV 2136 – 2137, 2188); Gentio do Ouro: Gameleira do Assuruá (ACG 69); Nova Viçosa (NV 20); Santa Maria da Vitória (MTR 17970); São Desidério (MTR 17856). CEARÁ: Milagres: Faz. Gameleira (MNRJ 18497). ESPÍRITO SANTO: Linhares (ZUEC 1842); “Santa Marta” (IRSNB 2048, **holótipo** *M. dunnii*). GOIÁS: Colinas do Sul (MNRJ 19225 – 19230); UHE Serra da Mesa (FML 10150; MZUSP 86370; MNRJ 4967 – 4968, 4970, 4973, 4975, 4984 – 4985). MARANHÃO: Carolina (ESTR 0926, ESTR 1050 – 1053, 1064); Estreito (ESTR 0512, 0514, 00525, 0529, 0595, 0685, 0688, 0854). MATO GROSSO: Cáceres: Distrito Industrial, Curtume Tannery (ZUEC 1522), Estação Ecológica Serra das Araras (ZUEC 2801 – 2802); Chapada dos Guimarães (UFMT); Itiquira (FLI 002, 009, 012, 014 – 015, 088). MATO GROSSO DO SUL: Aquidauana (FML 06892 – 06893). MINAS GERAIS: Grão Mogol: Barroco (MTR 16743); Jaboticatubas: Parque Nacional de Serra do Cipó (MTR 19608); Jequitinhonha: Reserva Biológica da Mata Escura (MTR 17205, 17314, 17339, 17347, 17392 – 17393, 17409, 17420, 17471). PARAÍBA: João Pessoa (CHUFPB 422, 424 – 426); Mamanguape: Reserva Biológica Guaribas (CHUFPB 419, 427 – 440). PIAUÍ: Baixa Grande do Ribeiro: Estação Ecológica de Uruçuí-Una (MZUSP 90235, 90243, 90248 – 90249, 90251, 90254, 90257 – 90258, 90260, 90263, 90265, 90278, 90772 – 90773, 90781 – 90782, 90871, 90877). RIO DE JANEIRO: Nova Friburgo (MNRJ 18266 – 18267); RIO GRANDE DO NORTE: Macaíba (CHDBEZ 2205, 2737); Natal: Parque Estadual das Dunas de Natal (CHUFPB 420 – 421; CHDBEZ 1020, 1114, 1234, 1770, 1814); Parnamirim (CHDBEZ 1489 – 1491); Tenente Laurentino Cruz (CHDBEZ 3568 – 3571); Tibau do Sul: Parque Estadual Mata da Pipa (CHDBEZ 2317 – 2319). SERGIPE: Maruim (ZMUC 4364 – 4365, **Síntipos**). TOCANTINS: Almas: Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (MTR 14313, 14518, 14725, 14739, 14752, 14913 – 14914, 14917, 14943, 14947); Babaçulândia (FE 25); Palmeirante (ESTR 1414, 1422, 1585, 1641, 1746, 1837, 1861, 1866, 1867, 1906, 1911). **PARAGUAI**: “Paraguay” (SMF 11774, **holótipo** *M. glaucurus*); Depto. Paraguari: Parque Nacional Ybycui (MNHNP 8445); Depto. San Pedro: Carumbé (FML 14775); Nueva Germánia: Reserva Natural Laguna Blanca (CZPLT H 011, 070, 152, 188); Distrito Capital: Asunción (MNRJ 2547).