

RENATO SOUSA RECODER

**DIFERENCIAÇÃO MOLECULAR E VARIAÇÃO MORFOLÓGICA EM
LAGARTOS DA TRIBO IPHISINI (SQUAMATA,
GYMNOPHTHALMIDAE)**

*Molecular differentiation and morphological variation in lizards of the tribe
Iphisini (Squamata, Gymnophthalmidae)*



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
Programa de Pós-Graduação em Zoologia

São Paulo
2016

RENATO SOUSA RECODER

**DIFERENCIAÇÃO MOLECULAR E VARIAÇÃO MORFOLÓGICA EM
LAGARTOS DA TRIBO IPHISINI (SQUAMATA,
GYMNOPHTHALMIDAE)**

*Molecular differentiation and morphological variation in lizards of the tribe
Iphisini (Squamata, Gymnophthalmidae)*

Tese apresentada ao Instituto
de Biociências da
Universidade de São Paulo
para obtenção do título de
Doutor em Ciências na área de
Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Miguel
Trefaut Urbano Rodrigues

São Paulo
2016

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Ficha Catalográfica

RECODER, Renato Sousa

Diferenciação molecular e variação morfológica em lagartos da tribo Iphisini (Squamata, Gymnophthalmidae); São Paulo, 2016.

77p.

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2016. Departamento de Zoologia.

1. Especiação. 2. Filogeografia. 3. Microteídeos. 4. Macroevolução. 5. Sistemática Molecular. I. Rodrigues, Miguel Trefaut. II. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Nome: RECODER, Renato Sousa

Título: Diferenciação molecular e variação morfológica em lagartos da tribo Iphisini (Squamata, Gymnophthalmidae).

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências na área de Zoologia.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____ .
Julgamento: _____ Assinatura: _____ .

Prof. Dr. _____ Instituição: _____ .
Julgamento: _____ Assinatura: _____ .

Prof. Dr. _____ Instituição: _____ .
Julgamento: _____ Assinatura: _____ .

Prof. Dr. _____ Instituição: _____ .
Julgamento: _____ Assinatura: _____ .

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos curadores das coleções científicas e colegas que forneceram o material genético e exemplares para esta tese: Hussan Zaher (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo); Adrian Garda (Universidade Federal do Rio Grande do Norte); William Vaz (PUC de Goiás); Hugo Bonfim, Sônia Santesso e Juliana Rodrigues (RAN – ICMBio); Felipe Curcio (Universidade Federal do Mato Grosso); Camila Ribas, Vinícius Carvalho e Fernanda Werneck (INPA Manaus); Selma Torquato (Universidade Federal de Alagoas); Paulo Passos (Museu Nacional do Rio de Janeiro); Frederick Sheldon e Donna Dittmann (Louisiana State University); Dyego Costa e Márcio Chaves (Universidade Federal de Campina Grande); Antônio Argôlo (Universidade Estadual de Santa Cruz). Agradeço aos amigos e colegas que estiveram em campo atrás de calangos ou fizeram companhia no dia-a-dia de laboratório neste período: Paula Valdujo, Mauro Teixeira Jr., Francisco Dal Vechio, José Cassimiro, Carolina Nisa, Marco Sena, Sergio Bogão, Juliana Roscito, Antoine Fouquet, Roberta Damasceno, Agustín Camacho, Pedro Nunes, José Mario Ghellere, Ivan Prates, Maria Strangas, Danielle Rivera, Ana Carolina Carnaval, Renata Cecília Amaro, Marcia Laguna, Federico Arias, Hugo Bonfim, Juliana Rodrigues, Maurivan Ribeiro, Geraldo Tracajá, Sabrina Baroni, Maíra Concistré (*im memoriam*), Bruna Batista. Agradeço à minha família pelo apoio incondicional, interesse, e paciência ao longo da produção desta tese. Agradeço ao Miguel Trefaut pela orientação, pelo interesse e apoio, por todo o suporte logístico sem os quais seria impossível obter os resultados desta tese. Por fim agradeço aos funcionários e membros da comissão de pós pelo apoio logístico e à FAPESP pelo financiamento na forma de bolsa de doutorado (processo 2012/09463-0).

RESUMO

Recoder, R. S. **Diferenciação molecular e variação morfológica em lagartos da tribo Iphisini (Squamata, Gymnophthalmidae)**. 2016. 77p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

A delimitação de espécies é essencial para a caracterização e conservação da biodiversidade. No entanto, representa um desafio para grupos onde há pouca variação em morfologia, como no caso dos lagartos Iphisini. São conhecidas oito espécies pertencentes a seis gêneros na tribo, com base em análises moleculares e de anatomia hemipeniana foram detectadas quatro espécies candidatas para *Iphisa*. A tribo filogeneticamente aparentada Gymnophthalmini apresenta maior riqueza de espécies e diversidade morfológica, principalmente em espécies com adaptações para a vida fossorial. No entanto, ainda se conhece pouco sobre os mecanismos históricos e ecológicos que causam distintos padrões de especiação, apesar de historicamente o papel de isolamento geográfico ter sido enfatizado para a biota Neotropical. Em tempos recentes, foram desenvolvidos métodos quantitativos para abordar questões evolutivas como probabilidades de especiação, variações em taxas de diversificação e reconstrução de demografia histórica de populações e migração. Implementei neste estudo uma combinação de métodos quantitativos com uso de dados moleculares, morfológicos e ambientais para testar as hipóteses que: há diversidade não reconhecida em Iphisini; as diferenças em riqueza e disparidade morfológica entre Iphisini e outras tribos de Gymnophthalminae se deve a diferenças em tempo e modo de diversificação, e que a diversificação em *Acratosaura* ocorreu por isolamento geográfico causado por flutuações paleoclimáticas. Com base em análises moleculares, foram delimitadas quatro espécies candidatas para Iphisini, aumentando em 33% a diversidade conhecida para a tribo. Não houve variação entre as espécies candidatas de *Acratosaura* em morfometria. A filogenia estimada para Gymnophthalminae apresentou alto suporte para a relação entre Iphisini e Heterodactylini, e demonstra um tempo de diversificação e riqueza neste clado similar a Gymnophthalmini. As tribos apresentaram padrões de diversificação semelhantes, mas taxas distintas. Os padrões de evolução morfológica foram congruentes com a diversificação em Gymnophthalmini, porém distintas em Heterodactylini *sensu lato*, indicando que

disparidade independe de diversificação. As análises filogeográficas indicam que as populações de *Acratosaura* apresentaram estabilidade demográfica e espacial ao longo do tempo, com evidências de fluxo gênico entre linhagens diferenciadas. Desta forma, os resultados sugerem que *Acratosaura* diversificou sem influência de variações históricas no clima, e provavelmente sem isolamento reprodutivo completo.

Palavras-chave: Especiação, Filogeografia, Microteídeos, Macroevolução, Sistemática Molecular.

ABSTRACT

Recoder, R. S. **Molecular differentiation and morphological variation in lizards of the tribe Iphisini (Squamata, Gymnophthalmidae)**. 2016. 77p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Species delimitation is essential for characterization and conservation of biodiversity. Nevertheless, it represents a challenge for groups in which morphological variation is subtle, such as the microteiid lizards of the tribe Iphisini. Eight species from six genera are currently recognized in the tribe but recently, based on molecular analysis and hemipenial anatomy, four candidate species were inferred for *Iphisa*. The phylogenetically related tribe Gymnophthalmini presents higher species richness and morphological diversity, specially in forms with adaptations to fossoriality. Nevertheless, the historical and ecological mechanisms involved in the distinct speciation patterns are poorly known, although geographical isolation have been historically emphasized for neotropical biota. In recent times, quantitative methods were developed to address evolutionary questions such as speciation probabilities, variation in diversification rates and reconstruction of historical demography of populations and migration. In this study I used a combination of quantitative methods based on molecular, morphological and environmental data for testing the hypothesis that: there is unrecognized diversity within Iphisini; differences in species richness and disparity among Iphisini and related tribes are congruent with differences in time and mode of diversification; and that diversification in *Acratosaura* occurred with geographical isolation caused by paleoclimatic

fluctuations. Based on the results of molecular analyses, four candidate species were delimited for Iphisini, rising in 33% the tribe diversity. There was no significant variation in morphometry between candidate species of *Acratosaura*. The phylogeny of Gymnophthalminae presented high support for the relationship between Iphisini and Heterodactylini, and showed diversification timing and species richness comparable between this clade and Gymnophthalmini. The tribes presented similar diversification patterns but distinct rates. The patterns of morphological evolution were congruent with diversification patterns in Gymnophthalmini but distinct in Heterodactylini *sensu lato*, indicating that disparity is independent from diversification in the group. The phylogeographic analyses indicate that populations of *Acratosaura* presented demographic and spatial stability through time, with evidences of gene flow among lineages after differentiation. Thus, the results suggest that diversification of *Acratosaura* was not influenced by variations in historical climate, and probably occurred without complete reproductive isolation.

Keywords: Phylogeography, Microteiids, Macroevolution, Molecular Systematics, Speciation.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	09
2. DELIMITAÇÃO DE ESPÉCIES EM LAGARTOS DA TRIBO IPHISINI (SQUAMATA, GYMNOPHTHALMIDAE) COM BASE EM CARACTERES MOLECULARES E MORFOLÓGICOS	13
3. PADRÕES FILOGENÉTICOS DE DIVERSIFICAÇÃO E DISPARIDADE MORFOLÓGICA EM LAGARTOS DA SUBFAMÍLIA GYMNOPHTHALMINAE	35
4. ESTRUTURA FILOGEOGRÁFICA E DEMOGRAFIA HISTÓRICA EM LAGARTOS DO GÊNERO <i>ACRATOSAURA</i>	50
5. CONCLUSÕES	65
REFERÊNCIAS	67
APÊNDICES	78

1. INTRODUÇÃO

A região Neotropical destaca-se mundialmente em termos de biodiversidade (Mittermeier et al., 1997). É estimado que Brasil abrigue mais de 10% da diversidade mundial, sendo considerado um país megadiverso (Mittermeier et al., 1997; Lewinsohn & Prado, 2005). Em relação aos répteis, apresenta a terceira maior riqueza de espécies (796 spp.) sendo superada apenas por Austrália e México (Uetz et al., 2016). No entanto, os desafios de se delimitar e documentar a diversidade são enormes, e o conhecimento do número de espécies de répteis brasileiros é ainda limitado. Uma grande quantidade de espécies é descrita por ano, sobretudo do grupo dos “escamados” (Squamata), ou seja, lagartos, anfisbenas e serpentes. A espécie representa a unidade comparativa básica em diversos campos das Ciências Biológicas, portanto identificar e descrever espécies tem um papel fundamental para o estudo e conservação da biodiversidade (Agapow et al., 2004). Soma-se à urgência de se reconhecer adequadamente as espécies em um cenário de perda de habitat extensiva e crise de extinções (Myers et al., 2000).

Os desafios são maiores em grupos em que há pouca variação fenotípica, o que tem sido chamado de complexo de “espécies crípticas” (Bickford et al., 2007). Este é o caso da tribo Iphisini, um clado de lagartos microteídeos (Gymnophthalmidae) cujos membros apresentam forma de corpo conservada (Rodrigues et al., 2007). São formalmente reconhecidas oito espécies na tribo: *Acratosaura mentalis* (Amaral, 1932); *Acratosaura spinosa* Rodrigues, Cassimiro, Freitas e Silva, 2009; *Alexandresaurus camacan* Rodrigues, Pellegrino, Dixo, Verdade, Pavan e Sites, 2007; *Colobosaura modesta* (Reinhardt e Lütken, 1862); *Iphisa elegans* Gray, 1851 (contendo a subespécie *Iphisa elegans soinii* Dixon, 1974); *Rondonops biscutatus* Colli, Hoogmoed, Cannatella, Cassimiro, Gomes, Ghellere, Nunes, Pellegrino, Salerno, Souza, e Rodrigues, 2015; *Rondonops xanthomystax* Colli, Hoogmoed, Cannatella, Cassimiro, Gomes, Ghellere, Nunes, Pellegrino, Salerno, Souza, e Rodrigues, 2015 e *Stenolepis ridleyi* Boulenger, 1887. Estas são espécies de pequeno porte (até 70 mm de comprimento rostro-cloacal), com corpo alongado, membros reduzidos e cauda longa com duas a três vezes o comprimento do corpo (Fig.1.1). As espécies possuem hábitos semi-fossoriais sendo encontradas entre

folhas, galhos ou sob pedras no solo em diferentes tipos de habitats como florestas úmidas, cerrados, campos rupestres, caatingas arbóreas e matas secas. A tribo está amplamente distribuída na América do Sul cisandina ocorrendo nas regiões da Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica e Caatinga (Fig.1.2). As espécies de Iphisini apresentam também pouca variação em caracteres merísticos e coloração, e até recentemente eram considerados raros em coleções científicas (Rodrigues et al., 2007), características que favoreceram com que a sistemática do grupo estivesse por longo tempo sem avanços. Porém, nos últimos dez anos, a descoberta e descrição de novas espécies e reavaliações das relações filogenéticas ampliaram o conhecimento sobre a diversidade do grupo (Rodrigues et al., 2007; Rodrigues et al., 2009a,c; Colli et al., 2015).

Nunes (2011), ao estudar a morfologia hemipeniana de espécies de Gymnophthalmidae, observou uma variação populacional destacada em *Iphisa elegans* que, apesar de ser amplamente distribuída na bacia amazônica, possui morfologia externa extremamente conservada. Foram descritos cinco morfótipos distintos de hemipênis para *Iphisa*, que se mostraram congruentes com uma estrutura molecular profunda, sugerindo a presença de ao menos quatro espécies candidatas no gênero (Nunes et al., 2012). Os resultados também sustentam o status de espécie para *Iphisa elegans soinii* Dixon, 1974. Desta forma, é possível esperar que a diversidade em Iphisini seja subestimada e que outros gêneros possam apresentar espécies candidatas.

A tribo Iphisini, juntamente com Heterodactylini e Gymnophthalmini compõe a subfamília Gymnophthalminae (Pellegrino et al., 2001; Goicoechea et al., 2016). Heterodactylini (*sensu* Rodrigues et al. 2009c) representa um grupo pouco diverso, com três gêneros e seis espécies, distribuído ao longo da Mata Atlântica e contato com biomas abertos, com padrão de corpo similar aos representantes de Iphisini e pouca variação em morfologia (à exceção de *Heterodactylus*) (Rodrigues et al., 2009b). Análises moleculares recentes suportam a relação entre Iphisini e Heterodactylini formando um clado monofilético (Heterodactylini *sensu* Pellegrino et al., 2001) composto, portanto, por 14 espécies descritas (Goicoechea et al., 2016). Gymnophthalmini é representada por 26 espécies com grande diversidade de formas de corpo, padrões de coloração, e caracterizada por apresentar exemplos de adaptações

morfológicas extremas à vida fossorial, com perda de pálpebras móveis, redução ou perda de membros locomotores, fusão de escamas cefálicas e ausência de ouvido externo (Rodrigues 1991, Rodrigues e Santos, 2008).

Os padrões de evolução de corpos serpentiformes têm sido estudados comparativamente em Gymnophthalminae sob um ponto de vista ecológico e anatômico (Grizante et al., 2012; Roscito e Rodrigues, 2012; Camacho et al., 2014). No entanto, pouco se conhece sobre padrões históricos de diversificação no grupo, para se avaliar se a disparidade morfológica entre as tribos pode ser explicada por diferentes taxas de especiação (Harmon et al., 2003). Também se conhece pouco sobre mecanismos envolvidos na diferenciação em nível populacional em Gymnophthalminae. Os estudos publicados utilizando uma abordagem molecular intra-específica têm demonstrado o papel de vicariância (Siedchlag et al., 2010), da topografia (Santos et al., 2014) ou sugerido mecanismos de isolamento pré-zigótico (Nunes et al., 2012) para a diferenciação de espécies. Apesar de hipóteses de especiação terem sido formalmente testadas (Santos et al., 2014), ainda faltam abordagens com base em modelos de genética de populações para caracterizar o papel de fluxo gênico na diferenciação das espécies de Gymnophthalminae.

OBJETIVOS

Neste estudo, implementei uma abordagem analítica quantitativa com base em dados morfológicos, moleculares e ambientais com o objetivo de:

1. Testar a hipótese de que há diversidade não revelada em outros gêneros da tribo Iphisini, assim como demonstrado para *Iphisa*.
2. Testar a hipótese de que não há relação entre taxa de diversificação e disparidade morfológica para as tribos de Gymnophthalminae.
3. Testar a hipótese de que as espécies de *Acratosaura* diferenciaram-se por isolamento geográfico, causado por flutuações paleoclimáticas.

FIGURAS

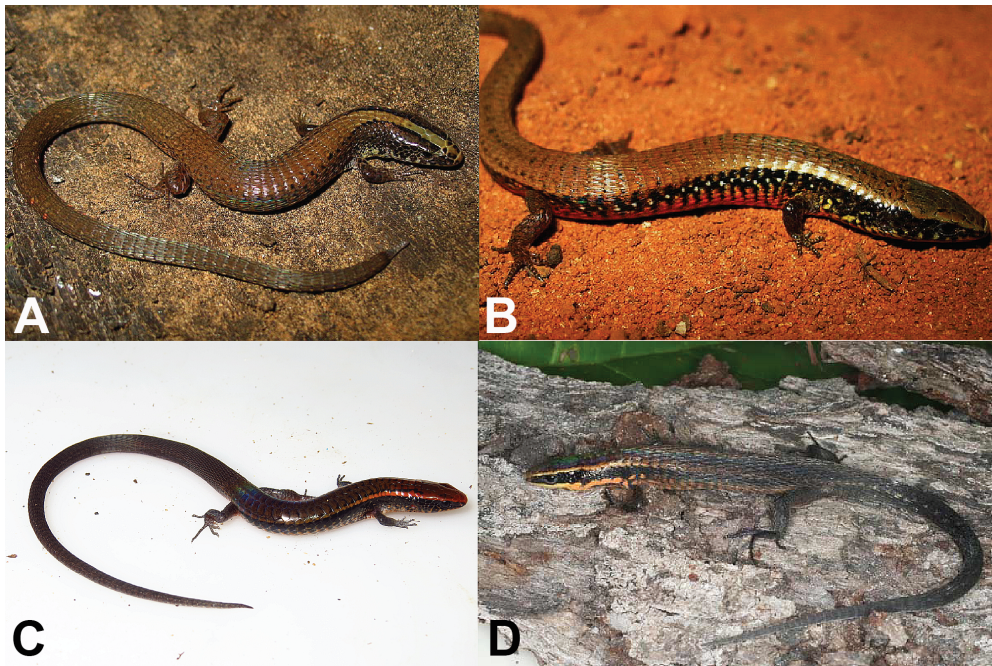


Figura 1.1. Exemplos de espécies de Iphisini: A) *Acratosaura mentalis*; B) *Colobosaura modesta*; C) *Iphisa elegans*; D) *Rondonops xanthomystax*.

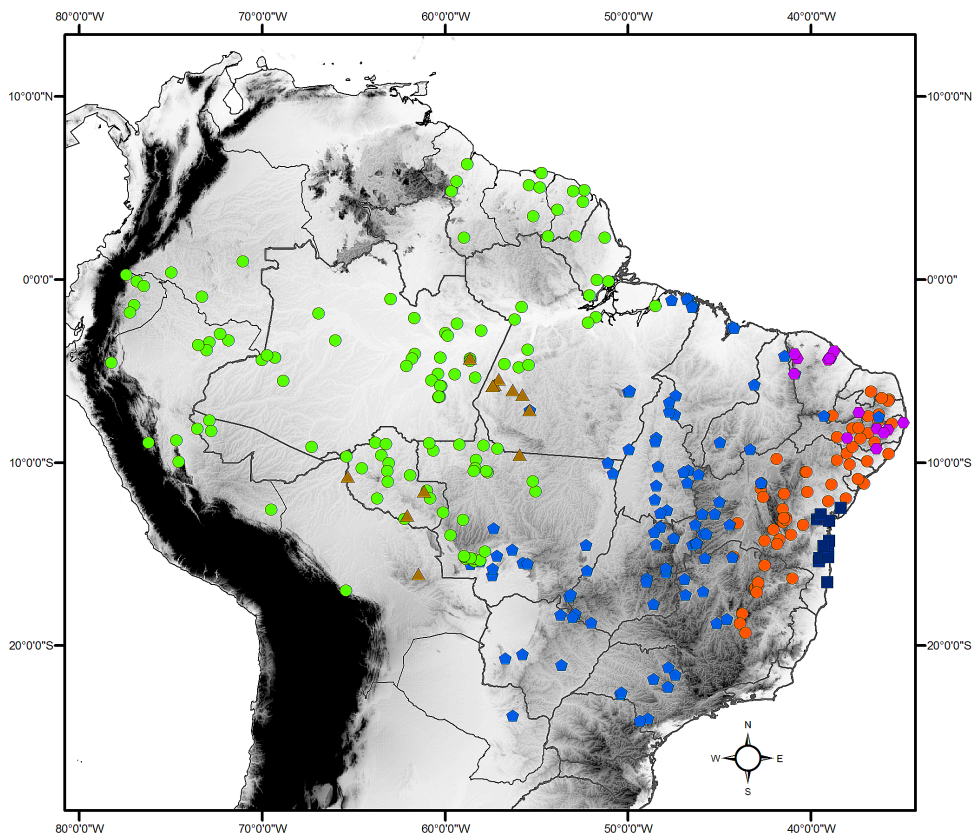


Figura 1.2. Distribuição dos seis gêneros de Iphisini: *Alexandresaurus* (quadrados azuis), *Acratosaura* (círculos vermelhos), *Colobosaura* (pentágonos azuis), *Iphisa* (círculos verdes), *Rondonops* (triângulos marrons) e *Stenolepis* (hexágonos roxos).

CONCLUSÕES

Neste estudo utilizei uma série de métodos quantitativos para a delimitação de espécies em Iphisini, que exemplificam os desafios enfrentados para a inferência de arranjos taxonômicos para grupos onde a variação fenotípica é pouco evidente, e onde há incongruência entre variação em caracteres morfológicos e moleculares, ou discordância entre genealogias. Como era esperado pela pergunta inicial, há diversidade dentro da tribo Iphisini não detectada em estudos anteriores. Atualmente há oito espécies já descritas, e reconhecidas quatro espécies candidatas para *Iphisa*. Com este trabalho, mais quatro espécies são consideradas candidatas, aumentando em 33% a diversidade conhecida no grupo. A diversidade se mostrou heterogênea entre os clados de Iphisini, o que atesta pelo caráter monotípico de alguns gêneros, que apresentaram pouca estrutura genética e diferenciação. A descrição formal das espécies candidatas, ainda depende de uma análise mais profunda de caracteres morfológicos qualitativos.

As relações filogenéticas inferidas em nível de subfamília são consistentes com resultados recentemente publicados, utilizando métodos distintos para a reconstrução de árvores. Como resultado mais interessante, é a relação bem suportada como grupos-irmãos entre Iphisini e Heterodactylini. Não há fósseis conhecidos de Gymnophthalmidae que possam ser usados para a calibração das árvores, então a estimativa de tempos de divergência ainda depende de uma análise conjunta com o grupo-irmão Teiidae, o que está fora do escopo deste trabalho. No entanto, é notado que, apesar de as tribos apresentarem taxas de diversificação distintas, o tempo relativo de diversificação é semelhante entre os clados de Gymnophthalminae, quando consideradas as tribos Heterodactylini e Iphisini conjuntamente. Os padrões de disparidade morfológica também se mostraram variáveis entre as tribos, e incongruentes com tempo de diversificação para Heterodactylini (*sensu lato*). Desta forma não é possível afirmar que as diferenças morfológicas observadas entre os clados de Gymnophthalminae sejam causadas apenas por tempo ou modo de diversificação distintos. O papel de diferentes oportunidades ecológicas, ou inércia filogenética, são fatores que devem ser investigados.

Do ponto de vista populacional, *Acratosaura* mostrou estabilidade demográfica histórica e pouca variação em distribuição nos últimos 21.000 anos. Desta forma, a hipótese de que mudanças paleoclimáticas do Quaternário poderiam ter causado isolamento e diversificação em Iphisini não encontra suporte nos resultados. A presença de fluxo gênico entre linhagens já diferenciadas indica que a diversificação no grupo pode ocorrer sem isolamento reprodutivo completo. Com base na estruturação genética profunda e espacialmente complexa, é possível supor que a heterogeneidade ambiental da Chapada Diamantina deve ter contribuído para a especiação em *Acratosaura*.

REFERÊNCIAS

- Agapow, P. M., Bininda-Emonds, O. R., Crandall, K. A., Gittleman, J. L., Mace, G. M., Marshall, J. C., Purvis, A. 2004. The impact of species concept on biodiversity studies. **The quarterly review of biology**, 2004: 161-79.
- Alfaro, M. E., F. Santini, C. Brock, H. Alamillo, A. Dornburg, D. L. Rabosky, G. Carnevale, Harmon, L. J. 2009. Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 106: 13410-13414.
- Andrade, S. P. de, Santos, D. L., Kawashita-Ribeiro, R. A., Vaz-Silva, W. 2013 New records and updated distribution map of *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Reptilia, Gymnophthalmidae). **Herpetology Notes**, 6: 395-400.
- Amaral, A. 1933. Estudos sobre Lacertílios neotropicos. I. novos generos e especies de lagartos do Brasil. **Memórias do Instituto Butantan**, 7: 51-75.
- Antonelli, A., Quijada-Mascareñas, A., Crawford, A. J., Bates, J. M., Velazco, P. M., Wüster, W. 2010. Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. In: (Hoorn, C.) **Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past**. 386-404 pp.
- Arèvalo, E., Davis, S. K., Sites Jr., J. W. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. **Systematic Biology**, 43: 387-418.
- Arnold, M. L. 2015. **Divergence with genetic exchange**. Oxford University Press.
- Avise, J. C. 2000. **Phylogeography: the history and formation of species**. Harvard university press.
- Barley, A. J., White, J., Diesmos, A. C., Brown, R. M. 2013. The challenge of species delimitation at the extremes: diversification without morphological change in Philippine sun skinks. **Evolution**, 67: 3556-3572.
- Bauer, A. M., Parham, J. F., Brown, R. M., Stuart, B. L., Grismer, L., Papenfuss, T. J., Wagner, P. 2010. Availability of new Bayesian-delimited gecko names and the importance of character-based species descriptions. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, 278: 490–492.
- Bergsten, J., Bilton, D. T., Fujisawa, T., Elliott, M., Monaghan, M. T., Balke, M., ..., Ribera, I. 2012. The effect of geographical scale of sampling on DNA barcoding. **Systematic biology**, sys037.
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K., Das I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in ecology & evolution**, 22:148-55.
- Blankers, T., Townsend, T. M., Pepe, K., Reeder, T. W., Wiens, J. J. 2013. Contrasting global-scale evolutionary radiations: phylogeny, diversification, and morphological evolution in the major clades of iguanian lizards. **Biological Journal of the Linnean Society**, 108: 127-143.
- Blomberg, S. P., Garland, T. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. **Journal of Evolutionary Biology**, 15: 899-910.
- Borges-Nojosa, D. M., & Caramaschi, U. 2003. Composição e análise comparativa da diversidade e das afinidades biogeográficas dos lagartos e anfisbenídeos (Squamata) dos brejos nordestinos. Pp. 181-236. In: Leal, I. R., da Silva, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Editora Universitária UFPE.
- Borges-Nojosa, D. M., Caramaschi, U., Rodrigues, M. T. (2016). A new species of lizard *Placosoma* Tschudi, 1847 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the relictual forest mountains of the State of Ceará, Brazil. **Zootaxa**, 4169: 160-170.
- Boulenger, G.A. 1887. Description of a new genus of lizards of the family Teiidae. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 55: 640-642.

- Brandley, M. C., Huelsenbeck, J. P., Wiens, J. J. 2008. Rates and patterns in the evolution of snake-like body form in Squamate reptiles: evidence for repeated re-evolution of lost digits and long-term persistence of intermediate body forms. **Evolution**, 62: 2042-2064.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R. 2002. **Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach**. 2a ed. Springer, New York
- Camacho, A., Pavão, R., Moreira, C. N., Pinto, A. C. B. C. F., Navas, C. A., Rodrigues, M. T. 2014. Interaction of morphology, thermal physiology and burrowing performance during the evolution of fossoriality in Gymnophthalmini lizards. **Functional Ecology**, 2015: 1-7.
- Camargo, A., Sinervo, B., Sites, Jr. J. W. 2010. Lizards as Model Organisms for linking phylogeographic and speciation studies. **Molecular Ecology**, 19: 3250-3270.
- Camargo, A., Sites Jr., J. W. 2013. Species delimitation: a decade after the renaissance. *In*: Pavlinov, I., (Ed.) **The Species Problem - Ongoing Issues**: InTech. INTECH Open Access Publisher.
- Camargo, A., Morando, M., Avila, L. J., & Sites, J. W. 2012. Species delimitation with ABC and other coalescent-based methods: a test of accuracy with simulations and an empirical example with lizards of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae). **Evolution**, 66: 2834-2849.
- Carnaval, A. C., Moritz, C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, 35: 1187-1201.
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F., Rodrigues, M. T., Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Science**, 323: 785-789.
- Carstens, B. C., Pelletier, T. A., Reid, N. M., Satler, J. D. 2013. How to fail at species delimitation. **Molecular Ecology**, 22: 4369-4383.
- Castresana, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. **Molecular Biology and Evolution**, 17: 540-552.
- Centeno, F. C., Teixeira Jr., M., Recoder, R., Andrade, D. V., Rodrigues, M. T. 2014. Updated distribution map of *Acratosaura mentalis* (Squamata, Gymnophthalmidae) with a note on feeding ecology of the treefrog *Bokermannohyla alvarengai* (Anura, Hylidae). **Herpetology Notes**, 7: 783-786.
- Cheng, H., Sinha, A., Cruz, F. W., Wang, X., Edwards, R. L., d'Horta, F. M., Ribas, C. C., Vuille, M., Scott, L. D., Auler, A. S. 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. **Nature Communications**, 4: 1411.
- Clement, M., Posada, D. C. K. A., Crandall, K. A. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. **Molecular ecology**, 9: 1657-1659.
- Colli, G. R., Hoogmoed, M. S., Cannatella, D. C., Cassimiro, J., Gomes, J. O., Ghellere, J. M., ..., Rodrigues, M. T. 2015. Description and phylogenetic relationships of a new genus and two new species of lizards from Brazilian Amazonia, with nomenclatural comments on the taxonomy of Gymnophthalmidae (Reptilia: Squamata). **Zootaxa**, 4000: 401-427.
- Cole, C. J., Dessauer, H. C., Barrowclough, G. F. 1988. Hybrid origin of a unisexual species of whiptail lizard, *Cnemidophorus neomexicanus*, in western North America: new evidence and a review. **American Museum Novitates**, 2905: 1-38.
- Cunha, O. R. da 1977. Lacertílios da Amazonia VI - Uma nova espécie de lagarto (*Colobosaura landii*) da região leste do Pará (Lacertilia, Teiidae). **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi**, Zool. 86: 1-13.
- Damasceno, R., Strangas, M. L., Carnaval, A. C., Rodrigues, M. T., & Moritz, C. 2014. Revisiting the vanishing refuge model of diversification. **Frontiers in genetics**, 5.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. **Nature Methods**, 9: 772.
- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. **Biological journal of the Linnean society**, 85: 407-415.

- Degnan, J. H., Rosenberg, N. A. 2009. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. **Trends in Ecology & Evolution**, 24: 332-340.
- Dixon, J. R. 1974. Systematic review of the microteiid genus *Iphisa*. **Herpetologica**, 133-139.
- Domingos, F. M., Bosque, R. J., Cassimiro, J., Colli, G. R., Rodrigues, M. T., Santos, M. G., Beheregaray, L. B. 2014. Out of the deep: cryptic speciation in a Neotropical gecko (Squamata, Phyllodactylidae) revealed by species delimitation methods. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 80: 113-124.
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D., Rambaut, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular Biology and Evolution**, 29: 1969-1973.
- Earl, Dent A. and vonHoldt, Bridgett M. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. **Conservation Genetics Resources**, 4: 359-361.
- Edwards, D. L., Knowles, L. L. 2014. Species detection and individual assignment in species delimitation: can integrative data increase efficacy?. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, 281: 20132765.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. **Molecular ecology**, 14: 2611-2620.
- Falush, D., Stephens, M., & Pritchard, J. K. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. **Genetics**, 164: 1567-1587.
- Fetzner, Jr., J. W. 1999. Extracting High-Quality DNA from Shed Reptile Skins: A Simplified Method **BioTechniques**, 26: 1052-1054.
- Freire, E. M. X., Jorge, S., Ribeiro, L. B. 2012. First record of *Colobosaura modesta* (Reinhardt and Lütken, 1862) (Squamata: Gymnophthalmidae) to the Cariri region, state of Ceará, Brazil, with a map of its geographical distribution. **CheckList**, 8: 970-972.
- Fouquet A., Courtois E. A., Baudain D., Lima J. D., Souza S. M., Noonan B. P. Rodrigues M. T. 2015. The trans-riverine genetic structure of 28 Amazonian frog species is dependent on life history. **Journal of Tropical Ecology**, 31: 361-373.
- Fu, Y. X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. **Genetics**, 147: 915-925.
- Fujisawa, T., Barraclough, T. G. 2013. Delimiting species using single-locus data and the Generalized Mixed Yule Coalescent (GMYC) approach: a revised method and evaluation on simulated datasets. **Systematic Biology**, syt033.
- Fujita, M. K., Leaché, A. D., Burbrink, F. T., McGuire, J. A., Moritz, C. 2012. Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. **Trends in Ecology & Evolution**, 27: 480-488.
- Fujita, M. K., J. A. McGuire, S. C. Donnellan, C. Moritz. 2010. Diversification & persistence at the arid-monsoonal interface: Australia-wide biogeography of the Bynoe's gecko (*Heteronotia binoei*; Gekkonidae). **Evolution**, 64: 2293-2314
- Futuyma, D. 2009. **Evolution**. 2^a ed, Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Gamble, T., Colli, G. R., Rodrigues, M. T., Werneck, F. P., Simons, A. M. 2012. Phylogeny and cryptic diversity in geckos (*Phyllopezus*; Phyllodactylidae; Gekkota) from South America's open biomes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 62: 943-953.
- Garzón-Orduña, I. J., Benetti-Longhini, J. E., Brower, A. V. Z. 2014. Timing the diversification of the Amazonian biota: butterfly divergences are consistent with Pleistocene refugia. **Journal of Biogeography**, 41: 1631-1638.
- Gascon, C., Loughheed, S. C., & Bogart, J. P. 1996. Genetic and morphological variation in *Vanzolinius discodactylus*: a test of the river hypothesis of speciation. **Biotropica**, 1996: 376-387.

- Goicoechea, N., Frost, D. R., De La Riva, I., Pellegrino, K., Sites, J., Rodrigues, M. T., Padial, J. M. 2016. Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. **Cladistics**, 32: 624-671.
- Gray, J. E. 1852. Description of a new genus and family of cyclosaurian lizards, from Pará. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 19: 38-39.
- Grizante, M. B., Brandt, R., Kohlsdorf, T. 2012. Evolution of body elongation in gymnophthalmid lizards: relationships with climate. **PLoS ONE**, 7: e49772.
- Grummer, J. A., Bryson, R. W., Reeder, T. W. 2014. Species delimitation using Bayes factors: simulations and application to the *Sceloporus scalaris* species group (Squamata: Phrynosomatidae). **Systematic biology**, 63: 119-133.
- Guarnizo, C. E., Werneck, F. P., Giugliano, L. G., Santos, M. G., Fenker, J., Sousa, L., ... Dorado-Rodrigues, T. F. 2016. Cryptic lineages and diversification of an endemic anole lizard (squamata, dactyloidae) of the cerrado hotspot. **Molecular phylogenetics and evolution**, 94: 279-289.
- Guisan, A., Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. **Ecology letters**, 8 (9): 993-1009.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, 165: 131-137.
- Haffer, J. 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, 68: 917-947.
- Harmon, L. J., Schulte, J. A., Larson, A., Losos, J. B. 2003. Tempo and mode of evolutionary radiation in iguanian lizards. **Science**, 301: 961-964.
- Hartl, D. L., Clark, A. G. 2007. **Principles of Population Genetics**. 4^aed. Sinauer Associates.
- Heled, J., Drummond, A. J. 2008. Bayesian inference of population size history from multiple loci. **BMC Evolutionary Biology**, 8: 1.
- Heled, J., Drummond, A. J. 2010. Bayesian inference of species trees from multilocus data. **Molecular Biology and Evolution**, 27: 570-580.
- Hey, J., Nielsen, R. 2007. Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods in population genetics. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 104:2785-2790.
- Hey, J. 2010. Isolation with migration models for more than two populations. **Molecular biology and evolution**, 27: 905-920.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International journal of climatology**, 25: 1965-1978.
- Ho, S. Y., Shapiro, B. 2011. Skylineplot methods for estimating demographic history from nucleotide sequences. **Molecular ecology resources**, 11: 423-434.
- Horn, C., Wesselingh, P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jara-millo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hoog-hiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science**, 330: 927-931.
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F. 2003. MrBayes 3: Bayesian inference under mixed models. **Bioinformatics**, 19: 1572-1574.
- Joly, S. 2012. JML: testing hybridization from species trees. **Molecular Ecology Resources**, 12: 179-184.
- Joly, S., McLenachan, P. A., Lockhart, P.J. 2009. A statistical approach for distinguishing hybridization and incomplete lineage sorting. **The American Naturalist**, 174: e54–e70.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Mentjies, P., Drummond, A. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. **Bioinformatics**, 28: 1647-1649. <http://www.geneious.com>.

- Kimura, M. 1984. **The neutral theory of molecular evolution**. Cambridge University Press.
- Kizirian, D. A., Cole, C. J. 1999. Origin of the Unisexual Lizard *Gymnophthalmus underwoodi* (Gymnophthalmidae) Inferred from Mitochondrial DNA Nucleotide Sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 11: 394-400.
- Knowles, L. L., Carstens, B. C. 2007. Delimiting species without monophyletic gene trees. **Systematic biology**, 56: 887-895.
- Kozak, K. H., & Wiens, J. J. 2010. Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. **Ecology Letters**, 13: 1378-1389.
- Kuchta, S. R., Brown, A. D., Converse, P. E., & Highton, R. 2016. Multilocus Phylogeography and Species Delimitation in the Cumberland Plateau Salamander, *Plethodon kentucki*: Incongruence among Data Sets and Methods. **PLoS one**, 11: e0150022.
- Kumar, S. 2005. Molecular clocks: four decades of evolution. **Nature Reviews Genetics**, 6: 654-662.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. W., Guindon, S. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. **Molecular Biology and Evolution**, 29:1695-1701.
- Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Chenna R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R, Thompson JD, Gibson TJ, Higgins DG. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. **Bioinformatics**, 23: 2947-2948.
- Leaché, A. D., Fujita, M. K. 2010. Bayesian species delimitation in West African forest geckos (*Hemidactylus fasciatus*). **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, rspb20100662.
- Leaché AD, Fujita MK, Minin VN, Bouckaert RR, 2014. Species delimitation using genome-wide SNP Data. **Systematic Biology**, 63: 534-542.
- Leigh, J. W., Bryant, D. 2015. PopART: full-feature software for haplotype network construction. **Methods in Ecology and Evolution**, 6: 1110-1116.
- Lewinsohn, T. M., Prado, P. I. (2005). Quantas espécies há no Brasil?. **Megadiversidade**, 1: 36-42.
- Librado, P., Rozas, J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. **Bioinformatics**, 25: 1451-1452.
- Losos, J. B. 2011. **Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of Anoles**. University of California Press, Berkeley.
- Macey, J. R., Schulte, J. A., Larson, A., Tuniyev, B. S., Orlov, N., & Papenfuss, T. J. 1999. Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in anguid lizards and related taxonomic families. **Molecular phylogenetics and evolution**, 12: 250-272.
- Magalhães, F. M., Laranjeiras, D. O., Costa, T. B., Juncá, F. A., Mesquita, D. O., Röhr, D. L. Garda, A. A. 2015. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga IV: Chapada Diamantina National Park, Bahia, Brazil. **Herpetology Notes**, 8: 243-261.
- Mahler, D. L., Revell, L. J., Glor, R. E., Losos, J. B. 2010. Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of Greater Antillean anoles. **Evolution**, 64: 2731-2745.
- Manly, B. F. 2004. **Multivariate statistical methods: a primer**. CRC Press.
- May, M. R., Moore, B. R. 2014. How Well Can We Detect Shifts in Rates of Lineage Diversification? A Simulation Study of Sequential AIC Methods. **Biorxiv**, 011452.
- McGuire, G., Wright, F. 2000. TOPAL 2.0: improved detection of mosaic sequences within multiple alignments. **Bioinformatics**, 16: 130-134.
- Milne, I., Lindner, D., Bayer, M., Husmeier, D., McGuire, G., Marshall, D. F., Wright, F. 2009. TOPALi v2: a rich graphical interface for evolutionary analyses of multiple alignments on HPC clusters and multi-core desktops. **Bioinformatics**, 25: 126-127.
- Miralles, A., Carranza, S. 2010. Systematics and biogeography of the Neotropical genus *Mabuya*, with special emphasis on the Amazonian skink *Mabuya nigropunctata* (Reptilia, Scincidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 54: 857-869.

- Miralles, A., Vences, M. 2013. New metrics for comparison of taxonomies reveal striking discrepancies among species delimitation methods in *Madascincus* lizards. **PLoS One**, 8: e68242.
- Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M., McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Ricklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M., Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology letters**, 10: 315-331.
- Mittermeier, R.A.; Gil, P.R. & Mittermeier, C.G. (Eds.). 1997. **Megadiversity: earth's biologically wealthiest nations**. Cemex, Mexico.
- Monaghan, M. T., Wild, R., Elliot, M., Fujisawa, T., Balke, M., Inward, D. J., Ranaivosolo, R., Eggleton, P., Barraclough, T. G., Vogler, A. P. 2009. Accelerated species inventory on Madagascar using coalescent-based models of species delineation. **Systematic Biology**, 58: 298-311.
- Moore, B.R., Höhna, S., May, M.R., Rannala, B., Huelsenbeck, J.P. 2016. Critically evaluating the theory and performance of Bayesian analysis of macroevolutionary mixtures. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 113: 9569-9574.
- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J., Smith, T. B. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 533-563.
- Morlon, H. 2014. Phylogenetic approaches for studying diversification. **Ecology letters**, 17: 508-525.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, 403: 853-858.
- Nogueira, C. 2006. **Diversidade e padrões de distribuição da fauna de lagartos do Cerrado**. Tese (Doutorado), Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Nosil, P. 2008. Speciation with gene flow could be common. **Molecular Ecology**, 17: 2103-2106.
- Nunes, P. M. S. 2011. **Morfologia hemipeniana dos lagartos microteídeos e suas implicações nas relações filogenéticas da família Gymnophthalmidae (Teiioidea: Squamata)**. Tese (Doutorado), Universidade de São Paulo, São Paulo. 137pp.
- Nunes, P. M. S., Fouquet, A., Curcio, F. F., Kok, P. J. R., Rodrigues, M. T. 2012. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 166: 361-376.
- Oliveira-Filho, A. T., Ratter, J. A. 2002. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. Pp. 91-120. *In*: Oliveira P. S., Marquis, R. J. (eds.). **The Cerrados of Brazil**. New York, Columbia University Press.
- de Oliveira, P. E., Barreto, A. M. F., Suguio, K. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle Sao Francisco River. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 152: 319-337.
- Oliveira, E. F., Gehara, M., São-Pedro, V. A., Chen, X., Myers, E. A., Burbrink, F. T., ... Arias, F. J. 2015. Speciation with gene flow in whiptail lizards from a Neotropical xeric biome. **Molecular ecology**, 24: 5957-5975.
- Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I., Vences, M. 2010. Review: The integrative future of taxonomy. **Frontiers in Zoology**, 7: 1-14.
- Palumbi S. R. 1996. Nucleic acids II: The polymerase chain reaction. *In* **Molecular Systematics**, 2nd ed., Hillis, D.M., C. Moritz, B.K. Mable (eds.) Pp. 205-247.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Yonenaga-Yassuda, Y., Sites Jr., J. W. 2001. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. **Biological Journal of the Linnean Society**, 74: 315-338.

- Pellegrino, K. C., Rodrigues, M. T., Harris, D. J., Yonenaga-Yassuda, Y., Sites Jr., J. W. 2011. Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): Ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 6: 446-459.
- Pepper, M., Ho, S. Y., Fujita, M. K., Keogh, J. S. 2011. The genetic legacy of aridification: climate cycling fostered lizard diversification in Australian montane refugia and left low-lying deserts genetically depauperate. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 61: 750-759.
- Phillips, S. J., Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. **Ecography**, 31: 161-175.
- Pinheiro, F., Cozzolino, S., Draper, D., de Barros, F., Félix, L. P., Fay, M. F., Palma-Silva, C. 2014. Rock outcrop orchids reveal the genetic connectivity and diversity of inselbergs of northeastern Brazil. **BMC Evolutionary Biology**, 14: 49.
- Pons, J., Barraclough, T. G., Gomez-Zurita, J., Cardoso, A., Duran, D. P., Hazell, S., Kamoun, S., Sumlin, W. D., Vogler, A. P. 2006. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. **Systematic Biology**, 55: 595-609.
- Posada, D. 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. **Molecular Biology and Evolution**, 25: 1253-1256.
- Prates, I., Xue, A. T., Brown, J. L., Alvarado-Serrano, D. F., Rodrigues, M. T., Hickerson, M. J., Carnaval, A. C. 2016. Inferring responses to climate dynamics from historical demography in neotropical forest lizards. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 113: 7978-7985.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. **Genetics**, 155: 945-959.
- Purvis, A. 1996. Using interspecies phylogenies to test macroevolutionary hypotheses. Pp: 153-168. In: Harvey, Leigh, Maynard, Nee (Eds). **New Uses for New Phylogenies**. Oxford University Press, Oxford.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T. 2012. Extinction, ecological opportunity, and the origins of global snake diversity. **Evolution**, 66: 163-178.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T. 2013. Phylogenetic estimates of speciation and extinction rates for testing ecological and evolutionary hypotheses. **Trends in ecology & evolution**, 28: 729-736.
- R Development Core Team 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>.
- Rabosky, D. L. 2006a. LASER: a maximum likelihood toolkit for detecting temporal shifts in diversification rates from molecular phylogenies. **Evolutionary Bioinformatics**, 2.
- Rabosky, D. L. 2006b. Likelihood methods for detecting temporal shifts in diversification rates. **Evolution**, 60: 1152-1164.
- Rabosky, D. L. 2014. Automatic Detection of Key Innovations, Rate Shifts, and Diversity-Dependence on Phylogenetic Trees. **PLoS ONE**, 9: e89543.
- Rambaut, A., Suchard, M. A., Xie D., Drummond A. J. 2014. **Tracer v1.6**, Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Ramos-Onsins, S. E., Rozas, J. 2002. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. **Molecular biology and evolution**, 19: 2092-2100.
- Rannala, B. 2015. The art and science of species delimitation. **Current Zoology**, 61: 846-853.
- Recoder, R. S., Ribeiro, M. C., Rodrigues, M. T. 2013. Spatial variation in morphometry in *Vanzosaura rubricauda* (Squamata, Gymnophthalmidae) from open habitats of South America and its environmental correlates. **South American Journal of Herpetology**, 8: 186-197.

- Recoder, R. S., Werneck, F. P.; Teixeira Jr, M., Colli, G. R., Sites, J. W., Rodrigues, M. T. 2014. Geographic variation and systematic review of the lizard genus *Vanzosaura* (Squamata, Gymnophthalmidae), with the description of a new species. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 171: 206-225.
- Reid, N. M., Carstens, B. C. 2012. Phylogenetic estimation error can decrease the accuracy of species delimitation: a Bayesian implementation of the general mixed Yule-coalescent model. **BMC Evolutionary Biology**, 12: 196.
- Reinhardt, J., C. Lütken. 1862. Bidrag til Kundskab om Brasiliens Padder og Krybdyr. Første Afdeling Paddern og Oglerne. **Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren. Kjobenhavn**, 1861: 143-242.
- Rensch, B. 1959. **Evolution above the species level**. Columbia University Press, NY.
- Revell, L. J. 2009. Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. **Evolution**, 63: 3258-3268.
- Ribas, C. C., Aleixo, A., Nogueira, A. C., Miyaki, C. Y., Cracraft, J. 2011. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, rspb20111120.
- Ricklefs, R. E. 2007. Estimating diversification rates from phylogenetic information. **Trends in Ecology & Evolution**, 22: 601-610.
- Ricklefs, R. E. 2010. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 107: 1265-1272.
- Rodrigues, M. T. 1991a. Herpetofauna das dunas interiores do Rio São Francisco, Bahia, Brasil. I: Introdução a área e descrição de um novo gênero de Microteiideos (*Calyptommatius*) com notas sobre sua ecologia, distribuição e especiação (Sauria, teiidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, 3: 285-320.
- Rodrigues, M. T. 1991b. Herpetofauna das dunas interiores do Rio São Francisco, Bahia, Brazil. II. *Psilophthalmus*: um novo gênero de microteiideos sem pálpebra (Sauria, Teiidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, 37: 321-327.
- Rodrigues, M. T. 1996. Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. **Journal of Herpetology**, 513-523.
- Rodrigues, M. T. 2003. Herpetofauna da caatinga. In: **Ecologia e conservação da Caatinga** (Leal, I. R., & da Silva, J. M. C.) 181-236pp. Editora Universitária UFPE.
- Rodrigues, M. T. 2005. A biodiversidade dos Cerrados: conhecimento atual e perspectivas, com uma hipótese sobre o papel das matas galerias na troca faunística durante ciclos climáticos. In: Scariot, A., Silva, J. C. S., Felfili, J. M. (Ed.). **Cerrado: Ecologia, biodiversidade e conservação**, Brasília, 439 Pp.
- Rodrigues, M. T., Borges, D. M. 1997. A new species of *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae) from a relictual forest in semiarid northeastern Brazil. **Herpetologica**, 1-6.
- 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.
- Rodrigues, M. T., Pellegrino, K. C. M., Dixo M, Verdade, V. K., Pavan, D., Argolo, A. J. S., Sites Jr., J. W. 2007. A New Genus of Microteiid Lizard from the Atlantic Forests of State of Bahia, Brazil, with a New Generic Name for *Colobosaura mentalis*, and a Discussion of Relationships Among the Heterodactylini (Squamata, Gymnophthalmidae). **American Museum Novitates**, 3565: 1-27.
- Rodrigues, M. T., Cassimiro, J., Freitas, M. A., Silva, T. F. S. 2009a. A new microteiid lizard of the genus *Acratosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Serra do Sincorá, State of Bahia, Brazil. **Zootaxa**, 2013: 17-19.
- Rodrigues, M. T., Freitas, M. A., Silva, T. F. S. 2009b. New Species of Earless Lizard genus *Heterodactylus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Highlands of Chapada Diamantina, State of Bahia, Brazil. **Journal of Herpetology**, 43: 605-611.

- Rodrigues, M. T., Cassimiro, J., Pavan, D., Curcio, F. F., Verdade, V. K., Pellegrino, K. C. M. 2009c. A New Genus of Microteiid Lizard from the Caparaó Mountains, Southeastern Brazil, with a Discussion of Relationships among Gymnophthalminae (Squamata). **American Museum Novitates**, 3673: 1-27.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. **Oikos**, 65: 514-527.
- Rolland, J., Condamine, F. L., Jiguet, F., Morlon, H. 2014. Faster Speciation and Reduced Extinction in the Tropics Contribute to the Mammalian Latitudinal Diversity Gradient. **PLoS Biology**, 12: e1001775.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., Huelsenbeck, J. P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. **Systematic biology**, 61: 539-542.
- Roscito, J. G., Rodrigues, M. T. 2012. Embryonic development of the fossorial gymnophthalmid lizards *Nothobachia ablephara* and *Calyptommatus sinebrachiatus*. **Zoology**, 115: 302-318.
- Rosenblum, E. B. 2006. Convergent evolution and divergent selection: lizards at the White Sands ecotone. **The American Naturalist**, 167:1-15.
- Rull, V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. **Trends in Ecology and Evolution**, 26: 508-513.
- Saint, K. M., Austin, C. C., Donnellan, S. C., Hutchinson, M. N. 1998. C-mos, a nuclear marker useful for squamate phylogenetic analysis. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 10: 259-263.
- Santos, M. G., Nogueira, C., Giugliano, L. G., Colli, G. R. 2014. Landscape evolution and phylogeography of *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae), an endemic lizard of the Brazilian Cerrado. **Journal of Biogeography**, 41: 1506-1519.
- Siedschlag, A. C., Benozzati M. L., Passoni J. C., Rodrigues, M. T. 2010 Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calyptommatus* and *Nothobachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. **Molecular phylogenetics and evolution**, 56: 622-630.
- Simpson, G. G. 1944. **Tempo and mode in evolution**. Columbia University Press, New York.
- Sites, J. W., Marshall, J. C. 2003. Delimiting species: a renaissance issue in systematic biology. **Trends in Ecology and Evolution**, 18: 462-470.
- Smith, B. T., McCormack, J. E., Cuervo, A. M., Hickerson, M. J., Aleixo, A., Cadena, C. D., Pérez-Emán, J., Burney, C. W., Xie, X., Harvey, M. G., Faircloth, B. C., Glenn, T. C., Derryberry, E. P., Prejean, J., Fields, S., Brumfield, R. T. 2014. The drivers of tropical speciation. **Nature**, 515: 406-409.
- Solís-Lemus, C., Knowles, L. L., Ané, C. 2015. Bayesian species delimitation combining multiple genes and traits in a unified framework. **Evolution**, 69: 492-507.
- Spix, J. B. von 1825. Animalia nova sive species nova lacertarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J. B. de Spix. Lipsiae: T. O. Weigel; F. S. Hübschmanni, **Monachii**, 26 pp.
- Stephens, M., Smith, N. J., Donnelly, P. 2001. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. **The American Journal of Human Genetics**, 68: 978-989.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. **Genetics**, 123: 585-595.
- Talavera, G., Dincă, V., Vila, R. 2013. Factors affecting species delimitations with the GMYC model: insights from a butterfly survey. **Methods in Ecology and Evolution**, 4: 1101-1110.

- Templeton, A. R., K. A. Crandall, C. F. Sing. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. **Genetics**, 132: 619-633.
- Townsend, T. M., Alegre, R. E., Kelley, S. T., Wiens, J. J., Reeder, T. W. 2008. Rapid development of multiple nuclear loci for phylogenetic analysis using genomic resources: an example from Squamate reptiles. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 47: 129-142.
- Vaidya, G., D. J. Lohman, R. Meier. 2010. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multigene datasets with character set and codon information. **Cladistics**, 27: 171-180.
- Vanzolini, P. E., Ramos, A. M. M. 1977. A new species of *Colobodactylus*, with notes on the distribution of a group of stranded microteiid lizards (Sauria, Teiidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, 31: 19-47.
- Vanzolini, P. E., Williams, E. E. 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, 19: 1-176.
- Wagler, J. G. 1830. **Natürliches System der Amphibien: mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel: ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie**. JG Cotta, 354p.
- 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., Gamble, T., Colli, G. R., Rodrigues, M. T., Sites Jr, J. W. 2012. Deep Diversification And Long-Term Persistence In The South American 'Dry Diagonal': Integrating Continent-Wide Phylogeography and Distribution Modeling of Geckos. **Evolution**, 66: 3014-3034.
- Werneck, F. P., Leite, R. N., Geurgas, S. R., Rodrigues, M. T. 2015. Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropiduridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. **BMC Evolutionary Biology**, 15: 94.
- Werner, F. 1910. Über neue oder seltene Reptilien des Naturhistorischen Museums in Hamburg. ii. **Eidechsen. Jahrb. Hamburg. Wiss. Anst.**, 27: 1-46.
- Wiens, J. J. 2007. Species delimitation: new approaches for discovering diversity. **Systematic Biology**, 56: 875-878.
- 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.
- Wiens, J. J., Kuczyński, C. A. Smith, S. A. Mulcahy, D. Sites, Jr., J. W. Townsend, T. M. Reeder. T. W. 2008. Branch length, support, and congruence: testing the phylogenomic approach with 20 nuclear loci in snakes. **Systematic Biology**, 57: 420-431.
- Wiley, E. O. 1988. Vicariance biogeography. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 513-542.
- Yang, Z., Rannala, B. 2010. Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 107: 9264-9269.
- Yang, Z., Rannala, B. 2014. Unguided species delimitation using DNA sequence data from multiple loci. **Molecular Biology and Evolution**, msu279.
- Yonenaga-Yassuda, Y., Vanzolini, P. E., Rodrigues, M. T., Carvalho, C. M. 1995. Chromosome banding patterns in the unisexual microteiid *Gymnophthalmus underwoodi* and in two related sibling species (Gymnophthalmidae, Sauria). **Cytogenetic and Genome Research**, 70: 29-34.
- Zamudio, K. R., Bell, R. C., Mason, N. A. 2016. Phenotypes in phylogeography: Species' traits, environmental variation, and vertebrate diversification. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 113: 8041-8048.