

Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Departamento de Zoologia  
Pós-Graduação em Biologia Animal

**FILOGENIA E EVOLUÇÃO DE TEIIDAE (SQUAMATA:  
REPTILIA) COM ÊNFASE EM *Cnemidophorus***

**Lilian Gimenes Giugliano**

Tese apresentada ao Programa de  
Pós-Graduação em Biologia Animal  
da Universidade de Brasília, como  
requisito para a obtenção do Título  
de Doutor em Biologia Animal

Orientador: Dr. Guarino Rinaldi Colli  
Co-Orientadora: Dra. Rosane Garcia Collevatti

Brasília, Abril de 2009



Giugliano, Lilian Gimenes  
Filogenia e evolução de Teiidae (Squamata: Reptilia) com  
ênfase em *Cnemidophorus*  
234p

Tese (doutorado) – Universidade de Brasília. Instituto de  
Ciências Biológicas. Departamento de Ciências  
Fisiológicas. Pós-Graduação em Biologia Animal. Brasília,  
2009.

Orientador: Dr. Guarino Rinaldi Colli

Co-Orientadora: Dra. Rosane Garcia Collevatti

1. Sistemática 2. Biogeografia 3. Teiidae 4. *Cnemidophorus*



*“Nada é mais perigoso que a certeza de ter razão.  
É preciso idolatrar a dúvida.”  
T. Todorov*

*“Minha força não é bruta  
Não sou freira nem sou puta  
Nem toda feiticeira é corcunda  
Nem toda brasileira é bunda....”  
Rita Lee / Zélia Duncan*



*Para meus queridos pais,  
Loreny e Rodolfo e  
Para meus amados Chris e Vítor,  
fontes da minha motivação.*





## Agradecimentos

Esta Tese só foi possível devido à cooperação de diversas pessoas e instituições para os quais presto meus sinceros agradecimentos.

Ao Prof. Guarino Colli pela orientação ao mesmo tempo crítica e incentivadora, mas sem excessos. Ser sua orientada foi um desafio bastante construtivo;

À Profa. Rosane Collevatti pela oportunidade de desenvolver este trabalho, e por sua disponibilidade irrestrita e por manter sempre as portas abertas;

Ao Dr. Luciano Avila e à Dra. Mariana Morando por terem fornecido os tecidos das espécies da Argentina e por ter nos recebido com tanta hospitalidade em Puerto Madryn para o levantamento dos dados morfológicos;

Ao Prof. Antonio Sebben, por ter sempre mantido a porta do seu laboratório aberta e pelos ensinamentos fotográficos;

Ao Prof. Renato Caparroz por todas as dicas de laboratório e programas de análises;

A todos os meus colegas e amigos do trabalho, especialmente Aline, Alison, Allan, Ana Hermínia, Bernardo, Daniel Mesquita, David, Débora, Fabricius, Felipe, Fernanda, Fred, Gabriel, Gustavo, Helga, Leandro, Leonora, Marcela, Marcella, Marcelo, Mariana Caixeta, Mariana Mira, Mariana Zatz, Natan, Rebeca, Renan e Roger pela ajuda e adorável convívio;

Ao Prof. Alexandre Araújo e à Dra. Ana Hermínia Soares pela ajuda na coleta de *C. littoralis* em Barra de Maricá;

À Prof. Rejane Maria da Silva, ao Breno de Souza e à Annelise D´Angiolella pelo apoio na coleta de *C. abaetensis*;

Ao Sr. Fernando Simal por ter gentilmente coletado e enviado amostras de *C. murinus* de Bonaire;

À Juliana Zanotelli e a todo o pessoal do sul por ter coletado e me enviado espécimes de *C. vacariensis*;

À Fernanda Werneck pela ótima cooperação no estudo dos *Kentropyx*;

Às coleções zoológicas da *University of Texas at Arlington* e da *California Academy of Sciences* por terem emprestado espécimes para a análise morfológica;

Aos amigos Leonora, Leandro e Natan e Marcelo pelas discussões filogenéticas e pela eterna disponibilidade em ajudar;

Às minhas eternas amigas Simone, Kelly, Adriana e Sílvia pela amizade e carinho;

Aos meus amigos Márcia e Luzitano pelos memoráveis bate-papos;

Ao meu irmão, Rogério, e a minha cunhada, Janaína, pelo convívio amigo durante estes anos;

À minha querida avó Thereza por todo o carinho;

À Dona Carminha, ao Seu Ademir e ao Leonardo pela compreensão, carinho, disponibilidade e pela inestimável ajuda com o Vítor. Dona Carminha a sua disponibilidade e ajuda foram essenciais para esta Tese;

Aos meus queridos pais, Loreny e Rodolfo, pelo incentivo, ajuda em muitos aspectos e por sempre me oferecer um porto seguro nas horas mais difíceis. A vocês agradeço, principalmente, o tempo investido, apoio incondicional e o todo afeto que me permitiram amadurecer e buscar o meu caminho.

Ao meu amado esposo e companheiro, Christiano, pelo carinho, incentivo, apoio, ajuda e por ter acreditado em mim (sempre bem mais do que eu mesma). O seu caráter e a forma dedicada em que você trata todos os assuntos é um grande exemplo para mim. Esta Tese não seria possível sem o seu apoio.

Ao meu adorado filho, Vítor, por me fazer lembrar da beleza das coisas simples, me trazer maturidade e força para enfrentar dificuldades, me fazer repensar meus valores e por ter sempre sido muito bonzinho, um verdadeiro rapazinho, nas minhas ausências.

Agradeço também ao CNPq pelo apoio financeiro e pela bolsa de doutoramento e as Universidade de Brasília e Universidade Católica de Brasília pelo apoio logístico.

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS E TABELAS .....	I
RESUMO .....	VII
ABSTRACT .....	IX
INTRODUÇÃO GERAL .....	1
CAPÍTULO I - DATAÇÃO MOLECULAR E ANÁLISE DAS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE OS GÊNEROS DE TEIIDAE (SQUAMATA) INFERIDAS A PARTIR DE DADOS MOLECULARES E MORFOLÓGICOS .....	1
INTRODUÇÃO.....	7
MATERIAL E MÉTODOS.....	10
<i>Amostras e seqüenciamento do DNA</i> .....	10
<i>Alinhamento e análise filogenética</i> .....	11
<i>Análise combinada DNA e morfologia</i> .....	12
<i>Datação molecular</i> .....	12
<i>Análise de dispersão-vicariância</i> .....	13
RESULTADOS .....	14
<i>Filogenia molecular</i> .....	14
<i>Evidência total: DNA e morfologia</i> .....	16
<i>Datação molecular</i> .....	16
<i>Análise de dispersão-vicariância</i> .....	16
DISCUSSÃO.....	17
<i>Relação filogenética entre os gêneros de Teiidae</i> .....	17
<i>Evolução de Teiidae</i> .....	19
CAPÍTULO II - FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DE <i>Kentropyx</i> (SQUAMATA: TEIIDAE).....	36

INTRODUÇÃO.....	39
MATERIAL E MÉTODOS.....	42
<i>Dados morfológicos</i> .....	42
<i>Dados moleculares</i> .....	44
<i>Análise filogenética</i> .....	45
<i>Datação Molecular</i> .....	46
<i>Análise de dispersão-vicariância</i> .....	47
RESULTADOS .....	47
<i>Filogenia a partir dos dados morfológicos</i> .....	47
<i>Filogenia a partir dos dados moleculares</i> .....	48
<i>Análise combinada: morfologia + DNA</i> .....	49
<i>Datação molecular</i> .....	50
<i>Análise de dispersão-vicariância</i> .....	50
DISCUSSÃO.....	51
CAPÍTULO III – DESCRIÇÃO UMA NOVA ESPÉCIE DE <i>Cnemidophorus</i> (SQUAMATA: TEIIDAE) DA REGIÃO DO JALAPÃO. ....	70
CAPÍTULO IV - ANÁLISE DAS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE AS ESPÉCIES DE “CNEMIDOPHORINOS” (SQUAMATA, TEIIDAE) E SUA IMPLICAÇÃO NA COMPREENSÃO DA ORIGEM, EVOLUÇÃO E BIOGEOGRAFIA DO GRUPO.....	76
INTRODUÇÃO.....	79
CONCLUSÕES.....	117
ANEXO I.....	137
ANEXO II .....	151
ANEXO III.....	171

ANEXO IV .....	175
ANEXO V .....	221
ANEXO VI.....	231



## LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Tabela 1. Lista de espécies, localidades, coleções e número de acesso no GenBank.....	24
Tabela 2. Parâmetros do modelo de substituição selecionado pelo ModelTest para as regiões 12S e 16S.....	26
Figura 1. Número acumulativo de espécies descritas de <i>Cnemidophorus</i> e <i>Aspidoscelis</i> ao longo dos anos.....	29
Figura 2. Filogenia de Teiidae inferida a partir das seqüências de DNA mitocondrial 12S. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos <i>bootstrap</i> e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades <i>a posteriori</i> .....	30
Figura 3. Filogenia de Teiidae inferida a partir das seqüências de DNA mitocondrial 16S. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos <i>bootstrap</i> e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades <i>a posteriori</i> .....	31
Figura 4. Filogenia de Teiidae inferida a partir das seqüências de DNA mitocondrial 12S e 16S. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos <i>bootstrap</i> e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades <i>a posteriori</i> .....	32
Figura 5. Filogenia de Teiidae inferida a partir da combinação de dados morfológicos e moleculares (12S+16S). (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos <i>bootstrap</i> e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida	

por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades <i>a posteriori</i> .....	33
Figura 6. Cronograma da evolução dos Teiidae baseado na combinação de dados moleculares (12S+16S), com os tempos de divergência estimados por métodos Bayesianos. As barras representam a média do tempo de divergência $\pm$ desvio padrão.....	34
Figura 7. Duas reconstruções mais parcimoniosas da distribuição ancestral para cada nó obtida por análise de dispersão-vicariância utilizando as quatro principais áreas geográficas e o cladograma baseado em evidência total (molecular+morfológico). As setas indicam eventos de dispersão e as barras verticais indicam eventos de vicariância. C: América do Sul <i>cis</i> -Andina; I: Antilhas; N: América Central e do Norte; T: América do Sul <i>trans</i> -Andino.....	35
Tabela 3. Caracteres merísticos das oito espécies de <i>Kentropyx</i> . Os valores indicam média $\pm$ desvio padrão, com a amplitude entre parênteses.....	57
Tabela 4. Lista de espécies, localidades, coleções e número de acesso no GenBank.....	60
Tabela 5. Parâmetros do modelo de substituição selecionado pelo ModelTest para as regiões 12S e 16S.....	62
Figura 8. Áreas geográficas usadas na análise de dispersão vicariância. A: Escudo das Guianas; B: Bacia Amazônica; C: Mata Atlântica; D: Escudo Central Brasileiro; E: Bacia do Chaco-Paraná.....	65
Figura 9. Filogenia de <i>Kentropyx</i> inferida a partir dos dados morfológicos. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos <i>bootstrap</i> e Bremer, respectivamente. Os valores de Bremer não são absolutos porque eles foram	



divididos por 999. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.....66

Figura 10. Filogenia de *Kentropyx* inferida a partir das seqüências de DNA

mitocondrial 12S. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.....67

Figura 11. Filogenia de *Kentropyx* inferida a partir das seqüências de DNA mitocondrial

16S. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.....68

Figura 12. Filogenia de *Kentropyx* inferida a partir da análise molecular combinada

(12S+16S). (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.....69

Figura 13. Filogenia de *Kentropyx* inferida a partir da combinação de dados

morfológicos e moleculares (12S+16S). (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.....70

Figura 14. Cronograma de *Kentropyx* baseado na topologia obtida pela combinação dos

dados moleculares e morfológicos, com os tempos de divergência estimados a

partir da abordagem Bayesiana. As barras representam a média do tempo de divergência $\pm$ desvio padrão.....	71
Figura 15. Duas reconstruções mais parcimoniosas da distribuição ancestral para cada nó obtidas por análise de dispersão-vicariância utilizando as cinco áreas indicadas na Fig. 8 e o cladograma por MP baseado em evidência total (molecular+morfológico). As setas indicam eventos de dispersão e as barras verticais indicam eventos de vicariância.....	72
Tabela 6. Parâmetros do modelo de substituição selecionado pelo ModelTest para as regiões 12S e 16S.....	103
Tabela 7. Caracteres merísticos das espécies de “cnemidophorinos”. Os valores indicam média $\pm$ desvio padrão.....	104
Figura 16. Filogenia dos "cnemidophorinos" inferida a partir do conjunto de caracteres morfológicos. (A) Consenso estrito das 270 árvores mais parcimoniosas encontradas com os valores de suporte dos ramos <i>bootstrap</i> e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana com os valores de probabilidades <i>a posteriori</i> .....	110
Figura 17. Filogenia dos "cnemidophorinos" inferida a partir da combinação das seqüências de DNA mitocondrial 12S e 16S. (A) Consenso estrito das duas árvores mais parcimoniosas encontradas com os valores de suporte dos ramos <i>bootstrap</i> e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana com os valores de probabilidades <i>a posteriori</i> .....	111
Figura 18. Filogenia dos "cnemidophorinos" inferida a partir da seqüência de DNA nuclear c-mos. (A) Consenso estrito das 65 árvores mais parcimoniosas encontradas com os valores de suporte dos ramos <i>bootstrap</i> e Bremer,	

respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana com os valores de probabilidades *a posteriori*.....112

Figura 19. Filogenia dos "cnemidophorinos" inferida a partir da combinação das seqüências de DNA mitocondrial 12S e 16S e nuclear c-mos. (A) Consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas encontradas com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana com os valores de probabilidades *a posteriori*.....113

Figura 20. Filogenia dos "cnemidophorinos" inferida a partir da combinação de dados morfológicos e moleculares (12S+16S+c-mos). (A) Consenso estrito das 6 árvores mais parcimoniosas encontradas com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana com os valores de probabilidades *a posteriori*.....114

Figura 21. Consenso estrito das seis árvores mais parcimoniosas encontradas pela análise de evidência total apresentando a localidade de cada táxon e a delimitação dos grupos bem suportados. A: Antilhas; Am: Bacia Amazônica; At: Mata Atlântica; B: Escudo Central Brasileiro; G: Escudo das Guianas; L: Região Litorânea (restingas, dunas); N: América do Norte e Central; S: Bacia do Chaco-Paraná e Sul da América do Sul (até a Patagônia).....115

Figura 22. Cronograma da evolução dos "cnemidophorinos" baseado na combinação dos dados moleculares (12S+16S+c-mos), com os tempos de divergência estimados por métodos bayesianos. As barras representam a média do tempo de divergência  $\pm$  desvio padrão.....116



## RESUMO

Este estudo visa à busca de uma melhor compreensão da filogenia, biogeografia e diversidade de Teiidae. O primeiro capítulo apresenta uma análise das relações filogenéticas entre os gêneros de Teiidae baseada em dados moleculares e morfológicos. O resultado da análise combinada total corrobora o monofiletismo de Tupinambinae, Teiinae e “cnemidophorinos”. É apresentada, também, uma proposta de cenário evolutivo para o grupo baseada na datação molecular, análise de áreas ancestrais, registro fóssil, distribuição geográfica atual dos gêneros e nas mudanças ambientais e geológicas ocorridas no Terciário. De acordo com este cenário, (1) todos os gêneros atuais de Teiidae, com exceção de *Aspidoscelis*, se originaram por isolamento na América do Sul, (2) a maioria dos gêneros de Teiidae se originou durante o Eoceno e (3) os *Cnemidophorus* se originaram na América do Sul e, posteriormente, algumas populações dispersaram para a América Central no Mioceno. O segundo capítulo apresenta uma reconstrução das relações filogenéticas de *Kentropyx* baseada em dados de DNA mitocondrial e morfologia e uma avaliação dos cenários biogeográficos suportada pela análise das áreas ancestrais e pela datação molecular por métodos bayesianos. Nossos resultados indicam a existência de três grupos monofiléticos em *Kentropyx*, sendo *K. striata* a primeira a divergir em oposição a propostas anteriores. Além disso, a análise do tempo de divergência indica que *Kentropyx* deve ter se originado no Eoceno/Oligoceno e, portanto, a “Hipótese dos Refúgios Pleistocênicos” teve pouca influência na diversificação das espécies do grupo. Baseado na análise das áreas ancestrais e na datação molecular, é sugerido um ancestral savânico para o grupo e que eventos históricos do Terciário promoveram a diferenciação do gênero. O terceiro capítulo trata da descrição de uma nova espécie de *Cnemidophorus* do complexo *ocellifer* encontrada no Jalapão, na região nordeste do Cerrado. Finalmente, o quarto

capítulo trata das relações filogenéticas de *Cnemidophorus* baseadas na combinação de dados moleculares e morfológicos, incluindo os demais “cnemidophorinos” como grupo interno. O tempo de divergência entre as espécies é estimado por métodos bayesianos. Os resultados desse capítulo indicam que (1) as espécies de “cnemidophorinos” formam oito grupos monofiléticos, (2) *Aspidoscelis* e *Kentropyx* são monofiléticos, (3) *Cnemidophorus* e *Ameiva* são parafiléticos, (4) a origem dos grupos ocorreu principalmente durante o Oligoceno e a diversificação dentro dos grupos ocorreu principalmente durante o Mioceno, (5) *C. parecis* é mais aparentado com *Ameiva* do continente do que com as demais espécies de *Cnemidophorus* e (6) a diversificação do complexo *lemniscatus* ocorreu no Mioceno, não tendo sido, portanto, fortemente influenciada pelas flutuações climáticas do Quaternário como proposto anteriormente.

## ABSTRACT

This study aims to improve the knowledge of phylogeny, biogeography and diversity of Teiidae. The first chapter provides an analysis of phylogenetic relationships among teiid genera based on molecular and morphological data. The total combined analysis corroborated the monophyly of Tupinambinae, Teiinae, and “cnemidophorines”. We present an evolutionary scenario for Teiidae, based on molecular dating of evolutionary events using Bayesian methods, ancestral areas analysis, the fossil record, the geographic distribution of genera, and environmental and geologic changes during the Tertiary. According to this scenario, (1) all current teiid genera, except *Aspidoscelis*, originated in isolation in South America, (2) most teiid genera originated during the Eocene, a period characterized by savanna expansion in South America, and (3) *Cnemidophorus* originated in South America, after which some populations dispersed to Central America during the Late Miocene. The second chapter presents a reconstruction of phylogenetic relationships among species of *Kentropyx*, based on morphology and mitochondrial DNA data, and evaluated biogeographic scenarios based on ancestral areas analyses and molecular dating by Bayesian methods. Our results showed that *Kentropyx* comprises three monophyletic groups, with *K. striata* occupying a basal position in opposition to previous suggestions of relationships. Additionally, Bayesian analysis of divergence time suggested that *Kentropyx* may have originated during the Tertiary (Eocene/Oligocene) and the “Pleistocene Refuge Hypothesis” may not explain the species diversification. Based on ancestral reconstruction and molecular dating, we argued that a savanna ancestor is more likely and that historical events during the Tertiary of South America promoted the differentiation of the genus. The third chapter deals with the description of a new species of *Cnemidophorus* found in Jalapão in the northeast Cerrado biome. Finally, the

fourth chapter deals with an analysis of the phylogenetic relationships of *Cnemidophorus* based on a combination of mitochondrial and nuclear DNA sequences and morphological data, including others “cnemidophorines” as internal group. The divergence time among species was estimated by Bayesian methods. The results of this chapter indicate that (1) “cnemidophorines” includes eight monophyletic groups, (2) *Aspidoscelis* and *Kentropyx* are monophyletic, (3) *Cnemidophorus* and *Ameiva* are paraphyletic, (4) the origin of the group occurred mainly during Oligocene and diversification within the group occurred mainly during the Miocene, (5) *C. parecis* is more closely related to *Ameiva* from the continent than to other species of *Cnemidophorus* and (6) diversification of the *lemniscatus* complex occurred during the Miocene and, therefore, was not strongly influenced by Quaternary climatic fluctuations as previously proposed.



## INTRODUÇÃO GERAL

A análise filogenética tem grande importância para a melhor compreensão de questões de muitas áreas da biologia. A contribuição da filogenia tem especial relevância para áreas como ecologia, biogeografia e, principalmente, para a conservação, inclusive com o desenvolvimento de *frameworks* quantitativos utilizando informações filogenéticas para avaliar prioridades para a conservação da biodiversidade (Wanntorp et al. 1990, Riddle e Hafner 1999, Soltis et al. 1999, Barker 2002). De maneira geral, quatro áreas da sistemática podem contribuir para a conservação: o conceito e a definição das espécies, a identificação de linhagens valiosas para a conservação, o estabelecimento de prioridades de conservação e a avaliação dos efeitos da hibridização na conservação de espécies raras (Soltis et al. 1999).

Este estudo visa uma melhor compreensão da filogenia, biogeografia e diversidade de Teiidae. Atualmente 52 espécies dessa família se encontram na lista vermelha da IUCN (IUCN, 2009), sendo 46 espécies de *Aspidoscelis*, quatro de *Ameiva*, além de *Cnemidophorus vanzoi* e *Callopistes maculatus*. A Lista Nacional das Espécies da Fauna Brasileira Ameaçadas de Extinção (Machado et al. 2008) inclui quatro espécies de *Cnemidophorus* (*C. littoralis*, *C. abaetensis*, *C. vacariensis* e *C. nativo*). Além disso, a crescente descoberta da diversidade deste grupo indica que ainda há muitas espécies a serem descritas. Na Fig. 1 pode-se observar o acumulativo do número de espécies descritas *Cnemidophorus* e *Aspidoscelis* (*sensu* Reeder (2002)) desde 1758, ano da descrição da primeira espécie do grupo. É interessante observar que, no caso das espécies de *Cnemidophorus* (encontrado estritamente na América do Sul e Antilhas), mais da metade foi descrita a partir da década de 90.

No primeiro capítulo são analisadas as relações filogenéticas entre os dez gêneros da família Teiidae, baseadas em dados moleculares (mtDNA 12S e 16S) e

morfológicos. O tempo de divergência entre os clados foi estimado utilizando métodos bayesianos de datação molecular e as áreas ancestrais foram inferidas por análise de dispersão-vicariância. A partir do resultado dessas análises a hipótese de cenário evolutivo de Presch (1974) foi reavaliada e uma nova proposta foi formulada.

O segundo capítulo trata da análise filogenética entre as espécies de *Kentropyx*, também, baseada em dados moleculares e morfológicos. A estimativa do tempo de divergência entre os clados foi feita por métodos bayesianos de relógio molecular relaxado e as áreas ancestrais foram inferidas por uma análise de dispersão-vicariância. A partir do resultado destas análises, a hipótese de cenário evolutivo de Gallagher e Dixon (1980, 1992) foi reavaliada e uma nova proposta foi formulada. Os resultados deste capítulo foram publicados junto com dados ecológicos de reprodução obtidos por F. P. Werneck, primeira autora do artigo. Entretanto, só foram apresentados os resultados referentes a filogenia e biogeografia do gênero, trabalho de minha primeira autoria.

O terceiro capítulo trata da descrição de uma nova espécie de *Cnemidophorus* do complexo *ocellifer* encontrada na região do Jalapão no nordeste do bioma Cerrado. Esta descrição foi baseada no exame dos caracteres de foliose e coloração de 51 indivíduos e na comparação com as demais espécies de *Cnemidophorus* do mesmo complexo. Este capítulo apresenta, também, dados ecológicos e da morfometria da nova espécie.

Por fim, o quarto capítulo trata da análise das relações filogenéticas de *Cnemidophorus* baseada na combinação de dados de mtDNA (12S e 16S), DNA nuclear (c-mos) e morfológicos, incluindo os demais “cnemidophorinos” como grupo interno devido a trabalhos anteriores indicarem o parafiletismo do gênero (Reeder et al. 2002, Giugliano et al. 2006). O tempo de divergência entre as espécies foi estimado por métodos bayesianos e com base nos resultados dessas análises e na distribuição atual das espécies do grupo foi proposto um cenário evolutivo para *Cnemidophorus*.

## OBJETIVOS

1. Analisar as relações filogenéticas entre os gêneros de Teiidae baseado na combinação de dados de mtDNA (12S e 16S) e morfológicos;
2. Realizar uma datação molecular e análise de dispersão-vicariância de Teiidae;
3. Testar a hipótese do cenário evolutivo de (Presch 1974) para os gêneros de Teiidae, baseado na filogenia, datação molecular e análise biogeográfica realizadas nesta Tese;
4. Propor um cenário evolutivo para Teiidae com base na hipótese filogenética obtida, na datação molecular, na análise de dispersão-vicariância, no registro fóssil e na distribuição atual dos gêneros;
5. Analisar as relações filogenéticas entre as espécies de *Kentropyx* baseado na combinação de dados de mtDNA (12S e 16S) e morfológicos;
6. Realizar uma datação molecular e análise de dispersão-vicariância de *Kentropyx*;
7. Testar a hipótese do cenário evolutivo de Gallagher (1980, 1992) para a evolução de *Kentropyx* baseado na filogenia, datação molecular e análise biogeográfica realizadas nesta Tese;
8. Propor um cenário evolutivo para *Kentropyx*, com base na hipótese filogenética obtida, na datação molecular, na análise de dispersão-vicariância e na distribuição atual das espécies;
9. Descrever uma nova espécie de *Cnemidophorus* encontrada na região do Jalapão, no nordeste do Cerrado;
10. Analisar as relações filogenéticas entre as espécies de *Cnemidophorus* baseado na combinação de dados de mtDNA (12S e 16S) e morfológicos, incluindo os demais “cnemidophorinos” como grupo interno, devido a trabalhos anteriores indicarem o parafiletismo do gênero (Reeder et al. 2002, Giugliano et al. 2006);

11. Realizar uma datação molecular das divergências entre as espécies de *Cnemidophorus*;
12. Testar o monofiletismo de *Cnemidophorus* e dos complexos (grupos fenéticos) propostos para este gênero;
13. Testar a hipótese do cenário evolutivo de Cole e Dessauer (1993) para a evolução das espécies de *Cnemidophorus* do complexo *lemniscatus*, baseado na filogenia e datação molecular realizadas nesta Tese;
14. Propor um cenário evolutivo para *Cnemidophorus*, com base na hipótese filogenética obtida, na datação molecular e na distribuição atual das espécies.

CAPÍTULO I - DATAÇÃO MOLECULAR E ANÁLISE DAS RELAÇÕES  
FILOGENÉTICAS ENTRE OS GÊNEROS DE TEIIDAE (SQUAMATA)  
INFERIDAS A PARTIR DE DADOS MOLECULARES E MORFOLÓGICOS

Giugliano, L. G., Collevatti, R. G, Colli, G. R. (2007) Molecular dating e phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics e Evolution* 45: 168–179.  
(Anexo I)



## INTRODUÇÃO

A família Teiidae (*sensu* Presch 1974) é composta por dez gêneros: *Ameiva*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, *Callopistes*, *Crocodylurus*, *Dicrodon*, *Dracaena*, *Kentropyx*, *Teius* e *Tupinambis*. Os representantes atuais do grupo são restritos ao Novo Mundo e se distribuem desde o nordeste dos Estados Unidos até a Argentina (Krause 1985, Pough et al. 1998). *Callopistes*, *Crocodylurus*, *Dicrodon*, *Dracaena*, *Kentropyx*, *Teius* e *Tupinambis* são restritos à América do Sul (Krause 1985). *Cnemidophorus* e *Ameiva* também são encontrados nas Antilhas, sendo que a distribuição de *Ameiva* abrange também a América Central até o sul dos EUA. *Aspidoscelis* é encontrado desde os EUA até o noroeste da Costa Rica (Reeder et al. 2002). *Aspidoscelis* ressurgiu recentemente baseado no trabalho de Reeder et al. (2002) uma vez que caracteres de seqüências de mtDNA, aloenzimas e morfologia indicaram que *Cnemidophorus* é parafilético (Reeder et al. 2002), sendo as espécies sul americanas são filogeneticamente mais próximas a *Kentropyx* e *Ameiva* que o táxon norte americano (Reeder et al. 2002, Giugliano et al. 2006).

Boulenger (1885) dividiu Teiidae (*lato sensu*) em quatro grupos, baseado na morfologia externa. O Grupo I se caracteriza pela ausência de escamas frontonasais separando as placas nasais anteriores, membros bem desenvolvidos e tamanho corporal de médio a grande. Este grupo ficou conhecido como "macroteídeos" e atualmente são os únicos elementos de Teiidae (*sensu* Presch (1974)). Os Grupos II, III e IV de Boulenger formam hoje a família Gymnophthalmidae (Presch, 1983). Esta modificação se baseou em dados de osteologia (Presch 1974) e está de acordo com os dados de morfologia externa (Vanzolini e Valencia 1965), cariótipo (Gorman 1970), musculatura (Rieppel 1980) e morfologia do cérebro (Northcutt 1978). Apesar de amplamente aceita, essa divisão de Teiidae continua em debate (Harris 1985, Myers e Donnelly 2001).

Diversos esforços foram feitos para esclarecer as relações filogenéticas dentro de Teiidae. Dados osteológicos (Presch 1974, 1983, Veronese e Krause 1997), de morfologia externa (Vanzolini e Valencia 1965) e do cariótipo (Gorman 1970) indicaram dois grupos monofiléticos: Teiinae, composto por *Cnemidophorus*, *Ameiva*, *Aspidoscelis*, *Kentropyx*, *Teius* e *Dicrodon* e Tupinambinae, composto por *Tupinambis*, *Callopiestes*, *Dracaena* e *Crocodylurus* (Presch 1983). Entretanto, uma análise filogenética baseada na musculatura do crânio não corrobora o monofiletismo dos dois grupos e indica que Teiidae só é monofilética caso *Pantodactylus* (Gymnophthalmidae) seja incluído (Moro e Abdala 2000). A análise combinada de caracteres osteológicos, de morfologia externa, do hemipênis, da língua e da ultraestrutura do espermatozóide corrobora a existência de dois grupos, com a transferência de *Callopiestes* para Teiinae (Teixeira 2003).

As relações filogenéticas dentro de Teiinae e Tupinambinae encontradas na literatura são ainda mais discordantes. Análises baseadas nos cromossomos (Gorman 1970) e na morfologia externa (Vanzolini e Valencia 1965) indicaram *Tupinambis* e *Dracaena* como grupos irmãos. Entretanto, uma análise de dados osteológicos (Presch 1974) indicou *Tupinambis* e *Crocodylurus* como gêneros irmãos. A análise combinada dos dados tradicionais com a ultraestrutura do espermatozóide resultou em um cladograma divergente dos anteriores, indicando que *Crocodylurus* e *Dracaena* são mais aparentados (Teixeira 2003). Dentro de Teiinae, a maioria dos trabalhos indica um grupo monofilético composto por *Ameiva*, *Cnemidophorus*, *Aspidoscelis* e *Kentropyx*, (conhecidos como "cnemidophorinos"). A posição filogenética de *Teius* e *Dicrodon* é incerta (Vanzolini e Valencia 1965, Gorman 1970, Presch 1974, Teixeira 2003).

Em torno de 16 gêneros fósseis de Teiidae do Cretáceo são conhecidos na América do Norte (Estes 1964, Denton Jr e O'Neill 1995, Nydam 2002, Winkler et al.



1990, Nydam e Cifelli 2005). Estes (1983) incluiu três desses gêneros nas subfamílias atuais, *Leptochamops* e *Meniscognathus* em Teiinae e *Chamops* em Tupinambinae, indicando uma divergência antiga entre os grupos. Entretanto, a análise filogenética incluindo diversos grupos fósseis concluiu que esses três gêneros formam um grupo irmão das subfamílias viventes e, portanto, devem ser incluídas em uma outra subfamília, Chamopsiinae (Denton Jr e O'Neill 1995). Portanto, o fóssil conhecido mais antigo pertencente às subfamílias atuais foi encontrado na América do Sul e data do Paleoceno (Estes e Báez 1985, Denton Jr e O'Neill 1995). Fósseis do Cretáceo de um outro grupo, Polyglyphanodontinae, foram descritos no deserto da Mongólia (Sulimski 1972, 1978, Gao e Norell 2000) e Romênia (Folie e Codrea 2005), indicando uma ampla distribuição do grupo nesse período. Assim, os Teiidae provavelmente colonizaram a América do Sul próximo da transição K-T (Presch 1974). Os fósseis mais antigos representando gêneros atuais datam do Mioceno, incluindo os gêneros sul-americanos *Tupinambis* e *Dracaena* (Estes 1961, Estes e Báez 1985, Krause 1985), e o reaparecimento dos teídeos na América do Norte depois de um grande hiato desde o Cretáceo (Estes 1964, Estes e Báez 1985). Savage (1966, 1982) sugeriu que a separação entre a América do Norte e Sul no final do Cretáceo e início do Paleoceno dividiu a distribuição do ancestral comum de *Ameiva* e *Cnemidophorus*, levando à diferenciação dos *Cnemidophorus* no norte e dos *Ameiva* no sul. O fechamento do Istmo do Panamá durante o Plioceno permitiu a migração dos *Cnemidophorus* para o sul e dos *Ameiva* para o norte (Savage 1966, 1982). A análise filogenética a partir de dados osteológicos indicou que *Cnemidophorus* e *Ameiva* são grupos irmãos, corroborando a proposta de Savage (Presch 1974). Em resumo, os estudos anteriores indicam que os gêneros atuais de Teiidae se originaram entre o Paleoceno e o Mioceno quando a América do Sul estava isolada da América Central e do Norte (Presch 1974).

O presente estudo consiste na análise filogenética de Teiidae baseado em seqüências de DNA mitocondrial 12S e 16S e uma datação molecular por métodos bayesianos (Kishino et al. 2001, Thorne e Kishino 2002). Também foi realizada uma análise filogenética combinada com a adição de caracteres morfológicos e ultraestruturais obtidos em Teixeira (2003). Por fim, nós propusemos um novo cenário biogeográfico para a evolução de Teiidae baseado na análise das áreas ancestrais.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Amostras e seqüenciamento do DNA*

Neste trabalho foram incluídas onze espécies representando os dez gêneros da família Teiidae e *Cercosaura ocellata* (Gymnophthalmidae) que foi utilizada como grupo externo. A análise foi baseada nas seqüências das regiões 12S e 16S do DNA mitocondrial previamente publicadas no GenBank (NCBI, 2009) e obtidas por seqüenciamento automático (Tabela 1)

O DNA genômico foi extraído a partir de amostras de fígado preservadas em etanol absoluto utilizando-se o kit Dneasy™ Tissue (QIAGEN). Fragmentos das regiões 12S ( $\pm 350$ pb) e 16S ( $\pm 500$ pb) do DNA mitocondrial foram amplificados por PCR utilizando os iniciadores 12Sa, 12Sb, 16SaR e 16Sd e as condições de reação descritas por Reeder (1995).

As reações de seqüenciamento foram realizadas utilizando o DYEnamic™ ET terminator cycle sequencing kit (Amersham Pharmacia Biotech, Sweden). As seqüências dos produtos da reação de PCR foram analisadas em um seqüenciador automatizado de DNA ABI Prism 377 (Applied Biosystems, CA), em condições padronizadas pelo fabricante. Todos os fragmentos amplificados foram seqüenciados nos dois sentidos (senso e anti-senso). Os cromatogramas das seqüências senso e anti-

senso foram analisados e editados para a obtenção da fita consenso no programa BioEdit 5.09 (Hall, 1999). Quando possível, dois indivíduos da mesma localidade foram seqüenciados para o controle de contaminação do seqüenciamento.

#### *Alinhamento e análise filogenética*

Foi realizado o alinhamento múltiplo das seqüências pelo programa MALIGN 2.7 (Wheeler e Gladstein, 1994) baseado no critério de otimização (parcimônia) da árvore filogenética de menor custo. O custo utilizado para os *indels* internos (2) foi o dobro do utilizado para a inserção dos *indels* das extremidades (1). O mesmo peso ou custo foi utilizado para transições e transversões. Para a análise de máxima parcimônia (MP) todos os caracteres receberam o mesmo peso. A análise foi feita independentemente para cada gene e de forma combinada por MP usando o PAUP\* v.4.0b10 (Swofford 1999) e por métodos bayesianos usando o MrBayes v.3.0b4 (Huelsenbeck e Ronquist 2001). Para análise de MP, foi utilizado o algoritmo de busca *branch-and-bound* e os *indels* foram codificados como uma quinta base (Giribet e Wheeler 1999). O suporte de cada clado resultante das análises por MP foi acessado por *bootstrap*, com 1000 replicações (Felsenstein 1985), e pelo índice de Bremer (Bremer 1994), usando os programas MacClade 4.0 (Maddison e Maddison 1999) e PAUP. Clados com valores de *bootstrap* maiores de 70% e com índice de decaimento Bremer a partir de quatro foram considerados bem suportados (Felsenstein 1985, Hillis e Bull 1993). Para a análise bayesiana foi utilizado o modelo de evolução mais apropriado para cada região inferido pelo programa ModelTest por hLRTs (*Hierarchical Likelihood Ratio Tests*) (Posada e Crandall 1998). Na análise conjunta, cada região foi analisada seguindo o seu melhor modelo evolutivo. Como em nenhum dos modelos disponíveis no Modeltest 3.7 consideram os *indels* como um estado de caractere, esses foram excluídos da análise do modelo evolutivo da seqüência e da análise filogenética bayesiana. A análise bayesiana

se iniciou gerando árvores aleatórias e procedeu por  $2,0 \times 10^6$  gerações. As árvores foram amostradas a cada 100 gerações, produzindo um total de 20000 árvores. A variação do logaritmo da verossimilhança ao longo das gerações foi analisada graficamente para a detecção da fase estacionária. Todas as árvores geradas antes da fase estacionária foram descartadas da análise por serem consideradas amostras que não contém informações úteis a respeito dos parâmetros. Para cada análise, duas corridas independentes foram conduzidas. A frequência de cada clado na árvore de consenso da maioria da fase estacionária das duas corridas independentes representa a probabilidade *a posteriori* de cada nó (Huelsenbeck e Ronquist 2001).

#### *Análise combinada DNA e morfologia*

A análise filogenética de evidência total foi realizada pela combinação dos dados moleculares com 163 caracteres morfológicos (Teixeira 2003), que incluem a ultraestrutura do espermatozóide, a osteologia, a morfologia externa e os caracteres da língua e do hemipênis. Os caracteres qualitativos (133) não foram ordenados para a análise. Os caracteres quantitativos (30) foram codificados pelo método *gap coding* (Archie, 1985), utilizando meio desvio padrão como ponto de corte e foram considerados ordenados para a análise. A análise filogenética desse conjunto de dados foi realizada da mesma forma descrita nos itens anteriores sendo que para os caracteres qualitativos foi utilizado o *standard model*, que considera probabilidades iguais para qualquer mudança de estado de caractere. Já para os caracteres quantitativos foi escolhido o *ordered model*.

#### *Datação molecular*

O tempo de divergência foi estimado no programa MULTIDISTRIBUTE (Thorne et al. 1998, Kishino et al. 2001, Thorne e Kishino 2002) com base na abordagem bayesiana do relógio molecular relaxado. Este programa permite a incorporação de múltiplos

pontos de calibração temporal e leva em consideração tanto as incertezas moleculares quanto as paleontológicas para estimar a variância do tempo de divergência. Para essa análise foi utilizada a topologia consenso obtida por análise bayesiana com os dois conjuntos de dados moleculares. O registro fóssil foi utilizado para a calibração do tempo mínimo de divergência em três pontos da hipótese filogenética: (1) a origem da linhagem dos Teiidae vivente há 65 milhões de anos (Ma) (Estes e Báez 1985), (2) o fóssil mais antigo de *Tupinambis* do Mioceno (24 Ma) para calibrar a divergência de *Tupinambis* dos demais Tupinambinae (Estes 1961, Estes e Báez 1985) e (3) o fóssil mais antigo de *Cnemidophorus* do Mioceno tardio (Estes e Tihen 1964) (5Ma), para calibrar a origem dos "cnemidophorinos" (*Ameiva* + *Cnemidophorus* + *Kentropyx*). O fóssil mais antigo de *Cnemidophorus* foi utilizado para calibrar o grupo "cnemidophorinos" porque não existem características osteológicas derivadas que possibilitem a distinção de fósseis dos gêneros deste grupo (Vanzolini e Heyer 1985). Inclusive Estes (1964) reconhece que não é morfologicamente possível afirmar se o fóssil encontrado é *Ameiva* ou *Cnemidophorus*. Optou-se em classificar como *Cnemidophorus* devido à ausência atual de *Ameiva* em Nebraska (USA), região onde o fóssil foi encontrado.

#### *Análise de dispersão-vicariância*

As áreas ancestrais foram inferidas baseadas em máxima parcimônia utilizando o programa DIVA 1.1 (Ronquist 1997). Este método busca áreas ancestrais ótimas que minimizem eventos de dispersão e extinção (Ronquist 1997). Quatro extensas áreas separadas por grandes barreiras geográficas (Andes e o Mar do Caribe) do Terciário, que tiveram papel fundamental na diversificação da herpetofauna sul-americana (Vanzolini e Heyer 1985, Colli 2005), foram delimitadas para esta análise: (1) América

do Sul *trans*-Andina, (2) América do Sul *cis*-Andina, (3) Antilhas, e (4) América Central e do Norte.

## RESULTADOS

### *Filogenia molecular*

Foram obtidos três alinhamentos mais parcimoniosos para a região 12S, com poucas incongruências entre si. Para a região 16S apenas um alinhamento mais parcimonioso foi encontrado (número de acesso no TreeBase 15446). A análise filogenética foi realizada para os três alinhamentos da região 12S e para as três possíveis combinações com a região 16S e as árvores obtidas foram as mesmas, apenas com pequenas diferenças no grau de suporte dos clados, tanto no caso da análise de *bootstrap*, quanto do índice de Bremer (resultado não apresentado). Assim, apenas um dos alinhamentos da região 12S foi escolhido aleatoriamente para todas as análises.

Tanto para a região 12S quanto para a 16S o melhor modelo selecionado a partir do teste da razão de verossimilhanças (*likelihood ratio test*) implementado no programa ModelTest foi o TrN+I+G (modelo de Tamura– Nei (Tamura e Nei 1993), I, sítios invariáveis; G, distribuição gama). Os valores inferidos dos parâmetros do modelo estão na Tabela 2.

O alinhamento múltiplo da região 12S resultou em 349 caracteres sendo 125 informativos. A busca por *branch-and-bound* resultou em um único cladograma mais parcimonioso (Fig. 2A), com 408 passos (CI=0,600, RI=0,702). Foram encontrados três grupos monofiléticos bem suportados: (1) *Callopistes* como grupo basal; (2) um clado incluindo *Crocodylurus*, *Tupinambis* e *Dracaena*; e (3) um clado incluindo *Dicrodon*, *Teius*, *Kentropyx*, *Ameiva*, *Aspidoscelis* e *Cnemidophorus* (Teiinae). A árvore de consenso da regra da maioria obtida da análise bayesiana sob o modelo TrN+I+G foi

consistente com a árvore MP, resultando nos mesmos 3 grupos, porém com menor resolução (Fig. 2B).

O alinhamento da região 16S resultou em 458 caracteres sendo 136 informativos. Esses dados resultaram em apenas um cladograma mais parcimonioso, com 434 passos (CI = 0.590, RI = 0.732, Fig. 3A). A topologia resultante da análise da região 16S não foi congruente com o encontrado para a região 12S (Fig. 2). Nesse caso, dois grupos monofiléticos foram encontrados, representando Teiinae e Tupinambinae. A principal diferença consiste no posicionamento do gênero *Callopistes*. Na análise baseada na região 12S, *Callopistes* se apresenta como grupo basal e na análise baseada na região 16S *Callopistes* está incluído em um grupo monofilético bem suportado com *Crocodilurus*, *Tupinambis* e *Dracaena*, corroborando o monofiletismo de Tupinambinae. A análise bayesiana resultou em uma topologia similar (Fig. 4B), sendo que a única diferença são as relações entre *Ameiva*, *Cnemidophorus*, *Aspidoscelis* e *Kentropyx*, que não apresentaram bom grau de suporte nos dois métodos.

A análise por máxima parcimônia das duas regiões combinadas (12S+16S) resultou em apenas uma árvore mais parcimoniosa (Fig. 4A) com 859 passos (CI=0,583, RI=0,704). Este resultado corrobora o monofiletismo de Tupinambinae, como obtido na análise baseada nas seqüências de 16S. A topologia desta árvore é coincidente com a encontrada por análise Bayesiana, mostrando os mesmos ramos bem suportados (Fig. 4B). A única diferença diz respeito à relação entre *Tupinambis*, *Crocodilurus* e *Dracaena*, que possuem baixo suporte em ambas as análises. Como a análise bayesiana não considera os *indels* como um estado de caractere, uma nova análise MP foi feita excluindo os *indels* e o resultado foi semelhante a análise MP com os *indels* (resultado não apresentado).

### *Evidência total: DNA e morfologia*

Os dados combinados incluem 807 caracteres moleculares e 163 morfológicos sendo 332 informativos. A análise MP resultou em uma única árvore mais parcimoniosa com 1162 passos (CI = 0,633, RI = 0,475, Fig. 5A). Ambas as análises, MP e Bayesiana, apresentaram dois principais grupos monofiléticos correspondendo aos grupos Teiinae (alto suporte) e Tupinambinae (baixo suporte). A única incongruência entre essas duas árvores consiste nas relações dentro do grupo que inclui *Crocodylurus*, *Tupinambis* e *Dracaena*, entretanto o monofiletismo do grupo tem alto suporte (Fig. 5).

### *Datação molecular*

A análise de datação molecular (Fig. 6) indicou: (1) uma divergência antiga da linhagem que originou *Callopistes* durante o Paleoceno; (2) a origem da maioria dos gêneros atuais de Teiidae, incluindo *Dicrodon*, *Kentropyx*, *Ameiva*, *Tupinambis*, *Crocodylurus* e *Dracaena*, no Eoceno/Oligoceno (3) uma divergência antiga entre as duas espécies de *Callopistes* durante Oligoceno; (4) a divergência do clado *Cnemidophorus* + *Aspidoscelis* no final do Oligoceno (5) a divergência entre *Cnemidophorus* e *Aspidoscelis* no Mioceno.

### *Análise de dispersão-vicariância*

Duas reconstruções igualmente mais parcimoniosas, com seis eventos de dispersão no grupo interno, foram encontradas pelo programa Diva (Fig. 7). A única diferença entre os dois cenários é a área ancestral comum de *Cnemidophorus* e *Aspidoscelis*. No primeiro cenário (Fig. 7A), a área ancestral do grupo inclui as Américas do Norte e Central e a América do Sul *cis*-Andina. No segundo cenário a área ancestral deste grupo também inclui as Antilhas (Fig. 7B). Em ambas as construções, a América do Sul *cis*-Andina é a área ancestral de *Aspidoscelis* + *Cnemidophorus* + *Kentropyx* e dos



“cnemidophorinos” (Fig. 7). Ambas as reconstruções também indicam que *Callopistes* e *Dicrodon* (gêneros *trans*-Andinos) se originaram por vicariância.

## DISCUSSÃO

### *Relação filogenética entre os gêneros de Teiidae*

O monofiletismo da subfamília Teiinae foi bem suportado nas análises filogenéticas de evidência total a partir dos dados morfológicos e moleculares, tanto por análise bayesiana quanto por MP (Fig. 5). Entretanto, o monofiletismo da subfamília Tupinambinae não apresentou alto grau de suporte e foi incongruente com os resultados encontrados com a região 12S isoladamente (Fig. 2). Este baixo suporte pode ter sido causado pelas diferenças no posicionamento do gênero *Callopistes* nas análises baseadas em 12S e 16S e morfologia, isoladamente (Teixeira 2003) (Fig. 2 e 3).

*Dracaena*, *Tupinambis* e *Crocodylurus* formaram um grupo monofilético bem suportado em todas as análises.

Tanto o cladograma inferido pelo conjunto dos dados moleculares (Fig. 4), quanto o inferido pela combinação morfológico-molecular (Fig. 6) corroboraram o monofiletismo de Tupinambinae e Teiinae, sendo que Teiinae apresentou alto grau de suporte em todas as análises. Esse resultado está de acordo com a maioria dos trabalhos anteriores (Vanzolini e Valencia 1965, Gorman 1970, Presch 1974, Rieppel 1980, Presch 1983, Veronese e Krause 1997). O cladograma obtido por Teixeira (2003), a partir da análise combinada de seus dados, divergiu apenas no posicionamento do gênero *Callopistes* do cladograma de evidência total obtido por análise bayesiana neste trabalho (Fig. 5B). De acordo com Teixeira (2003) o gênero *Callopistes* está mais relacionado a Teiinae, devendo ser realocado. Entretanto, o posicionamento de

*Callopietes* no trabalho de Teixeira (2003) apresentou baixo grau de suporte (*bootstrap* 61%). Nossos resultados não corroboram essa mudança.

Dentro de Tupinambinae, ambos os conjuntos de dados, 12S + 16S e a combinação molecular morfológicos por MP, (Figs. 3A e 4A) corroboraram a configuração (*Callopietes* (*Dracaena* (*Tupinambis*, *Crocodilurus*))). Entretanto, a análise bayesiana combinada 12S + 16S resultou em uma politomia e a análise bayesiana de evidência indicou maior relação entre *Crocodilurus* e *Dracaena* (Fig. 5B). De qualquer forma, nossas análises fortemente suportam *Callopietes* como grupo irmão dos demais Tupinambinae, permanecendo apenas a relação entre *Dracaena*, *Tupinambis* e *Crocodilurus* mal resolvida. A configuração (*Tupinambis* (*Crocodilurus*, *Dracaena*)), indicada pelos dados morfológicos, é possivelmente devido à convergência adaptativa uma vez que dois dos caracteres que suportam a maior relação entre *Crocodilurus* e *Dracaena* estão associados à vida semi-aquática dos dois grupos (Mesquita et al. 2006): presença da cauda achatada lateralmente e cristas dorsais na cauda (Teixeira 2003). Assim, a adição de mais dados, tanto moleculares quanto morfológicos, é necessária para a solução das relações entre *Crocodilurus*, *Dracaena*, e *Tupinambis*.

Dentro de Teiinae, tanto a combinação dos dados moleculares (Fig. 4) quanto a análise baseada em evidência total (Fig. 5) resultaram na configuração (*Teius* (*Dicrodon* (*Ameiva* (*Kentropyx* (*Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*))))). Esse resultado corrobora a grande proximidade entre *Ameiva*, *Kentropyx* e *Cnemidophorus* (incluindo *Aspidoscelis*) encontrada em trabalhos anteriores (Vanzolini e Valencia 1965, Gorman 1970, Presch 1974, 1983, Teixeira 2003). É importante ressaltar que *Cnemidophorus* e *Ameiva* são provavelmente parafiléticos (Reeder et al. 2002, Giugliano et al. 2006) e, portanto, as diferenças nas relações filogenéticas encontradas entre os trabalhos podem ter sido influenciadas pelas espécies escolhidas.

### *Evolução de Teiidae*

Com base na datação molecular realizada neste trabalho (Fig. 6), na análise de dispersão-vicariância (Fig. 7), no registro fóssil (Estes e Báez 1985, Krause 1985, Gao e Fox 1996), na distribuição atual dos gêneros (Krause 1985) e no conhecimento sobre o ambiente e mudanças geológicas durante o Terciário (Iturralde-Vinent e MacPhee 1999, Colli 2005, Ortiz-Jaureguizar e Cladera 2006), foi possível propor o seguinte cenário evolutivo de Teiidae.

Os mais antigos fósseis de Teiidae datam do início do Cretáceo e foram encontrados na América Norte (Winkler et al. 1990, Nydam 2002). Entretanto, os fósseis mais antigos representando a linhagem vivente datam do Paleoceno e são da América do Sul (Estes e Báez 1985, Denton Jr e O'Neill 1995, Albino 1996). Isso indica que o grupo deve ter dispersado para o sul no final do Cretáceo (Presch 1974, Denton Jr e O'Neill 1995, Nydam 2002), provavelmente pelo Arco Vulcânico do Cretáceo, que conectou brevemente as Américas do Sul e Norte durante o Campaniano tardio e o início do Maastrichtiano (Iturralde-Vinent e MacPhee 1999).

A análise de datação molecular indicou uma origem antiga de *Callopiestes* durante o Paleoceno. Este resultado pode estar relacionado com a incongruência encontrada entre nossos conjuntos de dados (12S em relação aos demais) e o resultado encontrado por Teixeira (2003) para o posicionamento desse gênero. A análise de dispersão-vicariância também indicou que *Callopiestes* divergiu por vicariância, uma vez que a área ancestral dos Tupinambinae inclui os lados *cis-* e *trans-*andinos da América do Sul, sendo que *Callopiestes* é restrito ao lado *trans-*andino (Fig. 7). Esse evento de vicariância pode estar relacionado com o Mar de Salamanca (*Salamanca Sea*), resultado de uma transgressão marinha que cobriu grande parte da América do Sul, da

Patagônia até a Bolívia e o Peru, isolando as regiões sudoeste e nordeste do continente (Sylwan 2001, Ortiz-Jaureguizar e Cladera 2006).

De acordo com nossas análises, a maioria dos gêneros viventes de Teiidae se originou durante o Eoceno/Oligoceno (Fig. 6), época caracterizada por um resfriamento e diminuição da umidade global, e pela expansão das formações savânicas na América do Sul (Romero 1993, Ortiz-Jaureguizar e Cladera 2006). A divergência entre as duas espécies de *Callopistes* (*C. maculatus* Gravenhorst 1838 do Chile e *C. flavipunctatus* Duméril e Bibron 1839 do Peru) ocorreu no Oligoceno. Durante esta época, a configuração atual do Andes na região central do Chile começou a se desenvolver e uma nova transgressão marinha (*Patagonian Sea*) ocorreu na mesma região coberta pelo Mar de Salamanca (Ortiz-Jaureguizar e Cladera 2006). Esta divergência antiga pode explicar a grande diferença morfológica entre as duas espécies.

A datação molecular (Fig. 6) indicou que *Cnemidophorus* e *Aspidoscelis* divergiram durante o Mioceno. Entretanto, considerando que *Cnemidophorus* é parafilético, este resultado deve ser interpretado com cautela. Estudos anteriores sugeriram que ocorreu um isolamento do ancestral comum de *Ameiva* e *Cnemidophorus* durante o Cenozóico devido à separação entre as Américas do Norte e do Sul. De acordo com esse cenário, *Ameiva* teria se originado no sul e *Cnemidophorus* no norte (Savage 1966, Presch 1974, Savage 1982). Essa proposta foi baseada principalmente: (1) na distribuição dos gêneros viventes e assume que a América Central ou do Norte é o centro de origem de *Cnemidophorus* (Savage 1966, 1982), (2) na análise filogenética que resulta em *Ameiva* e *Cnemidophorus* como grupos irmãos (Presch 1974) e (3) na presença de um fóssil de *Cnemidophorus* em depósitos de Mioceno-Plioceno na América do Norte. Essa proposta implica que o ancestral de *Cnemidophorus* e *Ameiva* migrou para a América do Norte no final do Cretáceo (Presch 1974), se diferenciou, e

retornou para a América do Sul depois do restabelecimento do Istmo do Panamá (Savage 1966, Presch 1974). Entretanto, nossas análises indicam (1) que a origem da linhagem *Cnemidophorus + Aspidoscelis* foi bem mais recente, depois da separação das Américas do Norte e do Sul (Fig. 6); (2) que a divergência entre *Aspidoscelis* e *Cnemidophorus* ocorreu antes da reconecção do Istmo do Panamá, durante o Plioceno (Fig. 6); (3) que a linhagem irmã de *Cnemidophorus+Aspidoscelis* é *Kentropyx* (grupo estritamente sul-americano) e não *Ameiva* (Fig. 4 e 5); e (4) que a área ancestral da linhagem *Cnemidophorus + Aspidoscelis* é restrita à América do Sul (Fig. 7). Portanto, estes resultados indicam que a linhagem *Cnemidophorus + Aspidoscelis* se originou na América do Sul e posteriormente algumas linhagens (possivelmente aparentadas a *C. longicauda*) migraram para a América do Norte durante o início do Mioceno. A presença de um fóssil do Mioceno-Plioceno de *Cnemidophorus* (ou *Aspidoscelis*) em Nebraska (USA) (Estes 1964) corrobora essa hipótese. É interessante destacar que o único espécime deste fóssil foi perdido e sua classificação se baseou apenas em uma ilustração e em anotações. Com exceção desse único espécime, nenhum outro fóssil de Teiidae do Terciário foi encontrado na América do Norte.

A suposição de que o centro de origem de *Cnemidophorus + Aspidoscelis* é a América do Norte é questionável porque se baseia exclusivamente no grande número de espécies atuais presentes nesta região, ignorando as relações filogenéticas do grupo (Bremer 1992, Ronquist 1997, Humphries e Parenti 1999). Considerando que *Cnemidophorus* e *Ameiva* são parafiléticos (Reeder et al. 2002, Giugliano et al. 2006), trabalhos sobre a filogenia dos “cnemidophorinos” são necessários para esclarecer a evolução e a biogeografia histórica do grupo. Esse tema será explorado no capítulo IV desta Tese.

Assim, as evidências publicadas e nossos resultados (Fig. 6 e 7) indicam que a dispersão do ancestral de *Aspidoscelis* para a América do Norte ocorreu antes da reconecção do Istmo do Panamá. Isso pode ter ocorrido de duas formas: dispersão aquática ou ao longo de ilhas. A GAARlândia, estrutura formada pelas Grandes Antilhas e a cadeia de Aves que se conectou à América do Sul durante a transição do Eoceno-Oligoceno (Iturralde-Vinent e MacPhee 1999), pode ter facilitado a dispersão para o norte de elementos da fauna sul-americana. Entretanto, nossas análises indicam que a divergência de *Aspidoscelis* ocorreu no início do Mioceno depois da subsidência da GAARlândia. Hedges (1996) sugere que a maioria dos vertebrados terrestres chegou às Antilhas por dispersão sobre a água oriundos da América do Sul, baseado em estimativas moleculares de tempo de divergência entre os táxons do continente e das ilhas. Além disso, a divergência entre *Ameiva ameiva* e os congêneros das ilhas foi estimado em 27 Ma, depois da subsidência da GAARlândia, favorecendo a hipótese de dispersão sobre a água (Hower e Hedges 2003).

Por fim, os resultados obtidos neste capítulo indicaram: que Tupinambinae e Teiinae são monofiléticos de acordo com Presch (1983); e que *Callopistes* foi o primeiro Tupinambinae vivente a divergir, provavelmente durante o Paleoceno. Além disso, dentro de Teiinae, os “cnemidophorinos” formam um grupo monofilético de acordo com a maioria dos trabalhos anteriores (Vanzolini e Valencia 1965, Gorman 1970, Presch 1974, 1983, Teixeira 2003) e *Teius* foi o primeiro membro a divergir. A datação molecular e a análise biogeográfica indicaram que todos os gêneros viventes, com exceção de *Aspidoscelis*, se originaram em isolamento na América do Sul e que a maioria dos gêneros viventes se diversificou durante o Eoceno, coincidindo com a expansão das savanas sul-americanas. Podemos concluir também que *Cnemidophorus*

provavelmente se originou na América do Sul, e algumas de suas populações (ancestral de *Aspidoscelis*) devem ter migrado para o norte entre o Oligoceno e o Mioceno.

Tabela 1. Lista de espécies, localidades, coleções e número de acesso no GenBank.

Espécie	Localidade	Coleção	Etiqueta	Número de acesso no GenBank
<i>Ameiva ameiva</i> 1	Peru: Cuzco Amazônico	SBH	267103	12S - AY359473, 16S - AY359493
<i>Ameiva ameiva</i> 2	Peru: Cuzco Amazônico	KU	205000	12S - AY046423, 16S-AY046465
<i>Aspidoscelis gularis</i>	USA: Texas	TNHC	53222	12S - AY046433, 16S - AY046475
<i>Callopiastes flavipunctatus</i>	Peru	MHNSM	Não catalogado	12S - EF029873, 16S - EF029880
<i>Callopiastes maculatus</i> 1	Chile	MNHN	Não catalogado	12S - EF029874, 16S - EF029881
<i>Callopiastes maculatus</i> 2	Chile	MNHN	Não catalogado	12S - EF029875, 16S - EF029882
<i>Cercosaura ocellata</i>	Brazil: Aripuanã- MT	MZUSP	MRT 977406	12S - AF420677, 16S - AF420731
<i>Cnemidophorus ocellifer</i> 1	Brazil: Barra do Garças-MT	MZUSP	MZ 78779	12S - AY218041, 16S - AY217992
<i>Cnemidophorus ocellifer</i> 2	Brazil: Barra do Garças-MT	MZUSP	MRT 946089	12S - AF420706, 16S - AF420759
<i>Crocodilurus amazonicus</i> 1	Brazil: Humaitá- AM	CHUNB	32582	12S - EF029877, 16S - EF029883
<i>Crocodilurus amazonicus</i> 2	Brazil: Humaitá-AM	CHUNB	32614	12S - EF029876, 16S - EF029884
<i>Dicrodon guttulatum</i>	No data	SDSU	3906	12S - AY046453, 16S - AY046495
<i>Dracaena guianensis</i> 1	Brazil: Amapá-AP	CHUNB	15197	12S - EF029879, 16S - EF029886



<i>Dracaena guianensis</i> 2	Brazil: Amapá-AP	CHUNB	15199	12S - EF029878, 16S - EF029885
<i>Kentropyx altamazonica</i> 1	Peru: Loreto;	KU	205015	12S - AY046456, 16S - AY046498
<i>Kentropyx altamazonica</i> 2	Venezuela: Amazonas; Neblina Base	AMNH	R-134175	12S - AY046455, 16S - AY046497
	Camp on River Mawarinuma			
<i>Teius teyou</i>	Argentina: Córdoba	REE	150	12S - AY046461, 16S - AY046503
<i>Tupinambis teguixin</i>	Peru: Madre de Dios	KU	205023	12S - AY046422, 16S - AY046464

SBH - Tissue collection of S. Blair Hedges, Pennsylvania State University; KU - Natural History Museum, University of Kansas; TNHC - Texas Natural History Collection of the Texas Memorial Museum, University of Texas in Austin; MHNSM - Museo de Historia Natural de San Marcos; MNHN - Museo Nacional de Historia Natural (Chile); MZUSP - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; CHUNB - Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília; SDSU - San Diego State University; AMNH - American Museum of Natural History; REE - Private collection of Robert Espinoza; eventually to be deposited at California State University, Northridge.

Tabela 2. Parâmetros do modelo de substituição selecionado pelo ModelTest para as regiões 12S e 16S.

Região do DNA	Frequência de bases	Frequência de substituições	Distribuição Gamma (G)	Taxa de sítios invariáveis (I)
12S	A = 0.3694	A-C = 1.0000	1.2436	0.5199
	C = 0.2584	A-G = 4.3311		
	G = 0.1352	A-T = 1.0000		
	T = 0.2370	C-G = 1.0000		
		C-T = 8.5475		
		G-T = 1.0000		
16S	A = 0.3706	A-C = 1.0000	0.4259	0.4126
	C = 0.2663	A-G = 2.6354		
	G = 0.1422	A-T = 1.0000		
	T = 0.2209	C-G = 1.0000		
		C-T = 7.0218		
		G-T = 1.0000		

## Legenda das figuras

Fig. 1. Número acumulativo de espécies descritas de *Cnemidophorus* e *Aspidoscelis* ao longo dos anos.

Fig. 2. Filogenia de Teiidae inferida a partir das seqüências de DNA mitocondrial 12S. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.

Fig. 3. Filogenia de Teiidae inferida a partir das seqüências de DNA mitocondrial 16S. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.

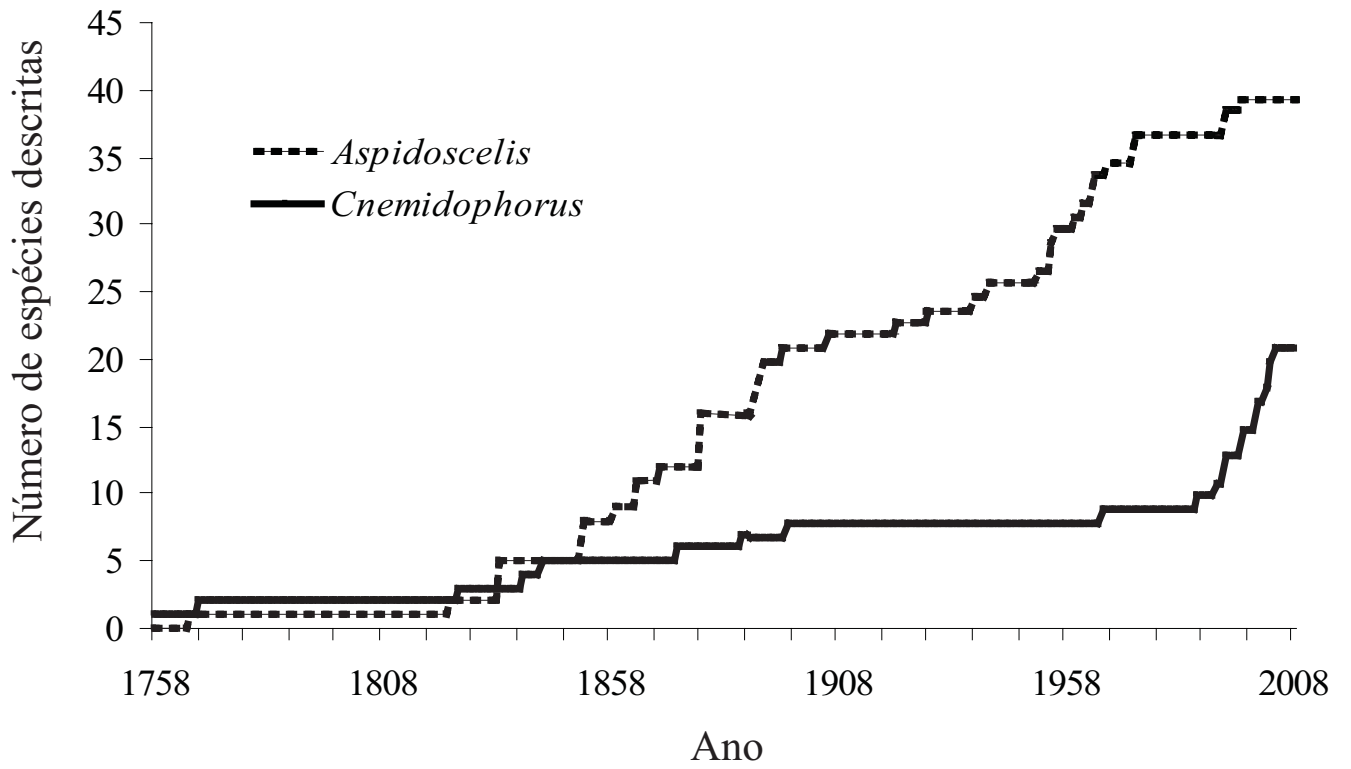
Fig. 4. Filogenia de Teiidae inferida a partir das seqüências de DNA mitocondrial 12S e 16S. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.

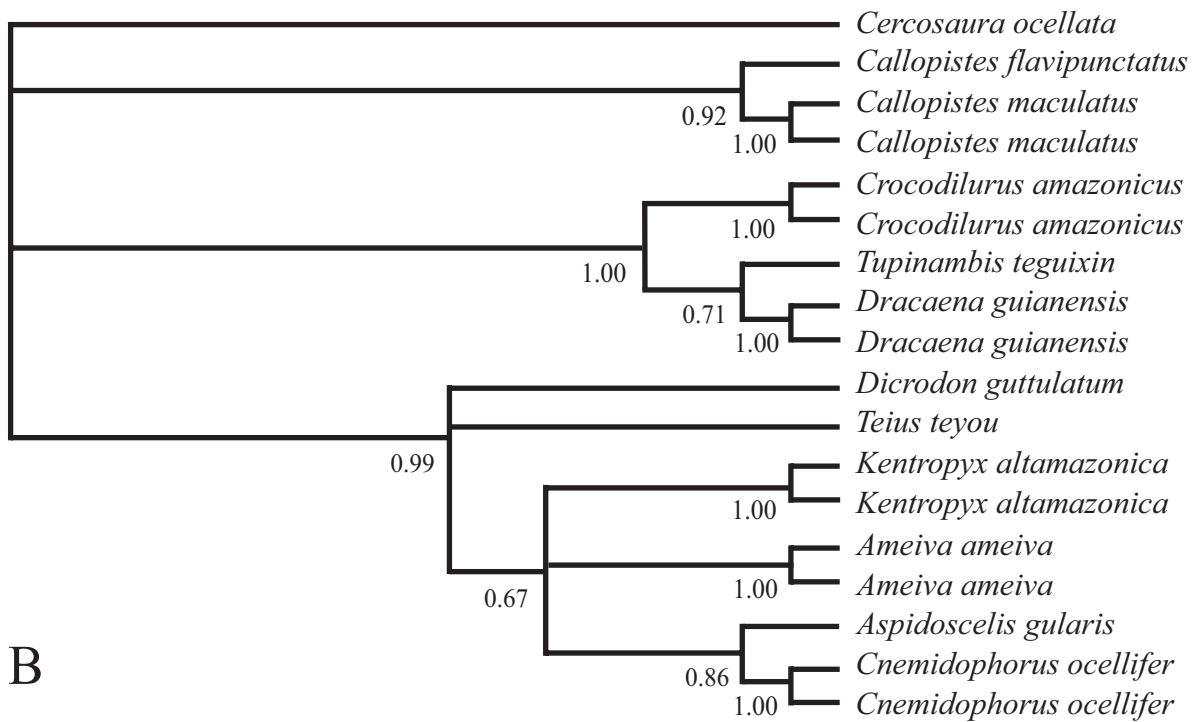
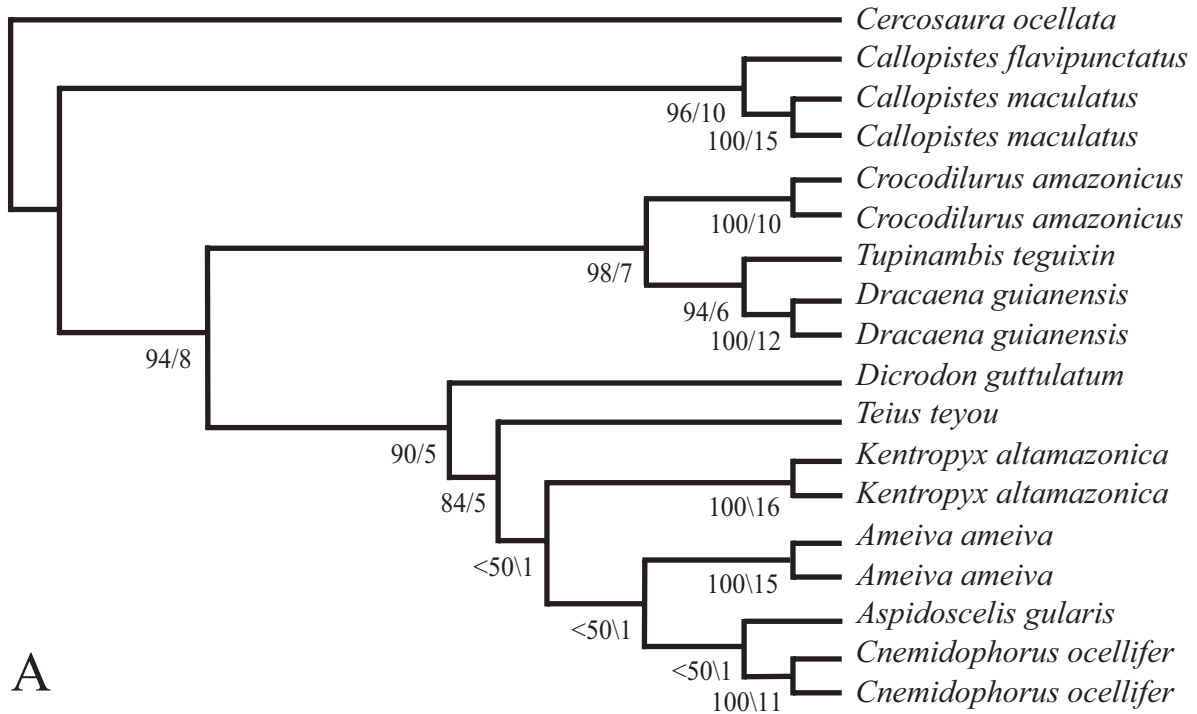
Fig. 5. Filogenia de Teiidae inferida a partir da combinação de dados morfológicos e moleculares (12S+16S). (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.

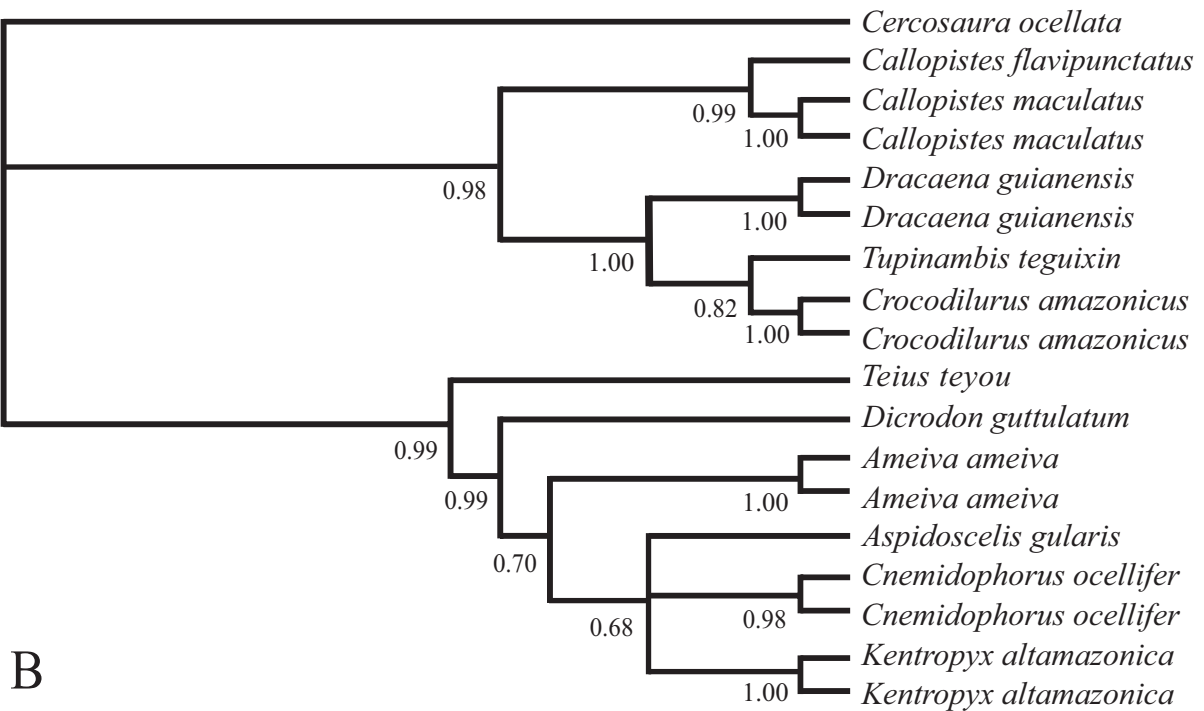
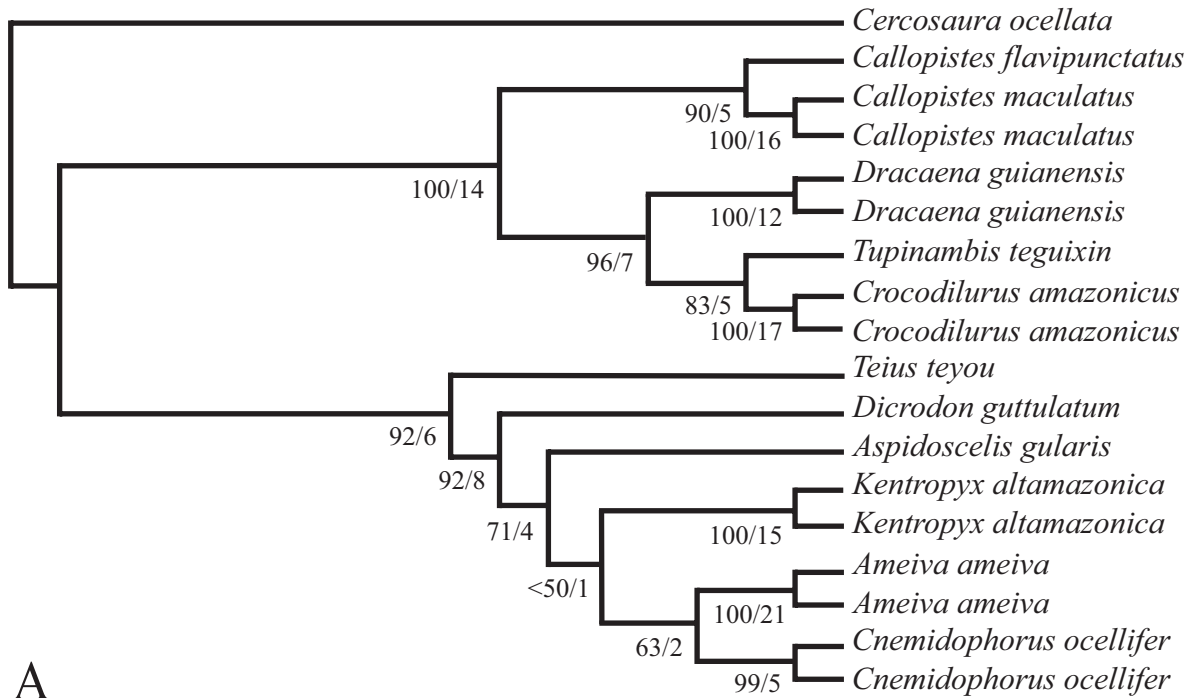
Fig. 6. Cronograma da evolução dos Teiidae baseado na combinação de dados moleculares (12S+16S), com os tempos de divergência estimados por métodos Bayesianos. As barras representam a média do tempo de divergência  $\pm$  desvio padrão.

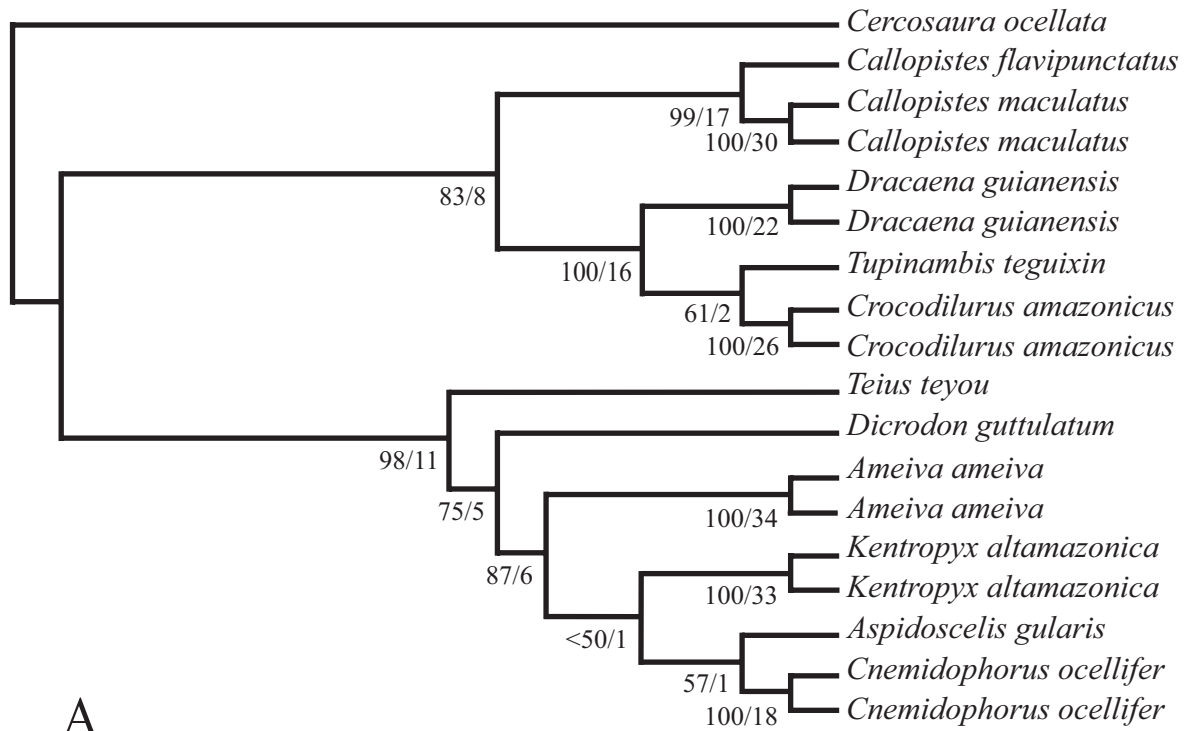
Fig. 7. Duas reconstruções mais parcimoniosas da distribuição ancestral para cada nó obtida por análise de dispersão-vicariância utilizando as quatro principais áreas geográficas e o cladograma baseado em evidência total (molecular+morfológico). As setas indicam eventos de dispersão e as barras verticais indicam eventos de vicariância. C: América do Sul *cis*-Andino; I: Antilhas; N: América Central e do Norte; T: América do Sul *trans*-Andino.

Fig. 1

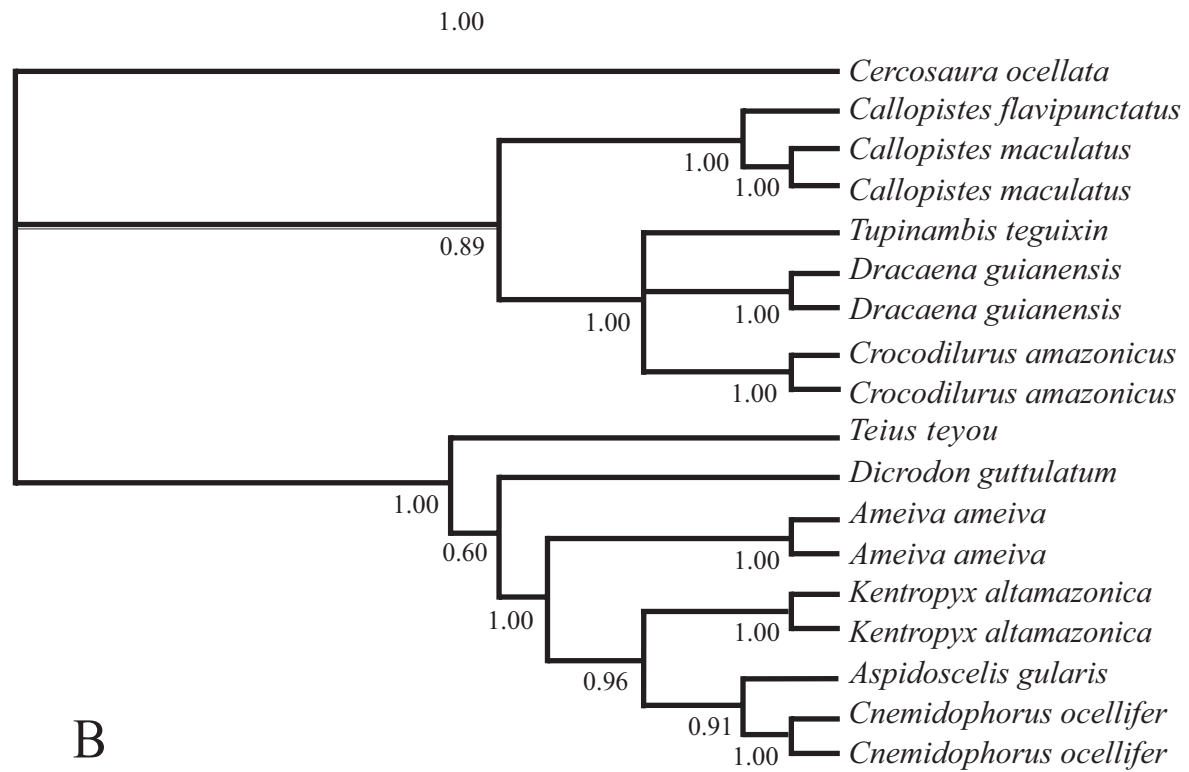








A



B



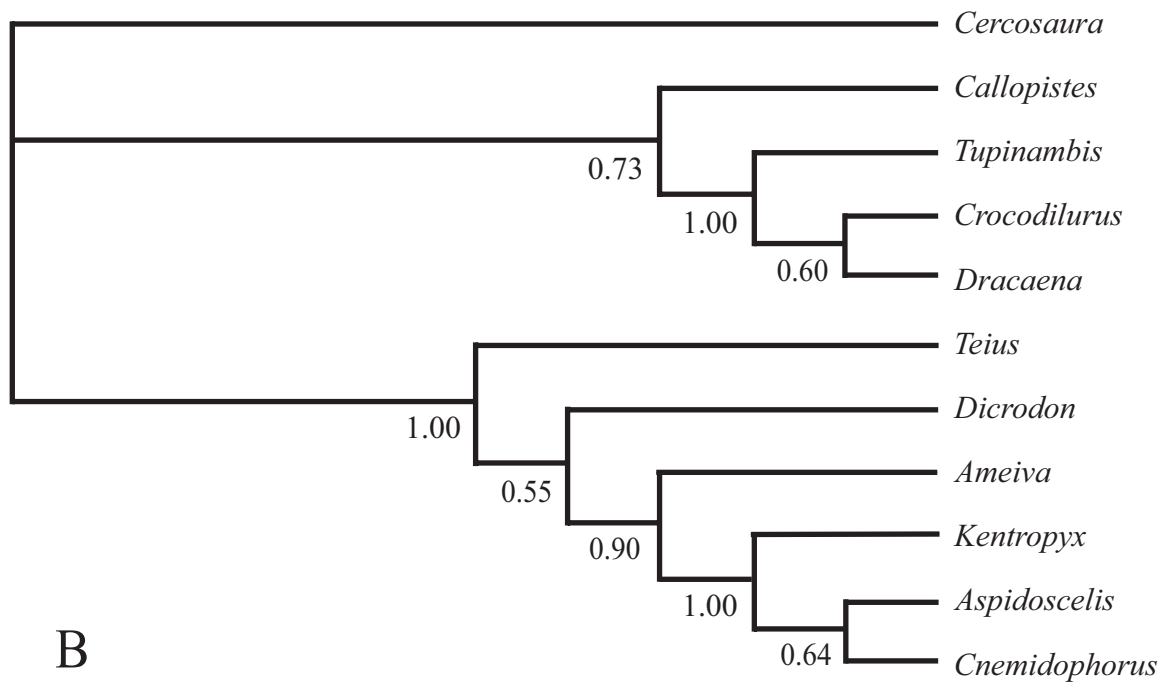
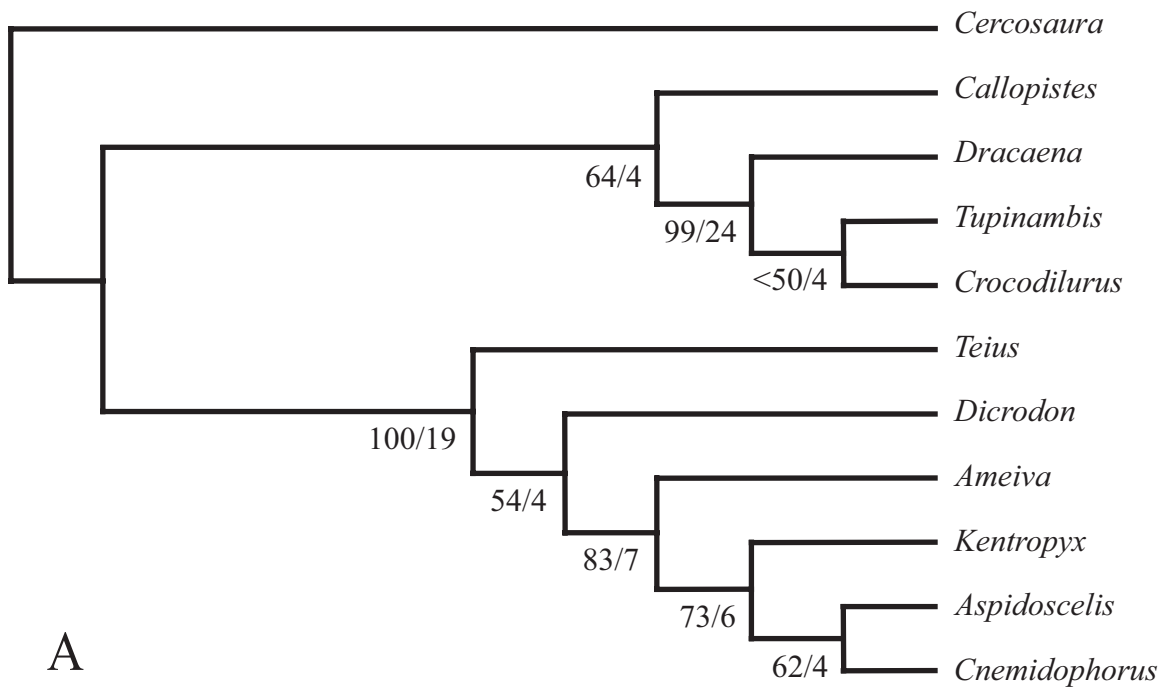
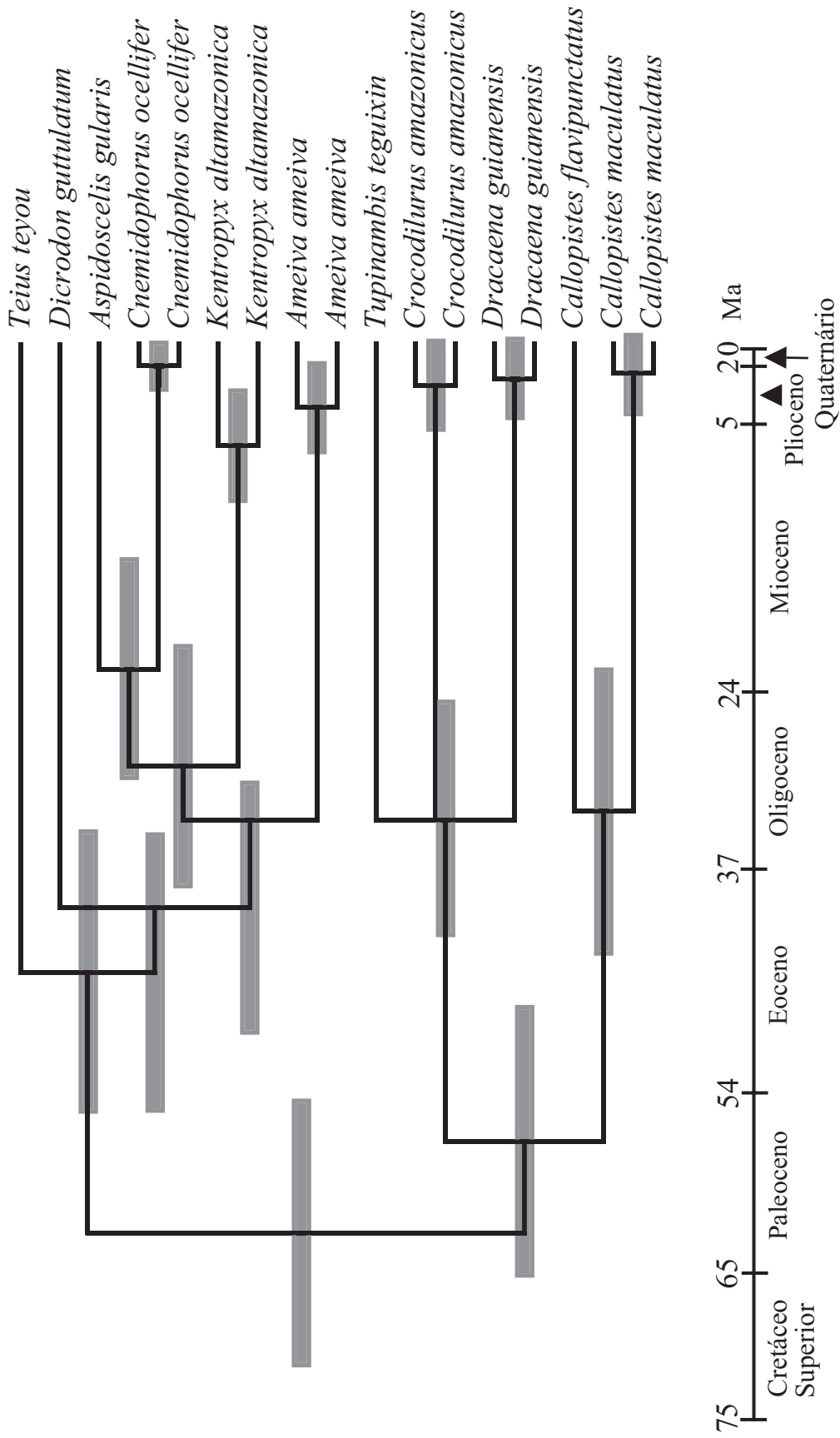
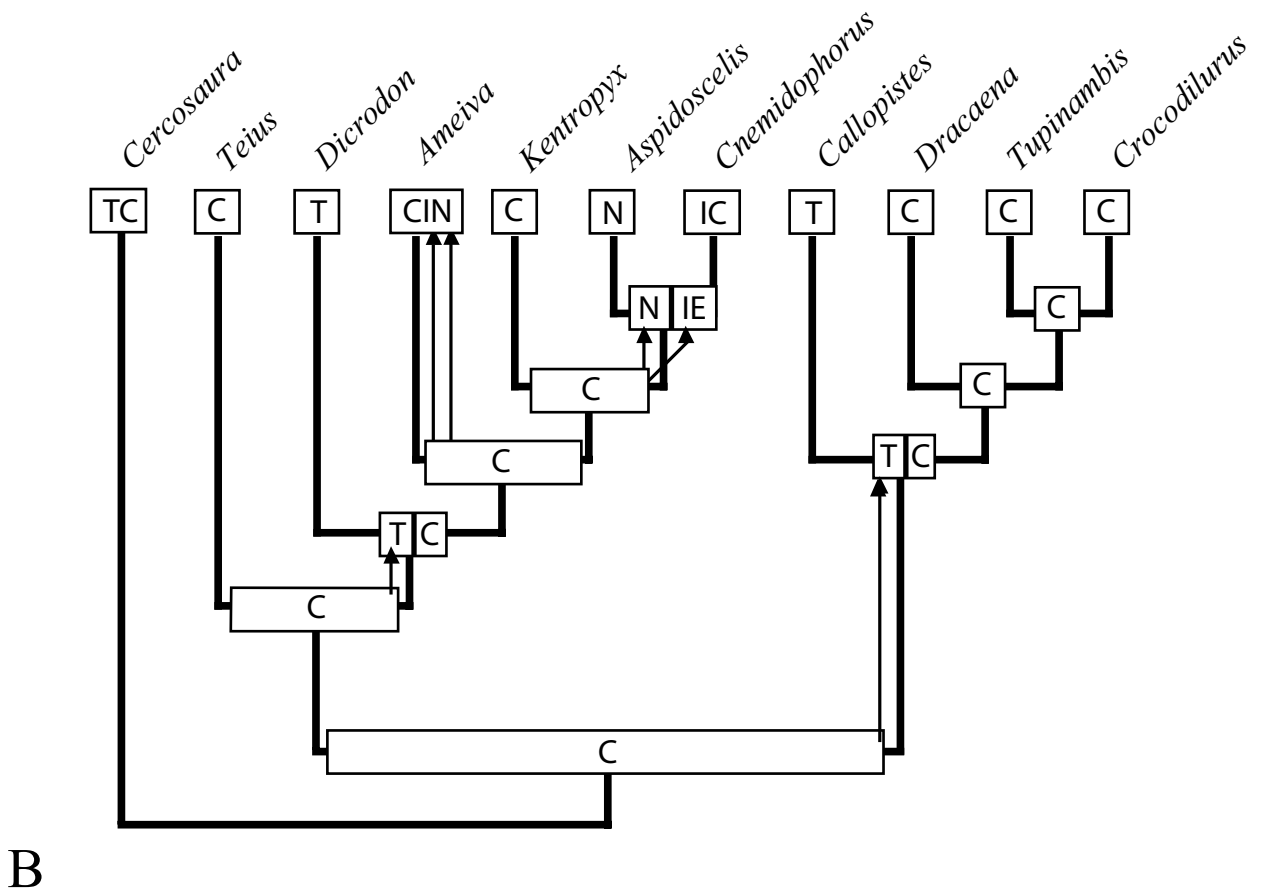
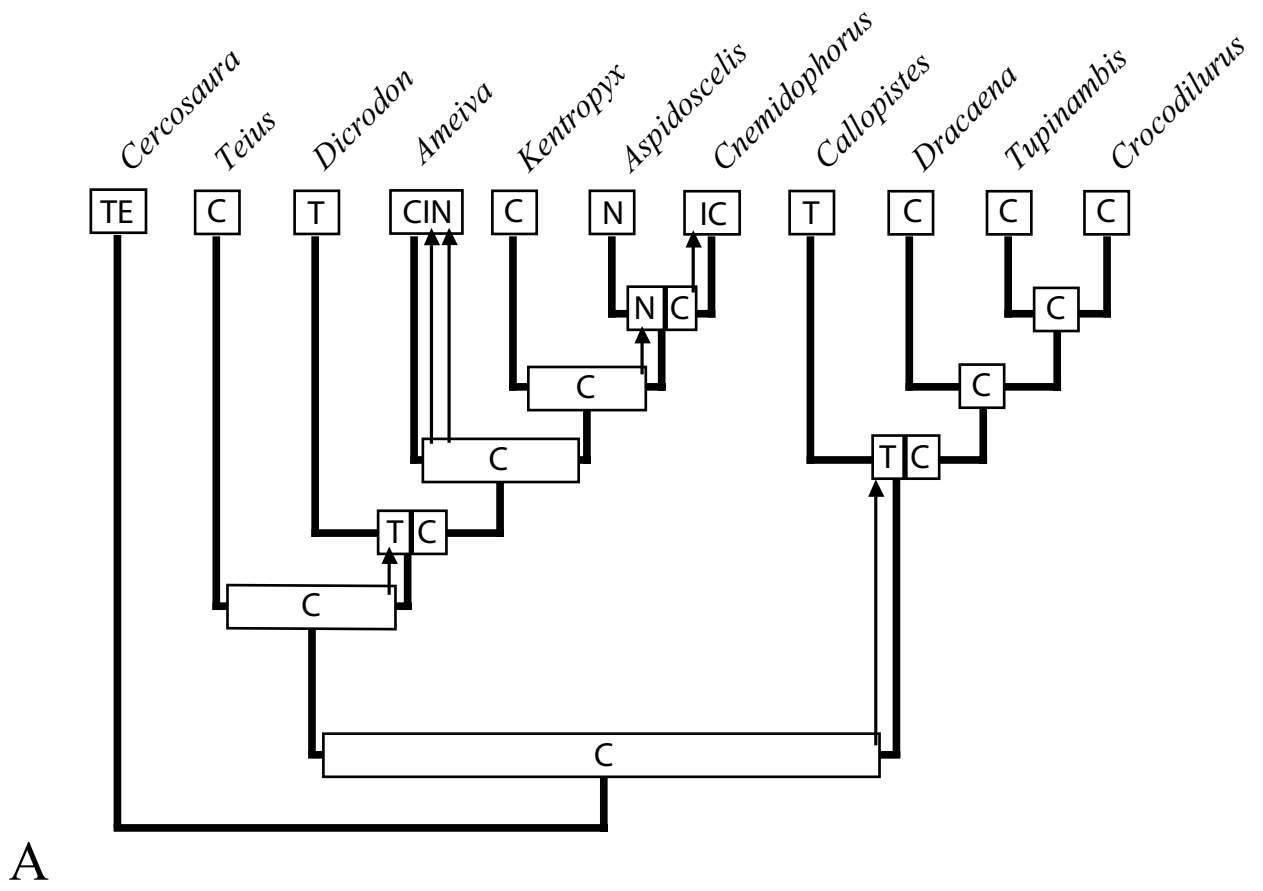


Fig. 6







CAPÍTULO II - FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DE *Kentropyx* (SQUAMATA:  
TEIIDAE).

Os resultados apresentados neste capítulo foram publicados junto com dados de ecologia reprodutiva obtidos por F. P. Werneck.

Werneck F. P., Giugliano, L. G., Collevatti, R. G., Colli, G. R. (2008) Phylogeny e Biogeography of *Kentropyx* (Squamata: Teiidae): the Evolution of Clutch Size in a South American Lizard Genus. *Molecular Ecology* 18(2): 262-278. (Anexo II)



## INTRODUÇÃO

O gênero *Kentropyx* Spix, 1825 é restrito à América do Sul a leste dos Andes (Gallagher e Dixon 1992) e se distingue de todos os outros gêneros de Teiidae (Squamata, Reptilia) pela presença de escamas ventrais quilhadas (Gallagher 1979). Dezenove espécies nominais já foram propostas para *Kentropyx* sendo que a maioria foi posteriormente considerada sinonímia, indicando que a sistemática deste gênero é bastante problemática. Em uma ampla revisão taxonômica, oito espécies distribuídas em três grupos foram reconhecidas por Gallagher e Dixon (1980, 1992), baseado principalmente na caracterização qualitativa das escamas dorsais: 1) o grupo *calcarata* (*Kentropyx calcarata* (Spix 1825), *K. pelviceps* (Cope 1868) e *K. altamazonica* (Cope 1876)), que possui escamas dorsais e laterais granulares e uma clara distinção entre as dorsais e as escamas supracaudais semelhantes a placas; 2) o grupo *paulensis* (*K. paulensis* (Boettger 1893), *K. viridistriga* (Boulenger 1894) e *K. vanzoi* Gallagher e Dixon 1980), que possui escamas dorsais e laterais granulares que gradativamente aumentam em direção à cauda, de tal forma que as dorsais e as supracaudais são quase iguais e 3) o grupo *striata* (*K. striata* (Daudin 1802) e *K. borckiana* (Peters 1869)) que possui fileiras de dorsais alargadas semelhantes a placas e escamas laterais granulares. Entretanto, estes grupos de espécies foram delimitados apenas de acordo com a similaridade total, sem a análise das relações filogenéticas entre as espécies e, portanto, sem testar o monofiletismo de cada grupo. É interessante destacar que uma das espécies de *Kentropyx*, *K. borckiana*, é partenogenética e híbrida, tendo se originado do cruzamento entre *K. calcarata* e *K. striata* (Cole et al. 1995, Reeder et al. 2002). Além disso, a partir da análise do DNA mitocondrial foi possível inclusive indicar que o ancestral materno de *K. borckiana* é *K. striata* (Reeder et al. 2002). Outra espécie não descrita de *Kentropyx* também foi coletada durante uma expedição do nosso à grupo a região do Jalapão, uma das últimas grandes áreas remanescentes de Cerrado (Oliveira e Marquis 2002). Devido à similaridade com *K.*

*paulensis* e *K. vanzoi* esta espécie pertence ao grupo *paulensis* e será referida nesta Tese como *Kentropyx* sp.. Mesmo após a ampla revisão taxonômica de Gallagher e Dixon (1992) a sistemática de *Kentropyx* permanece em debate com a proposta de revalidação de *K. lagartija* que havia sido sinonimizado a *K. viridistriga* (Tadesco e Cei 1997).

As espécies do grupo *calcarata* são encontradas principalmente na floresta amazônica ou em formações abertas associadas à mesma, como as regiões de borda, clareiras causada pela queda de árvores ou plantações. Além disso, também há registros de ocorrência de populações isoladas de *K. calcarata* na Mata Atlântica. (Ávila-Pires 1995). Já as espécies do grupo *paulensis* são encontradas em ecossistemas abertos, sendo *K. vanzoi* endêmico do bioma Cerrado, particularmente associado a regiões com substrato arenoso (Vitt e Caldwell 1993) e *K. viridistriga* endêmico da bacia do Chaco-Paraná nas depressões do Pantanal e Guaporé. As espécies do grupo *striata* também ocorrem em formações abertas das savanas amazônicas localizadas no Escudo das Guianas e em ilhas do Caribe. Algumas populações isoladas de *K. striata* também foram registradas no Nordeste do Brasil (Gallagher e Dixon 1992).

Dentro de Teiidae, *Kentropyx* compõe um grupo monofilético junto com *Ameiva*, *Cnemidophorus* e *Aspidoscelis* (“cnemidoforinos”) (Vanzolini e Valencia 1965, Gorman 1970, Presch 1974, Reeder et al. 2002, Teixeira 2003, Giugliano et al. 2007). Gallagher e Dixon (1980, 1992) propuseram, que durante a evolução dos *Kentropyx*, ocorreu um aumento do tamanho das escamas dorsais e uma diminuição no número de poros femorais, uma vez que os grupos *calcarata*, *paulensis* e *striata*, nesta ordem, podem ser arranjados em uma progressão linear do aumento no tamanho das dorsais (e conseqüentemente uma diminuição no número) e diminuição no número de poros femorais. Esta progressão foi interpretada como sendo relacionada à termoregulação, uma vez que um grande número de poros femorais e escamas dorsais (menor tamanho) estão associados à adaptação a ambientes sombreados de



espécies florestais e o menor número de poros femorais e escamas dorsais estão associados à adaptação a ambientes quentes e ensolarados das espécies de vegetação aberta (Gallagher et al. 1986). Entretanto, sem uma análise filogenética, a divisão de *Kentropyx* em grupos e as interpretações evolutivas das características morfológicas e ecológicas são meramente especulativas.

Gallagher e Dixon (1992) interpretaram que a distribuição atual de *Kentropyx* poderia ser explicada pela “Hipótese dos Refúgios Pleistocênicos”: os ciclos de sucessivas mudanças climáticas e da vegetação durante o Pleistoceno promoveram a expansão e retração da distribuição das espécies de tal forma que especiações ocorreram nos refúgios de floresta durante os períodos secos e frios e nos refúgios de savana nos períodos úmidos e quentes (Haffer 1969, Gallagher 1979, Haffer e Prame 1982, Gallagher e Dixon 1992). A presença de *K. striata* em enclaves de vegetação aberta na Amazônia e na Mata Atlântica e a distribuição disjunta de *K. calcarata* na Amazônica e na Mata Atlântica aparentemente sustentaram esta hipótese. Entretanto, outros eventos que também podem explicar a distribuição atual das espécies, como a dispersão secundária, foram desconsiderados. Além disso, a importância da “Hipótese dos Refúgios Pleistocênicos” na diversificação da herpetofauna sul-americana tem sido superestimada. (Colli 2005). Diversos trabalhos têm indicado que outros eventos históricos mais antigos do Terciário, como as transgressões marinhas, as migrações de fauna vindas das Américas do Norte e Central e o soerguimento do Planalto Central do Brasileiro, tiveram grande influência (Colli 2005, Yoke et al. 2006, Giugliano et al. 2007, Gamble et al. 2008, Geurgas et al. 2008).

Este capítulo trata das relações filogenéticas entre as espécies de *Kentropyx* baseada em dados morfológicos e de DNA mitocondrial (12S e 16S), utilizando o critério da parcimônia e métodos bayesianos. Os tempos de divergência de cada clado também foram

estimados por métodos bayesianos. Além disso, os possíveis cenários evolutivos e biogeográficos foram avaliados com base na análise das áreas ancestrais.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Dados morfológicos*

Foram obtidos dados de morfologia externa incluindo variáveis merísticas de folidose e padrões de coloração de *Ameiva ameiva* (Linnaeus, 1758), *Cnemidophorus gramivagus* Mccrystal e Dixon, 1987 (grupos externos) e das espécies de *Kentropyx* dos espécimes de museus listados no Anexo III.

Para cada espécime foram obtidos os seguintes caracteres merísticos quantitativos: supralabiais (número de escamas aumentadas ao longo a maxila, total de ambos os lados); infralabiais (número de escamas aumentadas ao longo da mandíbula, total em ambos os lados); pregas gulares (número de dobras na região gular); escamas das pregas gulares (número de escamas aumentadas em uma prega gular); supraoculares (número de escamas supraoculares do lado esquerdo); parietais (número de escamas parietais, incluindo as interparietais); pós-parietais (número de pósparietais em contato com as interparietais, quando presentes, as escamas granulares foram incluídas); dorsais (contadas ao longo de uma linha longitudinal da região occipital até a primeira fileira transversal da cauda); escamas ao redor do meio do corpo (contadas na região central entre os membros anteriores e posteriores excluindo as ventrais); fileiras transversais de ventrais (contadas a partir da prega gular posterior até a margem anterior dos membros posteriores); ventrais em uma fileira transversal (contadas na região central entre os membros anteriores e posteriores); poros femorais (número total de ambos os lados); pré-femorais (número de escamas aumentadas em uma fileira na face ventral da coxa, contadas na região central entre o joelho e o quadril, em uma fileira do poro femoral até as escamas granulares na face dorsal da coxa); fileiras de pré-

femorais (contadas do quadril até o joelho); fileiras de infratibiais (número de escamas alargadas em uma fileira longitudinal do joelho até o primeiro metatarso); pré-anais (número de escamas alargadas na região pré-anal, contadas a partir do poro femoral mais central até a cloaca); lamelas do quarto dedo (contadas na face ventral do dedo); lamelas do quarto artelho (contadas na face ventral do artelho); escamas ao redor da cauda (contadas na décima quinta fileira).

Os seguintes caracteres qualitativos sem variação intraespecífica foram obtidos: escamas granulares entre as mentais e as infralabiais (presente ou ausente); contato entre as supraciliares e as supraoculares (presente ou ausente); esporão pré-cloacal em machos (presente ou ausente); ventrais quilhadas (presente ou ausente) e escamas dorsais da cauda (lisa ou quilhada). Por fim, os seguintes caracteres qualitativos polimórficos foram codificados: formato das frontonasais (hexagonal ou pentagonal); nível de contato entre o primeiro par de mentais (sem contato, contato menor que a metade do seu comprimento, contato maior que a metade do seu comprimento); nível de contato entre as supraoculares e as escamas do meio da cabeça (supraoculares contatando as frontais, frontoparietais e parietais, supraoculares contatando préfrontal, frontal e frontoparietal; sem contato entre as supraoculares e as escamas do meio da cabeça); formato da margem posterior das interparietais (reta, angular ou arredondada); condição das dorsais (escamas dorsais e laterais granulares com uma clara distinção entre as dorsais e escamas supracaudais quilhadas em forma de placas; escamas dorsais e laterais granulares que aumentam gradativamente até as placas quilhadas do dorso da cauda; escamas dorsais em fileiras aumentadas com aspecto de placas e escamas laterais granulares), ocelos na perna (ausente ou presente); ocelos laterais (ausentes ou presentes) e o padrão das linhas e campos ao longo do corpo. Os campos foram delimitados pelas linhas e os seguintes estados de caractere foram considerados: ausentes (quando as linhas que delimitam o campo estão ausentes), escuras, com ocelos ou claras. Os

campos delimitados foram: campo vertebral (o meio do dorso entre a linha paravertebral e a vertebral), campo dorsolateral (entre as linhas paravertebrais e dorsolaterais); campo lateral superior (entre as linhas dorsolateral e lateral superior); e campo lateral inferior (entre a linha lateral superior e as escamas ventrais).

Para a análise por parcimônia os caracteres quantitativos foram codificados como variáveis contínuas, usando uma matriz de passos (Wiens 2001). Este método atribui diferentes pesos proporcionais aos intervalos entre as médias, a partir de uma matriz de passos (com um máximo de 999 passos) que indicam os custos da mudança entre cada par de estados de caractere. Para cada espécie amostrada, os caracteres com variação intraespecífica (polimorfismos) foram codificados usando a frequência dos estados derivados (Wiens 1995). Para os caracteres qualitativos sem polimorfismo foi atribuído o peso de 999 e para os polimórficos do peso de 999 dividido pelo maior número de passos entre dois estados de caractere. Desta forma, o custo de uma transformação de estado dos caracteres qualitativos (polimórficos ou não) ficou equivalente ao peso da maior transformação de estado de caractere dos quantitativos (Wiens 2001). Consequentemente, este esquema de pesos resultou em cladogramas com comprimentos e índices de Bremer multiplicados por 999. Portanto, estes dois valores foram divididos por 999 para permitir a comparação com outros estudos. Para a análise bayesiana foi utilizado o esquema de codificação denominado “gap-coded” (Archie 1985) para os caracteres quantitativos, utilizando 0,5 desvio padrão como ponto de corte e os indicando com ordenados. A análise bayesiana foi conduzida no MrBayes utilizando o modelo ordenado padrão (Huelsenbeck e Ronquist 2001).

#### *Dados moleculares*

Neste trabalho foram utilizadas as seqüências de nucleotídeos das regiões 12S e 16S do DNA mitocondrial previamente publicados no GenBank (NCBI, 2009) e obtidos por seqüenciamento automático (Tabela 4).

O DNA genômico foi extraído a partir de amostras de fígado preservadas em etanol absoluto utilizando-se o kit Dneasy™ Tissue (QIAGEN). Fragmentos das regiões 12S ( $\pm$  350pb) e 16S ( $\pm$  500pb) do DNA mitocondrial foram amplificados por PCR utilizando os iniciadores 12Sa, 12Sb, 16SaR e 16Sd e as condições de reação descritas por Reeder (1995).

As reações de seqüenciamento foram realizadas utilizando o DYEnamic™ ET terminator cycle sequencing kit (Amersham Pharmacia Biotech, Sweden). As seqüências dos produtos desta reação de PCR foram analisadas em um seqüenciador automatizado de DNA ABI Prism 377 (Applied Biosystems, CA), em condições padronizadas pelo fabricante. Todos os fragmentos amplificados foram seqüenciados nos dois sentidos (senso e anti-senso). Os cromatogramas das seqüências senso e anti-senso foram analisados e editadas para a obtenção da fita consenso no programa BioEdit 5.09 (Hall 1999). Quando possível dois indivíduos da mesma localidade foram seqüenciados para o controle de contaminação do seqüenciamento.

Foi realizado o alinhamento múltiplo das seqüências pelo programa MALIGN 2.7 (Wheeler e Gladstein 1994), baseado no critério de otimização (parcimônia) da árvore filogenética de menor custo. O custo utilizado para os *indels* internos (2) foi o dobro do utilizado para a inserção dos *indels* das extremidades (1). O mesmo peso ou custo foi utilizado para transições e transversões.

#### *Análise filogenética*

Para a análise filogenética por máxima parcimônia (MP) todos os caracteres receberam o mesmo peso. A análise foi feita independentemente para cada gene e para os dados morfológicos separadamente e de forma combinada por MP usando o programa PAUP\* v.4.0b10 (Swofford 1999) e por métodos bayesianos usando o programa MrBayes v.3.0b4 (Huelsenbeck e Ronquist 2001). Para análise de MP, foi utilizado o algoritmo de busca *branch-and-bound* e os *indels* foram codificados como uma quinta base (Giribet e Wheeler

1999). O suporte de cada clado resultantes das análises por MP foi acessado por *bootstrap*, com 1000 replicações (Felsenstein 1985), e pelo índice de Bremer (Bremer 1994), usando os programas MacClade 4.0 (Maddison e Maddison 1999) e PAUP. Clados com valores de *bootstrap* maiores de 70% e com índice de decaimento Bremer a partir de 4 foram considerados bem suportados (Felsenstein 1985, Hillis e Bull 1993). Para a análise Bayesiana foi utilizado o modelo de evolução mais apropriado para cada região inferido pelo programa ModelTest por hLRTs (Hierarchical Likelihood Ratio Tests) (Posada e Crandall 1998). Nas análises conjunta cada região genômica segundo o seu melhor modelo evolutivo e os dados morfológicos seguiram o seguinte esquema: caracteres quantitativos e polimórficos seguiram o modelo ordenado (*ordered model*) e os demais o modelo padrão (*standard model*). Como nenhum dos modelos disponíveis no Modeltest 3.7 consideram os *indels* como um estado de caractere, estes foram excluídos da análise do modelo evolutivo da seqüência e da análise filogenética Bayesiana. A análise Bayesiana se iniciou gerando árvores aleatórias e procedeu por  $5.0 \times 10^6$  gerações. As árvores foram amostradas a cada 100 gerações produzindo um total de 50000 árvores. A variação do logaritmo da verossimilhança ao longo das gerações foi analisada graficamente para a detecção da fase estacionária utilizando o programa Tracer 1.4 (Rambaut e Drummond 2007). Para todas as amostras foi definido como fase estacionária, que contém informação útil sobre os parâmetros, após 6500 gerações. Para cada análise quatro corridas independentes foram conduzidas. A frequência de cada clado na árvore de consenso da maioria da fase estacionária das duas corridas independentes representa a probabilidade *a posteriori* de cada nó (Huelsenbeck e Ronquist 2001).

#### *Datação Molecular*

O tempo de divergência foi estimado no programa MULTIDISTRIBUTE (Thorne et al. 1998, Kishino et al. 2001, Thorne e Kishino 2002) com base na abordagem bayesiana do relógio molecular relaxado. Para este análise, foi utilizada a topologia da árvore mais

parcimoniosa da análise combinada (morfologia + 12S + 16S). A origem do gênero foi calibrada com base na estimativa de Giugliano et al. (2007): 29.8 milhões de anos atrás e o intervalo de confiança entre 15,7 e 48,4 milhões de anos.

#### *Análise de dispersão-vicariância*

As áreas ancestrais foram inferidas baseadas em máxima parcimônia, utilizando o programa DIVA 1.1 (Ronquist 1997). Este método busca áreas ancestrais ótimas que minimizem eventos de dispersão e extinção (Ronquist 1997). Cinco áreas foram delimitadas nesta análise correspondendo a quatro grandes áreas geológicas da América do Sul, formadas principalmente no Terciário (Almeida et al. 2000) e importantes para a diversificação da herpetofauna sul-americana (Colli 2005). A Mata Atlântica foi incluída a quinta área correspondendo aos registros de distribuição periférica de *K. calcarata*. Portanto, as áreas utilizadas foram: (A) Escudo das Guianas, (B) Bacia Amazônica, (C) Mata Atlântica, (D) Escudo Central Brasileiro e (E) Bacia do Chaco-Paraná (Fig. 8).

## RESULTADOS

#### *Filogenia a partir dos dados morfológicos*

Apenas uma árvore (Fig. 9A) mais parcimoniosa com 77 passos foi encontrada a partir dos dados morfológicos (CI = 0.634, RI = 0.570). Apesar do baixo valor de suporte dos ramos, a topologia encontrada indica o monofiletismo de dois grupos: um clado das espécies florestais contendo *K. altamazonica*, *K. calcarata* e *K. pelviceps* e um clado das espécies de vegetação aberta contendo *K. striata*, *K. vanzoi*, *K. paulensis*, *K. viridistriga* e *Kentropyx* sp. (Fig. 9A). Dentro do clado das espécies de vegetação aberta, *K. striata* é espécie irmã do clado formado por *K. vanzoi*, *K. paulensis*, *K. viridistriga* e *Kentropyx* sp., ocupando a posição entre estas espécies. A análise Bayesiana resultou em uma topologia semelhante com uma politomia unindo as espécies do clado florestal (Fig. 9B).

### *Filogenia a partir dos dados moleculares*

Foram encontrados cinco alinhamentos mais parcimoniosos para a região 12S, com poucas incongruências entre si. Para a região 16S apenas um alinhamento mais parcimonioso foi encontrado (número de acesso no TreeBase SN3720). A análise filogenética foi realizada para os cinco alinhamentos da região 12S e as topologias obtidas foram as mesmas, apenas com pequenas diferenças no grau de suporte dos clados, tanto no caso do *bootstrap* quanto do índice de Bremer (resultado não apresentado). Assim, apenas um dos alinhamentos da região 12S foi escolhido aleatoriamente para todas as análises.

Tanto para a região 12S quanto para a 16S o melhor modelo selecionado a partir do teste da razão de verossimilhanças (“likelihood ratio test”) implementado no programa ModelTest foi o TrN+G (modelo de Tamura– Nei (Tamura e Nei 1993), com distribuição gama dos parâmetros). Os valores inferidos dos parâmetros do modelo estão na Tabela 5.

O alinhamento múltiplo da região 12S resultou em 333 caracteres, sendo 67 informativos. A busca por *branch-and-bound* resultou em um único cladograma mais parcimonioso (Fig. 10A), com 185 passos (CI=0,762, RI=0,777). Neste cladograma *K. striata* aparece na posição basal e as demais espécies formaram dois clados: um contendo *K. viridistriga*, *K. paulensis* e *Kentropyx* sp. e outro contendo *K. vanzoi*, *K. altamazonica*, *K. pelviceps* e *K. calcarata*. Com exceção do posicionamento de *K. vanzoi* todos os outros ramos tiveram alto grau de suporte. A árvore de consenso obtida a partir da análise bayesiana utilizando o modelo de evolução apresentou incongruências com a árvore por MP com apenas um grupo bem suportado formado por *K. viridistriga*, *K. vanzoi*, *K. paulensis* e *Kentropyx* sp. (grupo *paulensis*) (Fig. 10B).

O alinhamento múltiplo da região 16S resultou em 446 caracteres sendo 84 informativos. A busca por *branch-and-bound* resultou em dois cladogramas mais parcimoniosos (Fig. 11A), com 224 passos (CI=0,665, RI=0,706). Três ramos bem



suportados foram encontrados na topologia encontrada sendo um clado formado por *K. viridistriga*, *K. paulensis* e *Kentropyx* sp.; outro formado por *K. paulensis* e *Kentropyx* sp. e o terceiro consistindo em *K. striata* na posição basal (grupo *striata*). Estes grupos monofiléticos também foram encontrados na topologia resultante da análise Bayesiana e por MP a partir das seqüências da região 12S. A árvore de consenso obtida pela abordagem bayesiana utilizando o modelo de evolução TrN + G foi consistente com a topologia obtida por MP, contendo os mesmos três grupos bem suportados (Fig. 11B).

A análise por MP a partir da combinação dos dados moleculares (12S+16S) resultou em uma única árvore mais parcimoniosa (Fig. 12A), com 413 passos (CI = 0.702, RI = 0.728). A árvore resultante da análise por MP contém três cladogramas fortemente suportados: *K. striata* como grupo basal (grupo *striata*), o clado formado por *K. altamazonica*, *K. calcarata* e *K. pelviceps* (grupo *calcarata*) e o clado formado por *K. vanzoi*, *K. viridistriga*, *K. paulensis* e *Kentropyx* sp. (grupo *paulensis*). A análise bayesiana resultou em uma topologia distinta, mas também corrobora fortemente o monofiletismo do grupo *paulensis* (Fig. 12B).

#### *Análise combinada: morfologia + DNA*

A análise dos dados combinados incluiu 828 caracteres sendo 779 moleculares e 49 morfológicos contendo 156 caracteres informativos. A análise por MP resultou em uma única árvore mais parcimoniosa com 454 passos (CI = 0.714, RI = 0.573, Fig. 13A). A topologia encontrada apresentou três principais cladogramas bem suportados correspondendo ao grupo *striata* (na base da árvore); *calcarata* e *paulensis*. A análise bayesiana resultou em uma topologia semelhante, com exceção da posição de *K. striata* que aparece como espécie irmã do grupo *paulensis*, formando um clado com todas as espécies de vegetação aberta (Fig. 13B). Para avaliar se as diferentes estratégias de codificação dos caracteres quantitativos adotadas nas análises bayesianas e por MP influenciaram no resultado incongruente nas análises, a análise por MP foi repetida usando, a mesma matriz utilizada na análise Bayesiana e a mesma

topologia foi encontrada, com pequenas diferenças no valor do suporte dos ramos (resultado não apresentado).

Em resumo, as relações dentro e entre os grupos *calcarata* e *paulensis* estão bem estabelecidas em ambas as análises por MP e bayesiana (Fig. 13). Entretanto, os resultados das duas análises divergem a respeito do posicionamento de *K. striata* que aparece como grupo basal na análise por parcimônia na análise por MP ou numa posição mais derivada como espécie irmã do grupo *paulensis* na análise bayesiana. Baseado no maior número de caracteres informativos que suportam *K. striata* como táxon basal (6 morfológicos e 13 moleculares na topologia por MP, 5/0 na topologia bayesiana), no maior valor de suporte dos ramos (mesmo não sendo os valores de suporte dos ramos e as probabilidades *a posteriori* diretamente comparáveis) e no menor número suposições, a topologia obtida por MP foi favorecida nas análises subseqüentes.

#### *Datação molecular*

O resultado da datação molecular indicou uma diversificação antiga das espécies de *Kentropyx* tendo ocorrido principalmente no Mioceno (Fig. 14). De acordo com as análises, *K. striata* foi a primeira espécie a divergir no final do Oligoceno/início do Mioceno e a última divergência foi entre *K. paulensis* e *Kentropyx sp.* no final do Mioceno início do Plioceno. A divergência entre os grupos *calcarata* e *paulensis* provavelmente ocorrem no início ou meio do Mioceno, sendo que a única diversificação que ocorreu no Quaternário foi dentro da mesma espécie (Fig. 14).

#### *Análise de dispersão-vicariância*

A análise pelo DIVA resultou em duas reconstruções mais parcimoniosas com quatro eventos de dispersão durante a evolução de *Kentropyx* (Fig. 15). Nos dois casos, a divergência de *K. striata* ocorreu por um evento de vicariância que isolou o Escudo das Guianas. Além disso, em ambos os cenários a divergência entre os grupos *calcarata* (Bacia Amazônia) e *paulensis*

(Escudo Central Brasileiro) ocorreu por vicariância. As duas reconstruções divergem na distribuição do ancestral comum de todos os *Kentropyx*. Em uma reconstrução este ancestral está restrito ao Escudo Central Brasileiro e das Guianas (Fig. 14A) e na outra reconstrução este mesmo ancestral estaria também na Bacia Amazônica (Fig. 14B). De acordo com o primeiro cenário, depois da divergência de *K. striata* por vicariância e isolamento no escudo das Guianas, o ancestral comum dos grupos *calcarata* e *paulensis* ocupou a Bacia Amazônica por dispersão (Fig. 15A). Já no segundo cenário, o ancestral comum de todas as espécies viventes de *Kentropyx* tinha uma ampla distribuição ocupando a Bacia Amazônica e os Escudos Central Brasileiro e das Guianas devido a um evento de dispersão anterior (Fig. 15B). Ambas reconstruções requerem um evento de dispersão de *K. calcarata* para a Mata Atlântica e outro do ancestral comum de *K. viridistriga*, *K. paulensis* e *Kentropyx* sp. para a Bacia do Chaco-Paraná.

## DISCUSSÃO

As reconstruções baseada em evidência total (dados moleculares e morfológicos), tanto por MP quanto por métodos bayesianos, corroboram o monofiletismo dos três grupos fenéticos de *Kentropyx* anteriormente definidos (Gallagher 1979, Gallagher e Dixon 1980, 1992). Entretanto, nossos resultados divergem do proposto anteriormente no que diz respeito ao posicionamento de *K. striata* (que representa o grupo *striata*). De acordo com a análise combinada total por MP, *K. striata* é a espécie mais basal do gênero e não a mais derivada. Gallagher e Dixon (1992) propuseram que o menor número de dorsais (devido ao seu tamanho aumentado) e poros femorais de *K. striata* seria uma adaptação ao clima seco dos ecossistemas abertos e uma condição derivada em relação aos grupos *calcarata* e *paulensis* uma vez que os demais gêneros de Teiidae não compartilham este estado de caractere (Gallagher e Dixon 1992). Entretanto, mesmo havendo a coincidência entre os grupos

fenéticos propostos anteriormente (Gallagher e Dixon 1992) e as relações filogenéticas encontradas neste estudo, a relação entre os grupos não irá seguir necessariamente a evolução de um único caractere. Este é o mesmo tipo de incongruência encontrada no caso da evolução do gene *versus* a evolução da espécie derivado de filogenias a partir de um único gene (Doyle 1997, Maddison 1997). Além disso, a correlação entre a contagem de escamas e área de superfície disponível para termoregulação não é clara, nem direta. Resultados contraditórios indicam ambos: correlações positivas (Soulé e Kerfoot 1972, Malhotra e Thorpe 1997, Sanders et al. 2004) e negativas (Horton 1972, Lister 1976) entre o número de escamas (inversamente proporcional ao seu tamanho) e ambientes secos. Ademais, Gallagher e Dixon (1992) baseados apenas na evolução deste caractere e na distribuição das espécies atuais, propuseram que (i) *Kentropyx* teria se originado uma população ancestral (“proto-*Kentropyx*”) de floresta, derivada de um ancestral semelhante à *Ameiva-Cnemidophorus* e (ii) que os refúgios Pleistocênicos promoveram esta diferenciação do gênero levando a uma colonização secundária dos ambientes secos e abertos. Em resumo, os estudos anteriores sobre a evolução de *Kentropyx* propuseram relações filogenética e cenários evolutivos para o gênero sem realizar uma rigorosa análise filogenética usando dados alternativos ou métodos de reconstrução biogeográfica.

De acordo com nossas análises, *K. striata* foi a primeira espécie atual do gênero a divergir no final do Oligoceno início do Mioceno e, portanto, o aumento das escamas dorsais pode ter ocorrido cedo na evolução do gênero, com uma posterior reversão no grupo *calcarata*. Ademais, existe um paralelo entre a divergência basal de *K. striata* (uma espécie do Escudo das Guianas) e outros grupos de vertebrados, corroborando um soerguimento basal dos Escudos Central brasileiro e das Guianas, frequentemente atribuído a introgressões marinhas do Mioceno (Rasanen et al. 1995, Webb 1995, Ribas et al. 2005, Noonan e Wray 2006, Garda e Cannatella 2007). Nossos dados também indicam que a diversificação da

maioria dos *Kentropyx* ocorreu no Oligoceno/Mioceno, período que influenciou de forma marcante a diversificação da fauna sul-americana (Gamble et al. 2008).

O período de origem dos *Kentropyx* (Eoceno/Oligoceno) foi marcado pela expansão das savanas sul-americanas (Colli 2005, Giugliano et al. 2007) e é bem anterior ao Quaternário, como sugerido anteriormente (Gallagher e Dixon 1992). Portanto, de acordo com nossas análises a “Hipótese dos Refúgios do Pleistoceno” foi de importância limitada na diversificação das espécies de *Kentropyx*, sendo capaz de explicar, possivelmente, apenas diversificações intraespecíficas mais recentes. A análise de dispersão-vicariância sugere que o ancestral de *Kentropyx* não era florestal, como proposto anteriormente (pode ter sido totalmente não florestal ou ocorrido também na Bacia Amazônica). Dado que os gêneros filogeneticamente mais próximos de *Kentropyx* são primariamente de vegetação aberta, mesmo quando ocorrem na Bacia Amazônica, é mais plausível supor um ancestral não florestal para gênero (Fig. 14A). Assim, é mais provável que as savanas sejam o centro de origem de *Kentropyx*, ao invés da Floresta Amazônica, e que sucessivos eventos do Terciário tiveram um papel significativo na diferenciação das espécies viventes. Portanto, a distribuição atual do grupo *calcarata* na Bacia Amazônica é melhor explicado por uma dispersão mais recente depois do começo da retração marinha.

Ambas as reconstruções mais parcimoniosas do DIVA requerem um evento de dispersão para a Mata Atlântica. Afinidades de fauna e flora entre a Amazônia e a Mata Atlântica estão extensamente documentadas (Andrade-Lima 1982, Oliveira-Filho e Ratter 1995, Silva 1995, Bates et al. 1998, Costa 2003). Eventos antigos de conexão que favoreceram a vicariância podem ter sido responsáveis por algumas destas afinidades, mas a maioria dos casos tem sido atribuída a um dos vários corredores de floresta propostos do Quaternário que abriram rotas de dispersão entre estas duas florestas (Rizzini 1963, Bigarella et al. 1975, Rizzini 1979, Andrade-Lima 1982, Oliveira-Filho e Ratter 1995). Considerando

(i) a divergência recente entre as duas populações de *K. calcarata* incluídas neste trabalho (3.4 Ma), (ii) que a distribuição principal desta espécie é a Amazônia oriental e a ocorrência de prováveis corredores conectando a Amazônia e a Mata Atlântica no Quaternário, o cenário de dispersão resultante da análise do DIVA é suportado.

Independentemente do conjunto de caracteres analisado e do critério de otimização adotado, algumas relações filogenéticas sempre permaneceram com alto valor de suporte (valores de *bootstrap*, Bremer ou probabilidades *a posteriori*) como todos os ramos do grupo (*K. viridistriga* (*K. paulensis* e *Kentropyx sp.*)). Além disso, o monofiletismo do grupo *paulensis* foi sempre bem suportada em comparação ao grupo *calcarata*. O monofiletismo do grupo *paulensis* corrobora a hipótese de que a emergência dos três grandes blocos de terra (Escudo das Guianas, Escudo Central Brasileiro e a base oriental dos Andes) durante as introgressões marinas do Terciário (Mioceno) na América do Sul facilitaria a produção de mais táxons monofiléticos nestas regiões quando comparado com as terras mais baixas (Rasanen et al. 1995, Webb 1995, Aleixo 2004). Este cenário também foi corroborado em estudos de outros grupos de vertebrados (Aleixo 2004, Ribas et al. 2005, Noonan e Wray 2006, Garda e Cannatella 2007).

Diferentemente da sugestão previa de que *K. vanzoi* e *K. paulensis* seriam espécies irmãs devido às suas distribuições primárias serem no Cerrado do Escudo Central Brasileiro (Colli 2005), os resultados deste capítulo indicam que *K. paulensis* está filogeneticamente mais próximo de *K. viridistriga*, que ocorre na Bacia do Chaco-Paraná, do que *K. vanzoi*. A divergência antiga de *K. vanzoi* e as outras espécies do grupo *paulensis* pode ser atribuída ao isolamento da Chapada dos Parecis, uma extensa bacia sedimentar (Hasui e Almeida 1985, Bahia et al. 2006), que soerguiu durante o Mioceno (Costa et al. 1996, Westaway 2006). Portanto, a análise de dispersão-vicariância indicou que o ancestral comum de *K. viridistriga*, *K. paulensis* e *Kentropyx sp.* estava amplamente distribuído no Escudos Central Brasileiro e

na Bacia do Chaco-Paraná e que um posterior evento de vicariância, provavelmente no final do soerguimento epirogênico do Planalto Central Brasileiro ocorrido do meio até o final do Terciário (Colli 2005), promoveu a divergência entre *K. viridistriga* nas depressões do Pantanal e Guaporé. Mais recentemente, um evento de especiação parapátrica que ocasionou a divergência de *K. paulensis* e *Kentropyx* sp. pode estar associado ao solo arenoso de depressão do Tocantins.

Em resumo, nossos resultados indicam que as espécies viventes de *Kentropyx* formam três grupos monofiléticos, que correspondem aos três grupos fenéticos propostos anteriormente: *calcarata*, *paulensis* e *striata*. Entretanto, a relação entre os grupos difere do que foi sugerido previamente, uma vez que *striata* é a grupo mais basal nas nossas análises. Foi estimado que a origem do gênero ocorreu no Terciário (Eoceno/Oligoceno) e que a “Hipótese dos Refúgios Pleistocênicos” não explica a diversificação de *Kentropyx* e pode apenas estar associada a eventos mais recentes de diversificação intraespecífica. Concluímos também que o ancestral comum das espécies viventes de *Kentropyx* não era restrito ao ambiente florestal, como sugerido anteriormente, e poderia estar tanto presente ou ausente na Bacia Amazônica. Consideramos ser mais provável que o ancestral seja de savana e que os eventos históricos que promoveram a diversificação do gênero foram: (i) isolamento dos Escudos Central Brasileiro e das Guianas atribuído a uma introgressão marinha do Mioceno, associada à divergência basal de *K. striata* (uma espécie do Escudo das Guianas) e as demais espécies de *Kentropyx*, especialmente o grupo monofilético *paulensis* que ocorre no Escudo Central Brasileiro, (ii) a distribuição do grupo *calcarata* na Bacia Amazônica se deve possivelmente a um evento de dispersão ocorrido depois da retração marinha; (iii) a distribuição de *K. calcarata* na Mata Atlântica provavelmente se deve a eventos mais recentes (Quaternário) de dispersão por corredores de floresta que ligaram os dois ecossistemas; (iv) a diferenciação de *K. vanzoi* das demais espécies do grupo *paulensis*

ocorreu durante o Mioceno, coincidindo com o isolamento da Chapada dos Parecis; (v) o final do soerguimento epirogênico do Planalto Central no final do terciário pode ter promovido a diferenciação de *K. viridistriga* nas depressões do Pantanal e Guaporé e (vi) a divergência entre *K. paulensis* e *Kentropyx* sp. pode ter ocorrido devido à especiação parapátrica na depressão arenosa do Tocantins.



Tabela 3. Caracteres merísticos das oito espécies de *Kentropyx*. Os valores indicam média  $\pm$  desvio padrão, com a amplitude entre parênteses.

	<i>K. altamazonica</i>	<i>K. calcarata</i>	<i>K. paulensis</i>	<i>K. pelviceps</i>	<i>K. striata</i>	<i>K. vanzoi</i>	<i>K. viridistriga</i>	<i>Kentropyx sp.</i>
Variáveis	(n = 233)	(n = 231)	(n = 96)	(n = 157)	(n = 150)	(n = 160)	(n = 21)	(n = 21)
Supralabiais	12,2 $\pm$ 0,6 (10-14)	12,1 $\pm$ 0,5 (10-15)	12,2 $\pm$ 0,6 (11-15)	12,3 $\pm$ 0,6 (10-15)	12,0 $\pm$ 0,2 (12-13)	12,0 $\pm$ 0,3 (11-14)	12,3 $\pm$ 0,6 (12-14)	12,1 $\pm$ 0,7 (10-14)
Infralabiais	10,2 $\pm$ 1,5 (8-15)	9,9 $\pm$ 1,3 (8-12)	8,7 $\pm$ 1,4 (6-14)	10,3 $\pm$ 1,7 (8-14)	9,9 $\pm$ 1,4 (6-13)	8,7 $\pm$ 1,2 (7-13)	7,8 $\pm$ 0,7 (6-9)	8,0 $\pm$ 0,0 (8-8)
Escamas da prega gular	16,6 $\pm$ 1,5 (13-22)	16,4 $\pm$ 1,6 (13-22)	16,2 $\pm$ 1,6 (12-21)	16,9 $\pm$ 1,6 (11-22)	13,9 $\pm$ 1,1 (11-17)	14,3 $\pm$ 1,2 (12-17)	16,1 $\pm$ 1,8 (12-19)	15,8 $\pm$ 1,5 (13-18)
Supraoculares	3,1 $\pm$ 0,3 (3-4)	3,0 $\pm$ 0,1 (3-4)	3,1 $\pm$ 0,2 (3-4)	3,1 $\pm$ 0,3 (3-5)	3,1 $\pm$ 0,3 (3-4)	3,1 $\pm$ 0,3 (3-4)	3,2 $\pm$ 0,4 (3-4)	3,0 $\pm$ 0,0 (3-3)
Parietais	3,0 $\pm$ 0,0 (3-3)	3,0 $\pm$ 0,1 (3-5)	3,0 $\pm$ 0,2 (3-4)	3,0 $\pm$ 0,1 (3-4)	3,0 $\pm$ 0,0 (3-3)	3,0 $\pm$ 0,0 (3-3)	3,0 $\pm$ 0,0 (3-3)	3,0 $\pm$ 0,0 (3-3)
Pós-parietais	2,5 $\pm$ 0,8 (2-6)	2,2 $\pm$ 0,4 (2-5)	2,5 $\pm$ 0,7 (2-5)	2,3 $\pm$ 0,5 (2-4)	2,1 $\pm$ 0,4 (2-5)	2,3 $\pm$ 0,5 (2-4)	2,6 $\pm$ 0,7 (2-5)	2,5 $\pm$ 0,7 (2-4)
Escamas ao redor do	107,7 $\pm$ 7,8	113,8 $\pm$ 9,7	78,4 $\pm$ 7,9	111,9 $\pm$ 7,5	47,8 $\pm$ 4,3	83,8 $\pm$ 6,6	75,0 $\pm$ 5,1	71,8 $\pm$ 7,2

corpo	(89-135)	(93-140)	(61-100)	(94-132)	(38-64)	(71-106)	(66-83)	(61-90)
Fileiras transversais	33,3 ± 1,1	32,5 ± 1,2	32,2 ± 1,1	31,2 ± 1,1	31,7 ± 0,9	31,6 ± 1,1	33,9 ± 1,2	32,7 ± 0,8
de ventrais	(30-36)	(29-35)	(30-35)	(29-34)	(29-34)	(29-35)	(32-36)	(31-34)
Ventrais em uma	15,6 ± 0,8	14,3 ± 0,7	13,9 ± 0,7	14,7 ± 0,9	14,6 ± 0,9	12,7 ± 0,9	14,5 ± 0,8	14,0 ± 0,0
fileira transversal	(13-17)	(13-16)	(12-16)	(14-16)	(13-16)	(12-14)	(14-16)	(14-14)
Poros femorais	33,1 ± 2,8	37,8 ± 3,4	18,7 ± 2,5	40,3 ± 3,3	13,1 ± 1,2	10,3 ± 1,9	23,1 ± 2,5	21,1 ± 1,3
	(20-40)	(28-46)	(12-24)	(32-49)	(10-16)	(6-16)	(18-28)	(19-24)
Pre-femorais	12,7 ± 1,8	12,4 ± 1,7	8,6 ± 1,1	11,9 ± 1,4	7,3 ± 0,6	7,6 ± 0,9	8,9 ± 0,9	8,8 ± 0,6
	(9-19)	(7-17)	(6-11)	(8-16)	(6-9)	(6-10)	(7-11)	(8-10)
Fileiras de pré-femorais	15,4 ± 1,2	16,2 ± 1,2	12,9 ± 1,0	16,1 ± 1,0	13,9 ± 0,8	12,2 ± 0,9	15,0 ± 1,5	13,0 ± 0,7
	(12-20)	(12-19)	(11-15)	(14-18)	(12-16)	(10-14)	(12-18)	(11-14)
Fileiras de	11,6 ± 0,9	11,0 ± 0,9	9,3 ± 0,9	11,5 ± 1,2	9,0 ± 0,8	8,4 ± 0,7	9,6 ± 0,8	7,9 ± 0,6
Infratibiais	(9-14)	(9-15)	(8-11)	(9-15)	(7-11)	(7-11)	(8-11)	(7-9)
Pré-anais	4,7 ± 0,6	4,6 ± 0,6	4,0 ± 0,5	4,6 ± 0,5	4,3 ± 0,5	3,8 ± 0,5	4,3 ± 0,5	4,5 ± 0,6
	(4-6)	(4-6)	(3-5)	(3-6)	(3-5)	(3-5)	(4-5)	(4-6)
Lamelas do quarto	18,8 ± 1,4	17,1 ± 1,1	15,1 ± 1,2	17,4 ± 1,2	16,1 ± 1,0	15,8 ± 1,0	16,2 ± 1,3	15,4 ± 0,7

dedo	(15-22)	(15-23)	(12-18)	(14-20)	(13-19)	(13-18)	(14-20)	(14-17)
Lamelas do quarto	27,3 ± 1,7	26,5 ± 1,5	22,9 ± 1,9	25,8 ± 1,7	24,5 ± 1,3	23,4 ± 1,4	25,1 ± 1,5	21,7 ± 1,2
artelho	(20-33)	(22-32)	(18-28)	(21-31)	(22-28)	(20-28)	(23-29)	(20-24)
Dorsais	164,0 ± 17,4	157,6 ± 10,0	129,5 ± 10,6	143,9 ± 9,4	84,1 ± 3,9	143,7 ± 9,2	134,0 ± 11,4	118,3 ± 5,7
	(130-207)	(132-186)	(106-155)	(119-182)	(75-93)	(123-164)	(116-156)	(108-129)
Escamas ao redor da	19, ± 1,6	17,2 ± 1,6	15,5 ± 1,6	19,6 ± 1,5	18,2 ± 1,0	14,7 ± 1,2	17,6 ± 1,4	16,8 ± 1,1
cauda	(16-22)	(14-22)	(13-19)	(16-23)	(15-28)	(12-19)	(15-20)	(14-18)

---

Tabela 4. Lista de espécies, localidades, coleções e número de acesso no GenBank.

Espécie	Localidade	Coleção	Etiqueta	Número de acesso no GenBank
<i>Ameiva Ameiva 1</i>	Peru: Cuzco Amazônico	SBH	267103	12S - AY359473, 16S - AY359493
<i>Cnemidophorus gramivagus</i>	Venezuela: Portuguesa	ALM	8199	12S - AY046432, 16S - AY046474
<i>Kentropyx altamazonica</i>	Peru: Loreto	KU	205015	12S - AY046456, 16S - AY046498
<i>Kentropyx altamazonica</i>	Venezuela: Tapirapeco	AMNH	R-134175	12S - AY046455, 16S - AY046497
<i>Kentropyx calcarata 1</i>	Guyana: Warniabo Creek	AMNH	R-140967	12S - AY046458, 16S - AY046500
<i>Kentropyx calcarata 2</i>	Brazil: Vila Rica-MT	MRT	978224	12S - AF420707, 16S - AF420760
<i>Kentropyx pelviceps</i>	Ecuador: Sucumbios	OMNH	36502	12S - AY046459, 16S - AY046501
<i>Kentropyx striata</i>	Guyana: Southern Rupununi Savanna	AMNH	R-139881	12S - AY046460, 16S - AY046502
<i>Kentropyx paulensis 1</i>	Brazil: Paracatu -MG	CHUNB	26031	12S - EU345185, 16S - EU345179
<i>Kentropyx paulensis 2</i>	Brazil: Paracatu -MG	CHUNB	26032	12S - EU345187, 16S - EU345181
<i>Kentropyx vanzoi 1</i>	Brazil: Vilhena - RO	CHUNB	11631	12S - EU345191, 16S - EU345177
<i>Kentropyx vanzoi 2</i>	Brazil: Vilhena - RO	CHUNB	11644	12S - EU345188, 16S - EU345178
<i>Kentropyx sp. 1</i>	Brazil: Mateiros-TO	CHUNB	41299	12S - EU345192, 16S - EU345184
<i>Kentropyx sp. 2</i>	Brazil: Mateiros-TO	CHUNB	41296	12S - EU345190, 16S - EU345180

<i>K. viridistriga</i> 1	Brazil: Mato Grosso	UFMT	1270	12S – EU345189, 16S – EU345182
<i>K. viridistriga</i> 2	Brazil: Mato Grosso	UFMT	2375	12S – EU345186, 16S – EU345183

---

ALM – séries de campo de Allan L. Markezich, Black Hawk College, Moline, IL; AMNH - American Museum of Natural History; CHUNB - Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília; KU - Natural History Museum, University of Kansas; MRT – de Miguel Trefaut Rodrigues (IBUSP e MZUSP, São Paulo, Brazil), OMNH - Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma; SBH – Coleção de Tecidos de S. Blair Hedges, Pennsylvania State University; UFMT - Universidade Federal do Mato Grosso, Mato Grosso, Brasil.

Tabela 5. Parâmetros do modelo de substituição selecionado pelo ModelTest para as regiões 12S e 16S.

Região do DNA	Frequência de bases	Frequência de substituições	Distribuição Gama (G)
12S	A = 0,3323	A-C = 1,0000	0,2503
	C = 0,2428	A-G = 3,8806	
	G = 0,1721	A-T = 1,0000	
	T = 0,2288	C-G = 1,0000	
		C-T = 12,9889	
		G-T = 1,0000	
16S	A = 0,3499	A-C = 1,0000	0,1266
	C = 0,2571	A-G = 6,1200	
	G = 0,1642	A-T = 1,0000	
	T = 0,2288	C-G = 1,0000	
		C-T = 8,3267	
		G-T = 1,0000	

## Legenda das figuras

Fig. 8. Áreas geográficas usadas na análise de dispersão vicariância. A: Escudo das Guianas; B: Bacia Amazônica; C: Mata Atlântica; D: Escudo Central Brasileiro; E: Bacia do Chaco-Paraná.

Fig. 9. Filogenia de *Kentropyx* inferida a partir dos dados morfológicos. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. Os valores de Bremer não são absolutos porque eles foram divididos por 999. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.

Fig. 10. Filogenia de *Kentropyx* inferida a partir das seqüências de DNA mitocondrial 12S. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.

Fig. 11. Filogenia de *Kentropyx* inferida a partir das seqüências de DNA mitocondrial 16S. (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.

Fig. 12. Filogenia de *Kentropyx* inferida a partir da análise molecular combinada (12S+16S). (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer,

respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.

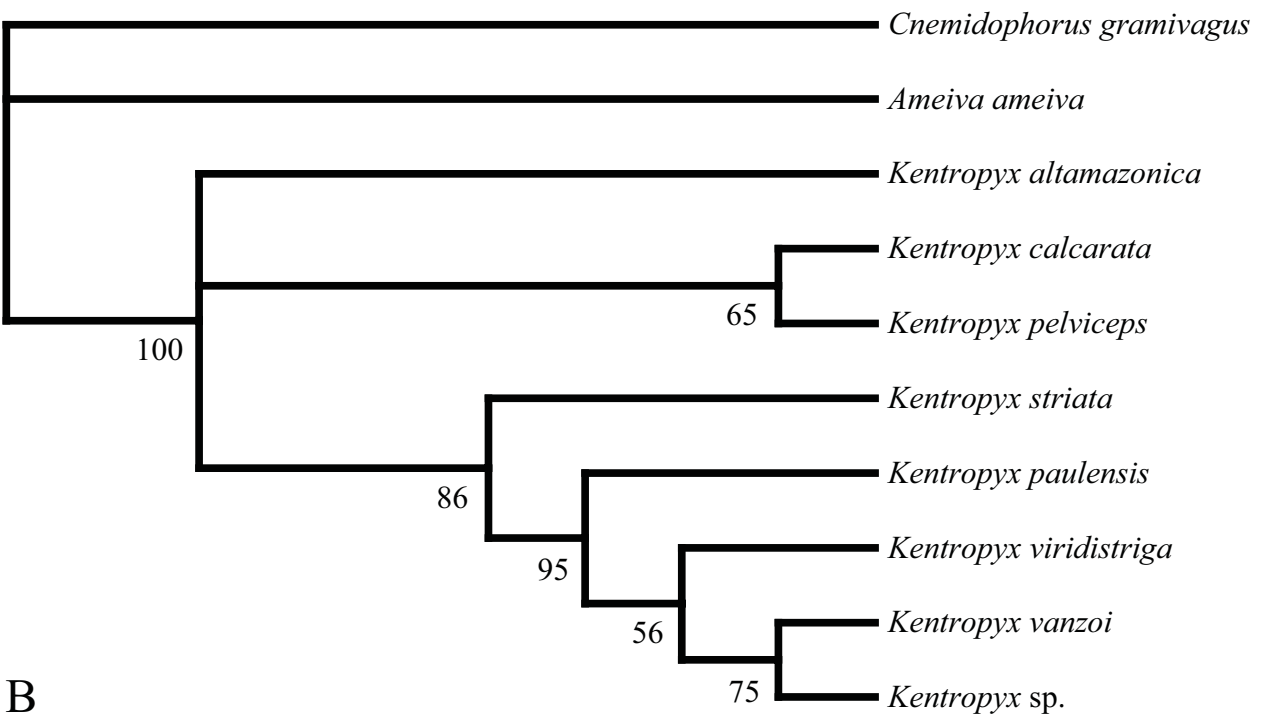
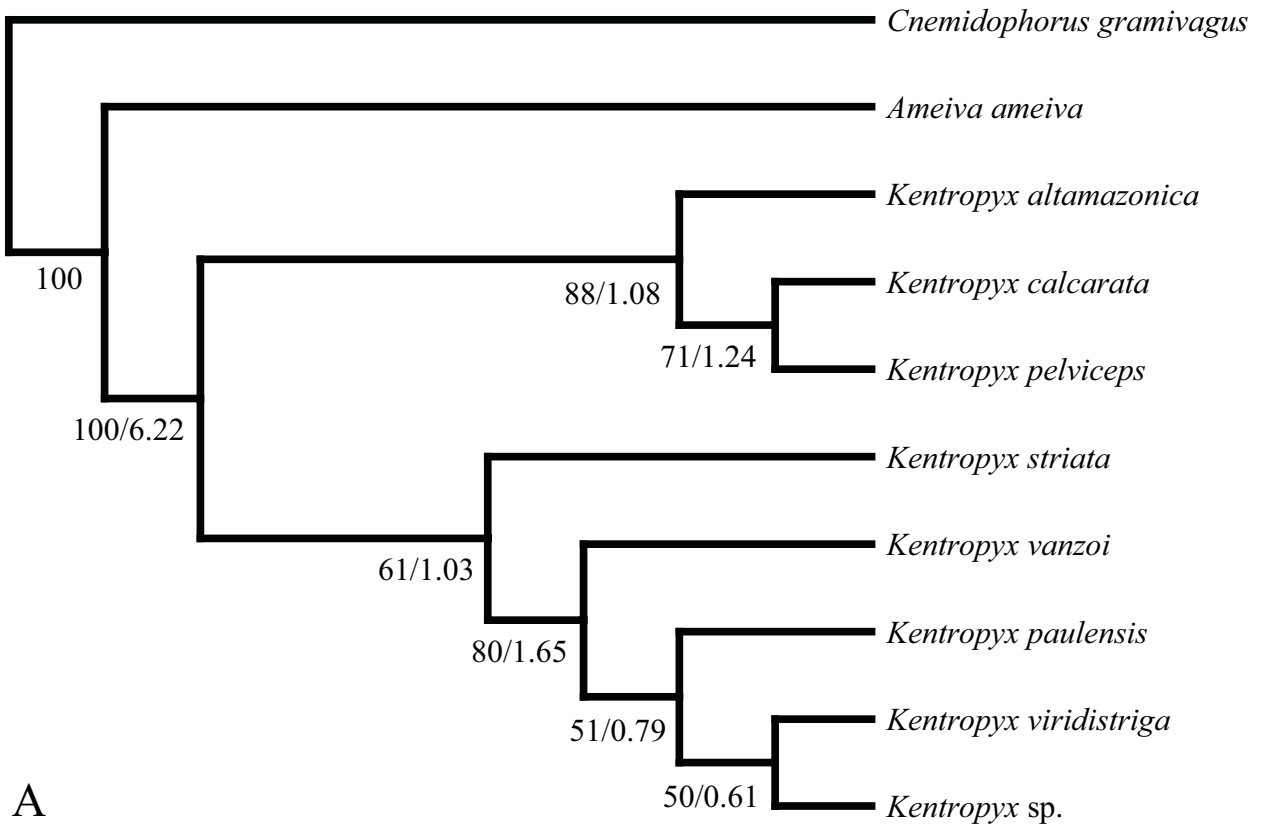
Fig. 13. Filogenia de *Kentropyx* inferida a partir da combinação de dados morfológicos e moleculares (12S+16S). (A) Árvore mais parcimoniosa com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana utilizando o modelo TrN+I+G, com os valores de probabilidades *a posteriori*.

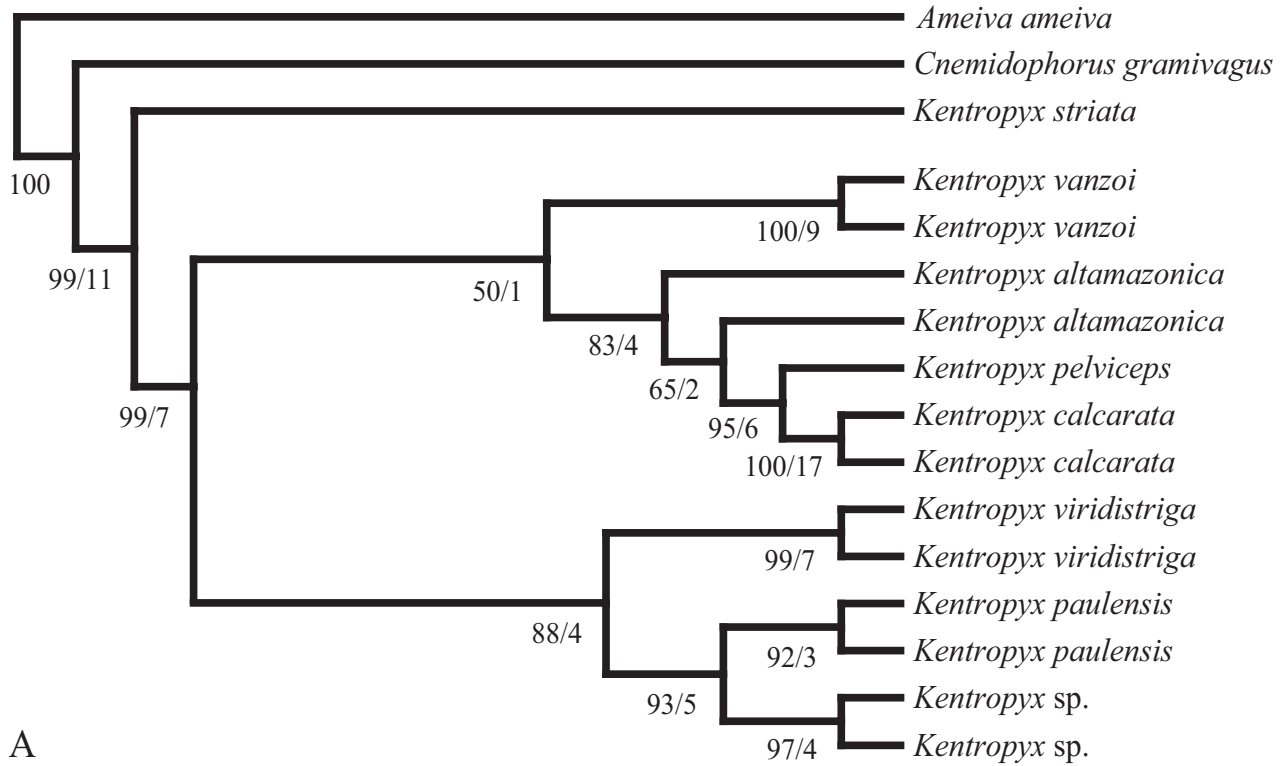
Fig. 14. Cronograma de *Kentropyx* baseado na topologia obtida pela combinação dos dados moleculares e morfológicos, com os tempos de divergência estimados a partir da abordagem Bayesiana. As barras representam a média do tempo de divergência  $\pm$  desvio padrão.

Fig. 15. Duas reconstruções mais parcimoniosas da distribuição ancestral para cada nó obtidas por análise de dispersão-vicariância utilizando as cinco áreas indicadas na Fig. 8 e o cladograma por MP baseado em evidência total (molecular+morfológico). As setas indicam eventos de dispersão e as barras verticais indicam eventos de vicariância.

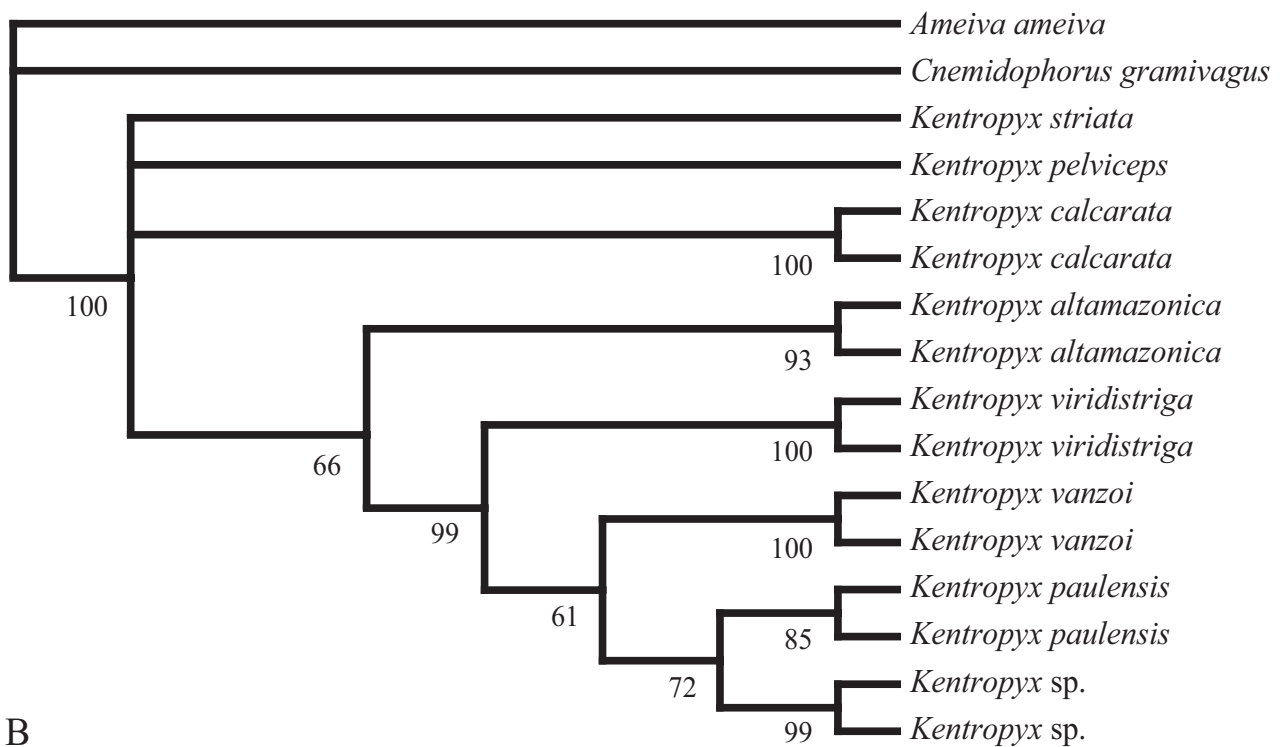




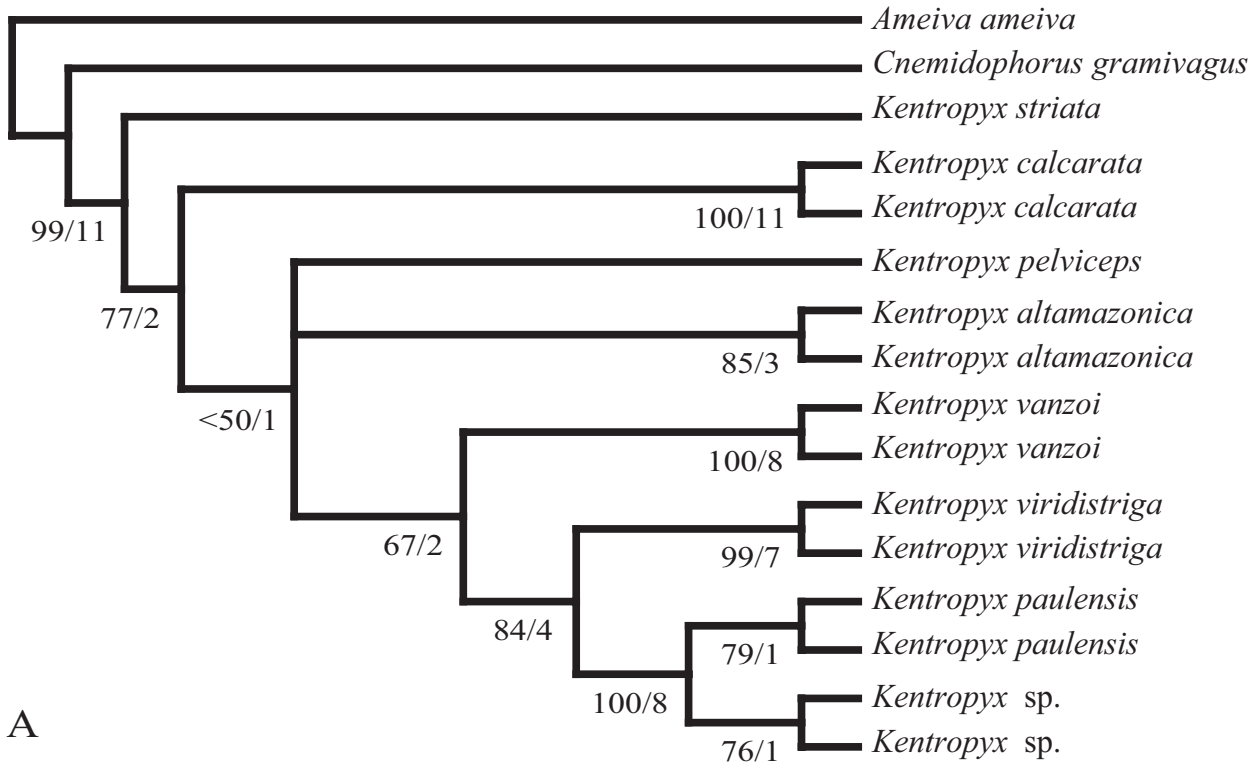




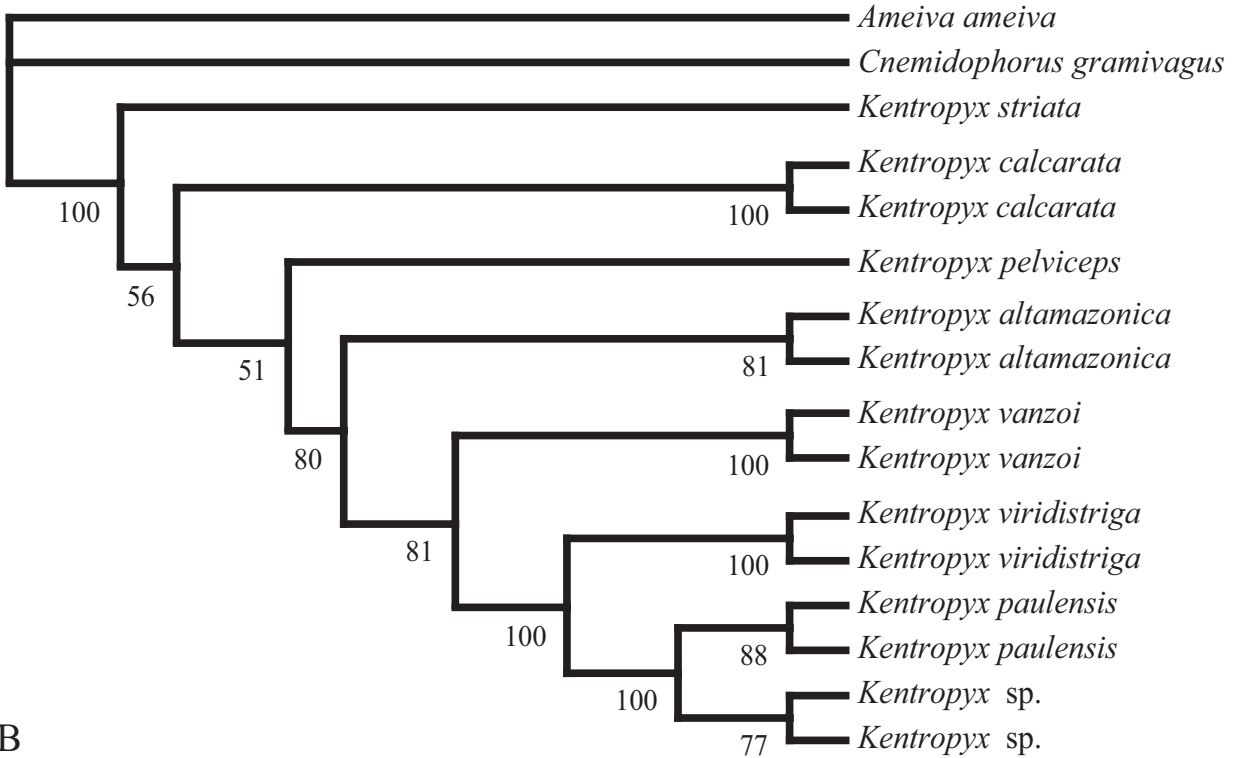
A



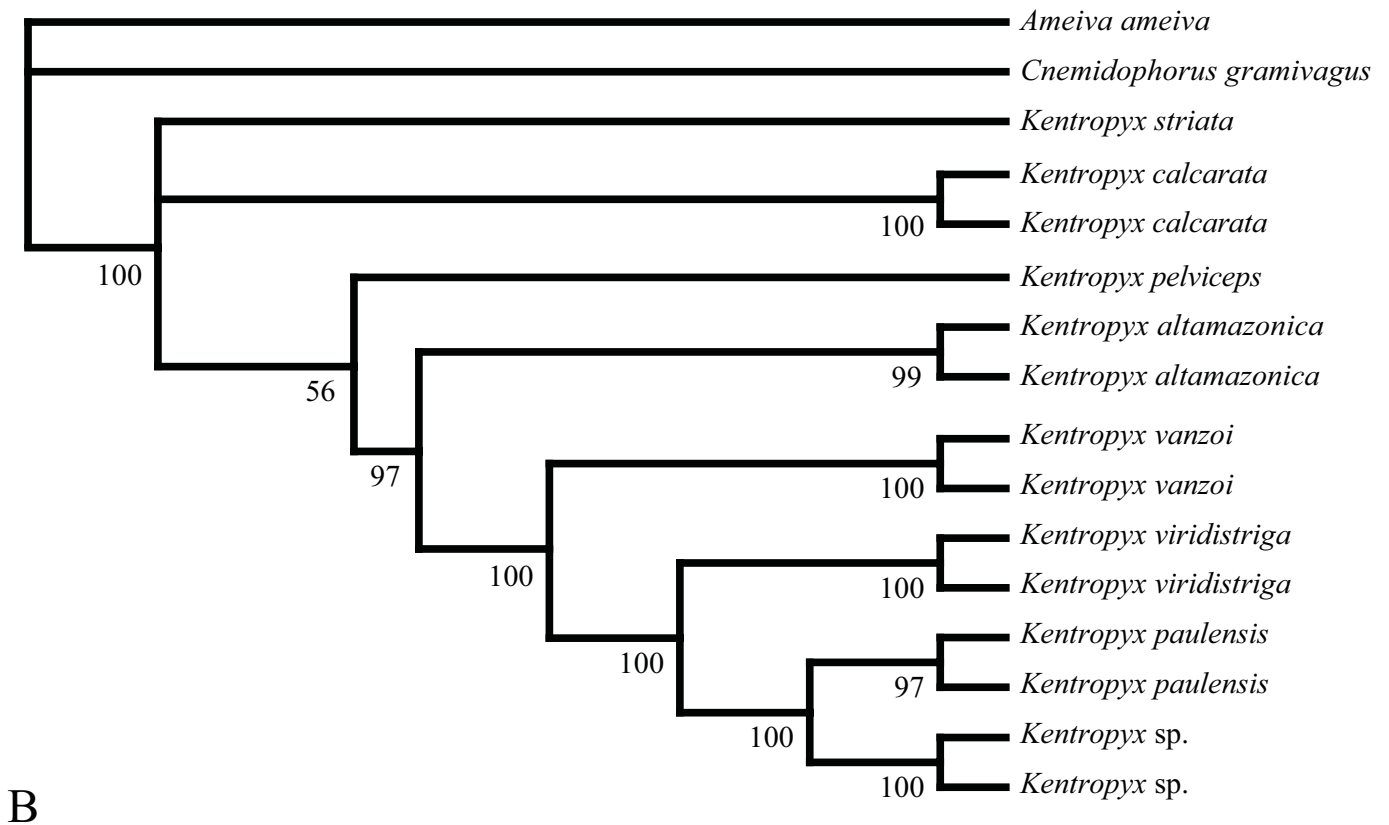
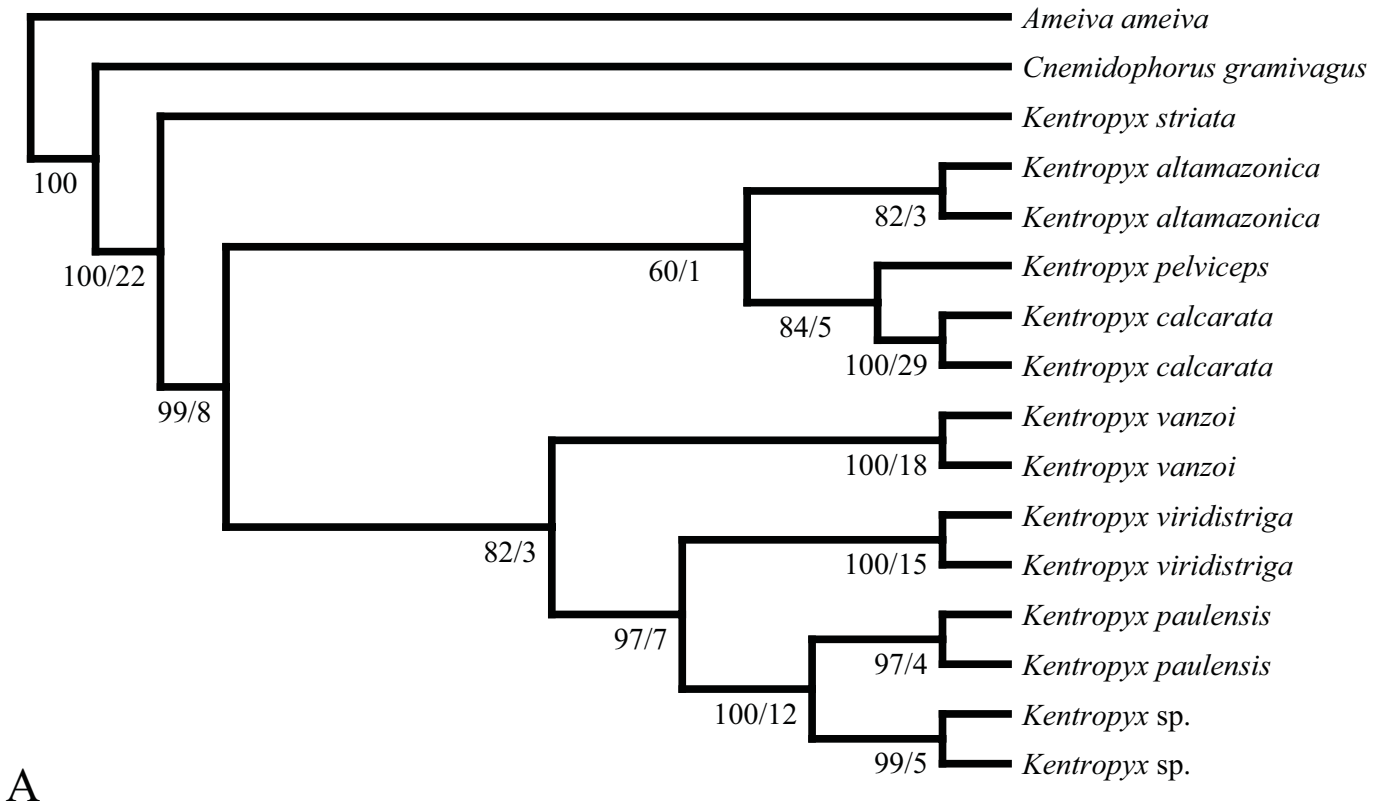
B

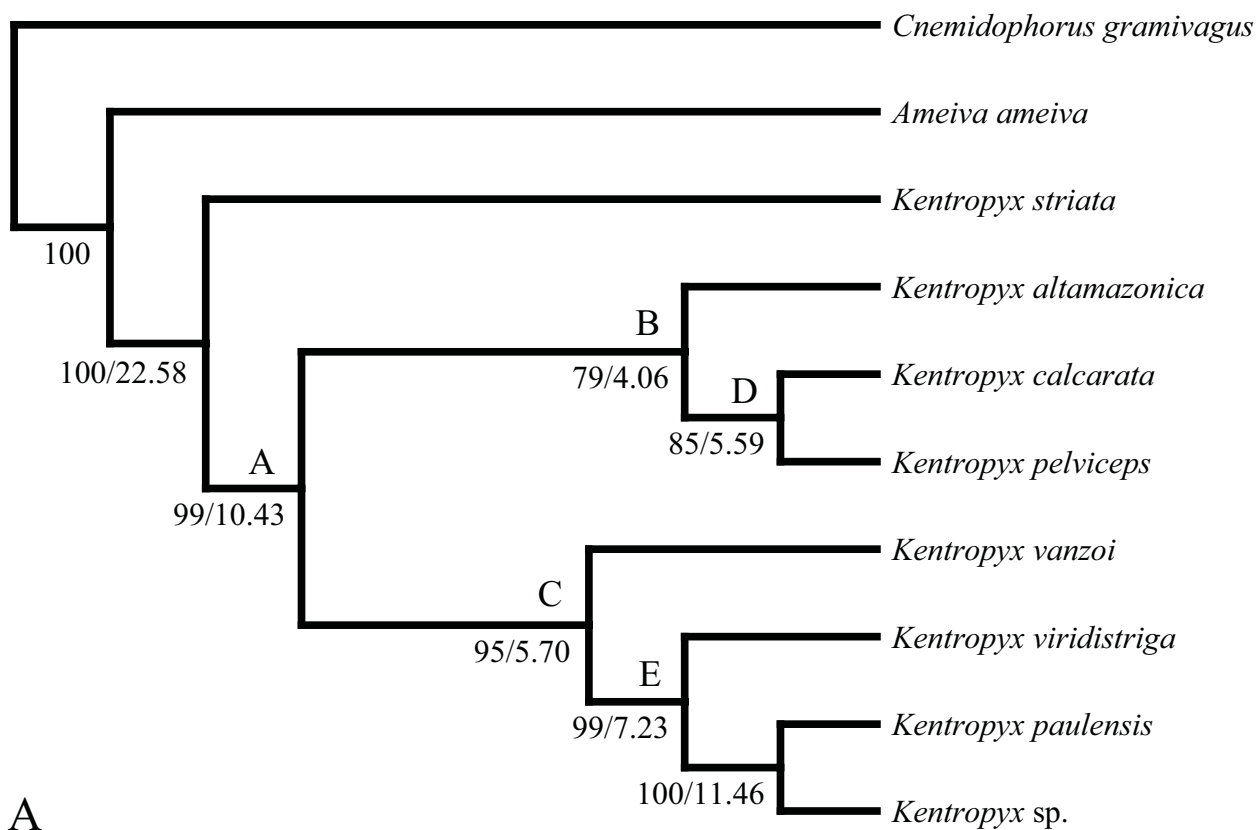


A

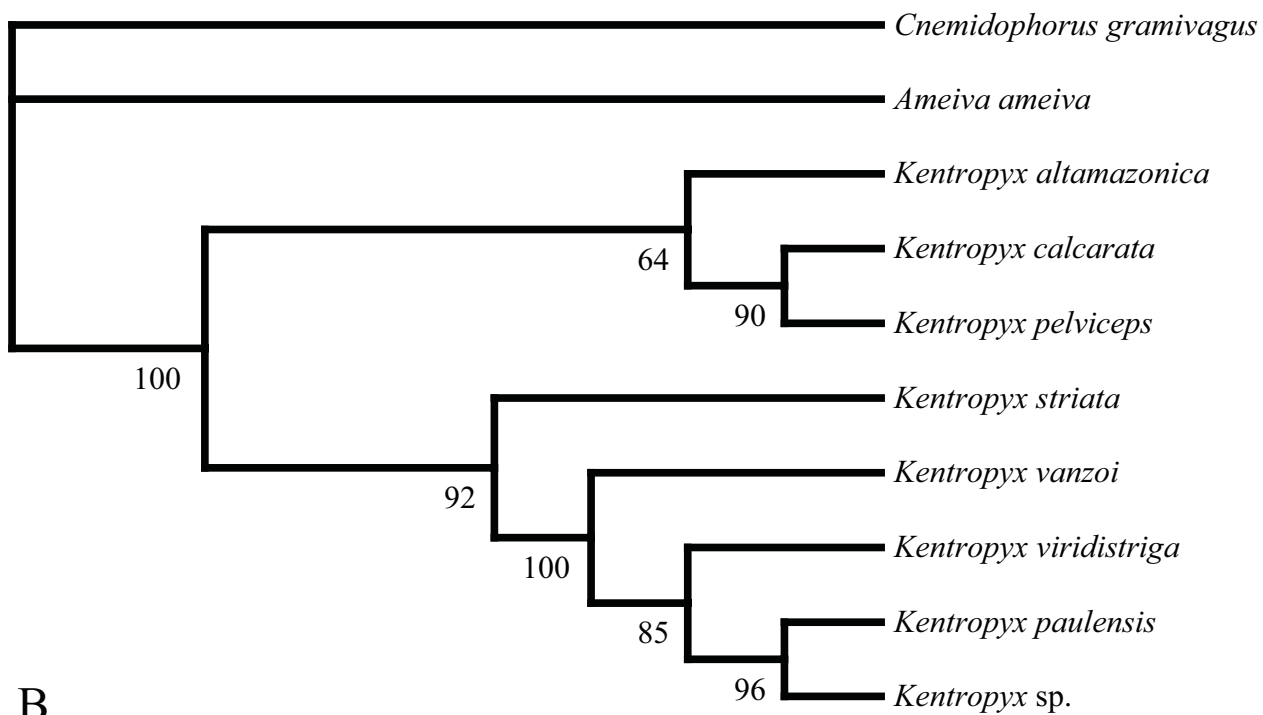


B

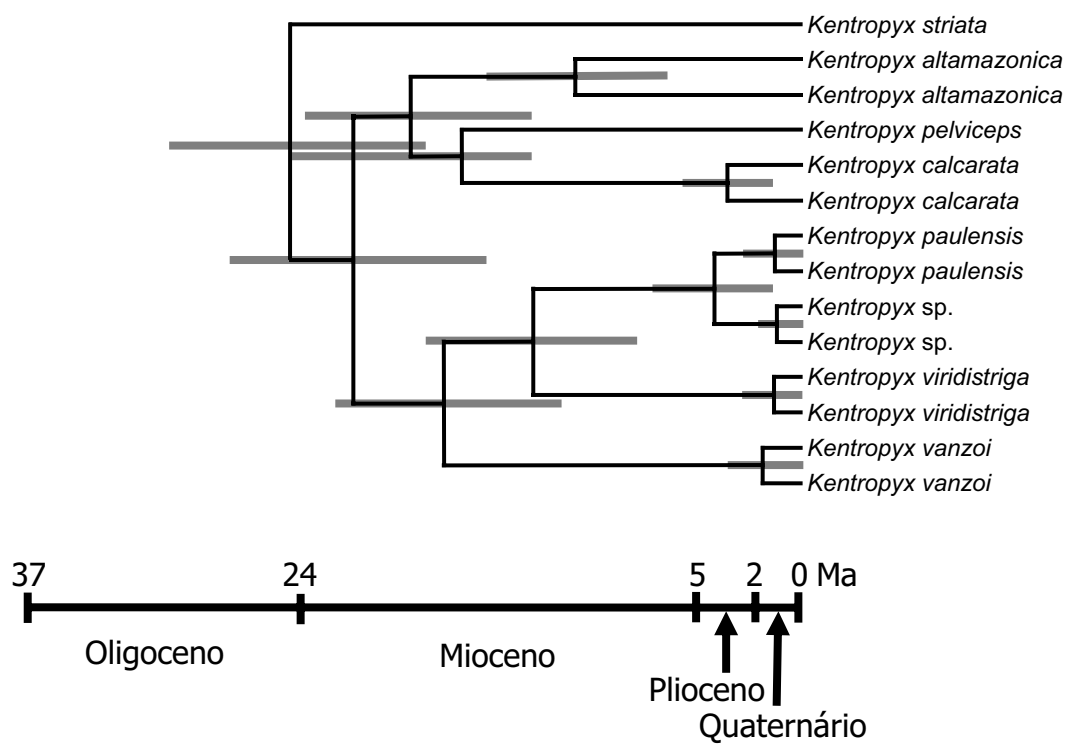


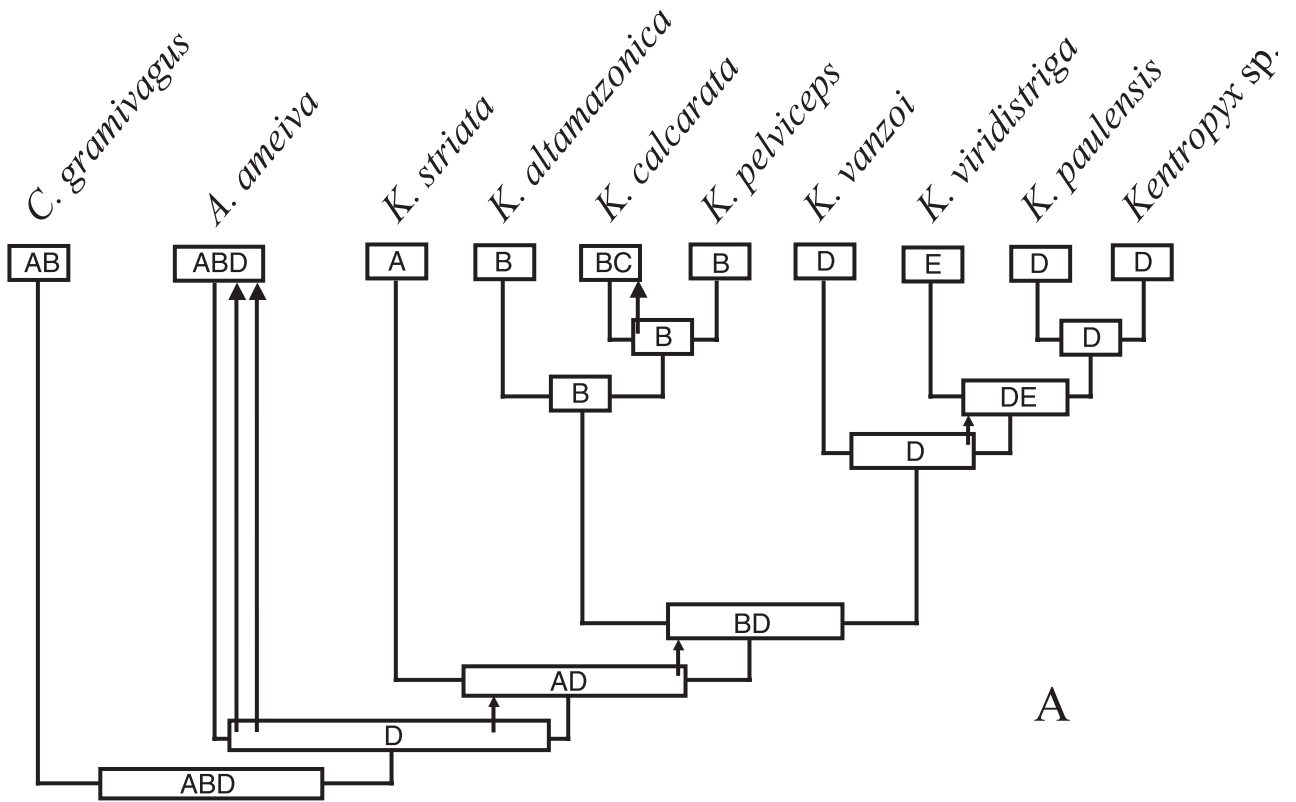


A

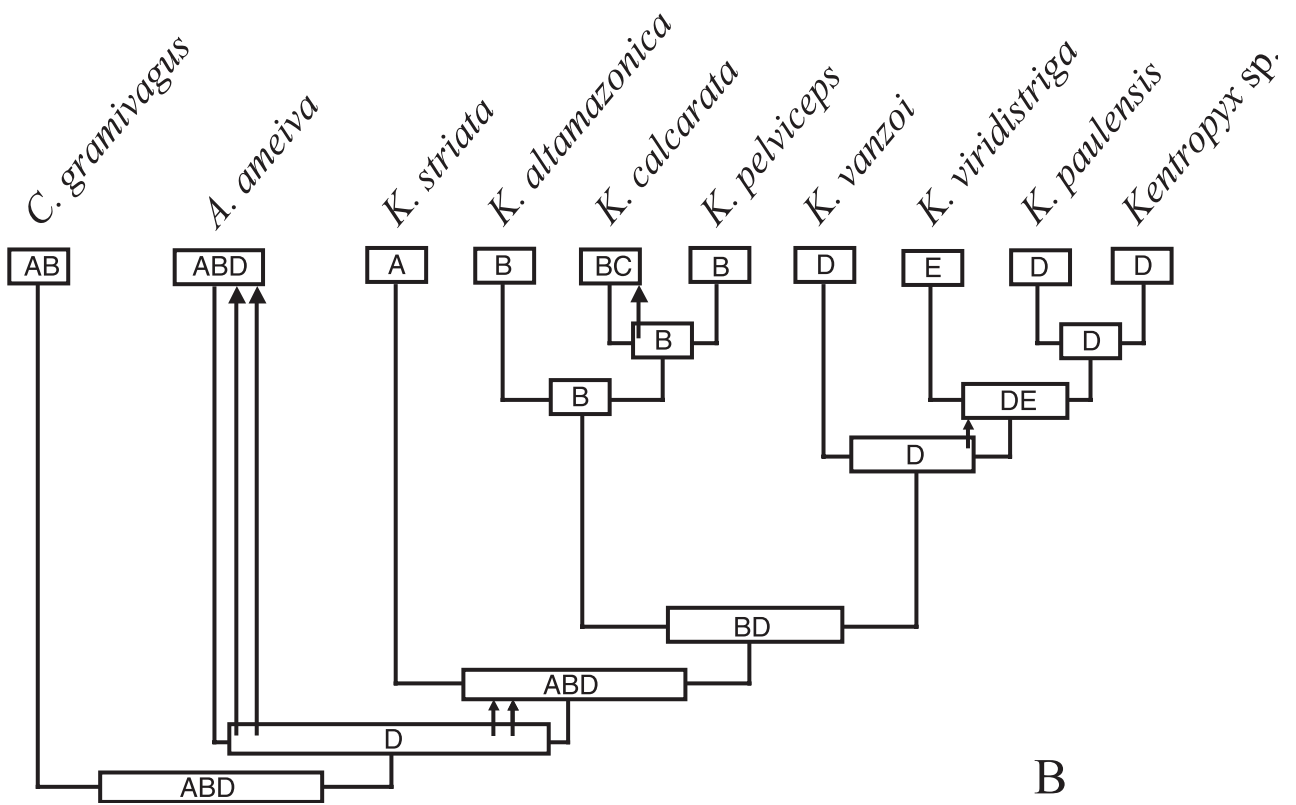


B





A



B



CAPÍTULO III – DESCRIÇÃO UMA NOVA ESPÉCIE DE *Cnemidophorus* (SQUAMATA:  
TEIIDAE) DA REGIÃO DO JALAPÃO.

Colli, G. R., Giugliano, L. G. Mesquita, D. O., França, F. G. R. A new species of  
*Cnemidophorus* from the jalapão region, in the central Brazilian cerrado.  
Herpetologica. no prelo



Este capítulo trata da descrição de uma nova espécie de *Cnemidophorus* encontrado na região nordeste do Cerrado. Esse bioma é uma das savanas tropicais com maior riqueza de espécie e é considerado um “hotspot” de biodiversidade. É estimado que, com a taxa de desmatamento atual, este ecossistema irá desaparecer por volta do ano 2030. O número de espécies sendo descobertas no Cerrado tem crescido linearmente, especialmente nos últimos 50 anos. Este capítulo trata da descrição de uma nova espécie de *Cnemidophorus* da região do Jalapão (*C. jalapensis*), no nordeste do bioma Cerrado. A análise discriminante linear e o modelo bayesianos indicaram que a combinação de caracteres merísticos (poros femorais, escamas ao redor da cauda, préfemorais, dorsais e supralabiais) e variáveis categóricas derivadas de foliose e coloração claramente distinguem *C. jalapensis* das congênicas. A nova espécie é aparentemente parapátrica com *C. mumbuca* sendo que as essa espécies ocorrem em lados opostos do Rio Novo. As duas espécies são ecologicamente e morfologicamente semelhantes, compartilhando as seguintes características: tamanho do corpo pequeno, o número fixo de um ovo por ninhada, e pequeno número de poros femorais. *Cnemidophorus jalapensis* é aparentemente endêmico da região do Jalapão, na porção nordeste do Cerrado. O seu tamanho reduzido e sua distribuição geográfica restrita são consistentes com as previsões feitas para Anuros do Cerrado, de que as novas espécies a serem descritas devem ser pequenas e de distribuição restrita. Estes resultados enfatizam a urgência de estudos da biota do Cerrado tendo em vista o acelerado processo de degradação deste bioma. O detalhamento da descrição de *C. jalapensis* pode ser encontrado no manuscrito submetido e aceito no periódico Herpetologica (Anexo IV).



CAPÍTULO IV - ANÁLISE DAS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE AS ESPÉCIES  
DE “CNEMIDOPHORINOS” (SQUAMATA, TEIIDAE) E SUA IMPLICAÇÃO NA  
COMPREENSÃO DA ORIGEM, EVOLUÇÃO E BIOGEOGRAFIA DO GRUPO



## INTRODUÇÃO

Os lagartos do gênero *Cnemidophorus* (Teiidae) se distribuem por toda a América do Sul, desde a Argentina até a Venezuela, habitando também algumas ilhas da América Central. Estes lagartos são típicos de vegetação aberta, sendo encontrados em enclaves savânicos da Amazônia, no Cerrado, Caatinga e Campos Sulinos, entre outros biomas sul-americanos (Tio Vallejo e Miranda 1984, Magnusson et al. 1986, Wright et al. 1993, Feltrim e Lema 2000). A sistemática do gênero é considerada uma das mais complexas entre os répteis (Wright et al. 1993), o seu posicionamento filogenético está indefinido (Giugliano et al. 2007) e o seu monofiletismo é questionável (Reeder et al. 2002, Giugliano et al. 2006). Entretanto, diversos estudos indicam que os “cnemidophorinos” (grupo composto por *Cnemidophorus*, *Ameiva*, *Kentropyx* e *Aspidoscelis*) formam um grupo monofilético (Vanzolini e Valencia 1965, Gorman 1970, Presch 1974, Reeder et al. 2002, Teixeira 2003, Giugliano et al. 2007), o que indica que a inclusão dos demais gêneros de “cnemidophorinos” é necessária para a melhor compreensão das relações filogenéticas de *Cnemidophorus*.

*Aspidoscelis* é composto por espécies da América do Norte e América Central, anteriormente alocadas no gênero *Cnemidophorus*, e ressurgiu recentemente na literatura baseado em uma análise filogenética utilizando dados moleculares, aloenzimáticos e morfológicos (Reeder et al. 2002). Esta análise, além de suportar o monofiletismo deste gênero, indicou que os *Cnemidophorus* sul-americanos são parafiléticos sendo, com exceção de *C. longicauda* Bell 1843, mais aparentados com *Ameiva* e *Kentropyx* (Reeder et al. 2002). Esses autores inferiram o posicionamento de *C. murinus* (Laurenti 1768) (espécie tipo do gênero) e *C. ocellifer* apenas com base em dez caracteres morfológicos e, portanto, a reclassificação necessária das espécies sul-americanas não foi proposta devido à falta de dados.

*Kentropyx* é restrito à América do Sul a leste dos Andes (Gallagher e Dixon 1992) e se distingue de todos os outros gêneros de Teiidae (Squamata, Reptilia) pela presença de escamas ventrais quilhadas (Gallagher 1979). Em uma ampla revisão taxonômica, oito espécies distribuídas em três grupos foram reconhecidas por Gallagher e Dixon (1980, Gallagher e Dixon 1992): (1) o grupo *calcarata* (*Kentropyx calcarata*, *K. pelviceps* e *K. altamazonica*), (2) o grupo *paulensis* (*K. paulensis*, *K. viridistriga* e *K. vanzoi*) e (3) o grupo *striata* (*K. striata* e *K. borckiana*). As relações filogenéticas dentro deste gênero e os possíveis cenários evolutivos já foram explorados no (Werneck et al. 2009) e corroboram o monofiletismo dos três grupos, sendo *K. striata* o primeiro a divergir. Apesar de não haver um teste formal, estudos anteriores (Reeder et al. 2002, Werneck et al. 2009) e a existência de várias autapomorfias indicam o monofiletismo do gênero.

*Ameiva* é composto por cerca de 32 espécies, encontradas principalmente nas Antilhas (18 espécies), América do Sul e América Central. Mesmo incluindo apenas seis espécies do gênero, a análise de Reeder et al. (2002) indicou o parafiletismo de *Ameiva*. Em um estudo posterior, a análise filogenética baseada em seqüências de DNA mitocondrial 12S e 16S indicou o monofiletismo das espécies das Antilhas e dividiu este clado em quatro: (1) grupo *auberi* (*A. auberi* Cocteau, 1838 e *A. dorsalis* Gray, 1838), (2) grupo *exsul* (*A. exsul* (Cope, 1862), *A. polops* Cope, 1862 e *A. wetmorei* Stejneger, 1913), (3) grupo *lineolata* (*A. chrysolema* Cope, 1868, *A. lineolata* Duméril & Bibron 1839, *A. maynardi* Garman, 1888 e *A. taeniura* Cope, 1862); e (4) grupo *plei* (*A. cineracea* Barbour e Noble 1915, *A. corax* Censky e Paulson 1992, *A. corvina* Cope, 1861, *A. erythrocephala* Daudin, 1802, *A. fuscata* Garman, 1887, *A. griswoldi* Barbour, 1916, *A. major* Duméril & Bibron 1839, *A. plei* Duméril e Bibron 1839 e *A. pluvianotata* Garman, 1887) (Hower e Hedges 2003).

Atualmente são conhecidas 22 espécies de *Cnemidophorus*, sendo que dez destas foram descritas nos últimos quinze anos. Esse aumento no número de espécies nas últimas



décadas indica que grande parte da biodiversidade deste gênero permanece desconhecida. Além disso, cinco espécies se encontram em alguma lista de animais ameaçados de extinção. *Cnemidophorus abaetensis* Dias, Rocha e Vrcibradic, 2002, *C. littoralis* Rocha, Araujo, Vrcibradic e da Costa, 2000, *C. nativo* Rocha, Bergallo e Peccinini-Seale, 1997 e *C. vacariensis* Feltrim e Lema 2000 estão na Lista Nacional das Espécies da Fauna Brasileira Ameaçadas de Extinção (instruções normativas nº 03 de 27 de maio de 2003 e nº 05 de 21 de maio de 2004 do MMA) e *C. vanzoi* (Schwartz e Henderson 1991) encontra-se na lista vermelha da IUCN como espécie vulnerável (IUCN, 2009). Além destas, *C. parecis* Colli, Costa, Garda, Kopp, Mesquita, Peres, Valdujo, Vieira e Wiederhecker, 2003, apesar de não constar em nenhuma lista, é uma espécie endêmica, de baixa variabilidade genética, que habita uma região de Rondônia sob intensa pressão antrópica (Colli et al. 2003b, Giugliano et al. 2006). Assim, a falta de estudos, que levem a melhor compreensão da sistemática e biologia deste gênero e que permitam o estabelecimento de prioridades de conservação, pode levar à extinção de espécies que nem sequer foram descritas. Essas 22 espécies podem ser divididas em quatro complexos: *lemniscatus*, *ocellifer*, *lacertoides* e *longicauda*.

O complexo *lemniscatus* é formado por cinco espécies que habitam as savanas amazônicas e se caracterizam pela presença de um esporão pré-cloacal nos machos e um grande número de poros femorais (> 40) (Ávila-Pires 1995). Dessas cinco, duas são unisexuais (partenogenéticas), *C. cryptus* Cole e Dessauer 1993 e *C. pseudolemniscatus* Cole e Dessauer 1993, e três são bissexuais, *C. lemniscatus* (Linnaeus 1758), *C. gramnivagus* e *C. arenivagus* Markezich 1997. As espécies partenogenéticas são de origem híbrida, sendo que *C. cryptus* se originou do cruzamento de *C. lemniscatus* e *C. gramnivagus* (Sites et al. 1990, Cole e Dessauer 1993). A análise do DNA mitocondrial indicou que *C. cryptus* teve sua origem materna de uma população de *C. lemniscatus* (Vyas et al. 1990). *Cnemidophorus pseudolemniscatus* é triploide e se originou do cruzamento de uma fêmea de *C. cryptus* e um

macho de *C. lemniscatus* (Dessauer et al. 1989). Cole e Dessauer (1993) sugeriram que a Hipótese dos Refúgios Pleistocênicos (Haffer 1979), aplicada às savanas amazônicas, poderia explicar a evolução do grupo e propuseram o seguinte cenário evolutivo. Em um período mais seco do Quaternário em que as savanas eram predominantes, teria ocorrido a dispersão de um ancestral bissexual deste grupo para a Amazônia. Em consequência do aumento da umidade em um período subsequente, essas savanas ficariam restritas a pequenos refúgios acarretando o isolamento reprodutivo de populações deste ancestral, originando pelo menos duas espécies: *C. lemniscatus* e *C. gramivagus*. Com o retorno do clima mais seco, as savanas se expandiram e, novamente, se tornaram conectadas. Isso teria possibilitado a hibridização destas duas espécies, originando *C. cryptus*. Numa etapa posterior, a hibridização de *C. cryptus* e *C. lemniscatus* teria originado *C. pseudolemniscatus*.

Quatro espécies de *Cnemidophorus* são encontradas em ilhas próximas à costa da Venezuela (*C. murinus*, *C. arubensis* Lidth de Jeude 1887, *C. vanzoi* e *C. nigricolor* Peters 1873) e provavelmente estão relacionadas ao complexo *lemniscatus* (Sites et al. 1990, Reeder et al. 2002). A análise de marcadores de microssatélites revelou uma forte diferenciação genética entre as populações de *C. vanzoi* das duas pequenas ilhas na costa de Santa Lúcia (Maria Maior e Maria Menor), indicando a existência de duas unidades evolutivamente significativas (Moritz 1994) dentro da espécie (Funk e Fa 2006).

O complexo *ocellifer* caracterizado pelo menor número poros femorais, ausência de esporão pré-cloacal e presença de grânulos nos semicírculos supraorbitais (Dias et al. 2002), é composto por sete espécies. *Cnemidophorus ocellifer* (Spix 1825) possui ampla distribuição, desde a região nordeste do Brasil até o norte da Argentina (Vanzolini et al. 1980, Tio Vallejo e Miranda 1984). As outras seis espécies, *C. nativo*, *C. littoralis*, *C. abaetensis*, *C. mumbuca* Colli, Caldwell, Costa, Gainsbury, Garda, Mesquita, Filho, Soares, Silva, Valdujo, Vieira, Vitt, Werneck, Wiederhecker e Zatz 2003, *C. parecis* e *C. jalapensis* Colli,

Giugliano, Mesquita e França, 2009 foram encontradas, respectivamente, em Linhares (ES), Barra de Maricá (RJ), Dunas de Abaeté em Salvador (BA), Mateiros (TO), Vilhena (RO) e Ponte Alta do Tocantins (TO). Dessas sete espécies, apenas *C. nativo* se reproduz por partenogênese (Rocha et al. 1997).

O complexo *lacertoides* (definido como grupo lacertoides por Cei 1993) é caracterizado pela ausência de semicírculos supraorbitais granulares e ausência de opérculo auricular triangular (Feltrim e Lema 2000). Esse grupo é composto por quatro espécies: *C. lacertoides* Duméril e Bibron 1839, da Argentina, Uruguai e sul do Brasil (Peters e Danoso-Barros 1970); *C. vacariensis* encontrado no Rio Grande do Sul (Feltrim e Lema 2000) (Stahnke et al. 2006); *C. leachei*, Peracca 1897, encontrado na província de Jujuy na Argentina (Cei e Scrocchi 1991) e *C. serranus* Cei e Martori 1991, encontrado na serras de Córdoba na Argentina (Cei e Martori 1991). Nas análises de Reeder et al. (2002), *C. lacertoides* é fracamente suportado como grupo irmão do clado sul-americano composto por *Kentropyx*, espécies de *Ameiva* continentais e *Cnemidophorus* do grupo *lemniscatus*.

Por fim, o complexo *longicauda* (definido como grupo longicaudus por Cei 1993) é caracterizado pela presença de uma projeção opercular sobre o tímpano e é composto por duas espécies: *C. longicauda* (Bell 1843) e *C. tergolaevigatus* Cabrera 2004. Esse complexo, com distribuição mais ao extremo sul dentre os *Cnemidophorus*, é encontrado exclusivamente na região biogeográfica denominada “Provincia del Monte” na Argentina. *Cnemidophorus tergolaevigatus* se distribui mais ao norte, nas províncias de La Rioja e Catamarca, e *C. longicauda* mais ao sul, incluindo o sul de La Rioja, San Juan, Mendonza, La Pampa, Neuquén e Rio Negro (Cabrera 2004, Yoke et al. 2006). Estas duas espécies se diferem principalmente pela coloração: *C. longicauda* possui um padrão de listras bem evidente no dorso, que está ausente ou menos destacado em *C. tergolevigatus* (Cabrera 2004, Yoke et al. 2006). Um estudo filogeográfico (Yoke et al. 2006) abrangendo a área de distribuição de

ambas as espécies detectou um alto nível de estruturação genética, sendo as populações do norte claramente distintas das do sul, corroborando a existência de duas espécies. Esses autores concluíram também que a cadeia de montanhas Famatina-Sañogasta delimita os dois grupos, sendo possivelmente a barreira atual para o fluxo genético. Baseado na estimativa do tempo de divergência entre 6,6-10,8 milhões de anos (Mioceno), Yoke et al. (2006) sugeriram que o Mar Paranaense (resultado de uma transgressão marinha) foi a barreira geográfica que levou ao isolamento e diferenciação das duas espécies.

Este capítulo trata das relações filogenéticas entre as espécies de *Cnemidophorus*, incluindo os outros "cnemidophorinos" no grupo interno, utilizando dados morfológicos, de DNA mitocondrial 12S e 16S e de DNA nuclear c-mos. Duas abordagens de análise foram utilizadas: máxima parcimônia e métodos bayesianos. Os tempos de divergência de cada clado também foram estimados por métodos bayesianos. Por fim, neste capítulo é proposto um cenário biogeográfico para a evolução de *Cnemidophorus*.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Espécimes*

Neste capítulo foram incluídas dezessete das dezenove espécies bissexuais já descritas e uma espécie não descrita de *Cnemidophorus*, todas as oito espécies bissexuadas de *Kentropyx* (sendo uma ainda não descrita), 22 espécies de *Ameiva* (sendo duas ainda não descritas), nove espécies de *Aspidoscelis* e, como grupos externos, *Tupinambis*, *Dicrodon* e *Teius* (Anexo V). Para efeito de discussão, as espécies de *Cnemidophorus* das Antilhas serão consideradas como parte do complexo *lemniscatus*.

### *Caracteres morfológicos*

Foram obtidos dados de morfologia externa incluindo variáveis da folidose, dos padrões de coloração e da língua dos espécimes de instituições listadas no Anexo V. Para cada espécime

foram obtidos os seguintes caracteres merísticos: supralabiais (número de escamas aumentadas ao longo da maxila, total de ambos os lados); infralabiais (número de escamas aumentadas ao longo da mandíbula, total em ambos os lados); supraoculares (número de escamas supraoculares do lado esquerdo); parietais (número de escamas parietais, incluindo as interparietais); dorsais (ao longo de uma linha longitudinal da região occipital até a primeira fileira transversal da cauda); escamas ao redor do meio do corpo (na região central, entre os membros anteriores e posteriores, excluindo as ventrais); fileiras transversais de ventrais (a partir da prega gular posterior até a margem anterior dos membros posteriores); ventrais em uma fileira transversal (na região central, entre os membros anteriores e posteriores); poros femorais (número total de ambos os lados); pré-femorais (número de escamas aumentadas em uma fileira na face ventral da coxa, contadas na região central entre o joelho e o quadril, em uma fileira do poro femoral até as escamas granulares na face dorsal da coxa); fileiras de pré-femorais (contadas do quadril até o joelho); fileiras de infratibiais (número de escamas grandes em uma fileira longitudinal do joelho até o primeiro metatarso); pré-anais (número de escamas grandes na região pré-anal, contadas a partir do poro femoral mais central até a cloaca); lamelas do quarto dedo (contadas na face ventral do dedo); lamelas do quarto artelho (contadas na face ventral do artelho).

Os seguintes caracteres qualitativos foram obtidos: bainha lingual [(0) presente, (1) ausente], borda posterior da porção escamosa da língua [(0) não bifurcada ou apenas ligeiramente bifurcada, (1) claramente bifurcada], superfície das escamas ventrais [(0) lisa, (1) quilhada), tipo de escamas dorsais [(0) grânulos, (1) um pouco alargadas, não imbricadas, (2) alargadas e imbricadas), esporão pré-cloacal em machos [(0) ausente, (1) presente], escamas pós-antebraquiais [(0) granular, (1) ligeiramente alargada, (2) alargada], escamas mesoptiquiais margeando a prega gular posterior [(0) um pouco maior que as escamas dentro da prega posterior, as mesoptiquiais mais anteriores tornam-se alargadas abruptamente

(Echternacht 1971: 43, Fig. 18); (1) um pouco maior que as escamas dentro da prega, as mais anteriores progressivamente maiores e as próximas mais anterior gradativamente menores (Burt 1931: 24, Fig. 4), (2) abruptamente maiores que as escamas da prega, as mais anteriores reduzem gradativamente]; primeiro par de mentais separado das infralabiais por uma fileira de escamas granulares [(0) primeiro, (1) segundo, (2) terceiro]; pregas gulares [(0) 1 prega, (1) 2 pregas]; semicírculos [grau de contato entre as supraoculares e as escamas do meio da cabeça: (0) sem contato; (1) sem contato com o semicírculo isolando a primeira supraocular; (2) supraoculares contactando as frontais e parietais; (3) supraoculares contactando as frontais; (4) supraoculares contactando as parietais]; nível de contato entre o primeiro par de mentais [(0) sem contato, (1) contato menor que a metade do seu comprimento, (2) contato maior que a metade do seu comprimento]; ocelos laterais [(0) ausentes, (1) presentes], ocelos na perna [(0) ausentes, (1) presentes], linha vertebral [(0) ausente, (1) presente]; linha paravertebral [(0) ausente, (1) presente]; linha dorsolateral [(0) ausente, (1) presente], linha lateral superior [(0) ausente, (1) presente].

Os caracteres merísticos, com exceção de ventrais em uma fileira transversal, parietais e supraoculares, foram codificados por *gap coded* (Archie 1985), utilizando um terço do desvio padrão como ponto de corte. As três exceções foram codificadas pelo mesmo esquema adotado por Reeder (2002), para permitir o aproveitamento da matriz fornecida por esses autores. Todos os caracteres merísticos foram considerados ordenados em todas as análises. Com o objetivo desses caracteres não apresentarem um peso maior nas análises por parcimônia por adicionar um grande número de passos, foi aplicado um esquema de pesos para que o custo de uma transformação de estado dos caracteres qualitativos seja equivalente ao peso da maior transformação de estado dos caracteres quantitativos. Assim, todos os caracteres discretos e os ordenados com dois estados tiveram peso 60, os ordenados com 3 estados peso 30, os ordenados com 4 estados peso 20, com 5 estados peso 15 e, com seis

estados, peso 12. Conseqüentemente, este esquema de pesos resultou em cladogramas com comprimentos e índices de Bremer multiplicados por 60. Portanto, estes dois indicadores foram divididos por 60 para permitir a comparação com outros estudos.

#### *Caracteres moleculares*

Neste trabalho foram utilizadas as seqüências de nucleotídeos do DNA mitocondrial das regiões 12S e 16S e do DNA nuclear da região do c-mos previamente publicados no GenBank (NCBI, 2009) ou obtidos por seqüenciamento automático (Anexo V). O DNA genômico foi extraído de amostras de fígado ou músculo preservadas em etanol absoluto utilizando-se o *kit* Dneasy™ Tissue (QIAGEN). Fragmentos das regiões 12S ( $\pm$  350pb) e 16S ( $\pm$  500pb) do DNA mitocondrial foram amplificados por PCR utilizando os iniciadores 12Sa, 12Sb, 16SaR e 16Sd e as condições de reação descritas por Reeder (1995). Os fragmentos da região de c-mos foram amplificados utilizando os iniciadores G73 e G74 descritas por Saint et al. (1998).

As reações de seqüenciamento foram realizadas utilizando o DYEnamic™ ET *terminator cycle sequencing kit* (Amersham Pharmacia Biotech, Sweden). As seqüências dos produtos desta reação de PCR foram analisadas em um seqüenciador automatizado de DNA ABI Prism 377 (Applied Biosystems, CA), em condições padronizadas pelo fabricante. Todos os fragmentos amplificados foram seqüenciados nos dois sentidos (senso e anti-senso). Os programas SeqScape v2.1 (software da ABI) e BioEdit 5.09 (Hall 1999) foram utilizados para análise dos cromatogramas e edição das seqüências senso e anti-senso para a obtenção da fita consenso. Quando possível, dois indivíduos da mesma localidade foram seqüenciados para o controle de contaminação do seqüenciamento.

O alinhamento múltiplo das regiões de RNA ribossômico mitocondrial 12S e 16S foi realizado pela associação dos programas SCARNA (Tabei et al. 2006) e MAFFT (Kato et al. 2005), permitindo a incorporação da informação da estrutura secundária dos RNA não

codificantes (Kato e Toh 2008). O alinhamento de c-mos (região nuclear codificante do fator MOS de maturação do oócito) foi realizado com o programa ClustalW (Thompson et al. 1997).

### *Análises Filogenéticas*

As análises filogenéticas foram feitas independentemente para as sequências mitocondriais, sequências nucleares e para os dados morfológicos e ainda de forma combinada. Duas abordagens de análise foram utilizadas: máxima parcimônia (MP), usando os programas PAUP\* v.4.0b10 (Swofford 1999) e TNT (Goloboff et al. 2008), e métodos bayesianos usando o programa MrBayes v.3.0b4 (Huelsenbeck e Ronquist 2001). Para análise de MP, foi utilizado o algoritmo de busca heurística *stepwise addition*, com adição aleatória das sequências, com 1000 réplicas sendo armazenadas, 10 árvores por réplica e os *indels* sendo codificados como uma quinta base (Giribet e Wheeler 1999). O suporte de cada clado resultante das análises por MP foi determinado por *bootstrap*, com 1000 replicações (Felsenstein 1985), e pelo índice de Bremer (Bremer 1994), usando os programas MacClade 4.0 (Maddison e Maddison 1999) e PAUP. Clados com valores de *bootstrap* maiores de 70% e com índice de Bremer maior ou igual a quatro foram considerados bem suportados (Felsenstein 1985, Hillis e Bull 1993).

Nas análises bayesianas, foi utilizado o modelo de evolução mais apropriado para cada região mitocondrial inferido pelo programa ModelTest por hLRTs (*Hierarchical Likelihood Ratio Tests*) (Posada e Crandall 1998) e o modelo *codon* (implementado pelo próprio programa MrBayes) para a análise de c-mos. Nas análises conjuntas, cada região genômica seguiu o seu melhor modelo evolutivo e os dados morfológicos seguiram o esquema abaixo: caracteres quantitativos seguiram o modelo ordenado (*ordered model*) e, os demais, o modelo padrão (*standard model*). Como os modelos disponíveis no Modeltest 3.7 não consideram os *indels* como um estado de caractere, esses foram excluídos da análise



filogenética bayesiana. A análise bayesiana se iniciou gerando árvores aleatórias e prosseguiu por  $2,0 \times 10^6$  gerações. As árvores foram amostradas a cada 100 gerações, produzindo um total de 20000 árvores. A variação do logaritmo da verossimilhança ao longo das gerações foi analisada graficamente para a detecção da fase estacionária. Todas as árvores geradas antes da fase estacionária foram descartadas da análise por serem consideradas amostras que não contem informações úteis a respeito dos parâmetros. Para cada análise, duas corridas independentes foram conduzidas. A frequência de cada clado na árvore de consenso da maioria da fase estacionária das duas corridas independentes representa a probabilidade *a posteriori* de cada nó (Huelsenbeck e Ronquist 2001). Foram considerados como clados bem suportados aqueles com probabilidade *a posteriori*  $\geq 95$ .

Para cada conjunto de dados, diferentes números de táxons foram amostrados devido à dificuldade de acesso ao tecido para extração de DNA, ou aos espécimes para os dados morfológicos, e às diferentes disponibilidades de sequências no GenBank. Dos 62 táxons analisados, foram obtidas as sequências 12S e 16S de 60 táxons, c-mos de 29 táxons e dados morfológicos de 44. Os táxons em que faltavam os dados morfológicos ou de c-mos foram incluídos nas análises combinadas (dados faltantes em torno de 30%, Wiens e Reeder 1995, Reeder e Wiens 1996). Já no caso de *C. murinus* e *C. arubensis*, em que apenas os dados morfológicos estavam disponíveis (menos de 5% do total), a análise combinada total foi feita duas vezes: uma incluindo e a outra excluindo essas espécies. O cladograma apresentado é o resultado da análise em que as espécies foram excluídas, sendo apenas indicado o posicionamento de *C. arubensis* e *C. murinus* resultantes da análise em que ambas as espécies foram incluídas. Este esquema foi adotado uma vez que a inclusão de táxons com mais de 75% de dados faltantes reduz fortemente a acurácia filogenética geral das árvores estimadas (Wiens e Reeder 1995).

## *Datação Molecular*

O tempo de divergência foi estimado no programa MULTIDISTRIBUTE (Thorne et al. 1998, Kishino et al. 2001, Thorne e Kishino 2002) com base na abordagem bayesiana do relógio molecular relaxado. Para essa análise, foi utilizada a topologia da árvore mais parcimoniosa da análise combinada (morfologia + 12S + 16S + c-mos). A origem dos "cnemidophorinos" foi calibrada com em Giugliano et al. (2007): entre 53-18 (intervalo de confiança) milhões de anos atrás. Também foram utilizados os seguintes pontos de calibração: (1) o registro fóssil mais antigo de *Cnemidophorus* norte-americano (Estes e Tihen 1964) do Mioceno tardio (5 milhões de anos), para calibrar o tempo mínimo de origem dos *Aspidoscelis*; (2) a estimativa de Hower e Hedges (2003) para calibrar a origem dos quatro grupos de *Ameiva* das Antilhas (entre 10 e 15 milhões de anos); (3) a estimativa de Werneck et al. (2009) para a divergência entre *K. striata* e as demais espécies de *Kentropyx* (entre 16 e 40 milhões de anos) e a estimativa de Yoke et al. (2006) para a divergência entre as duas espécies do complexo *longicauda* (entre 7 e 11 milhões de anos).

## RESULTADOS

### *Filogenia a partir dos dados moleculares*

Tanto para a região 12S quanto para a 16S, o melhor modelo selecionado a partir do teste de razão de verossimilhanças (*likelihood ratio test*) implementado no programa ModelTest foi o TrN+I+G (modelo de Tamura– Nei (Tamura e Nei 1993); I, sítios invariáveis; G, distribuição gama). Os valores inferidos dos parâmetros do modelo estão na Tabela 6.

O alinhamento múltiplo da região 12S resultou em 432 caracteres, sendo 167 informativos, e o alinhamento múltiplo da região 16S resultou em 492 caracteres, sendo 147 informativos para a análise de parcimônia. A busca heurística (randômica com 1000 réplicas) da análise conjunta 12S e 16S resultou em dois cladogramas mais parcimoniosos com 2202

passos (CI=0,329, RI=0,608). O consenso estrito destes dois cladogramas apresenta nove grupos bem suportados pelo índice de Bremer: (1) complexo *lemniscatus* (*Cnemidophorus* da Amazônia e Antilhas); (2) *Aspidoscelis*; (3) complexo *longicauda*; (4) espécies de *Ameiva* das Antilhas; (5) complexo *lacertoides*; (6) *Kentropyx* e *A. undulata* (sendo *Kentropyx* monofilético); (7) espécies de *Ameiva* do continente e *C. parecis*; (8) espécies de *Cnemidophorus* do litoral: *C. littoralis* e *C. abaetensis*; (9) demais espécies do complexo *ocellifer* (Fig. 16A). A análise bayesiana também recuperou os grupos 1-3, 5, 8 e 9, definidos na análise de parcimônia, com alto suporte (Fig. 16B). As espécies de *Ameiva* das Antilhas (4) e o grupo formado por *Kentropyx* e *A. undulata* (6) mostraram baixo suporte dos ramos. O único grupo bem suportado na análise de parcimônia que foi incongruente com o resultado da análise bayesiana foram as espécies de *Ameiva* do continente. Na árvore consenso da análise bayesiana, *A. festiva* e *A. quadrilineata* não formam um grupo irmão das demais espécies de *Ameiva* do continente.

O alinhamento da região nuclear c-mos resultou em 375 caracteres, sendo 31 informativos para a análise de parcimônia. A busca heurística (randômica com 1000 réplicas) a partir desses dados produziu 65 cladogramas mais parcimoniosos com 87 passos (CI=0,862, RI=0,903). O consenso estrito das 65 árvores mais parcimoniosas resultou em apenas um grupo bem suportado pelo índice de Bremer representando o complexo *lacertoides*. Esta análise também resultou na formação dos seguintes grupos bem suportados por *bootstrap*: (1) *Ameiva* e *C. parecis*; (2) complexo *longicauda*; (3) espécies de *Cnemidophorus* do litoral: *C. littoralis* e *C. abaetensis* e (4) espécies de *Kentropyx* menos *K. striata*. Estes mesmo cinco grupos também foram fortemente suportados pela análise bayesiana a partir dos caracteres de c-mos (Fig. 17B) e pelas duas análises feitas a partir das regiões mitocondriais (Fig. 16). A análise bayesiana com c-mos também resultou no grupo de alto suporte formado pelas espécies do complexo *ocellifer*.

A análise conjunta dos dados moleculares incluiu 1299 caracteres, sendo 375 informativos para a análise de parcimônia. A busca heurística (randômica com 1000 réplicas) a partir destes dados resultou em 3 cladogramas mais parcimoniosos com 2295 passos (CI=0,348, RI=616). O consenso estrito destas três árvores (Fig. 18A) apresentou os mesmos 9 grupos bem suportados pelo índice de Bremer da análise por parcimônia a partir das seqüências mitocondriais (Fig. 16A). A análise bayesiana apresentou alto suporte em seis destes nove grupos (Fig. 18B). O grupo formado pelas espécies de *Ameiva* das Antilhas e o formado por *Kentropyx* e *A. undulata* (sendo *Kentropyx* monofilético) obtiveram baixo suporte e o posicionamento do grupo formado por *A. festiva* e *A. undulata* está indefinido. Em contrapartida, esta última análise suporta fortemente o monofiletismo das espécies de *Ameiva* do continente.

#### *Filogenia a partir dos dados morfológicos*

As médias obtidas para os caracteres quantitativos e a matriz morfológica final estão apresentadas, respectivamente, na Tabela 7 e no Anexo VI. A busca heurística (randômica com 1000 réplicas) a partir de 33 caracteres morfológicos resultou em 270 cladogramas mais parcimoniosos com 93 passos. Apenas o monofiletismo de *Kentropyx* e do complexo *longicauda* obtiveram alto suporte nesta análise (Fig. 19A). Já no caso da análise bayesiana, a partir do mesmo conjunto de dados, apenas o monofiletismo do grupo *longicauda* foi fortemente suportado (Fig. 19B). Apesar disso, a maioria dos demais grupos formados por esta última análise estão de acordo com o obtido nas análises moleculares formando 5 grupos congruentes: (1) complexo *longicauda*; (2) complexo *lacertoides*; (3) *Cnemidophorus* do litoral: *C. littoralis* e *C. abaetensis*; (4) complexo *lemniscatus*; (5) *Kentropyx*. Entretanto, ao contrário do obtido nas análises moleculares, os dados morfológicos indicam *Ameiva* como monofilético com a inclusão de *C. parecis*.

### *Análise combinada: morfologia + DNA*

A busca heurística (randômica com 1000 réplicas) a partir de 1332 caracteres da análise combinada total resultou em 6 cladogramas mais parcimoniosos com 2573 passos (CI=0,393, RI=0,616). Altos índices de Bremer foram obtidos para os nove grupos bem suportados descritos para a análise a partir das seqüências de DNA mitocondrial (Fig. 20A). Estas análises indicam fortemente que tanto *Kentropyx* quanto *Aspidoscelis* são monofiléticos e que, apesar do baixo suporte obtido para a relação entre os nove grupos, *Ameiva* e *Cnemidophorus* são parafiléticos. A análise bayesiana fortemente suporta sete dos nove grupos bem suportados da análise de parcimônia (Fig. 20B). Apenas o grupo que inclui *Kentropyx* (monofilético) e *A. undulata* obteve baixo suporte nessa análise e o monofiletismo de *Ameiva* do continente não é corroborado. Em contraposição, o monofiletismo do complexo *ocellifer* é fortemente suportado pela análise bayesiana e obteve um baixo suporte por parcimônia. Assim, para efeito de discussão, o grupo composto pelo complexo *ocellifer* (menos *C. parecis*) foi considerado como monofilético compondo os seguintes oito grupos bem estabelecidos a partir da combinação total dos dados: (1) complexo *lemniscatus*; (2) complexo *lacertoides*; (3) *Ameiva* do continente; (4) *Kentropyx* mais *A. undulata*; (5) *Aspidoscelis*; (6) complexo *ocellifer*; (7) complexo *longicauda*; (8) *Ameiva* das Antilhas (Fig. 21). A relação entre os grupos permaneceu mal resolvida em ambas as análises.

### *Datação Molecular*

O cronograma obtido a partir da datação molecular (Fig. 22) indica que a maioria dos grupos (1-6, Fig. 21) se originou durante o Oligoceno e que a diversificação dentro de cada grupo ocorreu principalmente no Mioceno. Apenas no caso das espécies do complexo *ocellifer*, menos *C. littoralis* e *C. abaetensis*, a maioria das divergências dentro do grupo ocorreu no

Plioceno/Quaternário. Os resultados deste trabalho também indicam que apenas as divergências entre algumas poucas espécies irmãs ocorreram no Quaternário.

## DISCUSSÃO

Excluindo *C. parecis*, as reconstruções baseadas em evidência total (dados moleculares e morfológicos), tanto por MP quanto por métodos bayesianos, corroboram o monofiletismo dos quatro complexos (grupos fenéticos) de *Cnemidophorus* (CeI 1993, Cole e Dessauer 1993, Markezich et al. 1997, Rocha et al. 2000) de *Kentropyx* e de *Aspidoscelis* indicado por estudos anteriores (Reeder et al. 2002, Giugliano et al. 2006, Werneck et al. 2009). Entretanto, as relações entre os grupos foram fracamente suportadas (Fig. 20). Apesar desta ressalva, a árvore de consenso estrito de evidência total corrobora o parafiletismo de *Cnemidophorus* e de *Ameiva* (Reeder et al. 2002, Giugliano et al. 2006). Assim, os nossos dados indicam a existência dos oito grupos definidos na Fig. 21.

Dentro de *Aspidoscelis*, as análises (evidência total, parcimônia, Fig. 20A) resultaram em uma topologia congruente com os resultados de Reeder et al. (2002), o que é esperado uma vez que a maioria dos dados deste grupo utilizados neste capítulo foi obtida deste mesmo estudo. Em contrapartida, é interessante observar que apesar deste capítulo ter utilizados outro método de alinhamento, um maior número de táxons sul-americanos e alguns outros dados como seqüências de c-mos e morfologia, a topologia obtida dentro deste grupo foi congruente com o obtido em estudo anterior (Reeder et al. 2002). A análise bayesiana resultou em uma topologia semelhante (Fig. 20B), apenas com uma diferença no posicionamento de *A. tigris*, que ficou mais próximo do grupo *sexlineata* que do grupo *deppei* (grupos definidos em Wright (1993)), como encontrado por parcimônia. Entretanto o suporte do clado é baixo em ambas as análises.

As análises também indicam o parafiletismo de *Ameiva* com a formação de dois grupos: (1) *Ameiva* do continente e *C. parecis* e (2) *Ameiva* das Antilhas e *A. undulata* mais próximo a *Kentropyx*. Este resultado corrobora o encontrado em estudos anteriores (Reeder et al. 2002, dos Santos et al. 2007), agora com um maior número de táxons. Nossas análises, também suportam fortemente que *C. parecis* é mais aparentado com *Ameiva* do continente do que com os demais *Cnemidophorus* indicando a necessidade da realocação desta espécie. Este posicionamento filogenético de *C. parecis* já havia sido encontrado por Giugliano (2006) baseado em dados bioquímicos. Além disso, *C. parecis* possui três características típicas de *Ameiva*: dez ventrais em uma fileira transversal e a borda posterior da porção escamosa da língua não bifurcada com presença de bainha lingual ((Colli et al. 2003b), Tabela 7 e Anexo VI). Dentro do grupo *Ameiva* do continente, cinco espécies (*A. ameiva*, *A. bifrontata*, *C. parecis* e as duas espécies não descritas) são exclusivamente sul-americanas e formam um clado fortemente suportado pela análise de evidência total tanto por parcimônia quanto pela análise bayesiana (Fig. 20 e 21). Baseado-se na datação molecular, a maior parte da diversificação deste grupo teria ocorrido no Mioceno (Fig. 22). De acordo com esse resultado, a primeira divergência ocorreu entre o clado formado por *A. ameiva* e *A. bifrontata* e o clado formado por *C. parecis* e as espécies não descritas de *Ameiva* no meio do Mioceno, há cerca de 14 milhões de anos. Este é o mesmo período da ocorrência do sistema de Pebas que consiste em uma série de lagos e áreas inundadas que se expandiram até cobrir grandes áreas da região oeste da Amazônia entre 16-9 milhões de anos atrás (Rasanen et al. 1995, Webb 1995, Wesselingh e Salo 2006). Assim, o sistema de Pebas pode ter servido de barreira geográfica para a divergência entre este dois clados, ficando *A. ameiva* e *A. bifrontata* ao norte do sistema e as demais espécies ao sul, com a posterior colonização das outras regiões por *A. ameiva* (Fig. 21 resume a distribuição geográfica das espécies).

A topologia dentro do clado *Ameiva* das Antilhas é congruente com o encontrado por Hower (2003) formando os quatro clados bem suportados definidos por estes autores: um das Pequenas Antilhas (*A. corax*, *A. plei*, *A. fuscata*, *A. erythrocephala*, *A. griswoldi* e *A. pluvianotata*), um de Porto Rico (*A. exsul* e *A. wetmorei*), um de Cuba, Jamaica e Bahamas (*A. auberi* e *A. dorsalis*) e um de Hispaniola e Bahamas (*A. chrysolema*, *A. leberi*, *A. taeniura*, *A. lineolata* e *A. maynardi*). Este resultado é esperado, uma vez que a maioria das seqüências utilizadas dos *Ameiva* das Antilhas nas análises se originou do próprio trabalho de Hower (2003). De acordo com a nossa datação molecular, esse grupo teria divergido dos táxons do continente no início do Mioceno, em torno de 21 milhões de anos (Fig. 22). Esta estimativa é um pouco mais recente que o sugerido por Hower (2003), que seria entre 25-30 milhões de anos no final do Oligoceno. Entretanto, no estudo desses autores foram utilizadas espécies continentais de *Ameiva* como grupo externo mas, de acordo com as análises apresentadas aqui e em estudo anterior (Reeder et al. 2002), essas espécies não são os parentes mais próximos desse clado.

Neste capítulo, o monofiletismo de *Kentropyx* foi formalmente testado e corroborado (Fig. 20). É curioso notar que, de acordo com nossas análises, *A. undulata* é a espécie irmã de *Kentropyx* (Fig. 20). *Ameiva undulata* é encontrada na América Central e na análise baseada em dados morfológicos essa espécie está dentro do clado composto pelos demais *Ameiva* (Fig. 19). Nas análises de Reeder (2002), *A. undulata* fica posicionada como grupo irmão do clado composto por *Kentropyx* e *Cnemidophorus* do grupo *lemniscatus*. Os valores de *bootstrap* para o posicionamento de *A. undulata* em ambos os estudo é baixo. Apesar disso, este resultado sugere que *Kentropyx* pode ter se originado de algum grupo de *Ameiva* da América Central. Um maior número de dados seria necessário para testar esta hipótese. Além disso, os dados morfológicos indicam que *A. undulata* forma um grupo monofilético com as espécies de *Ameiva* do continente. Assim, isso pode ser um caso de incongruência entre a



evolução do gene e da espécie (Doyle 1997, Maddison 1997), até porque para *A. undulata* as análises dos dados moleculares foram feitas apenas com sequências de DNA mitocondrial e, portanto, esta proximidade com *Kentropyx* pode estar relacionada com algum evento passado de hibridação, fenômeno comum dentro dos "cnemidophorinos" (Sites et al. 1990, Cole e Dessauer 1993, Cole et al. 1995, Rocha et al. 1997).

A topologia encontrada para *Kentropyx* é similar à Werneck et al. (2009), sendo que em ambos os casos o grupo *paulensis* é monofilético, com *K. viridistriga* mais próxima de *K. paulensis* do que *K. vanzoi* e *K. striata* é a primeira espécie a divergir no gênero. Entretanto, o resultado das análises deste capítulo diverge do encontrado anteriormente para o grupo *calcarata* (Werneck et al. 2009). A análise atual indica que o grupo é parafilético e, no trabalho anterior, monofilético, porém em ambos os casos o suporte é baixo. Isso indica que as relações dentro do grupo *calcarata* e entre *calcarata* e *paulensis* é ainda incerta. Como discutido anteriormente (Werneck et al. 2009), o monofiletismo do grupo *paulensis* corrobora a hipótese de que a emergência dos três grandes blocos de terra (Escudo das Guianas, Escudo Central Brasileiro e a base oriental dos Andes), durante as introgressões marinas do Terciário (Mioceno) na América do Sul, facilitaria a produção de mais táxons monofiléticos nestas regiões quando comparado com as terras mais baixas (Rasanen et al. 1995, Webb 1995, Aleixo 2004). A datação molecular obtida neste capítulo foi semelhante à obtida no trabalho anterior, até porque foram utilizados pontos de calibração nas análises atuais baseados no capítulo anterior (Werneck et al. 2009). Assim, um maior aprofundamento sobre a nossa proposta evolutiva para *Kentropyx* pode ser obtido em Werneck et al. (2009).

Nossas análises também corroboram com alto suporte, tanto pela análise bayesiana quanto por parcimônia, o monofiletismo do complexo *lemniscatus* (Sites et al. 1990, Cole e Dessauer 1993, Reeder et al. 2002). Cole et al. (1993) propuseram que a oscilação de dominância de savanas *versus* floresta na Amazônia durante o Quaternário teria promovido a

diversificação desse complexo e a origem das espécies híbridas. Entretanto, nossas análises indicam que a diversificação do grupo ocorreu muito antes, durante o Mioceno.

*Cnemidophorus vanzoi* (Antilhas) teria sido a primeira espécie a divergir no início deste período. A diversificação do grupo Amazônico ocorreu também ao longo do Mioceno (Fig. 22), coincidindo com a formação do sistema de Pebas (23-9 milhões de anos, (Wesselingh e Salo 2006)) que possivelmente influenciou a evolução deste grupo. A topologia encontrada para as espécies continentais é congruente com Reeder (2002) e sugere *C. lemniscatus* mais próxima de *C. arenivagus* que de *C. gramivagus*.

Tanto as análises bayseana, com alto suporte, quanto de máxima parcimônia, com suporte menor, indicam o monofiletismo do complexo *ocellifer* menos *C. parecis* (Fig. 20). Nossos resultados, também, corroboram o monofiletismo de dois subgrupos dentro deste complexo: um formado pelas espécies do litoral (*C. littoralis* e *C. abaetensis*) e o outro pelas demais espécies do complexo (*C. ocellifer*, *C. mumbuca*, *C. jalapensis* e *Cnemidophorus* sp.) (Fig. 20). A estimativa de divergência entre esses dois grupos foi bastante antiga, datada do início do Mioceno (em torno de 21 milhões de anos – Fig. 22), período em que ocorreu a expansão das vegetações abertas (Van der Hammen 1983, Colli 2005, Mannetje 2007) o que pode ter facilitado a chegada deste grupo à região litorânea. Nossos dados também indicam que a divergência entre as duas espécies do litoral ocorreu no final do Mioceno (em torno de 9,4 milhões de anos – Fig. 22) e suas origens podem estar associadas à formação das regiões biogeográficas ao norte e sul da bacia do São Francisco (Perret et al. 2006). Esta divergência no final do Mioceno entre a região sudeste e nordeste da costa brasileira também foi encontrada em outros grupos de lagartos, como no caso do complexo *Gymnodactylus darwinii* que foi estimado entre 16,7-5,9 milhões de anos e a diversificação deste grupo parece coincidir com a estrutura de rios da Bacia do São Francisco (Pellegrino et al. 2005). Já as estimativas de tempo de divergência indicam que a diversificação das demais espécies do

grupo *ocellifer* foi recente, principalmente durante o Plioceno, período também dominado pelas paisagens abertas e clima seco (Colli 2005, Ortiz-Jaureguizar e Cladera 2006, Pascual 2006). É interessante notar que nossos dados não indicam o monofiletismo de *C. ocellifer* corroborando a hipótese da existência de espécies não descritas dentro deste complexo (Rocha et al. 1997, Rocha et al. 2000, Dias et al. 2002, Colli et al. 2003a, Colli et al. 2003b). Além disso, nenhuma das análises deste capítulo indicou o monofiletismo de *C. jalapensis* mais *C. mumbuca*, como esperado devido à semelhança morfológica, ecológica e proximidade geográfica (Capítulo 3, (Colli et al. 2009)). Entretanto, estas conclusões devem ser entendidas com bastante cautela uma vez que os valores de suporte dos clados dentro deste subgrupo são baixos e há divergências entre a topologia obtida por parcimônia e análise bayesiana. Para a melhor elucidação desta questão é necessário um amplo estudo filogeográfico focado em *C. ocellifer* abrangendo a distribuição dessa espécie.

O monofiletismo do complexo *lacertoides* é fortemente suportado, sendo *C. lacertoides* mais próxima a *C. serranus*, tanto por máxima parcimônia quanto na análise bayesiana (Fig. 20). Entretanto, o posicionamento filogenético do grupo em relação aos demais permanece incerto. As espécies deste grupo possuem a borda posterior da porção escamosa da língua bifurcada (típico de *Cnemidophorus*), porém possuem um número variável de ventrais em uma fileira transversal de oito até dez (inclusive com grande variação intraespecífica) e não em torno 10 ou mais (característico de *Ameiva*) ou em torno de 8 (característico de *Cnemidophorus*), o que dificulta a classificação das espécies desse complexo (Tabela 7, (Ceï e Martori 1991, Ceï e Scrocchi 1991, Feltrim e Lema 2000)). A estimativa de tempo de divergência (Fig. 22) indica uma diversificação recente do grupo durante o Plioceno, período seco e de vegetação aberta (Colli 2005, Ortiz-Jaureguizar e Cladera 2006, Pascual 2006) e, também, conhecido como a idade das planícies sulinas (*Age of the Southern Plains*, (Ortiz-Jaureguizar e Cladera 2006)). Assim, este grupo pode ter se

diversificado nestas planícies que se formaram na região antes ocupada pelo Mar Paranaense (*Paranean sea*) no meio do Mioceno (Ortiz-Jaureguizar e Cladera 2006).

A análise de evidência total corrobora com alto suporte o monofiletismo do clado formado pelas duas espécies do complexo *longicauda*. O tempo de divergência entre estas duas espécies foi um dos pontos de calibração da datação molecular e foi estimado para o final do Mioceno (~7,8 milhões de anos), coincidindo portanto com uma estimativa anterior (6,6-10,8 milhões de anos) de Yoke et al. (2006). Esses autores sugeriram que o Mar Paranaense (resultado de uma transgressão marinha) poderia ter sido a barreira geográfica que levou ao isolamento e diferenciação das duas espécies e que a cadeia de montanhas Famatina-Saňogasta delimita os dois grupos, sendo possivelmente a barreira atual para o fluxo genético (Yoke et al. 2006). Curiosamente, apesar do baixo suporte, nossas análises indicam que este complexo de distribuição mais ao sul da América do Sul está mais proximamente relacionado ao grupo *Ameiva* das Antilhas. Reeder (2002) também obteve um resultado semelhante baseado na seqüência de outro indivíduo, sendo *C. longicauda* grupo irmão de *Aspidoscelis* e incluído em um clado formado por *Aspidoscelis* e *Ameiva* das Antilhas. Também nesse caso, esse posicionamento obteve baixo suporte o que torna este resultado pouco confiável. Assim, de forma bastante especulativa e considerando que o número de ventrais em uma fileira transversal deste grupo é típico de *Ameiva* e que a evolução desta linhagem ocorreu principalmente ao longo do Mioceno (Fig. 22), sugerimos o seguinte cenário. A origem do grupo se deu no Mioceno, quando uma grande faixa de terra da Colômbia até a Argentina (incluindo a área de ocorrência atual do complexo *longicauda*) a oeste da América do Sul ficou isolada do resto do continente pela ligação entre o mar Paranaense e o mar de Tétis (Ortiz-Jaureguizar e Cladera 2006). Assim, durante esse período, o grupo possuiu uma ampla distribuição ao longo dessa faixa e poderia ter originado os grupos do Norte por dispersão sobre a água. Com o posterior surgimento da configuração

atual dos Andes (a partir de 17 milhões de anos, Ortiz-Jaureguizar, 2006) o grupo pode ter se extinguido na maior parte desta área, permanecendo apenas na localidade atual.

É também interessante notar que os outros três eventos de dispersão presumidos entre América do Sul e América do Norte/Central foram datados para o Oligoceno (Fig. 21 e 22), indicando que nesse período pode ter havido algum fator facilitador para a migração entre os dois continentes antes da reconecção do Istmo do Panamá. Essas situações são: (1) a origem de *Aspidoscelis* (33,9-25,3 milhões de anos), (2) a divergência entre o grupo do norte formado por *A. festiva* e *A. quadrilineata* e *Ameiva* do continente (33,3-22,0 milhões de anos) e (3) a divergência entre *A. undulata* (América Central) e *Kentropyx* (34,4-24,3 milhões de anos) (Fig. 22). Este período coincide com a existência proposta de uma breve conexão subaérea entre o noroeste da América do Sul e o norte das Grandes Antilhas (~33 milhões de anos) denominado GAARLândia, aproximando os dois continentes (Iturralde-Vinent e MacPhee 1999). Foi proposto que esta breve conexão teria tido uma papel importante na formação da fauna das Antilhas (Iturralde-Vinent e MacPhee 1999), mas também pode ter facilitado a dispersão sobre a água entre os dois continentes. As duas situações datadas neste trabalho de divergência entre grupos das Antilhas e da América do Sul parecem ter ocorrido no início do Mioceno depois da subsidência da GAARLândia. A análise da fauna de vertebrados terrestres das Antilhas indicou que estes grupos devem ter chegado às ilhas por dispersão sobre a água em fragmentos de terra flutuantes, facilitada pelas correntes marinhas e por furacões, ambos tendendo na direção Sul-Norte (Hedges 2006). As principais evidências para isso seriam: (1) as datações indicam que os vários grupos de vertebrados chegaram às ilhas ao longo do Terciário e não em um único período restrito, (2) a maioria dos grupos é de origem sul-americana seguindo a tendência das correntes marinhas e furacões na região (Hedges 2006). Assim, nossos dados também corroboram este tipo de dispersão para

explicar a chegada dos "cnemidophorinos" às Antilhas como sugerido no Capítulo I dessa Tese (Giugliano et al. 2007).

Apesar do grande suporte para o monofiletismo dos oito grupos apresentados, a relação entre os mesmos foi fracamente suportada e permanece incerta, dificultando a elaboração de um cenário biogeográfico para o grupo como um todo. Assim, uma melhor compreensão da história evolutiva do grupo depende do melhor conhecimento das relações na base da árvore. A baixa resolução na base da árvore pode estar associada ao grande número de caracteres faltantes na matriz (Wiens 1998, 2003) e a pequena quantidade de caracteres informativos para um grande número de táxons.

Em resumo, nossos resultados indicam que (1) as espécies de "cnemidophorinos" formam oito grupos monofiléticos sendo *Aspidoscelis* e *Kentropyx* monofiléticos e *Cnemidophorus* e *Ameiva* parafiléticos; (2) a origem dos grupos ocorreu principalmente durante o Oligoceno e a diversificação dentro dos grupos ocorreu principalmente durante o Mioceno; (3) os complexos *lacertoides* e *ocellifer* (sem as espécies do litoral) tiveram diversificação mais recente, principalmente durante o Plioceno; (4) a divergência entre as duas espécies do litoral do complexo *ocellifer* ocorreu no final do Mioceno coincidindo com o encontrado em outros grupos; (5) *C. parecis* é mais aparentado com *Ameiva* do continente que com as demais espécies de *Cnemidophorus*, devendo ser realocada no primeiro; (6) a diversificação do complexo *lemniscatus* ocorreu no Mioceno e, portanto, não foi fortemente influenciada pelas flutuações climáticas do Quaternário como proposto anteriormente; (7) os três eventos de dispersão presumidos entre América do Sul e América do Norte/Central foram datados para o Oligoceno, coincidindo com a formação da GAARLândia; (8) As duas divergências entre grupos das Antilhas e da América do Sul ocorreram no início do Mioceno, favorecendo a hipótese de dispersão sobre a água.

Tabela 6. Parâmetros do modelo de substituição selecionado pelo ModelTest para as regiões 12S e 16S.

Região do DNA	Frequência de bases	Frequência de substituições	Distribuição Gama (G)	Proporção de sítios invariáveis (I)
12S	A = 0,4065	A-C = 1,0000	0,9146	0,4696
	C = 0,2542	A-G = 4,1782		
	G = 0,1183	A-T = 1,0000		
	T = 0,2210	C-G = 1,0000		
		C-T = 11,4297		
		G-T = 1,0000		
16S	A = 0,3564	A-C = 1,0000	0,4191	0,4822
	C = 0,2694	A-G = 4,0526		
	G = 0,1082	A-T = 1,0000		
	T = 0,2660	C-G = 1,0000		
		C-T = 5,5436		
		G-T = 1,0000		

Tabela 7. Caracteres merísticos das espécies de “cnemidophorinos”. Os valores indicam média  $\pm$  desvio padrão.

Espécie	Supralabiais	Infralabiais	Supraoculares	Parietais	Grânulos	F. ventrais	Ventrais	Poros femorais
<i>Am. festiva</i> (n=2)	15,0 $\pm$ 1,4	12,0 $\pm$ 0,0	3,0 $\pm$ 0,0	4,0 $\pm$ 1,4	192,0 $\pm$ 12,7	28,5 $\pm$ 0,7	8,0 $\pm$ 0,0	39,0 $\pm$ 1,4
<i>Ameiva</i> sp. (n=22)	12,4 $\pm$ 0,7	8,3 $\pm$ 1,1	4,0 $\pm$ 0,0	5,0 $\pm$ 0,6	122,5 $\pm$ 6,7	32,6 $\pm$ 0,9	10,0 $\pm$ 0,0	27,4 $\pm$ 1,9
<i>Am. undulata</i> (n=2)	14,5 $\pm$ 0,7	11,0 $\pm$ 1,1	3,0 $\pm$ 0,0	3,5 $\pm$ 0,7	155,5 $\pm$ 6,4	31,0 $\pm$ 1,4	8,0 $\pm$ 0,0	36,0 $\pm$ 2,8
<i>As. burti</i> (n=2)	12,5 $\pm$ 0,7	15,5 $\pm$ 2,1	4,0 $\pm$ 0,0	3,0 $\pm$ 0,0	105,5 $\pm$ 3,5	35,0 $\pm$ 1,4	8,0 $\pm$ 0,0	37,5 $\pm$ 3,5
<i>As. deppei</i> (n=2)	15,0 $\pm$ 0,0	13,0 $\pm$ 0,0	3,0 $\pm$ 0,0	3,0 $\pm$ 0,0	119,0 $\pm$ 7,1	34,5 $\pm$ 0,7	8,0 $\pm$ 0,0	35,5 $\pm$ 0,7
<i>As. gularis</i> (n=1)	13*	13*	4*	3*	77*	34*	8*	34*
<i>As. inornata</i> (n=1)	14*	12*	4*	3*	58*	32*	8*	28*
<i>As. sexlineata</i> (n=1)	12*	10*	4*	3*	76*	36*	8*	30*
<i>As. tigris</i> (n=5)	14,8 $\pm$ 1,6	13,0 $\pm$ 1,7	4,0 $\pm$ 0,0	3,2 $\pm$ 0,5	80,4 $\pm$ 6,9	32,8 $\pm$ 1,2	8,0 $\pm$ 0,0	38,8 $\pm$ 4,4
<i>C. abaetensis</i> (n=4)	12,5 $\pm$ 1,9	10,2 $\pm$ 1,7	3,2 $\pm$ 0,5	4,5 $\pm$ 1,0	120,7 $\pm$ 6,6	31,5 $\pm$ 0,6	8,0 $\pm$ 0,0	22,8 $\pm$ 1,0
<i>C. arubensis</i> (n=13)	13,9 $\pm$ 1,3	12,0 $\pm$ 2,2	4,0 $\pm$ 0,0	5,0 $\pm$ 0,0	102,9 $\pm$ 3,8	34,8 $\pm$ 1,2	8,6 $\pm$ 0,9	61,0 $\pm$ 3,4
<i>C. gramivagus</i> (n=64)	14,1 $\pm$ 0,4	15,9 $\pm$ 0,9	4,0 $\pm$ 0,0	5,0 $\pm$ 0,3	109,5 $\pm$ 5,9	31,0 $\pm$ 1,0	8,0 $\pm$ 0,0	45,3 $\pm$ 2,4
<i>C. jalapensis</i> (n=51)	12,7 $\pm$ 1,0	10,4 $\pm$ 0,8	4,0 $\pm$ 0,2	3,2 $\pm$ 0,5	104,0 $\pm$ 7,9	26,0 $\pm$ 1,2	7,5 $\pm$ 0,9	13,4 $\pm$ 1,1



<i>C. lacertoides</i> (n=4)	15,3 ± 1,5	13,3 ± 1,3	3,8 ± 0,5	3,0 ± 0,0	78,3 ± 6,9	31,8 ± 1,0	9,5 ± 1,0	19,8 ± 2,4
<i>C. lemniscatus</i> (n=95)	14,2 ± 0,5	16,7 ± 1,2	4,0 ± 0,3	4,0 ± 0,9	104,8 ± 6,7	28,5 ± 1,0	8,0 ± 0,0	46,2 ± 2,9
<i>C. littoralis</i> (n=53)	14,8 ± 1,0	10,6 ± 0,8	4,0 ± 0,2	4,2 ± 0,8	110,0 ± 5,2	31,9 ± 1,4	8,3 ± 0,3	32,4 ± 2,3
<i>C. longicauda</i> (n=24)	13,4 ± 1,3	12,0 ± 2,1	4,0 ± 0,0	3,0 ± 0,2	59,4 ± 3,5	34,3 ± 1,4	10,0 ± 0,2	28,3 ± 2,7
<i>C. mumbuca</i> (n=239)	14,0 ± 1,2	10,3 ± 0,7	4,0 ± 0,2	4,6 ± 1,1	101,1 ± 5,7	27,0 ± 1,0	8,0 ± 0,1	16,7 ± 1,3
<i>C. murinus</i> (n=14)	13,0 ± 1,5	10,2 ± 2,1	4,0 ± 0,0	5,3 ± 0,5	138,7 ± 8,7	39,1 ± 1,0	11,9 ± 0,6	79,4 ± 4,0
<i>C. ocellifer Co</i> (n=37)	13,7 ± 1,3	10,2 ± 0,7	3,9 ± 0,5	3,3 ± 0,8	96,3 ± 5,4	29,0 ± 1,2	8,0 ± 0,0	15,4 ± 0,8
<i>C. ocellifer Cr</i> (n=26)	13,1 ± 0,9	10,9 ± 1,3	3,6 ± 0,5	3,5 ± 0,7	98,3 ± 6,0	29,0 ± 1,3	8,0 ± 0,0	17,4 ± 1,5
<i>C. ocellifer Mi</i> (n=159)	12,9 ± 1,9	10,6 ± 0,9	3,9 ± 0,4	4,7 ± 0,6	98,8 ± 6,0	27,8 ± 1,1	8,0 ± 0,2	16,5 ± 1,5
<i>C. parecis</i> (n=108)	12,1 ± 0,4	12,5 ± 1,0	4,0 ± 0,1	4,2 ± 0,8	110,4 ± 5,9	32,1 ± 1,0	9,8 ± 0,5	28,8 ± 1,4
<i>Cnemidophorus</i> sp. (n=30)	14,7 ± 1,2	10,5 ± 0,9	3,8 ± 0,4	4,9 ± 0,3	93,3 ± 5,8	29,5 ± 0,9	8,0 ± 0,0	16,8 ± 1,8
<i>C. tergolaevigatus</i> (n=21)	13,4 ± 1,0	11,9 ± 1,4	4,0 ± 0,0	3,0 ± 0,2	61,2 ± 3,4	32,8 ± 1,0	10,0 ± 0,22	29,9 ± 2,5
<i>C. vacariensis</i> (n=9)	14,6 ± 1,1	11,9 ± 1,6	3,2 ± 0,4	3,1 ± 0,3	91,1 ± 10,1	32,9 ± 1,7	9,2 ± 1,2	19,8 ± 1,8

\* Como apenas um indivíduo foi analisado o valor apresentado indica a contagem do mesmo. Gulares: pregas gulares; Grânulos: grânulos ao

redor do meio do corpo; F. ventrais: fileiras transversais de ventrais e Ventrais: ventris em uma fileira transversal.

Tabela 7. Continuação.

Espécie	Préfemorais	F. préfemorais	F. infratibiais	Préanais	L. 4º dedo	L. 4º artelho	Dorsais
<i>Am. festiva</i> (n=2)	6,0 ± 1,4	12,0 ± 0,0	10,5 ± 0,7	4,5 ± 0,7	16,0 ± 0,0	28,0 ± 1,4	282,0 ± 25,5
<i>Ameiva</i> sp. (n=22)	8,5 ± 0,8	11,1 ± 0,8	8,9 ± 0,3	3,8 ± 0,5	15,5 ± 0,9	25,4 ± 2,0	258,0 ± 14,8
<i>Am. undulata</i> (n=2)	8,5 ± 0,7	15,0 ± 0,7	13,5 ± 0,7	6,0 ± 0,0	15,5 ± 0,7	29,5 ± 0,7	235,0 ± 12,7
<i>As. buriti</i> (n=2)	9,5 ± 0,7	12,5 ± 0,7	12,5 ± 0,7	4,5 ± 0,7	16,0 ± 1,4	32,0 ± 1,4	212,0 ± 12,7
<i>As. deppei</i> (n=2)	8,0 ± 1,4	14,5 ± 1,4	9,5 ± 0,7	4,5 ± 0,7	15,5 ± 0,7	32,0 ± 2,8	267,5 ± 14,8
<i>As. gularis</i> (n=1)	8*	12*	12*	4*	15*	29*	206*
<i>As. inornata</i> (n=1)	5*	10*	9*	4*	15*	29*	157*
<i>As. sexlineata</i> (n=1)	5*	11*	11*	4*	13*	26*	200*
<i>As. tigris</i> (n=5)	9,0 ± 1,2	12,2 ± 1,2	11,4 ± 1,3	4,6 ± 1,1	18,6 ± 2,8	32,6 ± 2,4	168,2 ± 10,1
<i>C. abaetensis</i> (n=4)	6,0 ± 0,8	13,0 ± 0,8	11,3 ± 1,5	4,0 ± 0,0	18,3 ± 1,0	32,5 ± 1,3	237,5 ± 9,7
<i>C. arubensis</i> (n=13)	7,5 ± 0,5	13,4 ± 1,2	13,1 ± 1,4	4,2 ± 0,4	19,8 ± 1,6	38,6 ± 2,1	229,9 ± 9,2
<i>C. gramivagus</i> (n=64)	6,6 ± 1,0	11,2 ± 0,7	11,0 ± 0,8	4,0 ± 0,5	17,3 ± 1,0	31,6 ± 1,1	225,2 ± 8,6
<i>C. jalapensis</i> (n=51)	4,5 ± 0,6	9,1 ± 0,6	8,6 ± 0,7	3,2 ± 0,9	15,5 ± 1,4	26,6 ± 2,3	226,0 ± 11,0

<i>C. lacertoides</i> (n=4)	5,8 ± 0,5	10,3 ± 1,0	10,0 ± 0,8	4,0 ± 0,0	12,5 ± 1,3	19,8 ± 5,6	184,2 ± 5,3
<i>C. lemniscatus</i> (n=95)	6,7 ± 0,9	11,1 ± 1,0	10,0 ± 0,8	4,0 ± 0,5	15,7 ± 1,0	28,4 ± 1,6	211,6 ± 7,3
<i>C. littoralis</i> (n=53)	7,2 ± 1,1	11,2 ± 1,3	10,5 ± 1,4	3,5 ± 0,5	18,9 ± 2,0	32,8 ± 1,8	174,9 ± 4,0
<i>C. longicauda</i> (n=24)	5,4 ± 0,6	10,5 ± 1,0	10,5 ± 1,0	3,4 ± 0,5	16,7 ± 1,2	28,8 ± 2,0	163,3 ± 9,5
<i>C. mumbuca</i> (n=239)	4,9 ± 0,7	9,5 ± 0,7	8,1 ± 0,4	3,0 ± 0,1	16,3 ± 1,0	27,4 ± 1,7	229,6 ± 14,0
<i>C. murinus</i> (n=14)	11,6 ± 1,6	17,1 ± 1,1	19,9 ± 2,2	6,4 ± 0,9	22,6 ± 1,3	44,1 ± 2,6	267,0 ± 12,8
<i>C. ocellifer Co</i> (n=37)	4,4 ± 0,6	9,1 ± 0,7	9,0 ± 1,0	3,0 ± 0,3	14,9 ± 1,1	25,6 ± 1,5	198,0 ± 16,0
<i>C. ocellifer Cr</i> (n=26)	5,9 ± 0,8	9,4 ± 0,6	8,2 ± 0,8	3,2 ± 0,4	15,0 ± 1,0	25,1 ± 1,7	227,3 ± 13,0
<i>C. ocellifer Mi</i> (n=159)	4,8 ± 0,7	8,9 ± 0,7	7,7 ± 0,7	3,0 ± 0,1	15,2 ± 1,3	25,3 ± 2,0	237,7 ± 12,7
<i>C. parecis</i> (n=108)	8,7 ± 1,1	11,5 ± 0,8	10,4 ± 0,7	4,2 ± 0,4	15,6 ± 1,0	26,5 ± 1,6	216,3 ± 10,8
<i>Cnemidophorus</i> sp. (n=30)	4,0 ± 0,3	10,0 ± 0,8	9,7 ± 0,9	3,1 ± 0,4	14,5 ± 1,1	25,4 ± 1,8	208,8 ± 12,2
<i>C. tergolaevigatus</i> (n=21)	5,5 ± 0,6	10,4 ± 0,7	10,7 ± 0,9	3,5 ± 0,5	15,8 ± 1,2	29,2 ± 2,4	153,7 ± 7,7
<i>C. vacariensis</i> (n=9)	6,1 ± 0,9	10,3 ± 1,3	9,2 ± 0,8	4,6 ± 0,7	12,9 ± 1,5	24,3 ± 1,2	195,5 ± 18,45

\* Como apenas um indivíduo foi analisado o valor apresentado indica a contagem do mesmo. F. préfemorais: fileiras de préfemorais; L. 4° dedo:

lamelas do 4° dedo e L. 4° artelho: Lamelas do 4° artelho.

## Legenda das figuras

Fig. 16. Filogenia dos "cnemidophorinos" inferida a partir do conjunto de caracteres morfológicos. (A) Consenso estrito das 270 árvores mais parcimoniosas encontradas com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana com os valores de probabilidades *a posteriori*.

Fig. 17. Filogenia dos "cnemidophorinos" inferida a partir da combinação das seqüências de DNA mitocondrial 12S e 16S. (A) Consenso estrito das duas árvores mais parcimoniosas encontradas com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana com os valores de probabilidades *a posteriori*.

Fig. 18. Filogenia dos "cnemidophorinos" inferida a partir da seqüência de DNA nuclear c-mos. (A) Consenso estrito das 65 árvores mais parcimoniosas encontradas com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana com os valores de probabilidades *a posteriori*.

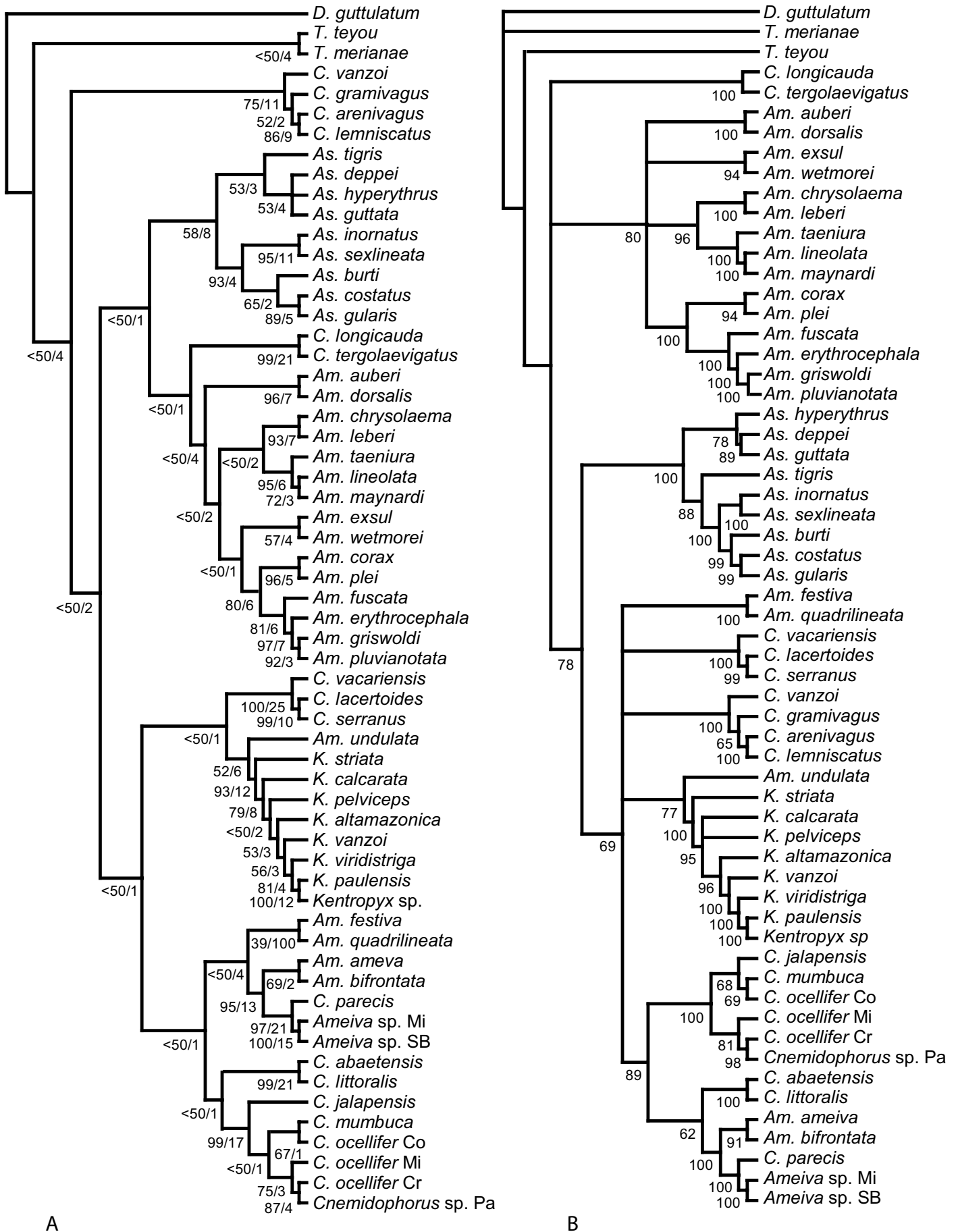
Fig. 19. Filogenia dos "cnemidophorinos" inferida a partir da combinação das seqüências de DNA mitocondrial 12S e 16S e nuclear c-mos. (A) Consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas encontradas com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana com os valores de probabilidades *a posteriori*.

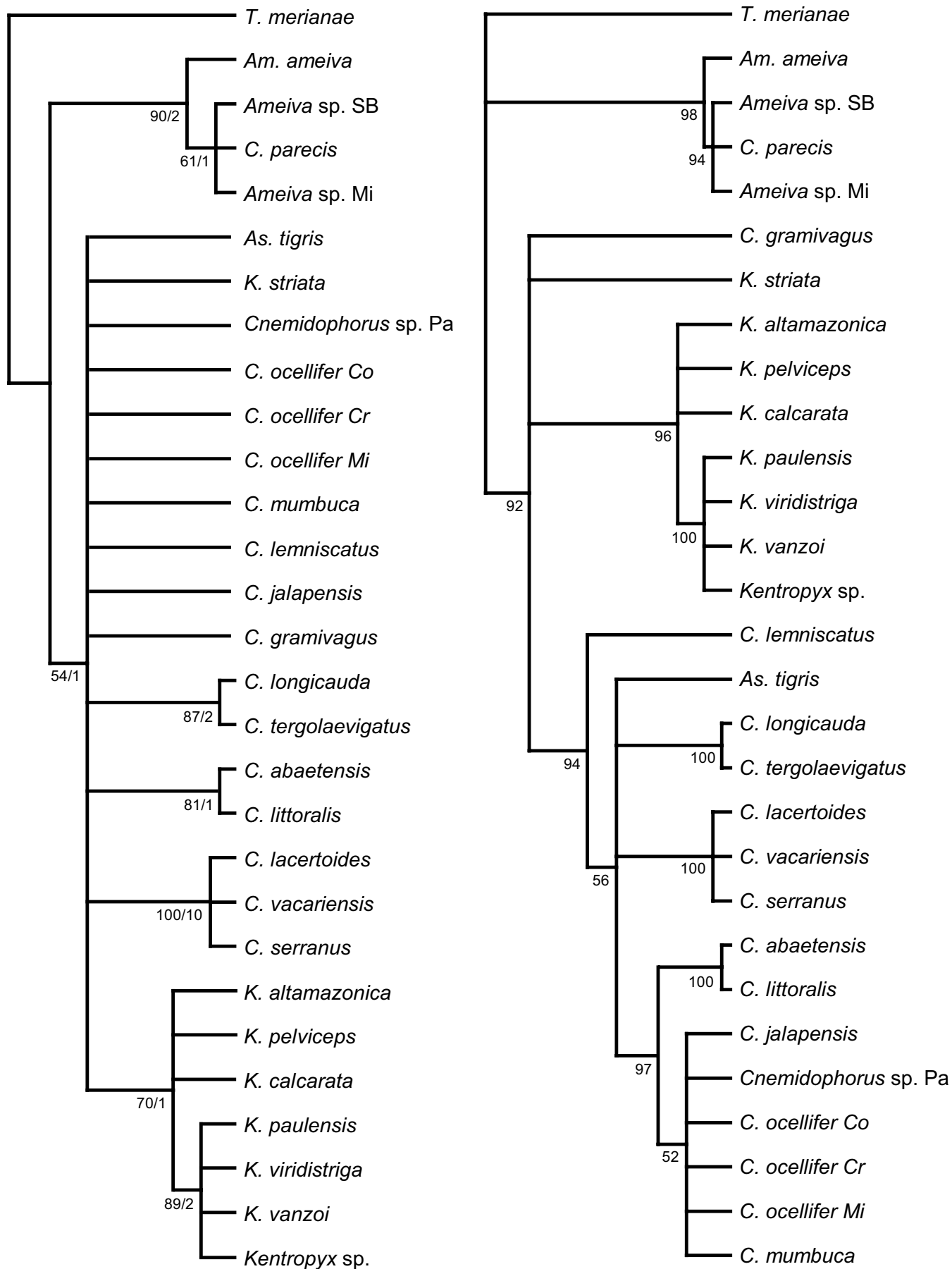
Fig. 20. Filogenia dos "cnemidophorinos" inferida a partir da combinação de dados morfológicos e moleculares (12S+16S+c-mos). (A) Consenso estrito das 6 árvores mais

parcimoniosas encontradas com os valores de suporte dos ramos *bootstrap* e Bremer, respectivamente. (B) Árvore inferida por análise Bayesiana com os valores de probabilidades *a posteriori*.

Fig. 21. Consenso estrito das seis árvores mais parcimoniosas encontradas pela análise de evidência total apresentando a localidade de cada táxon e a delimitação dos grupos bem suportados. A: Antilhas; Am: Bacia Amazônica; At: Mata Atlântica; B: Escudo Central Brasileiro; G: Escudo das Guianas; L: Região Litorânea (restingas, dunas); N: América do Norte e Central; S: Bacia do Chaco-Paraná e Sul da América do Sul (até a Patagônia).

Fig. 22. Cronograma da evolução dos "cnemidophorinos" baseado na combinação dos dados moleculares (12S+16S+c-mos), com os tempos de divergência estimados por métodos bayesianos. As barras representam a média do tempo de divergência  $\pm$  um desvio padrão.

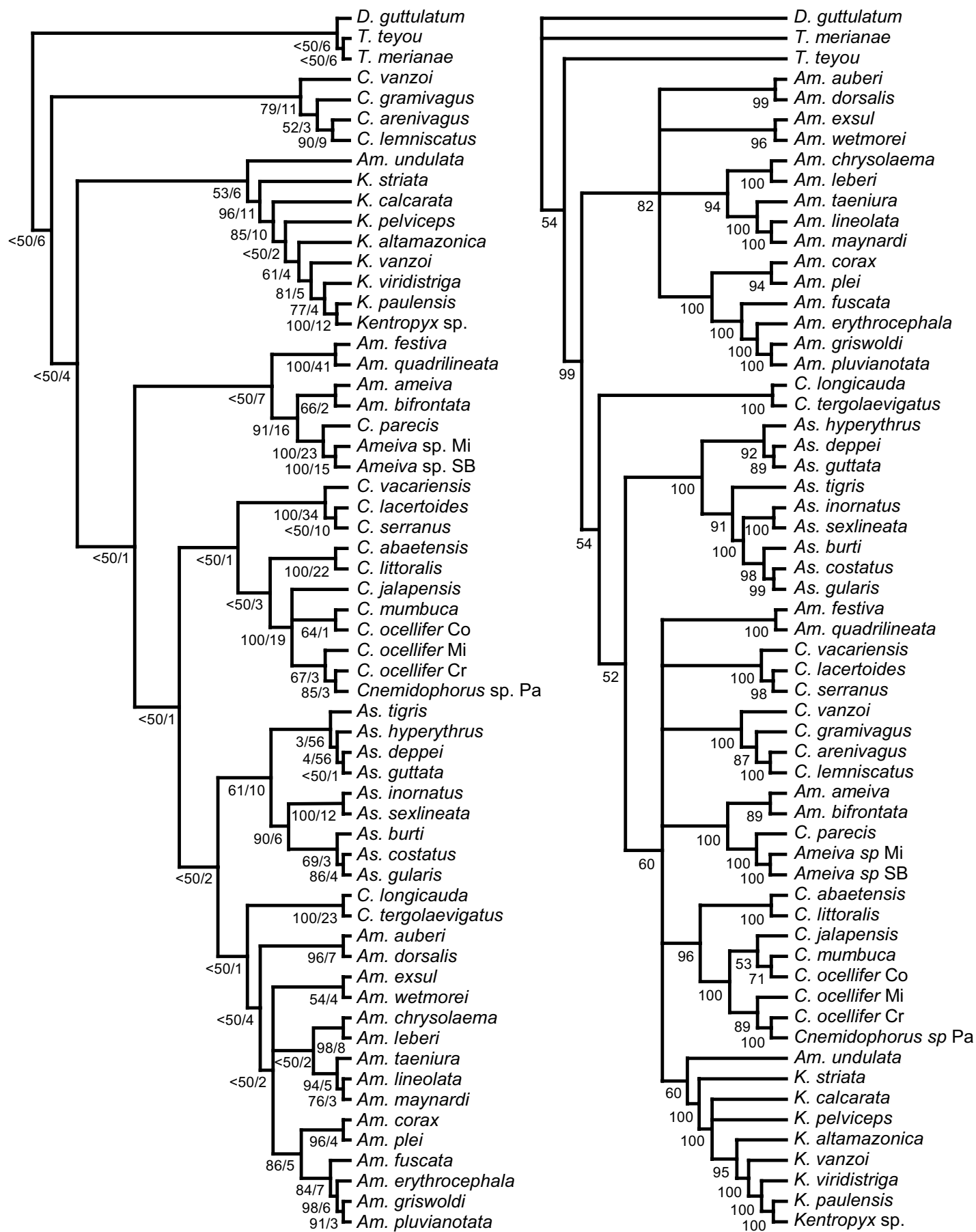




A

B

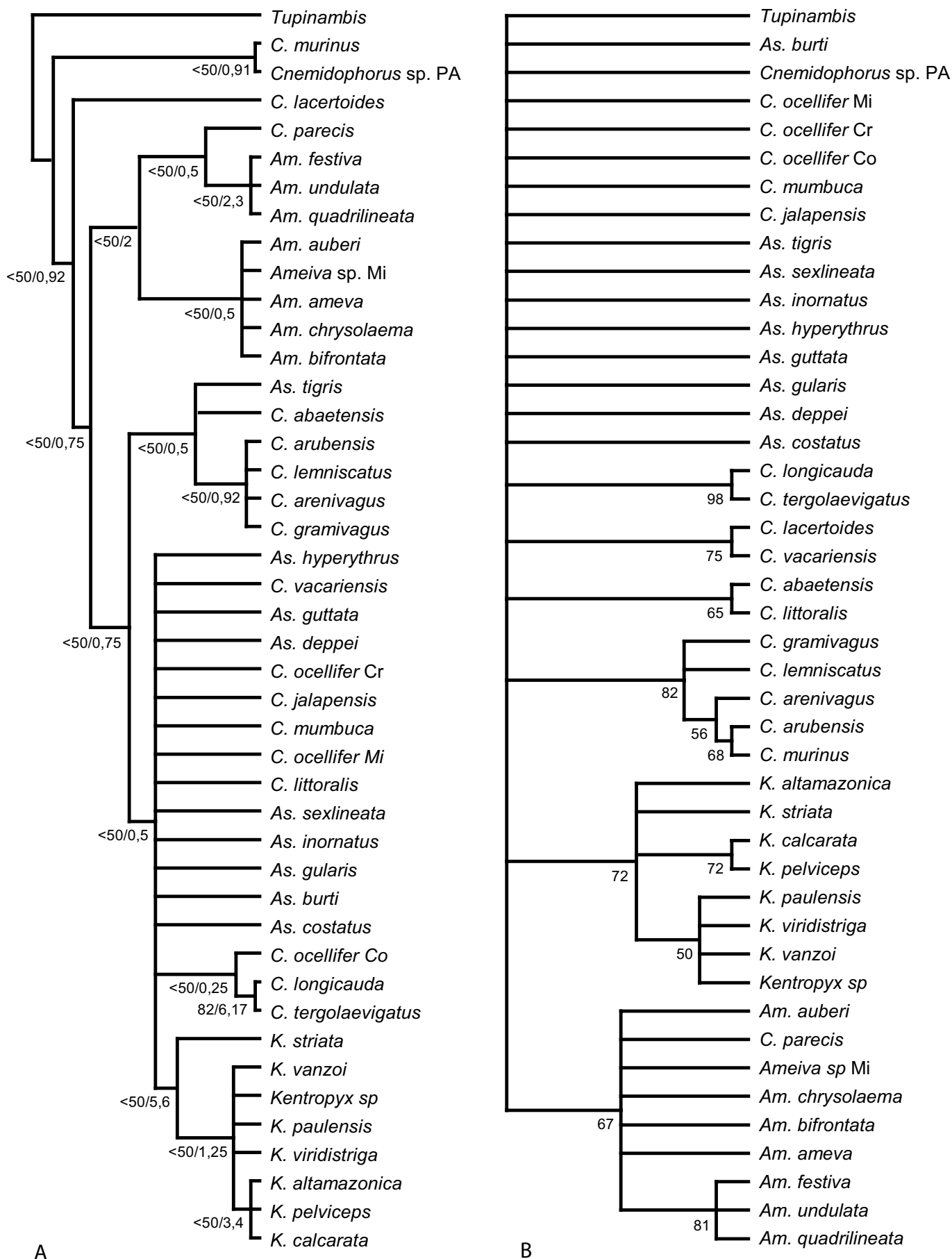
Fig. 18

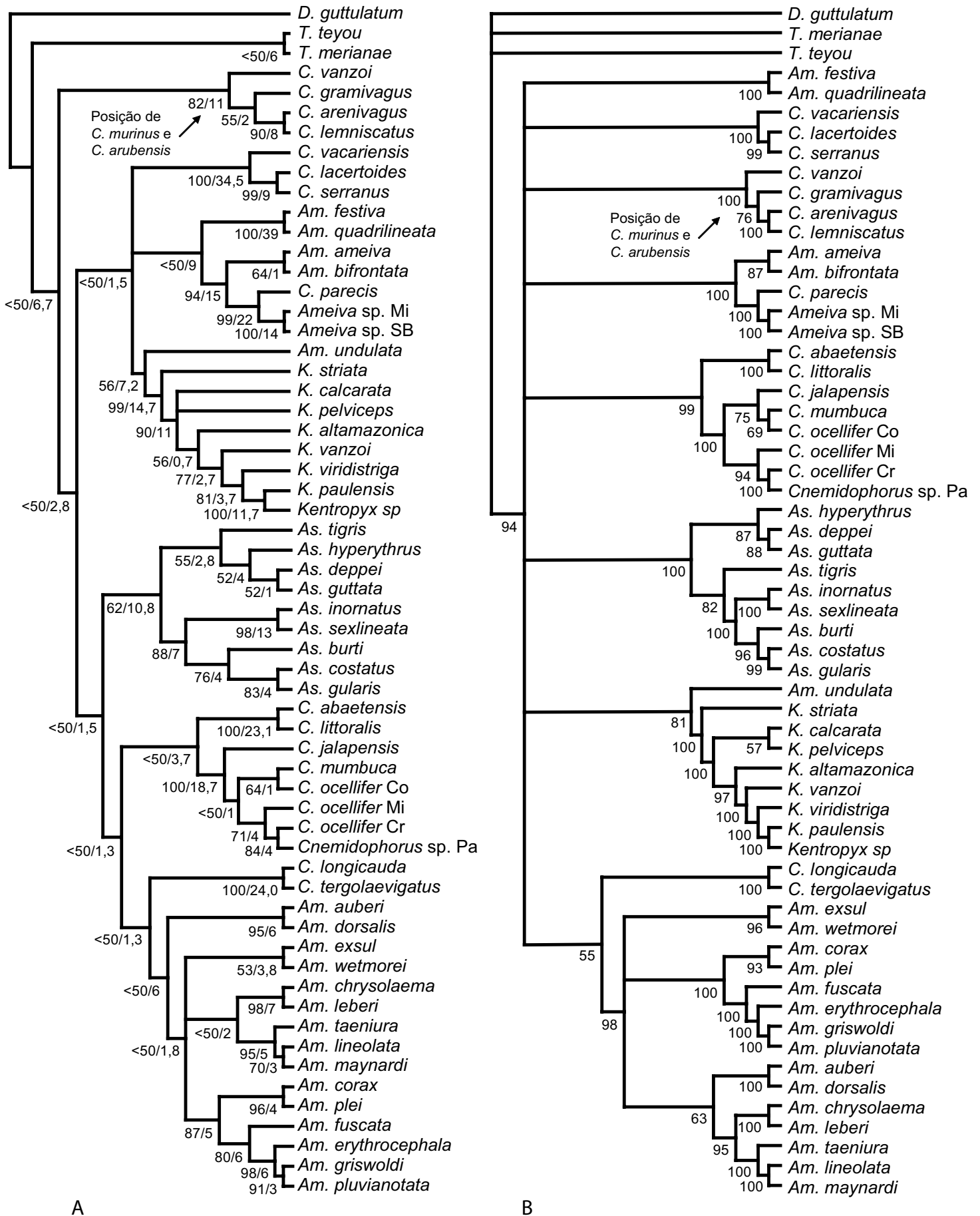


A

B







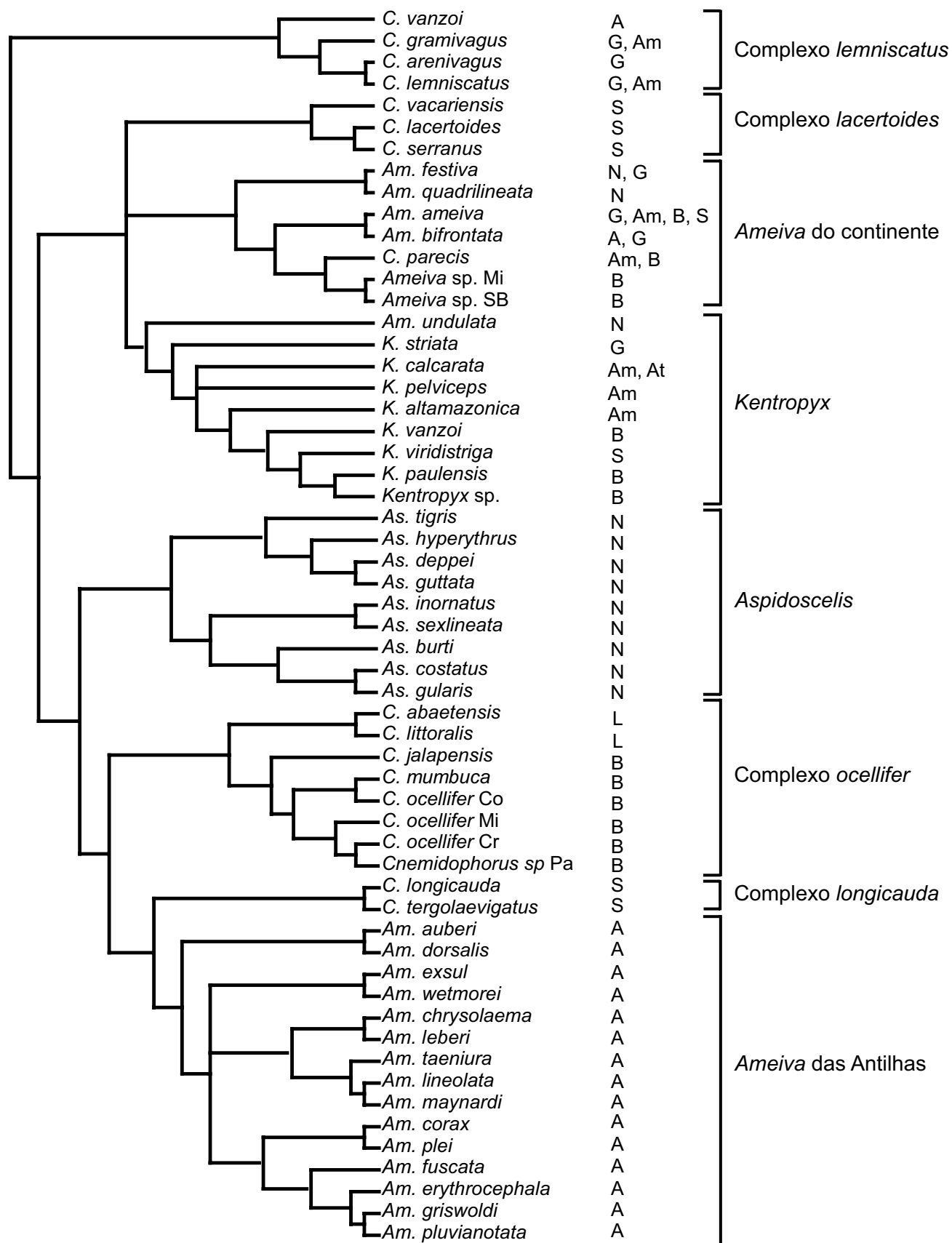
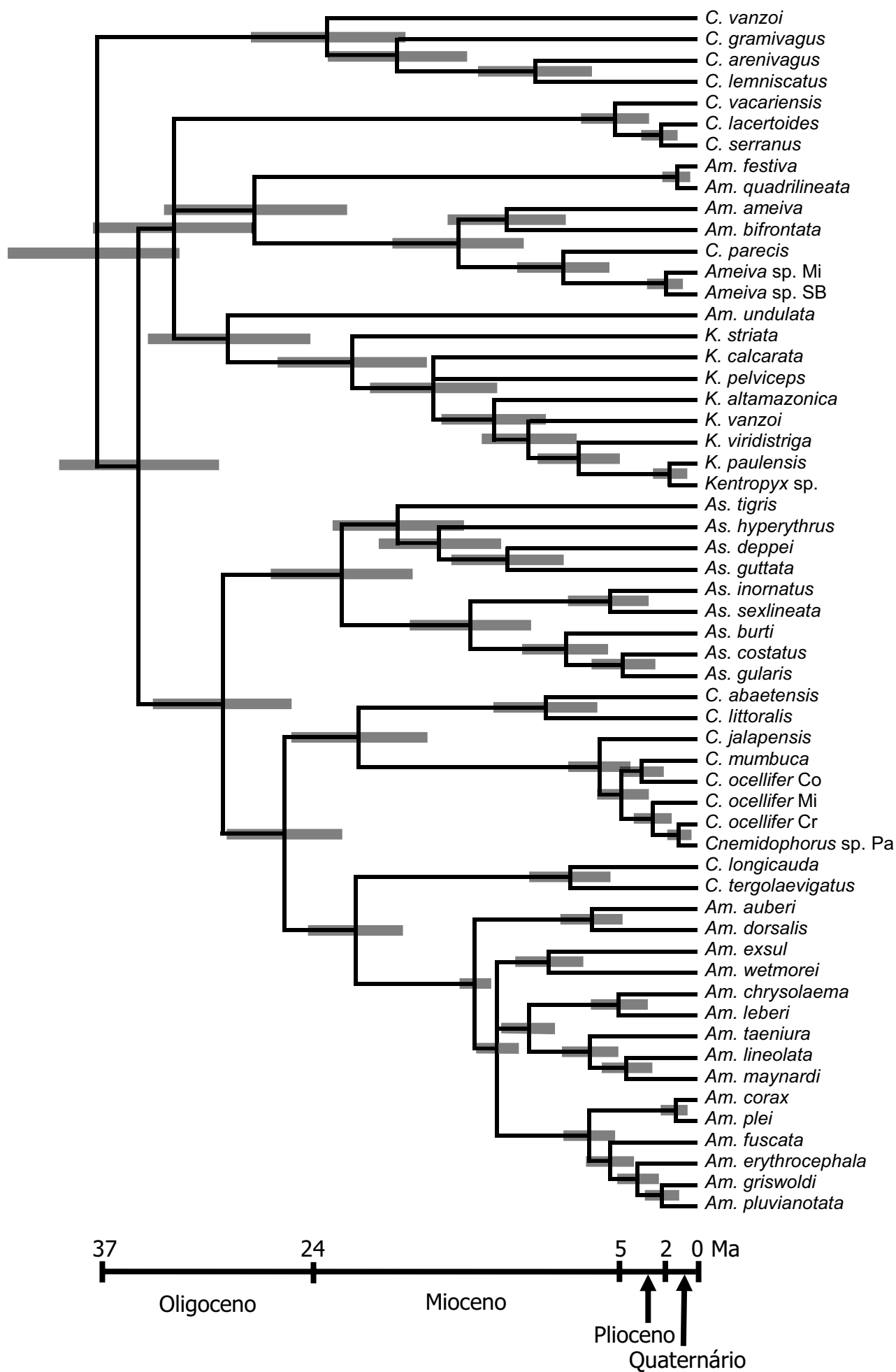


Fig. 22



## CONCLUSÕES

Tupinambinae e Teiinae são monofiléticos e *Callopistes* foi o primeiro Tupinambinae vivente a divergir, provavelmente durante o Paleoceno. Além disso, dentro de Teiinae, os “cnemidophorinos” formam um grupo monofilético e *Teius* foi o primeiro membro a divergir. Todos os gêneros viventes, com exceção de *Aspidoscelis*, se originaram em isolamento na América do Sul e a maioria dos gêneros viventes se diversificou durante o Eoceno, coincidindo com a expansão das savanas sul-americanas. *Cnemidophorus* provavelmente se originou na América do Sul e algumas de suas populações (ancestral de *Aspidoscelis*) migraram para o norte entre o Oligoceno e o Mioceno.

As espécies viventes de *Kentropyx* formam três grupos monofiléticos que correspondem aos três grupos fenéticos propostos anteriormente: *calcarata*, *paulensis* e *striata*. Entretanto, a relação entre os grupos difere do sugerido previamente, uma vez que *striata* é a grupo mais basal. A origem do gênero ocorreu no Terciário (Eoceno/Oligoceno), a “Hipótese dos Refúgios Pleistocênicos” não explica a diversificação de *Kentropyx* e pode apenas estar associada a eventos mais recentes de diversificação intraespecífica. O ancestral comum das espécies viventes de *Kentropyx* não era restrito ao ambiente florestal, como sugerido anteriormente, e poderia estar tanto presente quanto ausente na Bacia Amazônica. Concluimos que o ancestral era de savana e que os eventos históricos que promoveram a diversificação do gênero foram: (i) o isolamento dos Escudos Central Brasileiro e das Guianas atribuído a uma introgressão marinha do Mioceno associado a divergência basal de *K. striata* (uma espécie do Escudo das Guianas) e as demais espécies de *Kentropyx* especialmente o grupo monofilético *paulensis* que ocorre no Escudo Central Brasileiro; (ii) a distribuição do grupo *calcarata* na Bacia Amazônica se deve possivelmente a um evento de dispersão ocorrido depois da retração marinha; (iii) a distribuição de *K. calcarata* na Mata Atlântica provavelmente se deve a eventos mais recentes (Quaternário) de dispersão por

corredores de floresta que ligaram os dois ecossistemas; (iv) a diferenciação de *K. vanzoi* das demais espécies do grupo *paulensis* ocorreu durante o Mioceno coincidindo com o isolamento da Chapada dos Parecis; (v) o final do soerguimento epeirogênico do Planalto Central no final do Terciário pode ter promovido a diferenciação de *K. viridistriga* nas depressões do Pantanal e Guaporé; e (vi) a divergência entre *K. paulensis* e *Kentropyx* sp. pode ter ocorrido devido à especiação parapátrica na depressão arenosa do Tocantins.

Esta Tese também apresenta a descrição de uma nova espécie de *Cnemidophorus* encontrado na região nordeste do Bioma Cerrado.

A análise filogenética e biogeográfica dos *Cnemidophorus* indicou que (1) as espécies de "cnemidophorinos" formam oito grupos monofiléticos sendo *Aspidoscelis* e *Kentropyx* monofiléticos e *Cnemidophorus* e *Ameiva* parafileticos; (2) a origem dos grupos ocorreu principalmente durante o Oligoceno e a diversificação dentro dos grupos ocorreu principalmente durante o Mioceno; (3) o complexo *lacertoides* e *ocellifer* (sem as espécies do litoral) tiveram diversificação mais recente, principalmente no Plioceno; (4) a divergência entre as duas espécies do litoral do complexo *ocellifer* ocorreu no final do Mioceno, coincidindo com o encontrado em outros grupos litorâneos; (5) *C. parecis* é mais aparentado com *Ameiva* do continente que com os demais *Cnemidophorus*, indicando a necessidade da realocação dessa espécie; (6) a diversificação do complexo *lemniscatus* ocorreu no Mioceno e, portanto, não foi fortemente influenciada pelas flutuações climáticas do Quaternário como proposto anteriormente; (7) os três eventos de dispersão presumidos entre América do Sul e América do Norte/Central foram datados para o Oligoceno, coincidindo com a formação da GAARlândia; (8) as duas divergências entre grupos das Antilhas e da América do Sul ocorreram no início do Mioceno, favorecendo a hipótese de dispersão sobre a água.

## REFERÊNCIAS

- Albino, A. M. 1996. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria).  
Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A. Geologie und Paläontologie  
30:185-202.
- Aleixo, A. 2004. Historical diversification of a terra-firme forest bird superspecies: a  
phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian  
diversification. *Evolution* 58:1303–1317.
- Almeida, F. F. M., B. B. B. Neves, e C. D. R. Carneiro. 2000. The origin and evolution of the  
South American Platform. *Earth Science Reviews* 50:77-111.
- Andrade-Lima, D. 1982. Present-day forest refuges in northeastern Brazil. Pages 245-251 *in*  
G. T. Prance, editor. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University  
Press, New York.
- Archie, J. W. 1985. Methods for coding variable morphological features for numerical  
taxonomic analysis. *Systematic Zoology* 34:326-345.
- Ávila-Pires, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia:Squamata). *Zoologische  
Verhandelingen, Leiden* 1995:3-706.
- Bahia, R. B. C., M. A. Martins-Neto, M. S. C. Barbosa, e A. J. Pedreira. 2006. Revisão  
estratigráfica da Bacia dos Parecis — Amazônia. *Revista Brasileira de Geociências*  
36:692–703.
- Barker, G. M. 2002. Phylogenetic diversity: a quantitative framework for measurement of  
priority and achievement in biodiversity conservation. *Biological Journal of the  
Linnean Society* 76:165-194.
- Bates, J. M., S. J. Hackett, e J. Cracraft. 1998. Area-relationships in the Neotropical  
lowlands: an hypothesis based on raw distributions of passerine birds. *Journal of  
Biogeography* 25:783–793.

- Bigarella, J. J., D. Andrade-Lima, e P. J. Riels. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 47:411–464.
- Boulenger, G. A. 1885. *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History)*. British Museum of Natural History, London.
- Bremer, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Systematic Biology* 41:436-445.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10:295-304.
- Burt, C. E. 1931. A study of the teiid lizards of the genus *Cnemidophorus* with special reference to their phylogenetic relationships. *United States National Museum Bulletin* 154:1–286.
- Cabrera, M. R. 2004. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata : Teiidae) from western Argentina *Amphibia-Reptilia* 25:265-275.
- Cei, J. M. 1993. *Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina*, Torino.
- Cei, J. M., e R. A. Martori. 1991. A new species os *Cnemidophorus* of the lacertoides group from the eastern sierras de Córdoba, Central Argentina (Lacertilia, Teiidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali - Torino* 9:33-38.
- Cei, J. M., e G. Scrocchi. 1991. A poorly known and discussed species, *Cnemidophorus leachei* Peracca 1897, and general remarks on the genus *Cnemidophorus* in Argentina (Lacertilia, Teiidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali - Torino* 9:233-244.
- Cole, C. J., e H. C. Dessauer. 1993. Unisexual and whiptail lizards of the *Cnemidophorus lemniscatus* complex (Squamata: Teiidae) of the Guiana Region, South America, with description of new species. *American Museum Novitates* 3081:1-30.



- Cole, C. J., H. C. Dessauer, C. R. Townsend, e M. G. Arnold. 1995. *Kentropyx borckiana* (Squamata: Teiidae): a unisexual lizard of hybrid origin in the Guiana region, South America. *American Museum Novitates* 3145:1-23.
- Colli, G. R. 2005. As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado. Pages 247-264 in J. C. Souza-Silva e J. M. Felfili, editors. *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Colli, G. R., J. P. Caldwell, G. C. Costa, A. M. Gainsbury, A. A. Garda, D. O. Mesquita, C. M. Filho, A. H. B. Soares, V. N. Silva, P. H. Valdujo, G. H. C. Vieira, L. J. Vitt, F. P. Werneck, H. C. Wiederhecker, e M. G. Zatz. 2003a. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the cerrado biome in central Brazil. *Occasional Papers of the Sam Noble Oklahoma Museum of Natural Science* 14:1-14.
- Colli, G. R., G. C. Costa, A. A. Garda, K. A. Kopp, D. O. Mesquita, A. K. Peres, P. H. Valdujo, G. H. C. Vieira, e H. C. Wiederhecker. 2003b. A critically endangered new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from a Cerrado enclave in southwestern Amazonia, Brazil. *Herpetologica* 59:76-88.
- Colli, G. R., L. G. Giugliano, D. O. Mesquita, e F. G. França. 2009. A new species of *Cnemidophorus* from the jalapão region, in the central Brazilian Cerrado. *Herpetologica* in press.
- Costa, J. B. S., R. L. Bemerguy, Y. Hasui, M. S. Borges, C. R. P. Ferreira Júnior, P. E. L. Bezerra, M. L. da Costa, e J. M. G. Fernandes. 1996. Neotectônica da Região Amazônica: aspectos tectônicos, geomorfológicos e deposicionais Geonomos. *Revista de Geociências, Belo Horizonte* 4:23-44.
- Costa, L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* 30:71-86.

- Denton Jr, R. K., e R. C. O'Neill. 1995. *Prototeius stageri*, gen. et sp. nov., a new teiid lizard from the Upper Cretaceous Marshalltown Formation of New Jersey, with a preliminary phylogenetic revision of the Teiidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15:235-253.
- Dessauer, H. C., C. J. Cole, R. M. Dawley, e J. P. Bogart. 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiids lizards. Pages 49-70 *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. State Univ. New York Press, Albany, NY.
- Dias, E. J. D., C. F. D. Rocha, e D. Vrcibradic. 2002. New *Cnemidophorus* (Squamata : Teiidae) from Bahia State northeastern Brazil. *Copeia*:1070-1077.
- dos Santos, R. M. L., K. C. M. Pellegrino, M. T. Rodrigues, e Y. Yonenaga-Yassuda. 2007. Banding patterns and chromosomal evolution in five species of neotropical Teiinae lizards (Squamata: Teiidae). *Genetica* 131:231–240.
- Doyle, J. J. 1997. Trees within trees: genes and species, molecules and morphology. *Systematic Biology* 46:537–553.
- Echternacht, A. C. 1971. Middle American lizards of the genus *Ameiva* (Teiidae) with emphasis on geographic variation. University of Kansas Museum of Natural History *Miscellaneous Publications* 55:1–86.
- Estes, R. 1961. Miocene lizards from Colombia, South America. *Breviora* 143:1-11.
- Estes, R. 1964. Fossil vertebrates from the late Cretaceous Lance Formation Eastern Wyoming. University of California Publication Geological Science 49:1-180.
- Estes, R. 1983. *Sauria Terrestria, Amphisbaenia*. Gustav Fischer, Stuttgart and New York.
- Estes, R., e A. Báez. 1985. Herpetofaunas of North and South American during the Late Cretaceous and cenozoic: evidence for interchange? Pages 139-197 *in* F. G. Stehli e S. D. Webb, editors. *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York.
- Estes, R., e J. A. Tihen. 1964. Lower vertebrate from the Valentine Formation of Nebraska. *American Midland Naturalist* 72:453-472.

- Felsenstein, J. 1985. Confidence-limits on phylogenies - an approach using *bootstrap*.  
Evolution 39:783-791.
- Feltrim, C. F., e T. Lema. 2000. Uma nova espécie de *Cnemidophorus* Wagler, 1830 do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Sauria, Teiidae). Biociências, Porto Alegre 8:103-114.
- Folie, A., e V. Codrea. 2005. New lissamphibians and squamates from the Maastrichtian of Hațeg Basin, Romania. Acta Palaeontologica Polonica 50:57-71.
- Funk, S. M., e J. E. Fa. 2006. Phylogeography of the endemic St. Lucia whiptail lizard *Cnemidophorus vanzoi*: conservation genetics at the species boundary. Conservation Genetics 7:651-663.
- Gallagher, D. S., e J. R. Dixon, Jr. 1980. A new lizard (Sauria: Teiidae: *Kentropyx*) from Brazil. Copeia 1980:616-620.
- Gallagher, D. S., e J. R. Dixon, Jr. 1992. Taxonomic revision of the South American lizard genus *Kentropyx* Spix (Sauria, Teiidae). Bollettino del Museo regionale di Scienze naturali - Torino 10:125-171.
- Gallagher, D. S. J. 1979. A systematic revision of the South American lizards genus *Kentropyx* (Sauria: Teiidae). PhD Dissertation. Texas A&M University.
- Gallagher, D. S. J., J. R. Dixon, e D. J. Schmidly. 1986. Geographic variation in the *Kentropyx calcarata* species group (Sauria: Teiidae): a possible example of morphological character displacement. Journal of Herpetology 20:179-189.
- Gamble, T., A. M. Simons, G. R. Colli, e L. J. Vitt. 2008. Tertiary climate change and the diversification of the Amazonian gecko genus *Gonatodes* (Sphaerodactylidae, Squamata). Molecular Phylogenetics and Evolution 46:269-277.

- Gao, K., e R. C. Fox. 1996. Taxonomy and evolution of Late Cretaceous lizards (Reptilia: Squamata) from western Canada. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 33:1-107.
- Gao, K., e M. A. Norell. 2000. Taxonomic composition and systematics of late Cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi Desert. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 249:1-118.
- Garda, A. A., e D. C. Cannatella. 2007. Phylogeny and biogeography of paradoxical frogs (Anura, Hylidae, Pseudae) inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44:104–114.
- Geurgas, S. R., M. T. Rodrigues, e C. Moritz. 2008. The genus *Coleodactylus* (Sphaerodactylinae, Gekkota) revisited: a molecular phylogenetic perspective. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49:92-101.
- Giribet, G., e W. C. Wheeler. 1999. On Gaps. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13:132-143.
- Giugliano, L. G., R. G. Collevatti, e G. R. Colli. 2007. Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45:168-179.
- Giugliano, L. G., E. P. B. Contel, e G. R. Colli. 2006. Genetic variability and phylogenetic relationship of *Cnemidophorus parecis* (Squamata, Teiidae) from Cerrado isolates in southwestern Amazonia. *Biochemical Systematics and Ecology* 34:383-391.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, e K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786.
- Gorman, G. C. 1970. Chromosome and the systematics of the family Teiidae. *Copeia* 1970 230-245.
- Haffer, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.

- Haffer, J. 1979. Quaternary biogeography of tropical lowland South America. Pages 107-140  
*in* W. E. Duellman, editor. The South America Herpetofauna: It's Origin, Evolution  
and Dispersal. Museum of Natural History, University of Kansas, Kansas.
- Haffer, J., e G. T. Prame. 1982. General aspects of the refuge Theory. Page 714 Biological  
diversification in the tropics. Columbia University Press, New York.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis  
program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series 41:95-98.
- Harris, D. M. 1985. Infralingual plicae: support for Boulenger's Teiidae (Sauria). *Copeia*  
1985:560-565.
- Hasui, Y., e F. F. M. Almeida. 1985. The central Brazil Shield reviewed. *Episodes* 8:29-37.
- Hedges, S. B. 1996. Historical Biogeography of West Indian Vertebrates. *Annual Review of  
Ecology and Systematics* 27:163-196.
- Hedges, S. B. 2006. Paleogeography of the antilles and origin of West Indian terrestrial  
vertebrates. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:231-244.
- Hillis, D. M., e J. J. Bull. 1993. An empirical test of boot strapping as a method for assessing  
confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42:182-192.
- Horton, D. R. 1972. Lizards scales and adaptation. *Systematic Zoology* 21:441-443.
- Hower, L. M., e S. B. Hedges. 2003. Molecular phylogeny and biogeography of West Indian  
Teiid lizards of the genus *Ameiva*. *Caribbean Journal of Science* 39:298-306.
- Huelsenbeck, J. P., e F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny.  
*Bioinformatics* 17:754-755.
- Humphries, C. J., e L. R. Parenti. 1999. *Cladistic Biogeography*. 2<sup>o</sup> edition. Oxford  
University Press, Oxford.

- Iturralde-Vinent, M. A., e R. D. E. MacPhee. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: Implications for cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238:1-95.
- IUCN. 2009 [www.iucn.org/themes/ssc/redlist.htm](http://www.iucn.org/themes/ssc/redlist.htm)
- Katoh, K., K. Kuma, H. Toh, e T. Miyata. 2005. MAFFT version 5: improvement in accuracy of multiple sequence alignment. *Nucleic Acids Research* 33:511-518.
- Katoh, K., e H. Toh. 2008. Improved accuracy of multiple ncRNA alignment by incorporating structural information into a MAFFT-based framework. *Bioinformatics* 9:212-225.
- Kishino, H., J. L. Thorne, e W. J. Bruno. 2001. Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. *Molecular Biology and Evolution* 18:352-361.
- Krause, L. 1985. Fossil record of the family Teiidae. Notes on paleobiogeography, current distribution, and habits of the macroteiids. (Sauria, Scincomorpha, Teiidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 20:175-188.
- Lister, B. C. 1976. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards II: evolutionary components. *Evolution* 30: 677–692.
- Machado, A. B. M., G. M. Drummond, e A. P. Paglia, editors. 2008. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção. 1<sup>o</sup> edition. Fundação Biodiversita, Brasília, DF.
- Maddison, W., e D. R. Maddison. 1999. *MacClade: analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Maddison, W. P. 1997. Gene trees in species tree. *Systematic Biology* 46:523–536.
- Magnusson, W. E., C. R. Franke, e L. A. Kasper. 1986. Factors affecting densities of *Cnemidophorus lemniscatus*. *Copeia*:804-807.

- Malhotra, A., e R. S. Thorpe. 1997. Microgeographic variation in scalation of *Anolis oculatus* (Dominica, West Indies): a multivariate analysis. *Herpetologica* 53:49-62.
- Mannetje, L. 2007. Climate change and grasslands through the ages: an overview. *Grass and Forage Science* 62:113–117.
- Markezich, A. L., C. J. Cole, e H. C. Dessauer. 1997. The blue and green whiptail lizards (Squamata: Teiidae: *Cnemidophorus*) of the Peninsula de Paranagua, Venezuela: systematics, ecology, description of two new taxa, and relationships to whiptails of the Guianas. *American Museum Novitates* 3207:1-60.
- Mesquita, D. O., G. R. Colli, G. C. Costa, F. G. R. França, A. A. Garda, e A. K. Péres Jr. 2006. At the water's edge: the ecology of semi-aquatic teiids in Brazilian Amazon. *Journal Herpetology* 40:221-229.
- Moritz, C. 1994. Defining "evolutionary significant units" for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9:373-375.
- Moro, S., e V. Abdala. 2000. Cladistic analysis of Teiidae (Squamata) based on myological characters. *Russian Journal of Herpetology* 7:87-102.
- Myers, C. W., e M. A. Donnelly. 2001. Herpetofauna of the Yutage-Corocoro massif, Venezuela: second report from The Robert G. Goelet American Museum - terramar expedition to the northwestern tepuis. *Bulletin of the American Museum of Natural History*:1-85.
- NCBI, 2009. [www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?DB=pubmed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?DB=pubmed).
- Noonan, B. P., e K. P. Wray. 2006. Neotropical diversification: the effects of a complex history on diversity within the poison frog genus *Dendrobates*. *Journal of Biogeography* 33:1007-1020.

- Northcutt, R. G. 1978. Forebrain and midbrain organization in lizards and its phylogenetic significance. Pages 11-64 *in* N. Greenberg and P. D. MacLean, editors. Behavior and neurology of lizards. National Institute of Mental Health, Rockville, Maryland.
- Nydam, R. L. 2002. Lizards of the Mussentuchit local fauna (Albian-Cenomanian boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:645-660.
- Nydam, R. L., e R. L. Cifelli. 2005. New data on the dentition of the scincomorphan lizard *Polyglyphanodon sternbergi*. *Acta Palaeontologica Polonica* 50:73-78.
- Oliveira-Filho, A. T., e J. A. Ratter. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52:141–194.
- Oliveira, P. S., e R. J. Marquis. 2002. The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York.
- Ortiz-Jaureguizar, E., e G. A. Cladera. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66:498–532.
- Pascual, R. 2006. Evolution and geography: the biogeographic history of south american land mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:209–230.
- Pellegrino, K. C. M., M. T. Rodrigues, A. N. Waite, M. Morando, Y. Y. Yassuda, e J. W. Sites Jr. 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwinii* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 85.
- Perret, M., A. Chautems, e R. Spichiger. 2006. Dispersal-vicariance analyses in the tribe Sinningieae (Gesneriaceae): a clue to understanding biogeographical history of the brazilian atlantic forest. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:340–358.



- Peters, J. A., e R. Danoso-Barros. 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II. Lizards and Amphisbaenians. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Posada, D., e K. A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14:817-818.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky, and K. D. Wells. 1998. *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey.
- Presch, W. F., Jr. 1974. Evolutionary relationships and biogeography of the macroteiid lizards (family Teiidae, Subfamily Teiinae). *Bulletin Southern California Academy of Science* 73:23-32.
- Presch, W. F., Jr. 1983. The lizard family Teiidae: is it a monophyletic group? *Zoological Journal of the Linnean Society* 77:189-197.
- Rambaut, A., e A. J. Drummond. 2007. Tracer Analysis Tool Page Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>. University of Oxford, Oxford UK.
- Rasanen, M. E., A. M. Linna, J. C. R. Santos, e F. R. Negri. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269:386–390.
- Reeder, T. W. 1995. Phylogenetic relationships among phrynosomatid lizards as inferred from mitochondrial ribosomal DNA sequences: substitutional bias and informational contents of transitions relative to transversions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4:203-222.
- Reeder, T. W., C. J. Cole, e H. C. Dessauer. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates*:1-61.
- Reeder, T. W., e J. J. Wiens. 1996. Evolution of the lizard family Phrynosomatidae as inferred from diverse types of data. *Herpetological Monographs* 10:43-84.

- Ribas, C. C., R. Gaban-Kima, C. Y. Miyaki, e J. Cracraft. 2005. Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves: Psittacidae). *Journal of Biogeography* 32:1409–1427.
- Riddle, B. R., e D. J. Hafner. 1999. Species as units of analysis in ecology and biogeography: time to take the blinders off. *Global Ecology & Biogeography* 8:433.
- Rieppel, O. 1980. The trigeminal jaw adductor musculature of *Tupinambis*, with comments on the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertilia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 69:1-29.
- Rizzini, C. T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia* 25:1–64.
- Rizzini, C. T. 1979. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Rocha, C. F. D., A. F. B. Araujo, D. Vrcibradic, e E. M. M. da Costa. 2000. New *Cnemidophorus* (Squamata; Teiidae) from coastal Rio de Janeiro State, southeastern Brazil. *Copeia*:501-509.
- Rocha, C. F. D., H. G. Bergallo, e D. Peccinini-Seale. 1997. Evidence of an unisexual population of the Brazilian whiptail lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with description of a new species. *Herpetologica* 53:374-382.
- Romero, E. J. 1993. South American paleofloras. Pages 62-85 in P. Goldblatt, editor. *Biological Relationships Between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven and London.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46:195-203.

- Saint, K. M., C. C. Austin, S. C. Donnellan, e M. N. Hutchinson. 1998. C-mos, a nuclear marker useful for squamate phylogenetic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10:259-263.
- Sanders, K. L., A. Malhotra, e R. S. Thorpe. 2004. Ecological diversification in a group of Indomalayan pitvipers (*Trimeresurus*): convergence in taxonomically important traits has implications for species identification. *Journal of Evolutionary Biology* 17:721-731.
- Savage, J. M. 1966. The origins an history of the Central America herpetofauna. *Copeia* 1966:719-766.
- Savage, J. M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:464-547.
- Silva, J. M. C. 1995. Birds of the Cerrado region, South America. *Steenstrupia* 21:69-92.
- Sites, J. W., Jr., D. M. Peccinini-Seale, C. Moritz, J. W. Wright, e W. M. Brown. 1990. The Evolutionary History of Parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria, Teiidae). 1. Evidence for A Hybrid Origin. *Evolution* 44:906-921.
- Soltis, P. S., A. Matthew, e A. Gitzendanner. 1999. Molecular systematic and conservation of rare species. *Conservation Biology* 13:471-483.
- Soulé, M., e W. C. Kerfoot. 1972. On the climatic determination of scale size in a lizard. *Systematic Zoology* 21:97-105.
- Stahnke, L. F., G. E. F. da Silva, R. S. Reguly, e I. F. Machado. 2006. Novo registro de *Cnemidophorus vacariensis* para o Estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Sauria, Teiidae). *Biociências* 14:91-92.
- Sulimski, A. 1972. *Adamisaurus magnidentatas* N. Gen. N. sp. (Sauria) from the upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 27:33-40.

- Sulimski, A. 1978. Results of the Polish-Mongolian Palaeontologica Expeditions. Part VIII. New data on the genus *Adamisaurus sulimski*, 1972 (Sauria) from the upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 38:43-56.
- Swofford, D. L. 1999. PAUP\*: phylogenetic analysis using parcimony (\*and other methods). Sinauer, Sunderland, MA.
- Sylwan, C. A. 2001. Geology of the Golfo San Jorge Basin, Argentina. *Journal of Iberian Geology* 27:123-157.
- Tabei, Y., K. Tsuda, T. Kin, e K. Asai. 2006. SCARNA: fast and accurate structural alignment of RNA sequences by matching fixedlength stem fragments. *Bioinformatics* 22:1723-1729.
- Tadesco, M. E., e J. M. Cei. 1997. Osteological research on the genus *Kentropyx* from Argentina and revalidation of the specific status for *Kentropyx lagartija* (Gallardo, 1962) (Squamata: Teiidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali - Torino* 15:231-240.
- Tamura, K., e M. Nei. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10:512-526.
- Teixeira, R. D. 2003. Análise filogenética da família Teiidae (Squamata, Reptilia), a ultra-estrutura de espermatozóide e a sua utilidade filogenética. PhD Thesis. Unicamp, Campinas.
- Thompson, J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin, e D. G. Higgins. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 24:4876-4882.
- Thorne, J. L., e H. Kishino. 2002. Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. *Systematic Biology* 51:689-702.

- Thorne, J. L., H. Kishino, e I. S. Painter. 1998. Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution. *Molecular Biology and Evolution* 15:1647-1657.
- Tio Vallejo, M., e M. E. Miranda. 1984. Presencia en la Argentina de *Cnemidophorus ocellifer* (Sauria, Teiidae). *Physis* 42:81-82.
- Van der Hammen, T. 1983. The palaeoecology and palaeogeography of savannas. Pages 19-35 in F. Bourlière, editor. *Tropical Savannas*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Vanzolini, P. E., e W. R. Heyer. 1985. The American herpetofauna and the interchange. Pages 475-487 in F. G. Stehli e S. D. Webb, editors. *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York.
- Vanzolini, P. E., C. Ramos, e L. J. Vitt. 1980. Répteis das caatingas. Academia Brasileira Ciências, Rio de Janeiro. Brasil.
- Vanzolini, P. E., e J. Valencia. 1965. The genus *Dracaena*, with a brief consideration of macroteiid relationships (Sauria, Teiidae). *Arquivos de Zoologia de São Paulo* 13:7-46.
- Veronese, L. B., e L. Krause. 1997. Esqueleto pré-sacral e sacral dos lagartos teiideos (Squamata, Teiidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 14:15-34.
- Vitt, L. J., e J. P. Caldwell. 1993. Ecological Observations on Cerrado Lizards in Rondonia, Brazil. *Journal of Herpetology* 27:46-52.
- Vyas, D. K., C. Moritz, D. PeccininiSeale, J. W. Wright, e W. M. Brown. 1990. The Evolutionary History of Parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria, Teiidae). 2. Maternal Origin and Age Inferred from Mitochondrial-Dna Analyses. *Evolution* 44:922-932.
- Wanntorp, H. E., D. R. Brooks, T. Nilsson, S. Nylin, F. Ronquist, S. C. Stearns, e N. Wedell. 1990. Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* 57:119-132.

- Webb, S. D. 1995. Biological implications of the Middle Miocene Amazon seaway. *Science* 269:361–362.
- Werneck, F. P., L. G. Giugliano, R. G. Collevatti, e G. R. Colli. 2009. Phylogeny, biogeography and evolution of clutch size in South American lizards of the genus *Kentropyx* (Squamata: Teiidae). *Molecular Ecology* 18:262–278.
- Wesselingh, F. P., e J. A. Salo. 2006. A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica* 133:439-458.
- Westaway, R. 2006. Late Cenozoic sedimentary sequences in Acre state, southwestern Amazonia: fluvial or tidal? Deductions from IGCP 449 fieldtrip. *Journal of South American Earth Sciences* 21:120-134.
- Wheeler, W. C., e D. S. Gladstein. 1994. MALIGN: a multiple sequence alignment program. *Journal of Heredity* 85:417-418.
- Wiens, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 44:482-500.
- Wiens, J. J. 1998. Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy? . *Systematic Biology* 47:625–640.
- Wiens, J. J. 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: problems an solutions. *Systematic Biology* 50:689-699.
- Wiens, J. J. 2003. Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem? *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:297–310.
- Wiens, J. J., e T. W. Reeder. 1995. Combining data sets with different numbers of taxa for phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 44:548–558.
- Winkler, D. A., P. A. Murry, e L. L. Jacobs. 1990. Early Cretaceous (Comanchean) vertebrates of central Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10:95-116.

- Wright, J. W., J. W. Wright, e L. J. Vitt. 1993. Evolution of the lizards of the genus *Cnemidophorus*. Pages 27-81 *Biology of Whiptail Lizards (Genus Cnemidophorus)*. The Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Yoke, M. M., M. Morando, L. J. Avila, e W. J. Sites Jr. 2006. Phylogeography and genetic structure in the *Cnemidophorus longicauda* complex (squamata, teiidae). *Herpetologica* 62:420-434.





## ANEXO I

Filogenia e datação molecular de Teiidae (artigo publicado no periódico *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 168-179, 2007)





ELSEVIER

Available online at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)

 ScienceDirect

Molecular Phylogenetics and Evolution 45 (2007) 168–179

MOLECULAR  
PHYLOGENETICS  
AND  
EVOLUTION

[www.elsevier.com/locate/ympev](http://www.elsevier.com/locate/ympev)

# Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data

Lilian Gimenes Giugliano<sup>a</sup>, Rosane Garcia Collevatti<sup>b</sup>, Guarino Rinaldi Colli<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, 70910-900 Brasília, DF, Brazil

<sup>b</sup> Programa de Pós-Graduação em Ciências Genômicas e Biotecnologia, Universidade Católica de Brasília, 70790-160 Brasília, DF, Brazil

Received 27 November 2006; revised 13 April 2007; accepted 24 May 2007

Available online 9 June 2007

## Abstract

We present a phylogenetic analysis of teiid lizards based on partitioned and combined analyses of 12S and 16S mitochondrial DNA sequences, and morphological and ultrastructural characters. There were some divergences between 12S and 16S cladograms, but phylogenetic analyses of the combined molecular data corroborated the monophyly of Tupinambinae, Teiinae, and “cnemidophorines”, with high support values. The total combined analysis (molecules + morphology) produced similar results, with well-supported Teiinae and “cnemidophorines”. We present an evolutionary scenario for the evolution of Teiidae, based on molecular dating of evolutionary events using Bayesian methods, ancestral areas analysis, the fossil record, the geographic distribution of genera, and environmental and geologic changes during the Tertiary. According to this scenario, (1) all current teiid genera, except *Aspidoscelis*, originated in isolation in South America; (2) most teiid genera originated during the Eocene, a period characterized by savanna expansion in South America; and (3) *Cnemidophorus* originated in South America, after which some populations dispersed to Central America during the Late Miocene. © 2007 Elsevier Inc. All rights reserved.

**Keywords:** Teiidae; mtDNA; Phylogeny; Molecular dating; Evolutionary scenario

## 1. Introduction

Living Teiidae (sensu Presch, 1983) comprise 10 genera: *Ameiva*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, *Callopiastes*, *Crocodylurus*, *Dicrodon*, *Dracaena*, *Kentropyx*, *Teius*, and *Tupinambis*. The group is restricted to the New World, from Argentina to northeastern United States (Krause, 1985; Pough et al., 1998). *Callopiastes*, *Crocodylurus*, *Dicrodon*, *Dracaena*, *Kentropyx*, *Teius*, and *Tupinambis* are restricted to South-America (Krause, 1985), whereas *Cnemidophorus* is also found in West Indies and *Ameiva* reaches Central and North America. *Aspidoscelis* ranges from the United States to extreme northwestern Costa Rica (Reeder et al., 2002). The name *Aspidoscelis* was recently resurrected for the North American clade of *Cnemidophorus* (sensu lato),

since mtDNA sequences, allozymes, and morphologic data indicated that *Cnemidophorus* is paraphyletic (Reeder et al., 2002), with South American species being more closely related to *Kentropyx* and *Ameiva* than to North American taxa (see also Giugliano et al., 2006; Reeder et al., 2002).

Boulenger (1885) recognized four groups of Teiidae, based on external morphological characters. Group I was characterized by the lack of frontonasals separating the anterior nasals, well-developed limbs, and medium to large body size. This group became known as macroteiids and is currently the sole member of Teiidae (sensu Presch, 1983). Boulenger's groups II, III, and IV are currently recognized as a separate family, Gymnophthalmidae (Presch, 1983), based on osteology (Presch, 1974), external morphology (Vanzolini and Valencia, 1965), karyotype (Gorman, 1970), jaw adductor musculature (Rieppel, 1980), and brain morphology (Northcutt, 1978). Although widely accepted, this division of Boulenger's Teiidae is still debated (Harris, 1985; Myers and Donnelly, 2001).

\* Corresponding author. Fax: +55 61 3307 2265.  
E-mail address: [grcolli@unb.br](mailto:grcolli@unb.br) (G.R. Colli).

The phylogenetic relationships within Teiidae are unclear. Osteological (Presch, 1974, 1983; Veronese and Krause, 1997), external morphological (Vanzolini and Valencia, 1965), and karyotype (Gorman, 1970) data support two monophyletic subfamilies: Teiinae, comprising *Ameiva*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, *Dicrodon*, *Kentropyx*, and *Teius*; and Tupinambinae, comprising *Callopistes*, *Crocodylurus*, *Dracaena*, and *Tupinambis* (Presch, 1983). An analysis of the cranial musculature of teiids (Moro and Abdala, 2000) found little support for the monophyly of Teiinae and Tupinambinae and indicated that Teiidae is monophyletic only after the inclusion of *Pantodactylus* (= *Cercosaura*, sensu Doan, 2003), a gymnophthalmid. A combined analysis of osteological, external morphological, hemipenial, and tongue and sperm ultrastructural data corroborated the monophyly of Teiinae and Tupinambinae if *Callopistes* is transferred to the former (Teixeira, 2003).

Phylogenetic relationships among teiid genera are mostly discordant in previous studies. Chromosomal (Gorman, 1970) and external morphological data (Vanzolini and Valencia, 1965) indicated that *Tupinambis* and *Dracaena* are sister groups. However, osteological data (Presch, 1974) support a close relationship between *Tupinambis* and *Crocodylurus*. In addition, a combined analysis of traditional morphological with sperm ultrastructural data favored a *Crocodylurus* and *Dracaena* grouping (Teixeira, 2003). Within Teiinae, previous works supported one monophyletic group, formed by *Ameiva*, *Cnemidophorus* (and, therefore, *Aspidoscelis*), and *Kentropyx*, the “cnemidophorines” (Reeder et al., 2002), whereas relationships among “cnemidophorines”, *Dicrodon*, and *Teius* are unclear (Gorman, 1970; Presch, 1974; Reeder et al., 2002; Teixeira, 2003; Vanzolini and Valencia, 1965).

Around 16 fossil teiid genera are known from the Cretaceous of North America (Denton and O’Neill, 1995; Estes, 1964; Nydam, 2002; Nydam and Cifelli, 2005; Winkler et al., 1990). Estes (1983) placed three of these genera in extant subfamilies, *Leptochoamops* and *Meniscognathus* in Teiinae, and *Chamops* in Tupinambinae, suggesting an old divergence between these groups. However, a phylogenetic analysis including several fossil groups concluded that these three genera form a sister group of the living subfamilies, and should be placed in another subfamily, Chamopsiinae (Denton and O’Neill, 1995). Thus, the oldest fossil of the extant subfamilies is an unnamed teiid from the Paleocene of South America (Denton and O’Neill, 1995; Estes and Báez, 1985). Cretaceous fossils of another group, Polyglyphanodontinae, are known from the Mongolian desert (Gao and Norell, 2000; Sulimski, 1972, 1978) and Romania (Folie and Codrea, 2005), indicating a larger distribution of teiids during this period. Therefore, teiids probably colonized South America close to the K-T transition (Presch, 1974). The oldest fossils of living teiid genera date from the Miocene, including South American *Tupinambis* and *Dracaena* (Estes, 1961; Estes and Báez, 1985; Krause, 1985), and the reappearance of Teiidae in North America, after a

long hiatus since the Cretaceous (Estes, 1964; Estes and Báez, 1985). Savage (1966, 1982) advanced that the separation of South and North America between the Late Cretaceous and early Paleocene split the range of the common ancestor of *Ameiva* and *Cnemidophorus*, leading to the differentiation of *Cnemidophorus* in the north and *Ameiva* in the south. The closure of the Panamanian portal during the Pliocene allowed the southward migration of *Cnemidophorus*, and the northward migration of *Ameiva* (Savage, 1966, 1982). A phylogenetic analysis of osteological data indicated that *Cnemidophorus* and *Ameiva* are sister-taxa, corroborating Savage’s proposal (Presch, 1974). In summary, previous studies suggest that living teiid genera originated between the Paleocene and the Miocene, when South America was still isolated from Central and North America (Presch, 1974).

Herein, we present a phylogenetic analysis of Teiidae based on 12S and 16S mitochondrial DNA sequences, with molecular dating by Bayesian methods (Kishino et al., 2001; Thorne and Kishino, 2002). We also conducted combined phylogenetic analyses by the addition of morphological and ultrastructural characters from Teixeira (2003). In addition, we propose a new biogeographical scenario for the evolution of Teiidae, based on ancestral areas analyses.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Samples and DNA sequencing

Eleven teiid species, representing all genera, were selected and *Cercosaura ocellata* (Gymnophthalmidae) was used as outgroup. Analyses were based on 12S and 16S mitochondrial DNA sequences previously published (GenBank—NCBI [www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?DB=pubmed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?DB=pubmed)) or obtained by us (Table 1). Whole genomic DNA was extracted from liver using DNeasy™ tissue kits (QIAGEN). A fragment of nearly 350 bp of the 12S ribosomal gene and a fragment of nearly 500 bp of the 16S gene were amplified with 12Sa, 12Sb, 16SaR, and 16Sd primers using the same PCR conditions described in Reeder (1995). PCR products were sequenced on an ABI Prism 377 automated DNA sequencer (Applied Biosystems, CA) using DYEnamic™ ET terminator cycle sequencing kit (Amersham Pharmacia Biotech, Sweden), according to manufacturer’s instructions. When possible, two individuals of the same species and from the same locality were sequenced to control sequencing contamination and other laboratory errors.

### 2.2. Sequence alignment and phylogenetic analysis

Sequences were analyzed and edited using BioEdit 5.09 (Hall, 1999). A multiple alignment, based on an optimally criterion (parsimony) of minimal cost of phylogenetic tree, was obtained with MALIGN 2.7 (Wheeler and Gladstein, 1994). Gap costs were assigned for internal gaps (2) and

Table 1  
Species, locality, collection, collection number and GenBank accession number

Species	Locality	Collection	Tag	GenBank Accession No.
<i>Ameiva ameiva</i> 1	Peru: Cuzco Amazónico	SBH	267103	12S—AY359473, 16S—AY359493
<i>Ameiva ameiva</i> 2	Peru: Cuzco Amazónico	KU	205000	12S—AY046423, 16S—AY046465
<i>Aspidoscelis gularis</i>	USA: Texas	TNHC	53222	12S—AY046433, 16S—AY046475
<i>Callopistes flavipunctatus</i>	Peru	MHNSM	Not cataloged	12S—EF029873, 16S—EF029880
<i>Callopistes maculatus</i> 1	Chile	MNHN	Not cataloged	12S—EF029874, 16S—EF029881
<i>Callopistes maculatus</i> 2	Chile	MNHN	Not cataloged	12S—EF029875, 16S—EF029882
<i>Cercosaura ocellata</i>	Brazil: Aripuanã-MT	MZUSP	MRT 977406	12S—AF420677, 16S—AF420731
<i>Cnemidophorus ocellifer</i> 1	Brazil: Barra do Garças-MT	MZUSP	MZ 78779	12S—AY218041, 16S—AY217992
<i>Cnemidophorus ocellifer</i> 2	Brazil: Barra do Garças-MT	MZUSP	MRT 946089	12S—AF420706, 16S—AF420759
<i>Crocodilurus amazonicus</i> 1	Brazil: Humaitá-AM	CHUNB	32582	12S—EF029877, 16S—EF029883
<i>Crocodilurus amazonicus</i> 2	Brazil: Humaitá-AM	CHUNB	32614	12S—EF029876, 16S—EF029884
<i>Dicrodon guttulatatum</i>	No data	SDSU	3906	12S—AY046453, 16S—AY046495
<i>Dracaena guianensis</i> 1	Brazil: Amapá-AP	CHUNB	15197	12S—EF029879, 16S—EF029886
<i>Dracaena guianensis</i> 2	Brazil: Amapá-AP	CHUNB	15199	12S—EF029878, 16S—EF029885
<i>Kentropyx altamazonica</i> 1	Peru: Loreto;	KU	205015	12S—AY046456, 16S—AY046498
<i>Kentropyx altamazonica</i> 2	Venezuela: Amazonas; Neblina Base Camp on River Mawarinuma	AMNH	R-134175	12S—AY046455, 16S—AY046497
<i>Teius teyou</i>	Argentina: Córdoba	REE	150	12S—AY046461, 16S—AY046503
<i>Tupinambis teguixin</i>	Peru: Madre de Dios	KU	205023	12S—AY046422, 16S—AY046464

SBH—Tissue collection of S. Blair Hedges, Pennsylvania State University; KU—Natural History Museum, University of Kansas; TNHC—Texas Natural History Collection of the Texas Memorial Museum, University of Texas in Austin; MHNSM—Museo de Historia Natural de San Marcos; MNHN—Museo Nacional de Historia Natural (Chile); MZUSP—Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; CHUNB—Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília; SDSU—San Diego State University; AMNH—American Museum of Natural History; REE—Private collection of Robert Espinoza; eventually to be deposited at California State University, Northridge.

leading and trailing gaps (1), but equal weight was assigned for transitions and transversions. For maximum parsimony (MP) analyses, characters were equally weighted. Phylogenetic analyses were performed independently for each gene sequence and for combined sequences, using MP with PAUP\* v.4.0b10 (Swofford, 1999) and Bayesian methods with MrBayes v.3.0b4 (Huelsenbeck and Ronquist, 2001). For MP analysis, branch-and-bound searches were used with gaps coded as a fifth state (Giribet and Wheeler, 1999). Reliability of MP results was assessed by bootstrap, with 1000 replications (Felsenstein, 1985), and Bremer support (Bremer, 1994), using MacClade 4.0 (Maddison and Maddison, 1999) and PAUP. For both 12S and 16S mitochondrial DNA sequences, the model of sequence evolution was chosen by hierarchical likelihood ratio tests (HLRTs) implemented in Modeltest 3.7 (Posada and Crandall, 1998). For the combined data (12S + 16S), each sequence had its own independent model of evolution and model parameters. As none of the models available in Modeltest 3.7 consider gaps as character states, they were excluded from sequence evolution model analyses and from Bayesian-based phylogenetic analyses. Bayesian analyses started with randomly generated trees and ran for  $2.0 \times 10^6$  generations. Tree sampling occurred at intervals of 100 generations producing 20,000 trees. We plotted the log-likelihood scores of the 20,000 trees against generation time to detect stationarity. All sample points before stationarity were considered burn-in samples that contained no useful information about parameters. For each analysis, we conducted two independent runs. The frequency of any particular clade in the majority-rule consensus tree of

the stationary stage, from the two independent runs, represented the posterior probability of that node (Huelsenbeck and Ronquist, 2001).

### 2.3. Combined analysis: DNA and morphology

A total evidence phylogeny was produced by the combination of molecular data with 163 morphologic characters assembled by Teixeira (2003). Morphological characters included sperm ultrastructure, osteology, pholidosis, and tongue and hemipenis morphology. Qualitative morphological characters (133) were not ordered in analyses, whereas quantitative characters (30) were gap coded (Thiele, 1993), using 0.5 standard deviation as cut-point, and ordered. Phylogenetic analyses of the combined data were performed as described above, except that, for Bayesian analysis, we chose different models of evolution for morphological character. For qualitative characters, we used a “standard model”, which considers equal probability for all character state changes, whereas for quantitative characters we used the “ordered model”.

### 2.4. Molecular dating

We estimated divergence times based on a Bayesian relaxed molecular clock approach, using the MULTIDIS-TRIBUTE package (Kishino et al., 2001; Thorne and Kishino, 2002; Thorne et al., 1998). This approach allows the incorporation of multiple time constraints, and takes into account both molecular and palaeontological uncertainties to estimate the variance of divergence times. Additionally,

the calibration time is a minimum estimate of divergence time between two clades and an “*a priori* expected number of time units between tip and root” is also required. Hence, divergence times depicted in the resulting chronogram may be higher than those used for calibration. In this analysis, we used the consensus topology found by Bayesian analysis of 12S and 16S mitochondrial DNA sequences. We used the fossil record to provide minimum time constraints at three points in our phylogenetic hypothesis: (1) origin of living lineages of Teiidae at 65 MYA (Estes and Báez, 1985); (2) divergence of *Tupinambis* from other Tupinambinae at 24 MYA (Estes, 1961; Estes and Báez, 1985); (3) origin of “cnemidophorines” (*Ameiva* + *Cnemidophorus* + *Kentropyx*) at 5 MYA (Estes, 1964). We used the oldest *Cnemidophorus* fossil to calibrate “cnemidophorines” because there are no derived osteological characters to distinguish among the three genera (Vanzolini and Heyer, 1985). In addition, Estes (1964) recognized that it is not possible to conclude, based on morphology, whether this fossil belongs to *Ameiva* or *Cnemidophorus*, placing the fossil in *Cnemidophorus* only due to the current absence of *Ameiva* in the region where the fossil was found.

### 2.5. Dispersal-vicariance analysis

We inferred ancestral areas based on parsimony, using DIVA 1.1 (Ronquist, 1997). This method searches for optimal ancestral areas that minimize dispersal and extinction events (Ronquist, 1997). We used in the analysis four large areas, separated by major geographic barriers (Andes and the Caribbean Sea) during the Tertiary, which played fundamental roles in the diversification of the South American herpetofauna (Colli, 2005; Vanzolini and Heyer, 1985): (1) trans-Andean South America, (2) cis-Andean South America, (3) West Indies, and (4) North and Central America.

## 3. Results

### 3.1. Molecular phylogeny

Three equally parsimonious alignments were found for 12S, with slight differences among them and only one most parsimonious alignment was found for the 16S region (TreeBase accession number 15446). Phylogenetic analyses were carried out for the three 12S region alignments and for the three possible combinations with 16S. Nevertheless, all trees presented the same topology with small differences in bootstrap indices and Bremer support (results not shown). Thus, only one 12S alignment was chosen in the following analyses (Appendix I). The likelihood ratio test implemented in Modeltest favored the TrN + I + G (Tamura–Nei model (Tamura and Nei, 1993), I, invariable sites; G, gamma distribution) model of sequence evolution for both 12S and 16S. The inferred base frequencies, the ratio of invariable sites and the gamma distribution parameter are shown in Table 2.

Table 2

Parameters of molecular substitution model found by ModelTest to 12S and 16S regions

DNA region	Base frequencies	Substitution frequency	Gamma distribution (G)	Ratio of invariable sites (I)
12S	A = 0.3694	A-C = 1.0000	1.2436	0.5199
	C = 0.2584	A-G = 4.3311		
	G = 0.1352	A-T = 1.0000		
	T = 0.2370	C-G = 1.0000		
		C-T = 8.5475		
		G-T = 1.0000		
16S	A = 0.3706	A-C = 1.0000	0.4259	0.4126
	C = 0.2663	A-G = 2.6354		
	G = 0.1422	A-T = 1.0000		
	T = 0.2209	C-G = 1.0000		
		C-T = 7.0218		
		G-T = 1.0000		

The multiple alignments for 12S generated a fragment of 349 bp with 125 informative characters. The unweighted branch-and-bound search resulted in one most parsimonious tree (Fig. 1a) with 408 steps (CI = 0.600, RI = 0.702). Three well-supported monophyletic groups were found: (1) *Callopistes* as the basal group; (2) a clade formed by *Crocodylurus*, *Tupinambis*, and *Dracaena*; (3) a clade formed by *Dicrodon*, *Teius*, *Kentropyx*, *Ameiva*, *Aspidoscelis*, and *Cnemidophorus* (Teiinae). The consensus tree obtained by Bayesian analysis under the TrN + I + G model of evolution was consistent with the MP tree, containing the same three well-supported groups but with less resolution (Fig. 1b).

For the 16S gene, a 458 bp fragment was obtained with 136 informative characters. One most parsimonious tree with 434 steps was found (CI = 0.590, RI = 0.732, Fig. 2a), with much incongruence relative to the 12S results (Fig. 1). Two well-supported groups, representing Teiinae and Tupinambinae, were obtained. In the MP analysis based on 12S, *Callopistes* formed a more basal group, but the 16S results placed the genus in a well-supported clade with *Crocodylurus*, *Tupinambis*, and *Dracaena*, corroborating the monophyly of Tupinambinae. The majority-rule consensus of Bayesian analysis under the TrN + I + G model had a similar topology (Fig. 2b), the only difference being the relationship among *Ameiva*, *Cnemidophorus*, *Aspidoscelis*, and *Kentropyx*, which were weakly supported with both methods.

MP analysis of the combined data (12S + 16S) resulted in one most parsimonious tree (Fig. 3a) with 859 steps (CI = 0.583, RI = 0.704). The MP tree corroborated the monophyly of Tupinambinae, as in the 16S analyses. The topology of this tree is consistent with the MP tree showing the same two well-supported groups. The Bayesian analyses resulted in a similar topology (Fig. 3b). The only difference concerns the relationship among *Tupinambis*, *Crocodylurus*, and *Dracaena*, which were poorly resolved in both methods. As the Bayesian-based phylogeny did not consider gaps as character states, we performed a

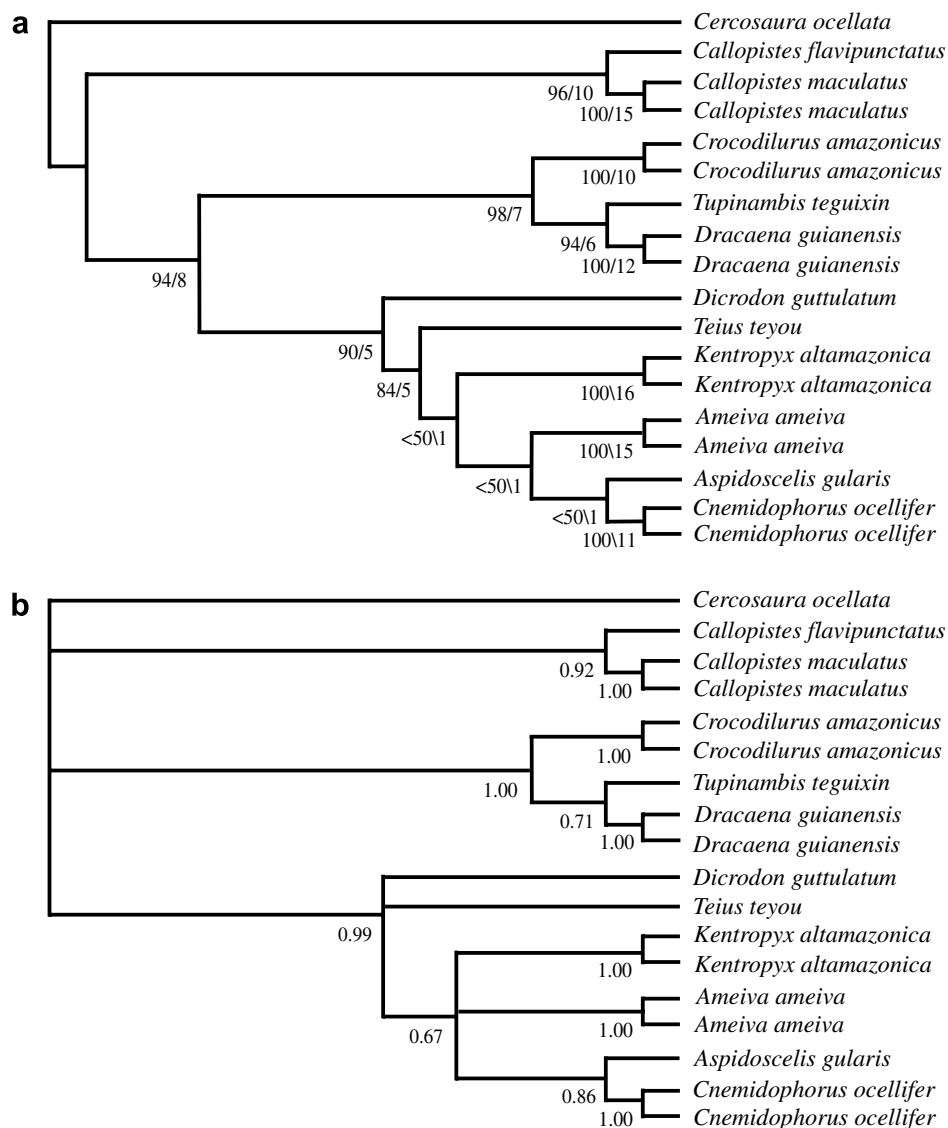


Fig. 1. Teiid phylogeny inferred from 12S sequences. (a) Most parsimonious tree, with bootstrap and Bremer support values, respectively. (b) Tree inferred by Bayesian analysis using the TrN + I + G model, with posterior probability values.

parsimony-based analysis excluding gaps. The results were fully congruent with the parsimony-based analysis considering gaps (results not shown).

### 3.2. Total evidence: DNA and morphology

The combined data included 807 molecular and 163 morphological characters, with 332 informative characters. The MP analysis produced a single most parsimonious tree with 1162 steps (CI = 0.633, RI = 0.475, Fig. 4a), whereas the Bayesian analysis produced pretty much the same topology (Fig. 4b). Both the MP and the Bayesian trees presented two major clades, corresponding to Teiinae (strongly supported) and Tupinambinae (weakly supported). The only incongruence between the MP and the Bayesian trees regarded the relationships within a group containing *Crocodilurus*, *Dracaena*, and *Tupinambis*, even though its monophyly was strongly supported (Fig. 4).

### 3.3. Molecular dating

The molecular dating analysis indicated (1) an early divergence of *Callopiastes* during the Paleocene; (2) the divergence of most living genera, including *Dicrodon*, *Kentropyx*, *Ameiva*, *Tupinambis*, *Crocodilurus*, and *Dracaena*, during the Eocene/Oligocene; (3) an early divergence of the two species of *Callopiastes* during Oligocene; (4) the divergence of the clade *Cnemidophorus* + *Aspidoscelis* at the late Oligocene; and (5) the divergence of *Cnemidophorus* and *Aspidoscelis* at the Miocene (Fig. 5).

### 3.4. Dispersal-vicariance analysis

Two equally most parsimonious reconstructions, with six ingroup dispersals, were implied by Diva (Fig. 6). The only difference between the two scenarios is the area of the common ancestor of *Cnemidophorus* and *Aspidoscelis*.

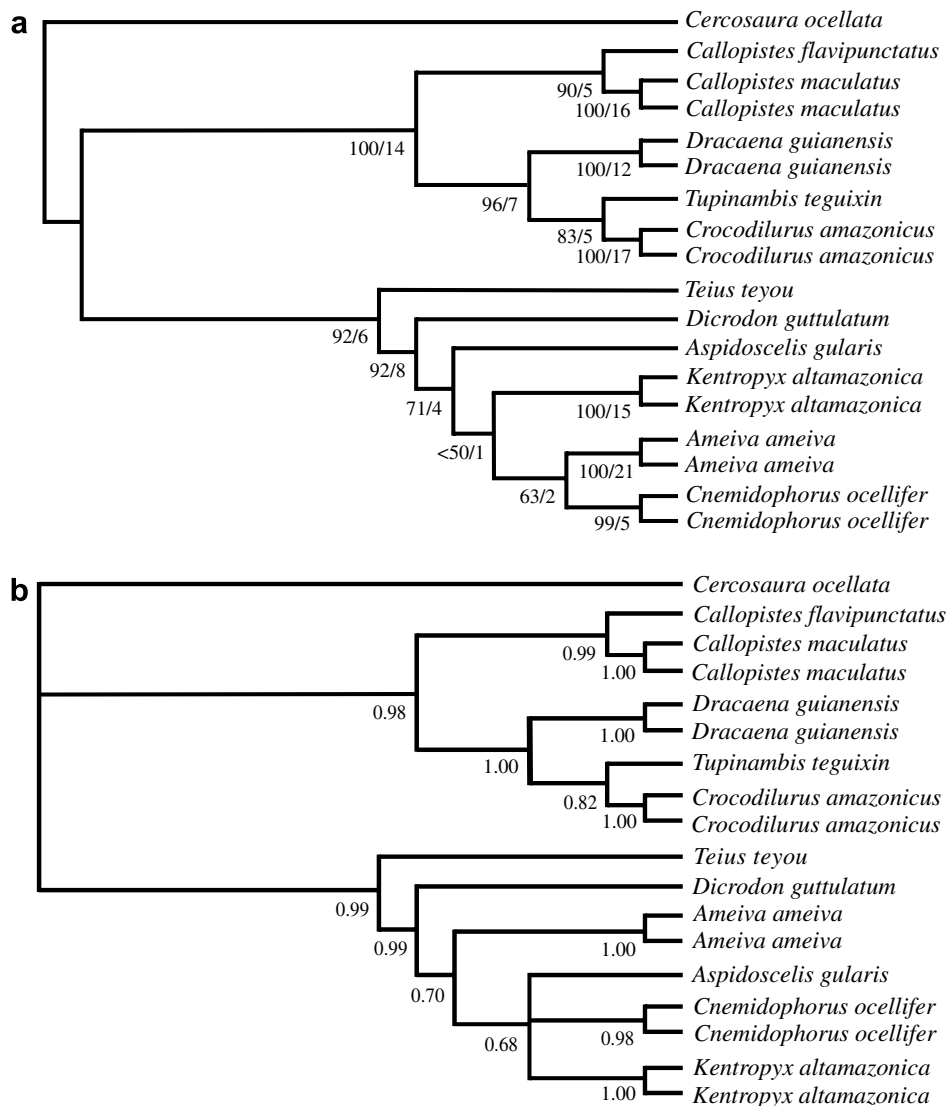


Fig. 2. Teiid phylogeny inferred from 16S sequences. (a) Most parsimonious tree, with bootstrap and Bremer support values, respectively. (b) Tree inferred by Bayesian analysis using the TrN + I + G model, with posterior probability values.

In the first reconstruction (Fig. 6a), this ancestral area includes North and Central America and cis-Andean South America, whereas in the second reconstruction this ancestral area also includes the West Indies (Fig. 6b). In both scenarios, cis-Andean South America is the ancestral area of *Aspidoscelis* + *Cnemidophorus* and the “cnemidophorines” (Fig. 6). Both reconstructions also indicate that *Callopiestes* and *Dicrodon* (trans-Andean genera) originated by vicariance.

#### 4. Discussion

##### 4.1. Phylogenetic relationships among teiids

The total evidence phylogeny, based on morphological and molecular data, supported the monophyly of Teiinae, in both the MP or Bayesian analyses (Fig. 4). Conversely, Tupinambinae was weakly supported and incongruent with

the 12S analysis. This incongruence and low support apparently resulted from the different placements of *Callopiestes* in analyses based on 12S, 16S, and morphology (Teixeira, 2003) (Figs. 1 and 2). *Dracaena*, *Tupinambis*, and *Crocodylurus* formed a well-supported monophyletic group in all analyses.

The monophyly of Tupinambinae and Teiinae was supported by the combined 12S and 16S data (Fig. 3) and the combined morphological and molecular data (Fig. 5), with Teiinae presenting high branch support in all analyses. These results are in agreement with many previous studies (Gorman, 1970; Presch, 1974, 1983; Rieppel, 1980; Vanzolini and Valencia, 1965; Veronese and Krause, 1997). The phylogenetic tree obtained by Teixeira (2003), based on morphological data, differed from the results of our total evidence analysis using Bayesian methods only in the position of *Callopiestes* (Fig. 5b). Teixeira (2003) concluded that *Callopiestes* is closely related to Teiinae and should be



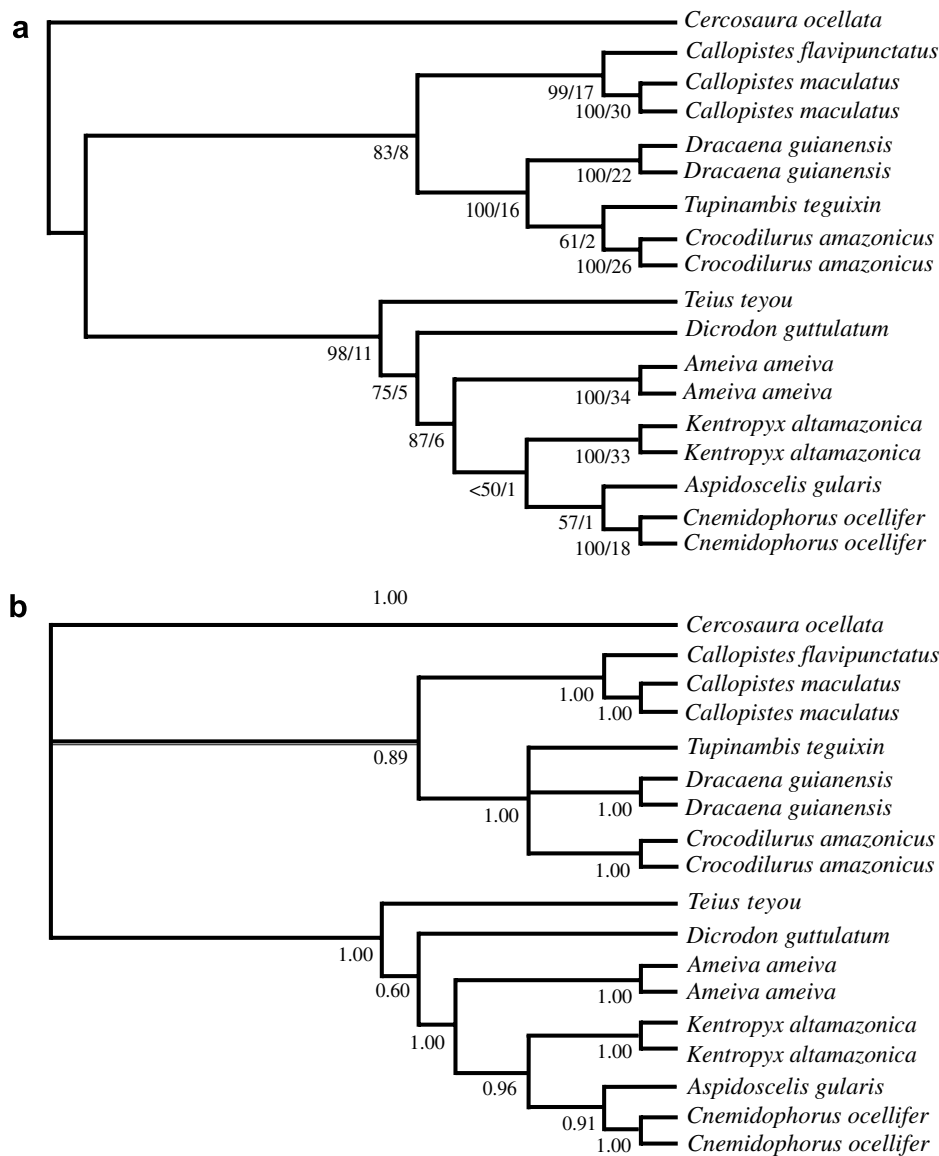


Fig. 3. Teiid phylogeny inferred from combined 12S and 16S sequences. (a) Most parsimonious tree, with bootstrap and Bremer support values, respectively. (b) Tree inferred by Bayesian analysis using the TrN + I + G model, with posterior probability values.

reallocated. However, the placement of the *Callopistes* in her analysis was weakly supported, with a bootstrap value of 61%. Our results do not support this reallocation.

Within Tupinambinae, both the combined 12S + 16S, and the combined morphological and molecular analyses based on MP (Figs. 3, 4a) indicated the configuration (*Callopistes* (*Dracaena* (*Tupinambis*, *Crocodilurus*))). However, the combined 12S + 16S Bayesian analysis resulted in a polytomy (Fig. 3b), whereas the total evidence Bayesian analysis indicated a closer relationship between *Crocodilurus* and *Dracaena* (Fig. 4b). Our results support a sister position of *Callopistes* to other genera within Tupinambinae, in agreement with Presch (1974). Nevertheless, the relationships among *Dracaena*, *Tupinambis*, and *Crocodilurus* could not be satisfactorily resolved. The close relationship between *Crocodilurus* and *Dracaena* supported by the

morphological data can possibly be due to convergence, since two character states that support this clade are related to their semi-aquatic life-style (Mesquita et al., 2006): presence of laterally compressed tail and dorsal tail cristae (Teixeira, 2003). The addition of more data, either molecular or morphological, should assist in resolving the relationships among *Crocodilurus*, *Dracaena*, and *Tupinambis*.

Within Teiinae, the combined 12S + 16S data (Fig. 3) and the total evidence data set (Fig. 5) resulted in the following configuration (*Teius* (*Dicrodon* (*Ameiva* (*Kentropyx* (*Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*))))), corroborating the close relationship among *Ameiva*, *Kentropyx*, and *Cnemidophorus* (including *Aspidoscelis*), suggested in previous works (Gorman, 1970; Presch, 1974, 1983; Teixeira, 2003; Vanzolini and Valencia, 1965). It should be noted that *Ameiva* and *Cnemidophorus* are probably paraphyletic (Giugliano

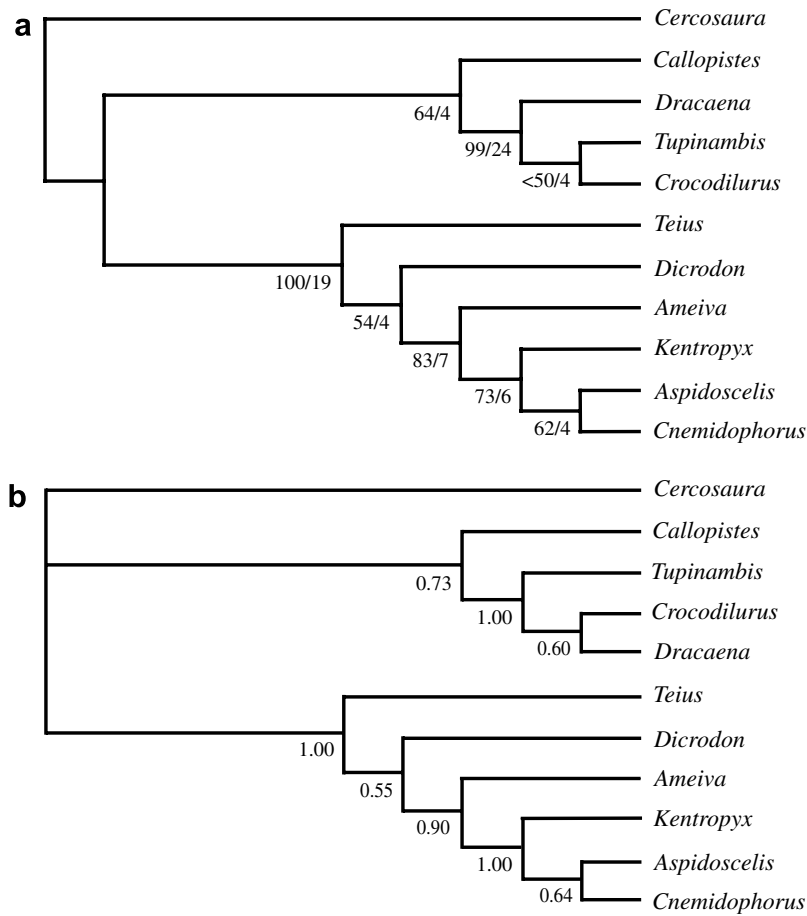


Fig. 4. Teiid phylogeny inferred from combined molecular (12S + 16S) and morphological data. (a) Most parsimonious tree, with bootstrap and Bremer support values, respectively. (b) Tree inferred by Bayesian analysis using the TrN + I + G model, with posterior probability values.

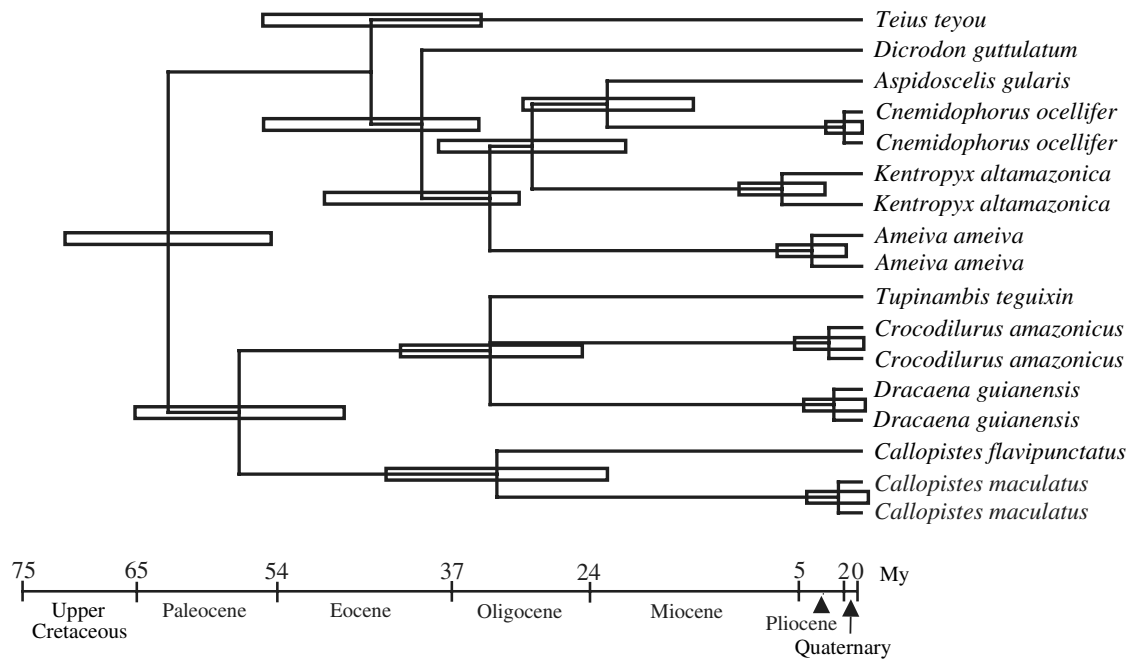


Fig. 5. Cronogram of teiid evolution based on the combined molecular data (12S + 16S), with divergence times estimated from a Bayesian relaxed molecular clock approach. Boxes indicate mean divergence time ± one standard deviation.

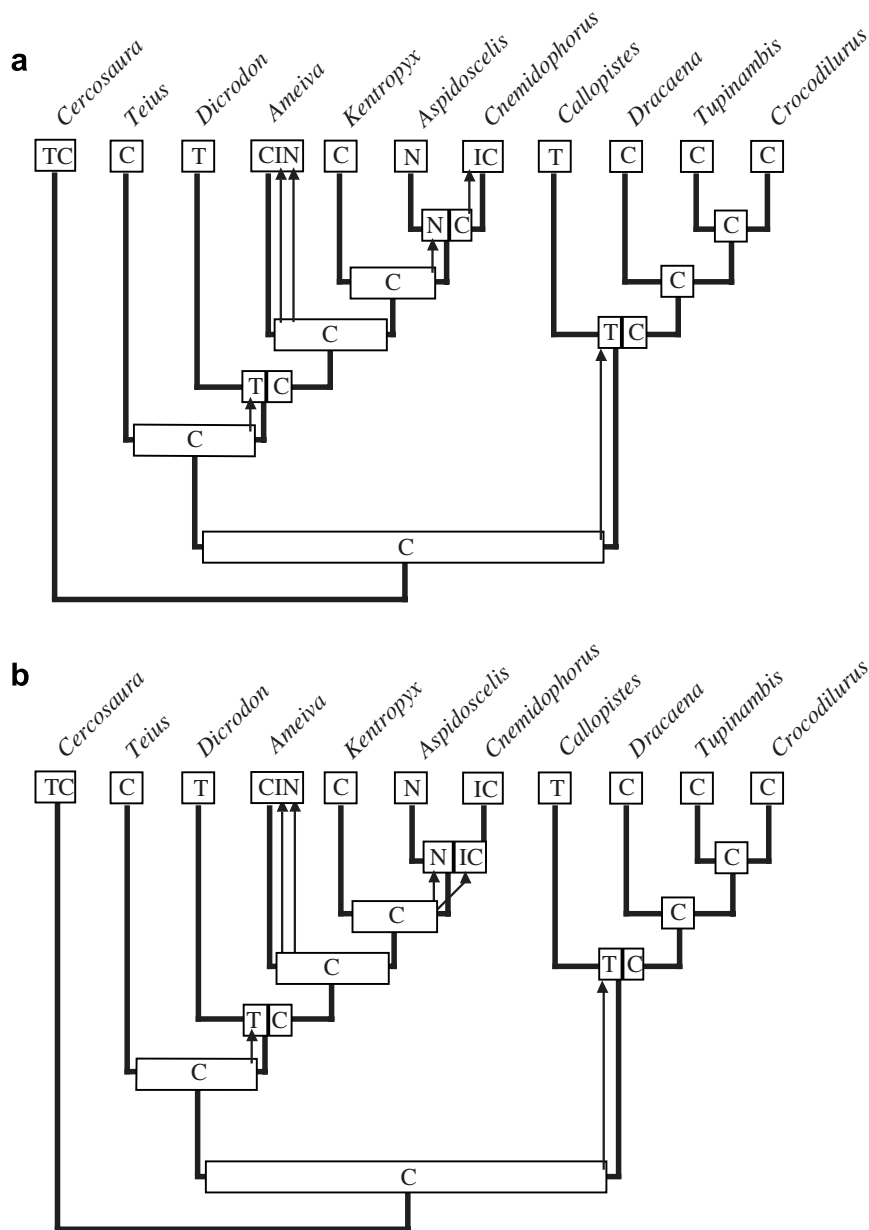


Fig. 6. Four major geographic areas used in the dispersal-vicariance analysis and reconstructed ancestral distributions for each node on the two most parsimonious solution obtained (a and b), based on the total evidence (molecules + morphology) analysis of teiids. Arrows indicate dispersals and vertical bars indicate vicariance events. C: cis-Andean South America, I: West Indies, N: Central and North America, T: trans-Andean South America.

et al., 2006; Reeder et al., 2002) and, therefore, differences in phylogenetic relationship among different studies can be influenced by the choice of taxa.

#### 4.2. Evolution of teiids

Based on our molecular dating (Fig. 4), the dispersal-vicariance analysis (Fig. 6), the fossil record (Estes and Báez, 1985; Gao and Fox, 1996; Krause, 1985), the distribution of living genera (Krause, 1985), and environmental and geological changes during the Tertiary (Colli, 2005; Iturralde-Vinent and MacPhee, 1999; Ortiz-Jaureguizar and Cladera, 2006), we propose the following scenario

for the evolution of Teiidae. The oldest teiid fossil dates back to the early Cretaceous of North America (Nydam, 2002; Winkler et al., 1990), whereas the oldest fossil representing living lineages is from the Paleocene of South America (Albino, 1996; Denton and O'Neill, 1995; Estes and Báez, 1985). This suggests a southward dispersal of the group during the late Cretaceous (Denton and O'Neill, 1995; Nydam, 2002; Presch, 1974), probably through the Cretaceous Volcanic Arc, which briefly connected North and South America during the late Campanian and early Maastrichtian (Iturralde-Vinent and MacPhee, 1999).

Our molecular dating indicates an early origin of *Callopiastes* during the Paleocene, which presumably is associated

with the incongruence between our results (12S in relation to the others sets) and those of Teixeira (2003) in the placement of this genus. Our dispersal-vicariance analysis also indicates that *Callopietes* diverged by vicariance, because the ancestral area of Tupinambinae includes trans- and cis-Andean South America, whereas *Callopietes* is restricted to trans-Andean South America (Fig. 6). This vicariance event may be related with the “Salamancan Sea”, a Paleocene marine transgression that covered a great portion of South America, from Patagonia to Bolivia and Peru, isolating the southwestern and northeastern parts of the continent (Ortiz-Jaureguizar and Cladera, 2006; Sylwan, 2001).

According to our analyses, most living genera of Teiidae originated during the Eocene/Oligocene (Fig. 5), epochs characterized by a global cooling and desiccation of the climate, with the expansion of savanna formations in South America (Ortiz-Jaureguizar and Cladera, 2006; Romero, 1993). The divergence between the two species of *Callopietes* (*C. maculatus* from Chile and *C. flavipunctatus* from Peru) occurred in the Oligocene. During this epoch, the present configuration of the Andes of central Chile began to develop and a new marine transgression (“Patagonian Sea”) occurred in the same region covered by the “Salamancan Sea” (Ortiz-Jaureguizar and Cladera, 2006). This old divergence may explain the large morphological differences between the two species.

Our molecular dating (Fig. 4) indicates that *Cnemidophorus* and *Aspidoscelis* diverged during the Miocene. However, since *Cnemidophorus* is paraphyletic, these results should be interpreted with caution. Previous studies suggest that the common ancestor of *Ameiva* and *Cnemidophorus* became isolated during the Cenozoic due to the separation between North and South America, with *Ameiva* originating in the south and *Cnemidophorus* in the north (Presch, 1974; Savage, 1966, 1982). This proposal was mainly based on (1) the distribution of living genera, which lead to the assumption that the center of origin of *Cnemidophorus* is North or Central America (Savage, 1966, 1982), (2) phylogenetic analyses where *Ameiva* and *Cnemidophorus* appear as sister groups (Presch, 1974), and (3) the presence of fossil *Cnemidophorus* in Miocene–Pliocene deposits of North America (Estes, 1964). This proposal implies that the ancestor of *Cnemidophorus* and *Aspidoscelis* migrated to North America during the Late Cretaceous (Presch, 1974), differentiated, and returned to South America after the re-establishment of the Panamanian Isthmus (Presch, 1974; Savage, 1966). However, our evolutionary scenario indicates (1) a much later origin of *Cnemidophorus* + *Aspidoscelis*, after the separation of North and South America (Fig. 5); (2) a divergence between *Cnemidophorus* and *Aspidoscelis* before the reconnection of the Panamanian Isthmus, during the Pliocene (Fig. 5); (3) that the sister group of *Cnemidophorus* + *Aspidoscelis* is *Kentropyx* (strict South-American group), and not *Ameiva* (Figs. 3 and 4); and (4) that the ancestral area of the lineage *Cnemidophorus* + *Aspidoscelis* is restricted to South America (Fig. 6).

Thus, our results indicate a South American origin of *Cnemidophorus* + *Aspidoscelis*, after which some lineage (possibly close to *C. longicaudus*) migrated to North America during the early Miocene. The presence of a Miocene–Pliocene fossil of *Cnemidophorus* (or *Aspidoscelis*) from Nebraska (USA) (Estes, 1964) agrees with this assertive. It should be stressed that this single specimen was lost and its classification was solely based on an illustration and previous notes (Estes, 1964). Except for this single specimen, there are no other fossils of Teiidae from the Tertiary of North America.

The assumption of a *Cnemidophorus* + *Aspidoscelis* center of origin in North America is flawed, because it exclusively relies on the large number of species currently living in this region, ignoring the phylogenetic relationship of the group (Bremer, 1992; Humphries and Parenti, 1999; Ronquist, 1997). Given that *Cnemidophorus* and *Ameiva* are paraphyletic (Giugliano et al., 2006; Reeder et al., 2002), further work on the phylogenetic relationship among “cnemidophorines” is necessary to clarify the evolution and historical biogeography of the group.

Therefore, the published evidence and our results (Figs. 5 and 6) indicate an early dispersal of the ancestor of *Aspidoscelis* to North America, before the reconnection of the Panamanian Isthmus. This could have been accomplished by two means: island hopping or over water dispersal. GAARlandia, a structure formed by the Greater Antilles and the Aves Ridge, which connected to South America during the Eocene–Oligocene transition (Iturralde-Vinent and MacPhee, 1999), could have facilitated the northward dispersal of South American elements. However, our analyses indicate an early Miocene divergence of *Aspidoscelis*, after the subsidence of GAARlandia. Hedges (1996) suggested that most nonvolant vertebrate fauna arrived in the West Indies by over water dispersal from South America, based on molecular estimates of divergence times between island taxa and their mainland counterparts. In addition, the divergence between *Ameiva ameiva* and its island congeners was estimated around 27 MYA, after the subsidence of GAARlandia, thus favoring the hypothesis of over water dispersal (Hower and Hedges, 2003).

Our results showed that Tupinambinae and Teiinae are monophyletic, in agreement with Presch (1983); and that *Callopietes* was the first living tupinambine to diverge, probably during the Paleocene. Additionally, within Teiinae, “cnemidophorines” are monophyletic, in agreement with most previous studies (Gorman, 1970; Presch, 1974, 1983; Teixeira, 2003; Vanzolini and Valencia, 1965) and *Teius* was the first member to diverge. Molecular dating and biogeography analysis indicate that all living genera, except *Aspidoscelis*, originated in isolation in South America and most living genera diversified during the Eocene, coinciding with the expansion of savannas in South America. *Cnemidophorus* may have originated in South America, and some of its populations (ancestor of *Aspidoscelis*) may have migrated northward between the Oligocene and Miocene.

## Acknowledgment

We thank Elías Ponce Mejía and Omar Pesantes, from Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos (Lima, Peru), and Herman Nuñez, from Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile), for access to specimens and tissues of *Callopietes* and *Dicrodon*. We also thank Tiffany Doan and an anonymous referee for insightful comments and criticisms on an early version of the manuscript. Comments that significantly improved this manuscript. Specimens and tissues of *Crocodylurus* and *Dracaena* were obtained under Licença para Captura/Coleta/Transporte 031/02-RAN-IBAMA. This work was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq, through a graduate fellowship to L.G.G. and a research fellowship (#302343/88-1) to G.R.C.

## References

- Albino, A.M., 1996. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). *Münchner Geowiss. Abh. (A)* 30, 185–202.
- Boulenger, G.A., 1885. Catalogue of the Lizards in the British Museum (Natural History). British Museum of Natural History, London.
- Bremer, K., 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Syst. Biol.* 41, 436–445.
- Bremer, K., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10, 295–304.
- Colli, G.R., 2005. As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado. In: Souza-Silva, J.C., Felfili, J.M. (Eds.), *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, pp. 247–264.
- Denton Jr., R.K., O'Neill, R.C., 1995. *Prototeius stageri*, gen. et sp. nov., a new teiid lizard from the Upper Cretaceous Marshalltown Formation of New Jersey, with a preliminary phylogenetic revision of the Teiidae. *J. Vertebr. Paleontol.* 15, 235–253.
- Doan, T.M., 2003. A new phylogenetic classification for the gymnophthalmid genera *Cercosaura*, *Pantodactylus*, and *Prionodactylus* (Reptilia: Squamata). *Zool. J. Linn. Soc.-Lond.* 137, 101–115.
- Estes, R., 1961. Miocene lizards from Colombia, South America. *Breviora* 143, 1–11.
- Estes, R., 1964. Fossil vertebrates from the late Cretaceous Lance Formation Eastern Wyoming. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 49, 1–180.
- Estes, R., 1983. *Sauria Terrestria, Amphisbaenia*. Gustav Fischer, Stuttgart and New York.
- Estes, R., Báez, A., 1985. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: evidence for interchange?. In: Stehli F.G., Webb, S.D. (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, pp. 139–197.
- Felsenstein, J., 1985. Confidence limits on phylogenies—an approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783–791.
- Folie, A., Codrea, V., 2005. New lissamphibians and squamates from the Maastrichtian of Hațeg Basin, Romania. *Acta Palaeontol. Pol.* 50, 57–71.
- Gao, K., Fox, R.C., 1996. Taxonomy and evolution of Late Cretaceous lizards (Reptilia: Squamata) from western Canada. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 33, 1–107.
- Gao, K., Norell, M.A., 2000. Taxonomic composition and systematics of late Cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi Desert. *B. Am. Mus. Nat. Hist.* 249, 1–118.
- Giribet, G., Wheeler, W.C., 1999. On Gaps. *Mol. Phylogenet. Evol.* 13, 132–143.
- Giugliano, L.G., Contel, E.P.B., Colli, G.R., 2006. Genetic variability and phylogenetic relationship of *Cnemidophorus parecis* (Squamata, Teiidae) from Cerrado isolates in southwestern Amazonia. *Biochem. Syst. Ecol.* 34, 383–391.
- Gorman, G.C., 1970. Chromosome and the systematics of the family Teiidae. *Copeia* 1970, 230–245.
- Hall, T.A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids Symp. Ser.* 41, 95–98.
- Harris, D.M., 1985. Infralingual plicae: support for Boulenger's Teiidae (Sauria). *Copeia* 1985, 560–565.
- Hower, L.M., Hedges, S.B., 2003. Molecular phylogeny and biogeography of West Indian teiid lizards of the genus *Ameiva*. *Caribb. J. Sci.* 39, 298–306.
- Huelsenbeck, J.P., Ronquist, F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17, 754–755.
- Humphries, C.J., Parenti, L.R., 1999. *Cladistic Biogeography*, second ed. Oxford University Press, Oxford.
- Iturralde-Vinent, M.A., MacPhee, R.D.E., 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *B. Am. Mus. Nat. Hist.* 238, 1–95.
- Kishino, H., Thorne, J.L., Bruno, W.J., 2001. Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. *Mol. Biol. Evol.* 18, 352–361.
- Krause, L., 1985. Fossil record of the family Teiidae. Notes on paleobiogeography, current distribution, and habits of the macroteiids. (Sauria, Scincomorpha, Teiidae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 20, 175–188.
- Maddison, W., Maddison, D.R., 1999. *MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Mesquita, D.O., Colli, G.R., Costa, G.C., França, F.G.R., Garda, A.A., Péres Jr., A.K., 2006. At the water's edge: the ecology of semi-aquatic teiids in Brazilian Amazon. *J. Herpetol.* 40, 221–229.
- Moro, S., Abdala, V., 2000. Cladistic analysis of Teiidae (Squamata) based on myological characters. *Russ. J. Herpetol.* 7, 87–102.
- Myers, C.W., Donnelly, M.A., 2001. Herpetofauna of the Yutage-Corocoro massif, Venezuela: second report from the Robert G. Goelt American Museum-Terramar expedition to the northwestern tepuis. *B. Am. Mus. Nat. Hist.* 261, 1–85.
- Northcutt, R.G., 1978. Forebrain and midbrain organization in lizards and its phylogenetic significance. In: Greenberg, N., MacLean, P.D. (Eds.), *Behavior and Neurology of Lizards*. National Institute of Mental Health, Rockville, MD, pp. 11–64.
- Nydam, R.L., 2002. Lizards of the Mussentuchit local fauna (Albian-Cenomanian boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of North America. *J. Vertebr. Paleontol.* 22, 645–660.
- Nydam, R.L., Cifelli, R.L., 2005. New data on the dentition of the scincomorph lizard *Polyglyphodon sternbergi*. *Acta Palaeontol. Pol.* 50, 73–78.
- Ortiz-Jaureguizar, E., Cladera, G.A., 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *J. Arid Environ.* 66, 498–532.
- Posada, D., Crandall, K.A., 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14, 817–818.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H., Wells, K.D., 1998. *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey.
- Presch Jr., W.F., 1974. Evolutionary relationships and biogeography of the macroteiid lizards (family Teiidae, subfamily Teiinae). *Bull. Soc. Calif. Acad. Sci.* 73, 23–32.
- Presch Jr., W.F., 1983. The lizard family Teiidae: is it a monophyletic group? *Zool. J. Linn. Soc.-Lond.* 77, 189–197.
- Reeder, T.W., 1995. Phylogenetic relationships among phrynosomatid lizards as inferred from mitochondrial ribosomal DNA sequences: substitutional bias and informational contents of transitions relative to transversions. *Mol. Phylogenet. Evol.* 4, 203–222.
- Reeder, T.W., Cole, C.J., Dessauer, H.C., 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *Am. Mus. Novit.* 3365, 1–61.

- Rieppel, O., 1980. The trigeminal jaw adductor musculature of *Tupinambis*, with comments on the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertilia). *Zool. J. Linn. Soc.-Lond.* 69, 1–29.
- Romero, E.J., 1993. South American paleofloras. In: Goldblatt, P. (Ed.), *Biological Relationships Between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven and London, pp. 62–85.
- Ronquist, F., 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.* 46, 195–203.
- Savage, J.M., 1966. The origins and history of the Central America herpetofauna. *Copeia* 1966, 719–766.
- Savage, J.M., 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69, 464–547.
- Sulimski, A., 1972. *Adamisaurus magnidentatus* N. Gen. N. sp. (Sauria) from the upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontol. Pol.* 27, 33–40.
- Sulimski, A., 1978. Results of the Polish-Mongolian Palaeontologica Expeditions. Part VIII. New data on the genus *Adamisaurus sulimski*, 1972 (Sauria) from the upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontol. Pol.* 38, 43–56.
- Swofford, D.L., 1999. PAUP\*: Phylogenetic Analysis using Parsimony (\* and other methods), version 4.0b1. Sinauer, Sunderland, MA.
- Sylwan, C.A., 2001. Geology of the Golfo San Jorge Basin, Argentina. *J. Iberian Geol.* 27, 123–157.
- Tamura, K., Nei, M., 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.* 10, 512–526.
- Teixeira, R.D., 2003. Análise Filogenética da Família Teiidae (Squamata, Reptilia), a Ultra-estrutura de Espermatozóide e a sua Utilidade Filogenética. Unpublished Doctorate Dissertation. Departamento de Biologia Celular, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Thiele, K., 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* 9, 275–304.
- Thorne, J.L., Kishino, H., 2002. Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. *Syst. Biol.* 51, 689–702.
- Thorne, J.L., Kishino, H., Painter, I.S., 1998. Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution. *Mol. Biol. Evol.* 15, 1647–1657.
- Vanzolini, P.E., Heyer, W.R., 1985. The American herpetofauna and the interchange. In: Stehli, F.G., Webb, S.D. (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, pp. 475–487.
- Vanzolini, P.E., Valencia, J., 1965. The genus *Dracaena*, with a brief consideration of macroteiid relationships (Sauria, Teiidae). *Arq. Zool. S. Paulo* 13, 7–46.
- Veronese, L.B., Krause, L., 1997. Esqueleto pré-sacral e sacral dos lagartos teiídeos (Squamata, Teiidae). *Rev. Bras. Zool.* 14, 15–34.
- Wheeler, W.C., Gladstein, D.S., 1994. MALIGN: a multiple sequence alignment program. *J. Hered.* 85, 417–418.
- Winkler, D.A., Murry, P.A., Jacobs, L.L., 1990. Early Cretaceous (Comanchean) vertebrates of central Texas. *J. Vertebr. Paleontol.* 10, 95–116.

## ANEXO II

Filogenia e biogeografia de *Kentropyx* (artigo publicado no periódico *Molecular Ecology* 18: 262-278, 2009)





# Phylogeny, biogeography and evolution of clutch size in South American lizards of the genus *Kentropyx* (Squamata: Teiidae)

FERNANDA DE P. WERNECK,\* LILIAN G. GIUGLIANO,† ROSANE G. COLLEVATTI‡ and GUARINO R. COLLI\*

\*Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, 70910-900, Brasília, DF, Brazil, †Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília, 70910-900, Brasília, DF, Brazil, ‡Programa de Pós-Graduação em Ciências Genômicas e Biotecnologia, Universidade Católica de Brasília, 70790-160, Brasília, DF, Brazil

## Abstract

The lizard genus *Kentropyx* (Squamata: Teiidae) comprises nine species, which have been placed in three species groups (*calcarata* group, associated to forests ecosystems; *paulensis* and *striata* groups, associated to open ecosystems). We reconstructed phylogenetic relationships of *Kentropyx* based on morphology (pholidosis and coloration) and mitochondrial DNA data (12S and 16S), using maximum parsimony and Bayesian methods, and evaluated biogeographic scenarios based on ancestral areas analyses and molecular dating by Bayesian methods. Additionally, we tested the life-history hypothesis that species of *Kentropyx* inhabiting open ecosystems (under seasonal environments) produce larger clutches with smaller eggs and that species inhabiting forest ecosystems (under aseasonal conditions) produce clutches with fewer and larger eggs, using Stearns' phylogenetic-subtraction method and canonical phylogenetic ordination to take in to account the effects of phylogeny. Our results showed that *Kentropyx* comprises three monophyletic groups, with *K. striata* occupying a basal position in opposition to previous suggestions of relationships. Additionally, Bayesian analysis of divergence time showed that *Kentropyx* may have originated at the Tertiary (Eocene/Oligocene) and the 'Pleistocene Refuge Hypothesis' may not explain the species diversification. Based on ancestral reconstruction and molecular dating, we argued that a savanna ancestor is more likely and that historical events during the Tertiary of South America promoted the differentiation of the genus, coupled with recent Quaternary events that were important as dispersion routes and for the diversification at populational levels. Clutch size and egg volume were not significantly different between major clades and ecosystems of occurrence, even accounting for the phylogenetic effects. Finally, we argue that phylogenetic constraints and phylogenetic inertia might be playing essential roles in life history evolution of *Kentropyx*.

**Keywords:** biogeography, *Kentropyx*, life-history evolution, phylogenetic ordination, phylogenetic subtraction, phylogeny

Received 10 June 2008; revision received 3 October 2008; accepted 5 October 2008

## Introduction

A great deal of biotic and abiotic factors may influence lizards' reproductive cycles (Fitch 1970). Food and water availability are often considered the main constraints on reproduction

Correspondence: Fernanda de P. Werneck, Department of Biology, WIDB, Brigham Young University, Provo, UT84602, USA.  
Fax: 801-422-0090; Email: fewerneck@gmail.com

(Magnusson 1987; De Marco 1989). Due to this influence, local populations tend to adapt their reproductive cycles to the environment, being under continuous selective pressure (Roff 1992). As a result, populations and species from different localities, under distinct environmental conditions, may exhibit variation in life-history traits, such as reproductive frequency, and number and size of offspring (Fitch 1982, 1985; Brown & Shine 2006).

Quantitative characteristics, such as clutch size and egg volume, are essential to the study of life history because they can elucidate how energy is allocated to reproduction. The amount of energy available for reproduction and limiting factors, such as body size and shape, foraging mode and habitat specificity, may determine the number and size of offspring (Vitt 1981; Zug *et al.* 2001). Thus, based on hypotheses of trade-offs in life-history evolution, an offspring should represent an optimal compromise between number and size of eggs that results in maximum survival of juveniles and gravid females (Stearns 1989; Shine & Schwarzkopf 1992; Pough *et al.* 1998). As an adjustment to different selective pressures, species of nonseasonal and seasonal environments usually have distinct reproductive strategies. Fitch (1982) hypothesized that species in tropical forest (often aseasonal) ecosystems should temporally spread out their reproductive investments, thus producing more clutches with fewer and larger eggs. Conversely, species in open (often seasonal) ecosystems should concentrate reproductive investment during the favourable (rainy) period, and thus produce larger clutches with smaller eggs (Fitch 1982). This hypothesis has never been adequately tested within monophyletic groups that have species in both seasonal and aseasonal environments.

A problem of most comparative studies is that they do not consider the phylogeny of species under study. In such a case, it is difficult to determine whether the option for one reproductive strategy was determined by ecological relations of the population or by the inheritance of ancestral adaptations. Species belong to hierarchical phylogenies, and thus cannot be treated as independent observations for the study of covariation among life-history traits (Felsenstein 1985b; Harvey & Pagel 1991). Dunham & Miles (1985) suggested that phylogenetic constraints have a central importance in reproductive patterns of lizards and snakes and cannot be ignored in analyses of the life-history evolution.

The lizard genus *Kentropyx* (Squamata: Teiidae) is distributed in South America, east of the Andes (Gallagher & Dixon 1992). The genus was described by Spix in 1825 and is distinguished from all other teiid genera by the presence of keeled ventral scales (Gallagher 1979). The systematics of *Kentropyx* had been problematic, with 19 nominal taxa already proposed, most of which were later considered as junior synonyms. Gallagher & Dixon (1992) recognized eight species in three species groups, based on qualitative characteristics of dorsal scales: (i) the *calcarata* group (*K. calcarata*, *K. pelvoiceps* and *K. altamazonica*), with small granular dorsal and lateral scales, and a clear distinction between the dorsals and the keeled plate-like supracaudals; (ii) the *paulensis* group (*K. paulensis*, *K. viridistriga* and *K. vanzoi*), with granular dorsals and lateral scales gradually enlarging towards the tail, where dorsals and supracaudals are almost indistinct; and (iii) the *striata* group (*K. striata* and *K. borckiana*)

with rows of enlarged plate-like dorsals and granular lateral scales. This arrangement, however, was based solely on total similarity without assessing phylogenetic relationships among species or the monophyly of the groups proposed. It should be noted that *K. borckiana* is parthenogenetic and its hybrid origin between *K. calcarata* and *K. striata* has been supported (Cole *et al.* 1995; Reeder *et al.* 2002). Through a similarity analysis of mitochondrial DNA, Reeder *et al.* (2002) observed that the maternal ancestor of *K. borckiana* was *K. striata*. More recently, we collected an undescribed species from the Jalapão region in central Brazil, one of the largest remaining tracts of undisturbed Cerrado, the largest Neotropical savanna biome (Oliveira & Marquis 2002). This species seemingly belongs to the *paulensis* group and is hereafter referred to as *Kentropyx* sp.

Species of the *calcarata* group occur mostly in forests of the Amazon Basin, including forest edges, clearings caused by fallen trees, secondary growth, river margins and plantation sites; however, some isolated populations of *K. calcarata* exist in the Atlantic forest of Brazil (Gallagher & Dixon 1992; Ávila-Pires 1995). On the other hand, species of the *paulensis* group inhabit open ecosystems of the Brazilian Shield, with *K. vanzoi* being endemic to the Cerrado, particularly in areas with sandy soils (Nogueira 2006; Vitt & Caldwell 1993), and *K. viridistriga* being endemic to the flooded savannas of the Chaco-Paraná Basin, in the Pantanal and Guaporé depressions. Finally, species of the *striata* group occur in open ecosystems of the Guiana Shield, northern Amazon Basin, and in some Caribbean islands. Gallagher & Dixon (1992) identified some isolated populations of *K. striata* in northeastern Brazil (Gallagher & Dixon 1992).

Within Teiidae, *Kentropyx* forms a monophyletic group with *Ameiva*, *Cnemidophorus* and *Aspidoscelis* ('cnemidophorines'; Vanzolini & Valencia 1965; Gorman 1970; Presch 1974; Reeder *et al.* 2002; Teixeira 2003; Giugliano *et al.* 2007). Gallagher & Dixon (1992) proposed that dorsal scales increased in size and femoral pores decreased in number during the evolution of *Kentropyx*, with the *calcarata*, *paulensis*, and *striata* groups, in this order, being arranged in a linear progression of increasing size of dorsal scales (and consequent decreasing number) and decreasing number of femoral pores. This progression was interpreted as being related to thermoregulation, such that large numbers of femoral pores and dorsal scales (smaller in size) are associated with shade-tolerance in forest species, whereas small numbers of femoral pores and dorsals (larger) are related to heat-tolerance in open vegetation species (Gallagher *et al.* 1986). However, without phylogenetic analyses, the division of *Kentropyx* into groups and the interpretation of the evolution of morphological and ecological traits are merely speculative.

Gallagher & Dixon (1992) interpreted the current distributional patterns of *Kentropyx* as consistent with the 'Pleistocene

Refuge Hypothesis': successive climatic and vegetational cycles during the Pleistocene promoted the expansion and retraction of species ranges, with speciation occurring in forest refuges during dry/cold periods, and in savanna refuges, during wet/hot periods (Haffer 1969, 1982; Gallagher 1979; Gallagher & Dixon 1992). The presence of *K. striata* in open ecosystem enclaves within Amazon and Atlantic forests and the widely geographically separated populations of *K. calcarata* in Amazon and Atlantic forests apparently support this hypothesis. However, other events able to explain current distributional patterns, such as secondary dispersal, were not considered. Moreover, the importance of the 'Pleistocene Refuge Hypothesis' on the distributional patterns of the South American herpetofauna has been clearly overestimated (Colli 2005). Ancient historical events of the Tertiary, like marine transgressions, the arrival of immigrants from Central and North America, and the uplift of the Central Brazil Plateau, may have had more profound influences (Colli 2005).

Herein, we reconstruct phylogenetic relationships of *Kentropyx* based on morphology and mitochondrial DNA data (12S and 16S), using maximum parsimony and Bayesian methods, and evaluate biogeographic scenarios based on ancestral areas analyses and molecular dating by Bayesian methods. We also test the life-history hypothesis that open ecosystem species of *Kentropyx* produce larger clutches with smaller eggs and that forest ecosystems species produce clutches with fewer and larger eggs, using Stearns' phylogenetic-subtraction method and canonical phylogenetic ordination.

## Materials and methods

### Phylogeny and biogeography

**Morphological data.** We obtained reproductive and morphological data of *Ameiva ameiva* and *Cnemidophorus gramivagus* (used as outgroups in phylogenetic analyses), and *Kentropyx* from museum specimens (Appendix I; total of 1143 specimens of *Kentropyx*; Table 1). Morphological data included pholidosis and coloration patterns (for a detailed description of morphological characters and states see Appendix II).

We coded quantitative characters as continuous variables using step matrix gap-weighting for parsimony analysis (Wiens 2001). This method attributes different weights to intervals with different ranges, through a step matrix that shows costs of transitions between each character state. For each species sampled, we coded qualitative characters with intraspecific variation (polymorphism) using the frequency of derived states (Wiens 1995). We weighed qualitative characters with no polymorphism by 999 and polymorphic qualitative characters by 999 divided by the largest number of steps between two character states, and

thus, the cost of a transformation in quantitative characters is equivalent to the weight of a polymorphic or no-polymorphic character (Wiens 2001). Consequently, all analyses using this weighting scheme produced cladograms with lengths (and Bremer branch support) multiplied by 999. Thus, we divided the length and Bremer branch support of those cladograms by 999, allowing comparisons with other studies. For Bayesian analyses, we gap-coded quantitative characters (Thiele 1993), using 0.5 standard deviation as cut-point and regarded them as ordered. We conducted Bayesian analyses using MrBayes-ordered standard model (Huelsenbeck & Ronquist 2001).

**Molecular data.** We used 12S and 16S mitochondrial DNA sequences previously published (GenBank-NCBI; www.ncbi.nlm.nih.gov/) or obtained by us (Table 2). We extracted whole genomic DNA from liver using DNeasy tissue kits (QIAGEN) and amplified fragments of nearly 350 bp of the 12S ribosomal gene and of nearly 500 bp of the 16S gene with 12Sa, 12Sb, 16SaR, and 16Sd primers, using the same polymerase chain reaction (PCR) conditions described in Reeder (1995). We sequenced PCR products on an ABI PRISM 377 automated DNA sequencer (Applied Biosystems) using DYEnamic ET terminator cycle sequencing kit (Amersham Pharmacia Biotech), according to manufacturer's instructions, and analysed and edited sequences using BioEdit 5.09 (Hall 1999). We obtained a multiple alignment based on parsimony with MALIGN 2.7 (Wheeler & Gladstein 1994). We assigned gap costs for internal gaps (2) and leading and trailing gaps (1), but equal weight for transitions and transversions. All alignments were submitted to TreeBase (study Accession no. SN3720). For both 12S and 16S mitochondrial DNA sequences, we chose the model of sequence evolution by hierarchical likelihood ratio tests (HLRTs) using ModelTest 3.7 (Posada & Crandall 1998). For the Bayesian combined molecular data (12S + 16S), each sequence had its own independent model of evolution and model parameters.

**Phylogenetic analysis.** We conducted phylogenetic analyses with maximum parsimony (MP) and Bayesian methods, using the species *A. ameiva* and *C. gramivagus* as outgroups. We excluded *Kentropyx borckiana* from analyses because of its hybrid origin (Cole *et al.* 1995; Reeder *et al.* 2002), which precludes a dichotomous tree to correctly represent its relations with other species of *Kentropyx* (Frost & Wright 1988). We analysed each character partition (morphology, 12S, 16S) separately and in combination, using PAUP\* version 4.0b10 (Swofford 1999) and MrBayes version 3.0b4 (Huelsenbeck & Ronquist 2001). For MP analysis, we used branch-and-bound searches, coding gaps as a fifth state (Giribet & Wheeler 1999) and assessed the reliability of results with 1000 bootstrap samples (Felsenstein 1985a) and Bremer support (Bremer 1994), with MacClade 4.0

**Table 1** Meristic characters of nine species of *Kentropyx*. Values indicate  $\bar{x} \pm \text{SD}$ , with range in parentheses

Variables	<i>K. altamazonica</i> ( <i>n</i> = 233)	<i>K. borckiana</i> ( <i>n</i> = 4)	<i>K. calcarata</i> ( <i>n</i> = 231)	<i>K. paulensis</i> ( <i>n</i> = 96)	<i>K. pelvoiceps</i> ( <i>n</i> = 157)	<i>K. striata</i> ( <i>n</i> = 150)	<i>K. vanzoi</i> ( <i>n</i> = 160)	<i>K. viridistriga</i> ( <i>n</i> = 21)	<i>Kentropyx</i> sp. ( <i>n</i> = 21)
Supralabials	12.2 ± 0.6 (10–14)	12.0 ± 0.0 (12–12)	12.1 ± 0.5 (10–15)	12.2 ± 0.6 (11–15)	12.3 ± 0.6 (10–15)	12.0 ± 0.2 (12–13)	12.0 ± 0.3 (11–14)	12.3 ± 0.6 (12–14)	12.1 ± 0.7 (10–14)
Infralabials	10.2 ± 1.5 (8–15)	8.2 ± 0.5 (8–9)	9.9 ± 1.3 (8–12)	8.7 ± 1.4 (6–14)	10.3 ± 1.7 (8–14)	9.9 ± 1.4 (6–13)	8.7 ± 1.2 (7–13)	7.8 ± 0.7 (6–9)	8.0 ± 0.0 (8–8)
Collar scales	16.6 ± 1.5 (13–22)	17.5 ± 0.6 (17–18)	16.4 ± 1.6 (13–22)	16.2 ± 1.6 (12–21)	16.9 ± 1.6 (11–22)	13.9 ± 1.1 (11–17)	14.3 ± 1.2 (12–17)	16.1 ± 1.8 (12–19)	15.8 ± 1.5 (13–18)
Supraoculars	3.1 ± 0.3 (3–4)	3.2 ± 0.5 (3–4)	3.0 ± 0.1 (3–4)	3.1 ± 0.2 (3–4)	3.1 ± 0.3 (3–5)	3.1 ± 0.3 (3–4)	3.1 ± 0.3 (3–4)	3.2 ± 0.4 (3–4)	3.0 ± 0.0 (3–3)
Parietals	3.0 ± 0.0 (3–3)	3.0 ± 0.0 (3–3)	3.0 ± 0.1 (3–5)	3.0 ± 0.2 (3–4)	3.0 ± 0.1 (3–4)	3.0 ± 0.0 (3–3)	3.0 ± 0.0 (3–3)	3.0 ± 0.0 (3–3)	3.0 ± 0.0 (3–3)
Postparietals	2.5 ± 0.8 (2–6)	2.7 ± 0.5 (2–3)	2.2 ± 0.4 (2–5)	2.5 ± 0.7 (2–5)	2.3 ± 0.5 (2–4)	2.1 ± 0.4 (2–5)	2.3 ± 0.5 (2–4)	2.6 ± 0.7 (2–5)	2.5 ± 0.7 (2–4)
Scales around midbody	107.7 ± 7.8 (89–135)	74.7 ± 2.1 (72–77)	113.8 ± 9.7 (93–140)	78.4 ± 7.9 (61–100)	111.9 ± 7.5 (94–132)	47.8 ± 4.3 (38–64)	83.8 ± 6.6 (71–106)	75.0 ± 5.1 (66–83)	71.8 ± 7.2 (61–90)
Transverse rows of ventrals	33.3 ± 1.1 (30–36)	30.3 ± 0.5 (30–31)	32.5 ± 1.2 (29–35)	32.2 ± 1.1 (30–35)	31.2 ± 1.1 (29–34)	31.7 ± 0.9 (29–34)	31.6 ± 1.1 (29–35)	33.9 ± 1.2 (32–36)	32.7 ± 0.8 (31–34)
Ventrals in transverse row	15.6 ± 0.8 (13–17)	16.0 ± 0.0 (16–16)	14.3 ± 0.7 (13–16)	13.9 ± 0.7 (12–16)	14.7 ± 0.9 (14–16)	14.6 ± 0.9 (13–16)	12.7 ± 0.9 (12–14)	14.5 ± 0.8 (14–16)	14.0 ± 0.0 (14–14)
Femoral pores	33.1 ± 2.8 (20–40)	25.5 ± 2.4 (23–28)	37.8 ± 3.4 (28–46)	18.7 ± 2.5 (12–24)	40.3 ± 3.3 (32–49)	13.1 ± 1.2 (10–16)	10.3 ± 1.9 (6–16)	23.1 ± 2.5 (18–28)	21.1 ± 1.3 (19–24)
Prefemorals	12.7 ± 1.8 (9–19)	10.0 ± 0.0 (10–10)	12.4 ± 1.7 (7–17)	8.6 ± 1.1 (6–11)	11.9 ± 1.4 (8–16)	7.3 ± 0.6 (6–9)	7.6 ± 0.9 (6–10)	8.9 ± 0.9 (7–11)	8.8 ± 0.6 (8–10)
Prefemorals rows	15.4 ± 1.2 (12–20)	14.3 ± 0.5 (14–15)	16.2 ± 1.2 (12–19)	12.9 ± 1.0 (11–15)	16.1 ± 1.0 (14–18)	13.9 ± 0.8 (12–16)	12.2 ± 0.9 (10–14)	15.0 ± 1.5 (12–18)	13.0 ± 0.7 (11–14)
Infratibialis rows	11.6 ± 0.9 (9–14)	11.5 ± 1.0 (10–12)	11.0 ± 0.9 (9–15)	9.3 ± 0.9 (8–11)	11.5 ± 1.2 (9–15)	9.0 ± 0.8 (7–11)	8.4 ± 0.7 (7–11)	9.6 ± 0.8 (8–11)	7.9 ± 0.6 (7–9)
Preanals	4.7 ± 0.6 (4–6)	4.5 ± 0.6 (4–5)	4.6 ± 0.6 (4–6)	4.0 ± 0.5 (3–5)	4.6 ± 0.5 (3–6)	4.3 ± 0.5 (3–5)	3.8 ± 0.5 (3–5)	4.3 ± 0.5 (4–5)	4.5 ± 0.6 (4–6)
Fourth finger lamellae	18.8 ± 1.4 (15–22)	18.0 ± 0.8 (17–19)	17.1 ± 1.1 (15–23)	15.1 ± 1.2 (12–18)	17.4 ± 1.2 (14–20)	16.1 ± 1.0 (13–19)	15.8 ± 1.0 (13–18)	16.2 ± 1.3 (14–20)	15.4 ± 0.7 (14–17)
Fourth toe lamellae	27.3 ± 1.7 (20–33)	28.0 ± 0.8 (27–29)	26.5 ± 1.5 (22–32)	22.9 ± 1.9 (18–28)	25.8 ± 1.7 (21–31)	24.5 ± 1.3 (22–28)	23.4 ± 1.4 (20–28)	25.1 ± 1.5 (23–29)	21.7 ± 1.2 (20–24)
Dorsals	164.0 ± 17.4 (130–207)	118.0 ± 3.5 (115–121)	157.6 ± 10.0 (132–186)	129.5 ± 10.6 (106–155)	143.9 ± 9.4 (119–182)	84.1 ± 3.9 (75–93)	143.7 ± 9.2 (123–164)	134.0 ± 11.4 (116–156)	118.3 ± 5.7 (108–129)
Scales around tail (15)	19. ± 1.6 (16–22)	16.5 ± 0.6 (16–17)	17.2 ± 1.6 (14–22)	15.5 ± 1.6 (13–19)	19.6 ± 1.5 (16–23)	18.2 ± 1.0 (15–28)	14.7 ± 1.2 (12–19)	17.6 ± 1.4 (15–20)	16.8 ± 1.1 (14–18)

(Maddison & Maddison 1999) and PAUP\*. Bayesian analyses started with randomly generated trees and ran for  $5.0 \times 10^6$  generations, implementing the Metropolis-coupled Markov chain Monte Carlo method (MC3) (Altekar *et al.* 2004). We sampled trees at intervals of 100 generations, producing 50 000 trees. We plotted the log-likelihood scores of the 50 000 trees against generation time to detect stationarity using Tracer 1.4 (Rambaut & Drummond 2007). We regarded all sample points before stationarity as burn-in samples (until 6500th generation) that contained no useful information about parameters. For each analysis, we conducted four independent runs to avoid trapping in local optima. The frequency of any particular clade in the majority-rule consensus tree of the stationarity stage, from the four

independent runs, represented the posterior probability of that node (Huelsenbeck & Ronquist 2001).

*Molecular dating.* We estimated divergence times based on a Bayesian relaxed molecular clock approach implemented in MULTIDISTRIBUTE (Thorne *et al.* 1998; Kishino *et al.* 2001; Thorne & Kishino 2002). This approach allows the incorporation of multiple time constraints, and takes into account both molecular and palaeontological uncertainties to estimate the variance of divergence times. For this analysis, we used the most parsimonious tree topology of the combined analysis (morphological + 12S and 16S mitochondrial DNA sequences). We calibrated the origin of the genus based on Giugliano *et al.* (2007) estimate [29.8

**Table 2** Species, locality, collection, collection number and GenBank Accession number

Species	Locality	Collection	Tag	GenBank Accession no.
<i>Ameiva ameiva</i> 1	Peru: Cuzco Amazônico	SBH	267103	12S – AY359473, 16S – AY359493
<i>Cnemidophorus gramivagus</i>	Venezuela: Portuguesa	ALM	8199	12S – AY046432, 16S – AY046474
<i>Kentropyx altamazonica</i>	Peru: Loreto	KU	205015	12S – AY046456, 16S – AY046498
<i>Kentropyx altamazonica</i>	Venezuela: Tapirapeco	AMNH	R-134175	12S – AY046455, 16S – AY046497
<i>Kentropyx calcarata</i> 1	Guyana: Warniabo Creek	AMNH	R-140967	12S – AY046458, 16S – AY046500
<i>Kentropyx calcarata</i> 2	Brazil: Vila Rica-MT	MTR	978224	12S – AF420707, 16S – AF420760
<i>Kentropyx pelviceps</i>	Ecuador: Sucumbios	OMNH	36502	12S – AY046459, 16 s – AY046501
<i>Kentropyx striata</i>	Guyana: Southern Rupununi Savanna	AMNH	R-139881	12S – AY046460, 16S – AY046502
<i>Kentropyx paulensis</i> 1*	Brazil: Paracatu -MG	CHUNB	26031	12S – EU345185, 16S – EU345179
<i>Kentropyx paulensis</i> 2*	Brazil: Paracatu -MG	CHUNB	26032	12S – EU345187, 16S – EU345181
<i>Kentropyx vanzoi</i> 1*	Brazil: Vilhena – RO	CHUNB	11631	12S – EU345191, 16S – EU345177
<i>Kentropyx vanzoi</i> 2*	Brazil: Vilhena – RO	CHUNB	11644	12S – EU345188, 16S – EU345178
<i>Kentropyx</i> sp. 1*	Brazil: Mateiros-TO	CHUNB	41296	12S – EU345192, 16S – EU345184
<i>Kentropyx</i> sp. 2*	Brazil: Mateiros-TO	CHUNB	41299	12S – EU345190, 16S – EU345180
<i>K. viridistriga</i> 1*	Brazil: Mato Grosso	UFMT	1270	12S – EU345189, 16S – EU345182
<i>K. viridistriga</i> 2*	Brazil: Mato Grosso	UFMT	2375	12S – EU345186, 16S – EU345183

ALM, field series of Allan L. Markezich, Black Hawk College, Moline, IL; AMNH, American Museum of Natural History; CHUNB, Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília; KU, Natural History Museum, University of Kansas; MTRs, from Miguel Trefaut Rodrigues (IBUSP and MZUSP, São Paulo, Brazil), OMNH, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma; SBH, Tissue collection of S. Blair Hedges, Pennsylvania State University; UFMT, Universidade Federal do Mato Grosso, Mato Grosso, Brazil. Asterisks correspond to sequences provided by our study.

million years ago (Ma)] and confidence intervals (lower bound 15.7 Ma and upper bound 48.4 Ma).

**Dispersal-vicariance analysis.** We inferred ancestral areas based on parsimony, using DIVA 1.1 (Ronquist 1997), which searches for optimal distribution of ancestral nodes that minimize dispersal and extinction events (higher costs events) (Ronquist 1997). We used five areas in the analysis, corresponding to four large geological areas of the South American Platform mostly formed during the Tertiary (Almeida *et al.* 2000) and important for the diversification of the South American herpetofauna (Colli 2005). We also included the Atlantic Forest, corresponding to peripheral records of *Kentropyx calcarata*. Thus, the areas were: (A) Guianan Shield, (B) Amazon Basin, (C) Atlantic Forest, (D) Brazilian Shield, and (E) Chaco-Paraná Basin (Fig. 1).

#### Life-history parameters

We considered females containing oviductal eggs, vitellogenic follicles or *corpora lutea* as reproductive, and estimated clutch size based on the number of eggs or vitellogenic follicles. For reproductive analyses, we removed, counted, and measured length and width (with digital calipers to 0.01 mm) of oviductal eggs. We calculated egg volume with the formula for a spheroid:

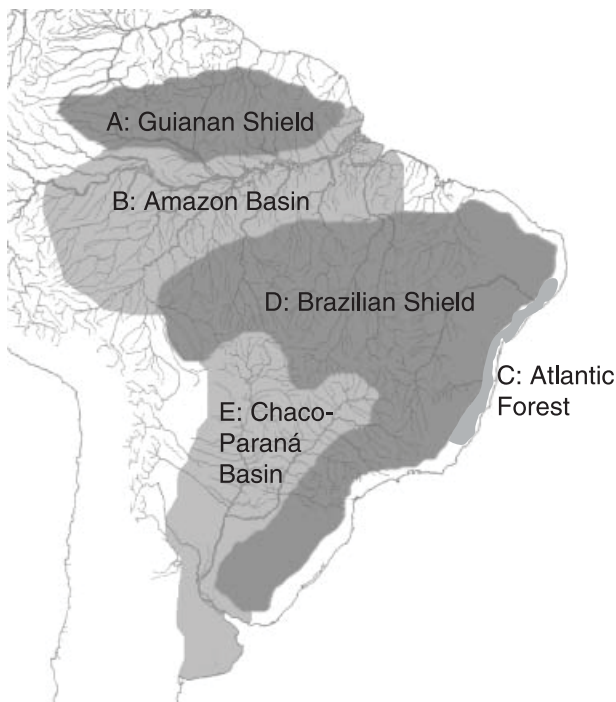
$$V = \frac{4}{3} \pi \left( \frac{w}{2} \right)^2 \left( \frac{l}{2} \right)$$

where  $w$  is egg width and  $l$  is egg length. For each individual lizard, we also measured the snout-vent length (SVL) to 1 mm, with digital calipers.

We assessed interspecific differences in clutch size and mean egg volume of *Kentropyx*, using the analysis of covariance, with SVL as the covariate, and the Tukey HSD test, for a posteriori multiple comparisons of species means. To assess differences in clutch size and mean egg volume of *Kentropyx* between forest and open vegetation ecosystems (*calcarata* group in forests; *paulensis* and *striata* groups in open vegetations) and among all species of *Kentropyx*, we built linear mixed-effects models, with species as a nested random effect and SVL as a covariate. We chose this approach (i) because of significant correlations between SVL vs. clutch size ( $r = 0.62$ ,  $t_{207} = 11.32$ ,  $P < 0.001$ ) and SVL vs. mean egg volume ( $r = 0.45$ ,  $t_{50} = 3.54$ ,  $P < 0.001$ ), (ii) because the design was unbalanced, and (iii) to avoid inflation of type I Error by pseudoreplication (degrees of freedom should be based on species, not on individual lizards). We performed these statistical analyses using R version 2.7.0 (R DCT 2008).

#### Stearns phylogenetic-subtraction method and canonical phylogenetic ordination

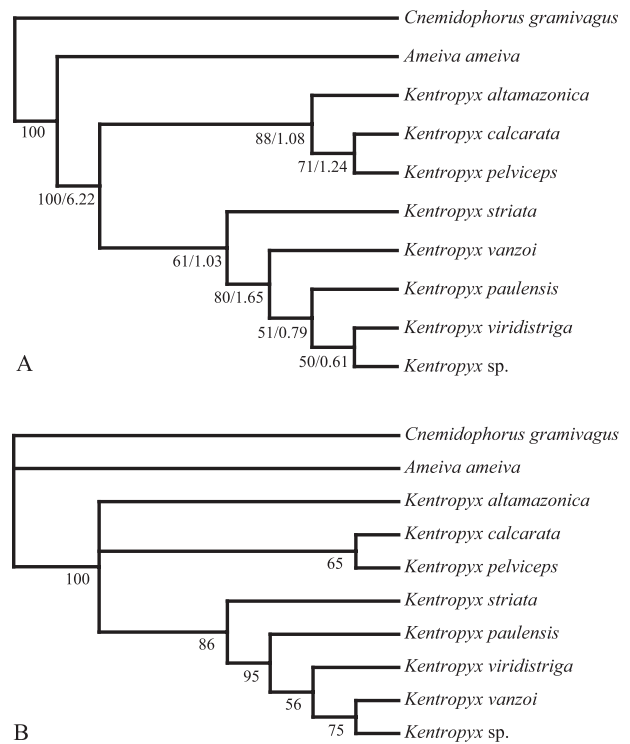
We used Stearns' phylogenetic subtraction method (SPSM, Stearns 1983; Harvey & Pagel 1991) and canonical phylogenetic ordination (CPO; Giannini 2003) to examine the influence of habitat (major vegetation type of occurrence) on



**Fig. 1** Geographic areas used in the DIVA analysis. A: Guianan Shield, B: Amazon Basin, C: Atlantic Forest, D: Brazilian Shield, E: Chaco-Paraná Basin.

clutch size and egg volume, independently of phylogenetic relationships. We performed SPSM through multiple linear regressions between clutch size and egg volume (dependent variables) and the phylogenetic information (independent variables), which consisted of binary variables representing all monophyletic groups of *Kentropyx*, based on a given topology (defined in Fig. 4A). Next, we used regression residuals, representing the variation not attributed to phylogenetic effects, to evaluate the influence of vegetation type upon clutch size and egg volume, using the analysis of covariance (ANCOVA) with SVL as covariate. We conducted these analyses using R version 2.7.0 (R DCT 2008).

CPO is a modification of canonical correspondence analysis (CCA, Ter Braak 1986), a constrained multivariate ordination technique that relates the variation in a matrix of dependent variables with another matrix of independent variables, maximizing their correlations (Ter Braak 1986; Giannini 2003). The significance of the association between each monophyletic group and variables of interest is tested by randomization of one or both of the data sets. In our CPO, one of the matrices (Y) contained reproductive data (clutch size and egg volume) measured over the species of *Kentropyx*, whereas the other matrix (X) consisted of a tree matrix that contained all monophyletic groups of a given topology, each coded separately as a binary variable (Fig. 4A) and major vegetation type of occurrence of each species of *Kentropyx*. We used SVL as a covariate in CPO. The



**Fig. 2** *Kentropyx* phylogeny inferred from morphological data. (A) Most parsimonious tree, with bootstrap and Bremer support values, respectively. Bremer support values are not absolute numbers because they were divided by 999 in order to compensate the character weighting. (B) Tree inferred by Bayesian analysis, with posterior probability values.

analysis thus consisted of finding the subset of groups (columns of X) that best explained the variation in Y, independently of SVL, using CCA coupled with Monte Carlo permutations. We performed CPO in Canoco 4.5 for Windows (Ter Braak & Smilauer 2002), using the following parameters: symmetric scaling, biplot scaling, downweighting of rare species, manual selection of environmental variables (monophyletic groups), 9999 permutations, and unrestricted permutations.

## Results

### *Phylogenetic analysis and biogeographic scenarios*

**Morphological phylogeny.** The maximum-parsimony analysis recovered a single most-parsimonious tree (Fig. 2A) with 77 steps (CI = 0.634, RI = 0.570). Despite low branch support values, the topology indicated the monophyly of two groups: a forest clade consisting of *K. altamazonica*, *K. calcarata*, and *K. pelviceps* and an open vegetation clade consisting of *K. striata*, *K. vanzoi*, *K. paulensis*, *K. viridistriga*, and *Kentropyx* sp. (Fig. 2A). Within the open vegetation clade, *K. striata* is sister to a clade comprising *K. vanzoi*, *K.*

**Table 3** Parameters of molecular substitution model selected by ModelTest for 12S and 16S regions

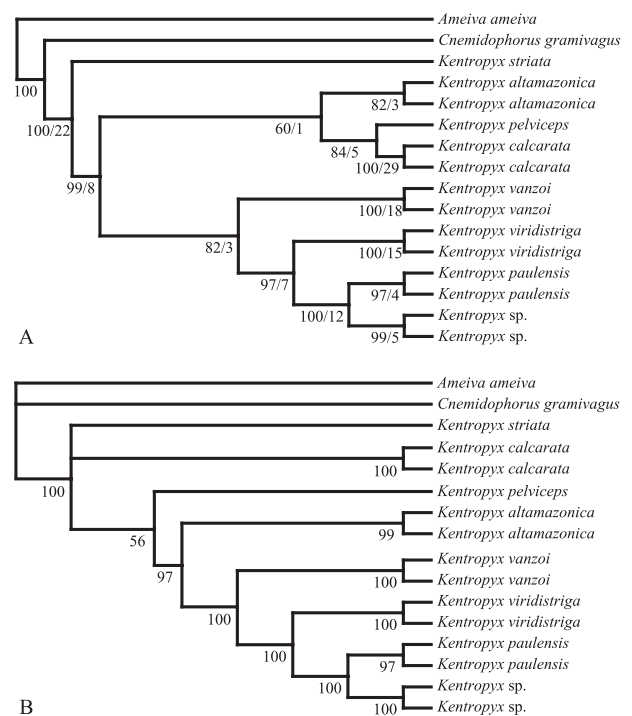
DNA region	Base frequencies	Substitution frequency	Gamma distribution (G)
12S	A = 0.3323	A-C = 1.0000	0.2503
	C = 0.2428	A-G = 3.8806	
	G = 0.1721	A-T = 1.0000	
	T = 0.2288	C-G = 1.0000	
		C-T = 12.9889	
16S	A = 0.3499	A-C = 1.0000	0.1266
	C = 0.2571	A-G = 6.1200	
	G = 0.1642	A-T = 1.0000	
	T = 0.2288	C-G = 1.0000	
		C-T = 8.3267	
		G-T = 1.0000	

*paulensis*, *K. viridistriga*, and *Kentropyx* sp., occupying a basal position among these species. The Bayesian analysis produced a similar topology with a polytomy uniting species of the forest clade (Fig. 2B).

**Molecular data.** We obtained five equally parsimonious alignments for 12S sequences, with slight differences among them, but only one most parsimonious alignment was found for 16S sequences. We carried out phylogenetic analyses on each of the five 12S alignments and obtained a single topology, with small differences in bootstrap indices and Bremer support (results not shown). Thus, we arbitrarily chose one of the alignments to be used in the following analyses (TreeBase Accession no. SN3720). The likelihood-ratio test implemented in ModelTest favoured the TrN + G model of sequence evolution [Tamura–Nei model with a gamma distribution parameter; (Tamura & Nei 1993)] for both 12S and 16S. Table 3 depicts the inferred base frequencies, the ratio of invariable sites, and the gamma distribution parameter.

The multiple alignments of 12S sequences generated a fragment of 333 base-pair characters, with 67 informative characters. An unweighted branch-and-bound search produced a single most parsimonious tree with 185 steps (CI = 0.762, RI = 0.777), placing *K. striata* at the base of the tree, followed by a clade containing *K. viridistriga*, *K. paulensis*, and *Kentropyx* sp., and another formed by *K. vanzoi*, *K. altamazonica*, *K. pelviceps*, and *K. calcarata*. Except for the placement of *K. vanzoi*, the other groupings had high branch support values. The consensus tree obtained by Bayesian analysis under the TrN + G model of evolution had some incongruences with the MP tree, with a single well-supported group formed by *K. viridistriga*, *K. vanzoi*, *K. paulensis*, and *Kentropyx* sp. (*paulensis* group).

For the 16S gene, we obtained a fragment with 446 positions and 84 informative characters. We found two

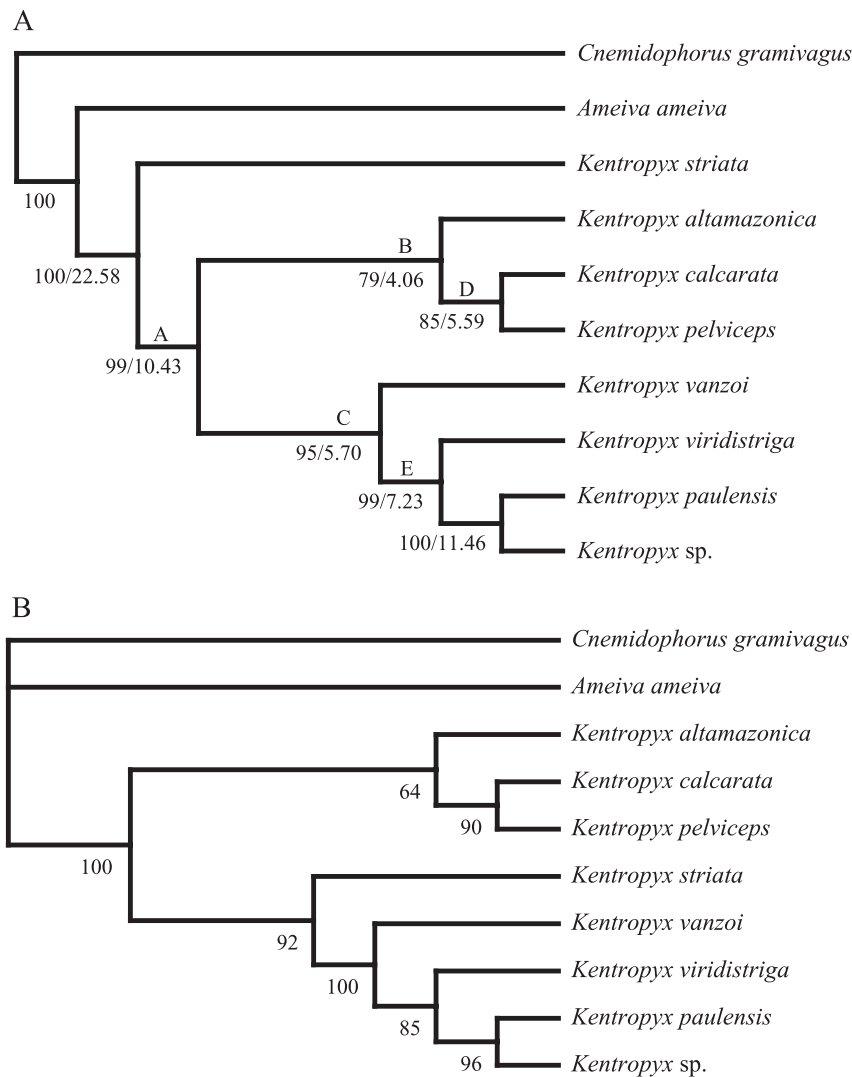


**Fig. 3** *Kentropyx* combined mtDNA phylogeny inferred from combined 12S and 16S sequences. (A) Most parsimonious tree, with bootstrap and Bremer support values, respectively. (B) Tree inferred by Bayesian analysis using the TrN + G model, with posterior probability values.

equally most parsimonious trees with 224 steps (CI = 0.665, RI = 0.706), with three well-supported groups: a clade formed by *K. viridistriga*, *K. paulensis*, and *Kentropyx* sp., another formed by *K. paulensis* and *Kentropyx* sp. and a third consisting of *K. striata* in basal position (*striata* group). These monophyletic groups were also recovered by MP and Bayesian analyses based on the 12S sequences. The consensus tree obtained by Bayesian analysis under the TrN + G model of evolution was consistent with the MP tree, containing the same three groups.

The MP analysis of the combined molecular data (12S + 16S) resulted in one most parsimonious tree (Fig. 3A) with 413 steps (CI = 0.702, RI = 0.728). The MP tree strongly supported *K. striata* as the basal species (*striata* group), followed by a clade consisting of *K. altamazonica*, *K. calcarata* and *K. pelviceps* (the forest-dwelling *calcarata* group) and another formed by *K. vanzoi*, *K. viridistriga*, *K. paulensis*, and *Kentropyx* sp. (*paulensis* group). The Bayesian analysis resulted in a different topology (Fig. 3B) but also strongly supported the monophyly of the *paulensis* group.

**Combined data: DNA and morphology.** The combined data included 779 molecular and 49 morphological characters, with 156 informative characters. The MP analysis produced a single most parsimonious tree with 454 steps (CI = 0.714,



**Fig. 4** *Kentropyx* phylogeny inferred from combined molecular (12S + 16S) and morphological data. (A) Most parsimonious tree, with bootstrap and Bremer support values, respectively. Bremer support values are not absolute numbers because they were divided by 999 in order to compensate the character weighting. (B) Tree inferred by Bayesian analysis using the TrN + G model, with posterior probability values. Letters above clades correspond to monophyletic groups of *Kentropyx* used as individual groups in canonical phylogenetic ordination.

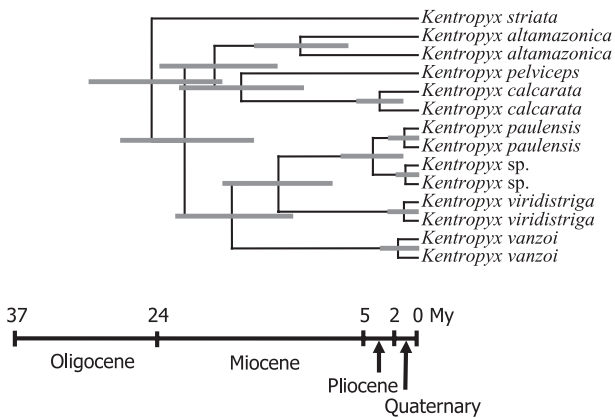
RI = 0.573, Fig. 4A). The MP tree presented three major well-supported clades, corresponding to: (i) *striata* group (at the base of the tree); (ii) *calcarata* group, and (iii) *paulensis* group. The Bayesian analysis resulted in a similar topology, except for the position of *K. striata*, which is a sister species of the *paulensis* group forming a clade that includes all open vegetations species (Fig. 4B). To investigate if different coding strategies adopted for MP and Bayesian analysis could be influencing the incongruent results, we repeated MP using gap-coding for quantitative characters (Thiele 1993), but we found exactly the same topology, with small differences in branch support (results not shown).

In summary, relationships within and between *calcarata* and *paulensis* groups are well established in both MP and Bayesian analysis (Fig. 4). Conversely, the two approaches disagree only in the placement of *K. striata*, either placed in a basal position related to all other species (MP) or in a more derived position as sister taxon of the *paulensis* group (Bayesian). Based on the larger number of informative

characters supporting the relationships of *K. striata* (6 morphological and 13 molecular in the MP topology; 5/0 in the Bayesian topology), on higher nodal support values for the placement of *K. striata* (even if nodal support and posterior probabilities are not directly comparable), and on the smaller number of assumptions, we favoured the topology recovered by MP for performing the analyses that follow.

**Molecular dating.** The molecular dating analysis indicated an early diversification of *Kentropyx* species mostly during the Miocene (Fig. 5). According to our analysis, *K. striata* was the first species to diverge during the Late Oligocene–Early Miocene, and the last divergence was between *K. paulensis* and *Kentropyx sp.* during the Late Miocene–Early Pliocene. The *calcarata* and *paulensis* groups probably diverged in the Early–Middle Miocene and the only diversification that took place during the Quaternary was among populations within species (Fig. 5).



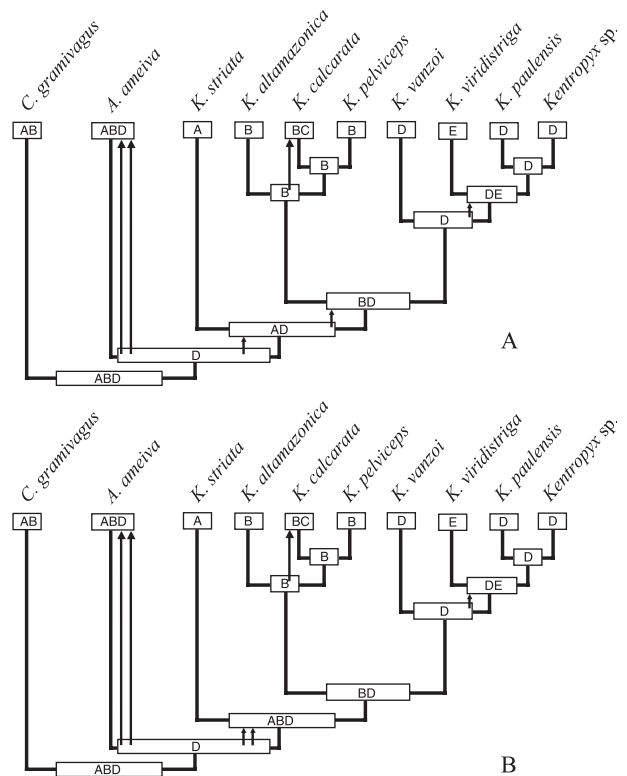


**Fig. 5** Chronogram of *Kentropyx* evolution based on the combined morphological and molecular data, with divergence times estimated from a Bayesian relaxed molecular clock approach. Boxes indicate mean divergence time  $\pm$  one standard deviation.

*Dispersal–vicariance analysis.* The DIVA analysis found two equally most parsimonious reconstructions, with four dispersal events each during the evolution of *Kentropyx* (Fig. 6). In both reconstructions, the divergence of *K. striata* was due to a vicariance event that isolated this group in the Guianan Shield. In addition, both reconstructions indicate that the divergence of the *calcarata* (in the Amazon Basin) and *paulensis* (in the Brazilian Shield) groups was due to vicariance. The two reconstructions differ in whether the common ancestor of all living species of *Kentropyx* was restricted to the Guianan and Brazilian Shields (Fig. 6A) or if it also inhabited the Amazon Basin (Fig. 6B). The first reconstruction implies that, after the divergence of *K. striata* by vicariance and isolation in the Guianan Shield, the common ancestor of the *calcarata* and *paulensis* groups occupied the Amazon Basin via dispersal (Fig. 6A). According to the second reconstruction, the common ancestor of all living species of *Kentropyx* was widespread, occupying the Amazon Basin and the Brazilian and Guianan Shields due to an earlier dispersal event (Fig. 6B). Both reconstructions require one dispersal event of *K. calcarata* into the Atlantic Forest and another involving the common ancestor of *K. viridistriga*, *K. paulensis*, and *Kentropyx* sp. into the Chaco-Paraná Basin.

*Reproduction life-history evolution*

*Female reproduction.* We obtained reproductive data from all nine species of *Kentropyx*, but had no reproductive female of *Kentropyx* sp. (Table 4). For data analysis, we considered only reproductive females containing oviductal eggs or vitellogenic follicles. Mean clutch size ranged from 3.31 (*K. vanzoi*) to 7.33 (*K. viridistriga*) (Table 5). For some species, our results indicated clutch sizes largely different from previous literature reports. For instance, previous



**Fig. 6** Reconstructed ancestral distributions for each node on the most parsimonious solutions obtained that consider (A) Guianan and Brazilian Shield as ancestral areas or (B) Amazon Basin as an ancestral area as well.

**Table 4** Distribution of females of nine species of *Kentropyx*, according to the reproductive condition

Species	Non reproductive females	Reproductive females	Total of females
<i>K. altamazonica</i> †	70	38	108
<i>K. borckiana</i> §	1	1	1
<i>K. calcarata</i> †	34	56	90
<i>K. paulensis</i> ‡	8	19	27
<i>K. pelviceps</i> †	33	31	64
<i>K. striata</i> §	68	45	113
<i>K. vanzoi</i> ‡	26	13	39
<i>K. viridistriga</i> ‡	1	7	8
<i>Kentropyx</i> sp.‡	9	0	9

†*calcarata* group; ‡*paulensis* group; §*striata* group.

studies indicate clutches of *K. viridistriga* of 6–7 eggs, whereas we recorded a maximum clutch size of 12 eggs (Table 5). Clutch size differed significantly among species (irrespective of habitat), independently of SVL (ANCOVA  $F_{7,200} = 12.97, P < 0.001$ ). Based on *post hoc* Tukey HSD tests, we found that clutch size of *Kentropyx pelviceps* (adjusted mean  $\pm$  SE:  $3.84 \pm 0.23$ ) was significantly smaller than

**Table 5** Clutch size and egg volume (in mm<sup>3</sup>) of eight species of *Kentropyx* observed in this study and obtained from the literature. Values indicate  $\bar{x} \pm SD$ , sample size (in parentheses), and range (only for clutch size)

Species	Clutch size (this study)	Egg volume (this study)	Clutch size (literature)	Source†
<i>K. altamazonica</i>	5.45 ± 1.11 (38) 3–9	713.45 ± 127.94 (14)	2,4	1
<i>K. borckiana</i>	6 (1)	—	5,9	2
<i>K. calcarata</i>	5.63 ± 1.23 (56) 3–9	921.16 ± 149.13 (16)	3,7	1,2,3,4
<i>K. paulensis</i>	3.90 ± 0.78 (19) 3–6	528.94 ± 189.10 (4)	3–5	5
<i>K. pelviceps</i>	5.52 ± 0.85 (31) 4–7	1089.39 ± 200.25 (6)	5–8	6
<i>K. striata</i>	5.84 ± 1.72 (45) 3–12	670.65 ± 135.69 (8)	3–10	1,7,8
<i>K. vanzoi</i>	3.31 ± 1.18 (13) (1–6)	510.11 (1)	—	—
<i>K. viridistriga</i>	7.33 ± 2.34 (6) (6–12)	804.06 ± 87.42 (3)	6–7	2

†1- Ávila-Pires (1995); 2- Gallagher & Dixon (1992); 3- Vitt (1991); 4- Magnusson & Lima (1984); 5- Anjos *et al.* (2002); 6- Vitt *et al.* (1995); 7- Dixon *et al.* (1975); 8- Vitt & Carvalho (1992).

*K. altamazonica* (5.70 ± 0.16), *K. calcarata* (5.02 ± 0.14), and *K. striata* (5.89 ± 0.15), whereas *K. striata* had significantly larger clutches than *K. calcarata* (Tukey HSD,  $P < 0.05$ ). In addition, clutches of *K. viridistriga* (7.67 ± 0.41) were significantly larger than all other species of *Kentropyx*. Species differ significantly in mean egg volume, independently of SVL (ANCOVA  $F_{6,44} = 6.60$ ,  $P < 0.001$ ). Based on *post hoc* Tukey HSD tests, mean egg volume of *K. striata* (adjusted mean ± SE: 671.40 ± 53.03 mm<sup>3</sup>) was significantly smaller than *K. calcarata* (928.45 ± 39.20 mm<sup>3</sup>) and *K. pelviceps* (1112.59 ± 71.29 mm<sup>3</sup>), whereas mean egg volume of *K. pelviceps* was larger than *K. altamazonica* (709.28 ± 40.61 mm<sup>3</sup>). However, there was no difference between forest and open-vegetation species in clutch size (forest: 5.5 ± 1.1; open-vegetation: 4.9 ± 1.6;  $F_{1,6} = 5.22$ ;  $P = 0.06$ ), or egg volume (forest:  $\bar{X} = 868.42 \pm 201.46$  mm<sup>3</sup>,  $n = 36$ ; open-vegetation:  $\bar{X} = 650.20 \pm 164.17$  mm<sup>3</sup>,  $n = 16$ ;  $F_{1,5} = 4.12$ ;  $P = 0.10$ ), independently of SVL.

*CPO and stearns phylogenetic-subtraction method.* Multiple linear regressions from the Stearns' phylogenetic subtraction method revealed no significant phylogenetic effects on clutch size ( $F_{4,2} = 0.645$ ,  $P = 0.683$ ) or egg volume ( $F_{4,2} = 2.003$ ,  $P = 0.359$ ) of *Kentropyx*. An ANCOVA on the regression residuals revealed no significant influence of major habitat type on clutch size ( $F_{1,4} = 0.313$ ,  $P = 0.605$ ) or egg volume ( $F_{1,4} = 0.603$ ,  $P = 0.481$ ), independently of phylogenetic structure. Moreover, SVL was significantly correlated with both clutch size ( $r = 0.768$ ,  $t = 2.683$ ,  $P = 0.044$ ) and egg volume ( $r = 0.936$ ,  $t = 5.927$ ,  $P < 0.001$ ). Monte Carlo

**Table 6** Effect of monophyletic groups and ecosystems on the reproductive features of *Kentropyx*. Clade labels according to Fig. 4

Groups	Variation	F	P
A	< 0.01	0.190	0.7692
B	< 0.01	0.122	0.7143
D	< 0.01	0.411	0.5225
E	< 0.01	0.050	0.8132
Ecosystems	< 0.01	0.122	0.7063

permutations from CPO revealed no significant effects of phylogenetic structure or habitat type on reproductive parameters of *Kentropyx* (Table 6).

## Discussion

### *Phylogenetic relationships and historical biogeography of Kentropyx*

The total evidence reconstructions, based on morphological and molecular data, supported the monophyly of the three phenetic groups of *Kentropyx* previously recognized (Gallagher 1979), both using MP and Bayesian methods. However, our results differ fundamentally from previous proposals in the placement of *K. striata* (which represents the *striata* group). According to our MP combined analysis, *K. striata* is the most basal, and not the most derived species of *Kentropyx*. Gallagher & Dixon (1992) advocated the

lower number of dorsals (because of their larger sizes) and femoral pores of *K. striata* as an adaptation for dry, open ecosystems and as a derived condition relative to the *paulensis* and *calcarata* groups, since other teiid genera do not share these character states (Gallagher & Dixon 1992). However, even if the phenetic grouping proposed previously (Gallagher & Dixon 1992) matches the phylogenetic relationships (this study), the relations among groups should not necessarily follow the evolution of a single character. The same sort of gene tree vs. species tree incongruence problems deriving from single gene phylogenies (Doyle 1997; Maddison 1997) can also occur for a single morphological character phylogeny. Furthermore, correlations between scale counts and surface area available for thermoregulation or environmental properties are not clear and straight. Controversial results indicate both positive (Soulé & Kerfoot 1972; Malhotra & Thorpe 1997; Sanders *et al.* 2004) and negative (Horton 1972; Lister 1976) correlations between number of scales (inversely proportional to their sizes) and drier environments. In addition, Gallagher & Dixon (1992) used this character evolution scenario and the current species distribution to conclude that the ancestral *Kentropyx* 'proceeded from a forest proto-*Kentropyx* stock, derived from an *Ameiva-Cnemidophorus*-like ancestor' and that Quaternary refuge events promoted the diversification of the genus, with secondary colonization of drier, open environments. In summary, previous studies addressing *Kentropyx* evolution proposed phylogenetic relationships and biogeographic scenarios for the genus without implementing rigorous phylogenetic analyses, using alternative data sets, or including any biogeographic reconstruction.

Our evolutionary scenario implies that *Kentropyx striata* was the first species to diverge in the genus, at Late Oligocene–Early Miocene, and that enlargement of dorsal scales occurred early in the evolution of the genus, with a possible reversal occurring later in the *calcarata* group. The basal divergence between *K. striata* (a Guianan Shield species) and other species of *Kentropyx* is paralleled by other vertebrate groups and concordant with a basal Brazilian/Guianan Shield split, frequently attributed to Miocene marine introgressions (Rasanen *et al.* 1995; Webb 1995; Ribas *et al.* 2005; Noonan & Wray 2006; Garda & Cannatella 2007). Most of *Kentropyx* diversification occurred at the Oligocene/Miocene, a period fundamentally relevant for the diversification of South America's fauna (Gamble *et al.* 2008).

The period of origin of *Kentropyx* (Eocene/Oligocene) was marked by savanna expansion in South America (Giugliano *et al.* 2007) and is much more ancient than the previously suggested origin and diversification during the Quaternary (Gallagher & Dixon 1992). Thus, the 'Pleistocene Refuge Hypothesis' has only limited importance for the diversification of *Kentropyx* species, being able to explain only the recent diversification of populations. This and the

DIVA results suggest that the ancestor of *Kentropyx* was not a forest-dweller as previously proposed (might be both present in the Amazon Basin or totally non-forest). Given that the close relatives of *Kentropyx* are primarily open vegetation taxa even when occurring in the Amazon Basin, an open vegetation ancestor is more plausible (Fig. 6A). Therefore, savannas were likely the centre of origin of the genus, instead of Amazonian forest, and successive Tertiary events played a significant role in the differentiation of living species. Accordingly, the distribution of species of the *calcarata* group in the Amazon Basin is better explained as a more recent dispersal, after the beginning of the marine retraction.

Both most parsimonious DIVA reconstructions required a dispersal event of *K. calcarata* into the Atlantic Forest. Faunal and floral affinities between Amazon and Atlantic forests are extensively documented (Andrade-Lima 1982; Oliveira-Filho & Ratter 1995; Silva 1995; Bates *et al.* 1998; Costa 2003). Older vicariance connections might be responsible for some of these affinities, but most might be attributed to one of the several more recent (Quaternary) forest corridors proposed, acting as dispersal routes linking these forests (Andrade-Lima 1982; Rizzini 1963, 1979; Bigarella *et al.* 1975; Oliveira-Filho & Ratter 1995). As a result, considering the recent divergence between the two forest populations of *K. calcarata* included here (3.4 Ma), the main distribution of this species in eastern Amazonia and the occurrence of Quaternary forest corridors previously connecting Amazon and Atlantic Forests, the dispersal scenario proposed by DIVA is supported.

Independent of the character partition analyzed and optimality criteria adopted, some relationships were typically recovered with high bootstrap and Bremer nodal support and posterior probabilities values, such as the sister relationship between *K. paulensis* and *Kentropyx* sp. and between these two species and *K. viridistriga*. Further, the monophyly of the *paulensis* group was well-supported, in contrast to the *calcarata* group. Genetic population studies might be useful to reveal higher levels of genetic similarity and possible gene flow among species of the *calcarata* group. The monophyly of the *paulensis* group corroborates the hypotheses that the three emergent large land blocks (Guianan Shield, Brazilian Shield, and Eastern base of the Andes) during marine introgressions in the Tertiary (Miocene) of South America would bear monophyletic taxa when compared to lowlands (Aleixo 2004; Rasanen *et al.* 1995; Webb 1995). This scenario was already corroborated from the point of view of different groups of vertebrates (Aleixo 2004; Ribas *et al.* 2005; Noonan & Wray 2006; Garda & Cannatella 2007).

In contrast to previous suggestions that *K. vanzoi* and *K. paulensis* are sister species, primarily distributed in Cerrado of Brazilian Shield (Colli 2005), our results indicate that *K. paulensis* is the sister species of *Kentropyx* sp. and is more

closely related to *K. viridistriga*, which inhabits the Chaco-Paraná depressions, than to *K. vanzoi*. The early divergence between *K. vanzoi* and the other species of the *paulensis* group might be attributed to isolation in the Parecis Plateau, an extensive sedimentary basin (Hasui & Almeida 1985; Bahia *et al.* 2006) which experienced a regional uplift during the Miocene (Costa *et al.* 1996; Westaway 2006). Further, our DIVA results indicate that the common ancestor of *K. viridistriga*, *K. paulensis*, and *Kentropyx* sp. was widely distributed in the Brazilian Shield and the Chaco-Paraná Basin, and that a later vicariance event, probably the final epeirogenic uplift of the Brazilian Shield during Middle-Late Tertiary (Colli 2005), promoted the divergence between *K. viridistriga* and the sister group, in the Pantanal and Guaporé depressions. More recently, a parapatric speciation event associated with sandy soils of the Tocantins depression might have promoted the divergence between *K. paulensis* and *Kentropyx* sp.

#### Reproduction life history evolution

Considering the direct comparisons between species, we found that clutch size and eggs volume can significantly differ between species of the same group (for instance for clutch size: *K. pelviceps* vs. other *calcarata* group species), as well as species of different groups (as *Kentropyx striata* vs. *K. calcarata*; *K. viridistriga* vs. all other species). Within the *paulensis* group the significantly lower clutch size of *Kentropyx paulensis* and *K. vanzoi*, relative to *K. viridistriga*, suggests a derived condition. This implies that low clutch size should have evolved twice within the *paulensis* group or this characteristic was secondarily lost in *K. viridistriga*, which has the greatest clutch size among all species of *Kentropyx* (Table 5).

Our results did not corroborate the hypothesis of Fitch (1982) that postulates larger clutch sizes and smaller eggs in open vegetation species and smaller clutch sizes with larger eggs in forest species, irrespective of phylogenetic structure. Thus, although forest and open vegetation species of *Kentropyx* form monophyletic groups, easily distinguished by meristic characters, such as femoral pores (Table 1), they show conservatism in life history traits. A possible explanation is that variation in reproductive parameters we studied is not affected by major habitat type where species occur. Consequently, species of *Kentropyx* did not diverge in a significant way with respect to their ancestral life history characters. Therefore, nonadaptive phylogenetic constraints and inertia seem to determine clutch size and egg volume in *Kentropyx*, instead of limitations on resource availability associated with different habitat types. Phylogenetic constraints might be recognized when a given trait was in the environment where it has originally evolved, but is under limits on the production of new phenotypic variants (Harvey & Pagel 1991; Blomberg &

Garland Jr 2002). Phylogenetic constraints (instead of environmental and climatic variables) that might limit variation in reproductive parameters of *Kentropyx* include: female body size, availability of nest sites, foraging mode, thermoregulation requirements, pelvic constraints (characterized by the inability of large eggs to pass through a small pelvic aperture), life habits (some species have semi-arboreal and semi-aquatic habits), and locomotion performance, among others (Aubret *et al.* 2005; Vitt & Congdon 1978; Vitt 1981; Vitt & Price 1982; Shine & Schwarzkopf 1992; Oufiero *et al.* 2007; Pizzato *et al.* 2007). On the other hand, phylogenetic inertia is often invoked as an alternative hypothesis to adaptation by means of natural selection, to explain lack of interspecific variation in phenotypic traits (Blomberg & Garland Jr 2002). Hence, even after the ending of selective forces that have produced/maintained them, some traits might persist within a lineage (Blomberg & Garland 2002).

Accordingly, even accounting for phylogenetic influences, the major clades of *Kentropyx* present negligible variation in their reproductive strategies. It is essential to emphasize the importance of including species historical relationships in comparative analyses of life history traits. The current features of species and populations may reflect only past adaptations of their ancestors, phylogenetic inertia, and constraints, instead of current adaptations to environmental variation. Thus, ignoring the phylogenetic context may imply ignoring the determinant aspect, as shown for *Kentropyx*.

#### Conclusions

In summary, our results show that living species of *Kentropyx* form three monophyletic groups, which correspond to the phenetic grouping proposed earlier: *calcarata*, *paulensis* and *striata*. However, relationships among the groups differ from previous suggestions, with *K. striata* being the most basal species. The origin of the genus date back to the Tertiary (Eocene/Oligocene) and the 'Pleistocene Refuge Hypothesis' cannot account for the diversification of *Kentropyx*, and can only be associated with more recent divergence among populations. Ancestors of the genus were not restricted to forests as previously suggested and could be either present or absent from the Amazon Basin. We argue that a savanna ancestor is more likely and that the historical events which promoted the diversification of the genus include: (i) isolation of Brazilian/Guianan Shields attributed to Miocene marine introgressions, corresponding to the basal divergent between *K. striata* (a Guiana Shield species) and other *Kentropyx* species, specially the monophyletic *paulensis* group in the Brazilian Shield; (ii) distribution of *calcarata* species group in Amazon Basin possibly due to dispersion after the marine retraction; (iii) distribution of *K. calcarata* in Atlantic forest due to more recent (Quaternary) forest corridors acting as dispersion routes linking this

forests with the Amazon; (iv) differentiation of *K. vanzo* from other species of the *paulensis* group occurring during the Miocene, coinciding with the isolation of the Parecis Plateau; (v) final epeirogenic uplift of the Brazilian Shield during the Late Tertiary, driving the differentiation of *K. viridistriga* in the Pantanal and Guaporé depressions and (vi) divergence between *K. paulensis* and *Kentropyx* sp. due to parapatric speciation in the Tocantins depression. SPSM and CPO showed that variation in reproductive parameters was not determined by the major habitat type where species occur, but may reflect past adaptations and phylogenetic inertia, essential aspects of life history evolution for *Kentropyx*.

### Acknowledgements

We thank to L.J. Vitt for making available his data on the reproduction of some species of *Kentropyx*. We also thank G.H.C. Vieira for comments on a previous version of the manuscript; R. Teixeira and D.O. Mesquita for sharing their experience on meristic data collecting and analyses; C. Nogueira for providing material for the study and helpful comments on the work; A. A. Garda for help with the biogeographic reconstruction figures. We also thank Eric Taylor, Tiffany Doan and an anonymous reviewer for helpful comments on the manuscript. We also acknowledge the curators and collection managers of the following museums for the support and specimen loans: Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília; Field Museum of Natural History; Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia; Natural History Museum, University of Kansas; Museum of Vertebrate Zoology; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; and Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History. This work was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq, through student fellowships to F.P.W. and L.G.G. and research fellowships to G.R.C. and R.G.C. and by Fundação de Empreendimentos Científicos e Tecnológicos-Finatec.

### References

- Aleixo A (2004) Historical diversification of a *terra-firme* forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution*, **58**, 1303–1317.
- Almeida FFM, Neves BBB, Carneiro CDR (2000) The origin and evolution of the South American Platform. *Earth Science Reviews*, **50**, 7–111.
- Altekar G, Dwarkadas S, Huelsenbeck JP, Ronquist F (2004) Parallel Metropolis coupled Markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference. *Bioinformatics*, **20**, 407–415.
- Andrade-Lima D (1982) Present-day forest refuges in northeastern Brazil. In: *Biological Diversification in the Tropics* (eds Prance GT), pp. 245–251. Columbia University Press, New York.
- Anjos LA, Kiefer MC, Sawaya RJ (2002) Note on reproduction of *Kentropyx paulensis* (Sauria: Teiidae). *Herpetological Review*, **33**, 52–52.
- Aubret F, Bonnet X, Shine R, Maumelat S (2005) Swimming and pregnancy in tiger snakes, *Notechis scutatus*. *Amphibia-Reptilia*, **26**, 396–400.
- Ávila-Pires TCS (1995) Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandlungen, Leiden*, **1995**, 3–706.
- Bahia RBC, Martins-Neto MA, Barbosa MSC, Pedreira AJ (2006) Revisão estratigráfica da Bacia dos Parecis — Amazônia. *Revista Brasileira de Geociências*, **36**, 692–703.
- Bates JM, Hackett SJ, Cracraft J (1998) Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of passerine birds. *Journal of Biogeography*, **25**, 783–793.
- Bigarella JJ, Andrade-Lima D, Riels PJ (1975) Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **47**, 411–464.
- Blomberg SP, Garland T Jr (2002) Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 899–910.
- Bremer K (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, **10**, 295–304.
- Brown GP, Shine R (2006) Why do most tropical animals reproduce seasonally? Testing hypothesis on an Australian snake. *Ecology*, **87**, 133–143.
- Cole CJ, Dessauer HC, Townsend CR, Arnold MG (1995) *Kentropyx borckiana* (Squamata: Teiidae): a unisexual lizard of hybrid origin in the Guiana region, South America. *American Museum Novitates*, **3145**, 1–23.
- Colli GR (2005) As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado. In: *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação* (eds Scariot A, Sousa-Silva JC, Felfili JM), pp. 249–264. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, Distrito Federal.
- Costa LP (2003) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, **30**, 71–86.
- Costa JBS, Bemerguy RL, Hasui Y *et al.* (1996) Neotectônica da Região Amazônica: aspectos tectônicos, geomorfológicos e deposicionais. *Geonomos, Revista de Geociências, Belo Horizonte*, **4**, 23–44.
- De Marco V (1989) Annual variation in the seasonal shift in egg size and clutch size in *Sceloporus woodi*. *Oecologia*, **80**, 525–532.
- Dixon JR, Staton MA, Hendricks FS (1975) Incubation of *Kentropyx striatus* eggs. *Journal of Herpetology*, **9**, 363–364.
- Doyle JJ (1997) Trees within trees: genes and species, molecules and morphology. *Systematic Biology*, **46**, 537–553.
- Dunham AE, Miles DB (1985) Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *The American Naturalist*, **126**, 231–257.
- Felsenstein J (1985a) Confidence-limits on phylogenies — an approach using the bootstrap. *Evolution*, **39**, 783–791.
- Felsenstein J (1985b) Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, **125**, 1–15.
- Fitch HS (1970) Reproductive cycles in lizards and snakes. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas*, **52**, 1–247.
- Fitch HS (1982) Reproductive cycles in tropical reptiles. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, **96**, 1–53.
- Fitch HS (1985) Variation in clutch and litter size in New World reptiles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas*, **76**, 1–76.
- Frost DR, Wright JW (1988) The taxonomy of uniparental species, with special reference to parthenogenetic *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae). *Systematic Zoology*, **37**, 200–209.
- Gallagher DSJ (1979) *A systematic revision of the South American lizard genus Kentropyx (Sauria: Teiidae)* PhD Dissertation, Texas A&M University, College Station, Texas.

- Gallagher DS, Dixon JR (1992) Taxonomic revision of the South American lizard genus *Kentropyx* Spix (Sauria, Teiidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze naturali – Torino*, **10**, 125–171.
- Gallagher DSJ, Dixon JR, Schmidly DJ (1986) Geographic variation in the *Kentropyx calcarata* species group (Sauria: Teiidae): a possible example of morphological character displacement. *Journal of Herpetology*, **20**, 179–189.
- Gamble T, Simons AM, Colli GR, Vitt LJ (2008) Tertiary climate change and the diversification of the Amazonian gecko genus *Gonatodes* (Sphaerodactylidae, Squamata). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **46**, 269–277.
- Garda AA, Cannatella DC (2007) Phylogeny and biogeography of paradoxical frogs (Anura, Hylidae, Pseudae) inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **44**, 104–114.
- Giannini NP (2003) Canonical phylogenetic ordination. *Systematic Biology*, **52**, 684–695.
- Giribet G, Wheeler WC (1999) On gaps. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **13**, 132–143.
- Giugliano LG, Collevatti RG, Colli GR (2007) Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **45**, 168–179.
- Gorman GC (1970) Chromosome and the systematics of the family Teiidae (Sauria, Reptilia). *Copeia*, **2**, 230–245.
- Haffer J (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, **168**, 131–137.
- Haffer J (1982) General aspects of the refuge theory. In: *Biological Diversification in the Tropics* (ed. Prance GT), p. 714. Columbia University Press, New York.
- Hall TA (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41**, 95–98.
- Harvey PH, Pagel MD (1991) *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hasui Y, Almeida FFM (1985) The central Brazil Shield reviewed. *Episodes*, **8**, 29–37.
- Horton DR (1972) Lizards scales and adaptation. *Systematic Zoology*, **21**, 441–443.
- Huelsensbeck JP, Ronquist F (2001) MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, **17**, 754–755.
- Kishino H, Thorne JL, Bruno WJ (2001) Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. *Molecular Biology and Evolution*, **18**, 352–361.
- Lister BC (1976) The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards II: evolutionary components. *Evolution*, **30**, 677–692.
- Maddison WP (1997) Gene trees in species tree. *Systematic Biology*, **46**, 523–536.
- Maddison WP, Maddison DR (1999) *MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Magnusson WE (1987) Reproductive cycles of teiid lizards in Amazonian savanna. *Journal of Herpetology*, **21**, 307–316.
- Magnusson WE, Lima AP (1984) Perennial communal nesting by *Kentropyx calcaratus*. *Journal of Herpetology*, **18**, 73–75.
- Malhotra A, Thorpe RS (1997) Microgeographic variation in scalation of *Anolis oculatus* (Dominica, West Indies): a multivariate analysis. *Herpetologica*, **53**, 49–62.
- Nogueira CC (2006) *Diversidade e padrões de distribuição da fauna de lagartos do cerrado* (Doctorate Dissertation), Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Noonan BP, Wray KP (2006) Neotropical diversification: the effects of a complex history on diversity within the poison frog genus *Dendrobates*. *Journal of Biogeography*, **33**, 1007–1020.
- Oliveira PS, Marquis RJ (2002) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, **52**, 141–194.
- Oufiero CE, Smith AJ, Angilletta MJ Jr (2007) The importance of energetic versus pelvic constraints on reproductive allocation by the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, **91**, 513–521.
- Pizzato L, Almeida-Santos SM, Shine R (2007) Life-history adaptations to arboreality in snakes. *Ecology*, **88**, 359–366.
- Posada D, Crandall KA (1998) ModelTest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, **14**, 817–818.
- Pough FH, Andrews RM, Cadle JE *et al.* (1998) *Herpetology*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Presch WF Jr (1974) Evolutionary relationships and biogeography of the macroteiid lizards (Family Teiidae, Subfamily Teiinae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, **73**, 23–32.
- R DCT (2008) R: a language and environment for statistical computing. Available at <http://www.R-project.org>. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rambaut A, Drummond AJ (2007) *Tracer Analysis Tool Version 1.4*. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>. University of Oxford, Oxford, UK.
- Rasanen ME, Linna AM, Santos JCR, Negri FR (1995) Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, **269**, 386–390.
- Reeder TW (1995) Phylogenetic relationships among phrynosomatid lizards as inferred from mitochondrial ribosomal DNA sequences: substitutional bias and informational contents of transitions relative to transversions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **4**, 203–222.
- Reeder TW, Cole CJ, Dessauer HC (2002) Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates*, **3365**, 1–61.
- Ribas CC, Gaban-Kima R, Miyaki CY, Cracraft J (2005) Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves: Psittacidae). *Journal of Biogeography*, **32**, 1409–1427.
- Rizzini CT (1963) Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia*, **25**, 1–64.
- Rizzini CT (1979) *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Roff DA (1992) *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman & Hall, London.
- Ronquist F (1997) Dispersal–vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, **46**, 195–203.
- Sanders KL, Malhotra A, Thorpe RS (2004) Ecological diversification in a group of Indomalayan pitvipers (*Trimeresurus*): convergence in taxonomically important traits has implications for species identification. *Journal of Evolutionary Biology*, **17**, 721–731.
- Shine R, Schwarzkopf L (1992) The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution*, **46**, 62–75.

- Silva JMC (1995) Birds of the Cerrado region, South America. *Steenstrupia*, **21**, 69–92.
- Soulé M, Kerfoot WC (1972) On the climatic determination of scale size in a lizard. *Systematic Zoology*, **21**, 97–105.
- Stearns SC (1983) The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in mammals. *Oikos*, **41**, 173–187.
- Stearns SC (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, **3**, 259–268.
- Swofford DL (1999) *PAUP\* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\* and Other Methods)*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tamura K, Nei M (1993) Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, **10**, 512–526.
- Teixeira RD (2003) *Análise filogenética da família Teiidae (Squamata, Reptilia), a ultra-estrutura de espermatozóide e a sua utilidade filogenética*. Unpublished Doctorate Dissertation. PhD Thesis, Departamento de Biologia Celular, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil.
- Ter Braak CJF (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67**, 1167–1179.
- Ter Braak CJF, Smilauer P (2002) *Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Thiele K (1993) The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, **9**, 275–304.
- Thorne JL, Kishino H (2002) Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. *Systematic Biology*, **51**, 689–702.
- Thorne JL, Kishino H, Painter IS (1998) Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution. *Molecular Biology and Evolution*, **15**, 1647–1657.
- Vanzolini PE, Valencia J (1965) The genus *Dracaena*, with a brief consideration of macroteiid relationships (Sauria, Teiidae). *Arquivos de Zoologia de São Paulo*, **13**, 7–46.
- Vitt LJ (1981) Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *The American Naturalist*, **117**, 506–514.
- Vitt LJ (1991) Ecology and life-history of the widely foraging lizard *Kentropyx calcarata* (Teiidae) in Amazonian Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, **69**, 2791–2799.
- Vitt LJ, Caldwell JP (1993) Ecological observations on Cerrado lizards in Rondônia, Brazil. *Journal of Herpetology*, **27**, 46–52.
- Vitt LJ, Carvalho CM (1992) Life in the trees: the ecology and life-history of *Kentropyx striatus* (Teiidae) in the Lavrado area of Roraima, Brazil, with comments on tropical teiid life histories. *Canadian Journal of Zoology*, **70**, 1995–2006.
- Vitt LJ, Congdon JD (1978) Body shape, reproductive effort and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *The American Naturalist*, **112**, 595–608.
- Vitt LJ, Price HJ (1982) Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*, **38**, 237–255.
- Vitt LJ, Zani PA, Caldwell JP, Carrillo EO (1995) Ecology of the lizard *Kentropyx pelviceps* (Sauria: Teiidae) in lowland rain forest of Ecuador. *Canadian Journal of Zoology*, **73**, 691–703.
- Webb SD (1995) Biological implications of the Middle Miocene Amazon seaway. *Science*, **269**, 361–362.
- Westaway R (2006) Late Cenozoic sedimentary sequences in Acre state, southwestern Amazonia: fluvial or tidal? Deductions from IGCP 449 fieldtrip. *Journal of South American Earth Sciences*, **21**, 120–134.
- Wheeler WC, Gladstein DS (1994) MALIGN: a multiple sequence alignment program. *Journal of Heredity*, **85**, 417–418.
- Wiens JJ (1995) Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology*, **44**, 482–500.
- Wiens JJ (2001) Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology*, **50**, 689–699.
- Zug GR, Vitt LJ, Caldwell JP (2001) *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*, 2nd edn. Academic Press, San Diego, California.

---

Fernanda P. Werneck is a Brazilian PhD student at Brigham Young University currently working on the phylogeography, niche modelling, and conservation genetics of lizards from Seasonally Dry Tropical Forests of South America. Her main research interests are biodiversity, phylogeography and biogeography of Neotropical herpetofauna. Lilian G. Giugliano is a PhD student at Universidade de Brasília focusing cnemidophorines phylogenetic relationships and evolution based on molecular and morphological data. Dr Rosane Garcia Collevatti is a geneticist who is interested in understanding population genetics and phylogeny of tropical species. Dr Guarino R. Colli is a professor in the Department of Zoology at the University of Brasília, with major research interests on the ecology, biogeography, and systematics of the Cerrado herpetofauna.

---

## Appendix I

### *Specimens examined*

The specimens are referred by their individual catalogue numbers, and initials for their respective collections are as follows: CHUNB (Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília); FMNH (Field Museum of Natural History), INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), KU (Natural History Museum, University of Kansas); MVZ (Museum of Vertebrate Zoology); MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo).

*Kentropyx altamazonica* (235): CHUNB: 7505, 7507, 7508, 9816, 9821–9823, 9829, 9836, 11410–11431, 12775, 12776, 12778, 13327–13331, 13620, 18163–18210, 18212–18217, 22258, 22287, 22327. FMNH: 168016–168021, 168023, 168025, 168064–168066, 168069, 168071, 168075, 168131, 168175, 168177, 168225, 168230, 168232, 168235–168238, 168244, 168247, 168248, 168259, 168275, 168286, 168287, 168290, 168331, 168333–168336, 168338, 168343, 168345–168347, 168356, 168358, 168385–168388, 168390, 168393, 168395, 168397–168399, 168401, 168402, 168414, 168421, 168447, 168451, 168453, 168455, 168458, 208464, 218566, 229382, 229384. INPA: 491, 1466–1470, 1476–1479, 1490, 1494–1497, 1506–1509, 9480, 9481, 9483, 9492, 9493, 9496, 9498, 9499, 9676. KU: 205009, 205015, 209211–209214. MVZ: 163086–163088, 163090–163101, 163103–163113, 174856–174863. MZUSP: 52414, 60800, 70280.

*Kentropyx borckiana* (4): MZUSP: 51627–51630.

*Kentropyx calcarata* (231): CHUNB: 1653, 1654, 1656, 5215, 5225–5236, 7360–7362, 7500–7504, 7506, 7509, 9819, 9838, 11295, 11296, 12360, 12504, 12505, 13623, 13624, 13876–13878, 14095, 14096, 15131, 15137, 16145, 16959, 16960, 22239–22250, 22252–22257, 22259, 22260, 22281–22317, 22319–22326, 23822, 24653, 28972, 28994, 29046–29048, 29275. FMNH: 128956, 128958, 128961, 128965–128970, 134728. INPA: 62, 65, 68, 71, 74, 77, 78, 82, 131, 179, 194, 195, 225, 226, 814, 858, 859, 912, 919–923, 1083, 1128, 1274, 1275, 1309, 1310, 1480, 9023, 9591–9593, 9742, 10513, 11500, 11534, 11541, 11551. KU: 69806–69808, 97864, 124630, 127241–127244, 167544–167548. MZUSP: 885, 56785, 60795–60799, 60801, 67728, 68980–68982, 72655, 72658, 72840–72843, 72937–72949, 73280–73298.

*Kentropyx paulensis* (96): CHUNB: 1657, 5216, 8216, 9431, 9534, 11562–11566, 11568, 13628, 21755, 21756, 21758, 24529, 24541, 24549, 25672–25689, 26030–26033, 26512, 28010–28026, 30887. MZUSP: 10, 402, 629, 970, 986, 999, 1027, 2550, 2622, 4789–4792, 4794, 4795–4797, 4800–4804, 4850, 9944, 21464, 28427, 30716, 78162, 78163, 79655, 83204–83207, 87666, 93411.

*Kentropyx pelviceps* (156): INPA: 2183, 2184, 9413, 9482, 9484–9490, 9494, 9497, 9594, 9674, 9675, 9677, 9678, 10388, 10440, 11542. KU: 98948, 98949, 105376, 105377, 105379, 109713–109746, 122181–122188, 126793–126800, 144379, 147186, 148194–148204, 175341, 205007, 205008, 205010, 205012, 205013. MVZ: 163114–163138, 173758, 174869–174876, 174878, 174879, 174881, 174883, 174886, 174887, 174889, 174890, 175782, 199526. MZUSP: 12995, 32343, 32346, 32347, 32484, 41524, 41525, 41777, 42114, 42115, 42394–42396, 42399, 72652, 72653, 72656.

*Kentropyx striata* (219): CHUNB: 1197–1199, 1280–1292, 1300–1317, 1607–1652, 5217–5222, 5237–5243, 14093, 14094, 30825–30833. INPA: 1283, 1284, 10448–10464. MVZ: 84048–84050. MZUSP: 2158, 2977, 3000, 7145, 7214, 7215, 7217–7243, 7246–7248, 7730, 7735, 13525, 15074, 15368–15372, 16593, 16594, 18586, 18587, 23610, 35403, 66702–66704, 66849–66858, 66860–66878, 66985, 66997, 69085–69091, 72659.

*Kentropyx vanzoi* (160): CHUNB: 9824, 11591–11650, 12274–12280, 14057, 25289, 25290. MZUSP: 783, 801, 806–811, 834–838, 881, 898, 921–923, 941, 942, 64556–64570, 64572–64578, 64581–64605, 74988, 74989, 81614–81828, 88197, 88408–88410, 93410.

*Kentropyx viridistriga* (21): CHUNB: 29198, 29279. MVZ: 127394–127407. MZUSP: 45906, 45927, 57855, 57856, 74987.

*Kentropx* sp. (21): CHUNB 9996 10008 10009 10042 10043 10053 10070 10109 10160 10221 10225 10232–10235 10299 10407 10408 10448 10462 10497.

*Ameiva ameiva* (42): CHUNB: 00868–00877, 00920–00930, 00941–00950, 01553–01559, 01603–01606.

*Cnemidophorus gramivagus* (64): CHUNB: 3501–3508, 3511, 3513–3515, 3517, 3519, 3520–3522, 3525–3527, 3529–3533, 3535–3545, 3547–3553, 3555–3564, 3509, 3510, 3512, 3516, 3518, 3523, 3524, 3528, 3534, 3554, 7944.

## Appendix II

### *Morphological data description*

From each specimen, we recorded the following quantitative meristic characters: supralabials (number of enlarged scales along the upper jaw, total on both sides), infralabials (number of enlarged scales along the lower jaw, total on both sides), gular folds (number of folds in the gular region), collar scales (number of enlarged scales present in the gular fold), supraoculars (number of supraocular scales on left side), parietals (number of parietal scales, including the interparietal scale), postparietals (number of postparietal scales contacting the interparietal scale, granular scales



were included when present), dorsals (counted along the midline, from occiput to first transverse row of scales around tail), scales around mid-body (counted midway between fore- and hindlimbs, excluding ventrals), transverse rows of ventrals (counted along the midline, from gular fold to anterior margin of hindlimbs), ventrals in one transverse row (counted midway between fore- and hindlimbs), femoral pores (total number on both sides), prefemorals (number of enlarged scales on anterior aspect of thigh, counted midway between the hip and the knee, on a row from femoral pores to granules on dorsal aspect of thigh), prefemoral rows (counted from hip to knee), infratibial rows (number of enlarged scales on longitudinal row from knee to base of first metatarsal), preanals (number of enlarged scales on preanal plate, from level of medialmost femoral pores to vent), fourth finger lamellae (counted under the finger), fourth toe lamellae (counted under the toe), scales around tail (counted on 15th transverse row).

We recorded the following qualitative characters, with no intraspecific variation (polymorphism): granular scales between chinshields and infralabials (absent or present), contact between supraciliaries and supraoculars (absent or present), precloacal spur in males (absent or present), keeled ventrals (absent or present), and dorsal scales of tail (smooth or keeled). Finally, we also scored the following qualitative characters, with intraspecific variation (polymorphism):

shape of frontonasal (hexagonal or pentagonal); degree of contact between first pair of chinshields (no contact; contact smaller than half of their lengths or contact greater than half of their lengths); degree of contact between supraoculars and medial head scales (supraoculars contacting prefrontal, frontal, frontoparietals and parietals; supraoculars contacting prefrontal, frontal and frontoparietals; supraoculars contacting prefrontal and frontoparietal; no contact between supraoculars and medial head scales); shape of posterior margin of interparietal (flat, angular or rounded); condition of dorsals (granular dorsal and lateral scales, with a clear distinction between dorsals and keeled plate-like supracaudals; granular dorsal and lateral scales, gradually enlarging to the tail, where dorsal and supracaudals are almost indistinct; rows of enlarged plate-like dorsal and granular lateral scales); hindlimb spots (absent or present), lateral spots (absent or present) and pattern of stripes and fields. Fields are delimited by stripes, and we considered the following states: absent (when stripes that delimit field are absent), dark, spotted, or light. The fields we scored were: vertebral fields (middorsal between paravertebral and vertebral stripes); dorsolateral fields (between paravertebral and dorsolateral stripes); upper lateral fields (between dorsolateral and upper lateral stripes); and lower lateral fields (between lateral stripes and ventral scales).



### ANEXO III

Espécimes examinados para a obtenção dos caracteres morfológicos do Capítulo II

Os espécimes são indicados pelo seu número de tombo e as iniciais de suas respectivas coleções de origem de acordo com o descrito a seguir: CHUNB (Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília); FMNH (Field Museum of Natural History), KU (Natural History Museum, University of Kansas); MVZ (Museum of Vertebrate Zoology); MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo).

*Kentropyx altamazonica* (204): CHUNB: 7505, 7507, 7508, 9816, 9821-9823, 9829, 9836, 11410-11431, 12775, 12776, 12778, 13327-13331, 18163-18210, 18212-18217, 22258, 22287, 22327. FMNH: 168016-168021, 168023, 168025, 168064-168066, 168069, 168071, 168075, 168131, 168175, 168177, 168225, 168230, 168232, 168235-168238, 168244, 168247, 168248, 168259, 168275, 168286, 168287, 168290, 168331, 168333-168336, 168338, 168343, 168345-168347, 168356, 168358, 168385-168388, 168390, 168393, 168395, 168397-168399, 168401, 168402, 168414, 168421, 168447, 168451, 168453, 168455, 168458, 208464, 218566, 229382, 229384. 205009. KU: 205015, 209211-209214. MVZ: 163086-163088, 163090-163101, 163103-163113, 174856-174863.

*Kentropyx calcarata* (141): CHUNB: 1653, 1654, 1656, 5215, 5225-5236, 7360-7362, 7500-7504, 7506, 7509, 9819, 9838, 11295, 11296, 12360, 12504, 12505, 13623, 13624, 13876-13878, 14095, 14096, 15131, 15137, 16145, 16959, 16960, 22239-22250, 22252-22257, 22259, 22260, 22281-22317, 22319-22326, 23822, 24653, 28972, 28994, 29046-29048, 29275. FMNH: 128956, 128958, 128961, 128965-128970, 134728. KU: 69806-69808, 97864, 124630, 127241-127244, 167544-167548.

*Kentropyx paulensis* (75): CHUNB: 1657, 5216, 8216, 9431, 9534, 11562-11566, 11568, 13628, 21755, 21756, 21758, 24529, 24541, 24549, 25672-25689, 26030-26033, 26512, 28010-28026, 30887. MZUSP: 2622, 4790-4792, 4795-4797, 4800-4804, 21464, 28427, 78162, 79655, 87666.

*Kentropyx pelviceps* (130): KU: 98948, 98949, 105376, 105377, 105379, 109713-109746, 122181-122188, 126793-126800, 144379, 147186, 148194-148204, 175341, 205007, 205008, 205010, 205012, 205013. MVZ: 163114-163138, 173758, 174869-174876, 174878, 174879, 174881, 174883, 174886, 174887, 174889, 174890, 175782, 199526. MZUSP: 32343, 32346, 32347, 32484, 41524, 41525, 42114, 42115, 42399, 72652, 72653, 72656.

*Kentropyx striata* (150): CHUNB: 1197-1199, 1280-1292, 1300-1317, 1607-1652, 5217-5222, 5237-5243, 14093, 14094, 30825-30833. MVZ: 84048-84050. MZUSP: 2158, 2977, 3000, 7145, 7214, 7215, 7233-7243, 7246-7248, 15074, 18586, 18587, 35403, 66702-66704, 66855, 66860-66866, 66985, 69085-69091.

*Kentropyx vanzoi* (86): CHUNB: 9824, 11591-11650, 12274-12280, 14057, 25289, 25290. MZUSP: 81614-81828.

*Kentropyx viridistriga* (14): MVZ: 127394-127407.

*Kentropx* sp. (21): CHUNB 9996 10008 10009 10042 10043 10053 10070 10109 10160 10221 10225 10232 10233 10234 10235 10299 10407 10408 10448 10462 10497.

*Ameiva Ameiva* (42). CHUNB: 00868-00877, 00920-00930, 00941-00950, 01553-01559,  
01603-01606.

*Cnemidophorus gramivagus* (64). CHUNB: 3501-3508, 3511, 3513-3515, 3517, 3519, 3520-  
3522, 3525-3527, 3529-3533, 3535-3545, 3547-3553, 3555-3564, 3509, 3510, 3512, 3516,  
3518, 3523, 3524, 3528, 3534, 3554, 7944.



#### ANEXO IV

*Cnemidophorus jalapensis* sp. nov. (manuscrito submetido e aceito para publicação no periódico Herpetologica 2009).





1 A NEW SPECIES OF *CNEMIDOPHORUS* FROM THE JALAPÃO REGION, IN THE  
2 CENTRAL BRAZILIAN CERRADO

3  
4 GUARINO R. COLLI<sup>1,3</sup>, LILIAN G. GIUGLIANO<sup>1</sup>, DANIEL O. MESQUITA<sup>2</sup>, AND FREDERICO G. R.  
5 FRANÇA<sup>1</sup>

6  
7 <sup>1</sup>*Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, 70910-900 Brasília, DF, Brazil*

8 <sup>2</sup>*Departamento de Engenharia e Meio Ambiente, Campus IV Litoral Norte, Universidade*  
9 *Federal da Paraíba, 58297-000 - Rio Tinto, PB, Brazil*

10  
11 <sup>3</sup>CORRESPONDENCE: e-mail, [gcolli@unb.br](mailto:gcolli@unb.br)

12  
13 ABSTRACT: The Cerrado is one of the richest tropical savannas and is considered a  
14 biodiversity “hotspot”. It is estimated that, at the current rate of loss, the ecosystem will  
15 disappear by the year 2030. The number of new species being discovered in Cerrado has  
16 increased linearly, especially over the last 50 years. We describe a new species of  
17 *Cnemidophorus* from the Jalapão region, in the northern Cerrado biome, Brazil. Linear  
18 discriminant analyses and a naïve Bayesian model indicated that a combination of meristic  
19 counts (femoral pores, scales around tail, prefemorals, dorsals, and supralabials) and categorical  
20 variables derived from pholidosis and coloration clearly distinguish the new species from its  
21 congeners. The new species is apparently parapatric with *C. mumbuca*, the two species occurring  
22 on opposite banks of the Novo River. The two species are ecologically and morphologically  
23 similar, sharing a small body size, a fixed clutch size of a single egg, and a small number of

24 femoral pores. The new species is apparently endemic to the Jalapão region, in the northern  
25 portion of the Cerrado biome. Its small size and restricted geographic range are consistent with  
26 findings from Cerrado anurans that undescribed species tend to be small and have reduced  
27 ranges. These results highlight the urgency of biotic surveys in Cerrado in face of its accelerated  
28 pace of destruction.

29

30 *Keywords: Cnemidophorus, Brazil, Cerrado, Conservation, Lizards, Teiidae,*

31

32 THE CERRADO biome originally covered approximately 2,000,000 km<sup>2</sup> and is the  
33 largest woodland-savanna region in South America (Ab'Saber, 1977; Da Silva and Bates, 2002;  
34 Eiten, 1972; Oliveira and Marquis, 2002; Ratter et al., 1978). While conservation agencies are  
35 primarily concerned with the Amazon and Atlantic Forests, more than half of the Cerrado's  
36 original expanse has been converted to agriculture usage during the last 35 years (Marris, 2005).  
37 With less than 5% of the Cerrado being conserved in protected areas (Fonseca et al., 2004), it is  
38 estimated that, at the current rate of loss, the ecosystem will disappear by the year 2030  
39 (Machado et al., 2004).

40 The Cerrado is one of the richest tropical savannas and has high levels of endemism  
41 (Oliveira and Marquis, 2002). Given its uncommon rates of habitat loss and exceptional levels of  
42 endemism, the Cerrado is considered a biodiversity "hotspot" (Mittermeier et al., 2004; Myers et  
43 al., 2000). Earlier papers depicted the Cerrado herpetofauna as species-poor, of low endemism,  
44 and sharing a recent evolutionary history with the Caatinga of northeastern Brazil (Vanzolini,  
45 1976, 1988; Vitt, 1991; Vitt and Caldwell, 1993). Recent studies, on the contrary, indicate high  
46 levels of richness and endemism of the Cerrado herpetofauna, both at the regional and local

47 levels (Colli et al., 2002; Nogueira et al., 2005), and closer historical affinities with open  
48 vegetation provinces of meridional South America (Colli, 2005).

49         The number of new species being discovered in Cerrado has increased linearly, especially  
50 over the last 50 years, and description dates are negatively correlated with body size and  
51 geographical range size, such that species yet to be discovered tend to be small-bodied and with  
52 narrow distributions (Diniz-Filho et al., 2005). In addition, recent discoveries tend to occur in  
53 more densely populated regions, which are better surveyed for overall biodiversity. In contrast,  
54 less populated regions, especially in the northern Cerrado, are currently occupied by widely  
55 distributed species that were described earlier, usually elsewhere in South America (Diniz-Filho  
56 et al., 2005). Costa et al. (2007) predicted that the northern portion of Cerrado, including the  
57 Brazilian states of Maranhão, Piauí, and Tocantins, would bear a high richness of squamates.

58         Currently, there are 21 described species in the lizard genus *Cnemidophorus* (*sensu*  
59 Reeder et al. 2002), which can be arranged into four species complexes: *lemniscatus*, *ocellifer*,  
60 *lacertoides*, and *longicaudus*. The *lemniscatus* complex is found in open areas of Amazonia and  
61 comprises three bisexual (*C. lemniscatus* Linnaeus 1758, *C. gramivagus* McCrystal and Dixon  
62 1987, and *C. arenivagus* Markezich 1997) and two parthenogenetic species (*C. cryptus* Cole and  
63 Dessauer 1993 and *C. pseudolemniscatus* Cole and Dessauer 1993). Four species of  
64 *Cnemidophorus* occur in the Lesser Antilles near Venezuela (*C. murinus* Laurenti 1768, *C.*  
65 *arubensis* Lidth de Jeude 1887, *C. vanzoi* Baskin e Williams 1966, and *C. nigricolor* Peters  
66 1873), being apparently related to the *lemniscatus* complex (Sites et al. 1990, Reeder et al. 2002).  
67 The *ocellifer* complex comprises six species, including the widespread *C. ocellifer* Spix 1825,  
68 which ranges from the Brazilian northeast to Argentina (Vanzolini et al. 1980, Tio Vallejo and  
69 Mirea 1984), and five other species with small ranges in Brazil, *C. nativo* Rocha et al. 1997, *C.*

70 *littoralis* Rocha et al. 2000, *C. abaetensis* Dias et al. 2002, *C. mumbuca* Colli et al. 2003a, and *C.*  
71 *parecis* Colli et al. 2003b, found, respectively, at Linhares (Espírito Santo state), Barra de Maricá  
72 (Rio de Janeiro), Salvador (Bahia), Mateiros (Tocantins), and Vilhena (Rondônia). Among them,  
73 only *C. nativo* is unisexual (Rocha et al. 1997). The *lacertoides* complex, regarded as *lacertoides*  
74 group by Cei (1993), comprises four species: *C. lacertoides* Duméril and Bibron 1839, from  
75 Argentina, Uruguay, and southern Brazil (Peters and Donoso-Barros 1970); *C. vacariensis*  
76 Feltrim and Lema 2000, from Rio Grande do Sul state, Brazil (Stahnke et al. 2006); *C. leachei*  
77 Peracca 1897, from the Jujuy province of Argentina (Cei and Scrocchi 1991); and *C. serranus*  
78 Cei and Martori 1991, from Córdoba, Argentina. Finally, the *longicaudus* complex includes two  
79 species, *C. longicaudus* Bell 1843 and *C. tergoaevigatus* Cabrera 2004, the southernmost  
80 members of the genus, being restricted almost exclusively to the Monte Desert region of  
81 southern and western Argentina (Cabrera 2004, Yoke et al. 2006). As a result of a series of  
82 herpetological surveys in the Jalapão region, Tocantins state, in northern Cerrado, we discovered  
83 an undescribed species of *Cnemidophorus*, apparently closely related to *C. mumbuca* that  
84 inhabits the same region (Colli et al., 2003b), which we herein describe.

85

86

#### MATERIALS AND METHODS

87 We collected lizards with shotguns, rubber bands, and pitfall traps with drift fences in  
88 December 1999 and June 2003 in the Jalapão region, in the municipality of Ponte Alta do  
89 Tocantins, close to the city of Mateiros (10° 32' 46.69" S, 46° 25' 13.20" W), Tocantins state,  
90 Brazil (Fig. 1). The vegetation in the study area consists of an open and low cerrado (“cerrado  
91 ralo”) on sandy soils. For a detailed description of the study site see Colli et al. (2003b), Vitt et  
92 al. (2007), and Mesquita et al. (2006).

93 We took the following measurements from each lizard: body mass (with Pesola™ spring  
94 scales, to the next 0.1 g); snout-vent and tail length (with a metal ruler, to the next 1 mm); body  
95 width and height (these and the following measurements with Mitutoyo™ digital calipers, to the  
96 next 0.01 mm); head width, height, and length; and forelimb and hindlimb length. From a total of  
97 510 measurements we recorded (10 measurements recorded on each of 51 lizards), 33 were  
98 missing observations (6.47%), which resulted from damage caused by collecting with dust shot.  
99 In multivariate analyses, a missing observation of a single variable results in dropping the whole  
100 case (i.e., individual lizard). To avoid simply deleting entire rows of data, which results in loss of  
101 information, missing observations can be estimated using imputation, maximum likelihood, or a  
102 combination of the two methods (Tabachnick and Fidell, 2001; Quinn and Keough, 2002). We  
103 replaced missing observations using multiple imputation based on additive regression,  
104 bootstrapping, and predictive mean matching (Rubin, 1996; Van Buuren et al., 2006)  
105 implemented with the “aregImpute” command of the Hmisc package of R v. 2.7.0 (R  
106 Development Core Team, 2008) with the following options: *n.impute* = 10 (number of multiple  
107 imputations) and *nk* = 5 (number of knots to use for continuous variables).

108 We obtained detailed ecological data of 32 lizards, collected from 10:30 to 17:15 h. From  
109 each lizard we took cloacal, substrate, and air temperatures (at 5 cm above ground and at chest  
110 height) at the time of capture, with Miller & Weber™ cloacal thermometers. We also recorded  
111 microhabitat used when each lizard was first sighted and after being approached by the observer.  
112 We used a stepwise multiple regression, based on the Akaike Information Criterion (AIC) and  
113 the “both” mode of stepwise search, to select the best linear model relating environmental  
114 temperatures predictors to cloacal temperature with R v 2.7.0 (R Development Core Team,  
115 2008).

116 We determined the sex of 51 lizards by dissection and direct examination of gonads, and  
117 evaluated whether the sex ratio differed significantly from 1:1 using a chi-square test. We  
118 characterized females as reproductive based on the presence of vitellogenic follicles or oviductal  
119 eggs, and males as reproductive based on enlarged testes and convoluted epididymides. We  
120 considered the simultaneous presence of enlarged vitellogenic follicles and either oviductal eggs  
121 or corpora lutea as evidence for the sequential production of more than one clutch during the  
122 season. We estimated size at maturity for females based on the smallest individual containing  
123 vitellogenic follicles or oviductal eggs and, for males, based on the smallest individual bearing  
124 enlarged testes and convoluted epididymides.

125 We analyzed stomach contents of 34 lizards, identifying prey items to the level of Order.  
126 We recorded the length and width (to the nearest 0.01 mm) of intact items and estimated prey  
127 volume (V) as an ellipsoid. We calculated the numeric and volumetric percentages of each prey  
128 category for pooled stomachs and for individual stomachs. To determine the relative contribution  
129 of each prey category, we calculated an importance index for pooled stomachs as the mean of  
130 percentage of prey occurrence (F%), numeric percentage (N%), and volumetric percentage  
131 (V%). For individual stomachs, we averaged the mean numeric and mean volumetric percentage  
132 of each prey category.

133 For comparisons, we used data on *Cnemidophorus parecis*, *C. littoralis*, *C. mumbuca*,  
134 and *C. ocellifer* housed in the Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB)  
135 (Appendix 1). We selected these species, all belonging to the *ocellifer* complex, because the new  
136 species clearly belongs to this complex, characterized by a reduced number of femoral pores,  
137 absence of anal spurs, and presence of granular scales on supraorbital semicircles (Dias et al.  
138 2002, Colli et al. 2003b). We recorded the following meristic variables for each specimen:

139 supralabials (number of enlarged scales along the upper jaw, total on both sides), infralabials  
140 (number of enlarged scales along the lower jaw, total on both sides), chinshields (most anterior  
141 pair of chinshields separated from infralabials by row of small scales), supraoculars (number of  
142 supraoculars on right side), parietals (number of parietals plus interparietal scale), scales around  
143 midbody (counted midway between fore- and hindlimbs, excluding ventrals), transverse rows of  
144 ventrals (counted along the midline, from gular fold to anterior margin of hindlimbs), ventrals in  
145 transverse row (counted midway between fore- and hindlimbs), femoral pores (total number on  
146 both sides), prefemorals (number of enlarged scales on anterior aspect of thigh, counted midway  
147 between the hip and the knee, on a row from femoral pores to granules on dorsal aspect of thigh),  
148 rows of prefemorals (counted from hip to knee), rows of infratibials (number of enlarged scales  
149 on longitudinal row, from knee to base of first metatarsal), preanals (number of enlarged scales  
150 on preanal plate, from level of medialmost femoral pores to vent), fourth finger lamellae  
151 (counted under the finger), fourth toe lamellae (counted under the toe), scales around tail  
152 (counted on fifth transverse row), and dorsals (counted along the midline, from occiput to first  
153 transverse row of scales around tail).

154         From a total of 9163 measures we recorded (17 meristic variables recorded on 539  
155 lizards), 374 were missing observations (4.08%), which resulted from damage caused by  
156 collecting with dust shot. We replaced missing observations using multiple imputation, as  
157 described above, using the “aregImpute” command of the Hmisc package of R v. 2.7.0 (R  
158 Development Core Team, 2008) with the following options: *n.impute* = 10 (number of multiple  
159 imputations), *nk* = 3 (number of knots to use for continuous variables), and *match* = “closest”  
160 (using as donor the observation having the closest predicted transformed value).

161 We used a discriminant function analysis to investigate differences among species in  
162 meristic variables (Tabachnick and Fidell, 2001). To identify the most powerful discriminators of  
163 the species of *Cnemidophorus*, we employed a stepwise discriminant function analysis  
164 (Tabachnick and Fidell, 2001), using the “stepclass” command of the klaR package of R v. 2.7.0,  
165 using 100-fold cross-validated correctness rate (Tabachnick and Fidell, 2001). We evaluated  
166 linear discriminant functions based on 100-fold cross-validated correctness rate, using the  
167 “errorest” command of the ipred package of R v. 2.7.0 (R Development Core Team, 2008).

168 We also recorded the following categorical variables: lower lateral fields (LLF, one on  
169 each side, area between ventral scales and lower lateral stripes: absent, light, spotted, or dark),  
170 upper lateral fields (ULF, one on each side, area between upper lateral and dorsolateral stripes:  
171 absent, light, spotted, or dark), dorsolateral fields (DLF, one on each side, dark area between  
172 dorsolateral and paravertebral stripes: absent, light, spotted, or dark), vertebral fields (VTF, one  
173 on each side, middorsal area between paravertebral stripes: absent, light, spotted, or dark),  
174 vertebral line (VTL, light stripe from interparietal scale to base of tail: absent, interrupted [not  
175 reaching the interparietal scale or the base of tail]), continuous [complete from interparietal scale  
176 to base of tail], or double), paravertebral stripes (PVS, one on each side, light stripe from parietal  
177 scale to first third of tail, between vertebral and dorsolateral fields: absent, interrupted, or  
178 continuous), dorsolateral stripes (DLS, one on each side, light stripe from superciliaries to first  
179 third of tail, between dorsolateral and upper lateral fields: absent, interrupted, or continuous),  
180 upper lateral stripes (ULS, one on each side, light stripe from suborbital region to hindlimb,  
181 between upper and lower lateral fields: absent, interrupted, or continuous), lower lateral stripes  
182 (LLS, one on each side, light stripe from axilla to hip, between lower lateral field and ventrals:  
183 absent, interrupted, or continuous), lateral spots (LTS, rounded light areas on flanks: absent,



184 present), hindlimb spots (HLS, rounded light areas on hindlimbs: absent, present), chinshield  
 185 contact (CHS, degree of contact between most anterior pair of chinshields: no contact, contact  
 186 smaller than half of their lengths, or contact greater than half of their lengths), semicircles (SMC,  
 187 degree of contact between supraoculars and medial head scales: no contact, no contact with  
 188 semicircles isolating first supraocular, supraoculars contacting frontal and parietals, supraoculars  
 189 contacting frontal, supraoculars contacting parietals), dorsal caudals (DCA, keels on dorsal,  
 190 caudal scales, from most anterior third of tail: absent, present), ventral caudals (VCA, keels on  
 191 ventral, caudal scales, from most anterior third of tail: absent, present), and preanal spur (PAS:  
 192 absent, present).

193 To model the conditional dependencies of each categorical variable within each species,  
 194 we constructed a naïve Bayesian model using the software UNBARB (Wagner T. da Silva,  
 195 personal communication). In this model, the variable "species" influences the chance of the  
 196 occurrence of states of each categorical variable, assuming that categorical variables are  
 197 conditionally independent for a given species and that the joint distribution of all variables  
 198 satisfies the following:

$$199 \quad P(S, C_1, \dots, C_k) = \left( \prod_{i=1}^k P(C_i | S) \right) P(S),$$

200 where S is species, C is a categorical variable,  $P(C_i | S)$  is the posterior probability of  $C_i$  given S,  
 201 and  $P(S)$  is the prior probability of S (Cowell et al., 1999). We estimated  $P(S)$  and  $P(C_i | S)$  using  
 202 Bayesian statistics (Bernardo and Smith, 2000; DeGroot, 1970) and the software Hugin Lite v.  
 203 5.3 (Jensen and Nielsen, 1999). Throughout the text we report means  $\pm 1$  SD.

204

205

#### SPECIES DESCRIPTION

206

*Cnemidophorus jalapensis* sp. nov.

207 *Holotype*.— CHUNB 35651 (Figs. 2, 3), adult male, from cerrado vegetation adjacent to  
208 Cachoeira da Velha (10° 18' S, 46° 57' W), Ponte Alta do Tocantins municipality, Tocantins  
209 state, Brazil, elevation 345 m, collected on 22 June 2003 by Frederico G. R. França.

210 *Paratypes*.— (50) All specimens from Ponte Alta do Tocantins municipality, Tocantins  
211 state, Brazil. CHUNB 12575–12608, from cerrado cerrado vegetation adjacent to Cachoeira da  
212 Velha, collected on 5-8 December 1999 by Daniel O. Mesquita); CHUNB 35653, 35694, 35697,  
213 from grasslands (“campos”) at Serra da Muriçoca (10° 25' S, 47° 06' W, elevation 425 m),  
214 collected on 22 June 2003 by Frederico G. R. França; CHUNB 35658, 35696, from grassland  
215 (“campo”) adjacent to Cachoeira da Velha (10° 16' S, 46° 53' W, elevation 313 m), collected on  
216 19 and 21 June 2003, by Frederico G. R. França; CHUNB 35651-2, 35654-7, 35688, 35692-3,  
217 35695, 35699-700, from cerrado vegetation adjacent to Cachoeira da Velha, collected on 18, 21,  
218 and 22 June 2003, by Frederico G. R. França.

219

220 35652–8, 35692–700 (collected in June 2003 by Frederico G. R. França).

221 *Diagnosis*.— A species of *Cnemidophorus* belonging to the *ocellifer* complex and  
222 distinguished from all other members by the following combination of characters: (1) small size,  
223 maximum SVL 56 mm, mean SVL  $49.31 \pm 5.49$ ,  $n = 51$ ; (2) 11–16 femoral pores; (3) 19–26  
224 scales around tail; (4) 22–37 fourth toe lamellae; (5) paravertebral stripes interrupted; (6)  
225 dorsolateral stripes continuous; (7) lateral spots absent; (8) hindlimb spots absent; (9) preanal  
226 spur absent; (10) ventral caudals smooth; (11) dorsal caudals keeled; and (12) gular region and  
227 ventrolateral aspect of head and body lime-green. *Cnemidophorus jalapensis* differs from *C.*  
228 *mumbuca* in having 11–16 femoral pores (14–20 in *C. mumbuca*), dorsolateral stripes continuous  
229 (interrupted, not reaching supraciliary region), lateral spots absent (present in males), hind limb

230 spots absent (present), and gular region and ventrolateral aspect of head lime-green  
231 (immaculate). *Cnemidophorus jalapensis* differs from *C. littoralis* in having 24–29 ventral rows  
232 (30–38 in *C. littoralis*), 11–16 femoral pores (28–36), 200–250 dorsals (168–191), 19–26 scales  
233 around tail (25–34), 6–8 ventrals in transverse row (8–10), and gular region and ventrolateral  
234 aspect of head and body lime-green (light blue or white). *Cnemidophorus jalapensis* differs from  
235 *C. ocellifer* in having 11–16 femoral pores (16–28 in *C. ocellifer*), lateral spots absent (present in  
236 most individuals), gular region lime-green (immaculate), ventrolateral aspect of head lime-green  
237 (brownish), and ventrolateral aspect of body lime-green (brownish [females] or green [adult  
238 males]). *Cnemidophorus jalapensis* differs from *C. parecis* in having 11–16 femoral pores (25–  
239 33), 19–26 scales around tail (34–47), 0–2 pairs of chinshields not in contact with infralabials  
240 (1–3 in *C. parecis*), 24–29 ventral rows (29–35), 6–8 ventrals in transverse row (8–10), 4–6  
241 prefemorals (5–12), 8–10 rows of prefemorals (10–14), paravertebral stripes interrupted (absent  
242 in *C. parecis*), gular region lime-green (yellowish), and ventrolateral aspect of body lime-green  
243 (brownish [females] or blue [adult males]). *Cnemidophorus jalapensis* differs from *C. abaetensis*  
244 in having 11–16 femoral pores (21–30 in *C. abaetensis*, Dias et al., 2002), 24–29 transverse rows  
245 of ventrals (29–35), 12–18 fourth finger lamellae (16–21), dorsal aspect of tail brownish (bright  
246 blue green to emerald green), smaller body size (maximum SVL 72 mm), dorsal tail stripe absent  
247 (bright green dorsal tail stripe), and gular region and ventrolateral aspect of head and body lime-  
248 green (immaculate). *Cnemidophorus jalapensis* differs from *C. nativo* in having 11–16 femoral  
249 pores (22–26 in *C. nativo*, Rocha et al., 1997), 24–29 ventral rows (29–32), brownish dorsum  
250 (black with a faint middorsal stripe), 6–8 ventrals in a transverse row (8), smaller body size  
251 (maximum 69 mm), and gular region and ventrolateral aspect of head lime-green (light blue).

252            *Description of holotype.*— Adult male, 53.45 mm SVL, 104.08 mm complete tail length,  
253 4.0 g total mass (preserved specimen), rostral pentagonal, as high as tall, visible from above,  
254 bordered posteriorly by nasals and first supralabials. Nasals in contact along midline, each nasal  
255 divided by an oblique suture. Nostril in lower part of suture, directed postero-superiorly, higher  
256 than wide. Frontonasal sub-elliptical, suture with nasals and prefrontals forming a semicircle.  
257 Prefrontals pentagonal, with medial suture approximately twice as long as that between nasals, in  
258 contact laterally with nasal, loreal and first supraocular. Frontal approximately quadrilateral,  
259 longer than wide, and wider anteriorly, with incomplete, medial suture in anterior portion. Suture  
260 with prefrontals sub-elliptical, with frontoparietals approximately straight. Frontal in contact  
261 with first supraocular, but separated from second, third, and fourth supraoculars by row of small  
262 scales. Frontoparietals pentagonal, longer than wide, with long, straight medial suture; separated  
263 from supraoculars by row of small scales; sutures with interparietal straight. Interparietal sub-  
264 hexagonal, bordered at each side by sub-pentagonal parietals. Occipital scales irregular and  
265 variable in size. Four supraoculars on each side, second and third largest, followed posteriorly by  
266 group of small scales. First in contact with loreal, prefrontal, frontal, and first supraciliary.  
267 Second, third, and fourth supraoculars separated from first supraocular, supraciliaries, frontal,  
268 frontoparietal, and parietal by row of small scales. Five supraciliaries on each side, first and  
269 second largest, others sub-equal. Loreal single, large, in contact with nasal, prefrontal, first  
270 supraocular, first supraciliary, frenocular, first subocular, and third and fourth supralabials.  
271 Frenocular narrow, higher than wide, in contact with first subocular, loreal, and small scales in  
272 ocular region. Three suboculars on right side, second largest; four suboculars on left side, third  
273 largest; all in contact with supralabials. A continuous keel runs from frenocular to second  
274 subocular on right side and from frenocular to third subocular on left side. Postoculars small,

275 arranged in 4–5 rows. Lower eyelid with semi-opaque disc, formed by transversally enlarged,  
276 convex scales. Six enlarged supralabials on right side, sixth below center of eye; seven enlarged  
277 supralabials on right side, seventh below center of eye; followed on both sides by series of small  
278 scales extending to commissure of mouth. Temporal region with irregular scales, granular  
279 centrally, moderately enlarged peripherally. Ear opening large, sub-circular, with smooth  
280 margins, anterior margin forming a semicircle, posterior margin straight. Tympanum recessed in  
281 a short auditory meatus. All dorsal and lateral head scales juxtaposed, smooth (except for keeled  
282 frenoculars and suboculars).

283         Symphysal anteriorly ellipsoid, posteriorly in contact with first infralabials and  
284 postsymphysal, forming two wide angles. Postsymphysal single, pentagonal, in contact with first,  
285 second, and third infralabials on right side, and first and second infralabials on left side; followed  
286 by five pairs of enlarged chinshields. First pair of chinshields in ample contact along midline;  
287 first and fourth pairs in contact with infralabials on right side, first, fourth, and fifth on left side;  
288 second and third pairs separated from infralabials by row of small scales; followed posteriorly by  
289 enlarged scales. Medial scales on chin small, smooth, elongate, arranged in longitudinal,  
290 posteriorly divergent rows; increasing in size and becoming roundish posteriorly. Six infralabials  
291 on right side, sixth below center of eye; five infralabials on left side, fifth below center of eye;  
292 followed posteriorly by series of small scales extending to commissure of mouth; first  
293 infralabials smallest. Gular region divided in two areas: anterior region with enlarged, round  
294 scales, in transverse rows, delimited posteriorly by line uniting lower margin of ear openings;  
295 posterior region covered with granules, in transverse rows, bordered posteriorly by antegular  
296 fold. Gular and antegular folds marked by granules; scales between the two folds larger,  
297 increasing in size posteriorly, irregular, slightly imbricate.

298 Scales on nape and sides of neck similar to dorsals. Dorsals and scales on flanks granular,  
299 rounded, smooth, sub-imbricate; 206 scales from nape to base of tail; 109 scales in transverse  
300 row around midbody (excluding ventrals). Ventrals large, smooth, rectangular (wider than long),  
301 imbricate, in 25 transverse rows; 8 ventral scales in transverse rows across midbody. Ventral  
302 scales separated from scales on flanks by row of moderately large scales. Preanal plate with three  
303 rows of enlarged scales, surrounded laterally by small scales. Preanal spurs absent. Femoral  
304 pores in a continuous row along each thigh, medially with a short gap; 7 pores on right side, 7  
305 pores on left side.

306 Scales on base of tail rectangular, smaller than ventrals, in transverse rows; keeled  
307 dorsally, smooth ventrally. All transverse rows continuous around tail, except first three  
308 incomplete ventrally. Tail scales becoming longer and narrower posteriorly; subcaudal scales  
309 becoming keeled posteriorly. Limbs with large, smooth, imbricate scales on dorsal aspect of  
310 upper arms, antero-dorsal aspect of forearms, antero-ventral aspect of thighs, and ventral aspect  
311 of lower legs; elsewhere scales small, granular. Larger scales on upper arms in longitudinal rows.  
312 Forearms with one row of enlarged scales that become divided posteriorly, wider than long.  
313 Anterior scales on thigh decreasing in size proximally. Lower legs with two rows of enlarged,  
314 hexagonal scales. Ventral aspect of hands and feet granular; one enlarged tubercle at base of  
315 pollex. Sub-digital lamellae single; lamellae under left fourth finger 18, under right fourth finger  
316 17; under left fourth toe 26; under right fourth toe 27.

317 *Color in life.*— Head brownish green dorsally, lime-green laterally; labial region and  
318 ventral aspect of head lime-green (Fig. 3). Dorsum, dorsal aspect of tail, hindlimbs, and forearms  
319 brownish. Tip of the tail reddish brown. Lower flanks, and lateralmost longitudinal rows of  
320 ventrals lime-green. Remainder of belly, anterior aspect of thighs, proximal aspect of lower legs,

321 and ventral aspect of limbs and tail immaculate. Paravertebral stripes light brown, interrupted,  
322 from tail base to shoulders, separated from dorsolateral stripes by dark brown dorsolateral fields.  
323 Dorsolateral stripes light brown, complete, from behind supraciliary region to first third of tail  
324 (Fig. 4), separated from upper lateral stripes by dark brown upper lateral fields. Upper lateral  
325 stripes lime-green, continuous from suborbital region to hip, separated from lower lateral stripes  
326 by brown lower lateral fields. Lower lateral stripes lime-green, interrupted, extending from axilla  
327 to mid-body. Upper lateral fields broader than dorsolateral fields; lower lateral fields thinnest.

328 *Color in fixative (stored in 70% ethanol, after preservation in 10% formalin).—* Head  
329 brownish dorsally, bluish white laterally; labial regions and ventral aspect of head bluish white.  
330 Dorsum brownish, dorsal aspect of tail bluish brown. Belly bluish white; ventral aspect of tail,  
331 forelimbs, and hindlimbs immaculate. Stripes bluish white and fields dark brown or black.

332 *Variation.*— Sexes are not dimorphic in adult color pattern, and juveniles of both sexes  
333 resemble adults. Variation in meristic characters is summarized in Table 1. Based on the  
334 coefficient of variation, chinshields (0.41) and preanals (0.27) were the most variable characters  
335 among individuals, whereas dorsals (0.05) and transverse rows of ventrals (0.05) were the least  
336 variable. Variation in body mass and morphometric variables is summarized in Table 2. Even  
337 though males were significantly heavier than females ( $F_{1,49} = 9.20$ ,  $P = 0.004$ ), there was no  
338 sexual dimorphism based on the morphometric variables taken simultaneously (MANOVA,  
339 Pillai's trace = 0.30,  $P = 0.06$ ).

340 *Etymology.*— The name *jalapensis* refers to the Jalapão region in northern Cerrado,  
341 comprising the municipalities of Alto Parnaíba, Lizarda, Mateiros, Novo Acordo, Ponte Alta do  
342 Tocantins, and São Félix do Tocantins. The region contains some of the largest tracts of  
343 undisturbed, continuous Cerrado in Brazil, most of which are protected in the Jalapão State Park,

344 the Serra Geral do Tocantins Ecological Station, and the Nascentes do Parnaíba National Park  
345 (Fig. 1). The name of the region apparently originated from the vine *Operculina macrocarpa*  
346 (Linn.) Urb. (Convolvulaceae), commonly known as Jalapa-do-Brasil.

347 *Distribution and ecology.*— Known only from the type-locality (Fig. 1), *Cnemidophorus*  
348 *jalapensis* is the most abundant lizard species in the sandy cerrados in Ponte Alta do Tocantins,  
349 on the left bank of the Novo River, a tributary of the Sono River, which, in turn, is a tributary of  
350 the Tocantins River. Other common lizard species at the type-locality are the tropidurid  
351 *Tropidurus oreadicus*, the gecko *Gymnodactylus carvalhoi*, the skink *Mabuya heathi*, the teiid  
352 *Ameiva ameiva*, and the gymnophthalmids *Micrablepharus maximiliani* and *Vanzosaura*  
353 *rubricauda* (Mesquita et al., 2006; Vitt et al., 2007). *Cnemidophorus mumbuca*, apparently a  
354 close relative, has only been recorded in the study region on the right bank of the Novo River,  
355 and it does not occur in sympatry with *C. jalapensis* (Fig. 1). Like *C. mumbuca*, *C. jalapensis* is  
356 most common in open habitats with sandy soil, with apparent density diminishing as vegetation  
357 density increases.

358 All 32 individuals observed were on open ground when first sighted, but 25 (78.1%) fled  
359 under shrubs and only seven (21.9%) remained on open ground after being approached by the  
360 observer. Thirty individuals (93.7%) were moving and two (6.3%) were still when first sighted,  
361 but all individuals performed a short run and remained still, following the approach of the  
362 observer. Twenty-two (68.8%) individuals were under direct sunlight when first sighted, one  
363 (3.1%) was in a shaded spot, and 9 (28.1%) were in filtered sun. Body temperatures of 32 active  
364 individuals averaged  $37.0 \pm 1.8$  C (mean  $\pm$  SD); substrate temperatures associated with lizards  
365 averaged  $34.4 \pm 3.4$  C; air temperatures at 5 cm above ground averaged  $33.1 \pm 2.6$  C; and air  
366 temperatures at chest height averaged  $32.4 \pm 2.1$  C. On average, lizard body temperatures were



367  $2.6 \pm 3.0$  C higher than substrate temperatures and  $3.9 \pm 2.2$  C higher than air temperatures at 5  
368 cm. The stepwise multiple regression indicated that substrate temperature and air temperature at  
369 5 cm above ground were the best predictors, explaining about 40% of the variation in lizard body  
370 temperatures (AIC = 26.39,  $r^2 = 0.39$ ,  $F_{2,29} = 9.30$ ,  $P \ll 0.001$ ), but only air temperature at 5 cm  
371 above ground had a significant coefficient (estimate = 1.01,  $t = 2.88$ ,  $P = 0.007$ ).

372 We examined reproductive data of 51 individuals of *Cnemidophorus jalapensis*,  
373 consisting of 25 females and 26 males. The sex-ratio was not significantly different from 1:1 ( $\chi^2$   
374  $\cong 0$ ,  $df = 1$ ,  $P \cong 1$ ). The smallest reproductive female measured 50 mm SVL, and the smallest  
375 reproductive male measured 44 mm SVL. Among 13 reproductive females, nine contained a  
376 single vitellogenic follicle, one contained a single egg, one contained a single *corpus luteum*, and  
377 one contained one egg and one vitellogenic follicle, indicating that females lay multiple clutches  
378 during a reproductive season. Thus, clutch size appears to be fixed at one egg. The single  
379 oviductal egg we recorded was 15.80 mm long and 7.04 mm wide. Based on the formula for a  
380 prolate spheroid, egg volume was  $410.02 \text{ mm}^3$ .

381 The most frequent prey in stomach were spiders, insect larvae, and termites (Table 3).  
382 Based on the pooled stomach data, termites and spiders were the most numerous prey categories,  
383 whereas termites and insect larvae dominated volumetrically. Based on individual stomach  
384 means, termites dominated numerically, whereas termites and insect larvae comprised most of  
385 the prey volume. The most important prey categories, based on the pooled stomachs, were  
386 termites, insect larvae, and spiders; based on individual stomach means, the most important prey  
387 categories were termites and insect larvae.

388

389

## RESULTS AND DISCUSSION

390           The first two linear discriminant functions explained 81.5% and 14.9%, respectively, of  
391 the between-species variability in meristic variables. The first discriminant function maximally  
392 separated three groups of species: one formed by *C. parecis*, another by *C. littoralis*, and a third  
393 consisting of *C. ocellifer*, *C. mumbuca*, and *C. jalapensis* (Fig. 5). The second discriminant  
394 function clearly distinguished *C. littoralis* from the remaining species (Fig. 5). The correlations  
395 (loadings) between predictors and discriminant functions (Table 4) indicate that scales around  
396 tail, femoral pores, transverse rows of ventrals, prefemorals, and ventrals in a transverse row are  
397 the best predictors for distinguishing among *C. parecis*, *C. littoralis*, and the group formed by *C.*  
398 *ocellifer*, *C. mumbuca*, and *C. jalapensis*. *Cnemidophorus parecis* and *C. littoralis*, with positive  
399 means on the first discriminant function (Table 4), are characterized by larger counts of scales  
400 around tail, femoral pores, transverse rows of ventrals, prefemorals, and ventrals in a transverse  
401 row (Table 1). Conversely, *C. jalapensis* and *C. mumbuca* have smaller counts of these meristic  
402 variables, whereas *C. ocellifer* has intermediate values (Table 1). In addition, the second  
403 discriminant function, mainly influenced by counts of fourth toe lamellae, fourth finger lamellae,  
404 and dorsals, clearly set *C. littoralis* apart from the remaining species. *Cnemidophorus littoralis*,  
405 with a negative mean on the second discriminant function (Table 4), is characterized by larger  
406 counts of fourth toe lamellae and fourth finger lamellae, and smaller counts of dorsals (Table 1).  
407 With the use of crossvalidation with 100 resamplings to estimate the prediction error, 95.9% of  
408 the cases were classified correctly. Most of the prediction error was associated with specimens of  
409 *C. jalapensis*, 14% of which were misclassified as *C. mumbuca* (Table 5).

410           The stepwise discriminant analysis selected femoral pores (prediction error = 15.03%)  
411 followed by supralabials (9.1%) as the best predictors of the species of *Cnemidophorus*. To  
412 assess whether important predictors were left out due to multicollinearity, we repeated the

413 analysis after the removal of femoral pores. This removal lead to the selection of scales around  
414 tail (22.6%) followed by dorsals (17.6%). We repeated the analysis once more, after removing  
415 femoral pores and scales around tail, resulting in selection of prefemorals (36.1%) followed by  
416 dorsals (22.4%), and supralabials (17.0%). These analyses suggest that femoral pores, scales  
417 around tail, prefemorals, dorsals, and supralabials are the meristic variables that best discriminate  
418 among the species of *Cnemidophorus* we studied.

419         The naïve Bayesian model indicated that *Cnemidophorus jalapensis* determined high  
420 conditional probabilities (> 95%) of seven categorical variables: paravertebral stripes  
421 (interrupted), dorsolateral stripes (continuous), lateral spots (absent), hindlimb spots (absent),  
422 preanal spur (absent), ventral caudals (smooth), dorsal caudals (keeled) (Table 6). Further, only  
423 *C. jalapensis* determined high conditional probabilities of dorsolateral stripes continuous (Table  
424 6). The absence of lateral spots and hindlimb spots clearly differentiated *C. jalapensis* from *C.*  
425 *mumbuca*.

426         Our results revealed a great similarity between *Cnemidophorus ocellifer*, *C. jalapensis*,  
427 and *C. mumbuca*, suggesting that the three species may be close relatives. However, a  
428 phylogenetic analysis of the species in the *lemniscatus* group (*sensu* Wright, 1993) is still  
429 wanting (Reeder et al., 2002). In particular, our results suggest greater similarity between  
430 *Cnemidophorus jalapensis* and *C. mumbuca*, which are apparently parapatric in the Jalapão  
431 region, occurring on opposite banks of the Novo River. The two species share, among other  
432 characters, a small body size, a fixed clutch size of a single egg, and a small number of femoral  
433 pores. Phylogeographic and genetic population studies are necessary to determine whether the  
434 Novo River is an effective geographic barrier to gene flow and to estimate the divergence time  
435 between *Cnemidophorus jalapensis* and *C. mumbuca*.

436 *Cnemidophorus jalapensis* is apparently endemic to the Jalapão region, in the northern  
437 portion of the Cerrado biome, and is strongly associated with sandy soils in open habitats, like  
438 other congeneric species (e.g., Colli et al., 2003a,b; Magnusson et al., 1986; Rocha et al., 1997,  
439 2000). Other reptile species from the Jalapão are being described, including new species of  
440 *Anops* (Ribeiro et al., in press), *Bachia* (Rodrigues et al., 2008), and *Kentropyx* (Werneck et al.,  
441 in press). The northern Cerrado holds some of the largest continuous tracts of native vegetation  
442 and is one of the least sampled portions of the biome (Costa et al., 2007). The small size and  
443 restricted ranges of *C. jalapensis*, *C. mumbuca*, and the undescribed species of *Anops*, *Bachia*,  
444 and *Kentropyx* is similar to the results of Diniz-Filho et al. (2005), who reported that the number  
445 of new species of anurans discovered in the Brazilian Cerrado has increased over the last 50  
446 years, with description dates being negatively correlated with body size and geographical range  
447 size. This study highlights the need of herpetofaunal surveys in poorly sampled regions of  
448 Cerrado, to document its richness and endemism, before it's too late.

449  
450 *Acknowledgements.*— Field work was supported by Conservação Internacional do Brasil,  
451 Universidade de Brasília. We thank V. S. Braz and A. F. B. de Araújo for assistance with  
452 fieldwork, N. S. L. de Souza for drawing the holotype, and R. B. Machado for help preparing  
453 Fig. 1. This work was supported by graduate student fellowships from CAPES - Coordenação de  
454 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior to DOM; from Conselho Nacional de  
455 Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq to LGG and FGRF; by a post-doc fellowship  
456 from CNPq to DOM; and by a research fellowship from CNPq to GRC.

457

458

LITERATURE CITED

- 459 AB'SABER, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação.  
460 Geomorfologia 52:1–21.
- 461 BERNARDO, J. M., AND A. F. M. SMITH. 2000. Bayesian Theory. Wiley, New York.
- 462 CABRERA, M. R. 2004. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from western  
463 Argentina. Amphibia-Reptilia 25:265-275.
- 464 CEI, J. M. 1993. Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina. Museo Regionale Sci.  
465 Naturale Torino, Monografie 14:1-949.
- 466 CEI, J. M., AND G. SCROCCHI. 1991. A poorly known and discussed species, *Cnemidophorus*  
467 *leachei* Peracca 1897, and general remarks on the genus *Cnemidophorus* in Argentina  
468 (Lacertilia, Teiidae). Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino 9:233-  
469 244.
- 470 COLLI, G. R. 2005. As Origens e a Diversificação da Herpetofauna do Cerrado, Pp. 247-264. *In*  
471 A. Scariot, J. C. Souza-Silva, and J. M. Felfili (Eds.), Cerrado: Ecologia, Biodiversidade  
472 e Conservação Ministério do Meio Ambiente, Brasília-DF.
- 473 COLLI, G. R., R. P. BASTOS, AND A. F. B. ARAÚJO. 2002. The character and dynamics of the  
474 Cerrado herpetofauna, Pp. 223-241. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.), The  
475 Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia  
476 University Press, New York, New York, U.S.A.
- 477 COLLI, G. R., G. C. COSTA, A. A. GARDA, K. A. KOPP, D. O. MESQUITA, A. K. PERES, P. H.  
478 VALDUJO, G. H. C. VIEIRA, AND H. C. WIEDERHECKER. 2003a. A critically endangered  
479 new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from a Cerrado enclave in  
480 southwestern Amazonia, Brazil. Herpetologica 59:76-88.

- 481 COLLI, G. R., J. P. CALDWELL, G. C. COSTA, A. M. GAINSBURY, A. A. GARDA, D. O. MESQUITA,  
482 C. M. M. R. FILHO, A. H. B. SOARES, V. N. SILVA, P. H. VALDUJO, G. H. C. VIEIRA, L. J.  
483 VITT, F. P. WERNECK, H. C. WIEDERHECKER, AND M. G. ZATZ. 2003b. A new species of  
484 *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado biome in central Brazil.  
485 Occasional Papers Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History 14:1-14.
- 486 COSTA, G. C., C. NOGUEIRA, R. B. MACHADO, AND G. R. COLLI. 2007. Squamate richness in the  
487 Brazilian Cerrado and its environmental-climatic associations. *Diversity and*  
488 *Distributions* 13:714-724.
- 489 COWELL, R. G., A. P. DAWID, S. L. LAURITZEN, AND D. J. SPIEGELHALTER. 1999. Probabilistic  
490 Networks and Expert Systems. Springer-Verlag, New York, New York, U.S.A.
- 491 DA SILVA, J. M. C., AND J. M. BATES. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the  
492 South American Cerrado: a tropical Savanna hotspot. *Bioscience* 52:225-233.
- 493 DEGROOT, M. H. 1970. *Optimal Statistic Decisions*. McGraw-Hill, New York, New York,  
494 U.S.A.
- 495 DIAS, E. J. D., C. F. D. ROCHA, AND D. VRCIBRADIC. 2002. New *Cnemidophorus* (Squamata:  
496 Teiidae) from Bahia state, northeastern Brazil. *Copeia* 2002:1070-1077.
- 497 DINIZ-FILHO, J. A. F., R. P. BASTOS, T. F. L. V. B. RANGEL, L. M. BINI, P. CARVALHO, AND R. J.  
498 SILVA. 2005. Macroecological correlates and spatial patterns of anuran description dates  
499 in the Brazilian Cerrado. *Global Ecology and Biogeography* 14:469-477.
- 500 EITEN, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38:201-341.
- 501 FONSECA, G. A. B., R. CAVALCANTI, A. RYLANDS, AND A. PAGLIA. 2004. Cerrado, Pp. 93-97. *In*  
502 R. A. Mittermeier, P. R. Gil, M. Hoffman, J. Pilgrim, T. Brooks, C. G. Mittermeier, J.

- 503 Lamoreux, and G. A. B. Fonseca (Eds.), Hotspots Revisited. CEMEX, S.A. de C.V.,  
504 Mexico City, Mexico.
- 505 JENSEN, F., AND L. B. NIELSEN. 1999. Hugin Lite. Hugin Expert A/S, Aalborg, Denmark.
- 506 MACHADO, R. B., M. B. R. NETO, P. G. P. PEREIRA, E. F. CALDAS, D. A. GONÇALVES, N. S.  
507 SANTOS, K. TABOR, AND M. STEININGER. 2004. Estimativas de perda da área do Cerrado  
508 brasileiro, p. 1-23. Conservação Internacional, Brasília, DF.
- 509 MAGNUSSON, W. E., C. R. FRANKE, AND L. A. KASPER. 1986. Factors affecting densities of  
510 *Cnemidophorus lemniscatus*. Copeia 1986:804-807.
- 511 MARRIS, E. 2005. The forgotten ecosystem. Nature. 437:944-945.
- 512 MESQUITA, D. O., G. R. COLLI, F. G. R. FRANCA, AND L. J. VITT. 2006. Ecology of a Cerrado  
513 lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. Copeia 2006:460-471.
- 514 MITTERMEIER, R. A., P. R. GIL, M. HOFFMAN, J. PILGRIM, T. BROOKS, C. G. MITTERMEIER, J.  
515 LAMOREUX, AND G. A. B. FONSECA. 2004. Hotspots Revisited. CEMEX, S.A. de C.V.,  
516 Mexico City, Mexico.
- 517 MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. DA FONSECA, AND J. KENT. 2000.  
518 Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403:853-858.
- 519 NOGUEIRA, C., P. H. VALDUJO, AND F. G. R. FRANCA. 2005. Habitat variation and lizard diversity  
520 in a Cerrado area of central Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment  
521 40:105-112.
- 522 OLIVEIRA, P. S., AND R. J. MARQUIS. 2002. The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History  
523 of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York, New York, U.S.A.

- 524 PETERS, J. A., AND R. DONOSO-BARROS. 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II.  
525 Lizards and Amphisbaenians. Bulletin of the United States National Museum,  
526 Washington 297:1-293.
- 527 QUINN, G. P., AND M. J. KEOUGH. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists.  
528 Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- 529 R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing.  
530 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 531 RATTER, J. A., G. P. ASKEW, R. F. MONTGOMERY, AND D. R. GIFFORD. 1978. Observations on  
532 forests of some mesotrophic soils in central Brazil. Revista Brasileira de Botânica 1:47-  
533 58.
- 534 REEDER, T. W., C. J. COLE, AND H. C. DESSAUER. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail  
535 lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly,  
536 reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. American Museum  
537 Novitates 3365:1-61.
- 538 RIBEIRO, S. L. B., C. CASTRO-MELLO, AND C. NOGUEIRA. in press. A new species of *Anops* Bell,  
539 1833 (Squamata, Amphisbaenia) from Jalapão region in the Brazilian Cerrado. Journal of  
540 Herpetology.
- 541 ROCHA, C. F. D., H. G. BERGALLO, AND D. PECCININI SEALE. 1997. Evidence of an unisexual  
542 population of the Brazilian whiptail lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with  
543 description of a new species. Herpetologica 53:374-382.
- 544 ROCHA, C. F. D., A. F. B. ARAUJO, D. VRCIBRADIC, AND E. M. M. DA COSTA. 2000. New  
545 *Cnemidophorus* (Squamata; Teiidae) from coastal Rio de Janeiro state, southeastern  
546 Brazil. Copeia 2000:501-509.



- 547 RODRIGUES, M. T., A. CAMACHO, P. M. S. NUNES, R. S. RECODER, M. TEIXEIRA, JR., P. H.  
548 VALDUJO, J. M. GUELLERE, T. MOTT, AND C. NOGUEIRA. 2008. A new species of the  
549 lizard genus *Bachia* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Cerrados of Central  
550 Brazil. *Zootaxa* 1875:39-50.
- 551 RUBIN, D. B. 1996. Multiple imputation after 18+ years. *Journal of the American Statistical*  
552 *Association* 91:473-489.
- 553 SITES, J. W., D. M. PECCININI-SEALE, C. MORITZ, J. W. WRIGHT, AND W. M. BROWN. 1990. The  
554 evolutionary history of parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria, Teiidae). 1.  
555 Evidence for a hybrid origin. *Evolution* 44:906-921.
- 556 STAHNKE, L. F., G. E. F. DA SILVA, R. S. REGULY, AND I. F. MACHADO. 2006. Novo registro de  
557 *Cnemidophorus vacariensis* para o Estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Sauria, Teiidae).  
558 *Biociências* 14:91-92.
- 559 TABACHNICK, B. G., AND L. S. FIDELL. 2001. *Using Multivariate Statistics*. Allyn & Bacon,  
560 Needham Heights, Massachusetts, U.S.A.
- 561 TIO VALLEJO, M., AND M. E. MIREA. 1984. Presencia en la Argentina de *Cnemidophorus*  
562 *ocellifer* (Sauria, Teiidae). *Physis* 42:81-82.
- 563 VAN BUUREN, S., J. P. L. BRAND, C. G. M. GROOTHUIS-OUDSHOORN, AND D. B. RUBIN. 2006.  
564 Fully conditional specification in multivariate imputation. *Journal of Statistical*  
565 *Computation and Simulation* 76:1049-1064.
- 566 VANZOLINI, P. E. 1976. On the lizards of a Cerrado-Caatinga contact, evolutionary and  
567 zoogeographical implications (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* 29:111-  
568 119.

- 569 VANZOLINI, P. E. 1988. Distributional patterns of South American lizards, Pp. 317-342. *In* P. E.  
570 Vanzolini and W. R. Heyer (Eds.), Proceedings of a Workshop on Neotropical  
571 Distribution Patterns. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, Brazil.
- 572 VANZOLINI, P. E., C. RAMOS, AND L. J. VITT. 1980. Répteis das Caatingas. Academia Brasileira  
573 de Ciências, Rio de Janeiro, Brazil.
- 574 VITT, L. J. 1991. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *Journal of Herpetology*  
575 25:79-90.
- 576 VITT, L. J., AND J. P. CALDWELL. 1993. Ecological observations on Cerrado lizards in Rondônia,  
577 Brazil. *Journal of Herpetology* 27:46-52.
- 578 VITT, L. J., G. R. COLLI, J. P. CALDWELL, D. O. MESQUITA, A. A. GARDA, AND F. G. R. FRANCA.  
579 2007. Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across  
580 small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology* 41:653-662.
- 581 WERNECK, F. P., L. G. GIUGLIANO, R. G. COLLEVATTI, AND G. R. COLLI. in press. Phylogeny,  
582 biogeography and evolution of clutch size in South American lizards of the genus  
583 *Kentropyx* (Squamata: Teiidae). *Molecular Ecology*.
- 584 WRIGHT, J. W. 1993. Evolution of whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*), Pp. 27-81. *In* J. W.  
585 Wright and L. J. Vitt (Eds.), *Biology of Whiptail Lizards (Genus Cnemidophorus)*.  
586 Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma, U.S.A.
- 587 YOKE, M. M., M. MOREO, L. J. AVILA, AND W. J. SITES JR. 2006. Phylogeography and genetic  
588 structure in the *Cnemidophorus longicauda* complex (Squamata, Teiidae). *Herpetologica*  
589 62:420-434.

590 Table 1.—Meristic characters of five species of *Cnemidophorus*. Values indicate  $\bar{x} \pm 1$  SD, with range in parentheses.

Character	<i>C. jalapensis</i>	<i>C. mumbuca</i>	<i>C. littoralis</i>	<i>C. ocellifer</i>	<i>C. parecis</i>
	( <i>n</i> = 51)	( <i>n</i> = 229)	( <i>n</i> = 53)	( <i>n</i> = 101)	( <i>n</i> = 108)
Supralabials	12.71 ± 0.99 (10-16)	14.03 ± 1.16 (12-18)	14.79 ± 0.99 (13-17)	12.70 ± 0.99 (11-16)	12.10 ± 0.35 (11-14)
Infralabials	10.39 ± 0.77 (9-12)	10.33 ± 0.67 (9-13)	10.59 ± 0.80 (10-13)	10.89 ± 1.08 (10-14)	12.50 ± 1.01 (10-15)
Chinshields	1.58 ± 0.64 (0-2)	1.30 ± 0.56 (0-2)	1.02 ± 0.14 (1-2)	1.14 ± 0.39 (0-2)	2.04 ± 0.30 (1-3)
Supraoculars	3.98 ± 0.24 (3-5)	3.99 ± 0.15 (3-5)	4.00 ± 0.20 (3-5)	3.88 ± 0.33 (3-4)	4.01 ± 0.10 (4-5)
Parietals	3.17 ± 0.50 (3-5)	4.56 ± 1.05 (3-7)	4.20 ± 0.83 (3-5)	4.34 ± 0.86 (3-5)	4.19 ± 0.82 (2-5)
Scales around midbody	104.04 ± 7.91	101.05 ± 5.73	109.98 ± 5.17	98.15 ± 8.43	110.40 ± 5.85

	(91-122)	(91-117)	(96-123)	(81-141)	(96-127)
Transverse rows of ventrals	25.96 ± 1.19	27.03 ± 1.00	31.87 ± 1.38	27.70 ± 1.10	32.07 ± 0.97
	(24-29)	(24-29)	(30-38)	(25-31)	(29-35)
Ventrals in transverse row	7.51 ± 0.85	8.00 ± 0.07	8.28 ± 0.48	7.97 ± 0.30	9.84 ± 0.49
	(6-8)	(6-8)	(8-10)	(5-8)	(8-10)
Femoral pores	13.35 ± 1.09	16.66 ± 1.27	32.58 ± 1.76	19.95 ± 1.98	28.75 ± 1.41
	(11-16)	(14-20)	(28-36)	(16-28)	(25-33)
Prefemorals	4.45 ± 0.61	4.90 ± 0.67	7.16 ± 1.08	6.11 ± 0.87	8.65 ± 1.06
	(4-6)	(4-7)	(4-11)	(4-8)	(5-12)
Rows of prefemorals	9.08 ± 0.63	9.49 ± 0.68	11.24 ± 1.25	9.46 ± 0.81	11.46 ± 0.81
	(8-10)	(8-12)	(8-14)	(8-11)	(10-14)
Rows of infratibials	8.64 ± 0.69	8.10 ± 0.39	10.46 ± 1.35	8.75 ± 0.77	10.44 ± 0.70
	(7-10)	(7-9)	(6-13)	(7-10)	(8-12)
Preadnals	3.21 ± 0.87	3.01 ± 0.09	3.54 ± 0.46	3.18 ± 0.40	4.23 ± 0.42
	(3-9)	(3-4)	(3-5)	(3-5)	(4-5)

Fourth finger lamellae	15.49 ± 1.41 (12–18)	16.26 ± 0.98 (13–19)	18.85 ± 1.95 (16–24)	16.60 ± 1.36 (13–20)	15.59 ± 0.90 (13–19)
Fourth toe lamellae	26.63 ± 2.33 (22–37)	27.36 ± 1.68 (24–32)	32.81 ± 1.76 (29–37)	30.91 ± 2.42 (24–38)	26.52 ± 1.61 (23–31)
Scales around tail	22.72 ± 1.39 (19–26)	22.61 ± 1.42 (19–27)	28.69 ± 1.93 (25–34)	25.75 ± 1.66 (21–30)	40.30 ± 2.04 (34–47)
Dorsals	225.96 ± 10.99 (200–250)	229.57 ± 14.01 (194–271)	174.86 ± 4.04 (168–191)	225.26 ± 10.50 (203–260)	216.26 ± 10.75 (190–252)

---

591 Table 2. Body mass and morphometric characters of *Cnemidophorus jalapensis* according to sex.

592 Values indicate  $\bar{x} \pm 1$  SD, with range in parentheses.

Character	Females ( $n = 25$ )	Males ( $n = 26$ )
Body mass (g)	$2.62 \pm 0.86$ (1.0 – 3.8)	$3.27 \pm 0.64$ (1.2 – 4.0)
Snout-vent length (mm)	$48.48 \pm 6.04$ (35 – 56)	$50.12 \pm 4.89$ (36 – 56)
Tail length (mm)	$114.72 \pm 13.90$ (75 – 130)	$120.38 \pm 22.87$ (81 – 161)
Body width (mm)	$9.07 \pm 1.65$ (6.08 – 13.47)	$8.66 \pm 1.00$ (6.50 – 10.50)
Body height (mm)	$6.29 \pm 1.74$ (3.42 – 9.97)	$6.49 \pm 0.99$ (4.11 – 8.0)
Head width (mm)	$7.15 \pm 0.73$ (5.79 – 8.67)	$7.52 \pm 0.74$ (5.74 – 8.54)
Head height (mm)	$5.79 \pm 0.80$ (4.15 – 7.05)	$6.24 \pm 0.74$ (4.39 – 7.64)
Head length (mm)	$11.24 \pm 1.25$ (8.38 – 13.22)	$11.99 \pm 1.35$ (8.94 – 13.91)
Forelimb length (mm)	$16.43 \pm 1.56$ (13.01 – 18.50)	$17.24 \pm 2.21$ (11.53 – 20.98)
Hindlimb length (mm)	$31.63 \pm 3.54$ (22.53 – 36.09)	$33.12 \pm 4.09$ (23.10 – 39.52)

593

594 Table 3.—Diet composition of *Cnemidophorus jalapensis* ( $n = 34$ ). F: number of stomachs containing prey item; N: number of prey;

595 IPS: importance index based on pooled stomachs; IIS: importance index based on individual stomachs.

Prey categories	Occurrence			Pooled stomachs			Individual stomachs			Importance	
	F	% F	N	% N	Vol. (mm <sup>3</sup> )	% Vol.	Mean N	Mean Vol.	IPS	IIS	
Aranae	17	50.00	28	10.41	166.77	5.22	0.82 ± 1.11	4.91 ± 8.34	21.88	2.86	
Coleoptera	8	23.53	9	3.35	29.56	0.92	0.26 ± 0.51	0.87 ± 3.13	9.27	0.57	
Diptera	5	14.71	10	3.72	20.39	0.64	0.29 ± 0.94	0.60 ± 1.73	6.35	0.45	
Hemiptera	3	8.82	5	1.86	330.62	10.34	0.15 ± 0.50	9.72 ± 32.73	7.01	0.52	
Homoptera	6	17.65	7	2.60	428.24	13.40	0.21 ± 0.48	12.6 ± 33.13	11.22	2.51	
Hymenoptera	2	5.88	2	0.74	0.62	0.02	0.06 ± 0.24	0.02 ± 0.11	2.22	4.94	
Hymenoptera: Formicidae	6	17.65	16	5.95	19.14	0.60	0.47 ± 1.11	0.56 ± 1.94	8.06	6.40	
Insect eggs	1	2.94	1	0.37	9.68	0.30	0.03 ± 0.17	0.28 ± 1.66	1.21	0.04	
Insect larvae	13	38.24	22	8.18	711.30	22.25	0.65 ± 0.98	20.92 ± 41.73	22.89	12.44	
Isoptera	13	38.24	128	47.58	717.71	22.45	3.76 ± 8.97	21.11 ± 56.47	36.09	10.78	
Neuroptera	9	26.47	16	5.95	255.03	7.98	0.47 ± 1.16	7.50 ± 21.07	13.47	0.07	
Non-identified	5	14.71	5	1.86	—	—	0.15 ± 0.36	—	5.52	3.99	

Orthoptera	11	32.35	14	5.20	215.07	6.73	0.41 ± 0.66	6.33 ± 21.26	14.76	3.37
Orthoptera: Grillidae	2	5.88	2	0.74	168.63	5.28	0.06 ± 0.24	4.96 ± 28.55	3.97	0.16
Solifuga	3	8.82	4	1.49	123.75	3.87	0.12 ± 0.41	3.64 ± 12.94	4.73	1.88
Total			269	100.00	3196.52	100.00				



Table 4.—Results of linear discriminant analysis of meristic characters pertaining to five species of *Cnemidophorus*.

Variable	Canonical loadings	
	Discriminant function 1	Discriminant function 2
Supralabials	-0.319	-0.497
Infralabials	0.603	0.327
Chinshields	0.394	0.439
Supraoculars	0.087	0.021
Parietals	-0.054	-0.072
Scales around midbody	0.482	-0.009
Transverse rows of ventrals	0.901	-0.154
Ventrals in transverse row	0.833	0.326
Femoral pores	0.921	-0.354
Prefemorals	0.870	0.048
Rows of prefemorals	0.742	-0.098
Rows of infratibials	0.795	-0.150
Preanals	0.723	0.190
Fourth finger lamellae	0.054	-0.630
Fourth toe lamellae	0.050	-0.671
Scales around tail	0.944	0.285
Dorsals	-0.476	0.649
Species	Means	
	Discriminant function 1	Discriminant function 2

<i>C. jalapensis</i>	-5.788	1.801
<i>C. mumbuca</i>	-4.676	0.186
<i>C. littoralis</i>	6.520	-7.656
<i>C. ocellifer</i>	-1.856	-0.262
<i>C. parecis</i>	11.096	2.769

---

Table 5.—Classification table from a linear discriminant analysis of meristic characters pertaining to five species of *Cnemidophorus*.

Species	<i>C. jalapensis</i>	<i>C. mumbuca</i>	<i>C. littoralis</i>	<i>C. ocellifer</i>	<i>C. parecis</i>	% correct
<i>C. jalapensis</i> (n = 50)	43	7	0	0	0	86.00
<i>C. mumbuca</i> (n = 229)	1	222	0	6	0	96.94
<i>C. littoralis</i> (n = 53)	0	0	53	0	0	100.00
<i>C. ocellifer</i> (n = 99)	0	4	0	95	0	95.96
<i>C. parecis</i> (n = 108)	0	0	0	0	108	100.00
Total (n = 539)	44	233	53	101	108	96.66

601 Table 6.—Conditional probabilities of states for qualitative characters for four Brazilian species of *Cnemidophorus*, assuming a naïve  
 602 Bayesian model. Note: values in bold indicate probabilities greater than 95%. D: dark; L: light; Sp: spotted; A: absent; P: present; C:  
 603 continuous; I: interrupted; K: keeled; S: smooth; IFP: incomplete, supraoculars contacting frontals and parietals; NSS: no contact, with  
 604 semicircles isolating first supraocular; NC: no contact; >: contact between first pair of chinshields greater than half of their lengths.

Variables	“Fixed” Species			
	<i>C. littoralis</i>	<i>C. jalapensis</i>	<i>C. mumbuca</i>	<i>C. ocellifer</i>
Lower lateral fields	L= 50.88%	L= 85.45%	D= 62.17%	L= 71.43%
Upper lateral fields	D= 92.98%	D= 90.91%	Sp= 52.17%	D= 48.57%
Dorsolateral fields	D= 64.91%	D= 94.55%	D= 64.35%	D= 47.62%
Vertebral field	D= 64.91%	L= 90.91%	L= 95.22%	L= 80.00%
Paravertebral stripes	I= 96.43%	I= 96.30%	I= 67.25%	I= 61.54%
Dorsolateral stripes	C = 82.14%	C= 96.30%	I= 98.69%	C= 64.42%
Upper lateral stripes	C = 96.43%	C= 94.44%	C= 99.13%	C= 57.69%
Lower lateral stripes	I= 66.07%	I= 87.04%	I= 85.59%	A= 61.54
Vertebral line	I= 91.07%	I= 94.44%	A= 91.70%	A= 96.15
Lateral spots	A= 98.18%	A= 98.11%	P= 67.11%	P= 90.29
				L= 91.96%
				L= 91.07%
				A= 96.43%
				Sp= 96.43%
				A= 98.20%
				C= 84.68%
				C= 93.69%
				I= 95.50%
				A= 98.20%
				A= 99.09%

Hindlimb spots	A= 98.18%	A= 98.11%	P= 61.84%	A= 98.06%	A= 99.09%
Chinshields	≥ 80.36%	≥ 64.81%	≥ 86.90%	≥ 98.08%	≥ 46.85%
Preanal spur	A= 100%	A= 100%	A= 100%	A= 100%	A= 100%
Semicircles	IFP= 59.62%	NSS= 69.64%	NSS= 58.87%	NC= 51.89%	IFP= 95.58%
Ventral caudals	S= 98.18%	S= 98.11%	S= 99.56%	S= 91.26%	S= 99.09%
Dorsal caudals	K= 98.18%	K= 98.11%	K= 99.56%	K= 99.03%	K= 89.09%

---

## FIGURE LEGENDS

605  
606  
607  
608  
609  
610  
611  
612  
613  
614  
615  
616  
617  
618  
619  
620  
621  
622  
623

Fig. 1.—Map of Jalapão region indicating the sites of collection of *Cnemidophorus jalapensis* and *C. mumbuca*.

Fig. 2.—*Cnemidophorus jalapensis*, holotype, CHUNB 35651, adult male, SVL 53 mm.

(A) lateral view of head; (B) preanal plate and femoral pores at each side; (C) dorsal view of the head; (D) ventral view of the head.

Fig. 3.—A: Adult male of *Cnemidophorus jalapensis* (Photo by FGRF). B: Adult male of *C. mumbuca* (Photo by GRC). Note differences in coloration and stripe patterns (see text for details).

Fig. 4.—Dorsal coloration patterns in five species of *Cnemidophorus* from Brazil. (A) *C. littoralis*, CHUNB 08308; (B) *C. ocellifer*, CHUNB 12964; (C) *C. parecis*, CHUNB 11652, (D) *C. mumbuca*, CHUNB 28466; (E) *C. jalapensis*, CHUNB 35651.

Fig. 5.—Scores on the first two canonical discriminant axes based on meristic variables in five species of *Cnemidophorus* from Brazil south of Amazonia.

624

## APPENDIX I

625

*Specimens Examined*

626

*Cnemidophorus jalapensis* (51).— BRAZIL: *Tocantins*: Ponte Alta do Tocantins

627

CHUNB 12575–12608, CHUNB 35651–8, 35692–700.

628

*Cnemidophorus littoralis* (53).— BRAZIL: *Rio de Janeiro*: Barra de Maricá CHUNB

629

03228–03264, 08300–08310, 24110, 24111, 24117, 24867, 24868.

630

*Cnemidophorus mumbuca* (228).— BRAZIL: *Tocantins*: Mateiros, CHUNB 28317,

631

28350–28559, 28561–28577, 28753.

632

*Cnemidophorus ocellifer* (101).— BRAZIL: *Bahia*: Ibipeba, CHUNB 03134–03139,

633

03265, 03273, 03274, 03358, 03360, 03369, 03370, 03372, 03375, 03376, 03378, 03401, 03405,

634

03414, 03421, 08481, 08484, 08485; Irecê, CHUNB 03266, 03267, 03269–03272, 03359,

635

03361–03368, 03373, 03374, 03377, 03379, 03380, 03382, 07945–07956; Lençóis, CHUNB

636

05591; Paulo Afonso, CHUNB 08155–08157; Salvador, CHUNB 08138, 08139, 08152;

637

*Pernambuco*: Buíque, CHUNB 23529; Exu, CHUNB 12855, 13590; Petrolina, CHUNB 03402–

638

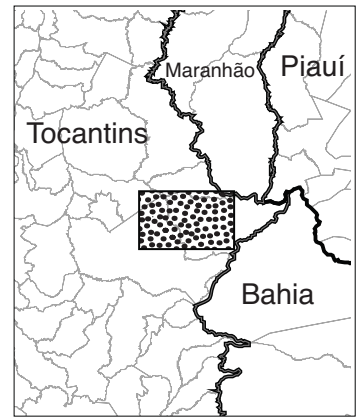
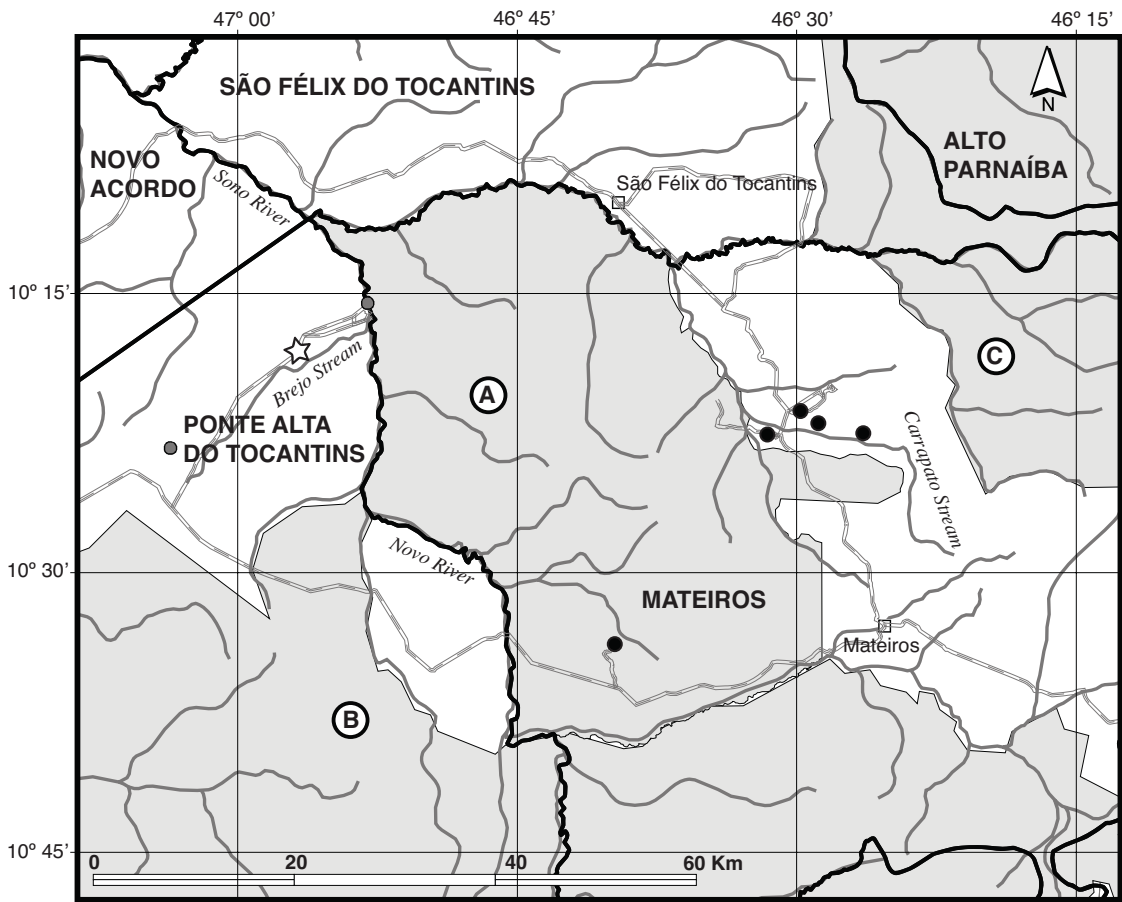
03404, 03406–03413, 03415–03420, 03422–03435, 13614, 24109, 24241.

639

*Cnemidophorus parecis* (108).— BRAZIL: *Rondônia*: Vilhena, CHUNB 09762–09814,

640

11651–11703, 14229, 14230.



Study region: location in Tocantins state, Brazil

- Cities
- ∩ Rivers and streams
- ∩ Roads
- ▨ Protected areas
- (A) Jalapão State Park
- (B) Serra Geral do Tocantins Ecological Station
- (C) Nascentes do Parnaíba National Park

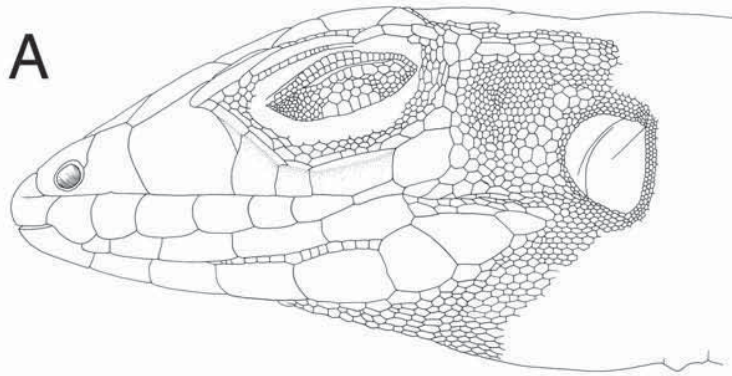
● *Cnemidophorus jalapensis*

☆ Type locality of *C. jalapensis*

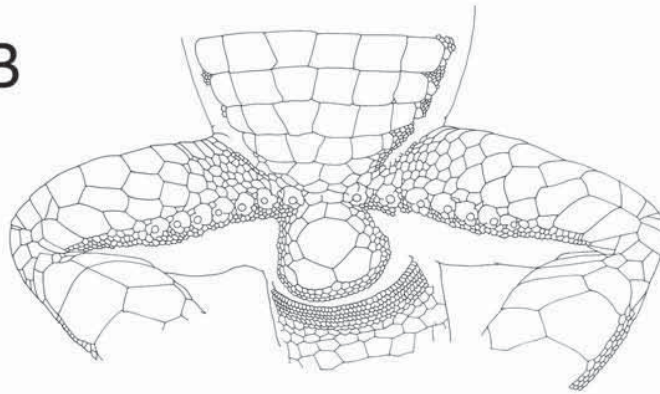
● *C. mumbuca*



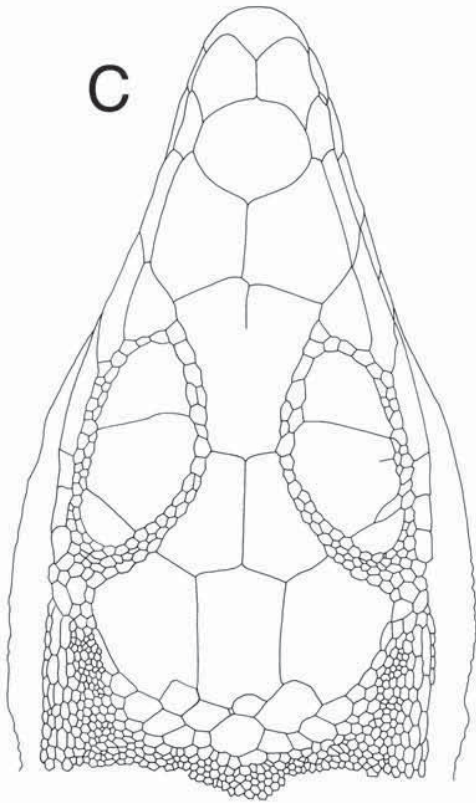
**A**



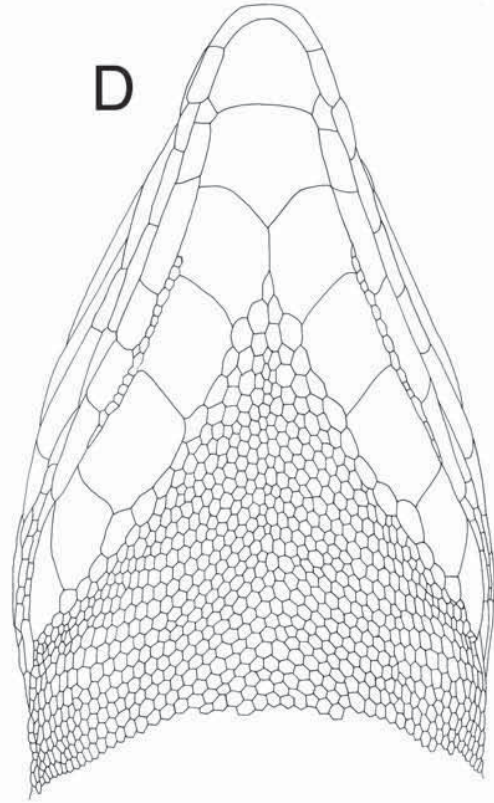
**B**



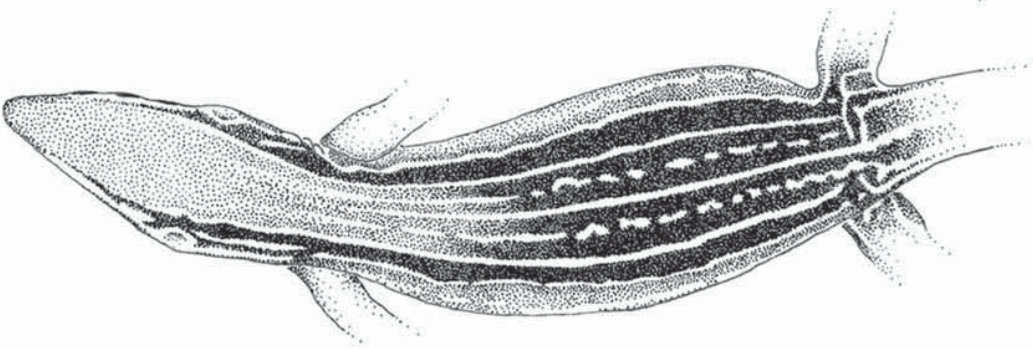
**C**



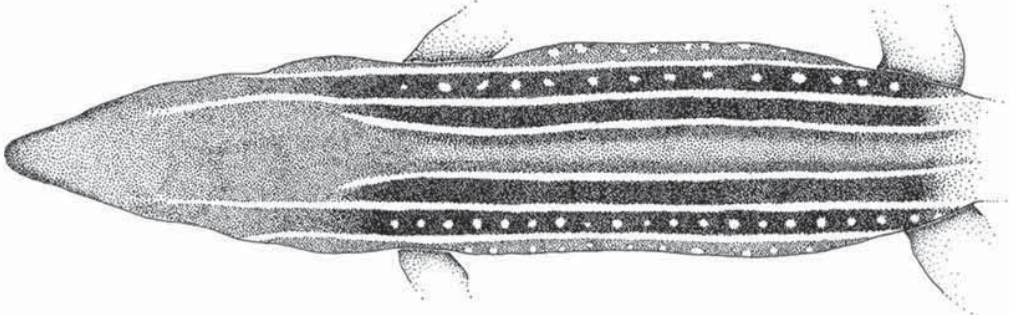
**D**



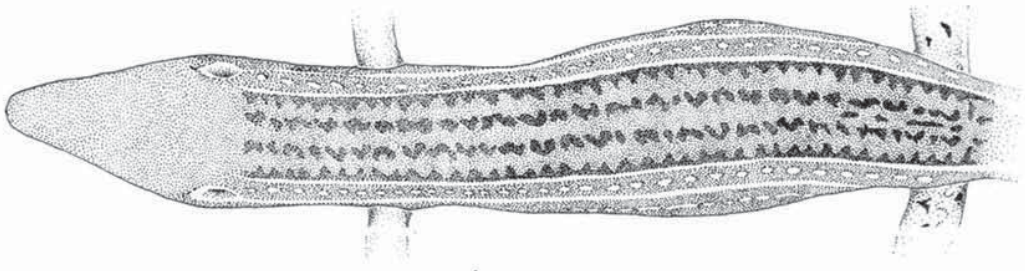




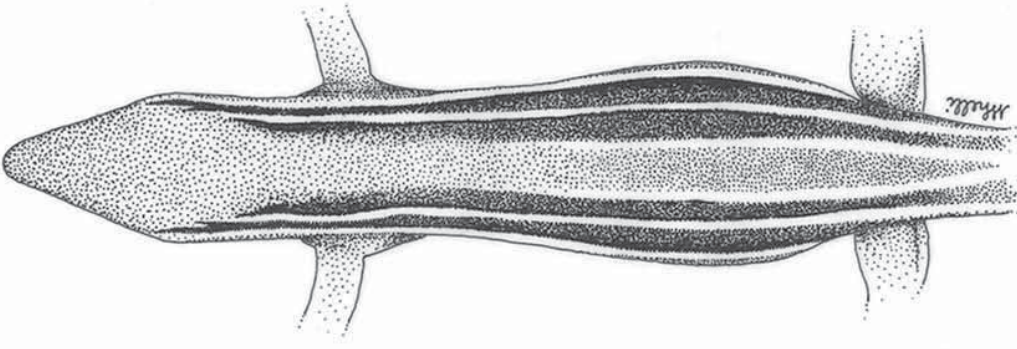
A



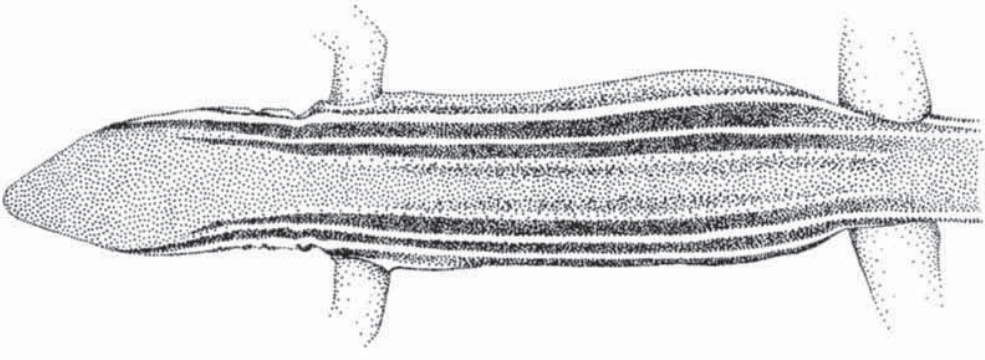
B



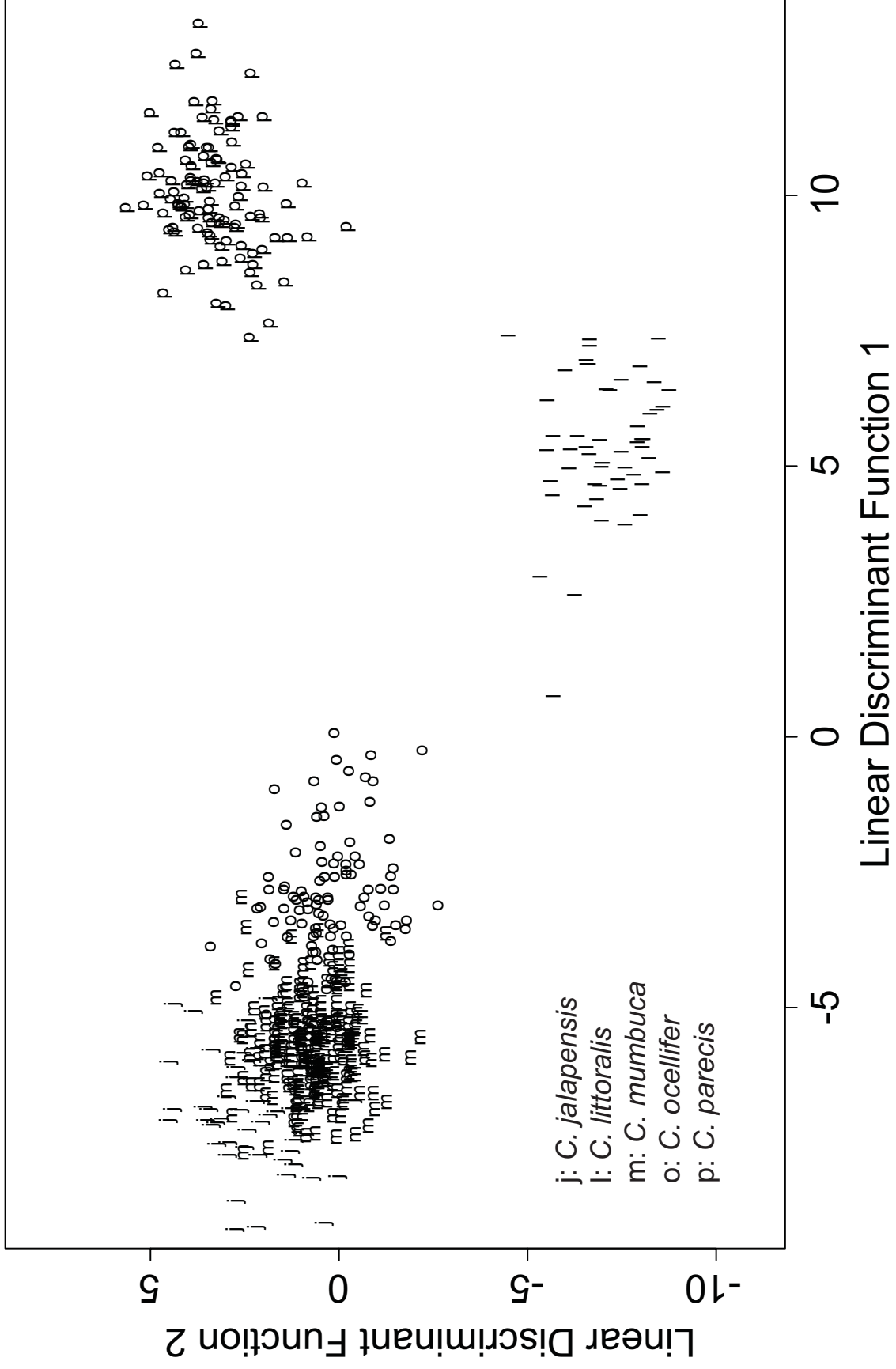
C



D



E



## ANEXO V

Espécimes examinados para a obtenção dos caracteres morfológicos e moleculares do

### Capítulo II

Os espécimes são indicados seu número individual de tombo e as iniciais de suas respectivas coleções de origem de acordo com o descrito a seguir: CHUNB (Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília); MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), CAS (California Academy of Sciences ), UTACV (University of Texas at Arlington), LJAMM (Coleção de Luciano J. Avila e Mariana Morando), MCT (Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS); com o número de acesso no GenBank (NAG) ou com a referencia quando for o caso.

#### *Ameiva auberi*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046424, 16S - AY046466

Dados morfológicos – Reeder et al. 2002

#### *Ameiva Ameiva*

Dados moleculares – BRASIL: *Rondônia*: Guajará-Mirim CHUNB: 22102, 22144.

Dados morfológicos – BRASIL: *Distrito Federal*: Brasília CHUNB: 00868-77, 00920-30, 00941-50, 01553-9, 01603-6.

#### *Ameiva bifrontata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046454, 16S -AY046496

Dados morfológicos – Reeder et al. 2002

#### *Ameiva chrysoleama*

Dados moleculares – NAG - AY046425, 16S -AY046467

Dados morfológicos – Reeder et al. 2002

#### *Ameiva corax*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359477, 16S -AY359497

*Ameiva dorsalis*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359478, 16S -AY359498

*Ameiva erythrocephala*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359479, 16S -AY359499

*Ameiva exsul*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359480, 16S -AY359500

*Ameiva festiva*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359481, 16S -AY359501

Dados morfológicos – NICARAGUA: *San Juan* CHUNB 43579-80.

*Ameiva fuscata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359482, 16S -AY359502

*Ameiva griswoldi*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359483, 16S -AY359503

*Ameiva leberi*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359484, 16S -AY359504

*Ameiva lineolata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359485, 16S -AY359505

*Ameiva maynardi*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359486, 16S -AY359506

*Ameiva plei*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359487, 16S -AY359507

*Ameiva pluvianotata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359488, 16S -AY359508

*Ameiva quadrilineata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046426, 16S -AY046468

Dados morfológicos – Reeder etal. 2002

*Ameiva* sp.

Dados moleculares – BRASIL: *Goiás*: Mineiros CN52, 110.

Dados morfológicos – BRASIL: *Goiás*: Mineiros CHUNB: 25734-25749, 26505-06, 26583-84, 26586-87.

*Ameiva* sp.

Dados moleculares – BRASIL: *São Paulo*: Santa Bárbara MZUSP94465-66

*Ameiva taeniura*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359489, 16S -AY359509

*Ameiva undulata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046427, 16S -AY046469

Dados morfológicos – NICARAGUA: *Granada* CHUNB 43566-7

*Ameiva wetmorei*

Dados moleculares – NAG 12S - AY359492, 16S -AY359512

*Aspidoscelis burti*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046428, 16S -AY046470

Dados morfológicos – ESTADOS UNIDOS DA AMÉRICA: *Arizona* CHUNB 43584-5;

Reeder etal. 2002.

*Aspidoscelis costatus*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046429, 16S -AY046471

Dados morfológicos – Reeder etal. 2002.

*Aspidoscelis deppei*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046431, 16S -AY046473

Dados morfológicos – NICARAGUA: *Rivas* CHUNB 43569-70; Reeder etal. 2002.

*Aspidoscelis gularis*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046433, 16S - AY046475

Dados morfológicos – ESTADOS UNIDOS DA AMÉRICA: *Oklahoma* CHUNB 43545;

Reeder et al. 2002.

*Aspidoscelis guttata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046434, 16S -AY046476

Dados morfológicos – Reeder et al. 2002.

*Aspidoscelis hyperythrus*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046435, 16S -AY046477

Dados morfológicos – Reeder et al. 2002.

*Aspidoscelis inornata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046436, 16S -AY046478

Dados morfológicos – ESTADOS UNIDOS DA AMÉRICA: *Arizona* CHUNB 43527;

Reeder et al. 2002.

*Aspidoscelis sexlineata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046444, 16S -AY046486

Dados morfológicos – ESTADOS UNIDOS DA AMÉRICA: *Arizona* CHUNB 43529;

Reeder et al. 2002.

*Aspidoscelis tigris*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046452, 16S -AY046494, c-mos - AF039481

Dados morfológicos – ESTADOS UNIDOS DA AMÉRICA CHUNB 13644, 13646, 13648,

43538-9; Reeder et al. 2002.

*Cnemidophorus abaetensis*

Dados moleculares – BRASIL: *Bahia*: Salvador CHUNB 47667-8

Dados morfológicos - BRASIL: *Bahia*: Salvador CHUNB 47667-70



*Cnemidophorus arenivagus*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046441, 16S -AY046483

*Cnemidophorus arubensis*

Dados morfológicos – ILHA DE ARUBA CAS94700-1, 94703, 94705-6, 94708, 94710-2, UTACV-R32108-10, 32113.

*Cnemidophorus gramivagus*

Dados moleculares – NAG 16S - AY046474; CHUNB 32304, 32314.

Dados morfológicos - BRASIL: Amazonas: Humaitá CHUNB 3501-3564, 7944.

*Cnemidophorus jalapensis*

Dados moleculares – BRASIL: Tocantins: Ponte Alta do Tocantins CHUNB 41169, 41175.

Dados moleculares - BRAZIL: Tocantins: Ponte Alta do Tocantins CHUNB 12575-12608, CHUNB 35651-8, 35692-700.

*Cnemidophorus lacertoides*

Dados moleculares – NAG 16S - AY046479; LJAMM 4517.

Dados morfológicos – ARGENTINA: Buenos Aires LJAMM4512, 4515-17.

*Cnemidophorus lemniscatus*

Dados moleculares – NAG 16S - AY046480, CHUNB01461

Dados morfológicos – BRASIL: Pará: Alter do Chão CHUNB01099-152; Roraima: Boa Vista CHUNB 01441-81.

*Cnemidophorus littoralis*

Dados moleculares – BRASIL: Rio de Janeiro: Barra de Maricá CHUNB42582-3.

Dados morfológicos – BRASIL: Rio de Janeiro: Barra de Maricá CHUNB03228-64, 08300-10, 24110-11, 24117, 24867-68, 42583.

*Cnemidophorus longicauda*

Dados moleculares – ARGENTINA: *La Pampa*: Chical Co LJAMM4025; *Mendoza*: Malargue, LJAMM 5101.

Dados morfológicos – ARGENTINA: *La Pampa*: Chical Co LJAMM4025; *Puelen* LJAMM 2119-20; *La Rioja*: Felipe Varela LJAMM 4061, 4064, 4066; *Mendoza*: La Paz LJAMM 5731; *Lavalle* LJAMM 4070; *Malargue* LJAMM 4054, 4059, 5100-1; *Neuquén*: Añelo LJAMM 7811; *Confluencia* LJAMM8616; *Picún Leufú* LJAMM8608-9; *Rio Negro*: *Avellaneda* LJAMM0047, 8304; *San Antonio* LJAMM4541; *Valcheta* LJAMM7081-82; *San Juan*: Ullum LJAMM2345; *Valle Fertil* LJAMM4075-76

*Cnemidophorus mumbuca*

Dados moleculares – BRASIL: *Tocantins*: Mateiros CHUNB28493, 28535.

Dados morfológicos – BRAZIL: *Tocantins*: Mateiros, CHUNB 28317, 28350-28559, 28561-28577, 28753.

*Cnemidophorus murinus*

Dados morfológicos: ANTILHAS HOLANDESAS: *Bonaire* CHUNB43577, CAS 157550, CAS157551-3, 157574-5, 157575, 157582-3, 157607-8, 159020-2

*Cnemidophorus ocellifer* Co

Dados moleculares – BRASIL: *Bahia*: Cocos CHUNB51175-6

Dados morfológicos – BRASIL: *Bahia*: Cocos CHUNB7614-6, 8150-1, 24591-2, 49165-8, 49191, 50195-6, 50198, 50267, 51181-94.

*Cnemidophorus ocellifer* Cr

Dados moleculares – BRASIL: *Goiás*: *Cristalina* CHUNB11058, 11150.

Dados morfológicos – BRASIL: *Goiás*: *Cristalina* CHUNB01736, 07577, 08411-17, 08421-24, 9691-94, 10086, 10101, 10952-57, 11058-9, 11081, 11085, 11150-2.

*Cnemidophorus ocellifer* Mi

Dados moleculares – BRASIL: *Goiás*: *Minaçu* CHUNB07558, 07601.

Dados morfológicos – BRASIL: Goiás: Minaçu CHUNB 00130, 03297-8, 3300-57, 7556-60, 7601-3, 7606-7, 7936-40, 8158-9, 8311-8, 9608, 9613, 9616, 9620, 12953-4, 12961-9, 12972-011, 13117-8, 13125-7, 13526-9, 19197-201, 24220, 24261, 24805-6.

*Cnemidophorus parecis*

Dados moleculares – BRASIL: Rondônia: Vilhena CHUNB11655, 11670.

Dados morfológicos – CHUNB 09762-09814, 11651-11703, 14229, 14230.

*Cnemidophorus* sp. Pa

Dados moleculares – BRASIL: Tocantins: Paranã CHUNB36723, 36771.

Dados morfológicos – BRASIL: Tocantins: Paranã CHUNB 25735, 25737-8, 25744, 25746, 26505-6, 26584, 26586, 26588, 48052, 36712-17, 36720, 36722-3, 36728, 36731-4, 36736, 36744-6, 36748, 36750, 36754-9, 36764, 36769-71

*Cnemidophorus serranus*

Dados moleculares – ARGENTINA: Córdoba LJAMM25c.

*Cnemidophorus tergoaevigatus*

Dados moleculares – ARGENTINA: Catamarca: Belen LJAMM4262; La Rioja, Famatina LJAMM5752.

Dados morfológicos – ARGENTINA: Catamarca: Belen LJAMM4259, 4262, 4279-80; Santa Maria LJAMM4275; Tinogasta LJAMM2141, 2321, 2342-3, 2346; La Rioja: Arauco LJAMM4181; Castro Barros LJAMM1035, 1833, 1997-8, 0596, 0836; Famatina LJAMM4153, 5752; San Blas de Los Sauces LJAMM4263, 4265.

*Cnemidophorus vacariensis*

Dados moleculares – BRASIL: Rio Grande do Sul CHUNB51432-3

Dados morfológicos – BRASIL: Rio Grande do Sul CHUNB51432-6, MCT 10631-3, 8872.

*Cnemidophorus vanzoi*

Dados moleculares – NAG 12S - DQ168985, 16S - DQ168987

*Dicrodon guttulatum*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046453, 16S - AY046495

Dados morfológicos – Reeder et al. 2002.

*Kentropyx altamazonica*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046456, 16S - AY046498

Dados morfológicos – Capítulo II desta Tese e Reeder et al. 2002.

*Kentropyx calcarata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046458, 16S - AY046500, c-mos - AF420864

Dados morfológicos - Capítulo II desta Tese e Reeder et al. 2002.

*Kentropyx pelviceps*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046459, 16S - AY046501

Dados morfológicos - Capítulo II desta Tese e Reeder et al. 2002.

*Kentropyx striata*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046460, 16S - AY046502

Dados morfológicos - Capítulo II desta Tese e Reeder et al. 2002.

*Kentropyx paulensis*

Dados moleculares – NAG 12S – EU345185, 16S – EU345179

Dados morfológicos - Capítulo II desta Tese

*Kentropyx vanzoi*

Dados moleculares – NAG 12S – EU345188, 16S – EU345178

Dados morfológicos - Capítulo II desta Tese

*Kentropyx sp 1*

Dados moleculares – NAG 12S – EU345192, 16S – EU345184

Dados morfológicos - Capítulo II desta Tese

*K. viridistriga*

Dados moleculares – NAG 12S – EU345186, 16S – EU345183

Dados morfológicos - Capítulo II desta Tese

*Teius teyou*

Dados moleculares – NAG 12S - AY046461, 16S - AY046503

Dados morfológicos - Reeder et al. 2002.

*Tupinambis*

Dados moleculares – *Tupinambis merianae*: BRASIL: Mato Grosso CHUNB14839-40

Dados morfológicos – *Tupinambis teguixin*: Reeder et al. 2002, Teixeira 2003.



## ANEXO VI

Tabela mostrando os estados de 33 caracteres morfológicos entre os 44 táxons terminais usados nesta partição.

Táxons	Caracteres															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Am. auberi</i>	0	0	0	1	0	0	(01)	0	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Am. ameiva</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	?	2	1	1	1	1
<i>Am. bifrontata</i>	0	0	0	(01)	0	0	(01)	(01)	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Am. chrysoleama</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Am. festiva</i>	?	?	0	0	0	0	(01)	0	(01)	1	2	1	1	(01)	0	0
<i>Am. quadrilineata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	(01)	1	?	?	?	?	?	?
<i>Ameiva</i> sp.	0	0	0	1	0	0	0	(01)	1	0	(23)	2	0	?	0	1
<i>Am. undulata</i>	0	0	0	0	0	0	(01)	0	0	1	2	2	(01)	(01)	?	?
<i>As. burti</i>	1	1	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2	(01)	0	1	1
<i>As. costatus</i>	1	1	0	0	0	0	2	2	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>As. deppei</i>	1	1	0	0	0	0	0	2	0	1	2	2	(01)	(01)	0	1
<i>As. gularis</i>	1	1	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2	1	1	1	1
<i>As. guttata</i>	1	1	0	0	0	0	0	2	0	1	?	?	?	?	?	?
<i>As. hyperythrus</i>	1	1	0	0	0	0	0	2	0	(01)	?	?	?	?	?	?
<i>As. inornata</i>	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	2	1	0	0	0
<i>As. sexilineata</i>	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	2	0	0	0	0
<i>As. tigris</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	2	(01)	0	?	?
<i>C. abaetensis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	(01)	(01)	3	2	1	0	0	0
<i>C. arenivagus</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>C. arubensis</i>	?	?	0	0	0	1	0	(01)	1	0	2	2	(01)	0	(01)	(01)
<i>C. gramivagus</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2	2	1	(01)	0	(01)

<i>C. jalalagensis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	(02)	0	0	0	(013)	(012)	(01)	(01)	0	0
<i>C. lacertoides</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	(02)	0	(01)	2	2	(01)	(01)	(01)	1	1
<i>C. lemniscatus</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	(01)	0	(23)	2	(01)	(01)	(01)	(01)	1
<i>C. littoralis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	(01)	0	(01)	0	(23)	(12)	0	(01)	0	0	0
<i>C. longicauda</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	(013)	2	0	0	0	0	0
<i>C. mumbuca</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	(02)	(01)	0	(01)	(012)	(01)	?	(01)	(01)	(01)
<i>C. murinus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	(01)	1	0	2	(12)	(01)	(01)	(01)	1	1
<i>C. ocellifer Co</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	(01)	0	0	(01)	2	(01)	(01)	(01)	1	0
<i>C. ocellifer Cr</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	(02)	0	(01)	(0123)	2	0	(01)	(01)	(01)	0
<i>C. ocellifer Mi</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	(01)	(01)	(0123)	(12)	0	(01)	(01)	(01)	0
<i>C. parecis</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	(01)	0	(23)	(012)	?	(01)	0	0	0
<i>Chemidophorus sp.</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	(01)	2	?	3	1	?	2	2
<i>C. tergo-laevigatus</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	(01)	2	0	0	0	0	0
<i>C. vacariensis</i>	1	1	0	0	(01)	0	0	0	0	2	0	(01)	2	1	(01)	(01)	1	1	1
<i>K. altamazonica</i>	1	1	1	2	0	1	0	0	0	2	0	(01)	?	(01)	?	2	0	0	0
<i>K. calcarata</i>	?	1	1	2	0	1	0	0	0	2	0	1	?	(012)	0	0	(01)	(01)	(01)
<i>K. paulensis</i>	1	1	1	2	1	1	1	(01)	0	2	0	1	?	(012)	0	0	(01)	(01)	(01)
<i>K. pelviceps</i>	?	1	1	2	0	1	0	0	0	2	0	1	?	(012)	0	0	(01)	(01)	(01)
<i>Kentropyx sp.</i>	1	1	1	2	1	1	1	(01)	0	2	0	1	?	(012)	0	0	0	0	1
<i>K. striata</i>	1	1	1	2	2	1	0	0	0	2	0	(01)	?	(012)	1	0	(01)	(01)	(01)
<i>K. vanzoi</i>	1	1	1	(12)	0	1	(12)	0	0	2	0	(01)	?	(012)	0	0	(01)	(01)	1
<i>K. viridistriga</i>	1	1	1	2	1	1	1	(01)	0	2	0	(01)	?	(01)	0	0	(01)	(01)	(01)
<i>T. teguixin</i>	1	1	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?





<i>C. lacertoides</i>	0	0	1	1	0	0	2	2	2	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>C. lemniscatus</i>	(01)	1	(01)	(01)	(01)	0	4	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>C. littoralis</i>	1	1	1	1	(01)	0	1	2	2	0	0	0	0	2	2	1	1
<i>C. longicauda</i>	(01)	1	1	1	0	0	2	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>C. mumbuca</i>	(01)	1	1	1	(01)	0	1	2	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>C. murinus</i>	0	0	0	0	0	0	1	3	4	2	1	1	2	2	4	3	2
<i>C. ocellifer Co</i>	0	(01)	1	1	(01)	0	1	2	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>C. ocellifer Cr</i>	(01)	1	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>C. ocellifer Mi</i>	(01)	1	1	1	(01)	0	1	2	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>C. parecis</i>	0	0	1	1	(01)	0	2	2	2	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Cnemidophorus sp.</i>	0	(01)	(01)	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	0	1	1	1
<i>C. tergo-laevigatus</i>	0	1	1	1	0	0	2	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>C. vacariensis</i>	0	0	(01)	(01)	(01)	0	2	2	2	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>K. altamazonica</i>	(01)	(01)	(01)	0	1	1	0	0	1	2	2	0	1	1	2	1	1
<i>K. calcarata</i>	1	0	0	0	(01)	0	1	2	2	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>K. paulensis</i>	1	0	1	1	1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>K. pelviceps</i>	1	0	0	(01)	0	0	1	2	2	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Kentropyx sp.</i>	1	0	1	1	1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>K. striata</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>K. vanzoi</i>	1	0	1	1	1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>K. viridistriga</i>	1	0	0	1	1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>T. teguixin</i>	?	?	?	?	?	?	0	2	2	0	2	2	0	1	1	2	1

1, Bainha lingual; 2, borda posterior da porção escamosa da língua; 3, superfície das escamas ventrais; 4, ventris em uma fileira transversal; 5, tipo de escamas dorsais; 6, esporão pré-cloacal em machos; 7, escamas pós-antebraquiais; 8, escamas mesoptiquiais; 9, parietais; 10, supraoculares; 11, semicírculos; 12, nível de contato entre o primeiro par de mentais; 13, mentais; 14, pregas gulares; 15, ocelos laterais; 16, ocelos na perna; 17, linha vertebral; 18, linha paravertebral; 19, linha dorsolateral; 20, linha lateral superior; 21, linha lateral inferior; 22, supralabiais; 23, infralabiais; 24, granulos ao redor do meio do corpo; 25, fileiras transversais de ventrais; 26, poros femorais; 27, pré-femorais; 28, fileiras de pré-femorais; 29, fileiras de infralabiais; 30, pré-anais; 31, lamelas do 4º dedo; 32, lamelas do 4º artelho; 33, dorsais