



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA**

**PAISAGEM GENÉTICA E HISTÓRIA POPULACIONAL DE
Tropidurus hispidus (SQUAMATA: TROPIDURIDAE) AO LONGO
DE UM MOSAICO ADAPTATIVO DO NORTE E NORDESTE DO
BRASIL**

DIEGO MARLLUS ALBANUS BRITO

**RECIFE
2012**

DIEGO MARLLUS ALBANUS BRITO

**PAISAGEM GENÉTICA E HISTÓRIA POPULACIONAL DE
Tropidurus hispidus (SQUAMATA: TROPIDURIDADE) AO LONGO
DE UM MOSAICO ADAPTATIVO DO NORTE E NORDESTE DO
BRASIL**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Centro de Ciências Biológicas, como parte dos requisitos à obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo A. Torres

**RECIFE
2012**

Brito, Diego Marllus Albanus

Paisagem genética e história populacional de *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropuridae) ao longo de um mosaico adaptativo do Norte e Nordeste do Brasil/ Diego Marllus Albanus Brito– Recife: O Autor, 2012.

60 folhas : il., fig., tab.

Orientador: Rodrigo A. Torres

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas. Biologia Animal, 2012.

Inclui bibliografia

- 1. Tropidurus 2. Genética de populações 3. DNA I. Torres, Rodrigo A. (orientador) II. Título**

597.54

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2012-173

DIEGO MARLLUS ALBANUS BRITO

PAISAGEM GENÉTICA E HISTÓRIA POPULACIONAL DE *Tropidurus hispidus* (SQUAMATA: TROPIDURIDADE) AO LONGO DE UM MOSAICO ADAPTATIVO DO NORTE E NORDESTE DO BRASIL

Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Centro de Ciências Biológicas, como parte dos requisitos à obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Enrico Bernard - Membro interno
Universidade Federal de Pernambuco

Profo. Dr. José Eduardo Garcia - Membro externo
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Martin Alejandro Montes - Membro externo
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dr. Severino Mendes de Azevedo Junior - Membro interno (Suplente)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dr. Geraldo Jorge Barbosa de Moura - Membro externo (Suplente)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Dedico este trabalho a todos que estiveram
ao meu lado, vibrando e torcendo a cada passo e,
assim, deixaram um pouco de si nessas páginas.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que, de forma direta ou indireta, me ajudaram nesses mais de dois anos de trabalho e criação. Primeiramente, devo muito ao professor Marcio Pie pelos contatos iniciais e pela indicação e ao professor Rodrigo Torres por toda a orientação, empenho e esforço que depositou sobre esse trabalho.

Agradeço ao meu pai Edvá e minha mãe Clelia pela disponibilidade, tanto financeira quanto emocional, nos momentos em que tanto precisei – mesmo de longe, sem vocês nada disso seria possível de ser realizado.

Agradeço aos meus amigos de Recife, Curitiba e tantas outras cidades, que ouviram minhas lamúrias, compartilharam minhas conquistas e me ajudaram a continuar caminhando quando as coisas pareciam não funcionar mais. Em especial, Helio e Cibele, vocês foram mais importantes do que talvez imaginem.

Agradeço também ao pessoal do laboratório e do mestrado, Filipe, Emilly, Debora, Flavia, Guilherme e Ralf, cujo auxílio foi crucial, tanto na parte técnica e teórica, quanto no companheirismo e na amizade.

Além disso, agradeço às pessoas que me ajudaram nas coletas: ao Ralph, que me enviou amostras do Rio Grande do Norte, às equipes da prof^a Edinilza Maranhão em Serra Talhada, do prof. João Oliveira na APA de Guadalupe, e da prof^a Albertina no INPA, além do professor Miguel Trefault e msc. Marco Aurélio de Sena que enviou amostras do Rio de Janeiro e Bahia.

Agradeço também em especial ao Rafael e Eliana Castro, que me acolheram na casa deles quando minha estadia em Recife parecia não ser mais possível, e mais de uma vez me estenderam a mão como poucos.

Por fim, agradeço ao CNPq, CAPES, INPA e IBAMA por todo o auxílio financeiro e técnico prestados.

**“Adaptabilidade não é imitação.
Ela significa poder de resistência e assimilação.”**

Mahatma Gandhi

RESUMO

A genética da paisagem adaptativa é um tema transversal de estudos, que combina conhecimentos de ecologia da paisagem e dados relativos à genética populacional das espécies. Em lagartos, essa abordagem já foi utilizada para responder questões como mudanças climáticas, fragmentação de habitats e incertezas taxonômicas. Apesar de *Tropidurus hispidus* parecer ser uma espécie coesa, porém ecologicamente adaptável, apresenta evidências de estruturação populacional. Esse trabalho objetivou avaliar a continuidade genética de *T. hispidus* ao longo dos biomas Floresta Amazônica, Caatinga, Agreste, Floresta Atlântica e na vegetação de Restinga, além da zona urbana. Para tal, marcadores moleculares nucleares ISSR foram analisados por reações de PCR/eletroforese. Apesar da descontinuidade ambiental na área amostrada, os resultados indicam que *T. hispidus* parece apresentar forte conexão gênica entre as populações locais (demes), podendo constituir-se como um táxon evolutivamente coeso cujas populações possuem intenso fluxo gênico. A espécie provavelmente apresenta alta capacidade migratória ao longo dos diferentes ecossistemas estudados.

Palavras-chave: diversidade críptica, fluxo gênico, história populacional

ABSTRACT

Landscape genetics is a transversal line of study which crosses data obtained from both landscape ecology and population genetics. In lizards, this approach has already been used to answer questions regarding climatic changes, habitat fragmentation and taxonomic uncertainty. Albeit *Tropidurus hispidus* seems to be a coherent and ecologically plastic species, it shows some evidence of population structuring. This work aimed to evaluate the genetic connectivity among populations of *T. hispidus* from the Amazonic Rainforest, Caatinga, Agreste, Atlantic Rainforest and Restinga, besides urban zone. Nuclear molecular markers ISSR were analyzed through PCR/electrophoresis reactions. Even under the extreme environmental differences in the sampled area, results suggest that *T. hispidus* seems to experience a strong genetic connection among its local groups (demes), and it may be considered a single evolutionary taxon, whose populations share a strong genetic flux. The lizard probably possesses a high capacity to migrate and adapt along the observed ecosystems.

Keywords: cryptic diversity, gene flux, population history

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - Gravura de <i>Tropidurus hispidus</i>	15
FIGURA 2 - Locais de coleta, com destaque para Pernambuco	26
FIGURA 3 - Eletroforese em gel de agarose.....	31
FIGURA 4 – Topologia de Neighbor-Joinning.....	32
FIGURA 5 - Topologia de Máxima parcimônia	35
FIGURA 6 – Gráfico de estruturação bayesiana	36

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 – Número de indivíduos obtidos de cada localidade.....	27
TABELA 2 - Primers ISSR testados.....	29
TABELA 3 - Resultados da análise de variância molecular.	33
TABELA 4 – Valores de GST e Nm obtidos.....	37

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	11
1.1.	Genética da paisagem adaptativa	11
1.2.	Genética da paisagem adaptativa em Squamata	13
1.3.	<i>Tropidurus hispidus</i> (Spix, 1825)	14
1.4.	Unidades morfofisiográficas	18
1.4.1.	Formação	18
1.4.2.	Caatinga	19
1.4.3.	Agreste	20
1.4.4.	Floresta Atlântica	20
1.4.5.	Restinga	22
1.4.6.	Floresta Amazônica	23
2.	OBJETIVOS	25
2.1.	Objetivo geral	25
2.2.	Objetivos específicos	25
3.	MATERIAL E MÉTODOS	26
3.1.	Área amostrada e material de estudo	26
3.2.	Extração de DNA	27
3.3.	Amplificação do DNA	27
3.4.	Marcadores nucleares ISSRs	28
4.	RESULTADOS	31
4.1.	Reações PCR-ISSR	31
4.2.	Análises de Agrupamento	31
4.2.1.	Neighbor-Joining	31
4.2.2.	Máxima Parcimônia	33
4.3.	AMOVA e outros parâmetros de genética populacional	33
4.4.	Simulação Bayesiana (STRUCTURE)	36
5.	DISCUSSÃO	37
6.	REFERÊNCIAS	43

1. INTRODUÇÃO

1.1. Genética da paisagem adaptativa

A genética da paisagem adaptativa pode ser definida como um tema transversal de estudos, que combina os conhecimentos sobre a ecologia da paisagem de determinada espécie e dados relativos à sua genética populacional (HOLDEREGGER e WAGNER, 2006). Conseqüentemente, essa abordagem consegue prover informações a respeito da interação entre as características biogeográficas e ambientais da paisagem em que um grupo se desenvolveu e seus processos, tais como fluxo gênico, deriva genética e seleção (MANEL *et al.*, 2003).

Contudo, para a realização dos estudos de genética da paisagem adaptativa, faz-se necessário o entendimento de três concepções básicas: (a) o foco dessa abordagem está compreendido nos fenômenos micro-evolutivos, processos evolutivos intra-específicos, (b) são abordados, sempre que possível, dois processos eco-evolutivos, como fluxo gênico e seleção, que exigirão diferentes abordagens de estudo e c) faz-se necessária a construção de dois conjuntos de dados, um relativo ao genoma e outro concernente à paisagem adaptativa, que serão posteriormente comparados quanto a suas possíveis associações (HOLDEREGGER e WAGNER, 2006).

Ao conseguir realizar a união de processos de evolução populacional e individual com as características ambientais que possivelmente os afetam, esses procedimentos podem fornecer informações relevantes sobre a evolução, ecologia e biologia da conservação da espécie estudada (MANEL *et al.*, 2003; HOLDEREGGER *et al.*, 2006). Portanto, a identificação de descontinuidades ambientais entre segmentos da área estudada é crucial para a compreensão da movimentação de indivíduos em termos históricos ou mesmo do fluxo dos gametas através de descontinuidades ecológicas ao longo de uma área geográfica. Desse modo, a principal questão a ser pesquisada atualmente nos estudos de genética da paisagem adaptativa pretende esclarecer o grau de conectividade estrutural dessas

diferentes circunstâncias ambientais, utilizando-se para tal informações genéticas das espécies (HOLDEREGGER e WAGNER, 2006).

A literatura relativa a estudos de genética da paisagem adaptativa é ainda relativamente escassa, tanto na região Neotropical quanto com herpetofauna. Porém, já foi adotada em diversos estudos, alguns tendo como área regiões extremas. O continente antártico é considerado um ambiente de baixa diversidade tanto de habitats como de espécies marinhas, e é conhecido pela dispersão quase circunglobal das que lá habitam (BRANDT *et al.*, 2007; ROGERS, 2007; CLARKE *et al.*, 2005; CLARKE e JOHNSTON, 2003). Contudo, um estudo utilizando DNA mitocondrial para acessar a diversidade de holoturóideos na região identificou 74 unidades evolutivamente significativas (ESUs), 12 das quais em simpatria, em 39 morfoespécies descritas de pepinos do mar. Tais dados levaram à conclusão de que o isolamento por distância e as diferentes pressões evolutivas encontradas em habitats antes pensados como homogêneos podem ter maior influência na evolução do grupo do que se pensava com base somente em dados morfológicos (O'LOUGHLIN *et al.*, 2010).

Também no ambiente marinho, Pérez-Ruzafa *et al.* (2006) mostraram que populações de peixes que habitavam áreas protegidas da pesca no sudeste espanhol exibiam diversidade genética significativamente maior do que as populações de áreas onde a pesca era permitida. Tal evidência suscitou a idéia de que pressões seletivas diferentes podem interferir diretamente no curso das feições genéticas das populações.

Na região neotropical, um estudo desenvolvido em *Chiroxiphia caudata* (Aves) ao longo do corredor central Mata Atlântica (500 km) revelou evidências de estruturação genética mesmo ao longo de um bioma supostamente homogêneo. Tais evidências sustentaram a hipótese de que possivelmente aspectos eco-geográficos estariam influenciando a baixa conectividade genética (FRANCISCO *et al.*, 2007).

No sul californiano, a salamandra *Ensatina eschscholtzii* é um dos exemplos marcantes de espécies com distribuição em anel ao longo de um cenário de expansão e interrupção demográfica peculiar, perante uma paisagem geográfica restritiva à continuidade histórica do fluxo genético dentro da espécie (KUCHTA *et*

al., 2009). Na época de sua dispersão, havia um canal entre o Oceano Pacífico e o vale central californiano, o que acreditava-se que tornava a região intransponível. Apesar disso, os resultados mais recentes confirmam que uma das populações do anfíbio conseguiu atravessar o canal e, ao sul de uma cadeia de montanhas, reencontrou sua população-irmã, agora outra subespécie, caracterizando um modelo clássico de espécies em anel envolvendo populações genético-evolutivamente descontínuas (KUCHTA *et al.*, 2009).

No sudeste do Brasil, Carnaval *et al.* (2009) aplicaram tal abordagem ao estudo de quatro espécies de anfíbios, associando a diversidade genética de suas populações a seus habitats. Entre as conclusões, está a de que espécies que habitam o interior da floresta atlântica apresentam populações com maior diversidade genética entre si do que as populações de espécies de borda de mata e as de áreas abertas. Como a floresta atlântica se encontra fragmentada, as populações de mata fechada não conseguem manter seu fluxo gênico e se distanciam geneticamente umas das outras, enquanto as de área aberta conseguem manter um número de migrantes suficiente para manter a coesão genética.

1.2. Genética da paisagem adaptativa em Squamata

Em lagartos, a utilização da abordagem da paisagem genética tem sido cada vez mais frequente, e já foi utilizada para responder perguntas diversas relacionadas a questões como mudanças climáticas, fragmentação de habitats e incertezas taxonômicas (TOLLEY *et al.* 2009; LEVY *et al.* 2010; O'NEILL *et al.* 2008; FREEDMAN *et al.* 2010).

Por exemplo, Driscoll e Hardy (2005) encontraram níveis similares de variação genética em populações do lagarto australiano *Amphibololurus nobbi* tanto em áreas desmatadas quanto em áreas de proteção ambiental próximas, mas curiosamente encontrou também um padrão de isolamento entre essas áreas de proteção. Outros estudos prévios com lagartos também encontraram variação genética populacional reduzida e estruturação populacional em habitats fragmentados (STOW *et al.* 2001; BERRY *et al.* 2005). Em outro artigo, o

desmatamento provocado em uma região agrícola do oeste da Austrália parece ter causado um declínio na diversidade genética em lagartos *Ctenophorus ornatus*, que habitam afloramentos rochosos, além de aumentar a divergência entre populações ao reduzir o fluxo gênico (LEVY *et al.*, 2010).

Um estudo de paisagem genética realizado com duas espécies de esquamados na África do Sul revelou que a maioria de suas populações possui fluxo gênico quase nulo, com grande isolamento populacional (TOLLEY *et al.*, 2009). Contudo, animais presentes na parte leste da região possuem maior troca de material genético, apesar de aquela área apresentar maior densidade de barreiras geográficas. Como essa abordagem analisa processos históricos a partir de dados populacionais atuais, os autores argumentam que no passado provavelmente havia menos barreiras ao fluxo gênico nessa região.

Outros trabalhos utilizando genética da paisagem sugerem que um aumento na variação genética pode ser atribuído a eventos recentes de fragmentação e à redistribuição de indivíduos ao longo de fragmentos de habitats (DRISCOLL e HARDY, 2005; SUMNER, 2005). Contudo, necessidades específicas de habitat ou a habilidade de se dispersar podem ser cruciais em permitir ou restringir o fluxo gênico em ambientes alterados (RICKETTS, 2001; HOEHN *et al.* 2007).

1.3. *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825)

Neste trabalho, a abordagem da paisagem genética foi aplicada a *Tropidurus hispidus* (FIGURA 1). Pertencente à família Tropiduridae, é o maior lagarto de seu gênero, com comprimento rostro-caudal entre 68 a 114mm e comprimento total que pode chegar a 35cm (KOLODIUK *et al.*, 2010). Além disso, se adapta bem a ambientes com condições climáticas drásticas e temperatura anual média entre 24° C e 26° C, dados que sugerem elevada taxa metabólica (MARTIN e PALUMBI, 1993; LI, 1997). Tal como *Tropidurus torquatus*, *T. hispidus* foi uma das espécies que mais sofreu revisões taxonômicas na família (CEI, 1982; RODRIGUES, 1987, 1988), sendo Vanzolini e Gomes (1979) e Frost *et al.* (2001) os autores principais que iniciaram o atual processo de reavaliação taxonômica do grupo.

Apresenta larga tolerância ecológica, o que permite a sua ocorrência em áreas além de um único domínio morfoclimático, sendo encontrada na floresta atlântica, nas zonas costeiras, nas áreas de transição entre caatingas e cerrados e em afloramentos rochosos na Amazônia (FROST *et al.*, 2001; DÍAZ-URIARTE, 2000; ABREU *et al.*, 2002; VANZOLINI *et al.*, 1980; VITT, 1995).

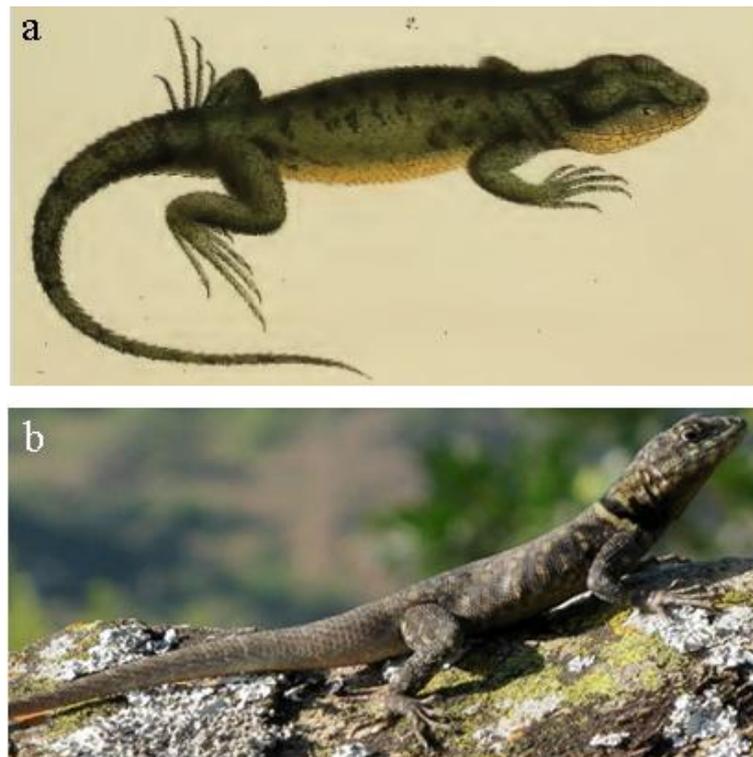


FIGURA 1 - a. Gravura de *Tropidurus hispidus* (SQUAMATA : Tropiduridae) em sua descrição efetuada por Spix, 1825. b. *Tropidurus hispidus* termorregulando (Jesus Linares, disponível em: <http://www.treknature.com/gallery/photo224087.htm> Acesso em: 07 de março de 2012).

A espécie parece ser uma excelente colonizadora, sendo encontrada em áreas recém abertas, além de ser reconhecidamente uma generalista de habitat, utilizando uma vasta gama de microhabitats (RODRIGUES, 1987; VITT, 1995; VITT e CARVALHO, 1995; VITT *et al.*, 1997). Utiliza diversos substratos, como solos arenosos, pedregosos, troncos de árvores e afloramentos rochosos, porém é predominantemente saxícola, visto que rochas podem prover espaço para forrageio, abrigo, nidificação e termorregulação (PASSONI *et al.* 2008, VITT *et al.* 1997, DÍAZ-

URIARTE, 2000; ABREU *et al.*, 2002). É facilmente encontrada em regiões urbanas, forrageando e termorregulando sobre muros e cercas (RODRIGUES, 1987, DÍAZ-URIARTE, 2000; ABREU *et al.*, 2002).

A plasticidade desta espécie parece se confirmar também em termos ecológicos, tendo em vista alguns dados recentes acerca das suas tendências alimentares. Tradicionalmente, a espécie é classificada como um predador oportunístico do tipo senta-e-espera cujo principal item alimentar são artrópodes, principalmente formigas (SCHOENER, 1971, ABREU *et al.*, 2002; VAN SLUYS *et al.*, 2004), seguido de algumas plantas, basicamente flores (VAN SLUYS *et al.*, 2004; CASTILLO-TRENN, 2004). Contudo, observações na Amazônia revelaram um hábito alimentar primariamente insetívoro, ainda que continue muito heterogêneo (VITT *et al.*, 1996). Além disso, em uma Restinga do Espírito Santo, *T. hispidus* apresentou igualmente hábito primariamente insetívoro, com preferência por formigas e cupins, e um leve desvio do comportamento de senta-e-espera para um forrageio mais ativo (TEIXEIRA e GIOVANELLI, 1999). Por outro lado, *T. hispidus* de uma localidade da Caatinga no estado de Pernambuco revelou um hábito igualmente diversificado, porém significativamente diferente daquele observado na Amazônia, pois utilizava pequenos frutos como seu item alimentar primário (ALBUQUERQUE *et al.*, 2009). Tal diferenciação de *T. hispidus* entre paisagens adaptativas descontínuas pode ser atribuída à plasticidade ecológica (WIRTA *et al.*, 2008; ECKERT *et al.*, 2010; GALLIGAN *et al.*, 2012; DANIELS *et al.*, 2002), mas pode também ser indicativa de um fenômeno de divisão populacional perante pressões seletivas diferentes.

Apesar dos indicativos de ser uma espécie coesa, porém plástica em termos ecológicos, o lagarto estudado apresenta algumas evidências que podem ser indicativas de que suas populações estejam estruturadas geneticamente. Como evidência de tal estruturação intra-específica, três variações cariotípicas foram encontradas entre seis populações coletadas em diferentes domínios morfoclimáticos no Nordeste e Sudeste do Brasil. Todos os cariótipos apresentaram $2n=36$ cromossomos e sistema sexual XX/XY. No entanto, existem três variantes para uma constrição secundária no segundo par de cromossomos: proeminente, leve e ausente. Estas variações aparentam ser características de determinadas localidades, sugerindo variações genéticas inter-populacionais. Apesar disso, não há nenhuma evidência morfológica entre os espécimes das seis populações estudadas

que permita sua identificação geográfica (KASAHARA *et al.*, 1987; KASAHARA *et al.*, 1996).

Além disso, os estudos de conectividade genética em espécies de ampla distribuição geográfica têm quase sempre revelado fenômenos de estruturação populacional, uma vez que conhece-se ainda muito pouco sobre os limites adaptativos das feições genéticas e da plasticidade fenotípica da biota, em especial aquela Neotropical (WHITE *et al.*, 2010; O'LOUGHLIN *et al.*, 2010; GUICKING *et al.*, 2009). Nesse sentido, marcadores genéticos, especialmente os das regiões genômicas ISSR, tem sido uma ferramenta de fácil e rápida identificação e distinção taxonômica em diversos grupos animais (MALTAGLIATI *et al.*, 2005; GUICKING *et al.*, 2009; ZHAO *et al.*, 2009; JOGER, 2007). Além disso, tal protocolo disponibiliza um método de precisão comprovada quanto à existência de espécies crípticas, isolamento populacional e potencial ocorrência de unidades evolutivamente significativas ou estoques genético-evolutivamente diferenciados (MEIRMANS e HEDRICK, 2011; BUSSELL *et al.*, 2005; DESALLE e AMATO, 2004; AMOS e BALMFORD, 2001).

Em termos gerais, *Tropidurus hispidus* ocupa de forma abundante zonas adaptativas profundamente descontínuas (FROST *et al.*, 2001; DÍAZ-URIARTE, 1999; ABREU *et al.*, 2002 VANZOLINI *et al.*, 1980; VITT, 1995). Entre o litoral do estado de Pernambuco, incluindo suas adjacências geográficas, e a região amazônica, existe um cenário muito evidente de transição morfofisiográfica da paisagem adaptativa, cujas diferenças parecem exercer pressões seletivas diferentes. Tanto as evidências ecológicas relativas ao hábito alimentar de *T. hispidus* quanto as análises cromossômicas parecem confirmar tal hipótese de estruturação populacional. Dessa forma, avaliar como a variabilidade genética de *Tropidurus hispidus* se relaciona historicamente ao longo de sua matriz adaptativa pode auxiliar a compreensão tanto da evolução desse grupo como da própria paisagem morfofisiográfica que habita.

1.4. Unidades morfofisiográficas

1.4.1. Formação

Tropidurus hispidus ocupa principalmente os biomas da Floresta Amazônica, Caatingas, Floresta Atlântica, e Restinga. Esses são subdivididos em seus respectivos domínios ou unidades fitofisiográficas, como Brejos de Altitude, Agreste e Zona da Mata para a Floresta Atlântica (SCARANO, 2002; FIASCHI e PIRANI, 2009). De acordo com Veloso e Góes Filho (1982) a distribuição atual da flora neotropical brasileira é o resultado de processos geomorfológicos, como o desenvolvimento das principais bacias hidrográficas, que atravessaram o escudo cristalino pré-cambriano do Brasil e levaram à subsequente deposição das bacias sedimentares (JOLY *et al.*, 1999). Esses processos foram significativamente afetados pelas mudanças climáticas dos últimos 40 milhões de anos (JOLY *et al.*, 1999). No Brasil, os efeitos dessas mudanças climáticas drásticas na distribuição e evolução das espécies, bem como na retração e expansão dos biomas como florestas tropicais e savanas, é bem estudado somente para o período Quaternário, os últimos 2 milhões de anos (FIASCHI e PIRANI, 2009; HEWITT, 2004).

Nesse período, os oceanos mais frios e as baixas temperaturas dos períodos glaciais no hemisfério norte diminuíram a evaporação de água, conseqüentemente no hemisfério sul as florestas úmidas tropicais e subtropicais deram lugar a vegetações áridas e semi-áridas (HEWITT, 2004). No período interglacial, com maior evaporação, as florestas úmidas voltaram a se expandir. Durante o último período glacial (*sensu* Wisconsin-Würm), que começou entre 60 e 70.000 anos atrás, a temperatura era 5°C menor e o nível dos oceanos era 100 m mais baixo, conseqüentemente as chuvas eram sazonais e típicas de climas áridos e semi-áridos e as florestas úmidas brasileiras regrediram às áreas de refúgio do Pleistoceno, onde a condição de umidade poderia mantê-las (FIASCHI E PIRANI, 2009; HAFFER, 1969; VANZOLINI *et al.*, 1980; BROWN, 1982; SUGUIO e BIGARELLA, 1990). Áreas de savana e pradaria cobriram a maior parte do território, a floresta com Araucária chegou ao sul da Bahia e o litoral tornou-se aproximadamente 180km mais largo que o atual (JOLY *et al.*, 1999; AB'SABER,

1977). Com o início do período interglacial atual há 14 mil anos, o clima mais úmido levou à expansão máxima da floresta tropical, que cobriu, por exemplo, grande área do nordeste brasileiro (WHITMORE, 1990). Em seguida, a floresta regrediu e a vegetação de árido e semi-árido se expandiu à sua atual área de ocorrência (JOLY *et al.*, 1999).

1.4.2. Caatinga

A província das Caatingas no nordeste do Brasil estende-se de 2°54' S a 17°21' S e foi estimada em cerca de 800.000 km² pelo IBGE em 1985. Sua área inclui os estados do Ceará, Rio Grande do Norte, a maior parte da Paraíba e Pernambuco, sudeste do Piauí, oeste de Alagoas e Sergipe, região norte e central da Bahia e uma faixa estendendo-se em Minas Gerais seguindo o rio São Francisco, juntamente com um enclave no vale seco da região média do rio Jequitinhonha (LEAL *et al.*, 2003).

Alguns autores (GENTRY, 1995; PENNINGTON *et al.*, 2000, 2004, MURPHY e LUGO, 1995) incluem as Caatingas no conceito de Floresta Seca Estacional, por considerar a vegetação de cactos parte dessa fitofisiomorfia. Outros autores, ao notar a existência de fortes conexões entre a flora de áreas distintas de floresta seca estacional na América do Sul, sugeriram que essas áreas seriam fragmentos de uma formação florestal muito mais antiga e abrangente, um bioma que incluiria as caatingas (PENNINGTON *et al.*, 2000, 2004 *in* RODAL *et al.*, 2008). Estes autores ainda citaram dados de estudos biogeográficos de base molecular indicando que, em muitos casos, a especiação de árvores e arbustos na floresta seca da América do Sul é prévia ao Pleistoceno. Behling *et al.* (2000), contudo, encontraram dados provenientes de pólen na região nordeste do Brasil que refletiam primariamente a vegetação aberta das caatingas, além da ocorrência dessa vegetação no período registrado da última era glacial e do início do Holoceno (42000 e 8500 anos atrás, respectivamente). Em contradição a Pennington *et al.* (2000), Oliveira-Filho *et al.* (2006) argumentaram que só faria sentido incluir a Caatinga como floresta seca neotropical se o Cerrado, que também incorpora fragmentos de florestas estacionais (NASCIMENTO *et al.*, 2004), fosse incluído nesse conceito.

1.4.3. Agreste

As Florestas Estacionais do Nordeste brasileiro sofrem uma alteração dramática entre as estações seca e chuvosa, e além disso exibem a perda de folhas como resposta a estresse hídrico (VELOSO *et al.*, 1991). Em termos gerais, essas florestas podem ser caracterizadas como secas (GENTRY, 1995; PENNINGTON *et al.*, 2000), mas recebem diversas designações locais, correspondendo ao seu grau de umidade, e o agreste é uma delas (RODAL *et al.*, 2008).

O agreste é uma microrregião do Nordeste Brasileiro que se caracteriza como área de transição entre a Floresta Atlântica e a zona das Caatingas interioranas, com trechos quase tão úmidos como no litoral e outros secos como no sertão (FIASCHI e PIRANI, 2009; ANDRADE, 1980; ANDRADE, 1989; LINS, 1989). Essas áreas de tensão ecológica, ou seja, áreas de contato entre Floresta Atlântica e Caatinga, representam quase metade da área supostamente coberta pela Floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco, estendendo-se do Rio Grande do Norte ao Sudeste da Bahia (FIASCHI e PIRANI, 2009; RIZZINI, 1979).

A vegetação original do agreste nordestino foi quase totalmente devastada e o solo foi intensamente ocupado pelas culturas agrícolas e pastagens (PEREIRA *et al.*, 2002). Há mais de 30 anos, as formações arbóreas já encontravam-se reduzidas a pequenos fragmentos isolados (DUQUE, 1980). Contudo, há indicativos que esta região tenha sido coberta por uma floresta tropical densa semelhante às chamadas matas secas, porém a expansão antrópica nessa região levaram ao desaparecimento quase que completo dessa cobertura vegetal, dando lugar a uma vegetação com tendência mais acentuada à xerofilia, uma característica própria da flora da zona de caatingas (PEREIRA *et al.*, 2002).

1.4.4. Floresta Atlântica

Atualmente, a Floresta Atlântica encontra-se isolada dos outros dois grandes blocos de floresta neotropical: a Floresta Amazônica e as florestas andinas. Mais especificamente, a Floresta Atlântica está separada da região Amazônica pelo

Cerrado e pelas Caatingas, duas biotas dominadas por vegetação aberta (RIZZINI 1979). Contudo, a história evolutiva da Floresta Atlântica tem sido marcada por conexões com outras biotas sulamericanas, especificamente com a região Amazônica durante os períodos Terciário e/ou Quaternário (PRANCE 1979, SILVA e CASTELETTI 2003). Tal evidência foi reforçada pelos estudos de filogeografia de pequenos mamíferos que mostrou a existência de uma conexão histórica da Floresta Atlântica e Amazônia devido à proximidade filogenética observada entre espécies amazônicas e outras da Floresta Atlântica (COSTA, 2003).

Tal bioma se estende ao longo da costa, de 07°S a 23°S, e é composto por um mosaico de diferentes fisionomias e floras em grande diversidade ambiental. Baseado no critério de endemismo específico e grau de degradação, foi identificada como um dos pontos mais críticos (*hottest hotspots*) para prioridades de conservação (MYERS *et al.* 2000), com um número estimado de 20.000 espécies de plantas. Sob a perspectiva fitogeográfica, a Floresta Atlântica pode ser dividida em dois subgrupos, Sudeste/Sul e Nordeste, cada qual com alta taxa de endemismo (RIZZINI 1979). Ainda sobre sua distribuição, a Floresta Atlântica pode penetrar no bioma Cerrado, localizado no Brasil central, através de cursos de água (OLIVEIRA-FILHO e RATTER, 2000) e no bioma Caatinga, no topo de serras e planaltos do semi-árido nordestino, como brejos de altitude (TAVARES *et al.* 2000).

Essa floresta já cobriu a maior parte do Brasil oriental, mas atualmente sua extensão encontra-se reduzida entre 7% e 11% de sua área original (GALINDO-LEAL e CÂMARA, 2003, RIBEIRO *et al.*, 2009). Considerando sua importância como um dos principais centros de biodiversidade no mundo, com grande diversidade de espécies e alto grau de endemismo, ela é considerada, a partir de uma perspectiva global, como um dos 25 hotspots de biodiversidade para priorização de conservação (FONSECA, 1985; MYERS *et al.*, 2000). A relevância mundial da floresta no centro desse complexo esconde o fato de que ela é, na realidade, apenas um de vários tipos de comunidades florísticas com uma complexidade vegetational muito maior. Por exemplo, uma revisão das Florestas Atlânticas as define como uma vegetação composta por dois tipos florestais: uma floresta ombrófila costeira e uma floresta semi-decidual (MORELLATO e HADDAD, 2000). Oliveira-Filho e Fontes (2000) propuseram que a definição de Florestas Atlânticas deveria compreender florestas

ombrófilas e semi-decíduais, assim como as florestas de Araucária e os brejos de altitude.

1.4.5. Restinga

As Restingas são habitats comuns ao longo da costa brasileira, formados por dunas de areia cobertas por vegetação herbácea e arbustiva (SUGUIO e TESSLER, 1984). A pluviosidade anual média na área é de 1.164 mm e é marcadamente estacional: as médias mensais totais variam entre 41 mm no inverno e 189 mm no verão (HENRIQUES *et al.*, 1986). As temperaturas médias mensais variam de 29,7°C em Janeiro a 20,0°C em Julho, com média anual de 22,6°C (HENRIQUES *et al.*, 1986).

Em sentido botânico, considera-se vegetação de Restinga o conjunto de comunidades vegetais fisionomicamente distintas, sob influência marinha e flúvio-marinha, distribuídas em mosaico e que ocorrem em áreas com grande diversidade ecológica, assim sendo, essa vegetação não precisa estar limitada à costa e pode alcançar as primeiras elevações da Serra do Mar (RIZZINI, 1979).

As sucessivas flutuações do nível do mar no Quaternário são responsáveis pela configuração e distribuição da maior parte deste tipo de ecossistema na costa atual (SOUZA 1945; LACERDA *et al.* 1982; HALLE-GOUET, 1984), portanto a Restinga é um ambiente geologicamente recente (FREIRE, 1990). As dunas e Restingas não são caracterizadas como domínios morfoclimáticos, ou seja, as espécies que a colonizam são principalmente provenientes de outros ecossistemas, como o da Mata Atlântica, ao longo de praticamente toda a costa leste e, no seu extremo norte, o das Caatingas. As variantes dessas espécies que habitam a Restinga expressam variações fenotípicas devido às condições diferentes do seu ambiente original, apesar disso, alguns autores a caracterizam como parte integrante do bioma Floresta Atlântica (SUGUIO e TESSLER, 1984; EITEN, 1992).

Essa vegetação possui importante papel na estabilização do substrato (LAMÊGO, 1974; PFADENHAUER, 1978; COSTA *et al.*, 1984): as plantas colonizam a areia logo à linha de maré alta e amenizam, no caso de planícies arenosas, a ação

dos agentes erosivos sobre o ecossistema, evitando com suas raízes a lixiviação de sedimentos e protegendo o solo principalmente da ação dos ventos, um importante agente modificador da paisagem litorânea (LAMÊGO, 1974).

1.4.6. Floresta Amazônica

Na América do Sul, a Floresta Amazônica é o bioma dominante com aproximadamente 6 mi Km² (AB'SABER 1977; DALY e MITCHELL, 2000), e mais de 60% de sua área encontra-se no território brasileiro. Além dessa enorme abrangência (aproximadamente 3,9 milhões km²), a Floresta Amazônica é o ecossistema com maior biodiversidade da Terra (aproximadamente 25%), 76% de sua flora é endêmica (FIASCHI e PIRANI, 2009) e contribui com aproximadamente 15% da fotossíntese global (FIELD *et al.* 1998; GENTRY, 1988; VALENCIA *et al.*, 1994). Consequentemente, a região amazônica afeta significativamente a concentração atmosférica global de CO₂ (BOSQUET *et al.* 2000, LEWIS *et al.*, 2011). Essa floresta, tipicamente de planície, exibe temperatura anual média de 26°C, com grande variação espacial, e uma precipitação anual média de 2400mm, variando de 3000mm no norte a 1500mm nas áreas de transição com as Caatingas.

A história geológica da bacia amazônica é marcada por uma mudança drástica no sentido de seus rios, principalmente o Amazonas, causada pelo surgimento da cordilheira dos Andes (HOORN, 1993). Previamente, sua correnteza dirigia-se para oeste em direção ao Pacífico e sua nascente provavelmente encontrava-se a oeste de Manaus (HOORN *et al.*, 1995; LUNDBERG *et al.*, 1998; CAMPBELL *et al.*, 2006), sendo que a região entre essa cidade e Óbidos era preenchida por terra seca (LUNDBERG *et al.*, 1998). Com a elevação das montanhas andinas há 15 milhões de anos, a direção dos rios e da deposição de sedimentos mudou gradualmente para leste, e a areia que cobria a planície foi sobreposta por sedimentos argilosos ricos em nutrientes provenientes da nova formação geológica (BURNHAM e GRAHAM, 1999). A configuração atual só se confirmou, contudo, após a transgressão marinha no fim do Mioceno (~8 M.a.), quando o nível do oceano subiu a ponto de cobrir boa parte da bacia amazônica (RÄSÄNEN *et al.*, 1995; WEBB, 1995).

A floresta tropical amazônica cresce principalmente sobre o terreno nutritivo advindo dos Andes (TER STEEGE *et al.*, 2000), porém nos 3% de solo arenoso original podem ser encontradas desde formações arbustivas menos diversas, como pequenos afloramentos rochosos a florestas arbustivas (ANDERSON, 1981; PRANCE, 1996; DALY e MITCHELL, 2000; ALONSO e WHITNEY, 2003; HUBER, 1995). Atualmente, alguns estudos sugerem a divisão do bioma em uma região sul, com espécies historicamente ligadas às regiões central e oriental do Brasil, e uma ao norte, com espécies mais relacionadas à América Central e Caribe (AMORIM e PIRES, 1996; AMORIM, 2001; RIBAS e MIYAKI, 2004; NIHEI e CARVALHO, 2007), enquanto outros sustentam a integridade da Amazônia, apesar de reconhecerem as diferenças entre essas regiões (SILVA e OREN, 1996; BATES *et al.*, 1998; EBERHARD e BERMINGHAM, 2005).

A partir das discrepâncias entre os ambientes acima descritos e das diferenças ecológicas e citogenéticas encontradas entre as populações de *Tropidurus hispidus*, foi formulada e verificada neste trabalho a hipótese de que a espécie estaria sob um processo de intensa estruturação genética entre os diversos domínios morfoclimáticos que ocupa.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

- Detectar o nível de continuidade populacional de *Tropidurus hispidus* por meio da avaliação do grau de coesão genética ao longo de um mosaico adaptativo nos biomas Floresta Amazônica, Caatinga, Agreste, Floresta Atlântica e na vegetação de Restinga.

2.2. Objetivos específicos

- Descobrir se existem perfis genéticos ISSR ao longo das localidades estudadas que sugiram a não monofilia das populações de *T. hispidus* ao longo do mosaico adaptativo estudado.
- Comparar o seu nível de variabilidade genética com outras espécies de esquamados da região Neotropical.
- Investigar qual o cenário da paisagem genética e da conectividade populacional da espécie ao longo da área investigada.
- Verificar se *T. hispidus* é uma espécie com a variabilidade genética ameaçada na região estudada.
- Procurar indícios de espécies crípticas em *T. hispidus*.
- Inferir sua possível história demográfica ao longo da região estudada e se essa história sugere como foi a evolução da paisagem adaptativa da espécie.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área amostrada e material de estudo

As amostras teciduais de *Tropidurus hispidus* (FIGURA 1) foram obtidas a partir de indivíduos capturados nas seguintes localidades, cada qual representando uma unidade fitofisiográfica: Camaragibe, PE (Zona da Mata), Gravatá, PE (Agreste), Petrolândia, PE (Caatinga), Recife, PE (Zona Urbana), Serra Talhada, PE (Caatinga) e Tamandaré, PE (Restinga), Barra do Cunhaí, RN (Restinga) e Manaus, AM (Floresta Amazônica) (TABELA 1, FIGURA 2). Os espécimes de *Tropidurus torquatus* foram capturados em Maricá, Rio de Janeiro, e os de *Eurolophosaurus divaricatus* foram capturados em Alagoado, Bahia.

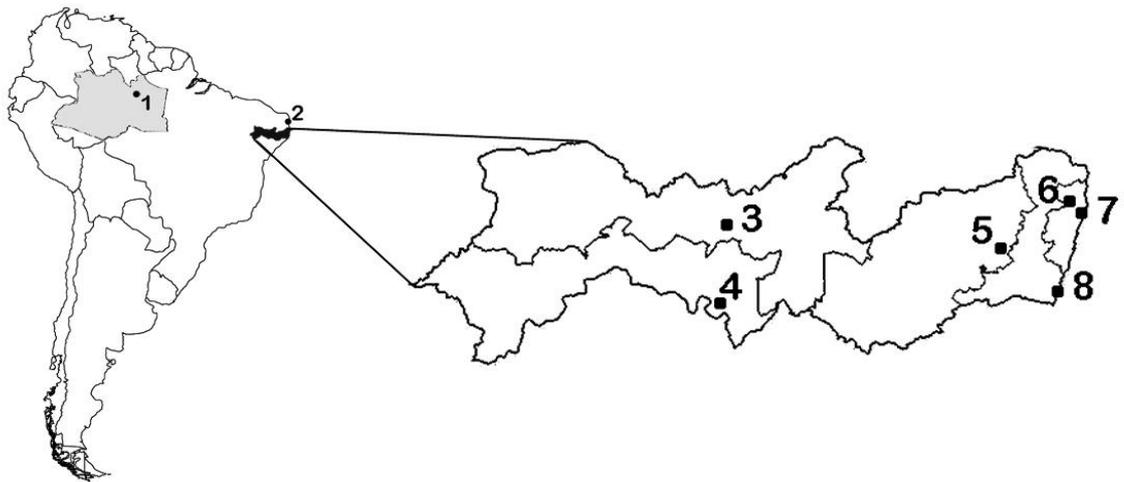


FIGURA 2 - Locais de coleta de *T. hispidus*, com destaque para as diferentes unidades morfofisiográficas em Pernambuco. Os círculos representam as áreas amostradas: 1. Manaus-AM, 2. Barra do Cunhaí-RN, 3. Serra Talhada-PE, 4. Petrolândia-PE, 5. Gravatá-PE, 6. Camaragibe-PE, 7. Recife-PE, 8. Tamandaré-PE.

TABELA 1 – Número de indivíduos de *Tropidurus hispidus*, *T. torquatus* e *Eurolophosaurus divaricatus* obtidos de cada localidade, ao longo da área estudada.

ESPÉCIE	LOCALIDADE	SIGLA	N
<i>Tropidurus hispidus</i>	Camaragibe	CA	24
	Gravatá	G	25
	Petrolândia	PT	26
	Recife	Rec	25
	Serra Talhada	ST	30
	Tamandaré	TA	4
	Barra do Cunhaú	BC	2
<i>Tropidurus torquatus</i>	Manaus	MA	19
	Rio de Janeiro	RJ	3
<i>Eurolophosaurus divaricatus</i>	Bahia	BA	3
TOTAL			161

3.2. Extração de DNA

Foram retiradas amostras (cerca de 0,5cm³) do fígado e do tecido muscular como fonte de material genético para as extrações de DNA. Posteriormente, tais amostras foram imersas e mantidas em Etanol 96% e depositadas em freezer a -20° C. A extração de DNA foi conduzida por meio dos protocolos propostos por Sambrook e Russel (2001).

3.3. Amplificação do DNA

As amplificações foram executadas segundo o protocolo de Almeida *et al.*, 2003: a solução de PCR com 20 µl volume total consistia em 0,2 unidades de Taq Dna Polimerase (New England/ Biolabs), 1x Tampão, 50mM MgCl₂, 50 µM de

primer, 0,2 µM de dNTP e 20 ng de DNA genômico. As reações de PCR foram realizadas em termociclador Biocycler e eram compostas por 1 ciclo de 4 minutos a 94 °C; 39 ciclos de 40s a 94 °C, 40s a °C (*primers* específico) e 120s a 72 °C, com alongamento final de 420s. As reações foram acompanhadas por controle negativo contendo todos os componentes da reação, exceto o DNA genômico.

Após as amplificações, realizava-se eletroforese em gel de agarose a 1,8%, em cuba horizontal, contendo tampão TBE 0,5x diluído de uma solução original de 10x (Tris 0,89M, Ácido Bórico 0,89M e EDTA 0,01M, pH= 8,3), por 4 horas a 60 volts, onde em cada poço do gel era inserida uma solução contendo 10 µL da reação de PCR, 1,5 µL de gel loading dye blue (6x) e 1,5 µL de gel green (0,5ml 10.000X em H₂O). Para auxiliar a análise das bandas, foram utilizados, em um dos poços do gel, 2 µL do marcador DNA Ladder 1 Kb com 1,5 µL de gel loading dye blue (6x). Em seguida, os géis foram fotodocumentados em transluminador sob fonte de luz ultravioleta.

3.4. Marcadores nucleares ISSRs

Inicialmente, 17 primers diferentes foram testados, utilizando para tal cinco indivíduos de quatro localidades (TABELA 2). Os 10 primers que apresentaram a maior proporção de loci variantes em função do número de loci gerados, ou seja, os primers mais polimórficos, foram então escolhidos para amplificação do DNA de todos os indivíduos. Após a fotodocumentação, os géis foram transformados em uma matriz binária de presença e ausência de bandas de DNA (0 para ausência, 1 para presença).

De posse dessa matriz binária, foram desenvolvidas análises de agrupamento, em que os dados foram analisados através de três algoritmos: Neighbor-joining (NJ), Máxima Parcimônia (MP) e simulação Bayesiana. As espécies *Tropidurus torquatus* e *Eurolophosaurus divaricatus* foram utilizadas como grupos externos para as análises de NJ e MP, pois segundo Frost *et al.* (2001) e Passoni *et al.* (2008), as duas espécies apresentam segurança taxonômica mínima e são suficientemente próximas filogeneticamente da espécie-alvo, requisitos necessários para se utilizar uma espécie como grupo externo. Tais análises foram

desenvolvidas por meio do programa PAUP v.4.0b10* (SWOFFORD, 2000), pela sua interface gráfica PaupUp v.1.0.3.1 (CALENDINI e MARTIN, 2005). A simulação Bayesiana foi realizada para estimar a estruturação populacional, inferindo o possível número de K-populações genéticas por meio do software STRUCTURE 2.3.3 (FALUSH *et al.*, 2003, 2007; HUBISZ *et al.*, 2009; PRITCHARD *et al.*, 2000).

TABELA 2 - Primers ISSR testados, suas respectivas sequências de nucleotídeos e temperaturas de anelamento. Os primers selecionados estão marcados com um asterisco.

Primer	Sequência 5' – 3'	Temperatura de anelamento em °C
ISSR 1*	(AG)8T	50,4
ISSR 2*	(AG)8C	52,8
ISSR 3*	(GA)8T	50,4
ISSR 4	(GA)8C	52,8
ISSR 5*	(CT)8G	52,0
ISSR 6*	(AG)8YC	52,8
ISSR 7	(AG)8YA	54,0
ISSR 8*	(GA)8YT	52,8
ISSR 9*	(GA)8YC	52,8
ISSR 10	(GA)8YG	54,0
ISSR 11	(CT)8RA	50,0
ISSR 12	(AC)8YG	54,0
ISSR 13*	(GGAC)3A	51,0
ISSR 14	(GGAC)3C	51,0
ISSR 15	(GGAC)3T	51,0
ISSR 16*	(AACC)4	51,0
ISSR 17*	(GGAC)4	51,0

A Análise de Neighbor-joining (SAITOU; NEI, 1987) é um método de similaridade baseado em distância e no princípio da evolução mínima. Apesar de não analisar todas as topologias possíveis, procura encontrar sequencialmente vizinhos que minimizem o comprimento total da árvore (MIYAKI *et al.*, 2001). Para a análise de Máxima Parcimônia, todos os caracteres foram considerados como não-

ordenados, ou seja, todos possuíam o mesmo peso na análise. Foi estabelecido um número máximo de 100.000 árvores com 5.000 replicações aleatórias, e as topologias foram selecionadas por meio do consenso de maioria. Tanto para a análise de distância quanto para a de parcimônia, a robustez dos ramos foi testada pelos índices de suporte de Bootstrap e Jackknife, seguindo a regra de consistência dos ramos igual ou maior a 50%, a partir de 1000 pseudo-réplicas.

A análise de Máxima Parcimônia procura selecionar com maior acuidade a topologia que, de fato, representa a filogenia do grupo e, para isso, pressupõe que a árvore com o menor número de mudanças para explicar a variação observada na matriz de caracteres é provavelmente a mais próxima de refletir a real evolução do grupo (SWOFFORD e BERLOCHER, 1987). O método utiliza como princípio a homologia e assume que o critério de parcimônia leva ao maior número total de acertos da árvore verdadeira, quando se minimiza o número de passos evolutivos na topologia (MIYAKI *et al.*, 2001).

Além disso, foi realizada a Análise de Variância Molecular (AMOVA) para verificar a existência de uma possível estratificação da variância genética, além de avaliar a existência de estruturação genética nas populações estudadas (EXCOFFIER *et al.*, 1992). Esse método permite ainda calcular a estimativa do índice de fixação intraespecífica da diversidade genética (F_{ST}), além de F_{CT} e F_{SC} , que indicam quanto da variação pode ser atribuída a diferenças entre os grupos e às diferenças entre as populações dentro dos grupos, respectivamente. Em relação ao índice F_{ST} , valores entre 0 e 0,05 indicam ausência de estruturação, entre 0,05 e 0,15 indicam baixa estruturação, entre 0,15 e 0,25, média estruturação, entre 0,25 e 1, alta estruturação e acima de 1 são espécies diferentes (WRIGHT, 1978). Para tal metodologia, foi utilizado o software ARLEQUIN .3.5.1.2 (EXCOFFIER *et al.*, 2010).

Por fim, os parâmetros de diferenciação genética populacional (G_{ST}) e o número de migrantes por geração (N_m) foram calculados pelo programa PopGene 1.3.2 (YEH *et al.*, 1999).

4. RESULTADOS

4.1. Reações PCR-ISSR

Dois indivíduos de *E. divaricatus* não puderam ter seu DNA extraído por apresentarem grave degradação tecidual e não foram utilizados nas análises. Para os outros 159 espécimes, foram selecionados dez primers *ISSRs*, que amplificaram um total de 283 loci (FIGURA 3), sendo todos polimórficos, o que revela uma diversidade genética de 100% para a espécie estudada na região amostrada.

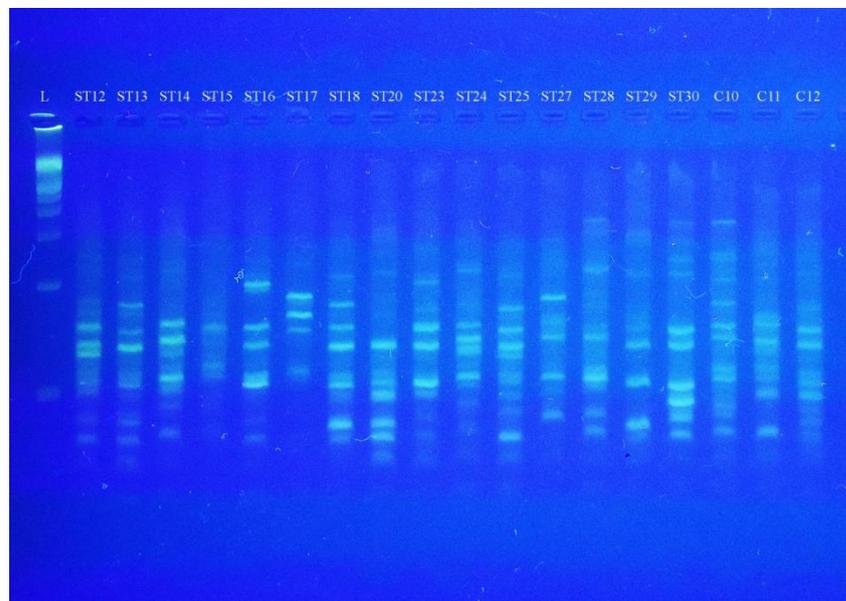


FIGURA 3 - Eletroforese em gel de agarose a 1,8%. (Primer de ISSR 15) exemplificando os perfis ISSRs e o polimorfismo das bandas em *Tropicurus hispidus* no Norte e Nordeste brasileiros. L= Ladder, Siglas representam indivíduos de diferentes localidades.

4.2. Análises de Agrupamento

4.2.1. Neighbor-Joining

A análise de Neighbor joining revelou, em sua maioria, a existência de uma topologia sem diferenciação genética ao longo das domínios fitofisionômicos amostrados. O valores de bootstrap e jackknife (não mostrados) igualmente não revelaram robustez estatística em nenhum dos ramos observados (FIGURA 4). As distâncias genéticas médias encontradas variaram entre valores mínimos próximos a

4.2.2. Máxima Parcimônia

A análise de parcimônia revelou que dos 283 caracteres obtidos, apenas 2 deles foram constantes e 281 foram informativos para a parcimônia. Tal patamar de variação indicou uma variabilidade genética global de 99,2%. Além disso, uma topologia foi obtida por consenso da maioria (FIGURA 5), com L (número de passos)= 6236, índice de consistência (Ci)= 0,045 e índice de retenção (Ri)= 0,310. Apesar da inclusão de alguns elementos do grupo externo no grupo interno a análise revelou uma topologia sem diferenciação evolutiva. Além disso, poucos grupos internos se revelaram monofiléticos, à exceção daqueles oriundos de Gravatá (PE; Agreste), porém o suporte estatístico baixo de bootstrap não permite maiores conclusões.

4.3. AMOVA e outros parâmetros de genética populacional

A análise de variância molecular (AMOVA) indicou que 90,99% da variância genética total encontra-se dentro das populações e apenas 9,01% deve-se a diferenças entre as populações. A presente análise ainda revelou o índice de fixação intra-específica da variação genética (F_{ST}) de 0,09007 (TABELA 3).

TABELA 3 - Resultados da análise de variância molecular para as populações de *Tropidurus hispidus* na região estudada, com destaque para a proporção entre as fontes de variação genética e os percentuais de variação.. GL = graus de liberdade.

Fonte de variação	gl	Soma dos quadrados	Componentes da variância	Percentual de variação
Entre populações	6	729,782	3,81875 va	9,01
Dentro das populações	148	5709,625	38,57855 vb	90,99
Total	154	6439,407	4.239.730	100
Índice de fixação F_{ST} :	0,09007			

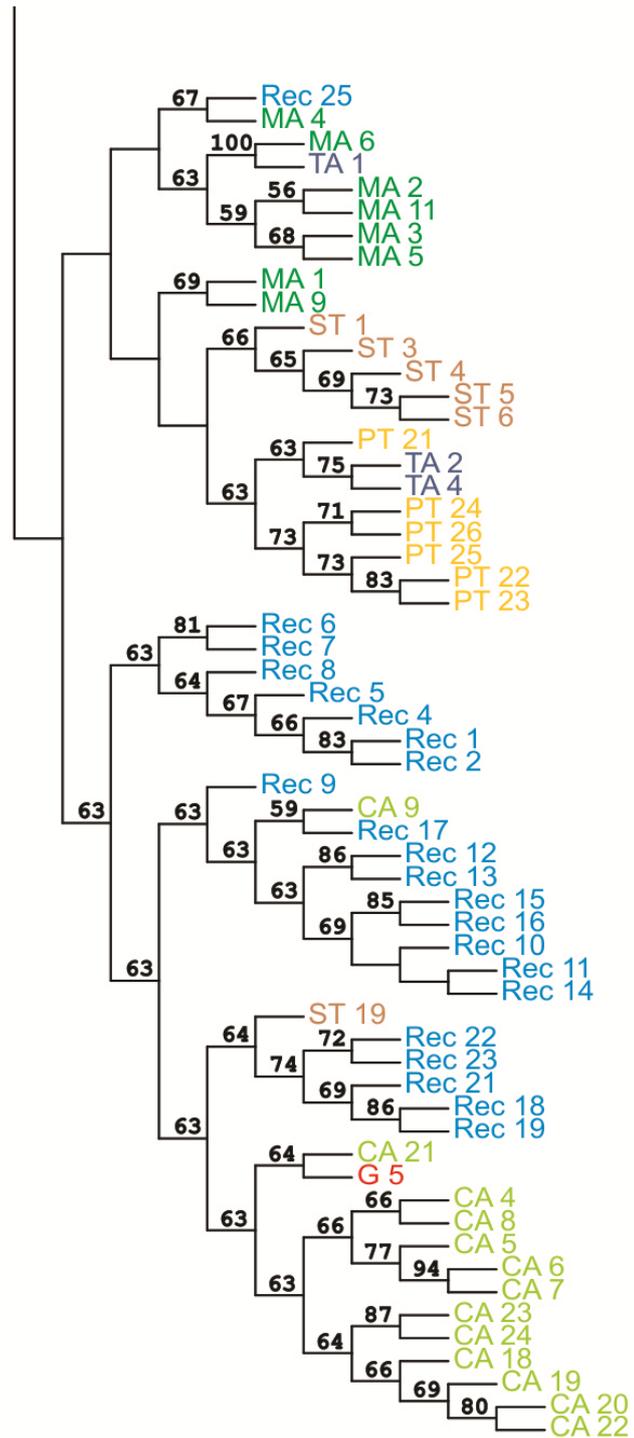


FIGURA 5 - Topologia de Máxima parcimônia (MP) obtida para os exemplares de *Tropicidurus hispidus* a partir dos marcadores ISSRs utilizados. Para siglas consulte a Tabela 1 e o texto. Os terminais em preto indicam os grupos externos; BA45= *E. divaricatus*; RJ1, 2, 3= *T. torquatus*.

4.4. Simulação Bayesiana (STRUCTURE)

Os resultados relativos ao teste de estruturação populacional pela simulação Bayesiana revelaram a existência de $K=2$ populações genéticas, contudo tais populações encontram-se distribuídas ao longo de todo os demes geográficos (FIGURA 6).

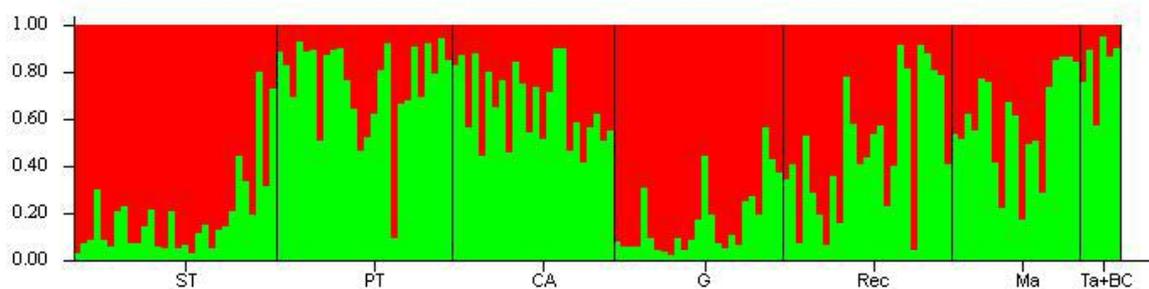


FIGURA 6 - Estruturação bayesiana mostrando a existência de duas populações genéticas ($K=2$) distribuídas ao longo das populações geográficas de *T. hispidus* e ao longo da região estudada. As colunas representam os indivíduos e as linhas representam a proporção de cada indivíduo que pode ser atribuída às K populações identificadas. ST–Serra Talhada, PT–Petrolândia, CA–Zona da Mata, G–Gravatá, Rec–Recife, Ma–Manaus, Ta+BC–Restinga (Tamandaré e Barra do Cunhaú).

Os outros parâmetros de genética populacional considerados foram a diferenciação genética (G_{ST}) e fluxo gênico histórico [Número de Migrantes por geração (Nm)], que apresentaram valores globais de 0,0705 e 6,5929 respectivamente. A análise de forma pareada, considerando a comparação entre os domínios fitofisionômicos amostrados, revelou o intervalo de 0,0302 até 0,0605 para o índice G_{ST} , bem como o intervalo de 7,7588 até 15,0321 para o Nm . As comparação de cada uma das áreas, cada qual com todas as outras, está sumarizada na tabela 4.

TABELA 4 – Valores de GST (acima da diagonal) e Nm (abaixo da diagonal) obtidos na análise para-a-par entre as amostras estudadas de *Tropidurus hispidus*.

	ST	PT	G	ZM	Rec	Ma	Rest
ST	-	0,0420	0,0363	0,0363	0,0322	0,0360	0,0527
PT	11,4029	-	0,0457	0,0379	0,0368	0,0435	0,0511
G	13,2673	10,4325	-	0,0383	0,0388	0,0458	0,0605
ZM	13,2673	12,7004	12,5522	-	0,0302	0,0341	0,0455
Rec	15,0321	13,0902	12,3747	16,0316	-	0,0341	0,0505
Ma	13,3976	10,9953	10,4261	14,1587	14,1595	-	0,0492
Rest	8,9877	9,2855	7,7588	10,4786	9,4000	9,6556	-

Nota: Para siglas consulte a Tabela 1 e o texto

5. DISCUSSÃO

A análise de similaridade genética (NJ) não revelou a existência de grupos geneticamente descontínuos em *T. hispidus* (FIGURA 4). Houve a formação sim de poucos agrupamentos diferenciados, porém as análises de bootstrap e jackknife não ofereceram suporte estatístico relevante para esses ramos, reforçando a hipótese de forte coesão genética na espécie. Estudos de similaridade genética realizados em outras espécies de *lacertídeos* tem revelado principalmente padrões de diferenciação (MIRALLES e CARRANZA, 2010; POUYANI *et al.*, 2010; KAPLI *et al.*, 2008; KYRIAZI, 2008), com alguns casos de indiferenciação (O'NEILL *et al.*, 2008) genética mediante o uso de diferentes marcadores moleculares. Porém, no atual estudo e, apesar da descontinuidade ambiental na área amostrada, o padrão de relações genéticas sugere uma forte conexão entre a populações locais (demes) de *T. hispidus*. Esta conclusão suscita a idéia de que a espécie pode apresentar uma alta capacidade dispersiva ao longo dos diferentes ecossistemas estudados. Tal conclusão, quando associada aos fenômenos naturais de transformação da paisagem adaptativa e àqueles oriundos da perda de habitat pela intervenção

humana (TABARELLI *et al.* 2010; BERNARD *et al.* 2011) nestes mesmos ecossistemas, sugere forte resiliência da espécie nessas circunstâncias ambientais.

A análise filogenética de máxima parcimônia (MP) pelo consenso da maioria também revelou somente um grupo monofilético para *T. hispidus* ao longo de localidades das regiões Norte e Nordeste do Brasil. Tal evidência suporta a topologia resultante da análise de NJ. Os valores obtidos para bootstrap também não sustentaram os pequenos clados eventualmente formados, o que reforça a coesão evolutiva do grupo e, novamente, rejeita a hipótese de estruturação (FIGURA 5). Portanto, a combinação destas evidências permite sugerir que *T. hispidus*, ao longo da área estudada, constitui-se como um único táxon evolutivamente coeso e cujas populações se misturam historicamente por intenso fluxo gênico. Em outros estudos com o auxílio dessa análise, foi possível identificar isolamento reprodutivo e espécies crípticas em *Iacertídeos* (MIRALLES e CARRANZA, 2010; KUCHTA *et al.*, 2009; POUYANI *et al.*, 2010), porém nesses estudos as barreiras geográficas eram mais acentuadas, como lagos (KUCHTA *et al.*, 2009), montanhas e desertos (POUYANI *et al.*, 2010), e as espécies estudadas eram menos oportunistas (MIRALLES e CARRANZA, 2010) que *T. hispidus*.

A análise de agrupamento pela simulação Bayesiana (FIGURA 6) indicou a ocorrência de um $K=2$ populações genéticas. Além disso, o perfil global observado corrobora a indistinção genético-evolutiva das populações de *T. hispidus*. Tal indistinção baseia-se nos perfis genéticos observados individualmente (barras verticais), indicando a clara mistura destes dois patrimônios genéticos entre exemplares estudados, independente do ecossistema. Tal evidência reforça os dados das topologias de Neighbor-Joining e de Máxima Parcimônia no que se refere à indiferenciação genético-evolutiva das populações em meio à intensa transformação histórica da paisagem adaptativa.

A hipótese de intenso fluxo gênico recebe suporte adicional mediante os valores de número de migrantes por geração (N_m) observados. O valor global de N_m observado (6,5929), bem como aquelas obtidos na análise par-a-par (7,7588 – 16,0316; Tabela 4) atestam a hipótese de forte coesão evolutiva, dado que $N_m \geq 1$ indica uma quantidade mínima suficiente de forte intercambiamento genético capaz

de homogeneizar demes populacionais dentro das espécies (MILLS e ALLENDORF, 1996), inclusive em *Iacertídeos* (LEVY *et al.*, 2010).

Segundo a literatura, parece existir uma relação entre fluxo gênico, probabilidade de especiação e tamanho de área (KISEL e BARRACLOUGH, 2010). Dados relativos a tal relação em espécies de diversos grupos biológicos, inclusive lagartos residentes em ilhas oceânicas, revelaram uma relação positiva entre o tamanho da área de distribuição e a probabilidade de especiação (KISEL e BARRACLOUGH, 2010). Tal conclusão baseou-se nas possíveis diferentes pressões evolutivas a que as populações são submetidas, mas a falta de fluxo gênico foi o principal fator apontado como a razão para especiação (KISEL e BARRACLOUGH, 2010). Segundo o modelo de biogeografia de ilhas (MACARTHUR e WILSON, 1967), tais “ilhas” podem ser quaisquer perfis ecossistêmicos inseridos ou isolados de outros em meio a uma matriz ecológica. Portanto, os dados aqui obtidos revelaram que, apesar da extensão da área geográfica aqui amostrada ser muito maior (2854 km) do que aquela observada pelos autores mencionados, não foi observado nenhum evento de diferenciação populacional em termos genético-evolutivos (G_{ST} e N_m ; TABELA 4). Dessa forma, os dados aqui obtidos não corroboram o modelo geográfico/evolutivo geral de taxas de especiação sugerido por Kisel e Barraclough (2010). Ao contrário, nossos dados sugerem que tais conclusões sejam formuladas caso a caso, considerando que as populações de *T. hispidus* estudadas parecem transitar historicamente pelas barreiras ecológicas impostas pelas ilhas ecossistêmicas amostradas.

Tropidurus hispidus revelou-se com uma variação genética acima de 80%. Tal evidência sugere o excelente status de conservação desta espécie ao longo de toda a área estudada, uma vez que variação genética reduzida limitaria a habilidade desta espécie em responder com adaptação às pressões seletivas ordinárias e eventuais dos ecossistemas acessados (ALLENDORF e LUNDQUIST, 2003; FRANKHAM *et al.*, 2002; FRANKHAM e RALLS, 1998). *Tropidurus hispidus*, de fato, parece apresentar grande tolerância às alterações de habitat (RODRIGUES, 1987; ÁVILLA-PIRES, 1995) e de hábito, sendo reconhecido como generalista no tocante à especificidade microambiental (VITT, 1995; MENDONÇA e MOURA, 2011). Portanto, os dados aqui obtidos reforçam tal atributo biológico (potencial adaptativo), tendo em vista a alta variação genética observada. Tais condições geralmente

permitem inferir que a espécie encontre-se sob um regime de seleção estabilizadora (FUTUYMA, 1998), porém o marcador utilizado neste trabalho não permite confirmar tal hipótese. Além disso, é possível concluir que a alta conectividade populacional observada esteja historicamente permitindo o intercâmbio genético das variações originadas em cada uma das populações estudadas. Tal hipótese recebe suporte a partir dos valores obtidos para a diferenciação genética (G_{ST}). O valor global de G_{ST} observado (0,0705), bem como aqueles obtidos na análise par-a-par (0,0302 – 0,0605; TABELA 4) reforçam a hipótese de indiferenciação genético-evolutiva das populações de *T. hispidus*, uma vez que valores de G_{ST} entre 0 e 0,05 indicam ausência de estruturação, entre 0,05 e 0,15 indicam baixa estruturação, entre 0,15 e 0,25, média estruturação, entre 0,25 e 1, alta estruturação e acima de 1 são espécies diferentes (WRIGHT, 1978).

A estabilidade histórica de um ambiente parece estar positivamente relacionada à diversidade genética, de tal forma que populações recentes de anuros, originadas a partir das transformações climáticas do Quaternário (~ 2,5 maa) na Floresta Atlântica (ilhas eco-geográficas), parecem ser geneticamente mais endogâmicas do que aquelas que experimentaram regimes históricos de estabilidade do ambiente (CARNAVAL *et al.*, 2009). Porém, dados paleoclimáticos mais recentes indicaram que a diferenciação morfofisionômica dos ecossistemas aqui estudados pode ter sofrido grande influência a partir do último máximo glacial (~ 20 kaa; SANDEL *et al.*, 2012). A análise de variância molecular aqui desenvolvida revelou o $F_{ST}=0,09$. Tal evidência indica uma baixa distinção evolutiva entre as populações de *T. hispidus* estudadas, tendo em vista que valores de F_{ST} entre 0,05 e 0,15 indicam baixa estruturação genética (WRIGHT, 1978). Portanto, estes dados sugerem que a espécie estudada não se encontra em um processo de recuperação após isolamento reprodutivo, já que a sua variabilidade genética é alta. Ao contrário, os dados aqui obtidos indicam que as populações de *T. hispidus* estudadas vem experimentando um regime de estabilidade ambiental, temporalmente muito maior do que o intervalo entre 20 mil anos (última modificação da paisagem adaptativa) e 2,5 milhões de anos. Fato interessante é a circunstância vicariante da população amazônica aqui estudada (Manaus) em relação às demais. Logo, os dados aqui obtidos contradizem o padrão global de previsão da indiferenciação da paisagem adaptativa (estabilidade ambiental) a partir da diversidade genética, como sugerido

por Carnaval *et al.* (2009), porém parecem corroborar aqueles de Sandel *et al.* (2012), que estudou a influência da velocidade das alterações climáticas do Quaternário sobre o endemismo de espécies. Tais alterações climáticas parecem ter afetado menos a estruturação das populações em espécies cuja capacidade dispersante é alta, como provavelmente é o caso de *Tropidurus hispidus*, perante os dados ecológicos da literatura e aqueles genético-evolutivos aqui obtidos.

Em face de todo o conjunto de dados obtidos é possível argumentar em favor da hipótese de atual panmixia, apesar da descontinuidade e das mudanças históricas dos ecossistemas estudados. Essa conclusão surpreende no sentido de que *T. hispidus* é uma espécie cujos indivíduos possuem hábito alimentar de senta-e-espera e são, também ovíparos (VAN SLUYS *et al.*, 2010; PRIETO *et al.*, 1976). Tais atributos biológicos geralmente ocorrem simultaneamente com territorialismo e a tendência a não realizar longos deslocamentos (PONTES *et al.*, 2008). Contudo, animais com o modo de caça do tipo senta-e-espera também são geralmente oportunistas (PONTES *et al.*, 2008, VITT, 1995; RODRIGUES, 1987, 1988; VITT, 1991; BERGALLO e ROCHA, 1993; VITT *et al.*, 1997; DÍAZ-URIASTE, 2000; TEIXEIRA e GIOVANELLI, 1999), ou seja, possuem capacidade para se alimentar de diversos itens, de acordo com o local em que se encontram. Esse tipo de habilidade está normalmente ligado ao grande sucesso em tentativas de colonização (TEIXEIRA e GIOVANELLI, 1999) e à capacidade de expansão de habitat (BREININGER *et al.*, 2012; HUSEBØ *et al.*, 2002; LEVY *et al.*, 2010). Os dados relativos à estruturação genético-evolutiva pelo método Bayesiano (FIGURA 6) parecem corroborar a hipótese de sucesso na colonização de novos ambientes. Esta hipótese recebe suporte perante a ampla distribuição de duas populações genéticas ($K=2$, FIGURA 6) ao longo da maior parte dos indivíduos estudados. Os dados pareados de G_{ST} e N_m (TABELA 4) também apoiam tal hipótese, tendo em vista que a totalidade das comparações par-a-par sustentam tal argumentação.

Além disso, as espécies-membro do gênero *Tropidurus* são conhecidas por viverem em simpatria, o que favorece a competição em diversos requisitos ecológicos (VAN SLUYS *et al.*, 2004; PONTES *et al.*, 2008; TEIXEIRA E GIOVANELLI, 1999; VAN SLUYS *et al.*, 2004; VITT *et al.*, 1997). Tal evidência vem sendo considerada como uma possível causa de um fenômeno de expansão de nicho (generalização ecológica), no qual há a dispersão de uma das partes

competidoras, levando à diminuição da pressão de competição (VAN SLUYS, 1997; ROSUMÉK *et al.*, 2007). Da mesma forma, a competição intraespecífica já foi identificada como possível causa para a dispersão de outras espécies de lagartos com hábito alimentar senta-e-espera, como *T. itambere* e juvenis de *Liolaemus lutzae* (VAN SLUYS, 1997). Tal fenômeno dispersivo e a consequente ocupação de grandes áreas já foram positivamente relacionados também a outros fatores ecológicos. Por exemplo, o territorialismo está associado à ocupação de grandes áreas de distribuição em diversos grupos animais (SCHRADIN *et al.*, 2010; PERSSON *et al.*, 2010; CALSBEEK, 2009), incluindo lagartos (ROSUMÉK *et al.*, 2007), e *T. hispidus* apresenta tal característica (PONTES *et al.*, 2008). Apresenta também tolerância a uma variação maior na dieta de acordo com o ambiente (KOLODIUK *et al.*, 2010), e tal habilidade parece ter auxiliado diversas espécies na ocupação de habitats diferenciados (WIRTA *et al.*, 2008; CONNOR *et al.*, 2000; GOWANS *et al.*, 2008; IVKOVICH *et al.*, 2010; BARRETT *et al.*, 2006). Portanto, de acordo com os dados deste trabalho em associação com aqueles disponíveis na literatura, confirma-se a ampla plasticidade ecológica como fruto da ampla variação genética, capaz de permitir o sucesso adaptativo ao longo de uma grande área de distribuição. Assim, os resultados aqui obtidos parecem apoiar tal hipótese de sucesso na colonização/plasticidade adaptativa, dado que (1) foi constatada uma alta diversidade genética e este atributo biológico é o componente primordial da adaptação, (2) não houve indícios de estruturação genético-evolutiva nas diferentes pressões seletivas amostradas e, portanto, (3) trata-se de um taxon genético-evolutivamente coeso, apesar do mosaico adaptativo em questão.

6. REFERÊNCIAS

- ABREU M. L. de S., FROTA J. G., YUKI R. N. Geographic distribution of *Tropidurus hispidus*. *Review Herpetology* v. 33, p. 66. 2002.
- AB'SABER A. N. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul: primeira aproximação. *Geomorfologia*, v. 53, p.1-23. 1977.
- ALBUQUERQUE C. C., SILVA D. D., HARIMA E., FREIRE E. M. X., ASSIS M. M. A. Consultora ad hoc da Fundação de Apoio à Pesquisa do Rio Grande do Norte *Edital*. 2009.
- ALLENDORF F. W., LUNDQUIST L. L. Introduction: Population Biology, Evolution, and Control of Invasive Species. *Conservation Biology*, v 17, p. 24–30. 2003.
- ALONSO J. A., WHITNEY B. M. New distributional records of birds from white-sand forests of the northern Peruvian Amazon, with implications for biogeography of northern South America. *Condor*. v. 105, p. 552–566. 2003.
- AMORIM D. S., PIRES M. R. S. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. In: Bicudo, C.E.M. & Menezes, N.A. (Eds.), *Biodiversity in Brazil, a first approach*. CNPq, São Paulo, p.183-219. 1996.
- AMORIM D. S. Dos Amazonias. In: J.L. Bousquets & J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía em Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. p. 245-255. Universidad Nacional Autónoma de México, Cidade do México. 2001.
- AMOS W., BALMFORD A. When does conservation genetics matter? *Heredity*, v 87, p. 257- 265. 2001.
- ANDERSON A. B. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, v 13, p. 199–210. 1981.
- ANDRADE M. C. de. A terra e o homem no Nordeste. São Paulo: Ciências Humanas. 1980
- ANDRADE M. C. DE. Ecosistemas e potencialidades dos recursos naturais do Nordeste. Recife: SUDENE/UFPE, v. 2. 348 p. 1989.

- ÁVILLA-PIRES, T. C. S. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoological Verhandelingen*, v. 299, p. 1-706. 1995.
- BARRETT J. E., VIRGINIA R. A., WALL D. H., CARY S. C., ADAMS B. J., HACKER A. L., AISLABIE J. M. Co-variation in soil biodiversity and biogeochemistry in northern and southern Victoria Land, Antarctica. *Antarctic Science*, v. 18 (4), p. 535 – 548. 2006.
- BEHLING, H., ARZ, HW., PÄTZOLD, J., WEFER., G. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Sci. Rev.*, v. 19, nº 10, p. 981-994. 2000.
- BATES J. M., HACKETT S. J., CRACRAFT J. Area relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of passerine birds. *Journal of Biogeography*, v. 25, p. 783–793. 1998.
- BERGALLO H. G., ROCHA C. F. D. Activity patterns and body temperatures of two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* v. 14, p. 312–315. 1993.
- BERNARD E., MELO F. P. L., PINTO S. R. R. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Atlantic Forest in face of bioethanol expansion. *Tropical Conservation Science*, v. 4, p. 267-275. 2011.
- BERRY O., TOCHER M. D., GLEESON D. M., SARRE S. D. Effect of vegetation matrix on animal dispersal: genetic evidence from a study of endangered skinks. *Conservation Biology*, v. 19, p. 855–864. 2005.
- BOSQUET P., PEYLIN P., CIAIS P. Regional changes in carbon dioxide fluxes of land and oceans since 1980. *Science* v. 290 p. 1342–6. 2000.
- BRANDT, A., DE BROYER, C., DE MESEL, I., ELLINGSEN, K. E., GOODAY, A. J., HILBIG, B., LINES, K., THOMSON, M. R. A., TYLER, P. A. The biodiversity of the deep southern ocean benthos. *Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences* v. 362, p. 39-66. 2007.
- BREININGER D. R., MAZEROLLE M. J., BOLT M. R., LEGARE M. L., DRESE J. H., HINES J. E. Habitat fragmentation effects on annual survival of the federally protected eastern indigo snake. *Animal Conservation*. p.1367-9430. 2012.

BROQUET, T., ANGELONE S., JAQUIERY J, JOLY P., LENA J., LENGAGNE T., PLENET S., LUQUET E., PERRIN N. Genetic Bottlenecks Driven by Population Disconnection. *Conservation Biology*, v. 24, n° 6, p. 1596–1605. 2010.

BROWN K. R. Paleoecology and regional patterns of evolution in neotropical forest butterflies. In: PRANCE G. T. (ed.) *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press. 255–308. 1982.

BURNHAM, R. J., GRAHAM, A. The History of Neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden* v. 86, p. 546-589. 1999.

BUSSELL J. D., WAYCOTT M., CHAPPILL J. A. Arbitrarily amplified DNA markers as characters for phylogenetic inference. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. v. 7 p. 3–26. 2005.

CALENDINI F., MARTIN J.-F. *PaupUP v1.0.3.1 A free graphical frontend for Paup* Dos software*. 2005.

CALSBEEK R. Sex-specific adult dispersal and its selective consequences in the brown anole, *Anolis sagrei*. *Journal of Animal Ecology* v. 78 (3), p. 617 – 624. 2009.

CAMPBELL JR. K. E., FRAILEY C. D., ROMERO-PITTMAN L. The Pan-Amazonian Ucayali Penplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 239 (1-2), n°12, p. 166-219. 2006.

CARNAVAL A. C., HICKERSON M. J., HADDAD C. F. B., RODRIGUES M. T., MORITZ C. Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, v. 323 n° 5915 p. 785-789. 2009.

CASTILLO-TRENN P. Description of the Tadpole of *Colostethus kingsburyi* (Anura: Dendrobatidae) from Ecuador. *Journal of Herpetology*. v. 38, n°. 4, p. 600–606. 2004.

CEI J. M. A new species of *Tropidurus* (Sauria, Iguanidae) Phylogenetics of *Tropidurus* 369 from the arid Chacoan and western regions of Argentina. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*. v. 97, p. 1–10. 1982.

CLARKE A., BARNES, D. K. A., HODGSON D. A. How isolated is Antarctica? *Trends in ecology and evolution* v. 20, p. 1-3. 2005.

CLARKE A., JHONSTON N. M. Antarctic marine benthic diversity. *Oceanography. Oceanography and marine biology an annual review* v. 41, p. 47-114. 2003.

CONNOR R. C., WELLS R. S., MANN J., READ A. J. The bottlenose dolphin: social relationships in a fission–fusion society. In: Mann, J., Connor, R.C., Tyack, P.L., White-head, H. (Eds.), *Cetacean Societies*. University of Chicago Press, Chicago e Londres, p. 91–126. 2000.

COSTA C. S. B., SEELIGER U., CORDAZZO C. V. Aspectos da ecologia populacional do *Panicum racemosum* (Spreng) nas dunas costeiras do Rio Grande do Sul. In: LACERDA, L. D.; ARAÚJO, D. S.; CERQUEIRA, R.; TURQ, B. (Eds.) *Restingas: origem, estrutura, processos*. UFF-RJ, Niterói, p. 395-411. 1984.

COSTA L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* v. 30, p. 71–86. 2003.

DALY D. C., MITCHELL J. D. Lowland vegetation of tropical South America. *Imperfect balance, landscapes transformation in Precolumbian Americas* Columbia University Press, New York., p.391-453. 2000.

DANIELS S. R., HEIDEMAN N., HENDRICKS M., WILLSON B. A molecular phylogeny for the South African limbless lizard taxa of the subfamily Acontinae (Sauria: Scincidae) with special emphasis on relationships within *Acontias*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. v. 24, p. 315–323. 2002.

DESALLE R., GEORGE AMATO G. The expansion of conservation genetics. *Nature*, v. 5 p. 702-712. 2004.

DÍAZ-URIARTE, R. Anti-predator behaviour changes following an aggressive encounter in the lizard *Tropidurus hispidus*. *Proc R. Soc Lond B*. v. 266, p. 2457-2464. 1999.

DÍAZ-URIARTE R. *Effects of aggressive interactions on antipredator behavior: empirical and theoretical aspects*. Dissertação de doutorado, University of Wisconsin, Madison, 145p. 2000.

DRISCOLL D. A., HARDY, C. M. Dispersal and phylogeography of the agamid lizard *Amphibolurus nobbi* in fragmented and continuous habitat. *Molecular Ecology* v. 14, nº 6, p. 1613–1629. 2005.

DUQUE J. G. O imbuzeiro. In: *O Nordeste e as lavouras xerófilas*. 3. ed. Mossoró: ESAM/Fundação Guimarães Duque, p. 283 -286. 1980.

EBERHARD J. R., BERMINGHAM E. Phylogeny and comparative biogeography of Pionopsitta parrots and *Pteroglossus toucans*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* v. 36, p. 288–304. 2005.

ECKERT A. J., BOWER A. D., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ S. C., WEGRZYN J. L., COOP G., NEALE D. B. Back to nature: ecological genomics of loblolly pine (*Pinus taeda*, Pinaceae). *Molecular Ecology*. v. 19, p. 3789 – 3805. 2010.

EITEN G. Natural Brazilian vegetation types and their causes. *An. Acad. Bras.Ciências*. v. 64, nº1, p. 35–65. 1992

EXCOFFIER L., SMOUSE P. E., QUATTRO J. M. Analysis of Molecular Variance Inferred From Metric Distances Among DNA Haplotypes: Application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data. *Genetics*, v. 131, nº 2, p. 479-491. 1992.

EXCOFFIER L., LAVAL G., SCHNEIDER S. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, v. 10, nº 3, p. 564–567. 2010.

FALUSH D., STEPHENS M., PRITCHARD J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* v. 164, p. 1567–1587. 2003.

FALUSH D., STEPHENS M., PRITCHARD J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Mol. Ecol. Notes* v. 7, p. 574–578. 2007.

FIASCHI P., PIRANI J. R. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution* v. 47, nº 5, p. 477–496. 2009.

FIELD C. B., BEHRENFELD M. J., ANDERSON J. T., FALKOWSKI P. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science* v. 281 nº 5374 p. 237-240. 1998.

FONSECA G. A. B. The vanishing Brazilian atlantic forest. *Biological Conservation* v. 34, p. 17-43. 1985.

FRANCISCO M. R., GIBBS H. L., GALETTI M., LUNARDI V. O., GALLETI-JUNIOR P. M. Genetic structure in a tropical lek-breeding bird, the blue manakin (*Chiroxiphia caudata*) in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology* v. 16, nº 23, p. 4908-4918. 2007.

FRANKHAM R., BALLOU J. D., BRISCOE D. A. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 2002.

FRANKHAM, R. RALLS, K. Inbreeding leads to extinction. *Nature* v. 392, p. 441–442. 1998.

FREEDMAN A. H., THOMASSEN, H. A., BUERMANN W., SMITH T. B. Genomic signals of diversification along ecological gradients in a tropical lizard. *Molecular Ecology*, v. 19, p. 3773–3788. 2010.

FREIRE M. S. B. Levantamento florístico do Parque Estadual das Dunas de Natal. *Acta Botanica Brasilica*, v. 4, nº 2, p. 41-59, 1990.

FROST D. R., RODRIGUES M. T., GRANT T., TITUS T. A. Phylogenetics of the Lizard Genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): Direct Optimization, Descriptive Efficiency, and Sensitivity Analysis of Congruence Between Molecular Data and Morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* v. 21, nº. 3, p. 352–371, 2001.

FUTUYMA D. *Evolutionary Biology*, 3^a ed. Sinauer Associates, Inc. 763 p. 1998.

GALLIGAN T. H., DONNELLAN S. C., SULLOWAY F. G., FITCH A. J., BERTOZZ T., KLEINDORFER S. Panmixia supports divergence with gene flow in Darwin's small ground finch, *Geospiza fuliginosa*, on Santa Cruz, Galapagos Islands. *Molecular Ecology*. v. 21, p. 2106 – 2115. 2012.

GALINDO-LEAL C., CÂMARA I. G. Atlantic forest hotspots status: an overview. p. 3 – 11. In: C. GALINDO-LEAL, I. G. CÂMARA (Eds.) *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats and outlook*. CABS and Island Press, Washington. 2003.

GENTRY, A.H. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* v. 75, p. 1-34. 1988.

GENTRY, A. H. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In BULLOCK S.H., MOONEY H. A. MEDINA, E. *Seasonal Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 146-194. 1995.

GOWANS S., WURSIG B., KARCZMARSKI L. The social structure and strategies of delphinids: predictions based on an ecological framework. *Adv. Mar. Biol.* v. 53, p. 195 – 294. 2008.

GUICKING D., JOGER U., WINKA M. Cryptic diversity in a Eurasian water snake (*Natrix tessellata*, Serpentes: Colubridae): Evidence from mitochondrial sequence data and nuclear ISSR-PCR fingerprinting. *Organisms, Diversity & Evolution* v. 9, p. 201–214. 2009.

HAFFER J. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* v. 165, p. 131–137. 1969.

HALLE-GOUET B. L'estuaire du Rio Paraíba. In: Géographie et écologie de la Paraíba (Bresil). *Travaux et Documents de Géographie Tropicale*. Bordeaux, CEGET. v. 2, n° 50, p. 438-441. 1984.

HENRIQUES R. P. B., ARAUJO D. S. D., HAY J.D. Descrição e classificação dos tipos de vegetação de restinga de Carpebus, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica* v. 9, p. 173-189. 1986.

HEWITT G. M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, v. 359, n° 1442, p. 183 - 195. 2004.

HOEHN M., SARRE S. D., HENLE K. The tales of two geckos: does dispersal prevent extinction in recently fragmented populations? *Molecular Ecology*, v. 16, p. 3299–3312. 2007.

HOLDEREGGER R., WAGNER H. H. A brief guide to landscape genetics. *Landscape Ecology* v. 21, p. 793–796. 2006.

HOLDEREGGER R., KAMM U., GUGERLI F. Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology* v. 21, p. 797-807. 2006.

HOORN, C. Marine incursions and the influence of Andes tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* v. 105, p. 267-309. 1993.

HOORN C., GUERRERO J., SARMIENTO G. A., LORENTE M. A. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, v. 23, n° 3, p. 237-240. 1995.

HUBER O. Vegetation. In: Berry P. E., Holst B. A., Yatskievych K. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1: Introduction. Portland: Timber Press. p. 97–160. 1995.

HUBISZ M. J., FALUSH D., STEPHENS M., PRITCHARD J. K. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Mol Ecol Resour* v. 9, p. 1322-1332. 2009.

HUSEBØ Å., NØTTESTAD L., FOSSÅ J. H., FUREVIK D. M., JØRGENSEN S. B. Distribution and abundance of fish in deep-sea coral habitats. *Hydrobiologia* v. 471: p. 91 – 99. 2002.

IVKOVICH T., FILATOVA O. A., BURDIN A. M., SATO H., HOYT E. The social organization of resident-type killer whales (*orcinus orca*) in Avacha Gulf, Northwest Pacific, as revealed through association patterns and acoustic similarity. *Mamm. biol.* v. 75, p.198–210. 2010.

JEHLE R. Herpetology and conservation genetics. *Animal Conservation*. Print ISSN p. 1367-9430. 2010.

JOGER U., FRITZ U., GUICKING D., KALYABINA-HAUF S., NAGY Z. T., WINK M. Phylogeography of western Palaearctic reptiles – Spatial and temporal speciation patterns. *Zoologischer Anzeiger* v. 246 p. 293–313. 2007.

JOLY C. A., AIDAR M. P. M., KLINK C. A., MCGRATH D. G., MOREIRA A. G., MOUTINHO P., NEPSTAD D. C., OLIVEIRA A. A., POTT A., RODAL M. J. N., SAMPAIO E. V. S. B. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* v. 5, p. 331–348. 1999.

KAPLI P., LYMBERAKIS P., POULAKAKIS N., MANTZIOU G., PARMAKELIS A., MYLONAS M. Molecular phylogeny of three *Mesalina* (Reptilia: Lacertidae) species (*M. guttulata*, *M. brevirostris* and *M. bahaeldini*) from North Africa and the Middle East: Another case of paraphyly? *Molecular Phylogenetics and Evolution* v. 49 p. 102–110. 2008.

KASAHARA S., YONENAGA-YASSUDA Y., RODRIGUES M. T. Geographical karyotypic variations and chromosome banding patterns in *Tropidurus hispidus* (Sauria, Iguanidae) from Brazil. *Caryologia* v. 40 p. 43-57. 1987.

KASAHARA S., PELLEGRINO K. C. M., RODRIGUES M. T., YONENAGA-YASSUDA, Y. Comparative cytogenetic studies of eleven species of the *Tropidurus torquatus* group (Sauria, Tropiduridae). *Hereditas*, v. 125, p. 37-46. 1996.

KIEFER M. C., VAN SLUYS M., ROCHA C. F. D. Body temperatures of *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from coastal populations: Do body temperatures vary along their geographic range? *Journal of Thermal Biology* v. 30, p. 449-456. 2005.

KISEL Y., BARRACLOUGH T. G. Speciation Has a Spatial Scale That Depends on Levels of Gene Flow. *The American Naturalist* v. 175, nº 3. 2010.

KOLODIUK M. F., RIBEIRO L. B., FREIRE E. M. X. Diet and Foraging Behavior of Two Species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology*, v. 5 (1), p. 35 - 44. 2010.

KUCHTA, S. R., PARKS D. S., MUELLER R. L., WAKE D. B. Closing the ring: historical biogeography of the salamander ring species *Ensatina eschscholtzii* *Journal of Biogeography* v. 36, p. 982–995. 2009.

KYRIAZI P., POULAKAKIS N., PARMAKELIS A., CROCHET P. A., MORAVEC J., RASTEGAR-POUYANI N., TSIGENOPOULOS C. S., MAGOULAS A., MYLONAS M., LYMBERAKIS P. Mitochondrial DNA reveals the genealogical history of the snake-eyed lizards (*Ophisops elegans* and *O. occidentalis*) (Sauria: Lacertidae) *Molecular Phylogenetics and Evolution* v. 49 p. 795–805. 2008.

LACERDA L. D. DE, ARAÚJO D. S. D., MACIEL N. C. *Restingas brasileiras: uma bibliografia*. Rio de Janeiro, Fund. José Bonifácio, 47p. 1982.

LAMÊGO, A. R. *O Homem e a Restinga*. 2^a ed. Editora Lidador, Rio de Janeiro. 1974.

LEAL I. R., TABARELLI M., SILVA J. M. C. *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil. 2003.

LEVY E., KENNINGTON W. J., TOMKINS J. L., LEBAS N. R. Land clearing reduces gene flow in the granite outcrop-dwelling lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Molecular Ecology* v. 19, p. 4192–4203. 2010.

LEWIS S., BRANDO P., PHILLIPS O. L., van der HEIJDEN G. M. F., NEPSTAD D. The 2010 Amazon Drought. *Science*. v. 331, p. 554. 2011.

LI W.H. *Molecular Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 1997.

LINS, R. C. *As áreas de exceção do agreste de Pernambuco*. Recife: SUDENE/PSU/SER, 402p. 1989.

LOSOS J. B., PARENT. C. E. The speciation-area relationship. p. 415–438 in LOSOS J. B., RICKLEFS R. E., editores. *The theory of island biogeography at 40: impacts and prospects*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 2009.

LUNDBERG J. G., MARSHALL L. G., GUERRERO J., HORTON B., MALABARBA M. C. S. L., WESSELINGH F. The Stage for Neotropical Fish Diversification: A History of South American Rivers. p. 13 – 48 in MALABARBA L. R., REIS R. E., VARI R. P., LUCENA Z. M., LUCENA C. A. S., editores. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre: Edipucrs; 1998, 603 p.

MACARTHUR R. H., WILSON E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.

MANEL S., SCHWARTZ M. K., LUIKART G., TABERLET P. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics *Trends. Ecology and Evolution* v.18 n° 4. 2003.

MARTIN A. P., PALUMBI S. R. Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proc. Natl. Acad. Sci.* v. 90, n° 9, p. 4087-4091. 1993.

MALTAGLIATI F., CASU M., LAI T., SARERI D. I., CASU D., GALLETTI M. C., CANTONE G., CASTELLI A. Taxonomic distinction of *Ophelia barquii* and *O. bicornis* (Annelida: Polychaeta) in the Mediterranean as revealed by ISSR markers and the number of nephridiopores. *J.Mar. Biol. Ass.* v. 85, p. 835-841. 2005.

MENDONÇA S., MOURA G. J. B. Distribuição espacial, temporal e biometria de duas espécies de Tropiduridae em remanescente de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil. *Herpetologia no estado de pernambuco*, p. 343-354. 2011.
MEIRMANS P. G., HEDRICK P. W. Assessing population structure: FST and related measures. *Molecular Ecology Resources*, v. 11. p. 5–18. 2011.

MILLS L. S., ALLENDORF F. W. The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology*, v. 10, nº 6, p. 1509-1518. 1996.

MIRALLES A., CARRANZA S. Systematics and biogeography of the Neotropical genus *Mabuya*, with special emphasis on the Amazonian skink *Mabuya nigropunctata* (Reptilia, Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* v. 54, p. 857–869. 2010.

MORELLATO L. P. C., HADDAD C. F. B. Introduction: the Brazilian atlantic forest. *Biotropica* v. 32(4b), p. 786-792. 2000.

MURPHY G., LUGO A. E. Dry forests of Central America and the Caribbean. In BULLOCK S. H., MOONEY H.A., MEDINA E. *Seasonal Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 9-34. 1995.

MURPHY M. A., EVANS J. S., STORFER A. Quantifying *Bufo boreas* connectivity in Yellowstone National Park with landscape genetics. *Ecology*, v. 91, p. 252–261. 2010.

MYERS N., MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C. G., FONSECA G. D. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, p. 853-858. 2000.

NASCIMENTO A. R. T., FELFILI J. M., MEIRELLES E. M. Florística e estrutura da comunidade arbórea de um remanescente de Floresta Estacional Decidual de encosta, Monte Alegre, GO, Brasil. *Acta Bot. Bras.*, v. 18, nº 3, p. 659-660. 2004.

NIHEI S. S., CARVALHO C. J. B. Systematics and biogeography of *Polietina schnabl* & *Dziedzicki* (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology*. v. 32, p. 477–501. 2007.

OLIVEIRA-FILHO A. T., FONTES M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica*, v. 32 nº 4b, p. 793 - 810. 2000.

OLIVEIRA-FILHO A. T., RATTER J. A. Padrões florísticos das matas ciliares da região do Cerrado e a evolução das paisagens do Brasil central durante o quaternário tardio, p. 73-90. In: RODRIGUES R. R., LEITÃO-FILHO H. F. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo, EDUSP. 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A. T., JARENKOW, J. A., RODAL, M. J. N. Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution patterns. In PENNINGTON R. T., LEWIS G. P., RATTER J. A. *Neotropical savannas and dry forests: Plant diversity, biogeography and conservation*. Boca Raton: Taylor & Francis. p. 11-51. 2006

O'LOUGHLIN P. M., PAULAY G., DAVEY N., MICHONNEAU F. The antarctic region as a marine biodiversity hotspot for echinoderms: diversity and diversification of sea cucumbers. *Deep-Sea research II*. 2010.

O'NEILL S. B., CHAPPLE D. G., DAUGHERTY C. H., RITCHIE P. A. Phylogeography of two New Zealand lizards: McCann's skink (*Oligosoma maccanni*) and the brown skink (*O. zelandicum*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* v. 48, p. 1168–1177. 2008.

PASSONI J. C., BENOZZATI M. L., RODRIGUES M. T. Phylogeny, species limits, and biogeography of the Brazilian lizards of the genus *Eurolophosaurus* (Squamata: Tropiduridae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* v. 46, p. 403–414. 2008.

PENNINGTON R. T., PRADO D. E., PENDRY C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. Biog.*, v. 27, nº 2, p. 261-273. 2000.

PENNINGTON R. T., LAVIN M., PRADO D. E., PENDRY C. A., PELL S. K. BUTTERWORTH C. H. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Phil. Trans. R. Soc. London*, v. 359, nº 1443, p. 315-338. 2004.

PEREIRA I. M., ANDRADE L. A., BARBOSA M. R. V., SAMPAIO E. V. S. B. Composição florística e análise fitossociológica do componente arbustivo-arbóreo de um remanescente florestal no agreste paraibano. *Acta Botanica Brasilica*, v. 16 (3): 357-369. 2002.

PÉREZ-RUZAF A., GONZÁLEZ-WANGÜEMERT M., LENFANT P. H., MARCOS C., GARCÍA-CHARTON J. A. Effects of fishing protection on the genetic structure of fish populations. *Biological Conservation*, v. 129, p. 244–255. 2006.

PERSSON J., WEDHOLM P., SEGERSTRÖM P. Space use and territoriality of wolverines (*Gulo gulo*) in northern Scandinavia. *European Journal Of Wildlife Research*, v. 56, nº 1, p. 49 – 57. 2010.

PFADENHAUER, J. Contribuição da vegetação e suas condições de crescimento nas dunas costeiras do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Biologia*. v. 38 (4), p. 827-836. 1978.

POUYANI E. R., POUYANI N. R., NOUREINI S. K., JOGER U., WINK M. Molecular phylogeny of the *Eremias persica* complex of the Iranian plateau (Reptilia: Lacertidae), based on mtDNA sequences. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 158, p. 641–660. 2010.

PRANCE G.T. Distribution patterns of lowland Neotropical species with relation to history, dispersal and ecology, with special reference to Chrysobalanaceae, Caryocaraceae and Lecythidaceae. In: LARSEN K., HOLM-NIELSEN L. B. *Tropical botany*, London, Academic Press, p.59-87. 1979.

PRANCE G. T. Islands in Amazonia *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* v. 351, nº 1341, p. 823-833. 1996.

PONTES M. C., GARRI R. G., CHIAMENTI A. Atividade de predação de *Tropidurus hispidus* (Sauria, Tropiduridae) de Nisia floresta- RN, Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências* v. 10 (3), p. 203-209. 2008.

PRIETO A. S., LÉON J. R., LARA. O. Reproduction in the tropical lizard *Tropidurus hispidus* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica* v. 32, p. 318–323. 1976.

PRITCHARD J. K., STEPHENS M., DONNELLY P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* v. 155, p. 945–959. 2000.

RÄSÄNEN M. E., LINNA A. M., SANTOS J. C. R., NEGRI F. R. Late Miocene Tidal Deposits in the Amazonian Foreland Basin. *Science*, v. 269, nº 5222, p. 386-390. 1995.

RIBAS C. C., MIYAKI C. Y. Molecular systematics in Aratinga parakeets: species limits and historical biogeography in the 'solstitialis' group and the systematic position of *Nandayus nenday*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 30, p. 663–675. 2004.

RIBEIRO M. C., METZGER J. P., MARTENSEN, A. C., PONZONI, F. J., HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, v. 142, p. 1141–1153. 2009.

RICKETTS T. H. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist*, v. 158, p. 87–99. 2001.

RIZZINI C. T. Tratado de Fitogeografia do Brasil. *Hucitec*, São Paulo. v. 2, p. 224-243. 1979.

RODAL M. J. N., SALES M. F., DA SILVA A. G. Flora de um Brejo de Altitude na escarpa oriental do planalto da Borborema, PE, Brasil. *Acta bot. bras.* v. 19(4), p. 843 - 858. 2005.

RODAL M. J. N., BARBOSA M. R. V. e THOMAS W. W. Do the seasonal forests in northeastern Brazil represent a single floristic unit? *Braz. J. Biol.* v. 68(3), p. 467 – 475. 2008.

RODRIGUES M. T. Sistemática, ecologia e zoogeografia de *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool.*, São Paulo, v. 31, p. 105-230. 1987.

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

ROGERS A. D. Evolution and biodiversity of antartic organism: a molecular perspective. *Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences*, v. 362, p. 2191-2214. 2007.

ROSUMEK F. B., FARIA P. E. P., MOZERLE H. B., MATOS J. J., GRAIPEL M. E. Dinâmica populacional de *Liolaemus occipitalis* (SQUAMATA: Tropiduridae) nas dunas da praia da Joaquina, ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil.* 2007.

SAMBROOK J., RUSSELL D. W. *Molecular Cloning, a Laboratory Manual*, 3ª ed. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York. 2001.

SANDEL B., ARGE L., DALSGAARD B., DAVIES R. G., GASTON K. J., SUTHERLAND W. J., SVENNING J. C. The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*, v. 334, nº 6056, p. 660-664. 2011.

SCARANO F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, v. 90, p. 517 – 524. 2002.

SCHOENER T. W. Theory of feeding strategies. *Annual Review Ecology and Systematics*, v. 2, p. 369 - 404. 1971.

SCHRADIN C., SCHMOHL G., RÖDEL H. G., SCHOEPF I., TREFFLER S. M., BRENNER J., BLEEKER M., SCHUBERT M., KÖNIG B., PILLAY N. Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour* v. 79, p. 195 - 203. 2010.

SILVA J. M. C. da, OREN D. C. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* v. 59, p. 427– 437. 1996.

SILVA J. M. C., CASTELETIC. H. M. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: GALINDO-LEAL C., CÂMARA I. G. *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, trends, and outlook*. p. 43-59. Center for Applied Biodiversity Science e Island Press, Washington, D.C. 2003.

SOUZA E. C. de. Restinga. *Revta bras. Geogr.* v. 7, p. 662-665. 1945.

SPEAR S. F., PETERSON C. R., MATOCQ M. D., STORFER A. Landscape genetics of the blotched tiger salamander (*Ambystoma tigrinum melanostictum*). *Molecular Ecology* v. 14, p. 2553–2564. 2005.

SPEAR S. F., BALKENHOL N., FORTIN M. J., MCRAE B. H., SCRIBNER K. Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. *Molecular Ecology* v. 19, p. 3576–3591. 2010.

STOW A. J., SUNNUCKS P., BRISCOE D. A., GARDNER M. G. The impact of habitat fragmentation on dispersal of Cunningham's skink (*Egernia cunninghami*): evidence from allelic and genotypic analyses of microsatellites. *Molecular Ecology*, v. 10, p. 867–878. 2001.

SUGUIO K., BIGARELLA J. J. *Ambientes fluviais*. 2ª ed. Florianópolis: Ed UFSC/UFPR, p. 1 - 83. 1990.

SUGUIO K., TESSLER M. G. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: LACERDA, L. D., ARAÚJO, D. S. D., CERQUEIRA, R., TURCQ, B. *Restingas: Origem, Estrutura e Processos*. Anais do Simpósio sobre Restingas Brasileiras, p. 15–25. 1984.

SUMNER J. Decreased relatedness between male prickly forest skinks (*Gnypetoscincus queenslandiae*) in habitat fragments. *Conservation Genetics*, v. 6, p. 333–340. 2005.

SWOFFORD D. L. *PAUP - Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and other methods) V.4.0b10*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 2000.

SWOFFORD D. L., BERLOCHER S. H. Inferring evolutionary trees from gene frequency data under the principle of maximum parsimony. *Syst. Zool.* 36:293-325. 1987.

TABARELLI M., AGUIAR A. V., RIBEIRO M. C., METZGER J. P., PERES C. A. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation*, 143: 2328–2340. 2010.

TAVARES M. C. G., RODAL M. J. N., MELO A. L., ARAÚJO M. F. Fitossociologia do componente arbóreo de um trecho de Floresta Ombrófila Montana do Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, Pernambuco. *Naturalia* v. 25: p. 17-32. 2000.

TEIXEIRA, R. L. GIOVANELLI, M. Ecologia de *Tropidurus torquatus* (SAURIA: Tropiduridae) da Restinga de Guriri, São Mateus, ES. *Rev. Brasil. Biol.*, v. 59(1), p. 11-18. 1999.

TER STEEGE H., SABATIER D., CASTELLANOS H., VAN ANDEL T., DUIVENVOORDEN J., DE OLIVEIRA A., EK E., LILWAH R., MAAS P. MORI S. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield,. *Journal of Tropical Ecology*, v. 16, p. 801-828. 2000.

TOLLEY K. A., MAKOKHAB J. S., HOUNIET D. T., SWART B. L., MATTHEE C. A. The potential for predicted climate shifts to impact genetic landscapes of lizards in the South African Cape Floristic Region Molecular. *Phylogenetics and Evolution* v. 51, p. 120–130. 2009.

VALENCIA S. *Contribución a la delimitación taxonómica de tres especies del género Quercus subgénero Erythrobalanus*. Faculdade de Ciências, Universidade Nacional Autónoma de México, México D.F., México. 1994.

VAN-SLUYS M. Home range of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southeastern Brazil. *Copeia* v. 1997, n° 3, p. 623-628. 1997.

VAN SLUYS M., MARTELOTTE S. B., KIEFER M. C., ROCHA C. F. D. Reproduction in neotropical *Tropidurus* lizards (Tropiduridae): evaluating the effect of environmental factors on *T. torquatus*. *Amphibia-Reptilia*, v. 31, p. 117–126. 2010.

VAN SLUYS M., ROCHA C.F.D., VRCIBRADIC D., GALDINO C. A., FONTES A. F. Diet, activity and microhabitat use of two syntopic *Tropidurus* species (Lacertilia:Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. *Journal of Herpetology*, v. 38(4), p. 606-611. 2004.

VANZOLINI P. E., GOMES N. On *Tropidurus hygomi*: Redescription, ecological notes, distribution and history (Sauria, Iguanidae). *Pap. Avulsos Zool. São Paulo*. v. 32, p. 243–259. 1979.

VANZOLINI P. E., RAMOS-COSTA A. M. M., VITT. L. J. Répteis das Caatingas. *Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro. 1980.

VELOSO H. P., GÓES-FILHO L. Fitogeografia brasileira - classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. *Boletim Técnico do Projeto RADAMBRASIL*, Série Vegetação v. 1, p. 1-80. 1982.

VELOSO H. P., RANGEL FILHO A. L. R., LIMA J. C. A. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE. 1991.

VITT L. J. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *Journal of Herpetology*, v. 25, p. 79-90. 1991.

VITT L. J. The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil. *Occasional papers of Oklahoma Museum of Natural History*, v. 1, p. 1-29. 1995.

VITT L. J., ZANI P. A., CALDWELL J. P. Behavioral ecology of *Tropidurus hispidus* on isolated rock outcrops in Amazonia. *J. Trop. Ecol.* v. 12, p. 81–101. 1996.

VITT L. J., CALDWELL J. P., ZANI P. A., TITUS T. A. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* v. 94, p. 3828–3832. 1997.

VITT L. J., CARVALHO C. M. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of northern Brazil. *Copeia* p. 305–329. 1995.

VITT L. J. The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil. *Occas. Pap. Oklah. Mus. Nat. Hist.* v. 1, p. 1–29. 1995.

WEBB S. D. Biological implications of the middle Miocene Amazon seaway. *Science* v. 269, p. 361–362. 1995.

WHITE C., SELKOE K. A., WATSON J., SIEGEL D. A., ZACHERL D. C., TOONEN J. R. Ocean currents help explain population genetic structure. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 277, p. 1685–1694. 2010.

WHITMORE T. C. *An introduction to Tropical Rain Forest*. Oxford University Press. 226 p. 1990.

WIRTA H., ORSINI L., HANSKI I. An old adaptive radiation of forest dung beetles in Madagascar. *Molecular Phylogenetics and Evolution* v. 47, p. 1076 – 1089. 2008.

WRIGHT S. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. IV. Variability Within and Among Natural Populations*. University of Chicago Press, Chicago. 1978.

YEH F. C., BOYLE T., YE Z., XIYAN J. M. *PopGene. Version 1.31: Microsoft Windows-based free ware for population genetic analysis*. University of Alberta and Center for International Forestry Research. 1999.

ZHAO G. H., LI J., ZOU F. C., MO X. H., YUAN Z. G., LIN R. Q., WENG Y. B., ZHU, X. Q. ISSR, an effective molecular approach for studying genetic variability among *Schistosoma japonicum* isolates from different provinces in mainland China. *Infection, Genetics and Evolution*. v. 9, p. 903–907. 2009.