



TOBIAS SARAIVA KUNZ

**Uma nova espécie de *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae)
do litoral sul do Brasil e revisão do status taxonômico de
Tropidurus catalanensis Gudynas & Skuk, 1983**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia Comparada
Orientador: Prof. Dr. Márcio Borges Martins

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PORTO ALEGRE

2011

Uma nova espécie de *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) do litoral sul do Brasil e revisão do status taxonômico de *Tropidurus catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983

TOBIAS SARAIVA KUNZ

Aprovada em 7 de abril de 2011

Dr. Renato Silveira Bérnils

Dra. Laura Verrastro

Dr. Ignácio Benites Moreno

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
PORTO ALEGRE**

2011

Agradecimentos

Este trabalho não teria sido possível sem a colaboração de diversas pessoas. Agradeço primeiramente ao Márcio Borges Martins, pela orientação, amizade e tudo que aprendi com ele nestes dois anos.

Aos curadores e técnicos das coleções que possibilitaram o acesso aos exemplares sob seus cuidados: Gláucia M. F. Pontes (MCP); Moema L. Araújo (MCN); Sônia Buck (CHUFSC); Julio C. de Moura-Leite (MHNCI); Carolina Mello e Hussam Zaher (MZUSP).

Aos diversos amigos e colegas que ajudaram nas coletas de *Tropidurus*; Ao Jorge J. Cherem e Ivo R. Ghizoni Jr. por possibilitarem e ajudarem na coleta na área da Usina Hidrelétrica de Quebra-Queixo e na região de Campos Novos; Ao Ivo (vulgo Ogrão) que me ajudou também na coleta na área da Hidrelétrica de Itá; Ao amigo Antônio Nonohay, que me ajudou e me acompanhou na expedição de coleta no longínquo estado do Rio de Janeiro (aceitando fazer o sacrifício de ter que deixar a prancha em casa).

Às pessoas que ajudaram fornecendo fotos de *Tropidurus*: Ivo R. Ghizoni Jr., Laura M. Heidtmann, Leonardo R. Cardoso, Marcelli A. Vieira, Rafael Balestrin, Renata Cardoso, Simone L. Prestes.

A todos os amigos(as) e colegas de laboratório, em especial a Ana Carolina Anés, Ana Júlia Lenz, Caroline Maria da Silva, Caroline Zank, Clara Liberato, Clóvis Bujes, Diego Alvares, Fabiane Noronha, Guilherme Adams, Jéssica Felappi, Juliana Zanotelli, Laura Lang, Laura Verrastro, Luis Marin, Martin Schossler, Mariana Luchese, Michele Abadie, Patrick Colombo, Raíssa Bressan, Renata Cardoso, Renata Perez, Saulo Juppen, Simone Leonardi

A todos os meus familiares, meus pais, Elenor Kunz e Maria do Carmo Saraiva, e minha irmã Cibele, que sempre me apoiaram e, em especial à Karina Schröder, Maria de Fátima Saraiva e Kepler Oliveira, que ajudaram muito na minha “adaptação” em Porto Alegre.

Um agradecimento especial à Raíssa Bressan, por tudo que compartilhamos neste percurso até aqui.

Ao CNPq, pela bolsa concedida.

E, por fim, minhas sinceras desculpas a quem eu possa ter esquecido.

Sumário

Resumo	5
Capítulo 1	6
Introdução geral	6
Referências bibliográficas	11
Capítulo 2	13
Uma nova espécie de <i>Tropidurus</i> (Squamata: Tropiduridae) do litoral sul do Brasil e revisão do status taxonômico de <i>Tropidurus catalanensis</i> Gudynas & Skuk, 1983	13
Resumo	14
Introdução	15
Material e métodos	18
Resultados e discussão	20
<i>Tropidurus torquatus</i> (Wied, 1820).....	30
<i>Tropidurus catalanensis</i> Gudynas & Skuk, 1983 revalidado.....	36
<i>Tropidurus</i> sp. nov.	42
Referências bibliográficas	53
Apêndice I	58
Capítulo 3	60
Conclusões gerais	60
Anexo	63
Normas para publicação na revista <i>Zootaxa</i>	63

Resumo

Os lagartos *Tropidurus* do grupo *torquatus* são espécies heliófilas, extremamente abundantes nos vários tipos de formações abertas da América do Sul cisandina. O gênero tem história taxonômica complexa. A maioria das espécies foi descrita recentemente e revisões prévias incluíram pouco material do sul do continente. O grupo é composto atualmente por treze espécies: *T. chromatops* Harvey & Gutberlet, 1998, *T. cocorobensis* Rodrigues, 1987, *T. erythrocephalus* Rodrigues, 1987, *T. etheridgei* Cei, 1982, *T. hispidus* (Spix, 1825), *T. hygomi* Reinhardt & Lütken, 1861, *T. insulanus* Rodrigues, 1987, *T. itambere* Rodrigues, 1987, *T. montanus* Rodrigues, 1987, *T. mucujensis* Rodrigues, 1987, *T. oreadicus* Rodrigues, 1987, *T. psammonastes* Rodrigues, Kasahara & Yonenaga-Yasuda, 1983 e *T. torquatus* (Wied, 1820). *Tropidurus catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983, foi descrito para o norte do Uruguai, porém atualmente é considerado sinônimo júnior de *T. torquatus*. *Tropidurus torquatus* tem a distribuição mais ampla do gênero, ocorrendo desde o Brasil central até o norte da Argentina. Diferenças significativas, tanto morfológicas como ecológicas, existem ao longo desta ampla área de distribuição, principalmente entre populações costeiras do sudeste e nordeste e as da região central do Brasil; as populações mais meridionais estavam, até recentemente, restritas ao Pampa e algumas áreas de campos e matas próximas ao Planalto Meridional, nos vales dos rios Uruguai, Paraguai e Paraná e alguns de seus tributários. Recentemente foi descoberta uma nova população de *Tropidurus* do grupo *torquatus* no litoral sul do estado de Santa Catarina, em disjunção das outras populações do sul do Brasil e significativamente diferente, na ecologia, das demais populações litorâneas (a mais próxima está a cerca de 800 km, no Rio de Janeiro). Após análises da variação geográfica dos caracteres morfológicos externos de *Tropidurus torquatus*, com ênfase nas populações do sul do Brasil, *Tropidurus catalanensis* foi revalidado e a população detectada no litoral sul de Santa Catarina foi descrita como nova espécie pertencente ao grupo *torquatus*. Nossa análise sugeriu ainda que pelo menos mais três espécies estão envolvidas sob o nome *Tropidurus torquatus* nas regiões Sudeste e Centro-Oeste do Brasil.

Capítulo 1

Introdução geral

Introdução geral

Os lagartos *Tropidurus* do grupo *torquatus* são formas heliófilas, extremamente abundantes nos vários tipos de formações abertas da América do Sul cisandina, distribuindo-se da Venezuela à Argentina (RODRIGUES, 1987). O grupo é caracterizado pela ausência de uma fileira médio-dorsal de escamas aumentadas, pela presença de escamas dorsais carenadas e imbricadas e por não serem extremamente achatados dorso-ventralmente (FROST *et al.*, 2001).

RODRIGUES (1987), revisando as formas do grupo ocorrentes ao sul do rio Amazonas, reconheceu a existência de 11 espécies: *T. cocorobensis* Rodrigues, 1987, *T. erythrocephalus* Rodrigues, 1987, *T. etheridgei* Cei, 1982, *T. hispidus* (Spix, 1825), *T. hygomi* Reinhardt & Lütken, 1861, *T. insulanus* Rodrigues, 1987, *T. itambere* Rodrigues, 1987, *T. montanus* Rodrigues, 1987, *T. mucujensis* Rodrigues, 1987, *T. oreadicus* Rodrigues, 1987 e *T. torquatus* (Wied, 1820), e sinonimizou *T. catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983, descrito do norte do Uruguai, com *T. torquatus*. Posteriormente foram descritos *T. psammonastes* Rodrigues, Kasahara & Yonenaga-Yasuda, 1983 e *T. chromatops* Harvey & Gutberlet, 1998, completando as 13 espécies que compõem o grupo atualmente (FROST *et al.*, 2001). CEI (2003) considerou *T. catalanensis* como espécie válida (Figura 2, página 135), sem justificar.

Tropidurus chromatops ocorre no departamento de Santa Cruz, Bolívia, em afloramentos rochosos da serra de Huanchaca (HARVEY & GUTBERLET, 1998). *Tropidurus cocorobensis* é conhecido apenas da região de Cocorobó, enquanto *T. erythrocephalus* ocorre somente na porção norte da serra do Espinhaço, ambos na Bahia (RODRIGUES, 1987). *Tropidurus etheridgei* ocorre no Chaco e no Cerrado, desde a província argentina de Corrientes até os estados de Minas Gerais e Mato Grosso (RODRIGUES, 1987). *Tropidurus hispidus* tem ampla distribuição no leste da América do Sul, predominantemente na Caatinga, atingindo o sul do estado de Minas Gerais (RODRIGUES, 1987), e, assim como *T. torquatus*, parece compor um complexo de espécies (KASAHARA *et al.*, 1996). *Tropidurus hygomi* ocorre nas dunas e restingas desde Salvador, na Bahia, até Santo Amaro das Brotas, em Sergipe (RODRIGUES, 1987). *Tropidurus insulanus* é conhecido apenas da serra do Cachimbo, no Pará, onde é a única espécie do grupo presente (RODRIGUES, 1987). *Tropidurus itambere* é próprio do Cerrado, ocorrendo também em formações abertas na área do Domínio Florestal Atlântico nos estados de Minas Gerais, São Paulo e Paraná (RODRIGUES, 1987;

MOURA-LEITE *et al.*, 1996). *Tropidurus montanus* ocorre em regiões montanhosas de Minas Gerais, nas serras do Espinhaço e da Piedade (RODRIGUES, 1987). *Tropidurus mucujensis* é conhecido apenas de Mucujê, na Bahia (RODRIGUES, 1987). *Tropidurus oreadicus* ocorre nos cerrados do Brasil central e as populações de Porto Velho e dos demais enclaves de formações abertas da Amazônia ao sul do rio Amazonas foram provisoriamente atribuídas a esta espécie por RODRIGUES (1987). *Tropidurus psammonastes* é endêmico das paleodunas da margem esquerda do rio São Francisco, na Bahia (RODRIGUES *et al.*, 1988).

Tropidurus torquatus é a espécie de distribuição geográfica mais ampla do gênero, ocorrendo desde o Brasil central até o nordeste da Argentina, na província de Corrientes, ocupando áreas dos biomas Cerrado, Pampa e Mata Atlântica (RODRIGUES, 1987; ARRUDA *et al.*, 2008). Com exceção de *T. itambere*, registrado para o estado do Paraná (MOURA-LEITE *et al.*, 1996), *T. torquatus* é a única espécie com registros para o sul do Brasil, no vale dos rios Uruguai e Paraná, bem como de seus principais afluentes nos estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, e em áreas baixas abertas do Pampa, no sudoeste do Rio Grande do Sul (GUDYNAS & SKUK, 1983; BÉRNILS *et al.*, 2007; ARRUDA *et al.*, 2008; HARTMANN & GIASSON, 2008).

RODRIGUES (1987) encontrou diferenças morfológicas e ecológicas entre as populações de *T. torquatus* litorâneas e interioranas. As populações litorâneas ocorrem das proximidades de Salvador, na Bahia, até o estado do Rio de Janeiro, e habitam principalmente as areias das restingas (RODRIGUES, 1987). No interior do continente a espécie pode ser encontrada sobre os mais variados substratos, como rochas, troncos caídos, bases de troncos, barrancos, cercas e paredes de casas (RODRIGUES, 1987; NOGUEIRA, 2006; observação pessoal). Diferenças morfológicas foram observadas na coloração, na escamação supra-ocular e da tíbia, na presença ou ausência de mancha negra ventral (sempre presente nos machos adultos de populações interioranas e variável nas litorâneas), no comprimento e forma das unhas (mais compridas e finas nas populações litorâneas), e no tamanho (populações do interior atingem maior tamanho) (RODRIGUES, 1987).

CEI (1993) comparou as populações argentinas de *T. catalanensis* com *T. torquatus* do Rio de Janeiro (Cabo Frio) e concordou com a sinonimização proposta por RODRIGUES (1987) com base na semelhança entre as bolsas de acarídeos e na sobreposição de caracteres merísticos. Contudo, argumentou a favor de uma identidade

subespecífica para *catalanensis*, “*en espera de futuros y más completos aportes sobre las poblaciones de la especie de Wied en los estados meridionales de Brasil: Paraná, Santa Catarina y Rio Grande*”. Posteriormente, KASAHARA *et al.* (1996), com base em estudos citogenéticos, forneceram nova evidência de diferenciação entre as populações interioranas e litorâneas de *T. torquatus*, sugerindo que o nome vem sendo aplicado a um complexo de espécies.

Recentemente (novembro/2008), foi descoberta uma população de *Tropidurus* vivendo em aparente isolamento em um costão rochoso de aproximadamente 1.000 x 500 m de extensão (28°14'S/48°39'W) no município de Imbituba, litoral sul do estado de Santa Catarina (Figura 5). Essa população foi preliminarmente identificada como *Tropidurus cf. torquatus*, com base no tipo de bolsas de acarianos, e representaria uma grande disjunção das demais populações conhecidas. A população litorânea mais próxima está distante cerca de 800 km em linha reta, no município do Rio de Janeiro (RODRIGUES, 1987). As populações mais próximas estão situadas a cerca de 200 km a oeste, no vale do rio Uruguai (no planalto, divisa entre Santa Catarina e Rio Grande do Sul) e cerca de 525 km a sudoeste, em Santa Maria, Rio Grande do Sul, no bioma Pampa (ARRUDA *et al.*, 2008). A população do litoral catarinense difere significativamente no uso do hábitat em relação às demais populações litorâneas de *T. torquatus*, já que vive sobre rochas, não ocorre nas extensas áreas de dunas e restingas adjacentes e nem ocupa áreas antrópicas circundantes, como é freqüente observar nas demais populações de *T. torquatus* (RODRIGUES, 1987).

Considerando que (1) a variação geográfica de *Tropidurus torquatus* do sul do Brasil é pobremente conhecida, (2) existem incertezas quanto à aplicação do nome *T. catalanensis* e (3) a população litorânea recentemente descoberta em Santa Catarina é geograficamente disjunta das demais conhecidas no sul do Brasil, realizamos uma análise da variação morfológica de *Tropidurus torquatus* com ênfase nas populações do sul do Brasil, utilizando caracteres morfológicos externos, incluindo dados merísticos, morfométricos e de coloração.

Foram examinados mais de 360 exemplares depositados nas principais coleções científicas do sul do Brasil e do Museu de Zoologia da USP. Expedições de coleta foram realizadas ao extremo sudoeste do Rio Grande do Sul, na bacia do rio Uruguai, entre os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, e ao litoral norte do Rio de Janeiro, além de diversas expedições ao litoral sul de Santa Catarina. Estas campanhas

possibilitaram o registro de informações sobre aspectos ecológicos e a análise da coloração em vida de exemplares dessas populações.

A variação encontrada foi comparada através de análises descritivas permitindo o agrupamento preliminar de cinco subpopulações que foram testadas por uma análise de variância canônica (CVA) para cinco variáveis merísticas. Embora haja sobreposição na maioria das contagens, elas diferiram significativamente, principalmente entre as subpopulações mais próximas geograficamente. As populações da bacia do rio Paraná apresentaram as médias mais elevadas, compartilhadas apenas com a subpopulação da região serrana, na divisa do Rio de Janeiro e Minas Gerais. Os machos da subpopulação da bacia do Paraná apresentam uma distinta coloração amarela intensa na região mental e peito, característica que não é compartilhada com nenhuma outra subpopulação, permitindo o reconhecimento e a redescrição de *Tropidurus catalanensis* como uma espécie válida. A população de Imbituba compartilha médias baixas nas contagens com as populações do Brasil central, muito distantes geograficamente e, além disso, apresentam uma distinta coloração ventral cobre alaranjada nos adultos, que nos machos maiores se estende até a região lateral do corpo. Essa população é descrita como uma nova espécie de distribuição relictual, que deve ser considerada vulnerável de acordo com os critérios de ameaça estabelecidos pela IUCN (IUCN, 2001).

Embora a variação encontrada indique que o complexo *torquatus* seja composto por pelo menos mais três espécies, a amostra analisada não cobre satisfatoriamente a ampla área de ocorrência a partir do norte de São Paulo até o extremo norte de distribuição das áreas de Cerrado, no estado do Tocantins, que coincidem com o limite norte de distribuição do complexo *torquatus*. Até que um maior número de localidades possa ser analisado, incluindo aspectos da ecologia e da coloração em vida destes lagartos, mantemos sob o nome *torquatus* todas as populações de *Tropidurus* com bolsas de acarídeos do tipo A (sensu Rodrigues, 1987) ao norte de São Paulo, embora haja fortes evidências de diferenciação entre as populações do litoral do sudeste, da região serrana do Rio de Janeiro e Minas Gerais e aquelas dos cerrados do Brasil central.

Referências Bibliográficas

- ARRUDA, J. L. S.; ARRUDA, D. A.; CECHIN, S. Z. 2008. Reptilia, Squamata, Tropiduridae, *Tropidurus torquatus*: Distribution extension. **Check List** 4 (3): 269 – 271.
- BÉRNILS, R. S.; GIRAUDO, A. R.; CARREIRA, S.; CECHIN, S. Z. 2007. Répteis das porções subtropical e temperada da região Neotropical. **Ciência e Ambiente** 35: 101 – 136.
- CEI, J. M. 1993. **Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina - Herpetofauna de las Selvas Subtropicales, Puna y Pampas**. Monografía XIV. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italia. 950 p.
- CEI, J. M. 2003. Specific supraocular scutellation patterns as significant diagnostic characters: A taxonomic inter and intrageneric “finger-print” in Lacertília. **Facena** 19: 129 – 138.
- FROST, D. R.; RODRIGUES, M. T.; GRANT, T.; TITUS, T. A. 2001. 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** 21 (3): 352 – 371.
- GUDYNAS, E.; SKUK, G. 1983. A new species of the iguanid lizard genus *Tropidurus* from temperate South America (Lacertilia: Iguanidae). **Centro Educativo don Orione Contribuciones en Biología** 10: 1 – 10.
- HARTMANN, P. A.; GIASSON, L. O. M. 2008. Répteis. In: CHEREM, J. J. & KAMMERS, M. (Org.). **A fauna das áreas de influência da Usina Hidrelétrica Quebra-Queixo**. Habilis Editora, Erechim, Brasil, p.111 – 124.

- HARVEY, M. B.; GUTBERLET, R. L. J. 1998. Lizards of the genus *Tropidurus* (Iguania: Tropiduridae) from the Serrania de Huanchaca, Bolivia: new species, natural history, and a key to the genus. **Herpetologica** **54** (4): 493 – 520.
- IUCN. 2001. **IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1**. IUCN Species Survival Commission, Gland, Switzerland, 30 pp.
- KASAHARA, S.; PELLEGRINO, K. C. M.; RODRIGUES, M. T.; YONENAGA-YASSUDA, Y. 1996. Comparative cytogenetic studies of eleven species of the *Tropidurus torquatus* group (Sauria, Tropiduridae), with banding patterns. **Hereditas** **125**: 37 – 46.
- MOURA-LEITE, J. C.; MORATO, S. A. A.; BÉRNILS, R. S. 1996. New records of reptiles from the State of Paraná, Brazil. **Herpetological Review** **27** (4): 216-217.
- NOGUEIRA, C. 2006. **Diversidade e padrões de distribuição da fauna de lagartos do Cerrado**. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 295 pp.
- RODRIGUES, M. T. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). **Arquivos de Zoologia** **31** (3): 105 – 230.
- RODRIGUES, M. T.; KASAHARA S; YONENAGA-YASSUDA, Y. 1988. *Tropidurus psammonastes*: Uma nova espécie do grupo *torquatus* com notas sobre seu cariótipo e distribuição (Sauria, Iguanidae). **Papeis Avulsos de Zoologia** **36** (26): 307 – 313.

Capítulo 2

Artigo formatado para a revista “Zootaxa”

**Uma nova espécie de *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) do litoral sul do Brasil
e revisão do *status* taxonômico de *Tropidurus catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983**

Uma nova espécie de *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) do litoral sul do Brasil e revisão do status taxonômico de *Tropidurus catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983

TOBIAS SARAIVA KUNZ & MÁRCIO BORGES-MARTINS

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia, Laboratório de Herpetologia. Avenida Bento Gonçalves 9500. CEP 91540-000. Porto Alegre, RS, Brazil. E-mail: tskunz6@terra.com.br, borges.martins@ufrgs.br

Resumo

Tropidurus é um gênero de lagartos sul-americano e cisandino de complexa história taxonômica. A maioria das espécies foi recentemente descrita e revisões prévias incluíram pouco material do sul do continente. *Tropidurus torquatus* é a espécie de maior distribuição geográfica do gênero e diferenças morfológicas e ecológicas foram descritas ao longo de sua distribuição. Analisamos a variação geográfica em caracteres morfológicos externos de *Tropidurus torquatus* com ênfase nas populações do sul do Brasil, no Pampa, na bacia do rio Paraná e no litoral atlântico. *Tropidurus catalanensis* é revalidado e uma nova espécie, com distribuição restrita à costa sul do Brasil, é descrita. A nova espécie se distingue de *T. catalanensis* pelo menor número de escamas dorsais e de *T. catalanensis* e *T. torquatus* pela coloração ventral cobre alaranjada nos adultos, que pode estar presente também na região latero-ventral dos machos adultos. Nossa análise sugere ainda que pelo menos mais três espécies estejam envolvidas sob o nome *Tropidurus torquatus* nas regiões sudeste e centro-oeste do Brasil.

Palavras-chave: Lagartos, complexo *Tropidurus torquatus*, Mata Atlântica, Pampa, Litoral Marinho.

Introdução

Entre os lagartos do gênero *Tropidurus* Wied, o grupo *torquatus* é reconhecido pela ausência de uma fileira de escamas médio-dorsal aumentadas, pela presença de escamas dorsais carenadas e imbricadas e por não serem extremamente achatados dorso-ventralmente. O grupo é composto por formas heliófilas abundantes e amplamente distribuídas pelas formações abertas da América do Sul a leste do Andes, desde a Venezuela até o norte da Argentina e do Uruguai (Rodrigues 1987, Frost *et al.* 2001).

Tropidurus torquatus (Wied, 1820) tem uma complexa história taxonômica resumida em Rodrigues (1987) e Frost (1992). A descrição original não apresenta localidade-tipo, mas, apesar disso, é seguro afirmar que a espécie foi descrita com base em espécimes do leste brasileiro (ver Rodrigues 1987). Burt & Burt (1930, 1931) sinonimizaram *T. hispidus* (Spix, 1825) e *T. hygomi* (Reinhardt & Lütken, 1861) com *T. torquatus*. Posteriormente, Vanzolini & Gomes (1979) revalidaram *T. hygomi*, mas Etheridge (1970) também já havia considerado tanto *hygomi* quanto *hispidus* como espécies válidas.

Cei (1982) descreveu *Tropidurus etheridgei* do Chaco argentino. De acordo com este autor, “Prior to the work of Burt and Burt (1930) it had long been believed that there were two widespread species – *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825) with large body scales (54-94 around midbody) in northern and northeastern South America, and a small-scaled species (90-140 around midbody), *T. torquatus* (Wied, 1820) in eastern and southern Brazil”. Cei (1982) argumentou que espécimes de sua nova espécie, por terem contagens intermediárias entre *hispidus* e *torquatus*, teriam levado Burt & Burt (1930) a reduzirem *T. hispidus* ao status subespecífico; afirmou ainda que as populações com escamas pequenas do nordeste da Argentina, Paraguai, e sul e leste do Brasil, aparentemente englobam mais de um táxon, sendo *torquatus* restrito à costa leste do Brasil, ao norte do Rio de Janeiro, havendo um táxon não descrito na bacia do rio Paraná (incluindo o Paraguai, leste da Bolívia e Misiones, na Argentina), e talvez outro táxon não descrito ao norte do Brasil.

Gudynas & Skuk (1983) descreveram *T. catalanensis* com base em exemplares do noroeste do Uruguai (departamentos de Tacuarembó, Rivera e Artigas) e nordeste da Argentina. As principais características diagnósticas de *T. catalanensis* seriam: alto número de escamas ao redor do meio do corpo (89-121), coloração intensa amarela do peito e garganta; e semicoleira negra que não atinge os ombros. Na descrição original de

T. catalanensis, o material-tipo foi comparado apenas com espécimes de *T. torquatus* do Brasil central (Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Minas Gerais).

Rodrigues (1987) revisou as formas do grupo *torquatus* ocorrentes ao sul do rio Amazonas, estabelecendo a forma e disposição das “bolsas de acarianos” - que correspondem a bolsas ou pregas dérmicas revestidas por escamas diminutas ou grânulos, onde geralmente são encontrados pequenos ácaros, como uma das principais características diagnósticas do grupo. Com base no estudo da ocorrência simpátrica de lagartos com padrões de bolsas de acarianos distintas, Rodrigues (1987) descreveu sete novas espécies e sinonimizou *T. catalanensis* com *T. torquatus*. Embora reconhecendo “sinais muito evidentes de diferenciação geográfica e ecológica entre as populações litorâneas e as mais interioranas” de *T. torquatus*, Rodrigues preferiu mantê-las como uma só espécie, por não encontrar coerência geográfica nas variações de caráter. As populações litorâneas referidas por Rodrigues ocorrem desde a cidade do Rio de Janeiro até Guaibim, no sul da Bahia, e habitam as restingas, atingindo menor tamanho corporal que as demais populações “interioranas” (termo que Rodrigues usa para se referir a todas as demais populações conhecidas de *T. torquatus*), que além de atingirem maior tamanho corporal, habitam uma maior variedade de microhabitats, entre outras características (e.g. coloração e escamação).

Cei (1993) comparou populações argentinas de *T. catalanensis* com *T. torquatus* do Rio de Janeiro (Cabo Frio) e concordou com a sinonimização proposta por Rodrigues com base na semelhança das bolsas de acarianos e sobreposição de caracteres merísticos. Contudo, argumentou a favor de uma identidade subspecífica para *catalanensis*, “*en espera de futuros y más completos aportes sobre las poblaciones de la especie de Wied en los estados meridionales de Brasil: Paraná, Santa Catarina y Rio Grande*”, enfatizando a falta de informação sobre as populações intermédias entre São Paulo e Argentina-Uruguai. De fato, embora tenha examinado mais de 6.000 exemplares, Rodrigues (1987) não analisou exemplares do sul do Brasil, com a exceção de duas localidades no estado do Paraná e um espécime do extremo nordeste de Santa Catarina (MZUSP 118, de Córupa), cuja procedência necessita confirmação. Trata-se de um exemplar antigo e provavelmente de um erro de rotulagem, já que esta localidade está situada na encosta da Serra do Mar, região envolta por densa floresta atlântica e que não apresenta enclaves de formações abertas que pudessem comportar populações naturais de *Tropidurus*.

Desde o trabalho de Rodrigues (1987), apenas duas novas espécies do grupo foram descritas: *T. chromatops* Harvey & Gutberlet, 1998, uma forma saxícola da Bolívia, e *T. psammonastes* Rodrigues, Kasahara & Yonenaga-Yassuda, 1988, uma forma psamófila de distribuição relictual na Bahia. O grupo é composto atualmente por treze espécies válidas (*T. chromatops*, *T. cocorobensis*, *T. erythrocephalus*, *T. etheridgei*, *T. hispidus*, *T. hygomi*, *T. insulanus*, *T. itambere*, *T. montanus*, *T. mucujensis*, *T. oreadicus*, *T. psammonastes* e *T. torquatus*).

Tropidurus torquatus tem a maior distribuição do gênero, havendo evidências de que haja um complexo de espécies reunidas sob esta denominação (Rodrigues 1987, Kasahara *et al.* 1996). Há controvérsias também na aplicação do nome *T. catalanensis*. Cei (1993) conferiu *status* subspecífico às populações do Uruguai e Argentina, e posteriormente, sem justificativa, considerou a espécie como plena (Cei 2003). Apesar disso, por serem lagartos territorialistas e abundantes, há na literatura um grande volume de trabalhos abordando aspectos da ecologia de *Tropidurus* cf. *torquatus* (e.g. Teixeira & Giovanelli 1999, Vieira *et al.* 2001, Wiederhecker *et al.* 2002, Wiederhecker *et al.* 2003, Kiefer *et al.* 2005, Pinto *et al.* 2005, Carvalho *et al.* 2007, Kiefer *et al.* 2007, Ribeiro *et al.* 2007).

Em dezembro de 2008 encontramos uma população de lagartos relacionados ao complexo *Tropidurus torquatus* isolada em um costão rochoso no litoral sul de Santa Catarina. Essa população litorânea, com mais de 800 km de disjunção em relação às populações da costa sudeste do Brasil, apresenta diferenças evidentes na coloração em relação às populações geograficamente mais próximas (a cerca de 200 km a oeste), conhecidas para os vales dos rios da bacia do rio Uruguai (400-600 m alt.), na divisa entre os estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Arruda *et al.* 2008). Essa descoberta, e a possibilidades de analisar grande volume de material coletado no sul do Brasil, especialmente nas duas últimas décadas, motivaram a revisão do *status* taxonômico destas populações com base em caracteres morfológicos externos.

Material e métodos

Obtenção das amostras

Foram examinados 364 espécimes depositados nas seguintes coleções: Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS; Departamento de Ecologia e Zoologia da Universidade Federal de Santa Catarina (CHUFSC), Florianópolis, SC; Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN), Porto Alegre, RS; Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Porto Alegre, RS; Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI), Curitiba, PR; e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo, SP. Espécimes e localidades estão listados no apêndice I. Examinamos apenas espécimes que apresentaram bolsas de acarianos do tipo “A” (*sensu* Rodrigues 1987), o critério diagnóstico atual para *Tropidurus torquatus*.

Foram realizadas expedições de coleta nos estados de Santa Catarina, Rio Grande do Sul e Rio de Janeiro, de forma que muitas das informações apresentadas sobre aspectos ecológicos, comportamentais e o padrão de colorido em vida destes lagartos foram feitas com base diretamente em observações de campo. Os espécimes-tipo não puderam ser examinados. Contudo, examinamos exemplares de *Tropidurus* procedentes de Macaé, Rio de Janeiro, distante apenas 30 km da localidade-tipo designada por Rodrigues (1987) para *T. torquatus* (Lagoa do Paulista, Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba) e de Quaraí, no extremo sudoeste do Rio Grande do Sul, na fronteira deste estado com o departamento uruguaio de Artigas, de onde foi descrito *T. catalanensis*. Os exemplares analisados destas localidades concordam com as descrições originais (Gudynas & Skuk 1983, Rodrigues 1987).

Abrangência geográfica das amostras

Considerando a distribuição geográfica das amostras analisadas e o padrão de variação morfológica encontrado, agrupamos inicialmente as amostras em nove subpopulações, sendo elas: (1) Imbituba; (2) áreas baixas da bacia dos rios Uruguai, Paraná e Paraguai (bacia do rio da Prata), incluindo exemplares do sudoeste do Rio Grande do Sul, da província argentina de Corrientes e do departamento paraguaio de Ñeembucú; (3) região do Alto Rio Uruguai (um dos grandes afluentes do rio da Prata) e seus principais afluentes entre os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina; (4) rio

Iguaçu (um grande afluente do rio Paraná) e seus afluentes, no estado do Paraná até sua foz; (5) Médio Rio Paraná, no noroeste do estado do Paraná e no leste do estado do Mato Grosso do Sul (exemplares de Naviraí), incluindo um exemplar do extremo sudoeste do estado de São Paulo (Teodoro Sampaio); (6) norte e noroeste de São Paulo, incluindo exemplares de populações aparentemente associadas às bacias dos rios Grande e Tietê (ambos afluentes do Paraná); (7) Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso e Tocantins; (8) região serrana do Rio de Janeiro, próximo à divisa com Minas Gerais; e (9) litoral do sudeste.

Morfometria e caracteres merísticos

Para a nomenclatura das escamas seguimos Smith (1946). O método de tomada das medidas adotado foi o de Ávila-Pires (1995), com exceção do comprimento da cabeça (CCA), tomado obliquamente entre a escama rostral e a primeira dorsal. Em relação aos métodos de contagem de escamas dorsais, ventrais, gulares, da cinta e da tibia seguimos Rodrigues (1987) e para os demais caracteres de escutelação, Ávila-Pires (1995) e Harvey & Gutberlet (1998). As medidas foram tomadas com paquímetro até o mais próximo 0.1 mm, com exceção do comprimento da cauda (CC), tomado com régua milimetrada até o mais próximo 1.0 mm. Os dados morfométricos de exemplares com comprimento rostro-cloacal (CRC) inferior a 60 mm foram desconsiderados para evitar distorções causadas pelo crescimento alométrico. Devido ao grande número de exemplares com cauda incompleta ou regenerada, o CC não foi utilizado nas análises. Quando necessário, os espécimes foram sexados através de duas pequenas incisões na região posterior latero-ventral, na forma de “L”, para observação direta das gônadas.

Análise estatística

Para testar o dimorfismo sexual realizamos testes paramétricos (teste-*t*) e não paramétricos (Mann-Whitney), dependendo da normalidade e homogeneidade das variáveis. Foi realizada uma análise de variância canônica (CVA) com os dados transformados para raiz-quadrada de cinco variáveis merísticas (dorsais, ventrais, cinta, gulares e tibia) para testar a variação e diferenciação dos grupos definidos *a priori*. Em um primeiro momento, testamos a CVA para grupos definidos por sua proximidade geográfica. Com base nos resultados desta primeira análise, redefinimos os grupos e uma nova CVA foi realizada. Dados faltantes foram substituídos pelas médias de cada

variável e exemplares com dados faltantes para mais de duas variáveis foram excluídos da análise.

Resultados e discussão

Embora haja, em geral, sobreposição nos dados merísticos analisados, as contagens médias das escamas dorsais, da cinta e gulares (Tabelas 1 a 5) apresentam tendências diferentes entre as amostras estudadas. A análise destes caracteres mostra que os exemplares da amostra 1 (Imbituba) apresentam as médias de escamas dorsais mais baixas (machos $104,9 \pm 4,6$; fêmeas $110,6 \pm 3,7$), enquanto que a amostra 3 (Alto Rio Uruguai), geograficamente mais próxima, apresenta a média mais elevada entre os machos ($119,8 \pm 4,3$) e a segunda maior entre as fêmeas ($130,4 \pm 5,5$).

Tabela 1. Resumo da variação nas escamas dorsais em machos de nove amostras do complexo *Tropidurus torquatus*. (1) Imbituba; (2) áreas baixas da bacia do rio da Prata; (3) bacia do rio Uruguai; (4) bacia do rio Iguaçu; (5) Médio Rio Paraná (ao sul de São Paulo); (6) norte e noroeste de São Paulo; (7) Brasil central; (8) região serrana do Rio de Janeiro; (9) litoral do sudeste.

	min	max	média \pm desvio padrão	n
amostra 1	99	113	$104,9 \pm 4,6$	11
amostra 2	104	121	$113,2 \pm 4,6$	18
amostra 3	106	130	$119,8 \pm 4,3$	38
amostra 4	110	122	$115,3 \pm 4,0$	27
amostra 5	112	124	$117,5 \pm 2,3$	18
amostra 6	100	120	$109,4 \pm 4,5$	21
amostra 7	101	116	$108,1 \pm 3,9$	15
amostra 8	107	128	$115 \pm 5,7$	10
amostra 9	102	121	$113,6 \pm 5,5$	26

Tabela 2. Resumo da variação nas escamas dorsais em fêmeas de nove amostras do complexo *Tropidurus torquatus*. (1) Imbituba; (2) áreas baixas da bacia do rio da Prata; (3) bacia do rio Uruguai; (4) bacia do rio Iguaçu; (5) Médio Rio Paraná ao sul de São Paulo; (6) norte e noroeste de São Paulo; (7) Brasil central; (8) região serrana do Rio de Janeiro; (9) litoral do sudeste.

	min	max	média \pm desvio padrão	n
amostra 1	102	116	$110,6 \pm 3,7$	14
amostra 2	114	132	$122,4 \pm 4,7$	21
amostra 3	116	140	$130,4 \pm 5,5$	60
amostra 4	110	133	$121,3 \pm 5,7$	19
amostra 5	113	135	$123,9 \pm 6,9$	10
amostra 6	108	124	$116,6 \pm 5,8$	11
amostra 7	102	136	$115,6 \pm 8,2$	20
amostra 8	124	140	$132,3 \pm 5,1$	7
amostra 9	102	115	$110 \pm 5,6$	4

A amostra 5 apresenta médias elevadas nas contagens de escamas dorsais, enquanto que as amostras 6 e 7 possuem médias baixas. Os machos da amostra 9 (todos do Rio de Janeiro) apresentaram contagens intermediárias (102-121, média $113,6 \pm 5,5$). Contudo, os dados para as fêmeas dessa amostra devem ser analisados com precaução, pois foram examinados apenas quatro exemplares (três do Rio de Janeiro e um do Espírito Santo). A média encontrada para estes exemplares ($110 \pm 5,6$) foi inferior à média dos machos, o inverso do padrão das outras amostras. A amostra 8 (região serrana do Rio de Janeiro) apresentou médias muito altas (machos $115 \pm 5,7$; fêmeas $132,3 \pm 5,1$), próximas às das amostras 2, 3, 4 e 5.

Tabela 3. Resumo da variação nas escamas da cinta em machos de nove amostras do complexo *Tropidurus torquatus*. (1) Imbituba; (2) áreas baixas da bacia do rio da Prata; (3) bacia do rio Uruguai; (4) bacia do rio Iguaçu; (5) Médio Rio Paraná ao sul de São Paulo; (6) norte e noroeste de São Paulo; (7) Brasil central; (8) região serrana do Rio de Janeiro; (9) litoral do sudeste.

	min	max	média \pm desvio padrão	n
amostra 1	87	109	$99,3 \pm 5,6$	11
amostra 2	93	106	$99,5 \pm 3,2$	19
amostra 3	96	115	$106,5 \pm 4,5$	35
amostra 4	91	116	$101,3 \pm 5,3$	25
amostra 5	97	115	$104,3 \pm 5,3$	18
amostra 6	88	103	$94,7 \pm 3,7$	20
amostra 7	86	105	$94,5 \pm 6,1$	16
amostra 8	100	119	$108,4 \pm 6,2$	10
amostra 9	92	117	$105 \pm 6,0$	26

Tabela 4. Resumo da variação nas escamas da cinta em fêmeas de nove amostras do complexo *Tropidurus torquatus*. (1) Imbituba; (2) áreas baixas da bacia do rio da Prata; (3) bacia do rio Uruguai; (4) bacia do rio Iguaçu; (5) Médio Rio Paraná ao sul de São Paulo; (6) norte e noroeste de São Paulo; (7) Brasil central; (8) região serrana do Rio de Janeiro; (9) litoral do sudeste.

	min	max	média \pm desvio padrão	n
amostra 1	98	112	$106,3 \pm 4,2$	14
amostra 2	105	119	$110,5 \pm 3,7$	21
amostra 3	106	131	$119,4 \pm 5,6$	57
amostra 4	110	131	$115,3 \pm 5,1$	18
amostra 5	103	116	$108,1 \pm 4,4$	9
amostra 6	93	113	$104,9 \pm 6,6$	10
amostra 7	91	114	$101,8 \pm 5,8$	22
amostra 8	123	130	$126,6 \pm 2,2$	7
amostra 9	102	117	$109,3 \pm 6,6$	4

Os valores médios das escamas da cinta mostram uma grande diferença entre a amostra 8, com médias muito elevadas, e as amostras 6 e 7, que apresentaram as médias mais baixas. Não há sobreposição nestes valores entre as fêmeas e, entre os machos, a

sobreposição é pequena. Não há também sobreposição entre as fêmeas da amostra 8 e as da amostra 9, com a ressalva de que ambas as amostras são pequenas. Entre os machos destas populações, contudo, a sobreposição é ampla. Para as amostras do sul (1 a 5), as médias da cinta seguem o padrão encontrado para as escamas dorsais, com valores mais baixos na amostra 1 e mais elevados nas amostras 2 a 5. Entre estas, a média mais elevada está na amostra 3.

As contagens de escamas gulares e da tibia não apresentaram diferenças significativas entre os sexos e os valores para machos e fêmeas foram analisados em conjunto. Para as escamas gulares, embora a variação não seja muito grande e haja ampla sobreposição entre as populações das diferentes regiões, os valores médios mostram um padrão semelhante aos encontrados para as dorsais e cinta, com as médias mais elevadas nas amostras 2, 3, 4, 5 e 8, e mais baixas nas amostras 1, 6, 7 e 9 (Tabela 5).

Tabela 5. Resumo da variação nas escamas gulares em nove amostras do complexo *Tropidurus torquatus* (machos + fêmeas). (1) Imbituba; (2) áreas baixas da bacia do rio da Prata; (3) bacia do rio Uruguai; (4) bacia do rio Iguaçu; (5) Médio Rio Paraná ao sul de São Paulo; (6) norte e noroeste de São Paulo; (7) Brasil central; (8) região serrana do Rio de Janeiro; (9) litoral do sudeste.

	min	max	média ± desvio padrão	n
amostra 1	43	55	50,8 ± 3,0	25
amostra 2	46	63	56,2 ± 3,5	43
amostra 3	52	64	58,6 ± 2,7	100
amostra 4	47	65	53,8 ± 3,7	45
amostra 5	48	63	54,6 ± 3,6	28
amostra 6	47	57	52,1 ± 2,5	33
amostra 7	42	58	50,3 ± 3,7	37
amostra 8	49	63	57,6 ± 4,6	16
amostra 9	41	61	49,4 ± 3,9	32

O número de escamas da tibia variou pouco entre as diferentes amostras, com exceção da amostra 9 (Figura 1). Nestas, o número de escamas da tibia variou de 20 a 33, mas se considerados apenas os exemplares do litoral do Rio de Janeiro, variou de 24 a 33. Se considerarmos em conjunto todas as outras amostras, o número de escamas da tibia variou de 17 a 26. Contudo, quase toda a variação está contida entre 19 a 24 escamas. Apenas um exemplar apresentou 17 escamas (MHNCI 7125), quatro apresentaram 18 (MCP 4622, MCP 11759, MHNCI 8219 e MZUSP 10179), um apresentou 25 (CHUFSC 595) e um 26 (UFRGS 5225). A sobreposição, portanto, é muito pouca quando considerado apenas as populações da costa do Rio de Janeiro em

relação às demais. A amostra 9 (litoral do sudeste) incluiu apenas um exemplar do litoral do Espírito Santo (MCP 6643) e um do litoral sul da Bahia (MHNCI 3648). Estes apresentaram respectivamente 22 e 20 escamas no dorso da tibia, concordando com o padrão encontrado por Rodrigues (1987) que afirma haver uma variação clinal no número de escamas da tibia entre as populações costeiras do sudeste brasileiro, diminuindo do sul para o norte.

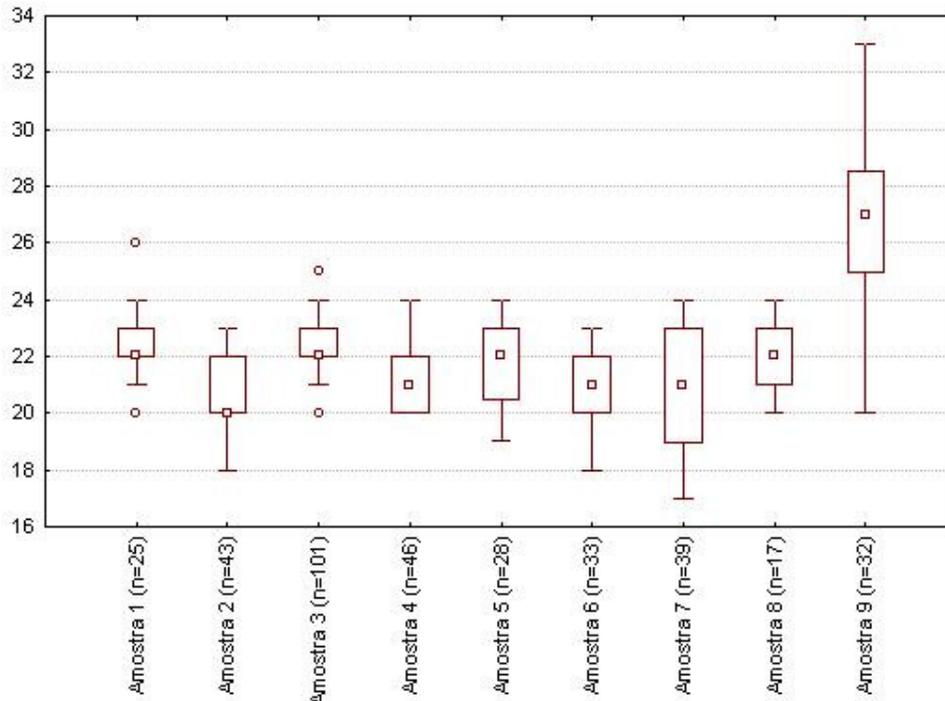


Figura 1. Resumo da variação no número de escamas da tibia no complexo *Tropidurus torquatus* (machos e fêmeas combinados). (1) Imbituba; (2) áreas baixas da bacia do rio da Prata; (3) bacia do rio Uruguai; (4) bacia do rio Iguaçu; (5) Médio Rio Paraná ao sul de São Paulo; (6) norte e noroeste de São Paulo; (7) Brasil central; (8) região serrana do Rio de Janeiro; (9) litoral do sudeste. Boxes: 25-75% da variação; quadrados: mediana; círculos: *outliers*.

Outras características diferenciam as populações “litorâneas” (sensu Rodrigues, 1987) das demais, como o menor tamanho corporal atingido por estas populações. O maior exemplar analisado apresentou 107 mm (macho; MZUSP 36432), enquanto os machos de todas outras amostras excedem os 120 mm. Rodrigues comparou e evidenciou as diferenças ecológicas existentes entre estas populações litorâneas, que habitam as restingas litorâneas, e as mais “interioranas”, com hábitos mais generalizados. De fato, as populações do Brasil central podem ser avistadas ocupando variados tipos de habitats, como rochas, troncos, cupinzeiros e muros de casas e outros

ambientes urbanos. Contudo, nossas observações sobre os *Tropidurus* do complexo *torquatus* do sul do Brasil e as informações disponíveis sobre o hábito das populações uruguaias e argentinas (Gudynas & Skuk 1983, Cei 1993, Álvarez *et al.* 2002), permitem afirmar que tanto as populações dos vales dos rios que compõe a bacia do rio da Prata (amostras 2 a 5) quanto a população de Imbituba (amostra 1) são essencialmente saxícolas, utilizando apenas ocasionalmente a vegetação e ambientes antrópicos, embora pontualmente isto possa ser freqüente, como observado no Parque Nacional do Iguaçu, por exemplo, onde os lagartos podem ser vistos utilizando os muros e passarelas construídas para os visitantes das Cataratas do Iguaçu.

Uma das características diagnósticas utilizadas por Gudynas & Skuk (1983), quando da descrição de *Tropidurus catalanensis*, foi a distinta coloração amarelada da garganta e do peito. Esta coloração é perdida em exemplares fixados, e não foi mencionada por Rodrigues (1987). Examinamos esta característica em exemplares vivos (ou fotografias destes) de todas as regiões incluídas nas amostras analisadas (Figura 2).

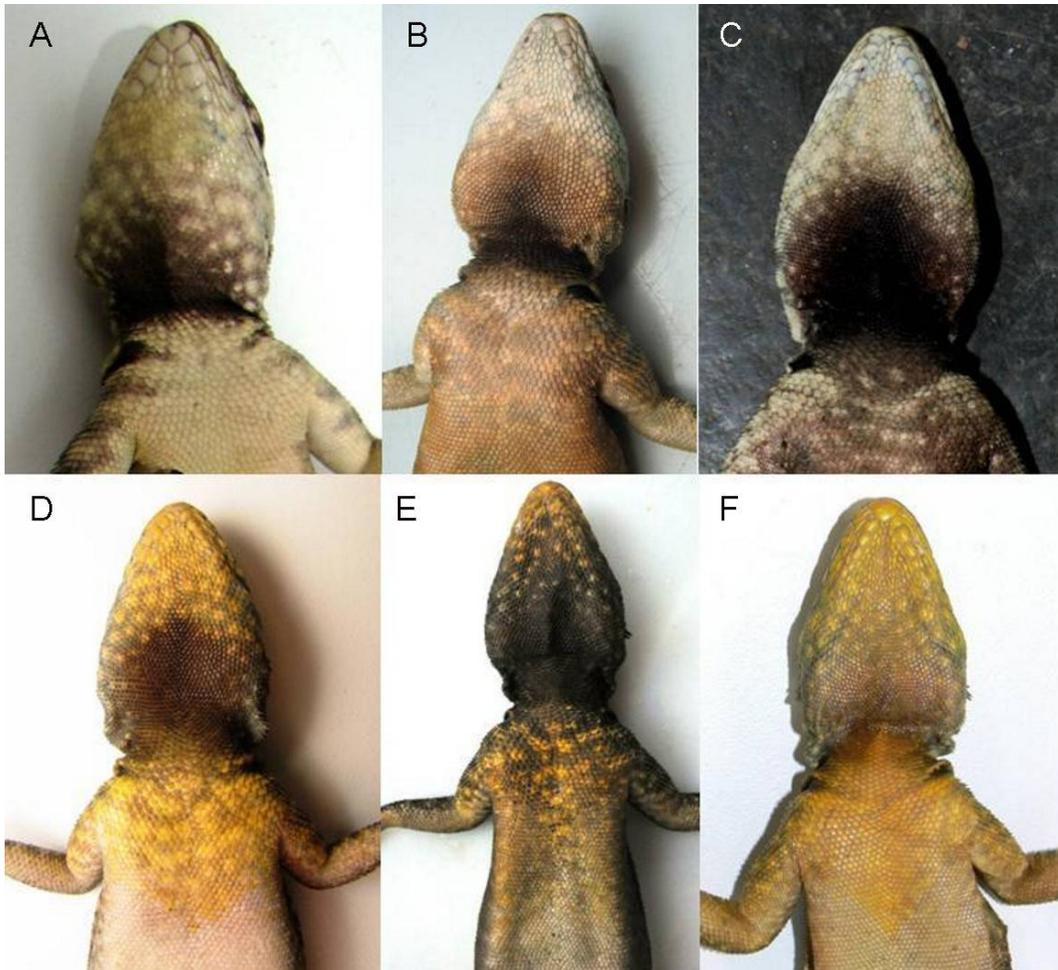


Figura 2. Coloração da garganta e peito em machos adultos de *Tropidurus* cf. *torquatus*: A) Arraial do Cabo – RJ (UFRGS 5756; CRC = 70 mm); B) Imbituba – SC (UFRGS 5302; CRC = 116,6 mm); C) Comendador Levy Gasparian – RJ (UFRGS 5832; CRC = 121,4; D) São Francisco de Assis – RS (UFRGS 5324; CRC = 95 mm); E) Aratiba – RS (UFRGS 5579; CRC = 107,9 mm); F) Ipuação – SC (UFRGS 5452; CRC = 98,6 mm).

Todos os machos adultos das populações representadas pelas amostras 2 a 5 apresentam a característica coloração amarela na garganta e região mental (incluindo as infralabiais) e no peito. A característica é menos acentuada ou pode estar ausente nas fêmeas e jovens. Estas amostras, somadas à amostra 1, representam as populações mais austrais conhecidas de *Tropidurus torquatus* e, com exceção da amostra 1 (de Imbituba), estão fortemente relacionadas às bacias dos rios Paraná e Uruguai (principais formadores do Rio da Prata). Não observamos este padrão de coloração em nenhuma outra população. Os machos adultos de Imbituba podem exibir uma coloração cobre ou alaranjada nos lados da garganta (mas nunca nas infralabiais) e em todo o ventre.

Com base nas semelhanças morfológicas encontradas, reagrupamos as amostras, considerando em conjunto todas as populações (amostras 2 a 5) distribuídas ao longo da bacia dos rios Paraná-Uruguai atribuíveis a *Tropidurus catalanensis* em uma amostra (“*catalanensis*”), excluindo as populações (amostra 6) do norte e noroeste de São Paulo distribuídas principalmente ao longo das bacias do Rio Grande e do Tietê (ambos afluentes do rio Paraná). Estas populações apresentam características que as aproximam das amostras ao norte, das áreas de Cerrado (amostra 7), com as quais foram agrupadas em uma amostra reunindo todas as populações do Brasil central. As amostras 1, 8 e 9, respectivamente de Imbituba, região serrana do Rio de Janeiro e do litoral do sudeste, foram mantidas independentes (Figura 3).

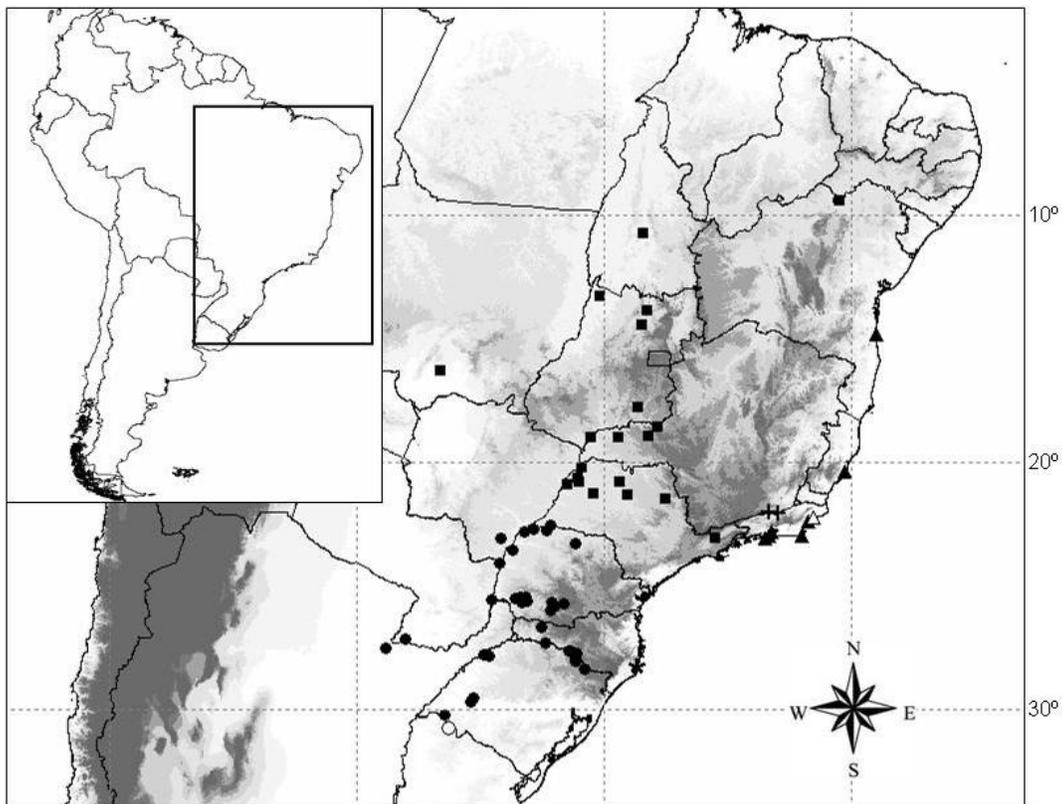


Figura 3. Distribuição geográfica das amostras do complexo *Tropidurus torquatus* analisadas: asterisco: Imbituba (amostra 1); círculos pretos: bacia do rio da Prata (amostras 2 a 5); quadrados: Brasil central (amostras 6 e 7); cruzeiros: serras do Rio de Janeiro (amostra 8); triângulos pretos: litoral do sudeste (amostra 9). Triângulo branco: localidade-tipo de *Tropidurus torquatus* (Lagoa do Paulista, Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil); círculo branco: localidade-tipo de *Tropidurus catalanensis* (Arroyo Catalán Grande, Artigas, Uruguai).

Com base nos grupos redefinidos, a análise discriminante mostra que há pouca sobreposição entre as populações geograficamente mais próximas (Figuras 4 e 5). A sobreposição entre a população de Imbituba e “catalanensis” é pequena. A maior diferença é justamente entre as populações geograficamente mais próximas, as do litoral do sudeste e das serras do Rio de Janeiro, na divisa com o estado de Minas Gerais. As populações do litoral do sudeste aqui analisadas apresentam sobreposição muito pequena apenas com a população de Imbituba. Esta, por sua vez, apresenta maior similaridade morfológica com as populações do Brasil central, por possuírem menores valores nos caracteres merísticos. As populações das serras do Rio de Janeiro se assemelham às de “catalanensis”, que apresentam os maiores valores merísticos, mas diferem no padrão de coloração. A maior parte da variação no eixo discriminante canônico 1 é explicado pelo número de escamas da tibia, para machos, enquanto para fêmeas é explicada pelo número de escamas dorsais. No eixo 2, para os machos é explicada pelo número de escamas dorsais e, para as fêmeas, pelo número de escamas da cinta (Tabelas 6 e 7).

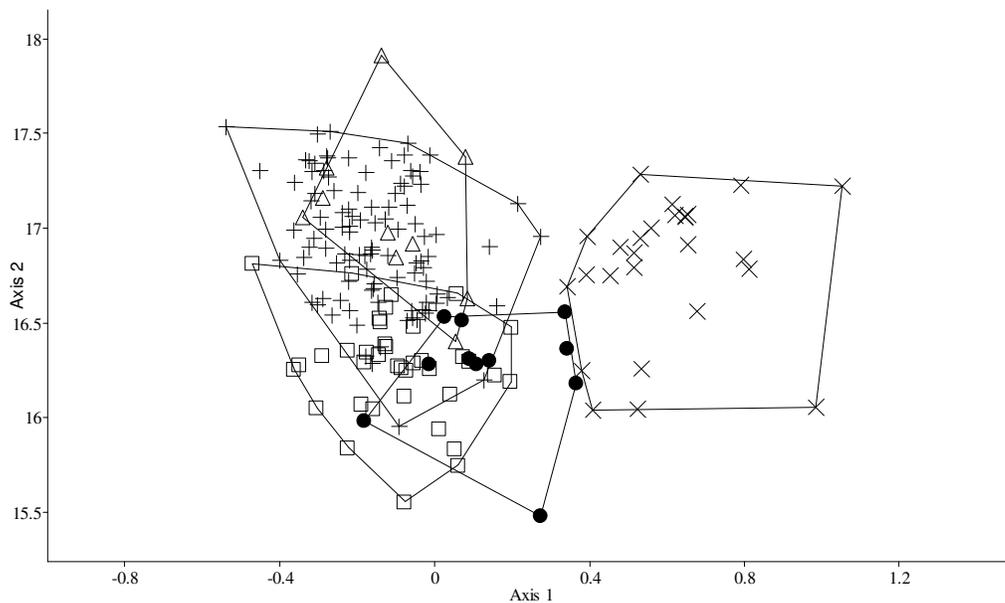


Figura 4. Análise discriminante entre variáveis merísticas de machos de cinco subpopulações do complexo *Tropidurus torquatus*. ● = Imbituba; + = “catalanensis”; □ = Brasil central; Δ = região serrana do Rio de Janeiro; X = litoral do Rio de Janeiro.

Tabela 6. Resultado da análise discriminante de cinco variáveis merísticas em machos de cinco subpopulações do complexo *Tropidurus torquatus*.

	Eixo canônico 1	Eixo canônico 2
Dorsais	-0.093053	0.69921
Ventrais	-0.21409	-0.00081675
Cinta	0.16176	0.61472
Gulares	-0.38707	0.34684
Tíbia	0.87722	0.11366

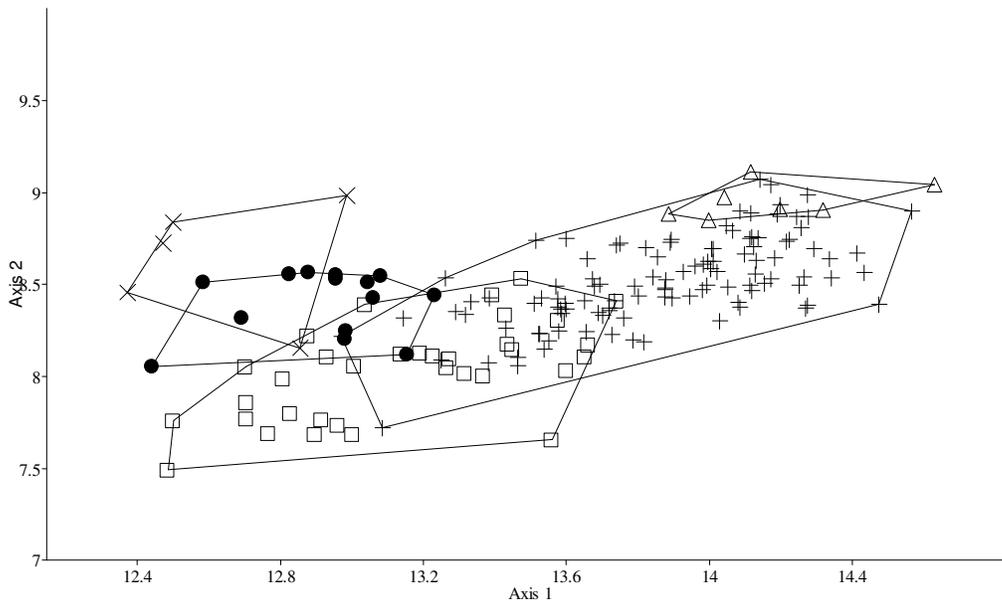


Figura 5. Análise discriminante entre variáveis merísticas de fêmeas de cinco subpopulações do complexo *Tropidurus torquatus*. ● = Imbituba; + = “catalanensis”; □ = Brasil central; Δ = região serrana do Rio de Janeiro; X = litoral do sudeste.

Tabela 7. Resultado da análise discriminante de cinco variáveis merísticas em fêmeas de cinco subpopulações do complexo *Tropidurus torquatus*.

	Eixo canônico 1	Eixo canônico 2
Dorsais	0.57576	0.087635
Ventrais	0.21192	-0.36723
Cinta	0.41739	0.70505
Gulares	0.43549	0.082868
Tíbia	-0.50963	0.59456

A análise da variação encontrada permitiu identificar um grupo de populações morfologicamente semelhantes, apresentando padrões distintos de colorido na região mental e peito dos machos adultos e valores elevados nas contagens de escamas dorsais, da cinta e gulares. Estas populações estão associadas aos principais rios formadores da

bacia do rio da Prata. Considerando que as médias destas variáveis merísticas são significativamente mais elevadas do que as médias das populações geograficamente mais próximas (Imbituba e Brasil central), e o caráter diagnóstico da coloração amarela do peito e garganta destas populações, consideramos *Tropidurus catalanensis* espécie plena, de distribuição parapátrica com todas as demais atribuíveis a *T. torquatus*, com exceção da população de Imbituba, com a qual é disjunta.

Embora haja ampla sobreposição nas variáveis merísticas da população de Imbituba com as populações do Brasil central, a disjunção entre estas populações é muito grande. Estes lagartos também apresentam coloração cobre alaranjada diferenciada no ventre e porção lateral inferior do corpo, especialmente nos machos adultos, contrastando com a coloração dorsal acinzentada, críptica com as rochas que habitam. Além disso, podem ser facilmente distinguidos de *T. catalanensis* com base em caracteres merísticos e de coloração. Considerando a distribuição restrita e disjunta em relação a todas as demais populações de *Tropidurus*, julgamos tratar-se de uma linhagem independente que descrevemos como uma nova espécie.

Apesar da variação encontrada nas amostras do norte indicar a possível existência de pelo menos três táxons, preferimos adotar uma posição conservadora, mantendo estas populações sob a denominação *Tropidurus torquatus*, pois a amostra dessas populações foi insuficiente para avaliar e delimitar geograficamente a variação encontrada. Não foi possível analisar amostras maiores das populações da costa dos estados do Espírito Santo e Bahia, que apresentam diferenças nas contagens de escamas da tíbia em relação às populações da costa do Rio de Janeiro. O número de exemplares analisados das populações das serras na divisa entre os estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais também foi pequeno. Rodrigues (1987) afirmou que Petrópolis (meio caminho entre as localidades da costa e as próximas à divisa com Minas Gerais) é uma localidade onde as duas formas (costa e serra) ocorrem. A inexistência de formas intermediárias seria um indicativo de que se trata de duas espécies plenas, mas não foi possível analisar espécimes desta localidade. As populações do Brasil central, embora de maior amplitude geográfica, foram relativamente homogêneas. Ainda assim, mais de uma forma pode estar envolvida. Os dois únicos exemplares analisados de Poconé, no Mato Grosso (ambos fêmeas), localidade distante mais de 700 km a oeste das amostras mais próximas (São Simão e São Miguel do Araguaia, estado de Goiás), apresentaram os maiores valores para as escamas dorsais entre as fêmeas destas populações. Dada a

amplitude geográfica da região, um número muito maior de localidades deve ser analisado para elucidar a variação morfológica destas populações.

***Tropidurus torquatus* (Wied, 1820)**

(Figs. 6-8)

Stellio torquatus Wied, 1820: 106. Localidade-tipo: não informada. Restrita ao litoral do estado do Rio de Janeiro de acordo com Rodrigues (1987), baseado nas localidades do itinerário de Wied. Neótipo, MZUSP 54907, designado por Rodrigues (1987).

Agama operculata Lichtenstein, 1822: 243. Localidade-tipo: não informada (ver Rodrigues 1987).

Agama brasiliensis Raddi, 1822: 59. Localidade-tipo: arredores do Rio de Janeiro.

Agama tuberculata Spix, 1825: 12. Localidade-tipo: Rio de Janeiro e Bahia. Lectótipo, ZSMH 531/0, designado por Hoogmoed & Gruber (1983).

Tropidurus torquatus – Wied, 1825

Tropidurus microlepidotus Fitzinger, 1843: 72. Localidade-tipo: não informada. Restrita ao estado do Rio de Janeiro de acordo com o itinerário da fragata Novara (ver Rodrigues, 1987).

Taraguira darwini Gray, 1845: 220. Localidade-tipo: arquipélago dos Abrolhos.

Tropidurus torquatus torquatus – Cei, 1993: 316.

Neótipo: MZUSP 54907, sexo não informado, coletado em 15 de dezembro de 1979 por P. E. Vanzolini na localidade Lagoa do Paulista (22°14'S e 41°33'W), situada no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, município de Carapebus, norte do estado do Rio de Janeiro, Brasil. Designado por Rodrigues (1987).

Diagnose: *Tropidurus torquatus* se distingue de todas as demais espécies do gênero, exceto daquelas do grupo *torquatus*, pela ausência de uma linha médio-dorsal de escamas aumentadas e pela presença de escamas dorsais carenadas e imbricadas. Entre as espécies do grupo *torquatus*, com exceção de *T. catalanensis* e de *Tropidurus* sp. nov., se distingue pela presença de duas bolsas rasas revestidas por grânulos nos lados do pescoço, duas ou três bolsas axilares e uma bolsa na virilha. De *T. catalanensis* se distingue pela coloração branca ou creme no peito e região mental dos adultos. De

Tropidurus sp. nov. se distingue por não apresentar a distinta coloração ventral cobre-alaranjada nos adultos (e que atinge também a porção lateral inferior do corpo nos machos adultos de Imbituba).



Figura 6. *Tropidurus torquatus*. Arraial do Cabo, litoral do Rio de Janeiro. Macho adulto em vida (UFRGS 5756; CRC 70 mm).



Figura 7. *Tropidurus torquatus*. Comendador Levy Gasparian, região serrana do Rio de Janeiro, próximo à divisa com Minas Gerais. Macho adulto em vida (UFRGS 5829; CRC 126,6 mm). Foto: Rafael Balestrin.



Figura 8. *Tropidurus torquatus*. Parque Nacional de Brasília, Brasília, DF, Brasil central (não coletado).

Variação: CCA 20% a 25% do CRC; CC 57 a 64% do comprimento total (60-63% nos exemplares da costa; 58-64% nos exemplares das serras; 57-62% nos exemplares do Brasil central). Escamas da região frontal da cabeça geralmente lisas; eventualmente côncavas e, nesse caso, mais frequentemente em machos das populações das serras do Rio de Janeiro e do Brasil central. Número mínimo de escamas entre nasais 2-4, geralmente 2 nos exemplares da costa e do Brasil central e 2 ou 3 nos exemplares da região serrana; não há contato entre as nasais e a rostral em 74,6% dos exemplares do Brasil central e em apenas 39,4% e 29,4%, respectivamente, da costa e da região serrana; escamas entre a interparietal e a rostral 9-15; Duas a quatro fileiras de escamas supraoculares aumentadas, geralmente três; 6-9 escamas na primeira fileira de supraoculares aumentadas nos exemplares da costa e da região serrana, e 6-11 nos exemplares do Brasil central (exemplos do padrão de escamação supraocular em algumas populações em Rodrigues 1987, p. 194, fig. 28C-H; Cei 1993, p. 319, fig. 49B; e Cei 2003, p. 135, fig. 2G); supralabiais 4-7 até abaixo do centro do olho, geralmente 5, seguidas de mais 3-7 escamas pequenas e alongadas até a comissura bucal; contato entre supralabiais e subocular em 51,6% dos exemplares do litoral do sudeste; em 82,4% dos exemplares da região serrana do Rio de Janeiro; e em 41% dos exemplares do Brasil central. Nos três casos, o contato é geralmente com a 5ª supralabial, e menos frequentemente com a 4ª, 6ª ou 7ª. Infralabiais

7-11, mais frequentemente 8 ou 9; escamas aciculares da margem anterior do tímpano 5-8 (4-8 em Rodrigues 1987), comumente 6 ou 7; escamas entre a subocular e a fileira de escamas aciculares da margem anterior do tímpano 8-14; mental geralmente triangular a poligonal nas populações costeiras e da região serrana do Rio de Janeiro. Exemplares do Brasil central geralmente apresentam mental em forma de “gota” ou “sino” (com os lados recurvados); 3-5 pós-mentais divergentes (3-4 em Rodrigues 1987); 1ª pós-mental raramente em contato com a oposta (6,9% dos exemplares); cantais 2-4, geralmente 3; gulares 42-58 ($49,4 \pm 3,9$) na amostra do Brasil central, 49-63 ($57,6 \pm 4,6$) na amostra da região serrana do Rio de Janeiro, e 41-61 ($49,4 \pm 3,9$) no litoral do sudeste.

Duas bolsas de acarianos no pescoço, a maior e mais dorsal com grânulos, a menor e mais ventral com grânulos ou com escamas pequenas, menores que as adjacentes; Prega antehumeral presente; 2-3 pregas axilares; bolsa inguinal revestida por grânulos ou por escamas muito pequenas; lamelas infradigitais do 4º artelho 26-35; escamas do dorso da tibia 17-33; 24-33 nos exemplares do litoral do Rio de Janeiro, 17-24 nas populações “interioranas”. Dorsais imbricadas, carenadas e mucronadas, 95-140 (89-144 em Rodrigues 1987); 95-125 nas amostras do litoral do sudeste (machos 102-121, fêmeas 102-115); não foi possível sexar o exemplar de Ilhéus, Bahia, que apresentou o menor número de dorsais (95) entre todas as amostras; 107-140 nas amostras da região serrana do Rio de Janeiro (machos 107-128, fêmeas 124-140); 100-136 nos exemplares do Brasil central (machos 100-120, fêmeas 102-136). Escamas da cinta 86-130 (76-143 em Rodrigues 1987); 92-117 nas amostras do litoral do sudeste (machos 92-117, fêmeas 102-117); 100-130 nas amostras da região serrana do Rio de Janeiro (machos 100-119, fêmeas 123-130); 86-114 nos exemplares do Brasil central (machos 86-105, fêmeas 91-114). Ventrals lisas, 70 a 97.

Coloração: A coloração dorsal nas populações costeiras é cinzenta clara, com um padrão de manchas pardas e brancas (Fig. 6). Nas populações “interioranas” a coloração de fundo é mais escura, em geral parda acinzentada ou esverdeada. A população da região serrana apresenta acentuado dimorfismo na coloração, com machos apresentando um padrão muito contrastante de manchas brancas e escuras por todo o dorso (Fig. 7), enquanto as fêmeas apresentam coloração muito mais uniforme, com poucas manchas claras. Semicoleira nos exemplares da costa com 5-15 escamas de largura na parte mais larga, separada por 0-25 ($14,2 \pm 5,9$) escamas de sua simétrica; 5-

13 escamas de largura, separada por 0-18 ($11,5 \pm 6,3$) escamas de sua simétrica nos exemplares da região serrana; e 3-10 escamas de largura, separada por 0-18 ($10,2 \pm 5,4$) escamas de sua simétrica nos exemplares do Brasil central; ventre branco ou creme; mancha negra na face ventral da coxa e aba anal presente em machos adultos; mancha ou pigmento negro ventral podem estar presentes ou não nos machos adultos de todas as populações analisadas, geralmente presente nos de maior porte (Rodrigues 1987 afirmou que a condição era variável apenas nas populações da costa, e sempre presente nas populações “interioranas”); garganta parda ou negra posteriormente nos exemplares adultos (mais acentuado nos machos) e branca na região mental. Jovens apresentam retículo negro na garganta formando manchas claras, menos evidentes nos adultos.

Distribuição: A partir do noroeste e norte do estado de São Paulo para o norte até o limite das formações de Cerrado, no estado do Tocantins. Para o oeste até o estado do Mato Grosso e, a leste, atinge o litoral a partir da cidade do Rio de Janeiro até a Bahia (cerca de 50 km ao sul de Salvador, de acordo com Rodrigues 1987).

Comentários: Pelo menos três formas distintas ainda parecem compor o complexo *Tropidurus torquatus*. Distribuídas de leste para oeste, um primeiro conjunto de populações habita principalmente as formações abertas das restingas litorâneas da Bahia até a cidade do Rio de Janeiro. Como a espécie foi descrita com base em lagartos destas populações, estas correspondem a *Tropidurus torquatus stricto sensu*. Mais para o interior do continente, outro conjunto de populações habita regiões serranas em meio à Mata Atlântica. É de se supor que originalmente estas populações estavam restritas a enclaves de áreas abertas em meio às florestas, como grandes afloramentos rochosos. Ainda mais a oeste, já no planalto central brasileiro, há o terceiro conjunto de populações, que habita principalmente os domínios do Cerrado.

Embora as populações do litoral sudeste do Brasil pareçam ter uma distribuição contínua ao longo das restingas costeiras, onde são muito abundantes, estas amostras não são homogêneas morfológicamente, como é evidenciado pelas contagens de escamas da tíbia, que apresentam variação clinal, diminuindo de sul a norte.

Rodrigues (1987) forneceu uma explicação plausível para a grande variação encontrada nas populações costeiras, baseada na variação do nível dos oceanos. Para este autor, durante o auge da glaciação Würm-Wisconsiniana, quando o nível dos oceanos estava a cerca de 100 m abaixo do nível atual, haveria um conjunto de

populações de ecologia psamófila, morfologicamente homogêneas, vivendo sobre as areias costeiras que ocupavam uma área muito maior do que a atual. Haveria também um conjunto de populações mais “interioranas”, predominantemente saxícolas, similares aos atuais *Tropidurus torquatus* interioranos. Com o início da transgressão Flandriana, os lagartos da costa tiveram seu hábitat progressiva e drasticamente reduzido com a invasão do continente pelos mares. Desde então, o nível do mar inclusive ultrapassou várias vezes o nível atual. Nessas ocasiões, em vários pontos da costa interiorizada, só teria restado como alternativa aos lagartos subir aos costões, encontrando as formas semelhantes aos *torquatus* atuais. Na falta de mecanismos de isolamento reprodutivo eficientes, ocorreu troca gênica. Este fato poderia explicar porque as populações litorâneas podem subir os costões, mas o inverso não ocorre para as populações interioranas. O contexto é importante também para explicar a diferenciação de *Tropidurus hygomi*, uma forma psamófila bastante diferenciada (ver Rodrigues 1987) e, como será visto adiante, pode explicar a presença de uma população de hábito saxícola isolada em um costão no litoral sul do Brasil.

É importante notar que a distribuição de *T. torquatus* do litoral do sudeste inclui diversas ilhas e, nestas, o único hábitat disponível em geral são rochas. Gray (1845) descreveu como *Taraguira darwinii* a população do arquipélago dos Abrolhos. Uma diferença entre estas populações insulares e as habitantes das areias é a forma das unhas, grossas e curvas nas formas saxícolas e longas e finas nas psamófilas. Entretanto, alguns lagartos da costa continental coletados em outros hábitats que não as restingas também apresentaram unhas grossas, embora as demais características sejam semelhantes aos das restingas. É, portanto, uma característica muito variável e de pouco valor para a compreensão dos padrões de diferenciação, como já percebido por Rodrigues (1987).

Rodrigues encontrou lagartos com unhas finas e longas apenas nas populações litorâneas. Contudo, em nossas amostras, encontramos exemplares procedentes de áreas de cerrados do Brasil central com unhas relativamente finas e longas. Os *T. torquatus* do Brasil central são provavelmente a forma mais generalista no uso de hábitat e apresentam uma distribuição relativamente contínua nesta ampla área de ocorrência, o que pode explicar a aparente homogeneidade destas populações. Aparentemente, em algumas áreas de cerrado, *T. torquatus* utiliza troncos, cupinzeiros e inclusive áreas urbanas tão ou mais frequentemente que rochas (Rodrigues 1987, Nogueira 2006, obs. pess.). Para Nogueira *et al.* (2005) e Nogueira (2006), as populações de *T. torquatus* do Cerrado estão associadas às bordas das matas de galeria, onde utilizam principalmente

troncos de árvores, raramente ocorrendo nas extensas áreas contínuas de campos ou cerrados abertos.

***Tropidurus catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983, revalidado**

(Figs. 9-12)

Tropidurus catalanensis Gudynas & Skuk 1983: 2. Localidade-tipo: próximo (cerca de 1 km) do córrego Catalán Grande, departamento Artigas, Uruguai. Holótipo, MNHN 3489.

Tropidurus torquatus – Rodrigues 1987: 190 (*Partim*).

Tropidurus torquatus catalanensis – Cei 1993: 315.

Tropidurus catalanensis – Cei 2003: 135.

Holótipo: Macho, MNHN 3489 (anteriormente CECN 208), coletado em 30 de março de 1983 por L. Amato, E. Gudynas e G. Skuk, próximo ao córrego Catalán Grande, no departamento de Artigas, Uruguai. Por designação na descrição original.

Diagnose: *Tropidurus catalanensis* se distingue de todas as demais espécies do gênero, exceto daquelas do grupo *torquatus*, pela ausência de uma linha médio-dorsal de escamas aumentadas e pela presença de escamas dorsais carenadas e imbricadas. Entre as espécies do grupo *torquatus*, se distingue pela presença de duas bolsas rasas revestidas por grânulos nos lados do pescoço, duas ou três bolsas axilares e uma bolsa na virilha, com exceção de *T. torquatus* e de *Tropidurus* sp. nov. De *Tropidurus* sp. nov. e *T. torquatus*, se distingue pela conspícua coloração amarela da garganta e peito dos machos adultos. Se distingue também de *Tropidurus* sp. nov. pelo maior número de escamas dorsais, que em *T. catalanensis* varia de 104 a 130 (média $116,9 \pm 4,8$) em machos e de 110 a 140 (média $126,7 \pm 6,8$) em fêmeas, enquanto naquela varia de 99 a 113 (média $104,9 \pm 4,6$) em machos e 102 a 116 (média $110,6 \pm 3,7$) em fêmeas. Embora haja pequena sobreposição nestas contagens, as médias diferem muito.



Figura 9. *Tropidurus catalanensis*. Parque Nacional do Iguaçu, Paraná, Brasil (não coletado). Notar a evidente coloração amarela da região mental e das infra e supralabiais



Figura 10. *Tropidurus catalanensis*. Campo Novos, Santa Catarina, próximo à margem do rio Uruguai. Não coletado.



Figura 11. *Tropidurus catalanensis*. São Francisco de Assis, Rio Grande do Sul. Macho Adulto; não coletado.



Figura 12. Vista lateral da cabeça de *Tropidurus catalanensis* (UFRGS 5324) procedente de São Francisco de Assis, Rio Grande do Sul, Brasil. Macho subadulto recém-morto (CCA 21,4 mm)

Variação: CCA 21 a 25% do CRC; CC equivalente a 58-64% do comprimento total nos exemplares com caudas íntegras; o maior macho apresentou CRC de 127,9

mm; o menor macho com dutos eferentes enovelados apresentou CRC de 79,1 mm; a maior fêmea apresentou CRC de 98,8 mm e a menor fêmea grávida (com ovos nos ovidutos) apresentou CRC de 72,7 mm.

Escamas da região frontal da cabeça geralmente convexas nos adultos; número mínimo de escamas entre nasais 2-4; nasais não estão em contato com a rostral em 62,7% dos exemplares; escamas entre a interparietal e a rostral 10-15; duas a quatro fileiras de escamas supraoculares aumentadas, geralmente três; 6-9 escamas na primeira fileira de supraoculares aumentadas (para exemplos do padrão de escamação cefálica ver Gudynas & Skuk 1983, p. 4, fig. 1; Cei 1993, p. 319, fig. 49A; e Cei 2003, p. 135, fig. 2F); supralabiais 4-7 até abaixo do centro do olho, geralmente 5, seguidas de mais 3-7 escamas (geralmente 4 ou 5) pequenas e alongadas até a comissura bucal; contato entre supralabiais e subocular em 60% dos exemplares, geralmente com a 5ª ou 6ª (raramente com ambas), menos frequentemente com a 4ª ou 7ª; infralabiais 6-10, geralmente 8 ou 9; escamas aciculares da margem anterior do tímpano 4-9, geralmente 7; escamas entre a subocular e a fileira de escamas aciculares da margem anterior do tímpano 9-15, geralmente 11 ou 12; mental triangular a poligonal, seguida de 2-5 (geralmente 3 ou 4) pós-mentais divergentes; 1ª pós-mental em contato com a oposta em 13,8% dos exemplares; cantais 2-4, geralmente 3; gulares 46-65, média $56,6 \pm 3,8$ (n=216) (*versus* 47-64 em Gudynas & Skuk 1983).

Duas bolsas de acarianos no pescoço, a maior e mais dorsal com grânulos, a menor e mais ventral geralmente com escamas pequenas, menores que as adjacentes, menos frequentemente grânulos; 2-3 pregas axilares, geralmente 2; bolsa inguinal revestida por grânulos; número de lamelas infradigitais do 4º artelho 24-34 (média $29,0 \pm 1,9$; n=216) (26-32 em Gudynas & Skuk 1983); escamas do dorso da tibia 18-25 (média $21,6 \pm 1,3$, n=217), mais frequentemente 21-23.

Na descrição original, Gudynas & Skuk (1983) afirmam não haver diferenças significativas entre os sexos, apresentando todas as variáveis merísticas e morfométricas agrupadas para ambos os sexos. Nossos dados não corroboram esta afirmação com relação às contagens de escamas dorsais e da cinta. Machos apresentaram 104-130 dorsais, média de $116,9 \pm 4,8$ (n=103), enquanto fêmeas apresentaram 110-140, média $126,7 \pm 6,8$ (n=110). As populações das planícies do sudoeste do Rio Grande do Sul e das proximidades da foz do rio Paraguai (norte da Argentina e sul do Paraguai) apresentaram as médias mais baixas (machos: $113,2 \pm 4,6$; fêmeas: $122,4 \pm 4,7$)

enquanto aquelas dos vales da bacia do rio Uruguai apresentaram as médias mais elevadas (machos: $119,8 \pm 4,3$; fêmeas: $130,4 \pm 5,5$).

Gudynas & Skuk (1983) apresentaram contagens de escamas vertebrais e paravertebrais, que variaram, respectivamente, de 107 a 131 e de 110 a 142. Como os *Tropidurus* do grupo *torquatus* não apresentam uma crista vertebral ou uma fileira de escamas vertebrais aumentadas, não há uma distinção clara entre vertebrais e paravertebrais, mas os valores encontrados para as dorsais em nossas amostras foram semelhantes aos apresentados para aquelas contagens na descrição original.

O número de escamas da cinta variou de 91-116, média $103,4 \pm 5,4$ (n=97) em machos e 103-131, média $115,9 \pm 6,6$ (n=105) em fêmeas (89-121 na descrição original, para machos e fêmeas agrupados). As populações das planícies do Rio Grande do Sul, Argentina e Paraguai apresentaram as médias mais baixas (machos: $99,5 \pm 3,2$; fêmeas: $110,5 \pm 3,7$) enquanto as da bacia do rio Uruguai apresentaram as médias mais elevadas (machos: $106,5 \pm 4,5$; fêmeas: $119,4 \pm 5,6$). Ventrais 72-103, média $86,2 \pm 6,1$ (n=214) (Gudynas & Skuk 1983 não apresentaram a variação deste caráter).

Coloração: A coloração dorsal é parda acinzentada a esverdeada com padrão irregular de manchas negras paravertebrais e manchas claras ou amareladas menores no dorso e membros; machos com muito mais manchas claras que as fêmeas; semicoleira com 4-10 escamas de largura na parte mais larga, separada por um mínimo de 3-35 ($15,7 \pm 6,3$) escamas de sua simétrica; ventre branco ou creme; mancha negra na face ventral da coxa e aba anal presente em machos adultos; pigmento ou mancha negra ventral quase sempre presente nos machos com CRC maior que 100 mm; região temporal com tons azulados (Figs. 9-12); garganta negra ou parda posteriormente e amarelada com retículo negro na região mental, formando um padrão de manchas amareladas; o pigmento amarelo se estende até a altura do peito e pode estar presente nas infralabiais e supralabiais; juvenis não apresentam a distinta coloração amarela da garganta e do peito, que também pode estar ausente ou ser menos evidente nas fêmeas.

Distribuição: noroeste do Uruguai, nordeste da Argentina, sul do Paraguai e sul do Brasil, alcançando os extremos sudoeste de São Paulo e sudeste do Mato Grosso do Sul. No noroeste do Uruguai e sudoeste do Rio Grande do Sul a espécie é encontrada em populações isoladas em pequenas elevações rochosas regionalmente denominadas “cerros”, distribuídos esparsamente em meio às extensas áreas de campos do bioma

Pampa. Nas demais áreas a distribuição da espécie acompanha o curso dos principais afluentes das bacias dos rios Paraguai, Paraná e Uruguai, formadores da bacia do rio da Prata. Ao longo do vale desses rios, a espécie ocorre em populações isoladas em paredões e afloramentos rochosos em meio a áreas originalmente predominantemente cobertas por florestas estacionais.

Comentários: A distribuição de *T. catalanensis* no sul do Brasil apresenta um interessante padrão, associado aos vales de grandes rios, em populações muito pontuais e distanciadas entre si por dezenas e por vezes até uma centena de quilômetros. A ausência de fluxo gênico entre estas populações é evidenciada por pequenas diferenças em caracteres merísticos (e.g. média de escamas dorsais). As populações mais a montante do rio Iguaçu, por exemplo, apresentam, com grande frequência, contato entre as duas primeiras escamas pós-mentais, de forma que as gulares não contatam a mental. A frequência desta condição diminui em direção à foz e é muito rara em todas as outras populações analisadas. A frequência de contato entre as nasais e a rostral também varia, sendo muito freqüente em algumas populações do sudoeste do Rio Grande do Sul (e.g. São Francisco de Assis) e as de Foz do Iguaçu, mas pouco freqüente nas demais populações de *T. catalanensis*.

Essas populações dos vales dos rios habitam afloramentos rochosos, normalmente onde a presença de fendas é abundante. Este padrão de distribuição muito pontual, ao menos nos baixos meandros do planalto sul-brasileiro, parece indicar uma condição de clima desfavorável atualmente para a espécie. Os afloramentos rochosos representam os únicos locais abertos nestas regiões de predomínio das florestas estacionais. Além disso, os vales dos rios conservam condições climáticas mais amenas em relação às porções elevadas dos planaltos. Apesar do intenso desmatamento das florestas estacionais no sul do Brasil, estas populações não expandiram sua ocupação além dos limites dos afloramentos, pesando em favor do argumento de que estas populações não encontram atualmente condições climáticas favoráveis a sua expansão, ao menos nestas regiões planálticas. Esta situação é muito contrastante com o alegado oportunismo destes lagartos, que, de acordo com Rodrigues (1987), sendo bons colonizadores, estariam expandindo sua distribuição favorecidos pelos desmatamentos. Na realidade, há evidências para acreditarmos que o oposto esteja ocorrendo. Aparentemente, algumas populações desapareceram após a formação de reservatórios para usinas hidrelétricas no rio Iguaçu, estado do Paraná (R.S. Bérnils, com. pess.), e no

rio Uruguai, estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (M. Borges-Martins, obs. pess.). A viabilidade das populações destes lagartos saxícolas pode estar condicionada à manutenção de habitats adequados. Nas imediações da usina hidrelétrica de Quebra-Queixo, no rio Chapecó (um grande afluente do rio Uruguai), onde há grande quantidade de afloramentos e fendas, a espécie ainda é abundante. Para as populações do sudoeste do Rio Grande do Sul, a expansão das plantações de *Eucalyptus* spp. no entorno dos afloramentos habitados pela espécie poderia acarretar o sombreamento destes e afetar a viabilidade de algumas destas populações (obs. pess.; ver Pillar *et al.* 2009 para uma discussão sobre a conservação dos campos sulinos).

Cabe aqui considerar que o hábito essencialmente saxícola das populações do sul do Brasil, Uruguai e Argentina (Gudynas & Skuk 1983, Cei 1993, este estudo), não é o que Cei (1993) observou para as populações de Corrientes, que são alegadamente mais arborícolas. Ainda assim, o atlas de Alvarez *et al.* (2002) mostra que estas populações também estão distribuídas exclusivamente ao longo das bacias dos rios Paraná e Paraguai, formadores do rio da Prata, como as demais populações de *T. catalanensis*.

***Tropidurus* sp. nov.**

(Figs. 13-17)

Holótipo: Macho adulto (UFRGS 5932), coletado em 10 de janeiro de 2011 por T. S. Kunz e R. F. Bressan, no costão da Praia da Vila (Morro do Farol; 28°14'20''S / 48°39'10''W), Imbituba, Santa Catarina, Brasil.

Parátipos: 10 machos (MCP 18947-49; UFRGS 5044, 5092, 5203, 5225, 5302, 5354, 5358) e 14 fêmeas (MCP 18944-46; UFRGS 5043, 5045, 5093, 5164-65, 5205-07, 5357, 5545-46), todos coletados na localidade-tipo por T. S. Kunz entre dezembro de 2008 e janeiro de 2011.

Diagnose: *Tropidurus* sp. nov. se distingue de todas as outras espécies do grupo *torquatus*, com exceção de *T. catalanensis* e *T. torquatus*, pela presença de duas bolsas rasas revestidas por grânulos nos lados do pescoço, duas ou três bolsas axilares e uma bolsa na virilha; difere de *T. catalanensis* pelo menor número de escamas dorsais; de *T. catalanensis* e *T. torquatus* pela distinta coloração cobre ou alaranjada nos lados do

pescoço e ventre dos machos adultos (predominantemente amarela na garganta e peito de *T. catalanensis* e branca ou creme em *T. torquatus*).

Com relação a *T. torquatus*, a espécie nova é mais semelhante às populações do Brasil central, com as quais apresenta ampla sobreposição nas contagens de escamas dorsais, ventrais, cinta e gulares, mas diferindo em coloração. Em relação às populações da região serrana do Rio de Janeiro, se diferenciam pelas menores contagens de escamas dorsais, cinta e gulares, e das populações da costa sudeste do Brasil se distingue também por atingir maior tamanho corporal (CRC do maior macho 126 mm, enquanto o maior macho do litoral do sudeste atingiu 107 mm).



Figura 13. Holótipo (UFRGS 5932) de *Tropidurus* sp. nov. em vida (CRC 122,7 mm).

Descrição do holótipo: Macho adulto, CRC 122,7 mm; cauda íntegra; CC 206 mm; CCA 28,2mm; LCA 25,0mm; altura da cabeça (ALCA) 17,1mm; escamas da região frontonasal irregulares e convexas; nasais em contato com a rostral e separadas por um mínimo de duas escamas; cantais 3, a mais anterior separada das supralabiais por uma fileira de lorilabiais; infralabiais 9; supralabiais 5 até abaixo do centro do olho, mais 6 escamas alongadas até a comissura bucal, sendo as cinco últimas muito pequenas; 5^a supralabial em contato com a subocular; escamas auriculares 7; pós-mentais 5, as primeiras não em contato; 1^a pós-mental em contato com a 1^a infralabial; 10 escamas entre a sub-ocular e a fileira de escamas auriculares; interparietal irregular, mais longa que larga; 10 escamas na linha média entre a interparietal e a rostral;

supraciliares 5 sobrepostas anteriormente, 2 sobrepostas posteriormente e mais uma sobreposta por ambas as séries. Duas fileiras de escamas supra-oculares aumentadas, as maiores e mais internas 9, as menores e mais externas 6 (Figura 16).

Prega antehumeral presente; uma prega no pescoço contendo duas bolsas rasas granulares; uma bolsa pré-femoral; três bolsas axilares com grânulos; escamas do dorso carenadas e mucronadas; escamas dos lados do pescoço muito menores que as dorsais adjacentes; face ventral das pernas e aba anal negras; sem pigmento negro ventral.

Dorsais 100; ventrais 81; 94 escamas ao redor do meio do corpo; número de escamas gulares, contadas na linha média entre a mental e a margem anterior da raiz dos braços, 53; 20 escamas no dorso da tibia, contadas da prega do joelho à prega túbio-tarsal; 25 lamelas infradigitais no 4º dedo; 31 lamelas infradigitais no 4º artelho; lamelas infradigitais dos dedos e artelhos tricarínadas; unhas grossas e muito curvas.



Figura 14. Vistas dorsal (esquerda) e ventral (direita) do holótipo (UFRGS 5932) de *Tropidurus* sp. nov.



Figura 15. Vista lateral da cabeça do holótipo (UFRGS 5932) de *Tropidurus* sp. nov. Macho adulto recém-morto (CCA 28,2 mm).

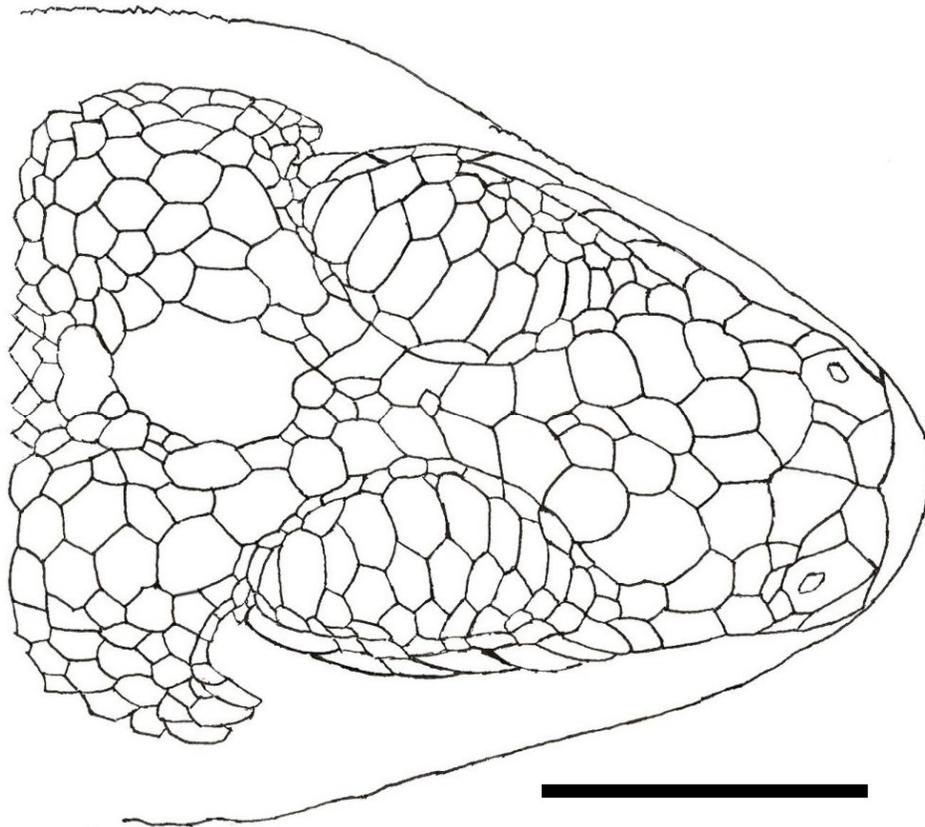


Figura 16. Escamação cefálica dorsal em *Tropidurus* sp. nov. (UFRGS 5932, holótipo; CCA 28,2 mm). Barra de escala: 10 mm.

Variação: CCA 21 a 25% do CRC; CC equivalente a 60-64% do comprimento total nos exemplares com caudas íntegras; o maior macho apresentou CRC de 125,8 mm; a maior fêmea apresentou CRC de 86,7 mm e a menor fêmea grávida (com ovos nos ovidutos) apresentou CRC de 74,9 mm.

Escamas da região frontal da cabeça convexas nos adultos; número mínimo de escamas entre nasais 2-4; nasais não estão em contato com a rostral em 56% dos exemplares; escamas entre a interparietal e a rostral 10-13; duas a três fileiras de escamas supraoculares aumentadas, geralmente três; 7-9 escamas na primeira fileira de supraoculares; supralabiais 5 ou 6 até abaixo do centro do olho, geralmente 5, seguidas de mais 4-8 (geralmente 5) escamas pequenas e alongadas até a comissura bucal; contato entre supralabiais e subocular em 68% dos exemplares, geralmente com a 5ª e menos frequentemente com a 6ª ou 7ª (em apenas um caso com ambas); infralabiais 7-10, geralmente 8 ou 9; escamas aciculares da margem anterior do tímpano 6-8; escamas entre a subocular e a fileira de escamas aciculares da margem anterior do tímpano 8-11, geralmente 9 ou 10; mental poligonal, seguida de 3-5 pós-mentais divergentes; 1ª pós-mental em contato com a oposta em apenas 1 exemplar (4% da amostra); cantais 2-4, geralmente 3; gulares 43-55 ($50,8 \pm 3,0$).

Duas bolsas de acarianos no pescoço, a maior e mais dorsal com grânulos, a menor e mais ventral com grânulos ou com escamas pequenas, menores que as adjacentes; 2-3 pregas axilares, geralmente 3; bolsa inguinal revestida por grânulos; lamelas infradigitais do 4º artelho 27-33 ($30,0 \pm 1,5$); escamas do dorso da tibia 20-26 ($22,5 \pm 1,4$). Dorsais imbricadas, carenadas e mucronadas, 99-113 (média $104,9 \pm 4,6$) em machos e 102-116 ($110,6 \pm 3,7$) em fêmeas; cinta 87-109 (média $99,3 \pm 5,6$) em machos e 98-112 ($106,3 \pm 4,2$) em fêmeas; ventrais 70-89 ($78,0 \pm 5,3$).

Coloração: Coloração dorsal acinzentada, críptica em relação à coloração das rochas, com padrão de manchas negras paravertebrais muitas vezes formando faixas transversais e manchas claras menores e irregularmente distribuídas pelo dorso e membros; nos machos adultos as manchas claras podem ter tons cobre ou alaranjados nos lados do corpo e pescoço; fêmeas com coloração mais discreta; semicoleira com 5-11 escamas de largura na parte mais larga, separada por 0-17 ($10,9 \pm 4$) escamas de sua simétrica, mas raramente unidas; ventre com tons cobre ou alaranjados nos adultos; machos adultos geralmente apresentam pigmento negro em algumas escamas ventrais, mas nenhum apresentou uma mancha negra bem desenvolvida; garganta negra ou parda

posteriormente e branco na região mental; retículo negro formando manchas claras na garganta é pouco evidente nos adultos;



Figura 17. *Tropidurus* sp. nov sobre rochas no costão da Praia da Vila (Morro do Farol), Imbituba, Santa Catarina. Macho adulto; não coletado.

Distribuição: Restrita ao costão rochoso situado entre a Praia da Vila e o Porto de Imbituba, no município de Imbituba, litoral sul de Santa Catarina, Brasil (28°14'S / 48°39' W). A área de ocorrência da espécie corresponde a um promontório granítico (Morro do Farol) com dimensões aproximadas de 1,2 x 0,5 km e elevação máxima de cerca de 100 m. A vegetação na área compreende porções de floresta atlântica com árvores de baixa estatura devido à forte influência marinha principalmente nas partes mais elevadas e na face oeste, e vegetação arbustiva e rasteira principalmente na face leste, assim como nas restingas que circundam o Morro do Farol (figuras 18 e 19).



Figura 18. Localidade-tipo de *Tropidurus* sp. nov. Morro do farol, Imbituba. À esquerda a praia da Vila e, ao fundo, a cidade de Imbituba. À direita, atrás do costão, o Porto de Imbituba. Fonte: divulgação, Porto de Imbituba.



Figura 19. Canto da Praia da Vila, Imbituba, Santa Catarina, Brasil. A seta indica o local exato onde foi coletada a maior parte da série tipo, incluindo o holótipo.

Comentários: durante o período deste estudo, realizamos diversas expedições a campo em busca de novas populações de *Tropidurus* no litoral de Santa Catarina. Estas expedições incluíram todos os costões próximos ao morro do farol, em Imbituba (e.g. Itapirubá, 28°20'24''S, 48°42'11''W; Pedra do Frade, 28°25'23''S, 48°44'26''W; Canto da Praia do Porto, 28°12'36''S, 48°39'49''W; Barra de Ibiraquera, 28°08'33''S, 48°38'30''W), incluindo a ilha que é separada do Morro do Farol por um canal de

apenas 80 m de largura e locais mais distantes como o Farol de Santa Marta (28°36'13''S, 48°48'47''W) e Morro dos Conventos (28°56'03''S, 49°21'47''W). Todas estas expedições falharam em localizar novas populações.

Tropidurus sp. nov. tem padrão de distribuição incomum entre lagartos da costa atlântica da América do Sul. Até onde sabemos, apenas *Cnemidophorus charrua* apresenta padrão semelhante. Esta espécie, recentemente descrita e provavelmente extinta, é conhecida apenas de Cabo Polônio, Uruguai (Cabrera & Carreira 2009). O cabo tem dimensões próximas às do promontório granítico (Morro de Imbituba) que abriga a única população conhecida de *Tropidurus* sp. nov (cerca de 1,5 x 0,5 km), e também é circundado por depósitos arenosos quaternários que representam barreira à dispersão destes lagartos, que não são capazes de habitar as áreas de dunas adjacentes.

Diferentemente do Cabo Polônio, cuja ocupação humana pode ter levado *C. charrua* à extinção, o costão rochoso de Imbituba é uma área relativamente preservada, limítrofe à Área de Proteção Ambiental (APA) da Baleia Franca. Ainda assim, considerando-se a área de ocorrência extremamente restrita, *Tropidurus* sp. nov. pode ser categorizada como uma espécie Vulnerável de acordo com os critérios D2 (área de ocupação < 20 km² ou número de locais ≤ 5) da IUCN Red List (IUCN 2001).

Comentários taxonômicos e biogeográficos

Rodrigues (1987), na primeira revisão envolvendo as espécies de *Tropidurus* do grupo *torquatus*, notou diferenças morfológicas e ecológicas entre as populações de *Tropidurus torquatus* do litoral do sudeste brasileiro e as demais populações da espécie por ele analisadas. Contudo, por não encontrar um padrão geográfico na variação encontrada, preferiu mantê-las como uma só espécie. Este autor baseou sua análise na ocorrência simpátrida de lagartos com padrões distintos de bolsas de acarianos, delimitando amplas áreas de simpatria, muito heterogêneas ambientalmente, como o próprio autor ressaltou. Além de não ter incluído amostras significativas das populações sulinas de *Tropidurus torquatus* em suas análises, a análise conjunta de populações com características morfológicas distintas, delimitadas pelas áreas de simpatria, pode ter dificultado a percepção de um padrão geográfico na variação encontrada para as populações de *Tropidurus torquatus*.

Os lagartos do gênero *Tropidurus*, especialmente aqueles do grupo *torquatus*, apresentam notável complexidade evolutiva. A distribuição destes lagartos está fortemente relacionada ao que se tem chamado de grande diagonal de formações abertas

da América do Sul (de nordeste a sudoeste, respectivamente, Caatinga, Cerrado e Chaco) que separa as florestas Atlântica e Amazônica (Vanzolini 1972, 1974, Zanella 2010). Algumas evidências sugerem que esses lagartos sofreram processos recentes de especiação, possivelmente ainda ativa. Harvey & Gutberlet (1998) descreveram três espécies de *Tropidurus* da Serrania de Huanchaca, na Bolívia, uma formação montanhosa situada em zona de transição entre os domínios morfoclimáticos da Amazônia e do Cerrado, sugerindo que suas novas espécies provavelmente compartilham ancestrais comuns com outras três espécies distribuídas em áreas de baixas altitudes ao longo dos Andes da Argentina e sul da Bolívia, formando os possíveis pares de espécies irmãs *T. etheridgei* – *T. chromatops*, *T. melanopleurus* – *T. callathelys*, e *T. spinulosus* – *T. xanthochilus*, e que um único evento histórico pode ter levado à evolução de cada par de espécies a partir de ancestrais comuns previamente distribuídos através das formações abertas do centro-sul da América do Sul. A relação de parentesco entre os dois últimos pares, envolvendo espécies do grupo *spinulosus* foi corroborada posteriormente (Harvey & Gutberlet 2000, Frost *et al.* 2001).

Como já mencionado, Rodrigues (1987) atribuiu a grande variabilidade das populações de *Tropidurus* da costa sudeste do Brasil aos eventos de regressão e transgressão marinha ocorridos após a última glaciação. Possivelmente, estes eventos tenham tido grande importância também na evolução de *Tropidurus* sp. nov., já que estes se encontram restritos a um promontório granítico que no passado recente foi uma ilha, nos períodos após a última glaciação, em que o mar esteve acima do nível atual (Horn Filho 2003, Leal 2005, Vieira *et al.* 2009). Como já ressaltado por Rodrigues (1987), a fisionomia das paisagens sul-americanas era muito diferente da atual ao final da última glaciação (início do Holoceno), quando o clima era mais frio e árido, e a própria área emersa do continente era muito maior, como consequência do abaixamento global do nível dos mares. Poderia se pensar que um ancestral comum entre as populações do sudeste e as que atualmente estão isoladas na costa sul do Brasil teve, neste período, uma ampla distribuição ao longo da costa brasileira. Contudo, o fato de *Tropidurus* sp. nov. não ter sido capaz de colonizar as restingas adjacentes sugere que seu ancestral já era uma espécie saxícola, que possivelmente habitava as encostas graníticas das serras do mar e geral, hoje densamente florestadas. Com a mudança gradual para um clima mais úmido e a expansão das florestas, estes lagartos tiveram seu hábitat drasticamente reduzido. Dessa forma, *Tropidurus* sp. nov. possivelmente está mais relacionado às populações das serras do sudeste brasileiro (*T. torquatus lato sensu*)

ou com *T. catalanensis* do que com a forma psamófila típica das restingas da costa sudeste (*T. torquatus stricto sensu*).

Curiosamente, as restingas das planícies costeiras do sul de Santa Catarina compartilham com as planícies do Rio Grande do Sul e Uruguai (Pampa) uma fauna típica de áreas abertas, enquanto que os morros e costões que interrompem estas planícies apresentam elementos faunísticos tipicamente florestais, próprios da Mata Atlântica das encostas da Serra Geral e do Mar (Ghizoni Jr *et al.* 2009, Kunz & Ghizoni Jr 2011, Kunz *et al.* no prelo). Assim, *Tropidurus* sp. nov. parece corresponder a verdadeiro relictos de um período de clima semi-árido, em que uma fauna típica de áreas abertas podia ocupar as encostas hoje densamente florestadas. Outras espécies de répteis de áreas abertas capazes de ocupar os costões rochosos, como o scincídeo *Mabuya dorsivittata*, ocupam igualmente as áreas de restingas.

Rodrigues (1987) encontrou dois padrões de diversidade no grupo *torquatus*. No primeiro, a leste da América do Sul, há maior diversidade de espécies, porém com distribuições espacialmente restritas. No segundo, a diversidade é menor, mas as espécies têm distribuição geográfica ampla. Para Rodrigues, as espécies do segundo grupo estariam associadas ao Brasil central, ressaltando que nenhuma pode ser tratada, sem restrições, como um animal da grande diagonal de formações abertas da América do Sul. Ainda assim, de nordeste a sudoeste, teríamos *T. hispidus* habitando principalmente as caatingas, *T. itambere*, *T. oreadicus* e *T. torquatus* com distribuições amplas nos cerrados (com a ressalva de que a forma de *torquatus* do Brasil central está mais relacionada com as florestas de galeria do que com o cerrado propriamente; ver Nogueira *et al.* 2005 e Nogueira 2006), e *T. etheridgei* no Chaco, com algumas populações em áreas de cerrado.

A distribuição de *T. catalanensis* é parapátrica à de *T. etheridgei* (que ocorre exclusivamente a oeste da bacia do Paraná) com distribuição aparentemente mais contínua e menos restrita aos vales dos rios nas extensas áreas abertas pampeanas do sudoeste do Rio Grande do Sul e noroeste do Uruguai, atingindo também a região chaquenha próximo aos rios Paraguai e Paraná, e totalmente restrita aos vales dos rios da bacia do Paraná e Uruguai nas regiões florestadas da Província da Floresta Paranaense (*sensu* Morrone, 2001).

Os padrões de distribuição de *T. catalanensis* e *Tropidurus* sp. nov de certa forma confirmam os dois padrões de diversidade encontrados por Rodrigues. Estes padrões podem ganhar mais força se novas análises vierem a confirmar uma identidade

específica para as populações hoje associadas a *T. torquatus* nas serras do sudeste do Brasil (distribuição provavelmente restrita) e populações do Brasil central (distribuição ampla). Contudo, até que se tenha uma proposta de relacionamento filogenético entre as espécies relacionadas a *Tropidurus torquatus*, os eventos determinantes para os processos de diferenciação e biogeografia destes lagartos permanecem no campo da especulação.

Referências bibliográficas

- Álvarez, B.B., Aguirre, R.H., Céspedes, J.A., Hernando, A.B. & Tedesco, M.E. (2002) *Atlas de Anfíbios y Reptiles de las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa, Argentina: Anuros, Cecílicos, Saurios, Anfisbénidos y Serpientes*. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, 160 pp.
- Arruda, J.L.S., Arruda, D.A. & Cechin, S.Z. (2008) Reptilia, Squamata, Tropiduridae, *Tropidurus torquatus*: Distribution extension. *Check List*, 4, 269–271.
- Ávila-pires, T.C. (1995) Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen*, 299, 1-706.
- Burt, C.E. & Burt, M.D. (1930) The South American lizards in the collection of the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum*, 78, 1-52.
- Burt, C.E. & Burt, M.D. (1931) South American lizards in the collection of the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 61, 227-395.
- Cabrera, M.R. & Carreira, S. (2009) A new, but probably extinct, species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from Uruguay. *Herpetological Journal*, 19, 97-105.
- Carvalho, A.L.G., Silva, H.R., Araújo, A.F.B., Alves-Silva, R. & Silva-Leite, R.R. (2007) Feeding ecology of *Tropidurus torquatus* (Wied) (Squamata, Tropiduridae) in two areas with different degrees of conservation in Marambaia Island, Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24, 222-227.
- Cei, J.M. (1982) A new species of *Tropidurus* (Sauria, Iguanidae) from the arid chacoan and western regions of Argentina. *Occasional Papers of the Museum of Natural History*, 97, 1-10.

- Cei, J.M. (1993) *Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina - Herpetofauna de las Selvas Subtropicales, Puna y Pampas*. Monografía XIV, Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italia, 950 pp.
- Cei, J.M. (2003) Specific supraocular scutellation patterns as significant diagnostic characters: a taxonomic inter and intrageneric “finger-print” in Lacertilia. *Facena*, 19, 129-135.
- Etheridge, R. (1970) *Tropidurus*. In: J.A. Peters & Donoso-Barros, R. (Eds.), *Catalogue of the Neotropical Squamata, Part II: Lizards and Amphisbaenians*. Smithsonian Institution, Washington, pp. 264-270.
- Fitzinger, L. (1843) *Systema Reptilium. Fasciculus primus. Amblyglossae*. Braumüller et Seidel, Wien, 106 pp.
- Frost, D.R. (1992) Phylogenetic Analysis and Taxonomy of the *Tropidurus* Group of Lizards (Iguania: Tropiduridae). *American Museum Novitates*, 3033, 1-68.
- Frost, D. R., Rodrigues, M. T., Grant, T., & Titus, T. A. (2001) 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*, 21, 352-371.
- Ghizoni Jr, I.R, Kunz, T.S., Cherem, J.J. & Bérnils, R.S. (2009) Registros notáveis de répteis de áreas abertas naturais do planalto e litoral do Estado de Santa Catarina, sul do Brasil. *Biotemas*, 22 (3), 129-141.
- Gray, J.E. (1845) *Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum*. Trustees of the British Museum, London, xxviii + 289 pp.
- Gudynas, E. & Skuk, G. (1983) A new species of the iguanid lizard genus *Tropidurus* from temperate South America (Lacertilia: Iguanidae). *Centro Educativo Don Orione Contribuciones en Biología*, 10, 1-10.
- Harvey, M.B. & Gutberlet Jr, R.L. (1998) Lizards of the genus *Tropidurus* (Iguania: Tropiduridae) from the Serranía de Huanchaca, Bolivia: new species, natural history, and a key to the genus. *Herpetologica*, 54, 493-520.
- Harvey, M.B. & Gutberlet Jr, R.L. (2000) A phylogenetic analysis of the tropidurine lizards (Squamata: Tropiduridae), including new characters of squamation and epidermal microstructure. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128, 189-233.

- Hoogmoed, M.S. & Gruber, U. (1983) Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the Natural History Musea in Munich (Germany) and Leiden (The Netherlands). *Spixiana*, supplement 9, 319-415.
- Horn Filho, N.O. (2003) Setorização da Província Costeira de Santa Catarina em base aos aspectos geológicos, geomorfológicos e geográficos. *Geosul*, 18 (35), 71-98.
- IUCN. 2001. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. IUCN Species Survival Commission, Gland, 30 pp.
- Kasahara, S., Pellegrino, K.C., Rodrigues, M.T. & Yonenaga-Yassuda, Y. (1996) Comparative cytogenetic studies of eleven species of the *Tropidurus torquatus* group (Sauria, Tropiduridae), with banding patterns. *Hereditas*, 125, 37-46.
- Kiefer, M.C., Van Sluys, M. & Rocha, C.F.D. (2005) Body temperatures of *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from coastal populations: Do body temperatures vary along their geographic range? *Journal of Thermal Biology*, 30, 449-456.
- Kiefer, M.C., Van Sluys, M. & Rocha, C.F.D. (2007) Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. *Acta Zoologica*, 88, 81-87.
- Kunz, T.S. & Ghizoni Jr, I.R. (2011) Amphibia, Anura, Cycloramphidae, *Odontophrynus maisuma* Rosset, 2008: Distribution extension and geographic distribution map. *Check List*, 7, 131-132.
- Kunz, T.S., Ghizoni Jr, I.R. & Giasson, L.O.M. (2011) Novos registros de répteis para as áreas abertas naturais do planalto e do litoral sul de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas*, 24 (3), 59-68.
- Leal, P.C. (2005) *Avaliação do nível de vulnerabilidade ambiental da planície costeira do trecho Garopaba – Imbituba, litoral sudeste do estado de Santa Catarina, em face aos aspectos geológicos e paleogeográficos*. Ph.D. thesis. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 257 pp.
- Lichtenstein, M.H.K. (1822) Die Werke von Marcgrave und Piso über die Naturgeschichte Brasiliens Erläutert aus den wieder aufgefundenen. *Abhandlungen der Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1820-1821, 237-254.
- Morrone, J.J. (2001) *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales & Tesis, Vol. 3. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 148 pp.

- Nogueira, C. (2006) *Diversidade e padrões de distribuição da fauna de lagartos do Cerrado*. Ph.D. thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo, 295 pp.
- Nogueira, C., Valdujo, P.H. & França, F.G.R. (2005) Habitat variation and lizard diversity in a Cerrado area of Central Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40, 105-112.
- Pillar, V.P., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A. (Eds) (2009). *Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 403 pp.
- Pinto, A.C.S, Wiederhecker, H.C. & Colli, G.R. (2005) Sexual dimorphism in the Neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia*, 26, 127-137.
- Raddi, G. (1822) Continuazione della descrizione dei rettili brasiliani indicati nella memória inseriata nel secondo fascicolo delle memorie di física del precedente volume XVIII. *Atti della Società Italiana delle Scienze*, 19, 53-73.
- Reinhardt, J. & Lütken, C. (1861) Bidrag til Kundskab om Brasiliens Padder og Öglerne. *Videnskabelige Meddelelser Dansk Naturhistorisk Forening*, 1861, 143-242.
- Ribeiro, L.B., Gomides, S.C., Santos, A.O. & Sousa, B.M. (2007) Thermoregulatory behavior of the saxicolous lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae), in a rocky outcrop in Minas Gerais, Brazil. *Herpetological Conservation and Biology*, 3, 63-70.
- Rodrigues, M.T. (1987) Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, 31, 105-230.
- Rodrigues, M.T., Kasahara, S. & Yonenaga-Yassuda, Y. (1988) *Tropidurus psammonastes*: uma nova espécie do grupo *torquatus* com notas sobre seu cariótipo e distribuição (Sauria, Iguanidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 36, 307-313.
- Smith, H.M. (1946) *Handbook of lizards*. Comstock, Ithaca, xxi + 557 pp.
- Spix, J.B. (1825) *Animalia nova sive species nova lacertarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J. B. de Spix*. T.O. Weigel, Lipsiae, 26 pp.

- Teixeira, R.L. & Giovanelli, M. (1999) Ecologia de *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) da restinga de Guriri, São Mateus, ES. *Revista Brasileira de Biologia*, 59, 11-18.
- Vanzolini, P.E. (1972) Miscellaneous notes on the ecology of some Brazilian lizards (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 26, 83-115.
- Vanzolini, P.E. (1974) Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, northeastern Brazil (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 28, 61-90.
- Vanzolini, P.E. & Gomes, N. (1979) On *Tropidurus hygomi*: redescription, ecological notes, distribution and history (Sauria, Iguanidae). *Papeis Avulsos de Zoologia*, 32, 243-259.
- Vieira, C.V., Felix, A., Baptista, E.M.C. & Horn Filho, N.O. (2009) Paleogeografia da planície costeira das folhas Jaguaruna e Lagoa Garopaba do Sul, litoral sul do Estado de Santa Catarina – Brasil. *Geosul*, 24, 91-112.
- Vieira, G.H.C., Wiederhecker, H.C., Colli, G.R. & Bão, S.N. (2001) Spermiogenesis and testicular cycle of the lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) in the Cerrado of central Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 22, 217-233.
- Wied-Neuwied, M., Prinz zu (1820) *Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817*. 2 vols. H.L. Brönnner, Frankfurt.
- Wied-Neuwied, M., Prinz zu (1825) *Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien*, vol.1. Gr. H.S. priv. Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar.
- Wiederhecker, H.C., Pinto, A.C.S. & Colli, G.R. (2002) Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in the highly seasonal Cerrado biome of central Brazil. *Journal of Herpetology*, 36, 82-91.
- Wiederhecker, H.C., Pinto, A.C.S., Paiva, M.S. & Colli, G.R. (2003) The demography of the lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) in a highly seasonal Neotropical savanna. *Phyllomedusa*, 2, 9-19.
- Zanella, F.C.V. (2010) Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul. In: Carvalho, C.J.B. & Almeida, E.A.B. (Orgs.), *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. Roca, São Paulo, pp 198-220.

Apêndice I

Material examinado

Tropidurus torquatus

BRASIL: BAHIA: Ilhéus, *área da CEPLAC* (MHNCI 3648); ESPÍRITO SANTO: Vila Velha, *Ilhas Itatiaia* (MCP 6643); GOIÁS: Caldas Novas, *UHE Corumbá* (MCP 8646-55); Minaçu, *UHE Serra da Mesa* (MCP 9343-44); Niquelândia, *UHE Serra da Mesa, margem esquerda do rio Bagagem* (MCP 4759); São Miguel do Araguaia, *rio Araguaia – São Francisco* (MHNCI 1867); São Simão, *Fazenda São Vicente* (MHNCI 12102); MINAS GERAIS: Cascalho Rico (MCP 4620-22, MHNCI 7125); Ituiutaba, *PCH Jacu* (MHNCI 12269-70); Uberlândia (MCP 4623-32), *Fazenda do Gloria* (MCP 3548-50); MATO GROSSO: Poconé, *Base Pantanal do IBAMA* (MHNCI 987, 989); PERNAMBUCO: Petrolina (MHNCI 8219); RIO DE JANEIRO: Arraial do Cabo (UFRGS 5753-56); Maricá, *Barra de Maricá* (CHUFSC 531, 533); Comendador Levy Gasparian, *Afonso Arinos* (5829-35); Macaé (MZUSP 10170-71, 10174, 10176-77); Rio de Janeiro, *Ilha do Governador* (MCN 7099-7100), *Jacarepaguá* (MZUSP 36423-24, 36426, 36428, 36430-32, 36435-40, 36444-45), *Praia do Grumari* (UFRGS 2469-70), *São Cristovão* (MCN 7101); Três Rios, *Anta* (MZUSP 5091-98, 5100-01); SÃO PAULO: Araçatuba (MZUSP 5084); *Nova Niponia* (MZUSP 6844); Castilho (MZUSP 10179, 10193-94, 10197, 10199, 10202-09, 13598); Itajobi (MZUSP 75174-75), *Fazenda Águas Claras* (MZUSP 75167-70, 75199); Pereira Barreto, *rio Tietê – UHE Três Irmãos* (MHNCI 2603, 2605, 4514); Santa Fé do Sul, *Cachoeira da Onça* (MZUSP 8245-46); São José do Rio Preto (MZUSP 12269, 75179-80); São Simão (MZUSP 98589); Taubaté (MZUSP 80164); TOCANTINS: Porto Nacional, *Fazenda Nossa Senhora da Conceição* (MCP 3153, 3155).

Tropidurus catalanensis

ARGENTINA: CORRIENTES: Capital, *Barrio Lomas* (MHNCI 5845); Puente Pexoa (UFRGS 2708); **BRASIL:** MATO GROSSO DO SUL: Naviraí, *rio Paraná - Porto Felipe (antigo Porto Caiuá)* (MHNCI 67-78); PARANÁ: Boa Vista da Aparecida, *rio Grapia* (MHNCI 8551), *rio Tormenta* (MHNCI 8763); Candói, *rio Jordão* (MHNCI 12439); Capitão Leônidas Marques, *rio Iguaçu – UHE Salto Caxias* (MHNCI 9028, 9030, 9051, 9067, 9078, 9086, 9088); Cruzeiro do Iguaçu, *Foz do Chopim* (MHNCI

8552, 8839, 8872, 8875-76); Diamante do Norte (MHNCI 9250, 11685), *Estação Ecológica do Caiuá* (MHNCI 7856-57); Foz do Iguaçu, *Parque Nacional do Iguaçu – sede* (MHNCI 87-90, 92, 95), *rio Paraná - Itaipu Binacional* (MHNCI 9317), *rio Paraná – Porto Meira* (MHNCI 10780); Foz do Jordão, *margem do rio Jordão* (MHNCI 9841, 9845); Guaíra (MHNCI 2725), *rio Paraná – extinto Parque Nacional de Sete Quedas* (MHNCI 79-82, 85, 96); Londrina, *área urbana* (MHNCI 7471); Mangueirinha, *Piscicultura da COPEL* (MHNCI 8172), *rio Iguaçu – Estância Hidromineral Vigor* (MHNCI 5212), *rio Iguaçu – foz do rio Morro Verde* (5213-14); Nova Prata do Iguaçu, *rio Iguaçu – foz do rio Vorá* (MHNCI 8764), *rio Canguçu* (MHNCI 8773); Porto Rico, *rio Paraná – fazenda Caracu* (MHNCI 3909); Reserva do Iguaçu, *Empresa Trombini de Celulose* (MCP 7217), *Estrada de acesso Vila Copel* (MCP 7221, 7224, 7232, 7238, 7243-46), *rio Jordão – antiga captação da Usina Lutcher* (MHNCI 5048-49, 5051, 5058); Santo Antônio do Caiuá (MHNCI 10177); Três Barras do Paraná, *rio Adelaide* (MHNCI 8549), *rio Iguaçu – Barra Bonita* (MHNCI 8550); Vila Alta, *rio Paraná - Ilha Grande* (MHNCI 7425); RIO GRANDE DO SUL: Alegrete *Cerro da Lagoinha* (UFRGS 5385), *Cerro do Tigre* (UFRGS 5338-39, 5383); Aratiba, *UHE Itá* (UFRGS 5557, 5573-84); Esmeralda (MCN 15784-85, 15802, 15804, 15807-09, 15812, 15816); Pinhal da Serra (MCN 16152, 16183); Porto Vera Cruz (MCP 11577, 11757-59); Quaraí (MCN 4749-52, 4754-61, 4769, 4774), *Cerro do Jarau* (UFRGS 4608, 4705); Santo Cristo (MCP 11666); São Francisco de Assis, *Areal Joaquim Paz* (UFRGS 5365), *Fazenda Taquari* (UFRGS 5324-37); Vacaria (MCN 16135, 16142-51, 16153, 16182, 16184-85, 16194, 16236); SANTA CATARINA: Anita Garibaldi (MCN 15792); Campos Novos (CHUFSC 1100-02, UFRGS 5306, 5309, 5311-13, 5315-16, 5544), *rodovia BR-470 - Km 354, próximo à divisa SC/RS* (MCP 2859-61, 2864); Celso Ramos (MCN 16525-27), *margem do rio Canoas* (UFRGS 5537, 5539-43); Ipuacu, *rio Chapecó - UHE Quebra-Queixo* (CHUFSC 594-95, UFRGS 5442-66); SÃO PAULO: Teodoro Sampaio, *Parque Estadual Morro do Diabo* (MHNCI 6868); PARAGUAI: ÑEEMBUCU: Pilar, *área urbana* (MHNCI 6161)

Tropidurus sp. nov.

BRASIL: SANTA CATARINA: Imbituba, *Morro do Farol* (parátipos: MCP 18944-49; UFRGS 5043-45, 5092-93, 5164-65, 5203, 5205-07, 5225, 5302, 5354, 5357-58, 5545-46; holótipo: UFRGS 5932).

Capítulo 3

Conclusões gerais

Conclusões gerais

1. A análise das populações de *Tropidurus torquatus* previamente conhecidas para o sul do Brasil e não incluídas em revisões prévias do grupo, revelou a identidade destas com as populações contíguas do noroeste do Uruguai, nordeste da Argentina e sul do Paraguai, previamente descritas como *Tropidurus catalanensis*.
2. A relativa homogeneidade morfológica dessas populações, incluindo médias elevadas nas contagens de escamas dorsais e da cinta, o caráter diagnóstico da coloração amarela da região mental e do peito, e a forte relação que a distribuição geográfica destes lagartos apresenta com os rios da bacia do Paraná e Uruguai, formadores do rio da Prata, permitiram redescrever e revalidar *Tropidurus catalanensis*.
3. Uma população até então desconhecida, em disjunção no litoral sul de Santa Catarina, é descrita como uma nova espécie de *Tropidurus*. Entre as populações com bolsas de acarianos do tipo A, *Tropidurus* sp. nov. compartilha apenas com as populações de *Tropidurus torquatus* do Brasil central as médias mais baixas nas contagens de escamas dorsais, gulares e da cinta, mas difere destas na coloração e na ocupação do hábitat.
4. A presença de uma população de *Tropidurus* no litoral sul do Brasil indica uma distribuição pretérita do gênero ao longo do litoral brasileiro muito maior do que a atual, provavelmente durante o período Quaternário, em que o clima era mais frio e árido, e a vegetação aberta. A distribuição relictual de *Tropidurus* sp. nov. confere a esta única população conhecida um *status* de ameaça na categoria Vulnerável de acordo com os critérios D2 da IUCN Red List.
5. A análise dos caracteres merísticos, morfométricos e de coloração das populações atribuíveis a *Tropidurus torquatus* a partir do norte de São Paulo revelou pelo menos três formas distintas, sendo: (1) uma forma costeira, de hábitos predominantemente psamófilos, coloração clara, pequeno tamanho corporal e contagens merísticas intermediárias e bastante variáveis, que inclui as populações da localidade-tipo; (2) uma forma encontrada nas regiões serranas do Rio de Janeiro, de

grande tamanho corporal e contagens de escamas de dorsais e cinta muito elevadas, sobrepondo com *T. catalanensis*, e acentuado dimorfismo sexual na coloração; e (3) uma forma de ampla distribuição no Brasil central, caracterizada por médias baixas de escamas dorsais, gulares e da cinta, e muito generalistas no uso do hábitat.

6. A pouca representatividade das amostras de *Tropidurus torquatus* de algumas regiões não permitiu a determinação segura da abrangência geográfica de cada uma das formas e de suas variações. Da forma com foi mantido neste estudo, *T. torquatus* provavelmente representa um complexo envolvendo pelo menos três espécies.
7. Novas análises envolvendo *Tropidurus torquatus* devem levar em conta as variações locais, muito frequentes nestes lagartos cujas populações estão geralmente isoladas umas das outras, e incluir caracteres de coloração, já que as variáveis merísticas isoladamente não são diagnósticas.

Anexo

Normas para publicação na revista “Zootaxa”

Preparing final files for publication in Zootaxa

Please consult the **Information for Authors**: www.mapress.com/zootaxa/author.html. If possible, use the common font **Times New Roman** for the main text and **use as little formatting as possible** (use only **bold** and *italics* where necessary; and indent the paragraphs from the second of each section). Special symbols (e.g. male or female sign) should be avoided because they are likely to be altered when files are converted. You are recommended to code males as m# and females as f#. We can replace them easily. Please provide the following information when submitting the final files to enable us to typeset and index your paper: a) name of corresponding author and email; b) family names of authors and preferred short running title (<60 alphabets); c) number of plates and cited references; and d) high taxon (as in Zootaxa sections) and number of new taxa described in the paper.

Specific points to note:

- 1) **Text of the manuscript.** Please save the file containing the text and tables as a ms word or RTF file. Do not double space or use footer/header. Captions of plates/figures should be inserted where you want your figures to be inserted, or listed at the end of the manuscript. Vector diagrams/charts generated in programs such as excel can be embedded in the text file as well.
- 2) **Tables.** Please use the table function in your word processor to build tables so that the cells can be easily re-sized to fit the page by the typesetters. Never use the Tab key to type tables, nor use space bar to adjust space. If you did that, please correct them.
- 3) **Figures.** Please note that the journal has a matter size of 25 cm x 17 cm (printable area of the main text and plates) and is printed on A4 paper. If the final size of your plates is greater than this, please crop extra white areas around plates or reduce it to this size; this will reduce file size. Plates containing only black&white lines/dots are line art works and must be scanned as such (i.e. 1 bit, monochrome line art) at 600 dpi (maximum 1200 dpi). They should be saved in tiff file and LZW compression is recommended to be used to reduce file size for easy sub-mission by e-mail. Plates containing greyscale drawings and photographs should be scanned at 300 dpi and saved in TIFF (use LZW compression) or jpeg at the highest quality. **Please do not modify photographs in the jpeg files; the print quality would be severely**

altered if you did that. You can modify files in the TIFF file and when completed, convert to high quality jpeg for submission. If you have colour figures, it is best to group them together in plates, which will save cost.

- 4) Reference list.** This must be formatted using Zootaxa style (see below for examples of main types of papers): Please note that (1) **journal titles must be written in full (not abbreviated)**; (2) journal titles and volume numbers are followed by a “,”; (3) page ranges are connected by a “n dash”, not a hyphen “-”, which is used to connect two words. For websites, it is important to include the last date when you see that site, as it can be moved or deleted from that address in the future.
- 5) Submission of files.** Please send final files by e-mail (or ftp) to your subject editor who will then forward files of accepted versions to Zootaxa office. Plates (if many) may be sent directly to Zootaxa office if the subject editor agrees.

Journal paper

Gusarov, V.I. (2002) A revision of Nearctic species of the genus *Geostiba* Thomson, 1858 (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae). *Zootaxa*, 81, 1–88.

Book chapter

Newton, A.F., Thayer, M.K., Ashe, J.S. & Chandler, D.S. (2000) Staphylinidae Latreille, 1802. *In*: Arnett, R.H. & Thomas, M.C. (Eds.), *American Beetles. Vol.1. Archostemata, Myxophaga, Adepaga, Polyphaga: Staphyliniformia*. CRC Press, Boca Raton, pp. 272– 418.

Book

Baker, E.W. & Tuttle, D.M. (1994) *A Guide to Spider Mites (Tetranychidae) of the United States*. Indira Publishing House, West Bloomfield, Michigan, 347 pp.

Internet resources

O'Connor, R.J., Dunn, E, Johnson, D.H., Jones, S.L., Petit, D., Pollock, K., Smith, C.R., Trapp, J.L. & Welling, E. (2000) A programmatic review of the North American Breeding Bird Survey: report of a peer review panel. U.S. Geological Survey Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Maryland. Available from <http://www.mp2-pwrc.usgs.gov/bbs/bbsreview/> (accessed 3 April 2003)