



**Universidade Federal da Bahia
Instituto de Biologia
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução**

**Evolução e biogeografia de lagartos endêmicos das dunas
de areia branca da região costeira do nordeste do Brasil**

Cecil Pergentino Fazolato

**Salvador
2023**

Cecil Pergentino Fazolato

**Evolução e biogeografia de lagartos endêmicos das dunas de areia branca
da região costeira do nordeste do Brasil**

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Federal da Bahia para a obtenção
do Título de Doutor em Biodiversidade e
Evolução pelo Programa de Pós-Graduação
em Biodiversidade e Evolução

Orientador: Dr. Henrique Batalha Filho
Coorientador: Dr. Fernando J. G. Sequeira

**Salvador
2023**

Dados internacionais de catalogação-na-publicação
(SIBI/UFBA/Biblioteca Universitária Reitor Macedo Costa)

Fazolato, Cecil Pergentino.

Evolução e biogeografia de lagartos endêmicos das dunas de areia branca da região costeira do nordeste do Brasil / Cecil Pergentino Fazolato. - 2023.
123 f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Henrique Batalha Filho.

Coorientador: Prof. Dr. Fernando J. G. Sequeira.

Tese (doutorado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Salvador, 2023.

1. Biodiversidade - Conservação. 2. Filogeografia. 3. Lagartos - Brasil - Ecologia. 4. Tropiduros hygomi. 5. Glaucmastix abaetensis. 6. Glaucmastix itabaianensis. I. Batalha Filho, Henrique. II. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. III. Título.

CDD - 597.950981

CDU - 598.161(81)

Comissão julgadora

Evolução e biogeografia de lagartos endêmicos das dunas de areia branca da região costeira do nordeste do Brasil

Cecil Pergentino Fazolato

Orientador: Dr. Henrique Batalha Filho
(IBIO/Universidade Federal da Bahia)

Co-Orientador: Dr. Fernando Sequeira
(CIBIO/Universidade do Porto)

Tese de doutorado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução da Universidade Federal da Bahia como parte dos requisitos necessários a obtenção do título de Doutor na área de Biodiversidade e Evolução.

Em: 20 de dezembro de 2023

Aprovado por:

Prof. Dr.: Fabricius Maia Chaves Bicalho Domingos

Prof. Dr.: Ricardo Marques da Silva

Profa Dra.: Tamí Mott

Profa Dra.: Alessandra S. Schnadelbach

Prof. Dr.: Henrique Batalha Filho (Orientador)

A Professora Dra. Flora Maria de Campos Fernandes (*In memoriam*)

Obrigado por ter oportunizado o começo dessa jornada no início do meu mestrado. Sua atenção, sensibilidade e carinho foram essenciais para que os primeiros passos fossem dados e assim continuem seguindo.
Que o seu descanso seja repleto de luz

*“Tenho sangrado demais
Tenho chorado pra cachorro
Ano passado eu morri
Mas esse ano eu não morro “*

(Belchior - Sujeito de sorte)

Agradecimentos

Agradeço ao PPG BioEvo pelo suporte ao longo da minha formação com a contribuição de todo o corpo técnico e docente. Tenho orgulho e felicidade por ter feito parte dessa história

Ao meu orientador Henrique Batalha por ser uma pessoa fundamental em toda essa jornada. Tenho a grande felicidade e certeza em afirmar que tive uma orientação de grande nível acadêmico e infinitamente humana. Toda a atenção, carinho, comprometimento e compreensão foram um dos principais pilares que me permitiram chegar a este momento. Hoje me espelho e o tenho como referência em como ser um professor e pesquisador mais ético, humano e incrível. Henrique, não tenho palavras para agradecer tudo o que me oportunizou, ensinou e me acolheu. Muito muito obrigado!

Ao meu Coorientador Fernando Siqueira que apesar da distância, sempre esteve solícito em poder contribuir juntos para o desenvolvimento desta tese e posterior artigos. Grande parte deste trabalho só foi possível devido a sua participação. Muito obrigado.

A Dra. Sílvia Barreto que foi uma pessoa fundamental no desenvolvimento desta tese. Tenho uma imensa gratidão por toda a contribuição que forneceu a este trabalho, por todo o tempo que se dedicou e ofereceu sempre com um carinho infinito para me ajudar a caminhar com a tese e com a vida. Muito grato por tudo que fez e tem feito. Te admiro muito como pesquisadora e tenho muita felicidade de ter como amiga.

Ao professor Dr. Marcelo Napoli pelos momentos de apoio e contribuições no desenvolvimento deste trabalho. Obrigado pelas conversas enriquecedoras, pelas risadas e por todo o tempo e atenção que dedicou a mim.

Ao futuro doutor Rilquer que sempre foi um amigo para as prosas do cotidiano, para os conselhos da vida acadêmica assim como para um café rejuvenescedor. Sua presença e participação são inestimáveis e fico muito feliz por você ter feito parte disso.

A minha companheira Fabiane Barreto por ter sido um dos principais pilares em minha jornada. Não consigo descrever em palavras o quanto sua presença, amor e incentivo foram essenciais para a conclusão deste trabalho e minha saúde. Sempre companheira sem se

importar onde, sempre disposta e sempre amável. Sua presença e companhia deixaram e deixa tudo mais leve e feliz. Todo o tempo e carinho que dedicou a mim só consigo agradecer com *Eu Te Amo*.

Aos amigos que foram muito importantes nas coletas em campo e nas distrações da vida. Muito obrigado a Rêna (Rentato) pela presença inabalável e dedicada, Pompeu (Pedro), Tércio, Juliane (a arquiteta), Minimin (Filipe), Dr. Ricardo (que tenho um enorme carinho e admiração desde nosso início na graduação) assim como outros tantos.

Ao Dr. André Leite (Leitinho e outras variantes) por ter sido uma pessoa de grande importância. Não sei como agradecer por ter sido tão companheiro ao longo do início dessa jornada sempre com um sorriso no rosto e uma disposição inabalável. Sou eternamente grato pela sua presença, amizade e energia que fizeram dos momentos mais preocupantes os mais interessantes e engraçados. Muito obrigado por ter dedicado seu tempo a fazer parte disso e por ser um amigo tão querido e inestimável.

Aos amigos, amigas e colegas do LEBI que estiveram comigo nos momentos de felicidade e de desespero. Muito grato pelos momentos juntos nas refeições, no café (parte fundamental da pesquisa) e nas risadas. Muito obrigado a Dr. Leandro, Isabelle, Dr. Leonardo, Ivan, Rayana, Nathalia, Maisa, Dr. Sidnei, Joyce, Samuel e tantos outros e outras que passaram de forma rápida, mas não esquecidas.

Aos meus amigos de ingresso no PPG e de representação estudantil: Rafael, Bruno e Amanda. Obrigado por terem compartilhado comigo momentos tão enriquecedores e importantes. Muito obrigado

A minha Mãe Rose, meu Pai Heitor e Meu irmão Caio. Sei que apesar de não entenderem o peso que eu estava levando, sempre estiveram presentes e amáveis. O carinho de vocês foi essencial e tenho muita felicidade de ter vocês juntos comigo. Amo vocês.

Ao PARNA Itabaiana e a RPPN do caju que disponibilizaram o acesso para a coleta de dados.

Índice

Resumo	i
Abstract	ii
1. Introdução geral	iii
2. Capítulo 1	01
3. Capítulo 2.....	37
4. Conclusões gerais.....	75
5. Apêndices.....	76

Resumo

No Quaternário, mudanças geológicas afetaram cursos d'água, clima e áreas costeiras, influenciando as histórias evolutivas das espécies. Nas paisagens costeiras durante o Pleistoceno e Holoceno, as transformações causaram impactos notáveis devido a mudanças no nível do mar e à dinâmica desses habitats. O estudo da fauna nesses ambientes permite compreender como fatores históricos moldaram a diversidade atual das espécies. Nessa Tese analisamos a variação genética e fenotípica das populações dos lagartos *Tropidurus hygomi*, *Glaucmastix abaetensis* e *Glaucmastix itabaianensis*, espécies endêmicas e simpátricas de uma curta faixa costeira arenosa na região do litoral norte da Bahia e no litoral de Sergipe. A Tese estruturada em dois capítulos. No primeiro capítulo foi utilizada uma abordagem integrada com diferentes fontes de dados bióticos e abióticos para compreender melhor a diversificação destas espécies. Investigamos caracteres morfológicos lineares a partir dos membros e corpo assim como caracteres morfológicos geométricos a partir da cabeça dos indivíduos. Em seguida, confrontamos estes dados com informações climáticas buscando identificar a presença de correlação da variação morfológica e clima. Completamos lacunas da amostragem espacial destes lagartos a fim de avaliar a estruturação de linhagens de modo mais refinado. Nossos resultados identificaram cinco linhagens bem suportadas para *T. hygomi* e três linhagens também bem suportadas para *G. abaetensis/itabaianensis*. Identificamos concordância entre os dados morfológicos e linhagens mitocondriais para os lagartos deste estudo, assim como correlação da variação morfológica com dados climáticos. Nossos resultados indicam a presença de diversidade críptica e uma história evolutiva complexa com associação a formação destes ambientes de restinga. No segundo capítulo foram obtidos dados subgenômicos destas espécies por meio da abordagem ddRADseq para inferir a diversificação espaço-temporal nessas formações de restinga. Nossos dados revelaram elevado nível de estruturação populacional com presença de oito grupos genéticos em cada um dos táxons (*T. hygomi* e *G. abaetensis/itabaianensis*). As análises de demografia histórica indicaram declínio populacional sincrônico em todos os grupos nos últimos 10 a 50 mil anos atrás. Evidenciamos uma possível associação destes padrões com os elementos das paisagens de restinga em que estas espécies estão restritas. A presença de regiões com manguezais nas fozes de rios fragmenta a distribuição contínua das dunas de areia branca e tem concordância espacial com os grupos observados. As mudanças climáticas do final do Quaternário apresentam relação com o declínio populacional destas espécies com influência do avanço do nível do mar reduzindo habitats disponíveis e aumento da incidência de ventos promovendo remodelação das dunas. Finalmente, os resultados desta Tese revelaram uma diversidade oculta e uma história evolutiva complexa em uma curta faixa de dunas da costa brasileira. Os resultados também têm implicações diretas para futuros planos de manejo e conservação destas espécies ameaçadas no intuito de mitigar distúrbios antrópicos que colocam em risco esses lagartos.

PALAVRAS-CHAVE: Restinga, ddRADseq, Diversidade críptica, Morfologia, filogeografia, conservação,

Abstract

Geological changes through the Quaternary have impacted watercourses, climate, and coastal areas, which drove the evolutionary diversification of many organisms. In coastal landscapes during the Pleistocene and Holocene, these transformations caused notable impacts due to sea level variation and the dynamics of these recent habitats. The study of fauna in these environments allows to comprehend how historical factors have shaped the current species diversity. In this dissertation we analyzed the genetic and phenotypic variation in populations of the lizards *Tropidurus hygomi*, *Glaucomastix abaetensis*, and *Glaucomastix itabaianensis* that are endemic and sympatric species inhabiting a short sandy coastal range in the northern coastal region of Bahia and the coast of Sergipe. The dissertation encompasses two chapters. In the first chapter we employed an integrated approach using different biotic and abiotic data sources to better understand the diversification of these species. We explored the phenotype variation using linear morphological characters from the limbs and body and geometric morphometrics of the head of individuals. We compared these data with climatic information to identify correlations between morphological variation and climate. We addressed gaps in the spatial sampling from previous studies of these lizards to assess population structure. Our results identified five and three well-supported lineages for *T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis*, respectively. We found morphological support for different mitochondrial lineages in both lizards' groups, as well as correlation of morphological variation with climatic data. Our findings revealed cryptic diversity and a complex evolutionary history associated with the formation of these restinga environments. In the second chapter, we obtained subgenomic data of these species through the ddRADseq approach to infer spatial-temporal diversification in these restinga formations. Our data revealed a high level of population structure with the presence of eight genetic groups in each taxon (*T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis*). Historical demographic analyses indicated synchronous population decline in all groups in the last 10,000 to 50,000 years ago. We observed a possible association of these patterns with the elements of the restinga landscapes where these species are restricted. The presence of mangrove regions at river mouths fragments the continuous distribution of white sand dunes and exhibits spatial concordance with the observed genetic groups. Late Quaternary climate changes are linked to the population decline of these species, with the influence of rising sea levels reducing available habitats and increased wind incidence promoting dune remodeling. Finally, the results of this dissertation revealed hidden diversity and a complex evolutionary history in a short range of dunes along the Brazilian coast. Our findings also have direct implications for future management and conservation plans for these threatened species, aiming to mitigate anthropogenic disturbances that jeopardize these lizards.

KEYWORDS: Restinga, ddRADseq, Cryptic diversity, Morphology, Phylogeography, Conservation

1. Introdução

Os estudos sobre prospecção da biodiversidade são cruciais para compreensão dos processos ecológicos e evolutivos responsáveis por moldar a atual diversidade de espécies em nosso planeta (Worm and Tittensor, 2018). Apesar disso, regiões de elevada biodiversidade, como a Neotropical, ainda carecem de estudos que buscam descrever e compreender a origem da biota atual, o que traz preocupações sobre o futuro desta diversidade ainda desconhecida, em um planeta com constante degradação de habitats (Sala et al., 2000; Wilson, 2000; Brooks et al., 2006; Pereira et al., 2010; Mittermeier et al., 2011). Entretanto, nos últimos anos algumas questões a respeito dos padrões e processos ecológicos e evolutivos vêm sendo respondidas devido ao avanço de novas tecnologias. Novas abordagens são implementadas para assim acessar dados genéticos, históricos e macroecológicos, como sequenciamentos genômicos mais acessíveis, uso inteligência artificial, banco de dados atualizados, softwares para análises mais robustas e hardwares mais eficientes para o grande volume de dados ecológicos, climáticos e genômicos (Weber et al., 2011; Wicczorek et al., 2012; Scheffers et al., 2012; Oulas et al., 2015; Pompanon and Samadi, 2015; Li, 2020; Sharma et al., 2022; Silvestro et al., 2022). A integração entre estas informações vem permitindo formulação de discussões aprofundadas, tecer hipóteses mais fundamentadas para os entendimentos dos padrões outrora encontrados e entender quais foram os processos responsáveis por tais diversificações. Dentre os diferentes táxons que compõem a biodiversidade global, os répteis se apresentam como notáveis organismos, com histórias evolutivas e biogeográficas bem particulares, ainda não completamente compreendidas (Camargo et al., 2010).

Este grupo teve marcante diversificação ecológica e evolutiva na radiação dos vertebrados amniotas, representando marcos evolutivos na reprodução independente da água e resultando no estabelecimento dos vertebrados totalmente terrestres (Sumida and Martin, 1997; Pough et al., 2004; Vitt & Caldwell, 2013). Diferentes foram as estratégias morfológicas, história de vida, comportamentos e interações desenvolvidas ao longo de milhões de anos, as quais oportunizaram o sucesso do grupo na ocupação na maioria das áreas do mundo (Pough et al., 2004; Vitt & Caldwell, 2013). Dentre as mais de 12 mil espécies de répteis, o clado dos Squamata (lagartos, serpentes e anfísbênias) se destaca por ser o grupo de vertebrados terrestres com maior número de espécies (11.671 espécies; Uetz et al., 2023). Valendo ressaltar que dentro deste clado hiperdiverso, os lagartos (Sauria)

representam a maior diversidade com a estimativa de 7.396 espécies descritas (Pincheira-Donoso et al., 2013; Uetz et al., 2023).

Ao longo de 200 milhões de anos de história evolutiva, esse grupo teve uma incrível diversificação que o permitiu ocupar todos os habitats terrestres, exceto os mais frios, ocupando múltiplos nichos (terrestres, arborícolas, desérticos e aquáticos) e com uma grande variedade de adaptações (Pianka, 1973; Evans, 2003; Vitt & Caldwell, 2013; Zheng & Wiens, 2016; Berman et al., 2016). Esta extraordinária história de diversificação faz com que os lagartos sejam excelentes modelos de estudos evolutivos, história natural, ecológicos, fisiológicos, comportamentais, macroecológicos e macroevolutivos (Clobert et al., 1998; Pianka & Vitt, 2003; Vitt & Pianka, 2005; Losos, 2009; Losos et al., 2009; Camargo et al., 2010; Smith et al., 2011; Meire et al., 2012; Mesquita et al., 2016; Pianka et al., 2017; Novosolov et al., 2017; Roll et al., 2017; Mezzasalma et al., 2021; Baeckens & Whiting, 2021; Muñoz et al., 2023). A distribuição da riqueza de lagartos contrasta com a de outros vertebrados devido a presença em locais de condições mais extremas, como regiões desérticas da África e Austrália (com baixa diversidade de outros vertebrados), e apresentam *hotspots* de diversidades na América do Sul e sudoeste asiático (Pianka, 1973; Jetz, et al., 2012; Oliveira et al., 2016; Roll et al., 2017; Moura & Jetz, 2021). Todas estas condições adaptativas demonstram que existem caminhos de diversificação alternativos para os lagartos, resultando na riqueza do grupo a partir de diferenças morfológicas, ecológicas e biogeográficas (Skeels et al., 2020). Portanto, preencher os hiatos ainda existentes implica em acessar informações históricas e evolutivas com diferentes abordagens, assim como explorar quais dinâmicas locais podem ter atuado na diversificação (Skeels & Cardillo, 2017; Miller et al., 2018).

Dentre os períodos históricos bem documentados, de maior transformação e impactos na biodiversidade atual, o Quaternário tem um importante destaque. Este período teve forte influência na diversificação das espécies do mundo devido as oscilações climáticas e consequentes transformações na paisagem, promovendo surgimento de linhagens evolutivas e processos de especiação (Hewitt, 2000, 2004). Estes eventos climáticos e geológicos foram preponderantes na diversificação dos organismos neotropicais, com maior intensidade no final do Pleistoceno, porém existem processos evolutivos ainda não completamente consolidados na literatura o que implica na necessidade de estudos em diferentes táxons e métodos de análise (Webb & Bartlein, 1992; Prado & Gibbs, 1993; Pennington et al., 2000; Rull, 2008; Carnaval et al., 2009; Werneck, 2011; Rull, 2011; Turchetto-Zolet et al., 2013;

Ramírez-Barahona & Eguiarte, 2013). Os períodos glaciais e os mais quentes durante a transição Plioceno/Pleistoceno contribuíram significativamente com as mudanças bióticas em diferentes grupos neotropicais devido as modificações na paisagem, estrutura geomorfológica e climática, mas ainda existem lacunas para os vertebrados em diferentes ecossistemas sobre como as transformações do Quaternário moldaram os padrões atuais de diversidade (Zachos et al., 2008; Hewitt, 2011; Silva et al., 2018).

O Quaternário teve grande influência da diversificação dos lagartos (Edwards & Knowles, 2012). Os ciclos glaciais e interglaciais influenciaram drasticamente na perda ou na expansão dos habitats terrestres destes animais, assim como as mudanças de temperatura e disponibilidade de recursos impactaram na distribuição e no comportamento dos lagartos (Moritz et al., 2000; Araújo et al., 2008; Fazolato et al., 2017; Muñoz-Mendoza et al., 2017; Bars-Closel et al., 2017; Rosário et al., 2019). Estas oscilações climáticas e seu reflexo na mudança das paisagens é evidenciado em diferentes espécies a partir do uso de dados genéticos, permitindo identificar padrões de migração, fluxo gênico, barreiras e variação demográfica histórica (Santos et al., 2014; Ansari et al., 2019). Isolamentos geográficos durante períodos glaciais influenciaram na divergência genética de alguns grupos devido aos avanços do nível do mar em períodos mais quentes em espécies residentes de ilhas e zonas costeiras (Bisconti et al., 2011; Salvi et al., 2014). Ao passo que em momentos mais frios o nível do mar estava mais baixo, oportunizando de migração e recolonização de algumas áreas e assim promoveram a mistura genética (Salvi et al., 2014). A mudança no clima durante o Pleistoceno teve impactos em regiões de floresta com momentos de contração da cobertura em momentos frios e secos e expansão em momentos quentes e úmidos, que é denominado Teoria dos Refúgios Florestais (Haffer, 1969). Para lagartos, momentos de contração da vegetação e perda de cobertura florestal foram oportunos devido a disponibilidade de habitats mais abertos, viabilizando melhor eficiência da regulação fisiológica e oportunizando aumento da distribuição de diferentes grupos (Freedman et al., 2010). Por outro lado, o aumento de áreas florestais em períodos mais quentes promoveu a retração da distribuição de alguns grupos mais adaptados a ambientes abertos, e oportunizou expansão de grupos de ambientes florestados (Vera-Escalona et al., 2012). Estas respostas da expansão ou contração populacional em lagartos, frente as mudanças climáticas nas florestas tropicais, devem ser avaliados de forma pontual. Táxons distribuídos de forma semelhante podem apresentar respostas distintas as restrições ecológicas e demográficas (Prates et al., 2016; Santos et al., 2022; Camurugi et al., 2022; Abreu-Jardim et al., 2023; Pio Caetano Machado et al., 2023).

Estes eventos oportunizaram a diversificação de diferentes espécies assim como de lagartos, como a formação de linhagens crípticas (diversidade oculta ainda não bem estabelecida). Deste modo, para uma melhor compreensão destes processos se faz necessários o acesso informações moleculares em larga escala, investigar diferentes abordagens morfológicas, entender o espaço, o tempo e a paisagem onde estas espécies estão presentes (Trontelj & Fišer, 2009).

O Quaternário no Brasil resultou em processos de formação de uma série de depósitos arenosos dunares de sedimento marinho holocênico e pleistocênico na costa, conhecidos como “Restinga” (Dominguez, 2006). Este ecossistema é recente, apresenta transformações constantes e recorrentes e está associado à vegetação costeira (Suguio & Martin, 1990). Houveram diversos eventos de avanço e recuo do mar, sendo que o mais recente ocorreu há cerca de 18 mil anos atrás (Suguio, 2017). Estes tipos de eventos têm influência nas comunidades de regiões costeiras, gerando grandes índices de endemismo (Cerqueira et al., 2000). Os processos de diversificação, endemismo e variabilidade nas comunidades de restinga ainda não foram completamente estudados, permanecendo muitas perguntas a serem respondidas (McLachlan, 1991; Turchetto-Zolet et al., 2013).

A presença de diferentes stress abióticos para as comunidades de Restinga é algo marcante devido a influência salina, arenosa, eólica e de exposição solar (Dominguez et al., 1990; 1992; McLachlan, 1991). O espaçamento da vegetação com a exposição do solo e temperaturas mais altas implica em boas oportunidades de habitat para os lagartos, uma vez que este grupo tem dependência da temperatura para sua regulação fisiológica, relações ecológicas e evolução (Vitt & Caldwell, 2013; Angilletta et al., 2002; Maia-Carneiro & Navas, 2021).

Diferentes são os estudos que englobam estes táxons nas restingas do Brasil, como regulação fisiológica (Hatani et al., 2001), dieta e forrageamento (Menezes et al., 2006), ecomorfometria (Carvalho & Araújo, 2007), clima (Maria-Carneiro & Rocha, 2012), reprodução (Rocha, 2008), relação parasita-hospedeiro (Dias & Rocha, 2005) assim como outras abordagens ecológicas e zoológicas. Em um contexto molecular, abordagens com diferentes marcadores tem possibilitado identificar um amplo espectro de diversificação ainda desconhecida para estes ambientes, assim como tem denotado um cenário preocupante para as espécies ameaçadas de lagartos. Em restingas, este grupo está fortemente ameaçado pela fragmentação dos habitats devido a especulações imobiliárias assim como uso irregular deste ecossistema, aumentando cada vez mais os hiatos quanto as condições ecológicas,

genéticas e evolutivas frente a estas ameaças (Ariani et al., 2013; Ferreira, 2017; Fazolato et al., 2017; Rosário et al., 2019; Perez & Borges-Martins, 2019).

Nas restingas do Nordeste do Brasil, os lagartos *Tropidurus hygomi* Reinhardt & Luetken, 1868, *Glaucmastix abaetensis* (Dias, Rocha & Vrcibradic 2002) e *G. itabaianensis* Rosário, Santos, Arias, Rocha, Dias, Carvalho & Rodrigues, 2019 são endêmicos, sintópicos e simpátricos dos ecossistemas de restinga ao longo da costa nordeste do Brasil, nos estados da Bahia e Sergipe, na região interfluvial entre os rios Paraguaçu e São Francisco (Vanzolini & Gomes, 1979; Rodrigues, 1987; Fazolato et al., 2017; Rosário et al., 2019). Estudos filogeográficos realizados com estas espécies revelaram uma diversidade genética oculta com agrupamentos divergentes ao longo da distribuição (Fazolato et al., 2017; Rosário et al., 2019). Em *T. hygomi* foram identificadas cinco linhagens mitocondriais bem suportadas na distribuição da espécie, o que sugere que a diversificação ocorreu no Pleistoceno e foi possivelmente impulsionada pelas mudanças no nível do mar durante este período (Fazolato et al., 2017). Para *G. abaetensis*, o trabalho conduzido por Rosário et al. (2019) identificou dois agrupamentos genéticos na distribuição da espécie devido a barreiras fluviais ao longo da distribuição do grupo, o que resultou na descrição do *G. itabaianensis* a partir de informações moleculares e morfológicas. Atualmente o *T. hygomi* e *G. abaetensis* são classificadas com vulneráveis e em perigo, respectivamente, na lista de espécies ameaçadas (ICMBIO, 2022), porém *G. itabaianensis* ainda não foi avaliada.

A relação direta e restrita destes táxons no ecossistema de Restinga abre outros questionamentos do papel deste ambiente na história biogeográfica e evolutiva destes lagartos, restando buscar explorar a partir de ferramentas moleculares de maior varredura do genoma, acessar informações macroecológicas, assim como explorar diferentes abordagens morfológicas objetivando compreender melhor os padrões e processos de diversificação destes lagartos endêmicos as Restingas do nordeste do Brasil.

Para responder estas questões, esta tese foi dividida em dois capítulos, com o objetivo geral de investigar os processos de diversificação espaço-temporal dos lagartos *Glaucmastix abaetensis*, *Glaucmastix itabaianensis* e *Tropidurus hygomi* endêmicos das formações de areias brancas das Restingas do Nordeste do Brasil, através da integração de diferentes níveis de informação, nomeadamente genômico, morfológico, ecológico/ambiental e geológico. O primeiro capítulo utilizou uma abordagem evolutiva buscando responder aspectos da variação fenotípica concordantes com a divergência genéticas das populações destes lagartos assim como correlacioná-las com a variação

ambiental ao longo da distribuição. O segundo capítulo utilizou genômica populacional para compreender a história biogeográfica destes táxons nas formações das Restingas, buscando compreender como as mudanças de clima e nível do mar do Quaternário afetaram a diversificação das populações destas espécies.

Referências:

- Abreu-Jardim, T. P. F., de Lima, N. E., Jardim, L., Maciel, N. M., de Magalhães, R. F., Colli, G. R., ... & Collevatti, R. G. (2023). Neogene–Quaternary tectonic, eustatic and climatic events shaped the evolution of a South American treefrog. *Journal of Biogeography*, 50(5), 987-999.
- Angilletta Jr, M. J., Niewiarowski, P. H., & Navas, C. A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of thermal Biology*, 27(4), 249-268.
- Ansari, M. H., Cooper, S. J., Schwarz, M. P., Ebrahimi, M., Dolman, G., Reinberger, L., ... & Gardner, M. G. (2019). Plio-Pleistocene diversification and biogeographic barriers in southern Australia reflected in the phylogeography of a widespread and common lizard species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 133, 107-119.
- Araújo, M. B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J. A. F., Haywood, A. M., Valdes, P. J. & Rahbek, C. (2008). Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, 31(1), 8-15.
- Ariani, C. V., Pickles, R. S., Jordan, W. C., Lobo-Hajdu, G. & Rocha, C. F. D. (2013). Mitochondrial DNA and microsatellite loci data supporting a management plan for a critically endangered lizard from Brazil. *Conservation Genetics*, 14, 943-951.
- Baeckens, S. & Whiting, M. J. (2021). Investment in chemical signalling glands facilitates the evolution of sociality in lizards. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1945), 20202438.
- Bars-Closel, M., Kohlsdorf, T., Moen, D. S. & Wiens, J. J. (2017). Diversification rates are more strongly related to microhabitat than climate in squamate reptiles (lizards and snakes). *Evolution*, 71(9), 2243-2261.
- Berman, D. I., Bulakhova, N. A., Alfimov, A. V. & Meshcheryakova, E. N. (2016). How the most northern lizard, *Zootoca vivipara*, overwinters in Siberia. *Polar Biology*, 39, 2411–2425. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1916-z>
- Bisconti, R., Canestrelli, D., Colangelo, P. & Nascetti, G. (2011). Multiple lines of evidence for demographic and range expansion of a temperate species (*Hyla sarda*) during the last glaciation. *Molecular Ecology*, 20, 5313-5327.

Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Da Fonseca, G. A., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., ... & Rodrigues, A. S. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313(5783), 58-61.

Camargo, A., Sinervo, B., and Sites Jr, J. W. (2010). Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies. *Molecular Ecology*, 19(16), 3250-3270.

Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T. & Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323, 785–789.

Carvalho, A. L. & de Araújo, A. F. (2007). Ecomorphometric structure of Restinga da Marambaia lizard community, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24, 786-792.

Camurugi, F., Oliveira, E. F., Lima, G. S., Marques, R., Magalhães, F. M., Colli, G. R., ... & Garda, A. A. (2022). Isolation by distance and past climate resistance shaped the distribution of genealogical lineages of a neotropical lizard. *Systematics and Biodiversity*, 20(1), 1-19.

Cerqueira, R., Esteves, F.A., Lacerda, L.D. (2000). Biogeografia das restingas. Ecologia de restingas e lagoas costeiras. In: Esteves, F.A., Lacerda, L.D. (Eds.), Ecologia de restingas e lagoas costeiras, NUPEM/UFRJ. Macaé, Rio de Janeiro, Brasil, pp. 65–75.

Clobert, J., Garland, T. & Barbault, R. (1998). The evolution of demographic tactics in lizards: A test of some hypotheses concerning life history evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 11, 329–364. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1998.11030329.x>

Dias, E. J. R., Vrcibradic, D. & Rocha, C. F. D. (2005). Endoparasites Infecting Two Species of Whiptail Lizard (*Cnemidophorus abaetensis* and *C. ocellifer*; Teiidae) in a 'Restinga' Habitat of North-Eastern Brazil. *The Herpetological Journal*, 15(2), 133-137.

Dominguez, J.L., Bittencourt, A.C.D.S.P., Martin, L. (1992). Controls on Quaternary coastal evolution of the east-northeastern coast of Brazil: roles of sea-level history, trade winds and climate. *Sediment. Geol.* 80, 213–232, [http://dx.doi.org/10.1016/0037-0738\(92\)90042-P](http://dx.doi.org/10.1016/0037-0738(92)90042-P).

Dominguez, J.M.L. (2006). The coastal zone of Brazil: an overview. *J. Coast. Res.* 39, 16–20.

Edwards, D. L., Keogh, J. S. & Knowles, L. L. (2012). Effects of vicariant barriers, habitat stability, population isolation and environmental features on species divergence in the south-western Australian coastal reptile community. *Molecular Ecology*, 21(15), 3809-3822.

Espíndola, A., Ruffley, M., Smith, M. L., Carstens, B. C., Tank, D. C. & Sullivan, J. (2016). Identifying cryptic diversity with predictive phylogeography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1841), 20161529.

Evans, S. E. (2003). At the feet of the dinosaurs: The early history and radiation of lizards. *Biological Reviews*, 78, 513–551. <https://doi.org/10.1017/S1464793103006134>

Ferreira, J. H. G. (2017). Diversidade genética em *Ameivula nativo* (Squamata: Teiidae), um lagarto partenogenético ameaçado de extinção (En) nas restingas da Mata Atlântica. Dissertação de mestrado. PPG Ecologia e Evolução 75p. Repositório UNIFESP

Freedman, A. H., Thomassen, H. A., Buermann, W. & Smith, T. B. (2010). Genomic signals of diversification along ecological gradients in a tropical lizard. *Molecular ecology*, 19(17), 3773-3788.

Giugliano, L. G., de Campos Nogueira, C., Valdujo, P. H., Collevatti, R. G., & Colli, G. R. (2013). Cryptic diversity in South American Teiinae (Squamata, Teiidae) lizards. *Zoologica Scripta*, 42(5), 473-487.

Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian Forest Birds: Most species probably originated in forest refuges during dry climatic periods. *Science*, 165(3889), 131-137.

Hatano, F. H., Vrcibradic, D., Galdino, C. A. B., Cunha-Barros, M., Rocha, C. F. D. & Van Sluys, M. (2001). Thermal ecology and activity patterns of the lizard community of the restinga of Jurubatiba, Macaé, RJ. *Revista Brasileira de Biologia*, 61, 287-294.

Hewitt, G. M. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907.

Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 359(1442), 183-195.

Hewitt, G. M. (2011). Quaternary phylogeography: The roots of hybrid zones. *Genetica*, 139, 617–638.

Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K. & Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444–448.

Li, C. (2020). Biodiversity assessment based on artificial intelligence and neural network algorithms. *Microprocessors and Microsystems*, 79, 103321

McLachlan, A. (1991). Ecology of coastal dune fauna. *J. Arid Environ.* 21, 229–243

network algorithms. *Microprocessors and Microsystems*, 79, 103321.

Losos, J. B. (2009). Lizards in an evolutionary tree: Ecology and adaptive radiation of Anoles. Berkeley: University of California Press.

Losos, J. B., Jackman, T. R., Larson, A., Queiroz, K. & Rodriguez-Schettino, L. (1998). Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science*, 279, 2115–2118. <https://doi.org/10.1126/science.279.5359.2115>

Maia-Carneiro, T., Dorigo, T. A. & Rocha, C. F. D. (2012). Influences of seasonality, thermal environment and wind intensity on the thermal ecology of Brazilian sand lizards in a restinga remnant. *South American Journal of Herpetology*, 7(3), 241-251.

Maia-Carneiro, T., & Navas, C. A. (2021). Ecological constraints to match field and preferred temperatures in lizards *Tropidurus catalanensis* (Squamata; Tropiduridae). *Journal of Thermal Biology*, 98, 102903.

Meiri, S. (2018). Traits of lizards of the world: Variation around a successful evolutionary design. *Global ecology and biogeography*, 27(10), 1168-1172.

Meiri, S., Brown, J. H. & Sibly, R. M. (2012). The ecology of lizard reproductive output. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 592–602. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00700.x>

Menezes, V. A., Amaral, V. C., Sluys, M. V. & Rocha, C. F. D. (2006). Diet and foraging of the endemic lizard *Cnemidophorus littoralis* (Squamata, Teiidae) in the restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ. *Brazilian Journal of Biology*, 66, 803-807.

Mesquita, D. O., Costa, G. C., Colli, G. R., Costa, T. B., Shepard, D. B., Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2016). Life-history patterns of lizards of the world. *The American Naturalist*, 187, 689–705. <https://doi.org/10.1086/686055>

Mezzasalma, M., Guarino, F. M. & Odierna, G. (2021). Lizards as model organisms of sex chromosome evolution: What we really know from a systematic distribution of available data?. *Genes*, 12(9), 1341.

Miller, E. C., Hayashi, K. T., Song, D. & Wiens, J. J. (2018). Explaining the ocean's richest biodiversity hotspot and global patterns of fish diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20181314

Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M. & Gascon, C. (2011). Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In *Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas* (pp. 3-22). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J. & Smith, T. B. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual review of ecology and systematics*, 31(1), 533-563.

Moura, M. R., & Jetz, W. (2021). Shortfalls and opportunities in terrestrial vertebrate species discovery. *Nature Ecology & Evolution*, 5(5), 631-639.

Muñoz-Mendoza, C., D'Elia, G., Panzera, A., Villalobos-Leiva, A., Sites Jr, J. W. & Victoriano, P. F. (2017). Geography and past climate changes have shaped the evolution of a widespread lizard from the Chilean hotspot. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 116, 157-171.

Muñoz, M. M., Frishkoff, L. O., Pruett, J. & Mahler, D. L. (2023). Evolution of a Model System: New Insights from the Study of Anolis Lizards. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, V.54. 54, 475-503

Novosolov, M., Rodda, G. H., North, A. C., Butchart, S. H. M., Tallowin, O. J. S., Gainsbury, A. M. & Meiri, S. (2017). Population density– range size relationship revisited. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 1088–1097. <https://doi.org/10.1111/geb.12617>

Oliveira, B. F., Machac, A., Costa, G. C., Brooks, T. M., Davidson, A. D., Rondinini, C. & Graham, C. H. (2016). Species and functional diversity accumulate differently in mammals. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 1119–1130

Oulas, A., Pavloudi, C., Polymenakou, P., Pavlopoulos, G. A., Papanikolaou, N., Kotoulas, G., ... & Iliopoulos, L. (2015). Metagenomics: tools and insights for analyzing next-generation sequencing data derived from biodiversity studies. *Bioinformatics and biology insights*, 9, BBI-S12462.

Pennington, R. T., Prado, D. E. & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27, 261–273.

Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P., Fernandez-Manjarrés, J. F., ... & Walpole, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, 330(6010), 1496-1501.

Perez, R. & Borges-Martins, M. (2019). Integrative taxonomy of small worm lizards from Southern South America, with description of three new species (Amphisbaenia: Amphisbaenidae). *Zoologischer Anzeiger*, 283, 124-141.

Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 53–74.

Pianka, E. R. & Vitt, L. J. (2003). Lizards: Windows to the evolution of diversity. Berkeley: University of California Press.

Pianka, E. R., Vitt, L. J., Pelegrin, N., Fitzgerald, D. B. & Winemiller, K. O. (2017). Toward a periodic table of niches, or exploring the lizard niche hypervolume. *The American Naturalist*, 190, 601–616. <https://doi.org/10.1086/693781>

Pincheira-Donoso, D., Bauer, A. M., Meiri, S. & Uetz, P. (2013). Global taxonomic diversity of living reptiles. *PloS one*, 8(3), e59741.

Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1), 53-74.

Pio Caetano Machado, L., de Oliveira Caetano, G. H., Lacerda Cavalcante, V. H., B. Miles, D., & Rinaldi Colli, G. (2023). Climate change shrinks environmental suitability for a viviparous Neotropical skink. *Conservation Science and Practice*, 5(4), e12895.

Pompanon, F. & Samadi, S. (2015). Next generation sequencing for characterizing biodiversity: promises and challenges. *Genetica*, 143(2), 133-138.

Pough FH, Andrews RM, Cadle JE, Crump ML, Savitzky AH, et al.. (2004) Herpetology. New Jersey: Pearson, Prentice Hall.

Prado, D. E. & Gibbs, P. E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 902–927.

Prates, I., Xue, A. T., Brown, J. L., Alvarado-Serrano, D. F., Rodrigues, M. T., Hickerson, M. J. & Carnaval, A. C. (2016). Inferring responses to climate dynamics from historical demography in neotropical forest lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(29), 7978-7985.

Ramírez-Barahona, S. & Eguiarte, L. E. (2013). The role of glacial cycles in promoting genetic diversity in the Neotropics: The case of cloud forests during the Last Glacial Maximum. *Ecology and Evolution*, 3, 725–738.

Rocha, C. F. D. (2008). Body size, female reproduction and sexual dimorphism in the lizard *Ameiva ameiva* (Teiidae) in a restinga of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25, 370-372.

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.

Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., Allison, A., Bauer, A., Bernard, R., ... Meiri, S. (2017). The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1677. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0332-2>

Rull, V. (2011). Origins of biodiversity. *Science*, 331, 398–399.

Rull, V. (2008). Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular ecology*, 17(11), 2722-2729.

Sala, O. E., Stuart Chapin, F. I. I., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.

Salvi, D., Schembri, P. J., Sciberras, A. & Harris, D. J. (2014). Evolutionary history of the Maltese wall lizard *Podarcis filfolensis*: Insights on the ‘Expansion–Contraction’ model of Pleistocene biogeography. *Molecular Ecology*, 23, 1167–1187. <https://doi.org/10.1111/mec.12668>

Santos, M. G., Nogueira, C., Giugliano, L. G. & Colli, G. R. (2014). Landscape evolution and phylogeography of *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae), an endemic lizard of the Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography*, 41(8), 1506-1519.

Santos, M. V. D., Prudente, A. L., Rodrigues, M. T., & Sturaro, M. J. (2022). The Role of Vicariance and Paleoclimatic Shifts in the Diversification of *Uranoscodon superciliosus* (Squamata, Tropicuridae) of the Amazonian Floodplains. *Evolutionary Biology*, 49, 449-463.

Scheffers, B. R., Joppa, L. N., Pimm, S. L. & Laurance, W. F. (2012). What we know and don't know about Earth's missing biodiversity. *Trends in ecology & evolution*, 27(9), 501-510.

Sharma, R., Patil, C., Majeed, J., Kumar, S. & Aggarwal, G. (2022). Next-generation sequencing in the biodiversity conservation of endangered medicinal plants. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(49), 73795-73808.

Silva, G. A. R., Antonelli, A., Lendel, A., Moraes, E. D. M. & Manfrin, M. H. (2018). The impact of early Quaternary climate change on the diversification and population dynamics of a South American cactus species. *Journal of Biogeography*, 45(1), 76-88.

Silva, G. A. R., Antonelli, A., Lendel, A., Moraes, E. D. M. & Manfrin, M. H. (2018). The impact of early Quaternary climate change on the diversification and population dynamics of a South American cactus species. *Journal of Biogeography*, 45(1), 76-88.

Silvestro, D. Gorla, S., Sterner, T. & Antonelli, A. (2022). Improving biodiversity protection through artificial intelligence. *Nature sustainability*, 5(5), 415-424.

Skeels, A. & Cardillo, M. (2017). Environmental niche conservatism explains the accumulation of species richness in Mediterranean-hotspot plant genera. *Evolution*, 71, 582–594.

Skeels, A., Esquerré, D. & Cardillo, M. (2020). Alternative pathways to diversity across ecologically distinct lizard radiations. *Global Ecology and Biogeography*, 29(3), 454-469.

Smith, K. L., Harmon, L. J., Shoo, L. P. & Melville, J. (2011). Evidence of constrained phenotypic evolution in a cryptic species complex of agamid lizards. *Evolution*, 65(4), 976-992.

Suguio, K., & Martin, L. (1990). Geomorfologia das restingas. In . São Paulo: Academia de Ciencias do Estado de Sao Paulo. Recuperado de <https://repositorio.usp.br/directbitstream/fb794768-2ab9-4880-860e-79d96f3ab38b/0809333.pdf>

Suguio, K. (2017). Geologia do Quaternário e mudanças ambientais. Oficina de textos. São Paulo: Paulo's Comunicação e Artes Gráficas. 366p. ISBN: 978-85-7975-000-7

Sumida, S.S.; Martin, K.L.M. (1997). Amniote origins. Completing the transition to land. San Diego: Academic Press.

Trontelj, P. & Fišer, C. (2009). Perspectives: cryptic species diversity should not be trivialised. *Systematics and biodiversity*, 7(1), 1-3.

Turchetto-Zolet, A. C., Pinheiro, F., Salgueiro, F. & Palma-Silva, C. (2013). Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology*, 22, 1193–1213.

Uetz, P., Freed, P, Aguilar, R., Reyes, F., Kudara, J. & Hošek, J. (eds.) (2023) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed [November 15, 2023]

Vanzolini, P. E. & Gomes, N. (1979). On *Tropidurus hygomi*: redescription, ecological notes, distribution and history (Sauria, Iguanidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 32(21), 243-259.

Vera-Escalona, I., D'Elia, G., Gouin, N., Fontanella, F. M., Munoz-Mendoza, C., Sites Jr, J. W. & Victoriano, P. F. (2012). Lizards on ice: evidence for multiple refugia in *Liolaemus pictus* (Liolaemidae) during the Last Glacial Maximum in the Southern Andean Beech Forests. *PLoS one*, 7(11), e48358.

Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102, 7877–7881. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501104102>

Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.

Webb, T. III. & Bartlein, P. J. (1992). Global changes during the last 3 million years: Climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, 141–173.

Weber, M., Teeling, H., Huang, S., Waldmann, J., Kassabgy, M., Fuchs, B. M., ... & Glöckner, F. O. (2011). Practical application of self-organizing maps to interrelate biodiversity and functional data in NGS-based metagenomics. *The ISME journal*, 5(5), 918–928.

Werneck, F. P. (2011). The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 30, 1630–1648.

Wieczorek, J., Bloom, D., Guralnick, R., Blum, S., Döring, M., Giovanni, R., ... & Vieglais, D. (2012). Darwin Core: an evolving community-developed biodiversity data standard. *PloS one*, 7(1), e29715.

Wilson, E. O. (2000). A global biodiversity map. *Science*, 289(5488), 2279–2279.

Worm, B. & Tittensor, D. P. (2018). *A theory of global biodiversity (MPB-60)*. Princeton University Press.

Zachos, J. C., Dickens, G. R. & Zeebe, R. E. (2008). An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451, 279–283.

Zheng, Y. & Wiens, J. J. (2016). Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 537–547. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.009>



Capítulo 1

Título: *Untangling the morphological and genetic variation of two endemic lizards from the coastal sand dunes of northeastern Brazil*

Autores: Cecil Fazolato, Silvia Barreto, Marcelo Felgueiras Napoli, Fernando Sequeira e Henrique Batalha-Filho

Artigo em revisão no periódico *Amphibia-Reptilia* (ISSN on-line: 1568-5381).

Untangling the morphological and genetic variation of two endemic lizards from the coastal sand dunes of northeastern Brazil

Cecil Fazolato^{1,*}, Silvia Barreto², Marcelo Felgueiras Napoli¹, Fernando Sequeira³ e Henrique Batalha-Filho¹

¹-Universidade Federal da Bahia, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução, Instituto de Biologia, Rua Barão de Jeremoabo, s/n, 40170-115, Ondina, Salvador, Bahia, Brazil

²-Centre for Advanced Studies of Biodiversity – CEABIO, Guamá Science Park, Lot 11, Avenida Perimetral da Ciência Km 01, 66075-750, Guamá, Belém, Pará, Brazil

³-CIBIO/InBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos da Universidade do Porto, Instituto de Ciências Agrárias de Vairão, Vairão, Portugal

*Corresponding author; e-mail: fazolato.cp@gmail.com

Type of manuscript: Article

Total number of words: 6546

Abstract

Studies in the Neotropical region consistently highlight high levels of endemism and biodiversity. However, challenges persist, particularly in uncovering the cryptic diversity among species. Various approaches are needed to address this, including morphological methods and access to genetic and environmental data. This study focused on genetic and morphological variation in three endemic, sympatric lizard species: *Tropidurus hygomi*, *Glaucmastix abaetensis*, and *Glaucmastix itabaianensis* in the coastal sand dunes of northeastern Brazil. These lizards are confined to sandy Pleistocene-formed environments with limited distribution. While earlier research revealed substantial genetic diversity, gaps remained in distribution sampling, morphological data, and understanding the correlation between this variation and environmental factors. We aimed to identify genetic clusters to assess the alignment of phenotypic differences with these clusters and explore potential relationships between climatic and geographical factors and morphometric variations. We utilized mtDNA data to assess population clusters. Geometric and linear morphometrics were employed to analyze morphological data, which was then correlated with climatic information. Results unveiled genetic and

morphological variations signifying the presence of cryptic diversity. Our analyses also highlighted the influence of geography and climate on morphometric variations. These findings underscore hidden diversity and a complex evolutionary history within the confined Pleistocene sand dunes. Further genomic analyses could contribute to comprehending these patterns and enhancing the conservation strategies for these endangered species.

Keywords: Cryptic diversity, geometric morphometrics, Restinga, Squamata

1. Introduction

The Neotropical region encompasses an astonishing level of biodiversity and endemism that resulted from a mosaic of evolutionary histories with complex ecological and evolutionary processes (Antonelli and Sanmartín, 2011; Rull and Carnaval, 2020). Despite increased research efforts in recent decades, there are still important shortfalls in Neotropical biodiversity knowledge, particularly regarding species limits (Linnean shortfall) and evolutionary relationships (Darwinian shortfall) among morphologically indistinguishable species (Diniz-Filho et al., 2013; Hortal et al., 2015). An increased number of newly described species that were previously misclassified as a single species due to their morphological similarity (cryptic species) appear to comprise a significant fraction of biodiversity (Bickford et al., 2007; Pfenninger and Schwenk, 2007; Oliver et al., 2009; Struck et al., 2018a; 2018b). The frequency of cryptic species detected as a by-product of molecular studies using broader geographic sampling has given rise to the notion that the traditional morphospecies concept alone does not suffice for species delimitation. Some authors have hypothesized that the lack of morphological traits or other traditional diagnostic criteria is due to the fact that most cryptic species are the result of divergence events that occurred too recently for significant morphological differences to accumulate (e.g., Winker, 2005; Egea et al., 2016, but see review in Struck et al., 2018a). However, this hypothesis is unable to explain the existence of relatively old cryptic species or distantly related species (e.g., Olave et al., 2017; Singhal et al., 2018), in which the lack of a parallel buildup of genetic and phenotypic differentiation, as would be expected if speciation was always accompanied by morphological evolution, was probably caused by morphological stasis (through stabilizing selection, ecological niche conservatism or biological constraints) or morphological convergence (e.g. Bickford et al., 2007; Lavoué et al., 2011; Fiser et al., 2018).

Despite the increasing importance of molecular methods in discovering new cryptic species (Bickford et al., 2007), advances in morphological quantitative methodologies, including geometric morphometrics, along with robust statistical procedures (Adams et al., 2004; Lawing and Polly, 2010), has enabled the detection of subtle and/or statistically morphological differences that were previously impossible to identify simply by eye (e.g., Baylac et al., 2003). In many cases, the subtle differences were congruent with the patterns of genetic differentiation, corroborating the view that variations that defy the human eye may be hidden within morphologically similar species (Zúniga-Reinoso and Benítez, 2015). This is owing, in part, to the more recent trend toward *a posteriori* morphological analysis in molecularly defined lineages or candidate species (e.g., Arntzen et al., 2007; Kaliontzopoulou et al., 2012) under the paradigm of integrative taxonomy (Padial et al., 2010). In this context, the squamate reptiles are among the most interesting vertebrate groups. It is the most diverse clade of terrestrial vertebrates with more than 11,500 described species, of which lizards comprise more than 7,300 species (Uetz and Hošek, 2018; <http://reptile-database.org/>). The number of species in this group has significantly increased in the last decade, with more than 2,400 newly described species in the period (<http://reptile-database.org/>). It is worth noting that the continuous increase in the number of species through the past years indicates a higher degree of hidden diversity when compared to other vertebrate groups (Pérez-Ponce de León and Poulin, 2016).

Among squamate reptiles, the Tropiduridae and Teiidae families comprise highly diversified groups in the Neotropical region (Harvey et al., 2012). Within Tropiduridae, the genus *Tropidurus* stands as one of the most extensively studied lizard groups in terms of ecology, systematic biogeography, and conservation (Harvey and Gutberlet, 2000; Frost et al., 2001; Carvalho, 2013). Nonetheless, there are many taxonomic and phylogenetic shortfalls to be explored in this genus due to the presence of unrecognized species complexes with considerable cryptic diversity (Rodrigues, 1987; Frost et al., 2001; Werneck et al., 2015; Matos et al., 2016; Carvalho et al., 2016; Domingos et al., 2017). In line, within Teiidae there are numerous examples of cryptic diversity across species distributions (Giugliano et al., 2013; Murphy et al., 2016; Arias et al., 2018).

Herein, we explore the genetic and morphological variation of the sympatric lizards *Tropidurus hygomi*, *Glaucmastix abaetensis* and *Glaucmastix itabaianensis* from Tropiduridae and Teiidae families, respectively. These lizards are endemic to coastal sandy ecosystems known as “restingas” along the northeastern coast of Brazil, in

the states of Bahia and Sergipe in the interfluvial region between Paraguaçu and São Francisco rivers (Rodrigues, 1987; Fazolato et al., 2017; Rosário et al., 2019). The “restingas” are composed of sandy dunes habitats associated with the Atlantic Forest (Larcerda et al., 1993). Recent phylogeographic studies on these species have revealed hidden genetic diversity with divergent clusters. Fazolato et al. (2017) conducted a phylogeographic study of *T. hygomi*, which uncovered the presence of five well-supported mitochondrial clusters in the species range. Genetic divergence between these clusters ranged from 1.5 to 9.8% based on mtDNA gene cytb. The diversification took place in the Pleistocene and might be driven by sea-level changes during this period (Fazolato et al., 2017). Nevertheless, morphological variation between these clusters was not yet explored. In the same way, Rosário et al. (2019) identified two genetic clusters in the range of *G. abaetensis*. These clusters exhibited 9.1 and 10.1% of genetic divergence based on cytb and ND4 mtDNA genes, respectively, and the split between them was dated in the early Pleistocene (Rosário et al., 2019). In addition, the northern cluster of *G. abaetensis* was proposed as new species, *G. itabaianensis*, also based on morphological diagnosis (higher number of femoral pores, difference in scales and a yellowish tail) from its sister species (Rosário et al., 2019). However, for both *T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis* there is still gaps in geographic distribution that need to be sampled and analyzed. Also, the geometric morphometrics was not applied to unravel the phenotypic variation in these taxa. Finally, considering that *T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis* are sympatric of a small sandy region in the coastal sandbanks of Bahia and Sergipe states in Brazil, it is expected that similar ecological, and evolutionary processes would have shape their patterns of diversification.

In this study, we examined the genetic and morphological variation of sympatric sand dune lizards *T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis* in order to infer whether previous observed genetic divergence can be corroborated by morphological differences by using linear and geometric morphometric approaches. To shed light on this, we addressed the following questions: (i) How many genetically distinct clusters exist along the geographical distribution of studied species? (ii) Is the phenotypic variation concordant with genetic clusters? (iii) Are there genetic/morphometric clusters that could be considered candidate species? (iv) Is there relationship between climatic variation, geographic distance, and morphometric differences among populations? Yet, as *T. hygomi* and *G. abaetensis* are considered vulnerable and endangered (ICMBIO, 2018), this is of utmost importance for conservation planning because the potential new

species/lineages in already endangered nominal species may require different conservation strategies.

2. Material and Methods

2.1. Sampling

We sampled 100 individuals of *Tropidurus hygomi*, 44 individuals of *Glaucmastix abaetensis* and 36 individuals of *G. itabaianensis* from 12 localities along the species' ranges (Fig. 1; Table S1). The sampling included four new localities for both *T. hygomi* and *G. abaetensis*. Individuals were sampled by active visual search with the capture of individuals for obtaining morphological data and collection of autotomized tail muscle tissue for genetic analysis. Specimens were collected under authorization from the Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMBio; license 71281-4) and deposited in the Natural History Museum of the Federal University of Bahia. Additionally, we gathered 29 individuals of *T. hygomi* from the Herpetological Collection of the Centre for Ecology and Conservation (CHECOA) at the Catholic University of Salvador (UCSal) to obtain morphometric data (Table S1).

In the subsequent analyses, the sister species *G. abaetensis* and *G. itabaianensis* (hereafter referred to as *G. abaetensis/itabaianensis*) were treated as a single group because the magnitude of genetic differentiation between these two species of *Glaucmastix* (Rosario *et al.*, 2019) is similar to the genetic differentiation among genetic clusters of *T. hygomi* (Fazolato *et al.*, 2017).

2.2. Determination of genetic clusters

To infer intraspecific genetic clusters in each group of lizards, we used mitochondrial cytochrome b (cytb) gene sequences deposited in GenBank from the studies of Fazolato *et al.* (2017) and Rosário *et al.* (2019) for *T. hygomi* (72 sequences) and *G. abaetensis/itabaianensis* (32 sequences), respectively. We also generated additional cytb sequences for 37 samples (Tail muscle: 14 of *T. hygomi* and 24 of *G. abaetensis/itabaianensis*) from new localities, resulting in a total of 86 *T. hygomi* sequences from 14 localities and 56 *G. abaetensis/itabaianensis* sequences from 11 localities (Fig. 01; Table S1). Total DNA was extracted using the Wizard Genomic DNA Purification Kit (Promega, Madison, WI, USA). The PCR protocol for cytb followed Fazolato *et al.* (2017) and Rosário *et al.* (2019). The PCR products were purified using precipitation in 20% polyethylene glycol (PEG) (Sambrook *et al.*, 1989) and sequenced

using the BigDyeTerminator 3.1 Cycle Sequencing Ready Reaction kit (Applied Biosystems). The sequences were read in an automatic sequencer ABI 3500 XL Genetic Analyser (Applied Biosystems) at the Fundação Gonalo Muniz (FIOCRUZ-Bahia). The electropherograms were analyzed, and the contigs were obtained using the software Geneious 6.1.8 (Kearse *et al.*, 2012). Then, the sequences were aligned using the Muscle method in the MEGA 11 (Tamura *et al.*, 2021).

We inferred the phylogenetic relationships among populations of each taxon using a Bayesian inference with BEAST 1.10.4 (Suchard *et al.*, 2018) at the CIPRES Science Gateway (Miller *et al.*, 2011). The best fitted substitution model (GTR + G for *T. hygomi* and HKY + I for *G. abaetensis/itabaianensis*) was selected using MrModeltest 2.2 (Nylander, 2004) based on the Akaike Information Criterion (AIC) in conjunction with PAUP* (Swofford 1998). We used *T. semitaeniatus* (GenBank accession number: KU245059) and *Kentropyx altamazonica* (GenBank accession number: MH628430) as outgroups for *T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis*, respectively. We performed two independent Bayesian runs with 100 million of generations of Markov chain Monte Carlo (MCMC) each. We used the Birth-death process as tree prior. The first ten million generations were discarded as burn-in, after which trees were sampled every 10000 generations. Chain convergence (effective sample size — ESS values > 200) was checked using the likelihood plots for each run with Tracer 1.6 (<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>). We used logCombiner to concatenate independent runs and TreeAnnotator to generate the consensus tree. The resulting consensus trees were visualized in Figtree 1.4.4 (<https://github.com/rambaut/figtree/>).

We used RhierBAPS package (Tonkin-Hill *et al.*, 2018) in R 4.2.0 (R Core Team, 2021) to infer the number of population clusters without prior information of the sampling location. We ran the analyses testing the number of populations (k) varying between 1 and 10. The analyses were repeated five times to verify convergence among the different runs. Finally, we obtained the pairwise distance (uncorrected p-distance) between inferred clusters using Mega 11 (Tamura *et al.*, 2021).

2.3. Morphometric analyses

We used traditional linear morphology to measure limbs, body, and head. We employed geometric morphometrics to obtain a more detailed analysis of head shape. For each dataset, individuals were analyzed and compared separately according to sex (confirmed by checking the hemipenes), considering only adult individuals (minimal 40

mm; Vanzolini and Gomes, 1979; Aun and Martori, 1996). A total of 129 individuals of *T. hygomi* from 11 localities (51 males and 78 females), 44 individuals of *G. abaetensis* (24 males and 20 females) from five localities, and 36 individuals of *G. itabaianensis* (18 males and 18 females) from four localities were measured (Table S1). The sample size comprised individuals who were gathered for inclusion in the collection, as well as individuals who were subsequently released following measurements.

For traditional linear morphometrics, 19 measurements were obtained, encompassing the body, legs, arms and head, following Esquerré *et al.* (2019) (Table S2). The measurements were taken using a universal mechanical caliper with a resolution of 0.05 mm. Measurements were taken on the animals' left side to standardize the measurement data acquisition. For the geometric morphometrics, we analyzed the dorsal and lateral views of the right side of the head of adult individuals based on images captured using a DSLR EOS Rebel T7 digital camera (24.1 megapixels), with a metric scale as a reference. The images were initially saved in RAW format for image manipulation and enhancement. Then, for measurement purposes, the images were converted from RAW to JPG format and finally to the TPS format using the tpsUtil program version 2.16 (Rohlf, 2010a). For *T. hygomi*, 12 landmarks plus three semilandmarks were defined in the dorsal region, and eight landmarks plus four semilandmarks were defined in the lateral region (Fig. 04). For *G. abaetensis/itabaianensis*, nine landmarks plus eight semilandmarks were defined in the dorsal region, and seven landmarks plus three semilandmarks were defined in the lateral region (Fig. 03). These anatomical landmarks/semilandmarks were digitized using the tpsDig2 program version 2.16 (Rohlf, 2010b). After marking the points, they were analyzed using Procrustes superimposition in the MorphoJ software version 2.0 (Klingenberg, 2011).

2.4. Climate data and geographical distances

Climate data were obtained to explore the relationship between climate heterogeneity and morphological variation. We obtained five climate variables from the Worldclim v. 2.1 database (<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>; Fick and Hijmans, 2017): annual mean temperature, annual mean precipitation, solar radiation, water vapor pressure and wind speed. These variables were selected to capture climate-related information specific to the restinga habitat, which may influence the presence of these animals based on their physiology (thermal regulation and foraging) (Vitt and

Caldwell, 2013). Climate data for each sampled location was extracted using the “extract” function from the *rgdal* R-package (Bivand *et al.*, 2023). We used the latitude as a measure of geographical distance between sampling localities, as the study area spans a continuous sandy strip along the northern coast of the Bahia and Sergipe states, Brazil. To assess the presence of multicollinearity among the climatic variables and geographic distance, we employed the variance inflation factor (VIF) in the *CAR* package (Fox, 2019). Values of VIF greater than 10 indicate strong multicollinearity (Sály *et al.*, 2011; Chen and Yao, 2016). Therefore, we selected predictor variables with VIF values lower than 10, which comprised three climatic variables: annual mean temperature, solar radiation, and wind speed.

2.5. Data Analyses

For the statistical analyses, the measured data for linear and geometric morphometrics were analyzed separately, considering the distinct characteristics of each approach. We seek morphological differences that reflect mtDNA genetic clusters (Fig. 1) using discriminant analyses and PERMANOVA.

The Linear Discriminant Analysis (LDA) was employed as a semi-supervised (exploratory) approach; therefore, underlying assumptions inherent to hypothesis testing and classification are not mandatory for a while. The eigenvectors and associated eigenvalues were obtained from a variance-covariance matrix, and the canonical scores (objects’ classes) were projected into the reduced space of the significant canonical axes (Wilk’s criterion, after Bonferroni correction) to permit the result’s visual inspection. The LDA was performed using the “*lda()*” function from the *Mass* R-package (Venables and Ripley, 2002).

In the next step, we evaluated morphological differences between genetic clusters (H_0 , no difference between population centroids) using the Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). The PERMANOVA was performed because assumptions of within-group multivariate normality (based on the Henze-Zirkler statistics test and chi-square Q-Q plot) and equality of within-group variance-covariance matrices (Box’s M test) were not met. The PERMANOVA was performed using as data source the individual canonical scores resulting from the significant canonical axes from the LDA, the Euclidean distance as a distance measure, and pairwise post hoc comparisons between all pairs of groups using the α -level of 0.05 adjusted with the Sequential Bonferroni correction. The multivariate normality test was performed with the *MVN* Package

(Korkmaz et al. 2014), and the equality of within-group variance-covariance matrices and the PERMANOVA using the PAST software v.4.12 (Hammer et al., 2001).

The reliability classification measurement of each object (specimens) to their prior classes (genetic clusters) was measured using another supervised statistical learning method, the Flexible Discriminant Analysis (FDA). As explained above, assumptions of multivariate normality and equality of variance-covariance matrices were not met. These violations avoid using the LDA or the QDA (quadratic discriminant analysis) for classification purposes (classification functions). The FDA uses non-linear combinations of predictors, which permits to model multivariate non-normality or non-linear relationships among variables within each group (Hastie et al., 1994). We considered the following criterion for using accuracy as an indicator of the model quality (modified from the AUC criterion proposed by Hosmer et al (2013): accuracy = 0.5, no better than chance [model rejection]; $0.5 < \text{accuracy} < 0.7$, poor [model rejection]; $0.7 \leq \text{accuracy} < 0.8$, acceptable; $0.8 \leq \text{accuracy} < 0.9$, excellent; and $\text{accuracy} \geq 0.9$, outstanding. We performed the FDA using the “fda()” function from the ‘mda’ R-package (Hastie, 2017).

Finally, we assessed the relationship between morphometric variation and predictors of environmental variation and geographic distance among populations of *T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis* using the Distance-based Redundancy Analysis (dbRDA). We obtained an Euclidean distance matrix based on individual’s morphometric data (linear and geometric), which was used as the response variable. The predictor variables were climate (climate variables: annual mean temperature, solar radiation and wind speed) and geographic data (latitude). We used “capscale()” function in the Vegan package (Oksanen, 2017), allowing for the identification of joint significance (model) and isolated relationships between the response variable and predictors. Variance partition for each predictor was assessed with “varpart()” function in Vegan package.

3. Results

3.1. Inferring genetic clusters

We obtained alignments of cytb with 613 bp for *T. hygomi* (N=82) and *G. abaetensis/itabaianensis* (N=54), which exhibited 117 and 94 variable sites, respectively. The Bayesian phylogenetic tree of *G. abaetensis/itabaianensis* showed that all individuals assigned to *G. itabaianensis* form a clade with high posterior probability ($PP \geq 95\%$), while individuals of *G. abaetensis* appear subdivided in additional two clades with high support (Fig. 1). This result is overall concordant with the three distinct population

clusters identified by Bayesian clustering analysis: (i) cluster 1 that includes samples of *G. abaetensis* from Parque das Dunas, Arembepe and Guarajuba, (ii) cluster 2 with individuals of *G. abaetensis* from Praia do Forte, Massarandupio and Baixio, and (iii) cluster 3 that corresponds to *G. itabaianensis* with samples from Costa Azul, PARNA Itabaiana, RPPN Caju, Pirambu and Pacatuba. Genetic divergence between these clusters ranges from 3.97% to 9.27% (Fig. 1; Table S4).

For *T. hygomi*, the Bayesian inference tree and Bayesian clustering analyses were roughly concordant in recovering a population subdivision in five clusters (Fig. 1): (i) cluster 1 with individuals from Parque das Dunas, (ii) cluster 2 that includes samples from Arembepe, Guarajuba, Praia do Forte and RPPN Caju, (iii) cluster 3 with individuals from Massarandupió and Baixio, (iv) cluster 4 including samples from Barra do Itariri and Costa Azul, and (v) cluster 5 that encompasses individuals from PARNA Itabaiana, Pirambú and Pacatuba. These clusters exhibited between 1.53% to 9.76% of genetic divergence (Table S4).

3.2. Morphology and genetic lineages

The null hypothesis of the absence of morphometric distinctiveness between genetic clusters within each species was rejected ($p < 0.001$) for both *G. abaetensis/itabaianensis* and *T. hygomi* based on the PERMANOVA analyses for both linear and geometric morphometrics (Table 01). All pairwise post hoc comparisons between pairs of clusters revealed significant differences after the Sequential Bonferroni correction (Table S7).

3.2.1. Linear morphometrics

The visual inspection of LDA for *G. abaetensis/itabaianensis*, when using linear morphological measurements accounting for sex, revealed a discrimination between the genetic clusters identified by the Bayesian topology and RhierBAPS (Figs. 01-02). Considering males and females separately, the projections of the canonical scores in the reduced space of the first two axes explained 100% of the total variation. All inferred genetic clusters were almost entirely discriminated from each other in both projections. The exceptions were a single male specimen from cluster 3, which overlaid within the morphometric space of cluster 2, and a single female specimen from cluster 2, which overlaid within the morphometric space of cluster 3, respectively. The classification reliability of specimens to their prior classes (genetic clusters as inferred by Bayesian

analysis), measured with the Flexible Discriminant Analysis (FDA), resulted in an accuracy of 93% for males and 79% for females (Table S5).

For *T. hygomi*, LDA analysis showed relatively low discrimination between genetic clusters for both male and female datasets compared to *G. abaetensis/itabaianensis*. The projections of the canonical scores in the reduced space of the first two axes explained 80% and 73% of the total variation, respectively, and denoted different discrimination degrees between genetic clusters of *T. hygomi* (Fig. 2). In the males' projection, we highlight the more extensive overlap between clusters 3 and 4, centrally distributed clusters in the species' geographic range, and the better discrimination between clusters 1, 2, and 5. In the females' projection, cluster 4 was discriminated from clusters 2 and 5 along the first canonical axis, while clusters 2, 3, and 5 were partially overlaid within the reduced canonical space (Fig.2). The classification reliability of specimens to their prior classes (genetic clusters) measured with the Flexible Discriminant Analysis (FDA) resulted in an accuracy of 86% for males and 83% for females (Table S5), indicating excellent reliabilities for both male and female classification results.

3.2.2. Geometric morphometrics

Results from LDA using landmarks to seek head shape differences in each species between genetic clusters revealed high levels of discrimination (Figs. 1, 3 and 4). Considering only males of *G. abaetensis/itabaianensis*, the projections of the canonical scores in the reduced space of the first two axes, separately for the dorsal and lateral profiles of the head, explained 100% of the total variation. In the dorsal head shape projection, clusters 1 and 2 (*G. abaetensis*) were entirely discriminated from cluster 03 (*G. itabaianensis*) along the first canonical axis, and the former two were fully discriminated from each other along the second axis (Fig. 03). The lateral region of the males' head got worse discrimination between lineages than the dorsal head shape, but still having cluster 1 (*G. abaetensis*) fully discriminated from clusters 2 (*G. abaetensis*) and 3 (*G. itabaianensis*), and the latter two groups almost entirely discriminated from each other within the shape space (Fig. 03). In females, the projections of the canonical scores in the reduced space of the first two axes explained 97% (dorsal head shape) and 100% (lateral head shape) of the total variation. In the dorsal head shape projection, the three clusters were entirely discriminated along the first canonical axis, and cluster 1 (*G. abaetensis*) and 3 (*G. itabaianensis*) were also fully discriminated from each other along

the second axis (Fig. 03). For the lateral region of the females' head, the LDA revealed a more subtle separation among clusters, with a slight overlap between them (Fig. 03). The classification reliability of specimens to their prior classes (genetic clusters) measured with the Flexible Discriminant Analysis (FDA) resulted in an accuracy of 100% for both males and females (for dorsal and lateral head shapes), indicating outstanding reliabilities for the classification results (Table S3).

In the *T. hygomi* males, for the dorsal head shape, the projections of the canonical scores in the reduced space of the first two axes (73% of the total variation) revealed full discrimination of clusters 1 and 5, with different discrimination degrees between clusters 2, 3, and 4 (Fig. 04). For the lateral head shape, the first canonical axis (55.2%) led to the full discrimination of cluster 1; along the second axis (20.9%), clusters 3 and 4 were discriminated from each other but overlapped with clusters 2 and 5 (Fig. 04). In females, the dorsal head shape exhibited a considerable overlap between lineages, but clusters 04 and 05 were almost discriminated from each other along the first axis. In contrast, the lateral head shape discriminates cluster 1 from all other lineages along the second axis, and cluster 5 was partially discriminated from clusters 2 to 4 along the first axis (Fig. 04). The classification reliability of specimens to their prior classes (genetic clusters) measured with the Flexible Discriminant Analysis (FDA) resulted in an accuracy of 93% for males (both dorsal and lateral head shapes) and 79% for females (both dorsal and lateral head shapes), indicating an outstanding reliability for males' classification result and an acceptable accuracy for females' classification result (Table S6).

3.3. Relationship between morphology, climate, and geographic distances

In *G. abaetensis/itabaianensis*, dbRDA showed a significant relationship between linear morphometrics and solar radiation ($p = 0.003$) for males, which explained 3.2% of variation. We did not find significant values for the relationships between climatic data and linear morphology in females. For *T. hygomi* males, the analysis showed significant relationships between linear morphometrics and solar radiation ($p = 0.005$) and geographical distances ($p = 0.005$) that explained 15.0% and 3.5% of variation, respectively. For females, linear morphometrics showed significance associations with solar radiation ($p = 0.007$) and annual mean temperature ($p = 0.017$) (Table 02), which explained 6.9% and 3.6% of variation, respectively.

In geometric morphometrics of the lateral head shape of males of *G. abaetensis/itabaianensis*, dbRDA did not find significant association with climate data

and geographical distance; but for the dorsal head shape there is a significant association with wind speed ($p = 0.018$) that explained 8.9% of variation. In females, the dorsal head shape did not exhibit significant relationships with climate data and geographic distances, while the lateral head shape showed significant associations with annual mean temperature ($p = 0.003$) and solar radiation ($p = 0.013$) (Table 02) that explained 6.2% and 5.8% of variation, respectively. For *T. hygomi*, we did not find any significant association of geometric variation with climate data and geographic distance (Table 02).

4. Discussion

Variation in morphology stemming from genetic clusters can offer the necessary insights to ascertain whether the observed high genetic diversity arises due to the sampling of multiple species (Bickford et al., 2007; Kaliontzopoulou et al., 2012). In this study, we combined morphometric and mtDNA data to untangle the cryptic diversity across populations of two lizard species endemic to the coastal sandy dune formations in northeastern Brazil. Our findings revealed five well-supported mitochondrial clusters in *T. hygomi*, which exhibited morphometrical differentiation between the most divergent genetic clusters (clusters 1 and 5; Figs. 1, 2, 4). In *G. abaetensis/itabaianensis*, we found three well-supported clusters in both mtDNA and morphometric analyses (Figs. 1, 2, 3), which corresponds to southern (cluster 1) and northern (cluster 2) sampled localities of *G. abaetensis* and *G. itabaianensis* (cluster 3). Noteworthy, in *T. hygomi* we found the same genetic clusters as observed in the previous study (Fazolato et al., 2017), but revealing morphometric differentiation for the most divergent cluster. For *G. abaetensis/itabaianensis* we found genetic and morphometric support for the two species (Rosario et al., 2019), with a cryptic mitochondrial and morphometric cluster within *G. abaetensis*. We also find associations between climate data and morphometric differentiation for both *T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis*, and geographic distance only contributed significantly to linear morphometric variation of *T. hygomi*. Overall, our results together helped to settle biodiversity shortfalls (Linnean and Darwinian; Hortal et al., 2015) in these diverse groups of lizards from the Neotropical region and, in turn, will contribute to establishing conservation plans for these threatened species.

Species complexes and cryptic diversity have often been proposed in tropidurids and teiids (e.g., Rodrigues, 1987; Werneck et al., 2015; Carvalho et al., 2016; Matos et al., 2016; Domingos et al., 2017; Arias et al., 2018; Castiglia et al., 2020). Our data

revealed a previously undetected cryptic diversity within genetic clusters of lizards from coastal sandy dunes in northeastern Brazil. Overall, the results concur with previous studies for both lizard species (Fazolato et al., 2017; Rosario et al., 2019), but we found additional morphological and genetic variation. We found morphological support for distinct mtDNA genetic clusters in both lizard's groups. In *T. hygomi*, the new sampled locations in the state of Sergipe clustered with the northernmost cluster (cluster 5) and with cluster 2 (RPPN Cajú). Interestingly, only the more divergent mitochondrial clusters of *T. hygomi* exhibited morphological differentiation (Figs. 2, 4; Table S4): cluster 1 in the southern distribution showed between 8.22% to 9.76% of divergence from other clusters, and cluster 5 in the northern distribution exhibited between 7.61% to 9.76% of divergence to other clusters. On the other hand, clusters 2, 3 and 4 of *T. hygomi* showed between 1.53% to 2.17% of divergence and overlapped in multivariate space of linear and geometric morphometrics (Figs. 2, 4; Table S4) without significant morphological differentiation. Accordingly, we found three genetic clusters for *G. abaetensis/itabaianensis* that showed between 3.97% and 9.27% of divergence. In addition to Rosario et al. (2019), we found two clusters in *G. abaetensis* (clusters 1 and 2). All clusters of *G. abaetensis/itabaianensis* showed significant morphometric differentiation (Figs. 2, 3; Table S4). The most genetically divergent group is cluster 3 (at least 9% of divergence in mtDNA), which encompasses *G. itabaianensis* and, in turn, supports its recent description (Rosario et al., 2019). These results indicate that as longer gene flow broke up, population clusters became more different in morphology. Also, the presence of genetic and morphometric differentiated clusters in *T. hygomi* and *G. abaetensis* highlights the presence of cryptic diversity (candidate species) in both species that demands further formal taxonomic analyses to evaluate the potential species status of these clusters.

Morphometric results for *T. hygomi*, considering both linear and geometric data, showed better discrimination of clusters in males than in females (Fig. 2 and 4). In tropidurids, there is a relationship between differences in body patterns between males and females, which is not necessarily linked to reproductive success but rather to predation opportunities, competition, habitat use, and thermal regulation (Cooper and Vitt, 1989; Anderson and Vitt, 1990; Perez-Mellado and da la Riva, 1993). Additionally, head size is related to male-male competition (Cooper and Vitt, 1989). Head and body size are essential for males because competitive success is linked to choosing high-quality habitats and territoriality (Kohlsdorf and Navas, 2006). Male morphology is shaped by

intrasexual competition and is directly correlated with morphological variation and success in contests between individuals (Cooper and Vitt, 1987, 1993; Hews, 1990; Ord *et al.*, 2001; Kratochvíl and Frynta, 2002; Lappin and Husak, 2005). Therefore, the higher morphometric distinctness in males than females may be associated with selection processes acting with greater preponderance in males within each geographic region of each lineage. Concerning *G. abaetensis/itabaianensis*, both linear and geometric morphometrics for males and females provided different discrimination between mtDNA clusters (Figs. 2 and 3). In Teiidae, the presence of sexual dimorphism is found in various species and is associated with space usage as well as reproductive success in males with larger head measurements (sexual competition) (Lewis *et al.*, 2000; Mesquita and Colli, 2003). This selective pressure may be linked to habitat characteristics and interactions in the regions represented by the clusters (Fig. 1). These pressures can lead to changes in foraging behavior, escape tactics, and variations in clutch sizes (Vitt and Prince, 1982). All of these factors may contribute to the morphological variation within the group, along with the structural characteristics of the landscape due to its formation and distribution of microhabitats for use.

The influence of climate variables and geographic distances on the morphometric variation of *T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis* yield different results. While in *T. hygomi* morphometric variation exhibited significant association with solar radiation, temperature and geographic distance, for *G. abaetensis/itabaianensis* solar radiation, wind speed and temperature played a significant role (Table 02). The significant association between morphometric variation and geographic distance in *T. hygomi* populations shows the role of the isolation-by-distance process in shaping phenotype variation (Wright, 1943). The role of isolation-by-distance in population differentiation has been demonstrated for other Neotropical lizards (e.g., Guanizo *et al.*, 2016; Oliveira *et al.*, 2018; Camurugi *et al.*, 2022). On the other hand, in *G. abaetensis/itabaianensis* geography did not present significant association with morphometric variation, which could be associated with differences in habitat requirements when compared to *T. hygomi*. Conversely, climate heterogeneity played a significant role on morphometric variation on both lizard's groups. It has been demonstrated in lizards that morphometric differentiation can be shaped by environmental conditions (e.g., Kaliontzopoulou *et al.*, 2010; Ng *et al.*, 2013; Sacchi *et al.*, 2016). Interestingly, temperature and solar radiation showed significant relationships with morphometric variation for both lizard groups. These climate variables (solar radiation and temperature) may directly affect the physiological

processes of lizards (Pianka, 1986; Kiefer et al., 2005; Vitt and Caldwell, 2013). In tropidurids and teiids inhabiting coastal restinga habitats, body temperature varies among populations, reflecting a local adjustment to the thermal environment (Rocha and Menezes, 2000; Kiefer et al., 2005). Yet, limb morphology and body size, for instance, directly relate to physiological regulation, competition, and habitat use (Vitt and Caldwell, 2013). The relationship between climate and morphology is more comprehensive in females, likely due to territoriality relationships, given that habitat conditions during oviposition periods may be more relevant for individuals of this sex (Ferguson et al., 1983; Sousa et al., 2021). Males of *T. hygomi* exhibited significant relationship between morphometric variation and solar radiation (Table 02), while females showed significant association with solar radiation and annual mean temperature. In teiids, temperature influences litter patterns and consequences for laying periods due to its direct relationship with warmer (dry) periods (Mesquita and Colli, 2003). These aspects tend to increase intraspecific sexual competition and consequently drive selection for morphology more oriented toward competition (Lewis et al., 2000). However, these results should be interpreted with caution as only a small portion of morphometric variance was explained by significant predictors.

Finally, our results have significant consequences on conservation actions for these threatened lizards. By combining genetic and morphometric data we confirmed the presence of cryptic variation in *T. hygomi* and the new species (*G. itabianensis*) of previous surveys (Fazolato et al., 2017; Rosário et al., 2019) and found additional cryptic variation within *G. abaetensis*. For both groups (*T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis*) the concordance of morphological and genetic analyses strongly supports the presence of three clusters, of which two in *T. hygomi* and one in *G. abaetensis* need further investigation to assess their species status. Currently, only *T. hygomi* and *G. abaetensis* are classified in the list of threatened species as Vulnerable and Endangered, respectively (ICMBIO, 2018). *Glaucomastix itabaianensis* are still not included in the list, but in the species proposal the authors claimed for its endangered status (Rosário et al., 2019). Thus, these species occur in a very restricted region with high human pressure for habitat loss (Leão and Dominguez, 2000; Dias and Rocha, 2005; Gomes, 2010; Martins et al., 2010; Leite et al., 2021) and present high levels of cryptic diversity that could encompass undescribed species, conservation plans that consider results from this study are of utmost importance.

Despite restricted ranges of *T. hygomi* and *G. abaetensis/itabaianensis* in the coastal sandy dunes of northeastern Brazil, our results revealed genetic and morphological variations that denote the presence of cryptic diversity that could be asserted as candidate species. Our analyses also uncovered the significant role of geography and climate on morphometric variation. These results revealed a hidden diversity and a complex evolutionary history across a short range of sandy dune habitats, which could be associated with sea level oscillations through the Quaternary (Fazolato et al., 2017). Further genomic analyses could also help to disentangle the evolution of patterns revealed here and contribute to conservation actions that can avoid anthropogenic disturbances that jeopardize these lizards.

6. Acknowledgment

The authors thank the National Laboratory for Scientific Computing (LNCC/MCTI, Brazil) for providing HPC resources for the SDumont supercomputer. This study was funded by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 465767/2014-1 and 406968/2021-7), and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB INC0006/2019). HBF and MFN acknowledge the CNPq for Research Productivity Fellowships (310673/2021-6 and 314496/2021-1, respectively). The authors also thank the Parque Municipal Klaus Peters (Praia do Forte, Bahia/Brazil), Parque das Dunas Salvador (Bahia/Brazil), Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) do Caju – EMBRAPA Tabuleiros Costeiros (Itaporanga d'Ajuda/Sergipe/Brazil), and Parque Nacional Serra de Itabaiana (Serra de Itabaiana/Sergipe/Brazil) for authorized access to carry out the surveys. Cecil Fazolato thanks the FAPESB (BOL0718/2019) for his doctor's scholarship. The authors also thank Dr. Ricardo Marques for providing photos of *Tropidus hygomi* and *Glaucomastix abaetensis* to illustrate the study.

7. References

- Adams D.C., Rohlf F. J & Slice D.E. (2004) Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution', Italian Journal of Zoology, 71:1, 5-16 and information-theoretic approach: an example from North American *Myotis*
- Anderson, R. A., and Vitt, L. J. (1990). Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, 84, 145-157.

- 578 Arias, F. J., Recoder, R., Álvarez, B. B., Ethcepare, E., Quipildor, M., Lobo, F., &
 579 Rodrigues, M. T. (2018). Diversity of teiid lizards from Gran Chaco and western Cerrado
 580 (Squamata: Teiidae). *Zoologica Scripta*, 47(2), 144-158.
- 581 Arntzen, J. W., Groenenberg, D. S., Alexandrino, J., Ferrand, N., & Sequeira, F.
 582 (2007). Geographical variation in the golden-striped salamander, *Chioglossa lusitana*
 583 Bocage, 1864 and the description of a newly recognized subspecies. *Journal of Natural*
 584 *History*, 41(13-16), 925-936. doi.org/10.1080/00222930701300147
- 585 Aun, L., and Martori, R. (1996). Características de la biología de *Cnemidophorus*
 586 *serranus* y *Cnemidophorus lacertoides*. *Cuadernos de herpetología*, 9.
- 587 Baylac, M., Villemant, C., & Simbolotti, G. (2003). Combining geometric
 588 morphometrics with pattern recognition for the investigation of species
 589 complexes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(1), 89-98.
 590 <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00221.x>
- 591 Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K., Meier, R., Winker, K., ... & Das,
 592 I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in ecology*
 593 *& evolution*, 22(3), 148-155.
- 594 Bivand, R., Keitt, T., and Rowlingson, B. (2023). *rgdal: Bindings for the*
 595 *'Geospatial' Data Abstraction Library*. <http://rgdal.r-forge.r-project.org>,
 596 <https://gdal.org>, <https://proj.org>, <https://r-forge.r-project.org/projects/rgdal/>.
- 597 Camurugi, F., Oliveira, E. F., Lima, G. S., Marques, R., Magalhães, F. M., Colli, G.
 598 R., ... and Garda, A. A. (2022). Isolation by distance and past climate resistance shaped
 599 the distribution of genealogical lineages of a neotropical lizard. *Systematics and*
 600 *Biodiversity*, 20(1), 1-19.
- 601 Carvalho, A. D. (2013). On the distribution and conservation of the South
 602 American lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata:
 603 *Tropiduridae*). *Zootaxa*, 3640(1), 42-56.
- 604 Carvalho, A. L., Sena, M. A., Peloso, P. L., Machado, F. A., Montesinos, R., Silva,
 605 H. R., ... & Rodrigues, M. T. (2016). A new *Tropidurus* (*Tropiduridae*) from the semiarid
 606 Brazilian Caatinga: evidence for conflicting signal between mitochondrial and nuclear
 607 loci affecting the phylogenetic reconstruction of South American collared
 608 lizards. *American Museum Novitates*, 2016(3852), 1-68.

- 609 Castiglia, R., Flores-Villela, O. A., Bezerra, A. M., Gornung, E., Annesi, F., Muñoz-
 610 Alonso, L. A., & Solano, E. (2020). Detection of cryptic diversity in lizards (Squamata)
 611 from two Biosphere Reserves in Mesoamerica. *Comparative cytogenetics*, 14(4), 613.
- 612 Chen, W. S., and Yao, A. Y. T. (2016). An empirical evaluation of critical factors
 613 influencing learner satisfaction in blended learning: A pilot study. *Universal Journal of*
 614 *Educational Research*, 4(7), 1667-1671.
- 615 Cooper Jr., W. E., and Vitt, L. J. (1989). Sexual dimorphism of head and body
 616 size in an iguanid lizard: paradoxical results. *The American Naturalist*, 133(5), 729-735.
- 617 Cooper Jr., W. E., and Vitt, L. J. (1993). Female mate choice of large male broad-
 618 headed skinks. *Animal Behaviour*, 45(4), 683-693.
- 619 Cooper, W. E., and Vitt, L. J. (1987). Deferred agonistic behavior in a long-lived
 620 scincid lizard *Eumeces laticeps*: field and laboratory data on the roles of body size and
 621 residence in agonistic strategy. *Oecologia*, 72, 321-326.
- 622 Dias, E. J. R. and Rocha, C. F. D. (2005). Os répteis nas restingas do
 623 Estado da Bahia: Pesquisa e ações para sua conservação. Instituto Biomas, Rio de
 624 Janeiro, Brasil, 36pp.
- 625 Diniz-Filho, J. A. F., Loyola, R. D., Raia, P., Mooers, A. O., & Bini, L. M. (2013).
 626 Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12),
 627 689-695. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.003>
- 628 Domingos, F. M., Colli, G. R., Lemmon, A., Lemmon, E. M., & Beheregaray, L. B.
 629 (2017). In the shadows: phylogenomics and coalescent species delimitation unveil
 630 cryptic diversity in a Cerrado endemic lizard (Squamata: Tropidurus). *Molecular*
 631 *Phylogenetics and Evolution*, 107, 455-465.
- 632 Egea, E., David, B., Choné, T., Laurin, B., Féral, J. P., & Chenuil, A. (2016).
 633 Morphological and genetic analyses reveal a cryptic species complex in the echinoid
 634 *Echinocardium cordatum* and rule out a stabilizing selection explanation. *Molecular*
 635 *phylogenetics and evolution*, 94, 207-220.
 636 <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.07.023>
- 637 Esquerré, D., Ramírez-Álvarez, D., Pavón-Vázquez, C. J., Troncoso-Palacios, J.,
 638 Garín, C. F., Keogh, J. S., & Leaché, A. D. (2019). Speciation across mountains:
 639 phylogenomics, species delimitation and taxonomy of the *Liolaemus leopardinus* clade
 640 (Squamata, Liolaemidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 139, 106524.

- 641 Fazolato, C., Fernandes, F., & Batalha-Filho, H. (2017). The effects of
642 Quaternary sea-level fluctuations on the evolutionary history of an endemic ground
643 lizard (*Tropidurus hygomi*). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*,
644 270, 1- 8.
- 645 Ferguson, G. W., Hughes, J. L., & Brown, K. L. (1983). Food availability and
646 territorial establishment of juvenile *Sceloporus undulatus*. In *Lizard ecology: studies of*
647 *a model organism* (pp. 134-148). Harvard University Press.
- 648 Fick, S. E., and Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution
649 climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12),
650 4302-4315. <https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>
- 651 Fišer, C., Robinson, C. T., & Malard, F. (2018). Cryptic species as a window into
652 the paradigm shift of the species concept. *Molecular Ecology*, 27(3), 613-635.
- 653 Fox J, Weisberg S (2019). *An R Companion to Applied Regression*, Third edition.
654 Sage, Thousand Oaks CA. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.
- 655 Frost, D. R., Rodrigues, M. T., Grant, T., & Titus, T. A. (2001). Phylogenetics of
656 the lizard genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): direct
657 optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between
658 molecular data and morphology. *Molecular phylogenetics and evolution*, 21(3), 352-
659 371.
- 660 Giugliano, L. G., de Campos Nogueira, C., Valdujo, P. H., Collevatti, R. G., & Colli,
661 G. R. (2013). Cryptic diversity in South American Teiinae (Squamata, Teiidae)
662 lizards. *Zoologica Scripta*, 42(5), 473-487. <https://doi.org/10.1111/zsc.12017>
- 663 Gomes, L. (2010). The impact of tourism and Spanish and Portuguese hotel
664 chains on the northern coast of Bahia, Brazil. *Revista Turismo & Desenvolvimento*,
665 (13/14, Vol. 1), 41-50.
- 666 Guarnizo, C. E., Werneck, F. P., Giugliano, L. G., Santos, M. G., Fenker, J., Sousa,
667 L., ... and Colli, G. R. (2016). Cryptic lineages and diversification of an endemic anole
668 lizard (Squamata, Dactyloidae) of the Cerrado hotspot. *Molecular Phylogenetics and*
669 *Evolution*, 94, 279-289.
- 670 Hammer, Ø., Harper, D. A. T., and Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological
671 statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*,
672 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

- 673 Harvey, M. B., and Gutberlet, R. L. (2000). A phylogenetic analysis of the
674 tropidurine lizards (Squamata: Tropiduridae), including new characters of squamation
675 and epidermal microstructure. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128(2), 189-
676 233. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb00161.x>.
- 677 Harvey, M. B., Ugueto, G. N., & Gutberlet Jr, R. L. (2012). Review of teiid
678 morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria:
679 Squamata). *Zootaxa*, 3459(1), 1-156. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3459.1.1>
- 680 Hastie, M. T. (2017). Package 'mda'. *CRAN R Project*.
- 681 Hastie, T., Tibshirani, R., & Buja, A. (1994). Flexible discriminant analysis by
682 optimal scoring. *Journal of the American statistical association*, 89(428), 1255-1270.
683 <https://doi.org/10.1080/01621459.1994.10476866>
- 684 Hews, D. K. (1990). Examining hypotheses generated by field measures of
685 sexual selection on male lizards, *Uta palmeri*. *Evolution*, 44(8), 1956-1966.
- 686 Hortal, J., de Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M., & Ladle,
687 R. J. (2015). Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual*
688 *Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 523-549.
- 689 Hosmer, D.W., Jr., Lemeshow, S. and Sturdivant, R.X. (2013). Applied Logistic
690 Regression (eds D.W. Hosmer, S. Lemeshow and R.X. Sturdivant).
691 <https://doi.org/10.1002/9781118548387.fmatter>
- 692 ICMBIO. Instituto Chico Mendes (2018). Livro Vermelho da Fauna Ameaçada de
693 Extinção. Vol. IV – Répteis. Ed. –Brasília, DF: ICMBio/MMA. 255pp
- 694 J. Ng, E. L. Landeen, R. M. Logsdon, R. E. Glor. (2013). Correlation
695 between *Anolis* lizard dewlap phenotype and environmental variation indicates
696 adaptive divergence of a signal important to sexual selection and species
697 recognition. *Evolution* 67, 573–582.
- 698 Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., & Llorente, G. A. (2010). Intraspecific
699 ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-
700 related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of evolutionary*
701 *biology*, 23(6), 1234-1244.
- 702 Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., & Llorente, G. A. (2012). Morphology of
703 the *Podarcis* wall lizards (Squamata: Lacertidae) from the Iberian Peninsula and North
704 Africa: patterns of variation in a putative cryptic species complex. *Zoological Journal of*

- 705 *the Linnean Society*, 164(1), 173-193. <https://doi.org/10.1111/j.1096->
 706 3642.2011.00760.x
- 707 Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., & Llorente, G. A. (2012). Morphology of
 708 the *Podarcis* wall lizards (Squamata: Lacertidae) from the Iberian Peninsula and North
 709 Africa: patterns of variation in a putative cryptic species complex. *Zoological Journal of*
 710 *the Linnean Society*, 164(1), 173-193.
- 711 Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S.,
 712 Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Mentjies, P., &
 713 Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software
 714 platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12),
 715 1647-1649, <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>.
- 716 Kiefer, M. C., Van Sluys, M., and Rocha, C. F. (2005). Body temperatures of
 717 *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from coastal populations: Do body
 718 temperatures vary along their geographic range?. *Journal of Thermal Biology*, 30(6),
 719 449-456.
- 720 Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for
 721 geometric morphometrics version 1.06. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357.
- 722 Kohlsdorf, T., Ribeiro, J. M., and Navas, C. A. (2006). Territory quality and male
 723 dominance in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Phyllomedusa: Journal*
 724 *of Herpetology*, 5(2), 109-118.
- 725 Korkmaz, S., Göksülük, D., & Zararsiz, G. Ö. K. M. E. N. (2014). MVN: An R
 726 package for assessing multivariate normality. *R JOURNAL*, 6(2).
- 727 Kratochvíl, L., and Frynta, D. (2002). Body size, male combat and the evolution
 728 of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological*
 729 *Journal of the Linnean Society*, 76(2), 303-314.
- 730 Lacerda, L.D., de Araujo, D.S.D. & Maciel, N.C. (1993) Dry coastal ecosystems of
 731 the tropical Brazilian coast. In: Van Der Maarel, E. (Ed.), Dry coastal-ecosystems, Africa,
 732 Asia, Oceania. Elsevier, Amsterdam, pp. 477–493.
- 733 Lappin, A. K., and Husak, J. F. (2005). Weapon performance, not size,
 734 determines mating success and potential reproductive output in the collared lizard
 735 (*Crotaphytus collaris*). *The American Naturalist*, 166(3), 426-436.

- 736 Lavoué, S., Miya, M., Arnegard, M. E., McIntyre, P. B., Mamonekene, V., &
 737 Nishida, M. (2011). Remarkable morphological stasis in an extant vertebrate despite
 738 tens of millions of years of divergence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological*
 739 *Sciences*, 278(1708), 1003-1008. doi: 10.1098/rspb.2010.1639
- 740 Lawing, A.M. and Polly, P.D. (2010), Geometric morphometrics: recent
 741 applications to the study of evolution and development. *Journal of Zoology*, 280: 1-7
- 742 Leão, Z. M. D. A. N., and Dominguez, J. M. L. (2000). Tropical coast of Brazil.
 743 *Marine Pollution Bulletin* Vol. 41, Nos. 1-6, pp. 112-122,
- 744 Leite, André K., Fazolato, Cecil P., Marques, Jamille F., Bonfim, Mateus. S.,
 745 Oliveira, Magno L. T., Tinôco, Moacir S., & Moura, Geraldo J. B. (2021). Conservação da
 746 Restinga: o projeto Calango do Abaeté. *Herpetologia Brasileira*, v10-2, pp 24 – 35.
 747 <https://doi.org/10.5281/zenodo.5211367>
- 748 Lewis, A. R., Tirado, G., & Sepulveda, J. (2000). Body size and paternity in a teiid
 749 lizard (*Ameiva exsul*). *Journal of Herpetology*, 110-
 750 120.<https://doi.org/10.2307/1565246>
- 751 Martins, K. V., dos Reis Dias, E. J., and da Rocha, C. F. D. (2010). Ecologia e
 752 conservação do lagarto endêmico *Tropidurus hygomi* (Sauria: Tropiduridae) nas
 753 restingas do Litoral Norte da Bahia, Brasil. *Revista Biotemas*, 23, 4.
- 754 Matos, N. B., Ferreira, M., de Jesus Silva, F., Rodrigues, M. T., Santos da Silva, E.,
 755 & Garcia, C. (2016). Taxonomy and evolution of *Tropidurus* (Iguania, Tropiduridae)
 756 based on chromosomal and DNA barcoding analysis. *Journal of Herpetology*, 50(2),
 757 316-326.
- 758 Mesquita, D. O., and Colli, G. R. (2003). Geographical variation in the ecology of
 759 populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata,
 760 Teiidae). *Copeia*, 2003(2), 285-298.
- 761 Miller, M. A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. (2011). The CIPRES science gateway: a
 762 community resource for phylogenetic analyses. In *Proceedings of the 2011 TeraGrid*
 763 *Conference: extreme digital discovery* (pp. 1-8).
 764 <https://doi.org/10.1145/2016741.2016785>
- 765 Murphy, J. C., Jowers, M. J., Lehtinen, R. M., Charles, S. P., Colli, G. R., Peres Jr,
 766 A. K., ... & Pyron, R. A. (2016). Cryptic, sympatric diversity in tegu lizards of the
 767 *Tupinambis teguixin* group (Squamata, Sauria, Teiidae) and the description of three

new species. *PLoS One*, 11(8), e0158542.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158542>

Nylander, J. A. A. (2004). Modeltest v2. *Program distributed by the author*.
Uppsala: Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.

Oksanen, F.J., et al. (2017) Vegan: Community Ecology Package. R package
 Version 2.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Olave, M., Avila, L. J., Sites Jr, J. W., & Morando, M. (2017). Hidden diversity
 within the lizard genus *Liolaemus*: genetic vs morphological divergence in the *L. rothi*
 complex (Squamata: Liolaeminae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 107, 56-63.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.09.009>

Oliveira, E. F., Martinez, P. A., São-Pedro, V. A., Gehara, M., Burbrink, F. T.,
 Mesquita, D. O., ... and Costa, G. C. (2018). Climatic suitability, isolation by distance
 and river resistance explain genetic variation in a Brazilian whiptail
 lizard. *Heredity*, 120(3), 251-265.

Oliver, P. M., Adams, M., Lee, M. S., Hutchinson, M. N., and Doughty, P. (2009).
 Cryptic diversity in vertebrates: molecular data double estimates of species diversity in
 a radiation of Australian lizards (*Diplodactylus*, Gekkota). *Proceedings of the Royal*
Society B: Biological Sciences, 276(1664), 2001-2007.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1881>

Ord, T. J., Blumstein, D. T., and Evans, C. S. (2001). Intrasexual selection predicts
 the evolution of signal complexity in lizards. *Proceedings of the Royal Society of*
London. Series B: Biological Sciences, 268(1468), 737-744.

Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I., & Vences, M. (2010). The integrative
 future of taxonomy. *Frontiers in zoology*, 7(1), 1-14.

Perez-Mellado, V., and de la Riva, I. (1993). Sexual size dimorphism and
 ecology: the case of a tropical lizard, *Tropidurus melanopleurus* (Sauria:
 Tropiduridae). *Copeia*, 969-976.

Pérez-Ponce de León, G., and R. Poulin. 2016. Taxonomic distribution of cryptic
 diversity among metazoans: not so homogeneous after all. *Biology Letters* 12:
 20160371.

- 798 Pfenninger, M., and Schwenk, K. (2007). Cryptic animal species are
799 homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC*
800 *evolutionary biology*, 7(1), 1-6.
- 801 Pianka, E. R. (1986). Ecology and natural history of desert lizards: analyses of
802 the ecological niche and community structure. Princeton University Press.
- 803 R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R
804 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [https://www.R-](https://www.R-project.org/)
805 [project.org/](https://www.R-project.org/).
- 806 Rocha, C. F. D., and Menezes, V. A. (2000). Termorregulação no lagarto
807 partenogenético *Cnemidophorus* nativo (Teiidae) em uma área de restinga no
808 nordeste do... *Revista de Etologia*, 2(2), 103-109.
- 809 Rodrigues, M. T. (1987). Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do
810 grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de*
811 *Zoologia*, 31(3), 105-230.
- 812 Rohlf, F. J. (2010a) tpsUtil, tps file utility program version 1.46. Stony Brook
813 University. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- 814 Rohlf, F. J. (2010b). tpsDIG2, digitize landmarks & outlines from image files,
815 scanner, or video version 2.16. Stony Brook University.
816 <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- 817 Rosario, I. R., DOS SANTOS, R. M. L., Arias, F., ROCHA, C. F. D., DIAS, E. J. D. R.,
818 De Carvalho, C. M., & Rodrigues, M. T. (2019). Phylogeography of the endangered sand
819 dune whiptail lizard *Glaucmastix abaetensis* (Dias, Rocha & Vrcibradic, 2002) with the
820 description of a new species. *Zootaxa*, 4624(4), 451-477.
- 821 Rosário, I. R., Dos Santos, R. M. L., Arias, F., Rocha, C. F. D., Dias, E. J. D. R., De
822 Carvalho, C. M., & Rodrigues, M. T. (2019). Phylogeography of the endangered sand
823 dune whiptail lizard *Glaucmastix abaetensis* (Dias, Rocha & Vrcibradic, 2002) with the
824 description of a new species. *Zootaxa*, 4624(4), 451-477.
- 825 Rull, V., & Carnaval, A. C. (Eds.). (2020). *Neotropical diversification: patterns and*
826 *processes* (pp. 13-49). Berlin: Springer.
- 827 Sacchi, R., Mangiacotti, M., Scali, S., Ghitti, M., Bindolini, B., and Zuffi, M. A.
828 (2016). Genetic and phenotypic component in head shape of common wall lizard
829 *Podarcis muralis*. *Amphibia-Reptilia*, 37(3), 301-310.

- 830 Sály, P., Takács, P., Kiss, I., Bíró, P., & Erős, T. (2011). The relative influence of
 831 spatial context and catchment-and site-scale environmental factors on stream fish
 832 assemblages in a human-modified landscape. *Ecology of Freshwater Fish*, 20(2), 251-
 833 262.
- 834 Sambrook, J., Fritsch, E. F., & Maniatis, T. (1989). Molecular cloning: A
 835 laboratory manual. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Lab Press.
- 836 Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol.*
 837 shortfalls in biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.* 28, 689–695.
- 838 Singhal, S., Hoskin, C. J., Couper, P., Potter, S., & Moritz, C. (2018). A framework
 839 for resolving cryptic species: a case study from the lizards of the Australian wet
 840 tropics. *Systematic Biology*, 67(6), 1061-1075. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy026>
- 841 Sousa, J. D., Lima, J. H. A., Almeida, M. E. A., Almeida, J. F., & Kokubum, M. N. C.
 842 (2021). Novel behavioral observations of the lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata:
 843 Tropiduridae) in Northeastern Brazil. *Cuadernos de Herpetología*, 35(2), 305-317.
- 844 Struck, T. H., Feder, J. L., Bendiksby, M. et al. (2018a) Cryptic species: More
 845 than terminological chaos: A reply to Heethoff. *Trends in Ecology & Evolution* 33: 310–
 846 312. doi: 10.1016/j.tree.2018.02.008
- 847 Struck, T. H., Feder, J. L., Bendiksby, M., Birkeland, S., Cerca, J., Gusarov, V. I., ...
 848 & Dimitrov, D. (2018b). Finding evolutionary processes hidden in cryptic
 849 species. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(3), 153-163.
- 850 Suchard MA, Lemey P, Baele G, Ayres DL, Drummond AJ & Rambaut A (2018)
 851 Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10 Virus
 852 Evolution 4, vey016. DOI:10.1093/ve/vey016
- 853 Swofford, D. L. (1998). Phylogenetic analysis using parsimony.
- 854 Tamura, K., Stecher, G., & Kumar, S. (2021). MEGA11: molecular evolutionary
 855 genetics analysis version 11. *Molecular biology and evolution*, 38(7), 3022-3027.
 856 <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- 857 Tonkin-Hill G., Lees J. A., Bentley S. D., Frost S. D. W., Corander J. (2018).
 858 RhierBAPS: an R implementation of the population clustering algorithm hierBAPS.
 859 Wellcome Open Res. 3:93. doi: 10.12688/wellcomeopenres.14694.1
- 860 Uetz, P., Freed, P, Aguilar, R., Reyes, F. & Hošek, J. (eds.) (2023) The Reptile
 861 Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed [August 01, 2023]

Vanzolini, P. E., and Gomes, N. (1979). On *Tropidurus hygomi*: redescription, ecological notes, distribution and history (Sauria, Iguanidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 32(21), 243-259.

Venables, W. N., and Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0, <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>.

Vitt, L. J., and Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.

Vitt, L. J., and Price, H. J. (1982). Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*, 237-255.

Werneck, F. P., Leite, R. N., Geurgas, S. R., & Rodrigues, M. T. (2015). Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropiduridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1), 1-24.

Winker, K. (2005). Sibling species were first recognized by William Derham (1718). *The Auk*, 122(2), 706-707. doi: 10.1642/0004-8038(2005)122[0706:SSWFRB]2.0.CO;2

Wright, S. (1943). Isolation by distance. *Genetics*, 28(2), 114–138.

Zúniga-Reinoso, Á., & Benítez, H. A. (2015). The overrated use of the morphological cryptic species concept: An example with *Nyctelia* darkbeetles (Coleoptera: Tenebrionidae) using geometric morphometrics. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 255, 47-53. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2015.01.004>

8. Figures and Tables

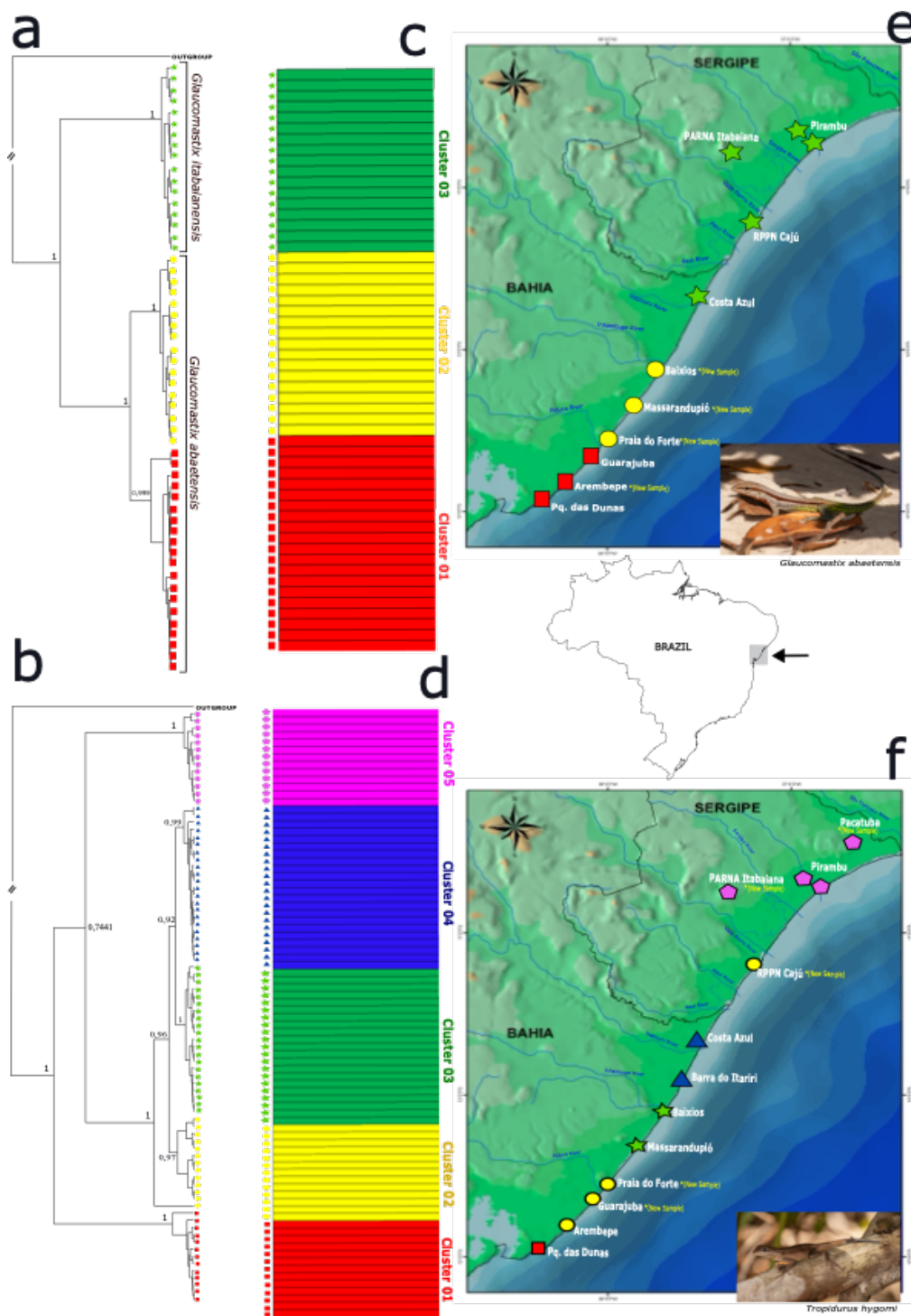


Figure 01. Bayesian phylogeny based on cytb for *Glaucomastix abaetensis* and *G. itabaianensis* (a) and *T. hygoni* (b). Node supports are posterior probabilities of Bayesian inference. Plot of membership coefficients of the best clustering *G. abaetensis/itabaianensis* (k=3) (c) and *T. hygoni* (k=3) (d) from RhierBAPS. Color's bars represent genetic clusters. Maps of the studied area with the collection sites of *G. abaetensis/itabaianensis* (e) and *T. hygoni* (f). Colors and symbols correspond to genetic clusters. (Photos: Dr. Ricardo Marques)

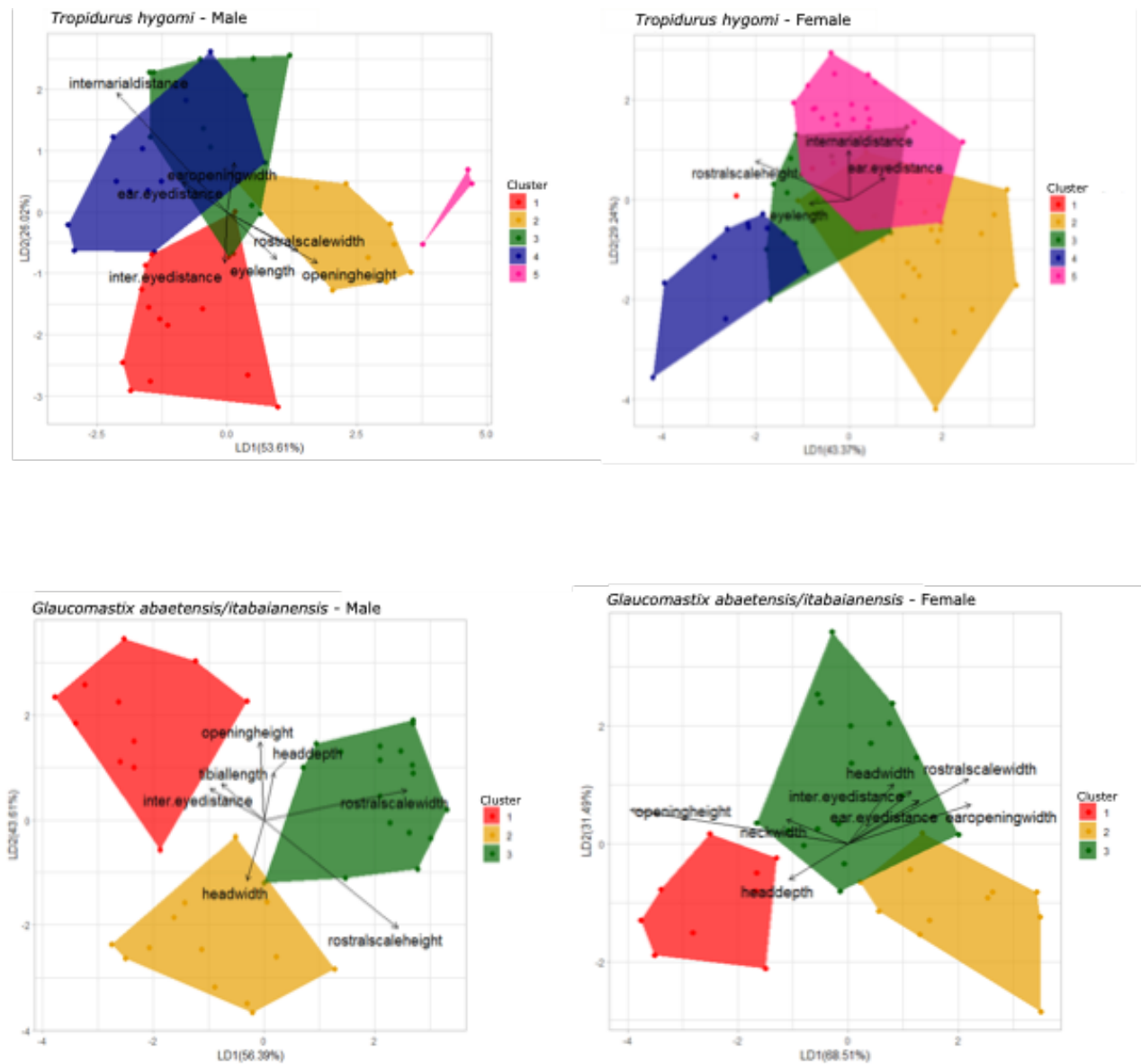


Figure 02. Linear Discriminant Analysis (LDA) based on linear morphometrics of *Tropidurus hygomi* and *Glaucostomus xanthurus* for males and females. Group colors are according to genetic clusters in figure 1.

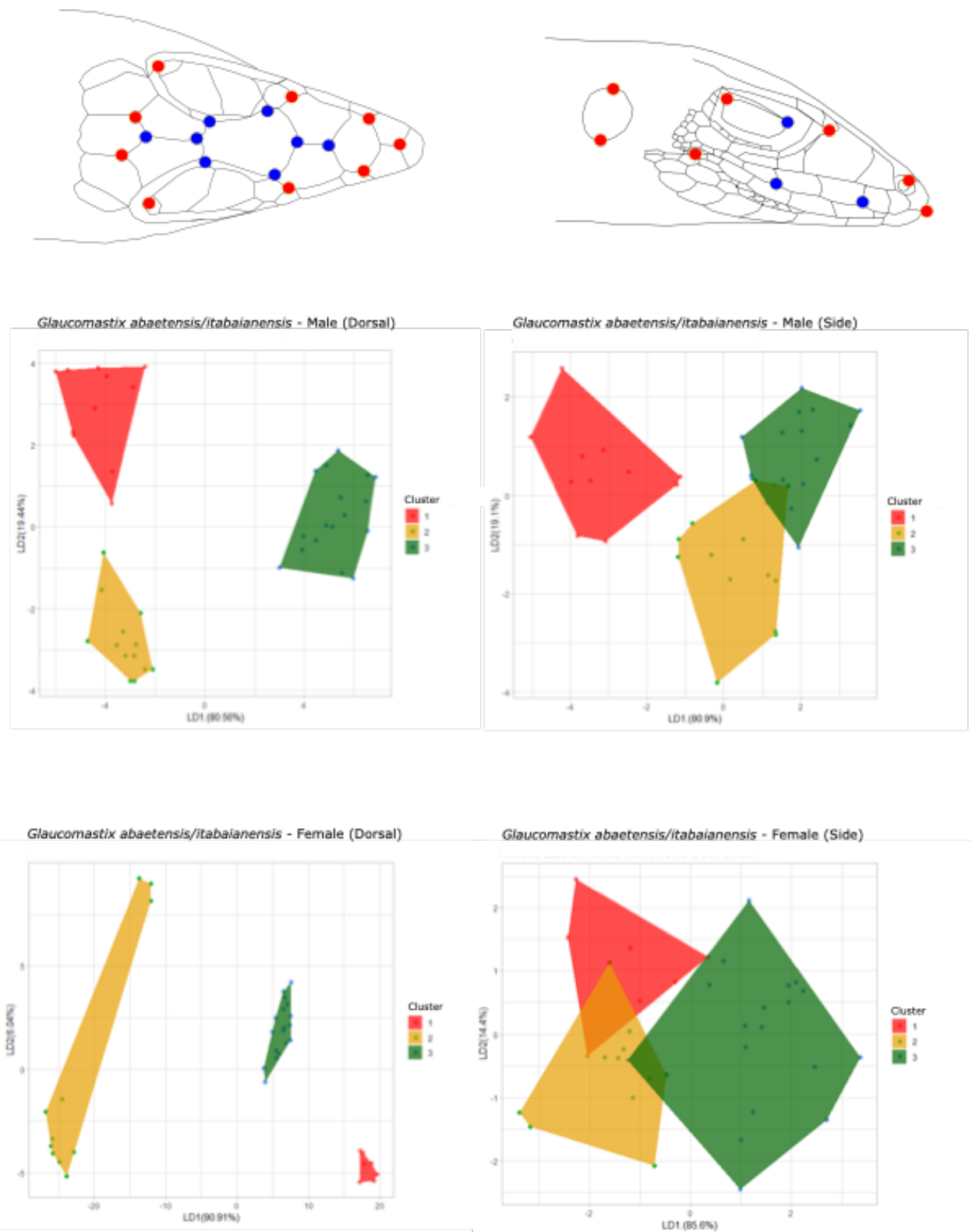


Figure 03. Linear Discriminant Analysis (LDA) based on geometric morphometrics of *Glaucmastix abaetensis/itabaianensis*. On the left are plots of dorsal variation for males and females. On the right are plots for the lateral head variation. The upper scheme depicts the dorsal and lateral views of the head with landmarks (red points) and semilandmarks (blue points).

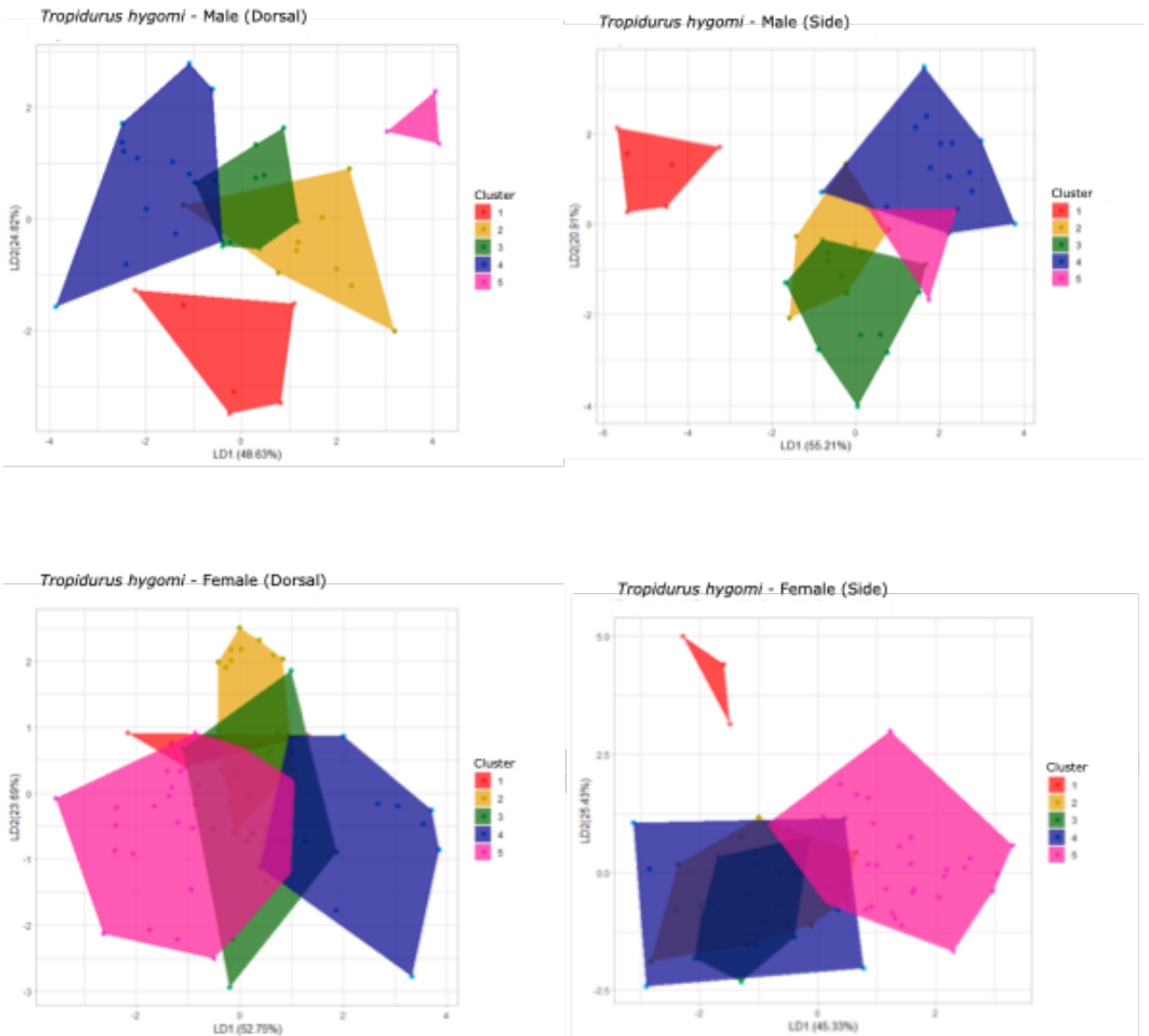
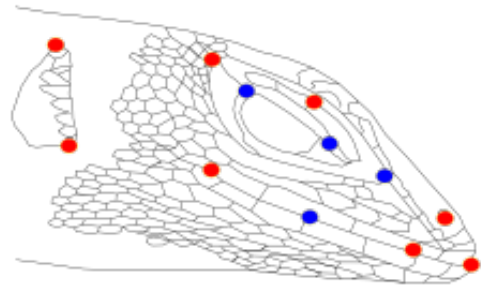
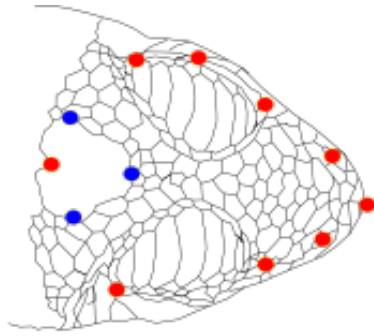


Figure 04. Linear Discriminant Analysis (LDA) based geometric morphometrics of *Tropidurus hygomi*. On the left are plots of dorsal variation for males and females. On the right are plots for the lateral head variation. The upper scheme depicts the dorsal and lateral views of the head with landmarks (red points) and semilandmarks (blue points).

Table 01. PERMANOVA results for linear morphometrics (LM) and geometric morphometrics (GM) (dorsal and lateral head) for males and females of *Tropidurus hygomi* and *Glaucmastix abaetensis/itabaianensis*.

		df	SQ	F	p	
GM	<i>Tropidurs hygomi</i>	Dorsal - female	4	177,86	11.116	0,001
		Residual	71	284		
		Side - female	4	238,35	14.897	0,001
		Residual	71	284		
		Dorsal - male	4	218,55	13.659	0,001
		Residual	36	144		
		Side - male	4	360,51	22.532	0,001
		Residual	36	148		
	<i>Glaucmastix abaetensis/itabaianensis</i>	Dorsal - male	2	997,78	249,45	0,001
		Residual	38	76		
		Side - male	2	210,29	52.572	0,001
		Residual	38	76		
		Dorsal - female	2	66023	16506	0,001
		Residual	33	66		
		Side - female	2	87.378	21.845	0,001
		Residual	33	66.000		
LM	<i>Tropidurs hygomi</i>	Male	4	317,76	20	0,001
		Residual	73	292		
		Female	4	334,43	20.902	0,001
		Residual	54	216		
	<i>Glaucmastix abaetensis/itabaianensis</i>	Male	2	272,96	68.239	0,001
		Residual	39	78		
		Female	2	141,02	35.255	0,001
		Residual	35	70		

1036 Table 02. Table with the results of dbRDA for females and males of *Glaucomastix*
 1037 *abaetensis/itabaianensis* and *Tropidurus hygoni*, showing the significance results for
 1038 environmental variables (Solar Radiation, Wind Speed, Annual Mean Temperature) and
 1039 geographical distances (latitude) based on morphological information: GM (geometric
 1040 morphometrics) - Dorsal and lateral head; LM (linear morphometrics) - Body (body and
 1041 limbs)

Analysis	Specie(sex)		Variable	df	Variance	F	p
LM	<i>Tropidurus hygomi</i> (Male)	Analysis Significance	Model	4	57,36	4.6134	0,001
			Residual	46	142,98		
		Axes Significance	CAP1	1	55.374	17.8148	0.002
			CAP2	1	1.306	0.4203	0.981
		Variables Significances	Solar Radiation	1	27.042	8.7000	0.005
			Wind Speed	1	2.105	0.6771	0.459
			Annual Mean Temperature	1	0.776	0.2497	0.774
			Geography	1	27.437	8.8270	0.005
	<i>Tropidurus hygomi</i> (Female)	Analysis Significance	Model	4	18.421	3.5648	0.005
			Residual	73	94.306		
		Axes Significance	CAP1	1	15.015	11.6228	0.004
			CAP2	1	2.525	1.9544	0.488
		Variables Significances	Solar Radiation	1	7.787	6.0279	0.007
			Wind Speed	1	3.462	2.6801	0.079
			Annual Mean Temperature	1	5.374	4.1595	0.017
			Geography	1	1.798	1.3919	0.223
	<i>Glaucomastix abaetensis/itabaianensis</i> (Male)	Analysis Significance	Model	4	47.156	2.0011	0.082
			Residual	33	194.413		
		Axes Significance	CAP1	1	43.953	7.4606	0.053
			CAP2	1	2.187	0.3712	0.990
		Variables Significances	Solar Radiation	1	36.175	6.1403	0.003
			Wind Speed	1	2.719	0.4615	0.450
			Annual Mean Temperature	1	7.732	1.3125	0.265
			Geography	1	0.531	0.0901	0.955
	<i>Glaucomastix abaetensis/itabaianensis</i> (Female)	Analysis Significance	Model	4	18.205	1.4979	0.194
			Residual	37	112.425		
		Axes Significance	CAP1	1	14.800	4.8709	0.250

GM		Variables Significances	CAP2	1	1.557	0.5126	0.939
			Solar Radiation	1	4.190	1.3789	0.234
			Wind Speed	1	1.637	0.5388	0.510
			Annual Mean Temperature	1	6.501	2.1394	0.125
			Geography	1	5.877	1.9343	0.146
	<i>Glaucomastix abaetensis/itabaianensis</i> (Female) - Dorsal	Analysis Significance	Model	4	1,29E+27	0,6838	0,77
			Residual	30	1,42E+28		
		Axes Significance	CAP1	1	9.6146e+22	2.0311	0.613
			CAP2	1	2.7018e+22	0.5707	0.980
		Variables Significances	Solar Radiation	1	1.7716e+22	0.3743	0.854
			Wind Speed	1	7.7991e+21	0.1648	0.923
			Annual Mean Temperature	1	2.1071e+22	0.4451	0.714
			Geography	1	8.2889e+22	1.7510	0.160
	<i>Glaucomastix abaetensis/itabaianensis</i> (Male) - Dorsal	Analysis Significance	Model	4	1.2227e+23	1.4955	0.086
			Residual	36	7.3583e+23		
		Axes Significance	CAP1	1	9.9991e+22	4.8920	0.047
			CAP2	1	1.9471e+22	0.9526	0.910
		Variables Significances	Solar Radiation	1	3.2060e+21	0.1568	0.970
			Wind Speed	1	7.7101e+22	3.7721	0.018
			Annual Mean Temperature	1	3.8063e+22	1.8622	0.120
			Geography	1	3.9052e+21	0.1911	0.872
	<i>Glaucomastix abaetensis/itabaianensis</i> (Female) - Side	Analysis Significance	Model	4	0.010092	2.0642	0.004
			Residual	30	0.036668		
		Axes Significance	CAP1	1	0.004441	3.6337	0.029
			CAP2	1	0.003292	2.6935	0.084
		Variables Significances	Solar Radiation	1	0.002732	2.2348	0.013
			Wind Speed	1	0.002016	1.6497	0.109
			Annual Mean Temperature	1	0.003872	3.1682	0.003
			Geography	1	0.001472	1.2041	0.278
	<i>Glaucomastix abaetensis/itabaianensis</i> (Male) - Side	Analysis Significance	Model	4	2.1931e+09	0.6844	0.809
			Residual	36	2.8839e+10		
		Axes Significance	CAP1	1	1.1143e+09	1.4296	0.955
			CAP2	1	9.8871e+08	1.2685	0.880

Tropidurus hygomi (Female) - Dorsal	Variables Significances	Solar Radiation	1	7.6866e+08	0.9595	0.540	
		Wind Speed	1	4.8336e+07	0.0603	0.911	
		Annual Mean Temperature	1	4.8673e+08	0.6076	0.799	
		Geography	1	8.8938e+08	1.1102	0.284	
	Analysis Significance	Model	4	5.1865e+09	1.3465	0.203	
		Residual	71	6.8370e+10			
	Axes Significance	CAP1	1	3.3103e+09	3.4376	0.328	
		CAP2	1	1.4114e+09	1.4657	0.703	
	Tropidurus hygomi (Female) - Side	Variables Significances	Solar Radiation	1	1.9581e+09	2.0334	0.134
			Wind Speed	1	1.7845e+09	1.8531	0.146
Annual Mean Temperature			1	5.6797e+08	0.5898	0.558	
Geography			1	8.7596e+08	0.9097	0.407	
Analysis Significance		Model	4	1.4817e+10	1.0203	0.42	
		Residual	71	2.5778e+11			
Axes Significance		CAP1	1	1.0030e+10	2.7625	0.363	
		CAP2	1	3.1430e+09	0.8657	0.955	
Tropidurus hygomi (Male) - Dorsal		Variables Significances	Solar Radiation	1	3.2777e+09	0.9028	0.428
			Wind Speed	1	5.6509e+09	1.5564	0.195
	Annual Mean Temperature		1	3.7111e+09	1.0222	0.371	
	Geography		1	2.1773e+09	0.5997	0.683	
	Analysis Significance	Model	4	4,20E+13	0,856	0,446	
		Residual	35	4,30E+14			
	Axes Significance	CAP1	1	3,40E+13	29.308	0,474	
		CAP2	1	8,00E+12	0,6888	0,934	
	Tropidurus hygomi (Male) - Side	Variables Significances	Solar Radiation	1	9,43E+11	0,0768	0,944
			Wind Speed	1	1,29E+12	0,1055	0,601
Annual Mean Temperature			1	7,02E+12	0,5719	0,629	
Geography			1	3,28E+13	26.698	0,132	
Analysis Significance		Model	4	1.1364e+10	0.7238	0.608	
		Residual	35	1.3738e+11			
Axes Significance		CAP1	1	7.4427e+09	1.9504	0.698	
		CAP2	1	3.7986e+09	0.9954	0.732	
Variables Significances		Solar Radiation	1	6.6541e+09	1.6953	0.190	
		Wind Speed	1	5.9087e+08	0.1505	0.501	
	Annual Mean Temperature	1	2.3009e+09	0.5862	0.567		
	Geography	1	1.8180e+09	0.4632	0.556		



Capítulo 2

Título: O papel das mudanças costeiras ao longo do Quaternário na diversificação de lagartos endêmicos de dunas de restinga do nordeste do Brasil

Autores: Cecil Fazolato, Sílvia Barreto, Rilquer Mascarenhas, José Maria Landim Dominguez, Fernando Sequeira e Henrique Batalha Filho

Artigo para ser submetido ao periódico *Heredity* (ISSN on-line: 1365-2540)

O papel das mudanças costeiras ao longo do Quaternário na diversificação de lagartos endêmicos de dunas de Restinga do nordeste do Brasil

Cecil Fazolato^{1, *}, Sílvia Barreto ², Rilquer Mascarenhas^{5,6}, José Maria Landim Dominguez³, Fernando Sequeira⁴ e Henrique Batalha Filho¹

¹Universidade Federal da Bahia, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução, Instituto de Biologia, Rua Barão de Jeremoabo, s/n, 40170-115, Ondina, Salvador, Bahia, Brazil.

²Centre for Advanced Studies of Biodiversity – CEABIO, Guamá Science Park, Lot 11, Avenida Perimetral da Ciência Km 01 – Guamá, Belém – PA, 66075-750, Brazil

³Departamento de Oceanografia, Instituto de Geociências, Universidade Federal da Bahia (UFBA), Rua Barão de Jeremoabo, S/N, Campus Ondina, Salvador, BA, 40170-290, Brazil

⁴CIBIO/InBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos da Universidade do Porto, Instituto de Ciências Agrárias de Vairão, Vairão, Portugal

⁵The City College of New York, City University of New York. City College – 160 Convent Ave, New York, NY, USA, 10031

⁶The Graduate Center, City University of New York. Grad Center – 365 5th Ave, New York, NY, USA, 10016

*Corresponding author: fazolato.cp@gmail.com

Abstract:

O período Quaternário foi marcado por variações climáticas que tiveram grandes impactos nos ecossistemas costeiros e na diversificação de espécies no mundo todo. Um dos maiores impactos está associado a oscilação do nível do mar o qual foi preponderante na formação de ecossistemas costeiros de restinga no litoral do Brasil. Estas formações arenosas pleistocênicas apresentam um caráter singular devido a sua formação recente, mudanças constantes e grande influência salina, eólica e solar. Os lagartos *Tropidurus hygomi*, *Glaucmastix abaetensis* e *Glaucmastix itabaianensis* são espécies endêmicas e simpátricas nestas formações de restingas no litoral norte da Bahia e Sergipe. Neste trabalho utilizamos informações genômicas a partir de ddRAD e modelagem de nicho para investigar de forma mais refinada a estruturação populacional, fluxo gênico, demografia histórica e distribuição potencial destas espécies para o passado. Identificamos oito cluster genéticos para táxons com grande estruturação populacional bem suportadas assim como a presença de fluxo gênico associado a planícies costeiras e barreiras de fluxo gênico associadas a rios, regiões úmidas e dunas de formação eólica. Encontramos associação dos

períodos de expansão populacional sobre a plataforma continental durante os períodos de rebaixamento do nível do mar e contração populacional durante o avanço do nível do mar. Acreditamos que a formação histórica do ecossistema de restinga do litoral norte da Bahia e Sergipe está diretamente associado com a diversificação destes lagartos endêmicos. As populações destes táxons sofreram momentos de expansão e contração, viabilizando oportunidades de habitats assim como perda dos mesmos em função do clima e exposição da plataforma continental. A presença de formações úmidas e rios podem estar diretamente associados a formas de barreiras de fluxo gênico contribuindo também com a estruturação populacional destas espécies. Possivelmente a história biogeográfica e evolutiva destes lagartos assim como de outras espécies pode estar intimamente associadas às paisagens de restingas e suas transformações ao longo do Pleistoceno-Holoceno. Sinalizamos a importância de estudos genômicos em outros táxons para entender melhor quais processos evolutivos e biogeográficos estão associados às restingas assim como uma preocupação para a conservação destas espécies.

Keywords: NGS, pleistoceno, holoceno, Quaternário, Biogeografia

1. Introdução

Apesar da região neotropical abrigar os maiores níveis de biodiversidade do planeta, ainda existem muitas lacunas a serem exploradas a respeito dos mecanismos ecológicos e evolutivos responsáveis por moldar essa diversidade (Rull, 2011; Antonelli et al., 2018a; Wilson, 2000; Antonelli, 2022). Muitas espécies neotropicais exibem alta estrutura e diversidade genética populacional críptica ao longo do espaço geográfico, muitas vezes associadas a complexos de espécies (Ramos et al., 2012; Vargas et al., 2015; Moraes-Barros and Arteaga, 2015; Antonelli et al., 2018b; Vieira et al., 2023). Diversos processos ao longo do Terciário e Quaternário contribuíram para dinâmica evolutiva da biota desta região, sendo o período mais recente (Pleistoceno e Holoceno) bastante marcado por mudanças climáticas cíclicas que fragmentaram habitats e alteraram os níveis dos oceanos (Rull, 2008).

Algumas hipóteses buscam explicar quais processos foram preponderantes na diversificação dos táxons neotropicais, como a hipótese dos rios como barreiras ao fluxo

gênico sendo importante para eventos vicariantes que levaram a especiação de organismos terrestres (Wallace, 1852; Patton et al., 1994; 2000; Kopuchian et al., 2020; Naka and Pil, 2020). Para o Quaternário, a teoria dos refúgios pleistocênicos (Haffer, 1969) e a teoria das flutuações do nível do mar (Nores, 2002). Estas duas últimas englobam os efeitos das mudanças climáticas e suas repercussões ao longo do Pleistoceno. Haffer (1969) abordou como as mudanças da temperatura durante do Pleistoceno contribuíram com a formação de refúgios como ilhas florestais, afetando as espécies dependentes destes ambientes com momentos de expansão (períodos mais quentes) e momentos de retração (períodos mais frios formando refúgios). Sob uma perspectiva diferente, Nores (2002) discute os efeitos da variação do nível do mar na diversificação na América do Sul, resultando na segregação da biota devido aos efeitos da fragmentação de planícies terrestres, o que gera a formação de ilhas e favorece a especiação alopátrica. Entretanto, as flutuações marinhas também tiveram efeitos na diversificação de outros táxons (Fitzpatrick et al., 2009; Thomaz et al., 2015; Guo et al., 2015; Weigelt et al., 2016; Fazolato et al., 2017; Yousefi et al., 2023) com grande atenção em regiões influência costeira oceânica devido as características geográficas e/ou pelas espécies serem endêmicas e mais afetadas pelas transformações destas paisagens (Weigelt et al., 2016; Papadopoulou and Knowles, 2017).

Nas faixas costeiras continentais as oscilações do nível do mar resultaram em processos de sedimentação, assim como modificações da paisagem costeira (Curry, 1961; Siddall et al, 2003; Sant'Anna Neto et al., 2005; Bailey and Flemming, 2008; Hansen et al, 2013; Micallef et al, 2013). Na costa brasileira, estas oscilações foram responsáveis pela formação de regiões arenosas dunares, denominadas Restingas (Dominguez, 2006). Estas formações são de origem predominantemente quaternária e abrigam altos índices de endemismo (Cerqueira et al., 2000; Rocha et al., 2005; Xavier et al., 2015), resultante da diversidade de habitats e adaptações dessas espécies a um ambiente com um alto stress abiótico a partir de influência arenosa, salina, eólica e alta temperatura (Dominguez et al., 1990; 1992; McLachlan, 1991). Apesar do crescente conhecimento a respeito dos processos geológicos, pouco se sabe sobre os processos de diversificação nas Restingas (Mora et al., 2007; Pinheiro et al., 2011; Turchetto-Zolet et al., 2013; Xavier et al., 2015), especialmente da região nordeste do Brasil (Massante e Gerhold, 2020). Além de ser um ecossistema de recente formação, as restingas apresentam um mosaico de habitats em

constante dinâmica de mudanças devido a forte influência oceânica (Callan, 1964; Duffey, 1968; McLachlan, 1991).

As paisagens de restinga são compostas por diferentes estruturas originadas ao longo do Pleistoceno e Holoceno. Oscilações do nível do mar contribuíram diretamente para a formação e distribuição dos manguezais (Behling, 2001a; 2001b; Vedel et al., 2006; Krauss et al., 2008); os ventos oceânicos contribuíram para a formação de complexo dunares e sua distribuição no espaço costeiro (Hesp, 2002; Dominguez, 2006; Abhar et al., 2015); eventos eólicos e de sedimentação estão associados a formação de complexos lagunares e hidrológicos (Villwock et al., 2005; Vital et al., 2005; Latrubesse et al., 2005). Tal heterogeneidade na paisagem propicia a presença de um mosaico de estruturas na faixa costeira que oportunizam a presença de populações de espécies ou limitam sua distribuição de acordo com a dinâmica de distribuição e ocupação de habitats. Porém, devido a própria característica de transformações rápidas das paisagens de restinga (Dominguez, 2006), eventos de transgressivos e regressivos do nível do mar também oportunizaram a expansão dessas formações costeiras até o limite da plataforma continental em períodos com o nível do mar mais baixo, oportunizando expansão populacional de espécies residentes (Fazolato et al., 2017). No Brasil estes eventos ocorreram em diferentes proporções, com a maior exposição da plataforma continental na foz do rio Amazonas (250 km) e menor na região nordeste de 30km a 63km de largura devido a ser uma porção mais rasa da linha de costa (aprox. 40 de profundidade) (Vital et al., 2005). Na costa nordeste oriental, na foz dos principais rios, existe a presença planícies costeiras com laguna-barreira de origem pleistocênica/holocênica assim como lagunas, estuários, manguezais e cordões litorâneos trabalhados pelo vento formando campos de dunas (Villwock et al., 2005). Todas estas condições estruturais da paisagem, assim como a formação e a rápida transformação das restingas, abrem questionamentos a respeito dos processos de diversificação das espécies residentes nestes ecossistemas assim como os efeitos da paisagem nas populações.

Aqui, estudamos a diversificação espaço-temporal de três espécies de lagartos simpátricos e endêmicos de formações de restinga do nordeste do Brasil: *Tropidurus hygomi*, *Glaucomastix abaetensis* e *G. itabaianensis*. *Tropidurus hygomi* Reinhardt & Luetken, 1868 é endêmico das formações arenosas costeiras do litoral norte da Bahia até o litoral de Sergipe (Vanzolini and Gomes, 1979; Rodrigues, 1987), limitado ao sul pela foz

do Rio Paraguaçu e ao norte pela foz do Rio São Francisco. Um estudo filogeográfico da espécie identificou a formação de cinco linhagens mitocondriais bem suportadas (1.5 a 9.8%, *cytb/mtDNA*), sugerindo diversificação associada aos processos transgressivos e regressivos do nível do mar ao longo do Quaternário (Fazolato et al, 2017). O lagarto *G. abaetensis* (Dias, Rocha & Vrcibradic 2002) se distribui nas formações de restinga do litoral norte do estado da Bahia entre as fozes dos rios Paraguaçu e Itapicuru. *Glaucomastix itabaianensis* ocorre do extremo norte do litoral da Bahia até o Sergipe (Rosário et al, 2019) entre as fozes dos rios Itapicuru e São Francisco. Um estudo filogeográfico por Rosário et al. (2019) identificou duas linhagens divergentes (9.1 e 10.1%) ao longo da distribuição de *G. abaetensis*, culminando na descrição da espécie *G. itabaianensis*, ao norte da distribuição original de *G. abaetensis*. Estas espécies constituem modelos ideais para se compreender a história de diversificação das formações de restinga do nordeste do Brasil por serem simpátricas, endêmicas e apresentarem forte associação com o habitat associado a restrições fisiológicas e ecológicas. Além disso, como *T. hygomi* e *G. abaetensis* são consideradas vulnerável e em perigo (ICMBIO, 2018), respectivamente, a compreensão da variação genética espacial destas espécies é de extrema importância para planos de manejo e conservação.

No presente estudo utilizamos dados subgenômicos obtidos por *double-digest restriction-site-associated DNA sequencing* (ddRADseq) dos lagartos *T. hygomi*, *G. abaetensis* e *G. itabaianensis* para acessar a variação espacial destas espécies ao longo das formações de Restinga do litoral do nordeste do Brasil. Nós acessamos a estrutura populacional e a demografia histórica para avaliar o efeito da estrutura da paisagem e das mudanças de clima do Quaternário na diversificação destas espécies. Especificamente, nós objetivamos responder as seguintes questões: (i) há estrutura genética entre as populações das espécies analisadas? (ii) A diferenciação genética é espacialmente congruente entre as espécies? (iii) Como as mudanças climáticas e do nível do mar do Quaternário afetaram a demografia das espécies analisadas? Há sincronismo na variação demográficas destas espécies?

2. Material e Métodos

2.1 Amostragem, Preparação das bibliotecas (ddRAD) e sequenciamento

Foram obtidas 205 amostras de tecidos (músculo da cauda) para espécies focais do estudo: 112 de *T. hygomi*, 50 de *G. abaetensis* e 43 de *G. itabaianensis*. As amostras foram obtidas ao longo de 12 áreas de acordo com as regiões de distribuição das espécies (Figura 01; Tabela S1). A licença para a coleta foi concedida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), por meio do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) número SISBIO/MMA 71281-4. O registro para o acesso do patrimônio genético nacional foi concedido Conselho de Gestão do Patrimônio Genético por meio do Sistema Nacional do Patrimônio Genético e do Conhecimento Tradicional Associado (SISGEN) sob cadastro de acesso SISGEN/MMA A0DC599 e sob o cadastro de remessa SISGEN/MMA R3C3C4A.

O DNA genômico total foi extraído a partir do músculo de caudas autotomizadas, assim como dos animais coletados, utilizando o kit *Dneasy Blood & Tissue* (QIAGEN, Hilden, Germany). As amostras foram processadas utilizando a abordagem de bibliotecas ddRAD (Parchman et al., 2012; Peterson et al., 2012). As bibliotecas foram construídas seguindo os protocolos de Parchman et al. (2012) e Peterson et al. (2012) com modificações adicionais descritas em Batalha-Filho et al. (2023). As modificações incluíram: o uso de enzimas de restrição *SbfI* ao invés de *EcoRI* (recomendado para grandes genomas ou mais indivíduos por biblioteca); dual-index barcode para permitir o uso de diversas (multiplexing > 96) amostras por biblioteca; Y-adapter para *MseI* de Peterson et al. (2012) para prevenir a amplificação de fragmentos de *MseI*-*MseI*; CutSmart buffer para simplificar as misturas de ligação e restrição; purificação pós-ligação utilizando Agencourt AMPure beads (Beckman Coulter, California, USA); PCR utilizando Q5 Hot Start Polymerase (New England BioLabs, Massachusetts, USA); PCR modificada para diminuir o número de ciclos aumentando o número de réplicas (quatro reações separadas de 10 µl de produto de ligação-restrição que mais tarde foram combinados) e iniciando o volume de DNA; adição de primers e dNTPs para um ciclo térmico final para reduzir produtos de PCR de cadeia simples ou *heteroduplex*; e limpeza final com seleção de tamanho com AMPure beads. O DNA foi duplamente digerido com as enzimas *SbfI* e *MseI*. Em seguida adaptadores específicos e barcodes únicos foram ligados a digestão do DNA e o passo da purificação (para eliminação de fragmentos menores) foi conduzido utilizando o AMPure beads. Após

isso, foram realizadas PCR utilizando primers PCR Illumina para amplificar os fragmentos que tinham adaptadores e barcodes ligados nas extremidades de acordo com os tamanhos de 400-500 bp de acordo com o gel de extração. Em seguida foi realizada outro passo de purificação com MinElute Gel Extraction kit (QIAGEN, Hilden, Germany) e beads magnéticas AMPure. Todas as bibliotecas foram quantificadas usando o Fluorômetro Qubit e sequenciadas em ambas as direções (*paired-end*) com leituras de 125 pb em uma plataforma Illumina na Novogene Co. (Beijing, China).

2.2. Processamento dos dados de ddRADseq

Nas análises subsequentes, as espécies irmãs *G. abaetensis* e *G. itabaianensis* (doravante denominadas *G. abaetensis/itabaianensis*) foram tratadas como um único grupo devido à magnitude da diferenciação genética entre essas duas espécies serem semelhantes (Rosario et al., 2019) à diferenciação genética observada entre os agrupamentos genéticos de *T. hygomi* (Fazolato et al., 2017).

Foi utilizada a ferramenta Sabre (<https://github.com/najoshi/sabre>) para o *demultiplex* das *reads* para arquivos Fastq separados por indivíduo. A pipeline *ipyrad* v0.7.29 (Eaton and Overcast 2020) foi utilizada para processar os dados genômicos para cada táxon. Foi realizando um *assembling* único combinando as *reads* de *G. abaetensis* e *G. itabaianensis*, e para *T. hygomi* o *assembling* foi realizado separadamente. Foram obtidos *assembling* para todas as amostras por táxon e para cada um dos clusters recuperados no sNMF (veja Figura 01). Utilizamos o método de agrupamento *de novo*, profundidade mínima para o *base calling* foi 10, filtragem dos adaptadores e corte das primeiras e últimas cinco bases de todas as *reads*. Um máximo de 10% de dados ausentes foi permitido para o conjunto de dados de cada espécie. Os demais parâmetros foram utilizados no modo default. Para *T. hygomi*, recuperamos uma média de 1.090.844,15 *reads* filtradas na montagem, com 12.441 loci e 125.324 SNPs no total. Para *G. abaetensis/itabaianensis*, o processamento do conjunto de dados gerou uma média de 1.023.079,27 *reads* filtradas na montagem por amostra, com o total de 13.460 loci e 86.536 SNPs.

2.3 Estrutura populacional, diversidade genética e migração

Os valores de diversidade genética foram obtidos no DnaSP v.6.12 (Rozas et al. 2017) através dos cálculos de diversidade de haplótipos (genes) (Nei, 1987), diversidade de nucleotídeos (Nei, 1987) e número médio de diferenças de nucleotídeos (Tajima, 1983) (Tabela 01). A estrutura genética foi investigada por Análise de Componentes Principais (PCA) usando a função glPca do pacote adegenet 2.1.2 (Jombart 2008) pelo R Statistical Software (v4.0.6; R Core Team 2021). Também, avaliamos a estrutura genética populacional usando a abordagem de Fatoração de Matriz Não Negativa Esparsa (sNMF) no pacote LEA (Frichot e François 2015), que é baseada em métodos de verossimilhança, análise de componentes principais (PCA) e algoritmos NMF, mostrando robustez aos desvios de suposições tradicionais do modelo genético populacional (Frichot et al. 2014). Testamos o número de clusters geneticamente distintos (K) entre 1 e 10. Para testar a precisão dos resultados, duzentas réplicas foram executadas para cada K sob diferentes valores de parâmetros de regularização alfa (1, 10, 100 e 1000). O valor ótimo de K foi determinado utilizando o critério de entropia cruzada (Frichot et al. 2014).

Para investigar a estrutura espacial e conectividade populacional, utilizamos o método *Estimated Effective Migration Surface* (EEMS; Petkova et al. 2016). A abordagem EEMS é robusta para separar a contribuição do isolamento por distância puro do efeito de barreiras históricas ou paisagens heterogêneas na diferenciação populacional (Petkova et al., 2016). A matriz de dissimilaridade genética média foi calculada com o programa bed2diffs (<https://github.com/dipetkov/eems/tree/master/bed2diffs>) após converter o arquivo VCF para o formato BED usando PLINK v1.9 (Chang et al. 2015). Os polígonos de habitat foram construídos com base na distribuição dos pontos de amostragem genética (Tabela S1). Para *T. hygomi* e *G. abaetensis/itabaianensis* a área abrangida pelo polígono compreendeu a faixa de distribuição entre os estados da Bahia e Sergipe. As análises foram executadas usando o *runeems_snps* versão 1 do EEMS para 30×10^6 iterações, com os primeiros 5×10^6 excluídos como burn-in e tamanhos deme de 300 para ambos os táxons. Para cada espécie, foram realizadas três análises independentes para garantir a convergência, que foi verificada comparando os gráficos de traços posteriores gerados pelos *reemplots* do pacote R (<https://github.com/dipetkov/eems/tree/master/plotting>). Este mesmo pacote foi utilizado para visualizar os resultados finais combinados.

Para estimar as relações filogenéticas entre as populações amostradas aplicamos o modelo coalescente multiespécies (MSC) para acomodar diferentes histórias genealógicas entre loci devido a fenômenos como sorteamento incompleto de linhagens (ILS; Rannala et al., 2020). Foi utilizado um SNP por locus nessa análise. A análise MSC foi conduzida no programa SVD – *SVDquartets* (Chifman & Kubatko, 2014) implementado através do PAUP* 4.0 (Swofford, 2003) com 1000 réplicas de bootstrap.

2.4. Inferência demográfica

As estimativas demográficas de mudança do tamanho efetivo populacional ao longo do tempo foram obtidas pelo método Stairway plot v2.1.1 (Liu and Fu, 2020), que é uma abordagem flexível e baseada em SFS (*site frequency spectrum*). As estimativas foram obtidas individualmente para cada um dos grupos genéticos recuperados nos testes de estrutura genética (Figura 1) em cada um dos táxons. Para gerar o gráfico de Stairway, assumimos uma taxa de mutação de 1.1×10^{-8} e um tempo de geração de 1 ano para as espécies (Caetano and Colli, 2021; Barley et al., 2022). A estimativa (mediana) e o pseudointervalo de confiança (IC) de 95% foram gerados com base em 200 replicações.

2.5. Modelagem de nicho ecológico

Para inferir os efeitos das oscilações climáticas do Quaternário na dinâmica de distribuição dos táxons analisados espécies, modelamos a distribuição potencial das espécies nas condições atuais e ao longo de diferentes períodos do Quaternário Superior. Considerando a presença dos lagartos associada a faixa costeira com direta influência das oscilações do mar, esperamos que em períodos mais quentes (Holoceno – últimos 8,3 mil anos atrás) a distribuição destes animais tenha menor amplitude devido a baixa exposição da plataforma continental e nos períodos mais frios tenha maior expansão da distribuição devido a maior exposição da plataforma continental (17-113 mil anos atrás), havendo maior disponibilidade de habitats e conectividade nas épocas interstadiais de Heinrich, Bølling-Allerød e Young Dryas. As ocorrências de espécies foram obtidas a partir dos trabalhos de Fazolato et al., (2017) e Rosário et al., (2019) e nossa amostragem genética (Tabela S1). Para reduzir o viés na modelagem, utilizamos filtro de afinamento para excluir locais em um raio de até 5 km usando o pacote spThin (Aiello-Lammens et al. 2015). Geramos Modelos de Nicho Ecológico (ENMs) sob a abordagem de máxima entropia

(Phillips et al. 2006) juntamente com variáveis bioclimáticas disponíveis em Paleoclim (Brown et al. 2018) com resolução de 2,5 arc minutos. Para a análise ENM utilizamos variáveis bioclimáticas não correlacionadas (r de Pearson $< 0,7$) para cada espécie com base nos dados de ocorrência: a) *T. hygomi* – isothermalidade (bio3), amplitude anual da temperatura (bio7), temperatura média do trimestre mais seco (bio9), precipitação do mês mais chuvoso (bio13), sazonalidade da precipitação (bio15) e precipitação do trimestre mais frio (bio19); B) *G. abaetensis/itabaianensis* – isothermalidade (bio3), amplitude anual da temperatura (bio7), Temperatura média do trimestre mais quente (bio10), precipitação do mês mais chuvoso (bio13), precipitação do mês mais seco (bio14), sazonalidade da precipitação (bio15). Utilizamos nove períodos desde o Pleistoceno Superior até o presente (Brown et al. 2018): condições atuais; Holoceno tardio, Meghalayan (4,2-0,3 kya); Holoceno médio, Nortegrippiano (8,326-4,2 kya); Holoceno inicial, Groenlândia (11,7-8,326 kya); Younger Dryas Stadial (12,9-11,7 kya); Bølling-Allerød (14,7-12,9 kya); Heinrich Stadial 1 (17,0-14,7 kya); Último Máximo Glacial (cerca de 21 mil anos); e Último Interglacial (cerca de 130 mil anos). Para *T. hygomi* e *G. abaetensis/itabaianensis* as camadas foram cortadas iguais devido a distribuição simpátrica das espécies em uma extensão geográfica entre as coordenadas -40.50 (longitude máxima), -35.00 (longitude mínima), -13.50 (latitude máxima) e -8.50 (latitude mínima) usando o pacote raster (<http://raster.org/>). O background para cada espécie foi obtido gerando aleatoriamente 1.000 pontos através do polígono convexo mínimo. Executamos e avaliamos modelos usando a função *ENM evaluate* do pacote ENMeval (Muscarella et al. 2014). Testamos valores do multiplicador de regularização de 1 a 5, com incrementos de 0,5, bem como as seguintes combinações de classes de recursos: linear, linear-quadrático, hinge e linear-quadrático-hinge. Para evitar *overfitting*, realizamos uma validação cruzada espacial com o método checkerboard2, que divide nossos dados em quatro conjuntos de avaliação. Para cada conjunto, o modelo foi treinado nos três conjuntos restantes e testado utilizando o conjunto de avaliação. O melhor modelo foi escolhido com base na taxa de omissão e nos valores de AUC (ou seja, escolhemos o modelo com menor taxa de omissão e maior AUC). Os modelos finais mais bem ajustados foram gerados usando a função maxent no pacote dismo (<https://github.com/rspatial/dismo>).

3. Resultados

3.1 Diversidade genética e estrutura populacional

O sequenciamento ddRADseq obteve uma média de 1.090.844,15 *raw reads* (leitura brutas) para 103 amostras de *T. hygomi* e 1.023.079,27 *raw reads* para 83 amostras de *G. abaetensis/itabaianensis*. Após a filtragem do *ipyrad* foi retido uma média de 1.087.694,22 *reads* para *T. hygomi* e 1.020.601,49 *reads* para *G. abaetensis/itabaianensis*. A base de consenso e agrupamento entre amostras considerando uma cobertura de profundidade mínima de 10, recuperou: 12.441 loci com 125.324 SNPs para *T. hygomi* em uma matriz com 16,08% de sítios faltantes e 13.460 loci com 86.536 SNPs para *Glaucomastix abaetensis/itabaianensis* em uma matriz com 14,75 % de sítios faltantes. Para *T. hygomi* e *G. abaetensis/itabaianensis* encontramos heterozigossidade média de 0,00973688 e 0,00915884 respectivamente, com taxa de erro de 0,00169106 e 0,00161654 também respectivamente. Usando todas as amostras de cada espécie a média da diversidade de haplótipos (genes – Hd), da diversidade de nucleotídeos (Pi) e a média de diferenças de nucleotídeos (ThetaK) para todos os agrupamentos genéticos de *T. hygomi* (Tabela 01) foram 0,2315985, 0,00185528 e 0,38417821 respectivamente e 0,15035462, 0,00108025 e 0,2287954 respectivamente para *G. abaetensis/itabaianensis* (Tabela 01).

A inferência de estrutura populacional pelo sNMF revelou que ambos os táxons estão subdivididos em oito agrupamentos genéticos distintos (k=8; Figura 01). Para *T. hygomi* os clusters foram (Figura 01D): (1) Parque das dunas – PDD, (2) Guarajuba – GU, (4) Barra do Itrairí – BI, (5) Costa azul – CA, (6) RPPN Cajú – CJ, (7) PARNA Serra de Itabaiana – IT, (8) Pirambu – PI com Pacatuba – PA e (3) uma região em que os indivíduos de Praia do Forte – PF, Massarandupio – MA e Baixo – BA apresentam uma mistura significativa (*admixture*) bem acentuada entre estas três localidades. A estrutura populacional observada no sNMF também foi identificada nos resultados da PCA (Figura 01F), porém com os clusters genéticos da região de Sergipe (IT, PI e PA) ficando mais agregados assim como os clusters associados mais ao sul da distribuição (PDD, GU e PF). Em *G. abaetensis/itabaianensis* os agrupamentos genéticos identificados foram (Figura 01A): (2) Massarandupio – MA, (3) Baixo – BA, (4) Parque das dunas – PDD, (5) Costa azul – CA, (6) RPPN Cajú – CJ, (7) PARNA Serra de Itabaiana – IT, (8) Pirambu – PI e (1) uma região com mistura acentuada (*admixture*) de ancestralidade entre os indivíduos de Arembépe – AR com Praia do Forte – PF. O resultado observado na PCA (Figura 01C) também revela

estruturação populacional, porém com sobreposição dos *clusters* referentes as localidades de ocorrência do *G. itabaianensis* e maior separação entre as localidades referente a distribuição de *G. abaetensis*.

A topologia do SVDquartets (Figura 01 – E (*T. hygomi*), B (*G. abaetensis/itabaianensis*)) recuperou clusters referentes a localização dos táxons com valores altos de suporte. Diferente dos *admixture* identificados no sNMF, os resultados SVDquartets recuperam clados separados e bem suportados nas espécies amostradas, separando praticamente todas as localidades amostras, com exceção Pirambu e Pacatuba em *T. hygomi* (Figura 1). Para *G. abaetensis/itabaianensis*, SVDquartets (Figura 01B) não somente recuperou a separação bem suportado entre *G. abaetensis* e *G. itabaianensis* mas também identificou sub estruturação dentre as populações de cada espécie. Para *T. hygomi* a análise recuperou sub estruturação bem suportada ao longo de toda a distribuição da espécie (Figura 01E).

Os mapas contendo as superfícies de migração pelo EEMS (Figura 02) para *T. hygomi* e *G. abaetensis/itabaianensis* revelaram barreiras ao fluxo gênico para os dois táxons. Em *T. hygomi*, as localidades de Pacatuba e Pirambu apresentam nítida presença de fluxo gênico concordando com os resultados de SVDquartets (Figura 01E), sNMF (Figura 01D) e PCA (Figura 01F). A maior barreira é identificada circundante a localidade de PARNA Serra de Itabaiana assim como a presença de barreira referente a localização ao Rio Pojuca e ao Rio Inhambupe (Figura 02). Para *G. abaetensis/itabaianensis*, o resultado do EEMS identificou uma grande região de fluxo gênico que compreende as localidades de Pirambu, RPPN Cajú e Costa Azul referentes a distribuição de *G. itabaianensis*. Somente PARNA Serra de Itabaiana que apresenta a presença de barreira circundante a localidade assim como em *T. hygomi*. A maior barreira identificada pela análise se encontra no limiar de separação da distribuição entre *G. abaetensis* e *G. itabaianensis* localizado logo ao sul da localidade de Costa Azul, próximo ao Rio Itapicuru. Esta barreira coincide com a posição geográfica do Rio Itapicuru (figura 02) e o efeito da mesma se estende até o norte da localidade de Praia do Forte

3.2. Demografia histórica

A variação do tamanho efetivo ao longo do tempo pelo Stairway plot mostrou declínio populacional recente e sincrônico em todos os grupos populacionais das espécies

de lagartos analisadas (Figura 03). As populações apresentaram redução populacional entre 10.000 kya e 50.000 kya, no final do Pleistoceno. Nenhuma das populações amostradas apresentaram sinal de expansão após este período (Figura 03).

3.3. Modelagem de nicho ecológico

A seleção de modelo pelo ENMeval ajustou o modelo com o multiplicador de regularização de cinco para ambas as espécies (ver Tabela S2 para parâmetros dos modelos com melhor ajuste). A modelagem de nicho indicou semelhança da distribuição potencial entre as espécies de lagartos com períodos de expansão e contração da distribuição congruentes (Figura 04). Os modelos referentes ao período presente, Holoceno tardio e Holoceno médio (Figuras 05: A, B e C respectivamente) não demonstraram grande diferença, mas com expansão da distribuição no início do holoceno, younger Drias stadial, Bølling-Allerød e Heinrich Stadial (Figura 05: D, E, F e G respectivamente) ocorrendo ocupação do limite da plataforma continental. No último máximo glacial (Figura 05H) o potencial de distribuição teve maior probabilidade de ocorrência e ocupação da plataforma continental (Figura 05 A).

4. Discussão

Utilizando análises genômicas populacionais e modelos de paleodistribuição nós evidenciamos o papel das oscilações do nível do mar ao longo do Quaternário e características da paisagem na variação genética espacial de lagartos endêmicos das formações de Restinga do nordeste do Brasil. Nossos dados revelaram presença de oito grupos genéticos distintos para os táxons analisados (Figura 01), com concordância espacial no padrão de estruturação genética entre *T. hygomi* e *G. abaetensis/itabaianensis*. Para ambos os táxons as descontinuidades populacionais apresentaram concordância espacial com regiões de manguezais nas fozes de rios que fragmentam a distribuição contínua das dunas de areia branca (figuras 1 e 2). As estimativas demográficas e de paleodistribuição revelaram declínio populacional sincrônico no final do Pleistoceno (Figuras 3 e 4). Os modelos de distribuição potencial para o final do Quaternário revelaram momentos de expansão da distribuição potencial em ambos os táxons sob a plataforma continental, assim como em regiões mais distantes do litoral em concordância com períodos mais úmidos (Auler et al., 2004; Wang et al., 2004; Pinaya et al., 2019; Piacsek et al., 2021), assim

como momentos de contração da distribuição potencial em períodos mais quentes (Figura 04). Os resultados de demografia histórica mostraram um declínio populacional sincrônico no final do Pleistoceno (Figura 03) em todos os grupos genéticos das espécies deste estudo, indicando possível influência do avanço do nível do mar reduzindo habitats disponíveis, sendo concordante com os modelos preditivos de distribuição (Figura 04). A presença de fluxo gênico e *admixture* em algumas localidades (Figuras 1 e 2) também pode estar associada às características da paisagem de dunas e suas mudanças ao longo do tempo (Dominguez, 2006).

Nos trabalhos de Fazolato et al. (2017) e Rosário et al. (2019), para o *T. hygomi* e *G. abaetensis*, respectivamente, os autores definiram algumas hipóteses para a diversificação destes lagartos, como as transgressões e regressões marinhas (em *T. hygomi*) e a presença dos rios ao longo da distribuição do *G. abaetensis*, sendo a barreira do rio Itapicuru responsável pela separação de *G. abaetensis* e *G. itabaianensis*. Nossos resultados apontam que elementos estruturantes da paisagem de Restinga (fozes de rios, mangues e outros corpos hídricos), assim como variações no nível do mar, influenciaram diretamente e sincronicamente a diversidade e estrutura genética das populações das espécies lagartos do presente estudo. Os dados de ddRADseq recuperaram mais estruturação genética ($K = 8$; Figura 01) do que os trabalhos anteriores baseados em mtDNA para *T. hygomi* (Fazolato et al., 2017), e *G. abaetensis* e *G. itabaianensis* (Rosário et al., 2019). Isso demonstra forte influência da paisagem de dunas na estrutura genética populacional e fluxo gênico a partir de um mosaico geomorfológico composto por características hídricas e pedológicas (Suguio and Tessler, 1984; Wang and Bradburd, 2014; Albert et al., 2017; Sánchez-Ramírez et al., 2018; Rivera and Carnaval, 2020).

As regiões de Restinga de ocorrência destes lagartos incluem formações dunares marcada por influência eólica presentes nos terraços marinhos pleistocênicos (Villwock et al., 2005; Dominguez, 2005). Normalmente habitats dunares têm ligação direta com a dinâmica ecológica de lagartos devido as oportunidades de micro habitats, forrageio e de termorregulação de acordo com os requisitos fisiológicos deste grupo. Desta forma, a dinâmica de alteração da paisagem ao longo do tempo levando a movimentação de sedimento por efeito do vento, assim como a influência hidrológica possivelmente afetara a diferenciação genética das populações de lagartos deste estudo (Chan et al., 2009; 2020). Por se tratar de táxons endêmicos com distribuição restrita a estes habitats arenosos, a

continuidade das dunas, a posição destas em relação a linha de costa, assim como as barreiras (rios, manguezais e zonas úmidas), afetam a dinâmica populacional destes animais assim com o fluxo gênico (Ryberg et al., 2013; Manel et al., 2013; Block et al., 2016).

Para espécies endêmicas de répteis em ambientes dunares, as mudanças ao longo do Pleistoceno causaram processos de diversificação bem pontuais devido a restrição espacial destes animais e variações climáticas (Recorder and Rodrigues, 2020). Diante dessa variação, as mudanças nos níveis do mar nesse período permitiram momentos de expansão e contração da distribuição populacional durante momentos glaciais e interglaciais, viabilizando o aumento da planície costeira com clima adequado (Leite et al., 2016; Senczuk et al., 2019). Os modelos de distribuição potencial (figura 04) revelaram avanço da distribuição dos lagartos para áreas da plataforma continental, hoje submersas, entre 17 e 8 kya, bem para áreas mais distantes da costa especialmente entre 17 e 12 kya. O avanço da distribuição para áreas distantes da costa em períodos de maior umidade ao fim do Pleistoceno, devido um deslocamento da umidade para o sul da zona de convergência intertropical nesse período, (Wang et al., 2004) (Figura 04 D, E, F, G e H) possivelmente explicam a distribuição relictual das populações destes lagartos na localidade de PARNA Serra de Itabaiana devido a um avanço das restingas. Diversos estudos têm apontado expansões demográficas populacionais associadas a períodos de regressões marinhas durante ao longo do Quaternário (Bisconti et al., 2011; Salvi et al., 2014; Leite et al., 2016). A exposição da plataforma continental, promovendo expansão da planície costeira, podem ter permitido a formação de pontes terrestres que conectam habitats atualmente isolados, permitindo migração e conseqüentemente fluxo gênico entre populações isoladas em períodos interglaciais (Fitzpatrick et al., 2009; Hewitt, 2011; Qi et al., 2014). Tal cenário pode explicar o padrão de mistura (*admixture*) entre grupos genéticos observado nas regiões de Praia do Forte e Baixo para *T. hygomi* (Figura 01 D), e nas regiões de Praia do Forte, Massaransupió e Baixo para *G. abaetensis* (Figura 01 A). A plataforma continental na região nordeste do Brasil é mais estreita, com cerca de 30 a 60 km, quando comparada à plataforma da região sul e sudeste, e com uma profundidade mais rasa com aproximadamente 40 m (Vital et al., 2005). A exposição dessa região atualmente submersa pode ter oportunizado a expansão das populações destes lagartos (*T. hygomi*; Fazolato et al., 2017), pois a faixa submersa pode ter permitido a ampliação das áreas de Restingas em pelo menos 10 vezes mais (largura atual das faixas de dunas varia

entre 2 e 5km ao longo do litoral). No período do último máximo glacial - LGM (21 Kya; Figura 04H) foi observado que apesar de um período mais úmido e com expansão preditiva da população destes lagartos para a plataforma continental exposta, o potencial de maior ocorrência se deu principalmente sob a planície costeira da plataforma continental hoje submersa. Em outros trabalhos, o LGM foi um bom período por oportunizar novos habitats e refúgios (Porretta et al., 2012; Leite et al., 2016), porém nossos resultados mostram que houve uma expansão da distribuição, mas o maior potencial de presença se restringiu a somente a plataforma continental exposta.

As estimativas de demografia histórica pelo Stairway-plot (Figura 03) também trazem suporte para o cenário de expansão populacional através da plataforma continental exposta no final do Pleistoceno. Nossos resultados revelaram declínio populacional sincrônico em todas as populações dos lagartos analisados entre 10,000 e 50,000 anos atrás. O período mais recente do declínio coincide com o avanço do nível do mar a partir do início do Holoceno (Figura 4D). Eventos regressivos e transgressivos do mar em diferentes momentos e escalas afetaram a área de estudo e foram responsáveis pelas transformações na linha de costa (Bittencourt et al., 1979; Eiten et al., 1992; Cerqueira et al., 2000; Dominguez et al., 1990, 1992). Além disso, estes eventos transgressivos podem ter promovido a estruturação populacional destes táxons, por meio da conexão e isolamento de regiões dunares através da plataforma continental exposta ao fim do Pleistoceno (Fazolato et al., 2017). Vale ressaltar que estes ambientes de Restinga estão em constante transformação associados também a efeitos climáticos e eólicos (Dominguez et al., 1992; Dominguez, 2006).

Os resultados do EEMS (Figura 02) indicaram barreiras ao fluxo gênico com concordância espacial com rios para ambas as espécies mostrando que estes corpos hídricos tiveram um importante papel no isolamento das populações dos lagartos aqui analisados (Rosário et al., 2019), assim como observado para outros lagartos (Pellegrino et al., 2005). Além dos rios, Restingas também apresentam regiões úmidas como corpos d'água aprisionados em cordões arenosos devido a oscilação do nível do mar e lençol freático (Suguio and Tessler, 1984) que também podem funcionar como barreiras ao fluxo gênico.

O rio Itapicuru teve um importante papel para diferenciação das espécies de *Glaucomastix* deste estudo (Rosário et al., 2019) (Figura 02). Rosario et al. (2019) sinalizou

a importância do rio na especiação em *Glaucomastix* assim como a associou ao período de formação deste corpo hídrico. Em *T. hygomi*, este rio representa a separação entre os agrupamentos 05 (CA) e 04 (BI) (Figura 01D). O rio Itapicuru também tem um papel importante o grupo de macacos do gênero *Callicebus*, com distribuição similar na região costeira e direta relação com os rios Real e São Francisco, para o *C. coimbrai* o rio Itapicuru e o rio Paraguassu para o *C. barbarabrownae* (Kinzey, 1982; Hershkovitz, 1988; Kobayashi and Langguth, 1999). Mais ao centro da distribuição do *T. hygomi* e *G. abaetensis*, os rios Pojuca e Inhambupe (Figura 01 A e D; Figura 02) se apresentam como prováveis barreiras para as populações de ambos os táxons na região que compreende Praia do Forte, Massarandupio e Baixo. No estado de Sergipe, ao norte da distribuição dos táxons, os agrupamentos genéticos também têm influência dos rios na estruturação populacional. Para *T. hygomi* (Figura 01 D) o rio Sergipe separa o clusters 8 (Pirambu e Pacatuba), o rio Vaza-Barris separa os clusters referentes a RPPN Cajú e PARNA Itabaiana e os rios Real e Piauí. A presença do rio Japarutuba entre Pirambu e Pacatububa não mostrou ser uma barreira para estas populações. Para *G. itabaiananensis* (Figura 01 A), os rios Sergipe, Vaza-Barris e Piauí também tem influência como barreira na estruturação populacional desta região pela formação dos clusters referentes as localidades de Pirambu, PARNA Itabaiana e RPPN Cajú respectivamente. Importante destacar que apesar da presença do cluster genético referente a PARNA Itabaiana entre o rio Vaza-Barris e rio Sergipe, a formação deste cluster está associado a formação deste relicto de restinga ao longo das transformações costeiras aqui já discutidas.

A localidade de PARNA Serra de Itabaiana (IT; agrupamento genético 07 para ambas as espécies; Figura 01 A e D; Figura 02) apresenta manchas de Restinga distantes da região litorânea (~42km) e demonstrou marcante estrutura genética para ambos os táxons. Como discutido anteriormente, os resultados da modelagem de nicho (Figura 04) indicam uma expansão populacional de ambos os táxons entre os períodos mais úmidos no Younger Drias Stadial (11.7 Kya – 12.9 kya) e o Heinrich Stadial 1 (14.7 Kya – 17 Kya). O período Bølling–Allerød (Figura 04 F) foi marcado por um clima quente e com presença de umidade (Köhler et al., 2011). Essa condição permitiu uma expansão da distribuição dos táxons em paralelo a expansão das características de restinga, permitindo o estabelecimento destes lagartos na região de PARNA Serra de Itabaiana. Com o início do Holoceno tardio (8.326 Kya – 11.7Kya; Figura 04 D), a contração da distribuição, devido a variação climática,

resultou no isolamento das populações já estabelecidas nessa localidade em uma característica de relictos de restinga. As populações destes lagartos no PARNA Serra de Itabaiana ocupam uma área bastante reduzida quando comparada às populações costeiras, e por se tratar de populações com elevada diferenciação genômica merecem atenção especial em planos de manejo e conservação. Além disso, têm um importante significado para a conservação destes lagartos, pois alguns trabalhos salientam a presença das populações isoladas de *T. hygomi* e *G. itabaianensis* com a importância desta formação geológica a respeito da remanescente mancha de areia na poligonal do bioma da Caatinga, abrigando uma história associada às Restingas e o grau de ameaça para as espécies residentes (ver Rodrigues, 2003; Dias et al., 2018).

Nosso estudo recuperou uma história mais detalhada a respeito dos lagartos endêmicos de formações de Restingas *T. hygomi*, *G. abaetensis* e *G. itabaianensis* e com maior estruturação populacional revelada em estudos prévios com base em mtDNA e poucos loci nucleares (Fazolato et al., 2017; Rosário et al., 2019). Os grupos de lagartos simpátricos exibiram bastante congruência nos padrões de diferenciação genética especial e de demografia histórica com associação íntima às transformações históricas dos habitats arenosos costeiros no Nordeste brasileiro. As informações obtidas por ddRAD assim como a modelagem de nicho permitiram inferir uma história de diversificação complexa e com forte associação com as mudanças de clima do Quaternário e presença de rios como barreira.

Em suma, nossos resultados fortalecem o papel dos repetidos eventos glaciais como processos de diversificação recente de répteis em planícies costeiras (Edwards and Knowles, 2012). Assim como sinaliza a importância de estudos genômicos em diferentes táxons associados a paisagens de Restinga no intuito de compreender como a formação recente desse ecossistema e heterogeneidade espacial de rápidas transformações têm impacto na história evolutiva e biogeográfica de outras espécies. Atualmente, apenas *T. hygomi* e *G. abaetensis* estão classificadas na lista de espécies ameaçadas como vulnerável e em perigo respectivamente (ICMBIO, 2018). *Glaucomastix itabaianensis* ainda não se encontra listada, mas existe reivindicação para sua inclusão na lista de táxons ameaçados (Rosário et al., 2019). Nossos resultados apontam uma condição mais atenuante e preocupante para estas espécies devido ao elevado grau de estruturação genética espacial e presença de barreiras significativas ao fluxo gênico. Nossos resultados apontam para

necessidade de se criar planos de manejo e conservação para cada uma das linhagens genéticas evidenciadas, especialmente pelo fato de muitas não se encontrarem distribuídas em áreas de proteção permanente. Diferentes são as ameaças antropogênicas que ocorrem nesta região gerando perda de habitat (Leão and Dominguez, 2000; Dias and Rocha, 2005; Gomes, 2010; Martins et al., 2010; Leite et al., 2021), o que pode resultar em uma condição mais depreciativa ainda para estas populações em um ecossistema ainda não compreendido sobre o ponto de vista evolutivo e biogeográfico.

5. Agradecimentos

Os autores agradecem ao Laboratório Nacional de Computação Científica (LNCC/MCTI, Brazil) por fornecer recursos de HPC para o supercomputador SDumont. Este estudo foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 465767/2014-1 e 406968/2021-7) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB INC0006/2019). O HBF reconhece o CNPq para Bolsas de Produtividade em Pesquisa (310673/2021-6). Os autores agradecem também ao Parque Municipal Klaus Peters (Praia do Forte, Bahia/Brasil), Parque das Dunas Salvador (Bahia/Brasil), Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) do Caju – EMBRAPA Tabuleiros Costeiros (Itaporanga d'Ajuda/Sergipe /Brasil) e Parque Nacional Serra de Itabaiana (Serra de Itabaiana/Sergipe/Brasil) para acesso autorizado para realização dos levantamentos. Cecil Fazolato agradece à FAPESB (BOL0718/2019; pedido: 1571/2019) pela bolsa de doutorado. Os autores agradecem também ao Dr. Ricardo Marques pela disponibilização de fotos de *Tropidus hygomi* e *Glaucomastix abaetensis* para ilustrar o estudo. Os autores agradecem ao Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos (CIBio-InBIO / Universidade do Porto) pelo preparo das amostras e preparo das bibliotecas.

7. Referências

- Abhar, K. C., Walker, I. J., Hesp, P. A., & Gares, P. A. (2015). Spatial–temporal evolution of aeolian blowout dunes at Cape Cod. *Geomorphology*, 236, 148-162.
- Aiello-Lammens ME, Boria RA, Radosavljevic A, Vilela B, Anderson RP (2015) spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography* 38: 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>

- 616 Albert, J. S., Schoolmaster, D. R., Tagliacollo, V., & Duke-Sylvester, S. M. (2017).
 617 Barrier displacement on a neutral landscape: Toward a theory of continental
 618 biogeography. *Systematic Biology*, [66](#), 167–182.
- 619 Andrews KR, Good JM, Miller MR, Luikart G, Hohenlohe PA. (2016) Harnessing the
 620 power of RADseq for ecological and evolutionary genomics. *NatureReviews: Genetics*, 17:
 621 81-92.
- 622 Antonelli, A. (2022). The rise and fall of Neotropical biodiversity. *Botanical Journal*
 623 *of the Linnean Society*, 199(1), 8-24.
- 624 Antonelli, A., Ariza, M., Albert, J., Andermann, T., Azevedo, J., Bacon, C., ... &
 625 Edwards, S. V. (2018a). Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity
 626 research. *PeerJ*, 6, e5644.
- 627 Antonelli, A., Zizka, A., Carvalho, F. A., Scharn, R., Bacon, C. D., Silvestro, D., &
 628 Condamine, F. L. (2018). Amazonia is the primary source of Neotropical
 629 biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(23), 6034-6039.
- 630 Araujo, D. D. (1992). Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a
 631 first approximation. In *Coastal plant communities of Latin America* (pp. 337-347). Academic
 632 Press.
- 633 Auler AS, Wang X, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL et al. (2004)
 634 Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in present
 635 semi-arid northeastern Brazil. *J Quat Sci* 19: 693–701. <https://doi.org/10.1002/jqs.876>
- 636 Batalha-Filho, H., Barreto, S. B., Silveira, M. H. B., Miyaki, C. Y., Afonso, S., Ferrand,
 637 N., ... & Sequeira, F. (2023). Disentangling the contemporary and historical effects of
 638 landscape on the population genomic variation of two bird species restricted to the
 639 highland forest enclaves of northeastern Brazil. *Heredity*, 1-12.
- 640 Barley, A. J., Cordes, J. E., Walker, J. M., & Thomson, R. C. (2022). Genetic diversity
 641 and the origins of parthenogenesis in the teiid lizard *Aspidoscelis laredoensis*. *Molecular*
 642 *Ecology*, 31(1), 266-278.
- 643 Behling, H. (2001a). Late Quaternary environmental changes in the Lagoa da Curuça
 644 region (eastern Amazonia, Brazil) and evidence of *Podocarpus* in the Amazon
 645 lowland. *Vegetation History and Archaeobotany*, 10, 175-183.

- Behling, H., Cohen, M. C., & Lara, R. J. (2001b). Studies on Holocene mangrove ecosystem dynamics of the Bragança Peninsula in north-eastern Pará, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 167(3-4), 225-242.
- Bigarella, J. J. (1975). Structures developed by dissipation of dune and beach ridge deposits. *Catena*, 2, 107-152.
- Bisconti, R., Canestrelli, D., Colangelo, P., and Nascetti, G. (2011). Multiple lines of evidence for demographic and range expansion of a temperate species (*Hyla sarda*) during the last glaciation. *Molecular Ecology*, 20, 5313-5327.
- Bittencourt, A.D.S., Martin, L., Vilas Boas, G.D.S., Flexor, J.M., 1979. Quaternary Marine Formations of the Coast of the State of Bahia (Brazil). IGCP.
- Block, C., Pedrana, J., Stelatelli, O. A., Vega, L. E., & Isacch, J. P. (2016). Habitat suitability models for the sand lizard *Liolaemus wiegmanni* based on landscape characteristics in temperate coastal dunes in Argentina. *Austral ecology*, 41(6), 671-680.
- Brown JL, Hill DJ, Dolan AM, Carnaval AC, Haywood AM (2018) PaleoClim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. *Sci Data* 5: 180254. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.254>
- Cadena, C. D., Cheviron, Z. A., & Funk, W. C. (2011). Testing the molecular and evolutionary causes of a “leapfrog” pattern of geographical variation in coloration. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(2), 402–414. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02175.x>
- Caetano, G. H. D. O., and Colli, G. R. (2021). Climate instability causing the decline of a Neotropical savanna lizard population (Squamata: Tropiduridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 134(2), 474-485.
- Callan, E., 1964. Ecology of sand dunes with special reference to the insect communities. *Monogr. Biol.* 14, 174–185.
- Cerqueira, R., Esteves, F.A., Lacerda, L.D., 2000. Biogeografia das restingas. Ecologia de restingas e lagoas costeiras. In: Esteves, F.A., Lacerda, L.D. (Eds.), *Ecologia de restingas e lagoas costeiras*, NUPEM/UFRJ. Macaé, Rio de Janeiro, Brasil, pp. 65–75.
- Cerqueira, R., Esteves, F.A., Lacerda, L.D., 2000. Biogeografia das restingas. Ecologia de restingas e lagoas costeiras. In: Esteves, F.A., Lacerda, L.D. (Eds.), *Ecologia de restingas e lagoas costeiras*, NUPEM/UFRJ. Macaé, Rio de Janeiro, Brasil, pp. 65–75.

- 677 Chan, L. M., Fitzgerald, L. A., & Zamudio, K. R. (2009). The scale of genetic
678 differentiation in the Dunes Sagebrush-Lizard (*Sceloporus arenicolus*), an endemic habitat
679 specialist. *Conservation Genetics*, 10, 131-142.
- 680 Chan, L. M., Painter, C. W., Hill, M. T., Hibbitts, T. J., Leavitt, D. J., Ryberg, W. A., ...
681 & Fitzgerald, L. A. (2020). Phylogeographic structure of the dunes sagebrush lizard, an
682 endemic habitat specialist. *Plos one*, 15(9), e0238194.
- 683 Chang CC, Chow CC, Tellier LCAM, Vattikuti S, Purcell SM, Lee JJ (2015) Second
684 generation PLINK: rising to the challenge of larger and richer datasets. *GigaScience*, 4:
685 s13742-015-0047-8. <https://doi.org/10.1186/s13742-015-0047-8>
- 686 Chifman, J., & Kubatko, L. (2014). Quartet inference from SNP data under the
687 coalescent model. *Bioinformatics*, 30(23), 3317–3324. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu530>
- 688
- 689 Curray, J. R. (1961). Late Quaternary sea level: a discussion. *Geological Society of*
690 *America Bulletin*, 72(11), 1707-1712.
- 691 Davey JW & Blaxter ML. (2011) RADSeq: next-generation population genetics.
692 *Briefings in functional genomics* 9 (5): 416-423.
- 693 de Candolle AP. (1820). Géographie botanique. In Dictionnaire des Sciences
694 Naturelles. 18:359-422. Strasbourg: FG Levrault
- 695 Dias, E. J. R. and Rocha, C. F. D. (2005). Os répteis nas restingas do Estado da
696 Bahia: Pesquisa e ações para sua conservação. Instituto Biomas, Rio de Janeiro, Brasil, 36pp.
- 697 Dias, E.J.R., Rocha, C.F.D. & Vrcibradic, D. (2002) New *Cnemidophorus* (Squamata:
698 Teiidae) from Bahia State, northeastern Brazil. *Copeia*, 2002, 1070–1077.
- 699 Dias, R., E. J., do Rosário, I. R., Xavier, M. A., & Almeida, R. P. S. (2018). CAPÍTULO
700 3 MATA ATLÂNTICA DE SERGIPE: HERPETOFAUNA AMEAÇADA E ESTRATÉGIAS DE
701 CONSERVAÇÃO. In *PLANO DE AÇÃO NACIONAL PARA A CONSERVAÇÃO DA HERPETOFAUNA*
702 *AMEAÇADA DA MATA ATLÂNTICA NORDESTINA*, 66.
- 703 Dominguez, J.L., Bittencourt, A.C.D.S.P., Martin, L., 1992. Controls on Quaternary
704 coastal evolution of the east-northeastern coast of Brazil: roles of sea-level history, trade
705 winds and climate. *Sediment. Geol.* 80, 213–232, [http://dx.doi.org/10.1016/0037-](http://dx.doi.org/10.1016/0037-0738(92)90042-P)
706 [0738\(92\)90042-P](http://dx.doi.org/10.1016/0037-0738(92)90042-P).

- 707 Dominguez, J.M.L., 2006. The coastal zone of Brazil: an overview. *J. Coast. Res.* 39,
708 16–20.
- 709 Dominguez, J.M.L., 2006. The coastal zone of Brazil: an overview. *J. Coast. Res.* 39,
710 16–20.
- 711 Dominguez, J.M.L., Bittencourt, A.C.D.S.P., Leão, Z.M.D.A.N., De Azevedo, A.E.G.,
712 1990. Geologia do Quaternário costeiro do estado de Pernambuco. *Braz. J. Geol.* 20 (1),
713 208–215.
- 714 Duffey, E., 1968. An ecological analysis of the spider fauna of sand dunes. *J. Anim.*
715 *Ecol.* 37, 641–674.
- 716 Eaton DA, Overcast I (2020) ipyrad: Interactive assembly and analysis of RADseq
717 datasets. *Bioinformatics*, 36: 2592–2594.
718 <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz966>
- 719 Edwards, D. L., Keogh, J. S., & Knowles, L. L. (2012). Effects of vicariant barriers,
720 habitat stability, population isolation and environmental features on species divergence in
721 the south-western Australian coastal reptile community. *Molecular Ecology*, 21(15), 3809-
722 3822.
- 723 Eiten, G., 1992. Tipos de vegetación natural en Brasil y sus causas: Natural
724 Brazilian. vegetation types and their causes. *Ana. Acad. Bras. Ciênc.* 64 (1), 35–65.
- 725 Fazolato, C., Fernandes, F., & Batalha-Filho, H. (2017). The effects of Quaternary
726 sea-level fluctuations on the evolutionary history of an endemic ground lizard
727 (*Tropidurushygomi*). *ZoologischerAnzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 270, 1-8.
- 728 Fitzpatrick, S. W., Brasileiro, C. A., Haddad, C. F., & Zamudio, K.
729 R. (2009). Geographical variation in genetic structure of an Atlantic Coastal Forest frog
730 reveals regional differences in habitat stability. *Molecular Ecology*, 18, 2877–
731 2896. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04245.x>
- 732 Fitzpatrick, S. W., Brasileiro, C. A., Haddad, C. F., & Zamudio, K. R. (2009).
733 Geographical variation in genetic structure of an Atlantic Coastal Forest frog reveals
734 regional differences in habitat stability. *Molecular Ecology*, 18(13), 2877-2896.
- 735 Folinsbee KE, Evans DC (2012) A protocol for temporal calibration of general
736 area cladograms. *J Biogeogr* 39:688–697.

- 737 Frichot E, Mathieu F, Trouillon T, Bouchard G, François O (2014) Fast and efficient
738 estimation of individual ancestry coefficients. *Genetics* 196: 973–983.
739 <https://doi.org/10.1534/genetics.113.160572>
- 740 Gomes, L. (2010). The impact of tourism and Spanish and Portuguese hotel chains
741 on the northern coast of Bahia, Brazil. *Revista Turismo & Desenvolvimento*, (13/14, Vol. 1),
742 41-50.
- 743 Guo, Y. Y., Luo, Y. B., Liu, Z. J., & Wang, X. Q. (2015). Reticulate evolution and sea-
744 level fluctuations together drove species diversification of slipper orchids (*Paphiopedilum*)
745 in South-East Asia. *Molecular Ecology*, 24(11), 2838-2855.
- 746 Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian Forest Birds: Most species probably
747 originated in forest refuges during dry climatic periods. *Science*, 165(3889), 131-137.
- 748 Haffer, J., & Prance, G. T. (2001). Climatic forcing of evolution in Amazonia during
749 the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana: Limnologia et*
750 *Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas*, 16(3/4), 579-607.
- 751 Hansen, J., Sato, M., Russell, G., & Kharecha, P. (2013). Climate sensitivity, sea level
752 and atmospheric carbon dioxide. *Philosophical Transactions of the Royal Society A:*
753 *Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 371(2001), 20120294.
- 754 HersHKovitz, P. (1988) Origin, speciation and distribution of South American titi
755 monkeys, genus *Callicebus* (family Cebidae, Platyrrhini). *Proceedings of the Academy of*
756 *Natural Sciences of Philadelphia*, 140 (1), 240–272.
- 757 Hesp, P. (2002). Foredunes and blowouts: initiation, geomorphology and
758 dynamics. *Geomorphology*, 48(1-3), 245-268.
- 759 Hesp, P. (2002). Foredunes and blowouts: initiation, geomorphology and
760 dynamics. *Geomorphology*, 48(1-3), 245-268.
- 761 Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789),
762 907.
- 763 Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the
764 Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological*
765 *Sciences*, 359(1442), 183-195.
- 766 Hewitt, G. M. (2011). Quaternary phylogeography: The roots of hybrid
767 zones. *Genetica*, 139, 617–638. <https://doi.org/10.1007/s10709-011-9547-3>
768 <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05363.x>

- 769 ICMBio. (2018). Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção: Volume
770 IV – Répteis / -- 1. ed. -- Brasília, DF : ICMBio/MMA
- 771 ICMBio. Instituto Chico Mendes (2018). Livro Vermelho da Fauna Ameaçada de
772 Extinção. Vol. IV – Répteis. Ed. –Brasília, DF: ICMBio/MMA. 255pp
- 773 Jombart T (2008) adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic
774 markers. *Bioinformatics* 24: 1403–1405.
775 <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
- 776 Kadereit, J. W., Griebeler, E. M., & Comes, H. P. (2004). Quaternary diversification
777 in European alpine plants: pattern and process. *Philosophical Transactions of the Royal*
778 *Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1442), 265-274.
- 779 Kopuchian, C., Campagna, L., Lijtmaer, D. A., Cabanne, G. S., García, N. C., Lavinia,
780 P. D., ... & Di Giacomo, A. S. (2020). A test of the riverine barrier hypothesis in the largest
781 subtropical river basin in the Neotropics. *Molecular Ecology*, 29(12), 2137-2149.
- 782 Kinzey, W.G. (1982) Distribution of primates and forest refuges. In: Prance, G.T.
783 (Ed.), *Biological Diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York, pp. 456–
784 482.
- 785 Kobayashi, S. & Langguth, A. (1999) A new species of titi monkey, *Callicebus*
786 Thomas, from north-eastern Brazil (Primates, Cebidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16
787 (2), 531–551. <https://doi.org/10.1590/S0101-81751999000200018>
- 788 Köhler, P., Knorr, G., Buiron, D., Laurantou, A., & Chappellaz, J. (2011). Abrupt rise
789 in atmospheric CO₂ at the onset of the Bølling/Allerød: in-situ ice core data versus true
790 atmospheric signals. *Climate of the Past*, 7(2), 473-486.
- 791 Krauss, K. W., Lovelock, C. E., McKee, K. L., López-Hoffman, L., Ewe, S. M., & Sousa,
792 W. P. (2008). Environmental drivers in mangrove establishment and early development: a
793 review. *Aquatic botany*, 89(2), 105-127.
- 794 Latrubesse, E. M., Stevaux, J. C., Santos, M. L., & Assine, M. L. (2005). Grandes
795 sistemas fluviais: geologia, geomorfologia e paleohidrologia. *Quaternário no Brasil (CRG*
796 *Souza, K. Suguio, AMS Oliveira & PE Oliveira, eds.). Editora Holos, Ribeirão Preto*, 276-297.
- 797 Leão, Z. M. D. A. N., and Dominguez, J. M. L. (2000). Tropical coast of Brazil. Marine
798 Pollution Bulletin Vol. 41, Nos. 1-6, pp. 112-122,

- 799 Leite, André K., Fazolato, Cecil P., Marques, Jamille F., Bonfim, Mateus. S., Oliveira,
800 Magno L. T., Tinôco, Moacir S., & Moura, Geraldo J. B. (2021). Conservação da Restinga: o
801 projeto Calango do Abaeté. *Herpetologia Brasileira*, v10-2, pp 24 – 35.
802 <https://doi.org/10.5281/zenodo.5211367>
- 803 Leite, Y. L., Costa, L. P., Loss, A. C., Rocha, R. G., Batalha-Filho, H., Bastos, A. C.,
804 ... Pardini, R. (2016). Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges
805 refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of*
806 *America*, **113**, 1008–1013. <https://doi.org/10.1073/pnas.1513062113>
- 807 Liu X, Fu YX (2020) Stairway Plot 2: demographic history inference with folded SNP
808 frequency spectra. *Genome Biol* 21: 280. <https://doi.org/10.1186/s13059-020-02196-9>
- 809 Manel, S., Schwartz, M. K., Luikart, G., & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics:
810 Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**,
811 189–197. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00008-9)
- 812 Martins, K. V., dos Reis Dias, E. J., and da Rocha, C. F. D. (2010). Ecologia e
813 conservação do lagarto endêmico *Tropidurus hygomi* (Sauria: Tropiduridae) nas restingas
814 do Litoral Norte da Bahia, Brasil. *Revista Biotemas*, 23, 4.
- 815 Massante, J. C., & Gerhold, P. (2020). Environment and evolutionary history depict
816 phylogenetic alpha and beta diversity in the Atlantic coastal white-sand woodlands. *Journal*
817 *of Vegetation Science*, 31(4), 634-645.
- 818 McLachlan, A., 1991. Ecology of coastal dune fauna. *J. Arid Environ.* 21, 229–243.
- 819 Menezes, V.A. & Rocha, C.F.D. (2013) Geographic distribution, population densities,
820 and issues on conservation of whiptail lizards in restinga habitats along the eastern coast
821 of Brazil. *North-Western Journal of Zoology*, 9 (2), 337–344.
- 822 Miller, M. A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. (2010). *Creating the CIPRES Science Gateway*
823 *for inference of large phylogenetic trees*. In: *Proceedings of the Gateway Computing*
824 *Environments Workshop*. GCE, New Orleans.
- 825 Mora, M.S., Lessa, E.P., Cutrera, A.P., Kittlein, M.J., Vassallo, A.I., 2007.
826 Phylogeographical structure in the subterranean tuco-tuco *Ctenomys talarum* (Rodentia:
827 Ctenomyidae): contrasting the demographic consequences of regional and habitat-specific
828 histories. *Mol. Ecol.* 16 (16), 3453–3465, [http:// dx.doi.org/10.1111/j.1365-](http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03398.x)
829 294X.2007.03398.x.

- 830 Moraes-Barros, N., & Arteaga, M. C. (2015). Genetic diversity in Xenarthra and its
831 relevance to patterns of neotropical biodiversity. *Journal of Mammalogy*, 96(4), 690-702.
- 832 Morrone JJ (2009) Evolutionary Biogeography: An Integrative Approach with Case
833 Studies. Columbia University Press, New York 301 p.
- 834 Morrone, J. J., & Crisci, J. V. (1995). Historical biogeography: introduction to
835 methods. *Annual review of ecology and systematics*, 26(1), 373-401.
- 836 Muscarella R, Galante PJ, Soley-Guardia M, Boria RA, Kass JM, Uriarte M et al. (2014)
837 ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating
838 optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods Ecol Evol* 5: 1198–
839 1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- 840 Naka, L. N., & Pil, M. W. (2020). Moving beyond the riverine barrier vicariant
841 paradigm.
- 842 Nei M (1987) Molecular Evolutionary Genetics. Columbia Univ. Press, New York.
- 843 Nihei, S. S. (2008). Dynamic endemism and ‘general’ biogeographic
844 patterns. *Biogeografia*, 3, 2-6.
- 845 Nores, M. (2002). An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird
846 diversity. *Journal of Biogeography*, 26(3), 475-485.
- 847 Oliveira, J. C., Ferregueti, Á. C., de Castro, T. M., & Rocha, C. F. D. (2021). Factors
848 affecting the abundance and occurrence of a threatened whiptail lizard endemic to the
849 sandy coastal plains of Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 21(1), 25-33.
- 850 Papadopoulou, A., & Knowles, L. L. (2017). Linking micro-and macroevolutionary
851 perspectives to evaluate the role of Quaternary sea-level oscillations in island
852 diversification. *Evolution*, 71(12), 2901-2917.
- 853 Parchman TL, Gompert Z, Mudge J, Schilkey FD, Benkman CW, Buerkle CA (2012)
854 Genome-wide association genetics of an adaptive trait in lodgepole pine. *Mol Ecol* 21:
855 2991–3005. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05513.x>
- 856 Parchman TL, Gompert Z, Mudge J, Schilkey FD, Benkman CW, Buerkle CA (2012)
857 Genome-wide association genetics of an adaptive trait in lodgepole pine. *Mol Ecol* 21:
858 2991–3005. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05513.x>
- 859 Pellegrino, K., Rodrigues, M.T., Waite, A.N., Morando, M., Yassuda, Y.Y. & Sites Jr,
860 J.W. (2005) Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwinii* complex
861 (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian.

- 862 *Biological Journal of the Linnean Society*, 85 (1), 13–26. [https://doi.org/10.1111/j.1095-](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00472.x)
863 [8312.2005.00472.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00472.x)
- 864 Peterson BK, Weber JN, Kay EH, Fisher HS, Hoekstra HE (2012) Double Digest
865 RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model
866 and non-model species. *PloS ONE* 7: e37135.
867 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037135>
- 868 Peterson BK, Weber JN, Kay EH, Fisher HS, Hoekstra HE (2012) Double Digest
869 RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and
870 non-model species. *PloS ONE* 7: e37135. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037135>
- 871 Patton, J. L., Da Silva, M. N. F., & Malcolm, J. R. (1994). Gene genealogy and
872 differentiation among arboreal spiny rats (Rodentia: Echimyidae) of the Amazon basin: a
873 test of the riverine barrier hypothesis. *Evolution*, 48(4), 1314–1323.
- 874 Patton, J. L., Da Silva, M. N. F., & Malcolm, J. R. (2000). Mammals of the Rio Juruá
875 and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American*
876 *Museum of Natural History*, 2000(244), 1–306.
- 877 Petkova D, Novembre J, Stephens M (2016) Visualizing spatial population structure
878 with estimated effective migration surfaces. *Nat Genet* 48: 94–100.
879 <https://doi.org/10.1038/ng.3464>
- 880 Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of
881 species geographic distributions. *Ecol Modell* 190: 231–259.
882 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- 883 Pinheiro, F., Barros, F., Palma-Silva, C., Fay, M.F., Lexer, C., Cozzolino, S., 2011.
884 Phylogeography and genetic differentiation along the distributional range of the orchid
885 *Epidendrum fulgens*: a neotropical coastal species not restricted to glacial refugia. *J.*
886 *Biogeogr.* 38, 1923–1935, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02539.x>.
- 887 Piacsek P, Behling H, Ballalai JM, Nogueira J, Venancio IM, Albuquerque ALS
888 (2021) Reconstruction of vegetation and low latitude ocean-atmosphere dynamics of the
889 past 130 kyr, based on South American montane pollen types. *Glob Planet Change* 201:
890 103477. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2021.103477>
- 891 Pinaya JLD, Cruz FW, Ceccantini GCT, Corrêa PLP, Pitman N, Vemado F et al.
892 (2019) Brazilian montane rainforest expansion induced by Heinrich Stadial 1 event. *Sci*
893 *Rep* 9: 17912. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53036-1>

- 894 Porretta, D., Mastrantonio, V., Bellini, R., Somboon, P., & Urbanelli,
895 S. (2012). Glacial history of a modern invader: Phylogeography and species distribution
896 modelling of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*. *PLoS*
897 *ONE*, **7**, e44515. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044515>
- 898 Qi, X. S., Yuan, N., Comes, H. P., Sakaguchi, S., & Qiu, Y. X. (2014). A strong
899 'filter' effect of the East China Sea land bridge for East Asia's temperate plant species:
900 Inferences from molecular phylogeography and ecological niche modelling of *Platycrater*
901 *arguta* (Hydrangeaceae). *BMC Evolutionary Biology*, **14**, 41. [https://doi.org/10.1186/1471-](https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-41)
902 [2148-14-41](https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-41)
- 903 Ramos, J. V. B., Sodr , L. M. K., Orsi, M. L., & Almeida, F. S. D. (2012). Genetic
904 diversity of the species *Leporinus elongatus* (Teleostei: Characiformes) in the canoas
905 complex-Paranapanema river. *Neotropical Ichthyology*, **10**, 821-828.
- 906 Rannala, B., Edwards, S. V., Leach , A., & Yang, Z. (2020). The Multispecies
907 Coalescent Model and Species Tree Inference. Chapter 3.3. In C. Scornavacca, F. Delsuc, &
908 N. Galtier (Eds.), *Phylogenetics in the genomic era*. No commercial publisher, Authors
909 open access book. <https://hal.inria.fr/PGE>
- 910 Recoder, R. S., & Rodrigues, M. T. (2020). Diversification processes in lizards and
911 snakes from the middle S o Francisco river dune region, Brazil. *Neotropical diversification:*
912 *Patterns and processes*, 713-740.
- 913 Riddle BR, Dawson MN, Hadly EA, Hafner DJ, Hickerson MJ, Mantooth SJ,
914 Yoder AD (2008) The role of molecular genetics in sculpting the future of integrative
915 biogeography. *Progr Phys Geogr* 32:173–202.
- 916 Rivera, D., Prates, I., Rodrigues, M. T., & Carnaval, A. C. (2020). Effects of climate
917 and geography on spatial patterns of genetic structure in tropical skinks. *Molecular*
918 *Phylogenetics and Evolution*, **143**, 106661. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106661>
- 919 Rocha, C.D., Van Sluys, M., Bergallo, H.G., Alves, M.A.S., 2005. Endemic and
920 threatened tetrapods in the restingas of the biodiversity corridors of Serra do Mar and of
921 the Central da Mata Atl ntica in eastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 65, 159–168.
- 922 Rodrigues, M. T. (2003). Herpetofauna da caatinga. *Ecologia e conserva  o da*
923 *Caatinga*, **1**, 181-236.

- Rodrigues, M.T., 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool.* 31, 105–230.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., ... Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3), 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Rosario, I. R., DOS SANTOS, R. M. L., Arias, F., ROCHA, C. F. D., DIAS, E. J. D. R., De Carvalho, C. M., & Rodrigues, M. T. (2019). Phylogeography of the endangered sand dune whiptail lizard *Glaucostomus xanthurus* (Dias, Rocha & Vrcibradic, 2002) with the description of a new species. *Zootaxa*, 4624(4), 451-477.
- Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio JC, Guirao-Rico S, Librado P, Ramos-Onsins SE et al. (2017) DnaSP v6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. *Mol Biol Evol* 34: 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Rull, V. (2008). Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular ecology*, 17(11), 2722-2729.
- Rull, V. (2011). Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in ecology & evolution*, 26(10), 508-513.
- Ryberg, W. A., Hill, M. T., Painter, C. W., & Fitzgerald, L. A. (2013). Landscape pattern determines neighborhood size and structure within a lizard population. *PLoS One*, 8(2), e56856.
- Salgado-Labouriau, M.L., 2007. Critérios e técnicas para o Quaternário. Edgard Blucher.
- Salvi, D., Schembri, P. J., Sciberras, A., & Harris, D. J. (2014). Evolutionary history of the Maltese wall lizard *Podarcis filfolensis*: Insights on the ‘Expansion–Contraction’ model of Pleistocene biogeography. *Molecular Ecology*, 23, 1167–1187. <https://doi.org/10.1111/mec.12668>
- Sánchez-Ramírez, S., Rico, Y., Berry, K. H., Edwards, T., Karl, A. E., Henen, B. T., & Murphy, R. W. (2018). Landscape limits gene flow and drives population structure in Agassiz’s desert tortoise (*Gopherus agassizii*). *Scientific Reports*, 8, 11231. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29395-6>

- 955 Sanmartín, I. (2012). Historical biogeography: evolution in time and
956 space. *Evolution: Education and Outreach*, 5(4), 555-568.
- 957 Sant'Anna Neto, J.L., NERYJT, Souza, C.R.G., Suguio, K., Oliveira, A.M.S.P., Oliveira,
958 P.E., 2005. Variabilidade e mudanças climáticas no Brasil e seus impactos regionais. In:
959 Oliveira, P.E., Suguio, K., Gouveia, C. (Eds.), Quaternário do Brasil. Ribeirão Preto, Holos,
960 Brasil, pp. 28–51.
- 961 Seehausen, O., Terai, Y., Magalhaes, I. S., Carleton, K. L., Mrosso, H. D. J., Miyagi, R.,
962 Van Der Sluijs, I., Schneider, M. V., Maan, M. E., Tachida, H., Imai, H., & Okada, N. (2008).
963 Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature*, 455(7213), 620–626.
964 <https://doi.org/10.1038/nature07285>
- 965 Senczuk, G., Harris, D. J., Castiglia, R., Litsi Mizan, V., Colangelo, P., Canestrelli, D., &
966 Salvi, D. (2019). Evolutionary and demographic correlates of Pleistocene coastline changes
967 in the Sicilian wall lizard *Podarcis wagleriana*. *Journal of Biogeography*, 46(1), 224-237.
- 968 Siddall, M., Rohling, E. J., Almogi-Labin, A., Hemleben, C., Meischner, D., Schmelzer,
969 I., & Smeed, D. A. (2003). Sea-level fluctuations during the last glacial
970 cycle. *Nature*, 423(6942), 853-858.
- 971 Simpson, B. B., & Haffer, J. (1978). Speciation patterns in the Amazonian forest
972 biota. *Annual review of ecology and systematics*, 9(1), 497-518.
- 973 Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-
974 analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30(9), 1312–1313.
975 <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- 976 Suguio, K. and M.G. Tessler, 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do
977 Brasil: origem e nomenclatura., in Restingas: origem, estrutura e processos, UFF, Editor.
978 UFF: Universidade Federal Fluminense - Rio de Janeiro. p. 15-25.
- 979 Swofford, D. L. (2003). *PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony and other*
980 *methods, version 4.0 b10*. Sinauer Associates.
- 981 Tajima F (1993) Measurement of DNA polymorphism. In: Takahata N, Clark AG (eds).
982 Mechanisms of molecular evolution. Sinauer Associates. Inc., Sunderland,
983 Massachusetts, pp 37–59.
- 984 Thom, G., Amaral, F. R. Do, Hickerson, M. J., Aleixo, A., Araujo-Silva, L. E., Ribas, C.
985 C., Choueri, E., & Miyaki, C. Y. (2018). Phenotypic and genetic structure support gene flow

- 986 generating gene tree discordances in an Amazonian floodplain endemic species. *Systematic*
 987 *Biology*, 67(4), 700–718. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy004>
- 988 Thomaz, A. T., Malabarba, L. R., Bonatto, S. L., & Knowles, L. L. (2015). Testing the
 989 effect of palaeodrainages versus habitat stability on genetic divergence in riverine systems:
 990 study of a Neotropical fish of the Brazilian coastal Atlantic Forest. *Journal of*
 991 *Biogeography*, 42(12), 2389–2401.
- 992 Toonen, R. J., Puritz, J. B., Forsman, Z. H., Whitney, J. L., Fernandez-Silva, I., Andrews,
 993 K. R., & Bird, C. E. (2013). ezRAD: a simplified method for genomic genotyping in non-model
 994 organisms. *PeerJ*, 1, e203
- 995 Turchetto-Zolet, A.C., Pinheiro, F., Salgueiro, F., Palma-Silva, C., 2013.
 996 Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Mol. Ecol.*
 997 22, 1193–1213, <http://dx.doi.org/10.1111/mec.12164>.
- 998 Vanzolini, P.E., Gomes, N., 1979. On *Tropidurus hygomi*: redescription, ecological
 999 notes, distribution and history (Sauria, Iguanidae). *Pap. Avuls. Zool.* 32, 243–259.
- 1000 Vargas, S. M., de Oliveira Santos, M., Novelli, I. A., Varela-Rios, C. H., Lima, L. M. C.,
 1001 da Silva Lucas, P., ... & de Sousa, B. M. (2015). Genetic diversity and structure of two species
 1002 of *Enyalius* (Squamata: Leiosauridae) from neotropical biodiversity
 1003 hotspots. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 14(2), 99–111.
- 1004 Vedel, V., Behling, H., Cohen, M., & Lara, R. (2006). Holocene mangrove dynamics
 1005 and sea-level changes in northern Brazil, inferences from the Taperebal core in
 1006 northeastern Pará State. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15, 115–123.
- 1007 Vieira, J. L., de Oliveira, L. O., Barrigossi, J. A. F., Guedes, R. N. C., Smagghe, G., &
 1008 Maebe, K. (2023). Disentangling a Neotropical pest species complex: genetic diversity and
 1009 population structure of the native rice stink bug *Oebalus poecilus* and the invasive *O.*
 1010 *ypsilongriseus*. *Pest Management Science*, 79(3), 959–968.
- 1011 Villwock, J. A., Lessa, G. C., Suguio, K., Angulo, R. J., & Dillenburg, S. R. (2005).
 1012 Geologia e geomorfologia de regiões costeiras. *Quaternário do Brasil*, 378.
- 1013 Vital, H., Esteves, L. S., Araújo, T. C. M., & Patchineelam, S. M. (2005). Oceanografia
 1014 geológica e geofísica da plataforma continental brasileira. *O Quaternário do Brasil: Ribeirão*
 1015 *Preto, Holos Editora*, 153–175.
- 1016 Wang, I. J., & Bradburd, G. S. (2014). Isolation by environment. *Molecular*
 1017 *Ecology*, 23, 5649–5662. <https://doi.org/10.1111/mec.12938>

- 1018 Wang, I. J., & Shaffer, H. B. (2008). Rapid color evolution in an aposematic species:
 1019 A phylogenetic analysis of color variation in the strikingly polymorphic strawberry poison-
 1020 dart frog. *Evolution*, 62(11), 2742–2759. [https://doi.org/10.1111/j.1558-](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00507.x)
 1021 5646.2008.00507.x
- 1022 Wang X, Auler AS, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL et al. (2004) Wet
 1023 periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies.
 1024 *Nature* 432: 740–743. <https://doi.org/10.1038/nature03067>
- 1025 Wallace, A. R. (1854). On the monkeys of the Amazon. *Annals and Magazine of*
 1026 *Natural History*, 14(84), 451-454.
- 1027 Weigelt, P., Steinbauer, M. J., Cabral, J. S., & Kreft, H. (2016). Late Quaternary
 1028 climate change shapes island biodiversity. *Nature*, 532(7597), 99-102.
- 1029 Wilson, E. O. (2000). A global biodiversity map. *Science*, 289(5488), 2279-2279.
- 1030 Xavier, M.A., Dias, E.J., 2015. First record of the Brazilian restinga lizard
 1031 *Tropidurushygomi* ingesting a fruit of *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Herpetol. Notes* 8,
 1032 437–43
- 1033 Yousefi, M., Mahmoudi, A., Vaissi, S., & Kafash, A. (2023). Diversity, diversification
 1034 and distribution of Iranian vertebrates: the legacy of mountains uplifting, past climatic
 1035 oscillations, sea level fluctuations and geographical barriers. *Biodiversity and*
 1036 *Conservation*, 32(1), 7-36.

5. Figuras

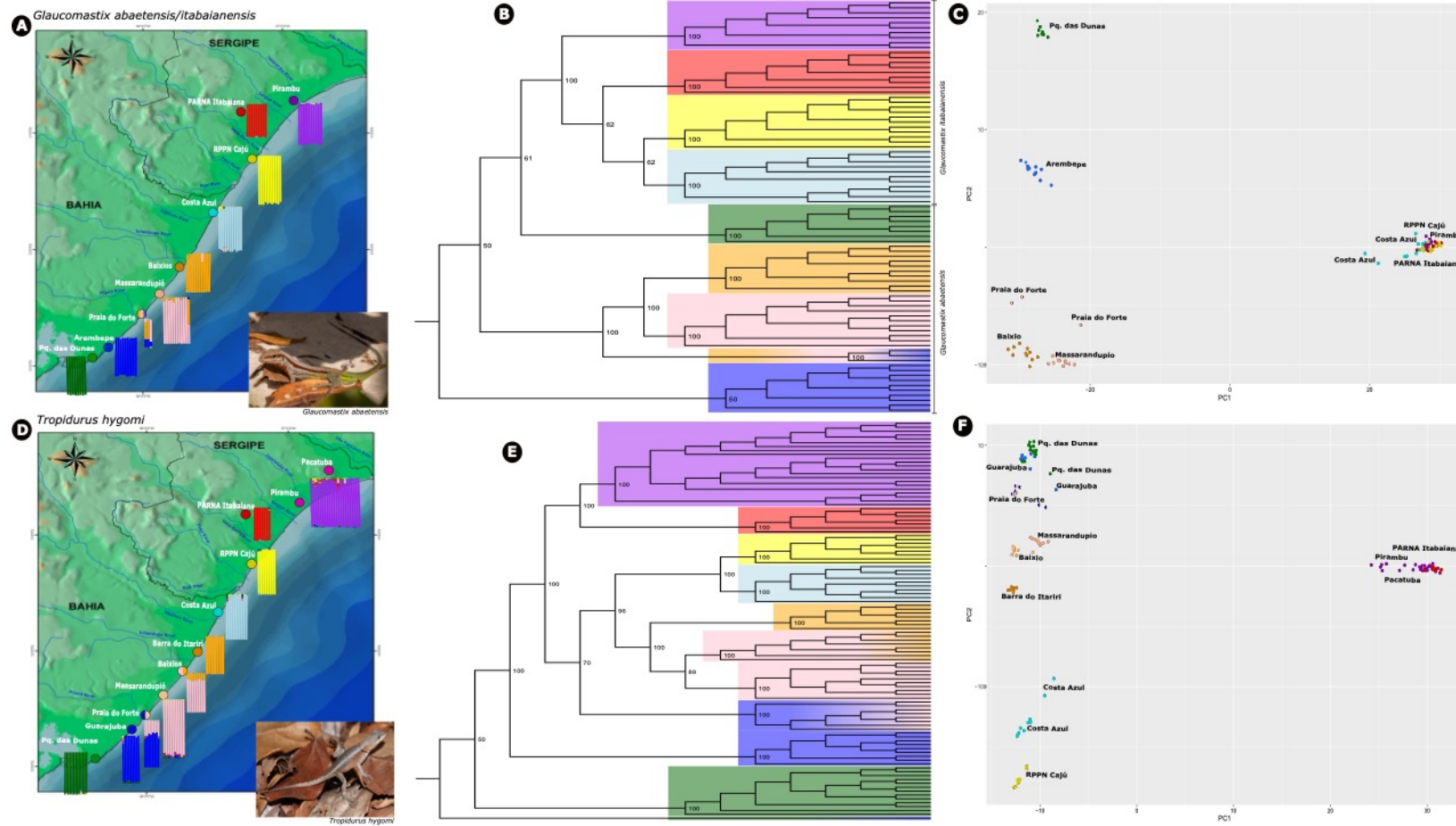


Figura 01. Distribuição da variação genética de *Tropidurus hygomi* e *Glaucumastix abaetensis/itabaianensis* no litoral norte da Bahia e Sergipe nas formações de restinga. A e D) Mapas mostrando os locais de amostragem de *Tropidurus hygomi* e *Glaucumastix abaetensis/itabaianensis* junto com os Barplots representando os coeficientes de ancestralidade para o melhor valor K em sNMF; as cores indicam as linhagens de *T. hygomi*: (1) Parque das dunas – PDD, (2) Guarajuba – GU, (3) Praia do Forte – PF, Massarandupio – MA e Baixo – BA, (4) Barra do Itariri – BI, (5) Costa azul – CA, (6) RPPN Cajó – CJ, (7) PARNA Serra de Itabaiana - IT e (8) Pirambu – PI com Pacatuba – PA e *G. abaetensis/itabaianensis*: (1) Arembepe – AR, Praia do forte – PF, (2) Massarandupio – MA, (3) Baixo – BA, (4) Parque das dunas – PDD, (5) Costa azul – CA, (6) RPPN Cajó – CJ, (7) PARNA Serra de Itabaiana - IT e (8) Pirambu – PI. B e E) resultado com a filogenia resultante do SVDquartets. C e F) Resultados da PCA para *G. abaetensis/itabaianensis* e *T. hygomi* respectivamente. (Photos: Dr. Ricardo Marques)

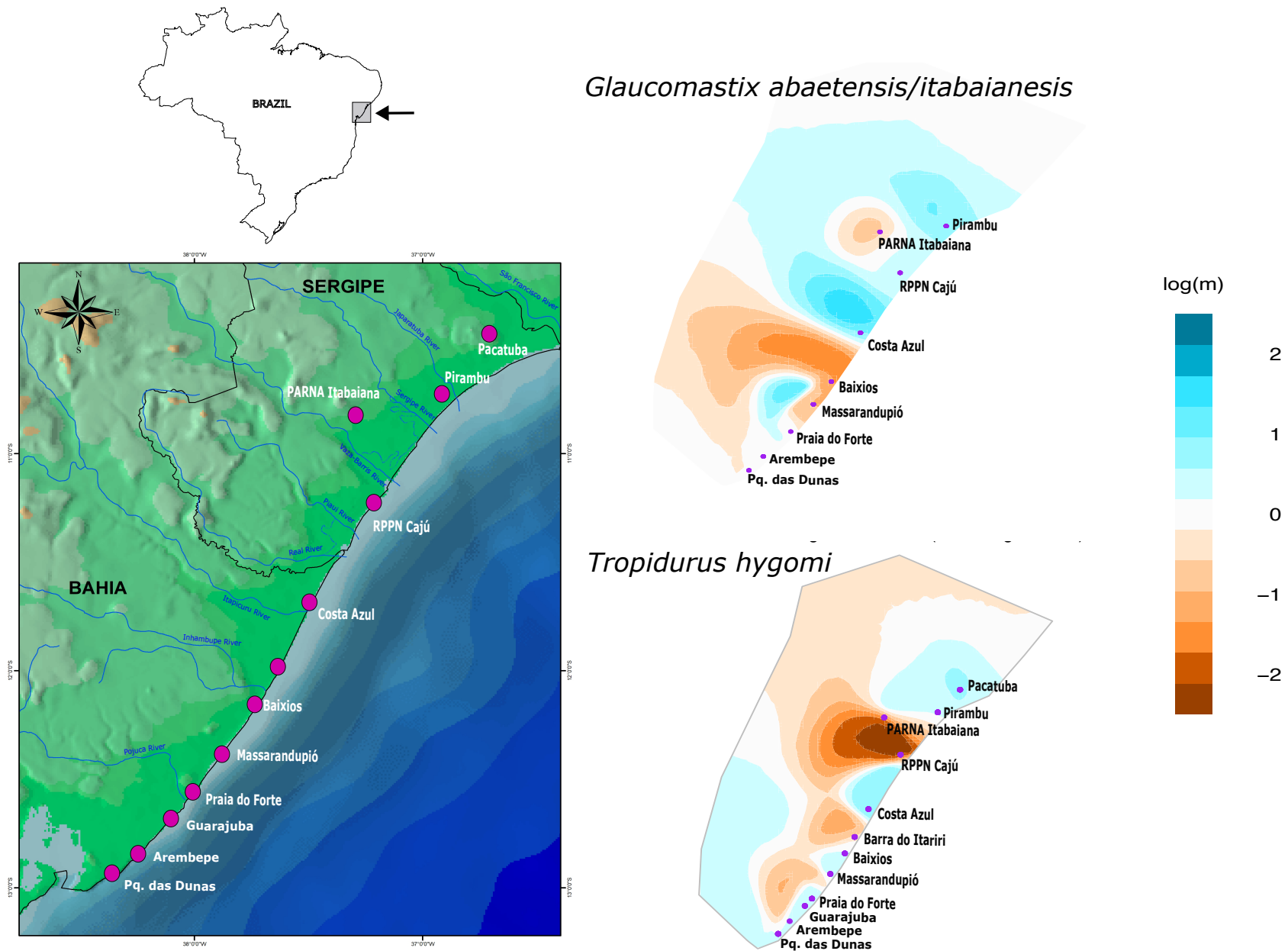


Figura 02. Superfície de migração efetiva estimada (EEMS) para *G. abaetensis/itabaianensis* e *T. hygomi*. As taxas médias de migração posteriores m (na escala $\log_{10}$) são codificadas por cores em azul e laranja para indicar áreas com taxas de migração mais altas e mais baixas, respectivamente, do que a taxa média geral (em branco).

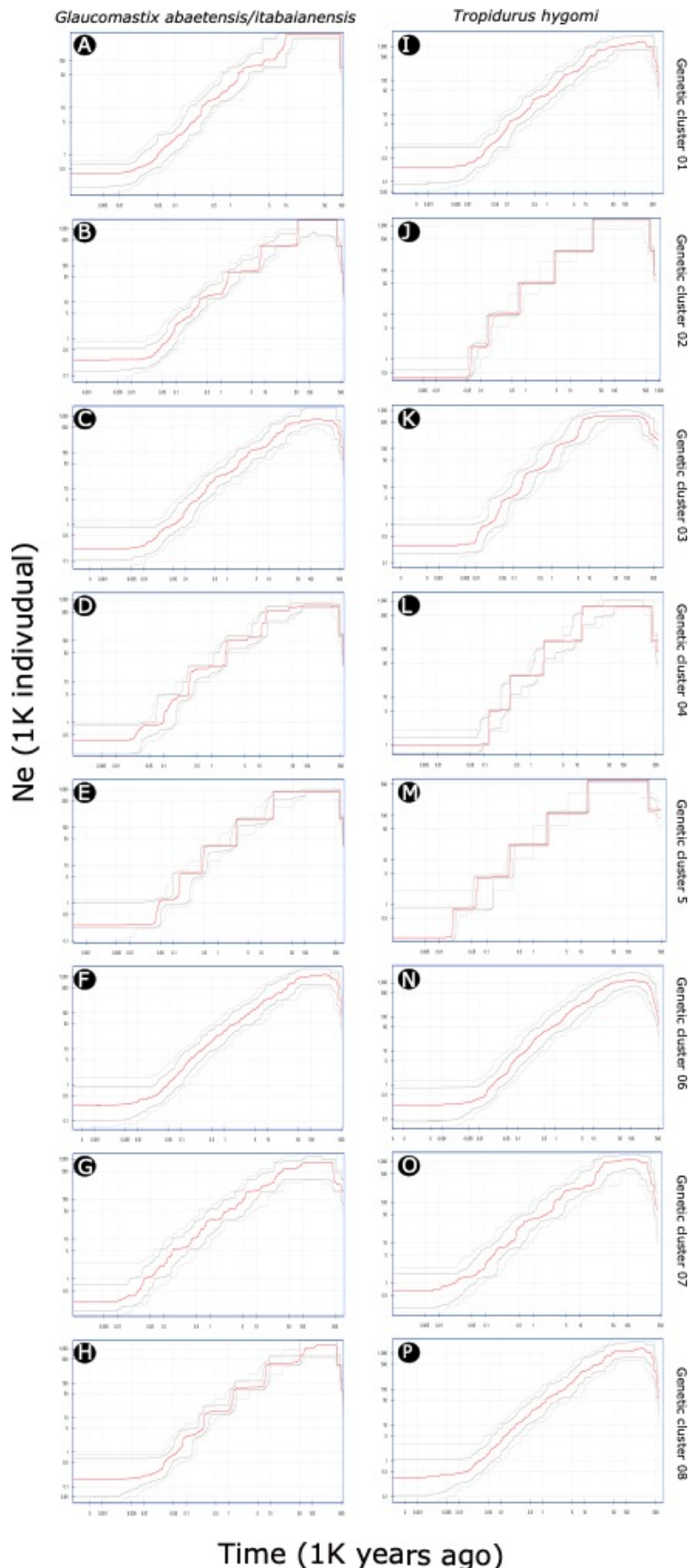


Figura 03. Mudanças no tamanho da população ao longo do tempo estimadas no gráfico de Stairway para aglomerados de *G. abaetensis/itabaianensis* e *T. hygomi*. Cada letra representa uma linhagem respectiva a espécie. *T. hygomi*: A a H representam os cluster 1 a 8 respectivamente. *G. abaetensis/itabaianensis*: I a P representam os cluster 1 a 8 respectivamente. Os tamanhos efetivos populacionais estimados (Ne) são plotados do presente para o passado (em milhares de anos). As linhas grossas indicam a mediana de 200 inferências e as áreas sombreadas representam o intervalo de confiança de 95%.

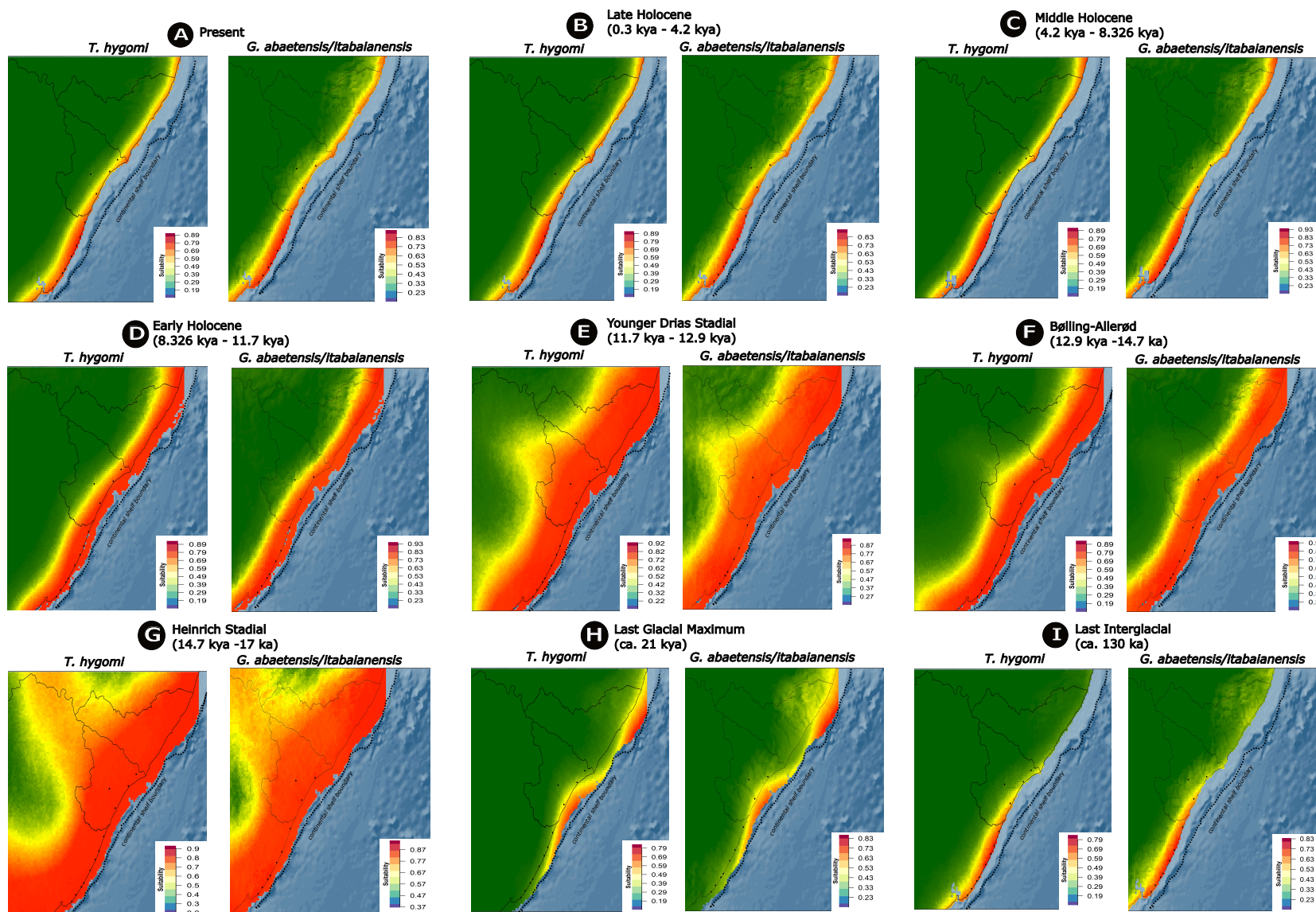


Figura 04. Modelos de Nicho Ecológico (ENMs) para *G. abaetensis/itabaianensis* e *T. hygomi* nas formações de restinga no litoral da Bahia e Sergipe. ENMs foram construídos para as condições atuais (a) e para diferentes períodos do Quaternário Superior: (b) Holoceno Superior (4,2-0,3 kya); (c) Holoceno médio (8,326-4,2 kya); (d) Holoceno inicial (11,7-8,326 kya); (e) Dryas Stadial mais jovem (12,9-11,7 kya); (f) Bølling-Allerød (14,7-12,9 kya); (g) Heinrich Stadial 1 (17,0-14,7 kya); (h) Último Máximo Glacial (ca. 21 mil anos); e (i) Último Interglacial (cerca de 130 mil anos). Cores mais quentes indicam maior probabilidade de ocorrência potencial de espécies, conforme ilustrado na legenda.

Tabela 01. Tabela com a diversidade genéticas para os oito clusters genéticos de *G. abaetensis/itabaianensis* e *T. hygomi*

Specie		Genetic cluster 1	Genetic cluster 2	Genetic cluster 3	Genetic cluster 4	Genetic cluster 5	Genetic cluster 6	Genetic cluster 7	Genetic cluster 8
<i>Glaucomastix abaetensis/itabaianensis</i>	Number of individuals analyzed	9	10	10	9	10	11	8	11
	Number of sites analyzed	2114085	2449192	1790974	1612014	1318561	963894	1890639	1781510
	Number of polymorphic sites	1864	11372	7738	6025	7521	3727	9317	6234
	Haplotype (gene) diversity (Hd)	0,029	0,201	0,166	0,153	0,214	0,126	0,188	0,126
	Nucleotide diversity (p)	0,000	0,001	0,001	0,001	0,002	0,001	0,001	0,001
	The average number of nucleotide differences (ThetaK)	0,048	0,312	0,242	0,226	0,338	0,179	0,305	0,180
<i>Tropidurus hygomi</i>	Number of individuals analyzed	13	8	21	7	7	17	8	10
	Number of sites analyzed	1075957	1732333	858295	1930362	1724314	1278918	2005903	899813
	Number of polymorphic sites	10781	14863	10537	9508	5703	14550	6972	5494
	Haplotype (gene) diversity (Hd)	0,293	0,279	0,339	0,170	0,120	0,329	0,130	0,193
	Nucleotide diversity (p)	0,002	0,002	0,003	0,001	0,001	0,002	0,001	0,001
	The average number of nucleotide differences (ThetaK)	0,497	0,474	0,598	0,273	0,193	0,572	0,179	0,289

5. Conclusão Geral

Nesta tese abordamos aspectos evolutivos e biogeográficos dos lagartos *Tropidurus hygomi*, *Glaucomastix abaetensis* e *G. itabaianensis* endêmicos das formações arenosas de restinga do nordeste do Brasil. Identificamos a presença de diversidade críptica em duas espécies que ainda não tinham sido sinalizadas, sugerindo a existência de prováveis novas espécies candidatas para descrição. A integração de dados genômicos e ecológicos revelou que os táxons analisados apresentam elevada estrutura genética espacial e declínio populacional sincrônico em todas as populações analisadas. Identificamos barreiras de fluxo gênico ao longo da distribuição dos lagartos concordante com fozes de rios que fragmenta as dunas de areia branca presentes nas restingas desta região. A variação demográfica destas espécies possivelmente está relacionada a mudanças do nível do mar durante o Quaternário, que permitiram o avanço da distribuição destas espécies para a plataforma continental que foi exposta. Todos estes resultados apontam que a diversificação destas espécies está intimamente ligada a histórias das resingas do nordeste. As flutuações marinhas e climáticas oportunizaram momentos de expansão, fluxo e retração populacional, associado a barreiras hidrológicas ao longo dessa faixa costeira.

Os resultados dessa Tese contribuem com as discussões a respeito dos mecanismos de diversificação no Quaternário em lagartos e agrega mais informações sobre a diversificação em restingas que ainda são incipientes e alerta para a condição de ameaça destes lagartos. O caráter endêmico e restrito destes animais torna o ecossistema de restinga um ambiente de maior atenção para planos de manejo e conservação de espécies. A elevada estruturação genética e diferenciação morfométrica das populações revela uma diversidade críptica ainda não reconhecida e nomeada. Esses resultados revelam que embora tenham acontecido muitos avanços na prospecção da biodiversidade de região Neotropical, para regiões de restinga ainda existem muitas lacunas para se conhecer a real diversidade e história de diversificação destas áreas.

6. Apêndices

Material suplementar do capítulo 01

Amphibia-Reptilia

Untangling the morphological and genetic variation of two endemic lizards from the coastal sand dunes of northeastern Brazil

Cecil Fazolato^{1, *}, Silvia Barreto², Marcelo Felgueiras Napolí¹, Fernando Sequeira³ e
Henrique Batalha-Filho¹

1-Universidade Federal da Bahia, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução, Instituto de Biologia, Rua
Barão de Jeremoabo, s/n, 40170-115, Ondina, Salvador, Bahia, Brazil

2-Centre for Advanced Studies of Biodiversity – CEABIO, Guamá Science Park, Lot 11, Avenida Perimetral da Ciência Km
01, 66075-750, Guamá, Belém, Pará, Brazil

3-CIBIO/InBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos da Universidade do Porto, Instituto de
Ciências Agrárias de Vairão, Vairão, Portugal

Supplementary material

Table S1. Table of Vouchers from Collection of measured animals and collected tissues from *Tropidurus hygomi* and *Glaucmastix abaetensis/itabaianensis*, Including Their Respective Locations, Along with GENBANK Vouchers for the Sequences Used in Molecular Analyses

Specie	site	voucher collection	tissue	voucher GenBank	Lat	Long	Reference
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Pq. das Dunas	3867(PDD-aba-01)	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Pq. das Dunas	PDD-aba-02	Tail muscle	GenBank	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Pq. das Dunas	PDD-aba-03	Tail muscle	GenBank	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Pq. das Dunas	PDD-aba-04	Tail muscle	GenBank	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Pq. das Dunas	PDD-aba-05	Tail muscle	GenBank	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Pq. das Dunas	PDD-aba-06	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Pq. das Dunas	PDD-aba-07	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Pq. das Dunas	PDD-aba-08	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Pq. das Dunas	PDD-aba-09	Tail muscle	GenBank	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Pq. das Dunas	PDD-aba-10	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Glaucmastix abaetensis</i>	Massarandupio	MA-aba-02	Tail muscle	GenBank	-12.321044	-37.837896	This work

<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Massarandupio	MA-aba-03	Tail muscle	GenBank	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Massarandupio	MA-aba-04	Tail muscle	GenBank	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Massarandupio	MA-aba-05	Tail muscle	GenBank	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Massarandupio	MA-aba-06	Tail muscle	GenBank	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Baixio	BA-aba-01	Tail muscle	GenBank	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Baixio	BA-aba-02	Tail muscle	GenBank	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Baixio	BA-aba-03	Tail muscle	GenBank	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Baixio	BA-aba-04	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Massarandupio	MA-aba-07	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Massarandupio	MA-aba-08	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Massarandupio	MA-aba-09	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Massarandupio	MA-aba-10	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Praia do Forte	PF-aba-01	Tail muscle	GenBank	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Praia do Forte	PF-aba-02	-	-	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Praia do Forte	PF-aba-03	Tail muscle	GenBank	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Praia do Forte	PF-aba-04	Tail muscle	GenBank	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Praia do Forte	PF-aba-05	Tail muscle	GenBank	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Praia do Forte	PF-aba-06	Tail muscle	GenBank	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Baixio	BA-aba-05	Tail muscle	GenBank	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Baixio	BA-aba-06	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Baixio	BA-aba-08	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Baixio	BA-aba-09	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Baixio	BA-aba-10	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	AR-aba-02	Tail muscle	GenBank	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	AR-aba-03	Tail muscle	GenBank	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	AR-aba-04	Tail muscle	GenBank	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	AR-aba-05	Tail muscle	GenBank	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	AR-aba-06	Tail muscle	GenBank	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	AR-aba-07	-	-	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	AR-aba-08	-	-	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	AR-aba-09	-	-	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	AR-aba-10	-	-	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	AR-aba-11	-	-	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Arembepe	-	-	KF957507	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Guarajuba	-	-	KF957508	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Guarajuba	-	-	KF957509	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Guarajuba	-	-	KF957510	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Guarajuba	-	-	KF957511	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Costa Azul	-	-	KF957517	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Costa Azul	-	-	KF957518	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Costa Azul	-	-	KF957519	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Costa Azul	-	-	KF957520	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Costa Azul	-	-	KF957521	-	-	Rosário et al, 2019

<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Costa do Sauípe	-	-	KF957513	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Costa do Sauípe	-	-	KF957515	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Costa do Sauípe	-	-	KF957512	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Costa do Sauípe	-	-	KF957516	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Costa do Sauípe	-	-	KF957514	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Abaeté	-	-	KF957502	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Abaeté	-	-	KF957503	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Abaeté	-	-	KF957504	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Abaeté	-	-	KF957505	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix abaetensis</i>	Abaeté	-	-	KF957506	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Costa Azul	CA-ita-01	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Costa Azul	CA-ita-02	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Costa Azul	CA-ita-03	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Costa Azul	CA-ita-04	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Costa Azul	CA-ita-05	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Costa Azul	CA-ita-06	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Costa Azul	CA-ita-07	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Costa Azul	CA-ita-08	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Costa Azul	CA-ita-09	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Costa Azul	CA-ita-10	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	PI-ita-01	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	PI-ita-02	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	PI-ita-03	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	PI-ita-04	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	PI-ita-05	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	PI-ita-06	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	PI-ita-07	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	PI-ita-08	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	PI-ita-09	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-ita-01	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-ita-02	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-ita-03	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-ita-04	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-ita-05	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-ita-06	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-ita-07	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-ita-08	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	RPPN Caju	CJ-ita-02	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	RPPN Caju	CJ-ita-06	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	RPPN Caju	CJ-ita-07	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	RPPN Caju	CJ-ita-08	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	RPPN Caju	CJ-ita-09	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	RPPN Caju	CJ-ita-10	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work

<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	RPPN Caju	CJ-ita-11	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	RPPN Caju	CJ-ita-12	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	RPPN Caju	CJ-ita-13	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Areia Branca, PARNASI	-	-	KF957522	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Areia Branca, PARNASI	-	-	KF957523	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Areia Branca, PARNASI	-	-	KF957524	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Areia Branca, PARNASI	-	-	KF957525	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Areia Branca, PARNASI	-	-	KF957526	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Reserva do Caju	-	-	KF957527	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Reserva do Caju	-	-	KF957528	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Reserva do Caju	-	-	KF957529	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Reserva do Caju	-	-	KF957530	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	-	-	KF957531	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	-	-	KF957532	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Glaucomastix itabaianensis</i>	Pirambu	-	-	KF957533	-	-	Rosário et al, 2019
<i>Tropidurus hygomi</i>	Costa Azul	3751 (CHECOA)	-	-			This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Praia do Forte	1439 (CHECOA)	-	-	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Praia do Forte	1214 (CHECOA)	-	-	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	3801 (CHECOA)	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	3805 (CHECOA)	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	3802 (CHECOA)	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	3806 (CHECOA)	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	3807 (CHECOA)	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	3803 (CHECOA)	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	3814 (CHECOA)	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	3800 (CHECOA)	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Arembepe	2592 (CHECOA)	-	-	-12.794454	-38.214092	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	1547 (CHECOA)	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	3847 (CHECOA)	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	3772 (CHECOA)	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	3752 (CHECOA)	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	3755 (CHECOA)	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	2847 (CHECOA)	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	3753 (CHECOA)	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	3765 (CHECOA)	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	3756 (CHECOA)	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	2897 (CHECOA)	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	2899 (CHECOA)	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	3222 (CHECOA)	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	3809 (CHECOA)	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	3812 (CHECOA)	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	3808 (CHECOA)	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	2898 (CHECOA)	-	-	-11.943423	-37.610895	This work

<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	3218 (CHECOA)	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	3862(PDD-hyg-01)	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	3863(PDD-hyg-02)	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	3864(PDD-hyg-03)	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	3865(PDD-hyg-04)	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	PDD-hyg-06	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	PDD-hyg-07	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	PDD-hyg-08	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	3866(PDD-hyg-09)	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	BI-hyg-01	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	BI-hyg-03	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	BI-hyg-04	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	BI-hyg-05	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	BI-hyg-06	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Barra do Itariri	BI-hyg-07	-	-	-11.943423	-37.610895	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	PDD-hyg-10	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	PDD-hyg-11	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	PDD-hyg-12	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	PDD-hyg-13	-	-	-12.918636	-38.321806	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-02	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-03	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-01	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-04	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-05	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-06	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-07	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-08	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-09	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-10	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Massarandupio	MA-hyg-11	-	-	-12.321044	-37.837896	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	BA-hyg-01	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	BA-hyg-02	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	BA-hyg-03	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	BA-hyg-04	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	BA-hyg-05	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	BA-hyg-06	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	BA-hyg-08	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Baixio	BA-hyg-09	-	-	-12.105598	-37.698094	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Guarajuba	GU-hyg-01	Tail muscle	GenBank	-12.639363	-38.078434	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Praia do Forte	PF-hyg-01	Tail muscle	GenBank	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Praia do Forte	PF-hyg-02	Tail muscle	GenBank	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Praia do Forte	PF-hyg-03	Tail muscle	GenBank	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Praia do Forte	PF-hyg-04	Tail muscle	GenBank	-12.572547	-38.008138	This work

<i>Tropidurus hygoni</i>	Praia do Forte	PF-hyg-05	-	-	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Praia do Forte	PF-hyg-06	-	-	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Praia do Forte	PF-hyg-07	-	-	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Praia do Forte	PF-hyg-08	-	-	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Praia do Forte	PF-hyg-09	-	-	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Praia do Forte	PF-hyg-10	-	-	-12.572547	-38.008138	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Guarajuba	GU-hyg-02	-	-	-12.639363	-38.078434	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Guarajuba	GU-hyg-03	Tail muscle	GenBank	-12.639363	-38.078434	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Guarajuba	GU-hyg-04	-	-	-12.639363	-38.078434	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Guarajuba	GU-hyg-05	Tail muscle	GenBank	-12.639363	-38.078434	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Costa Azul	CA-hyg-01	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Costa Azul	CA-hyg-02	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Costa Azul	CA-hyg-03	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Costa Azul	CA-hyg-04	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Guarajuba	GU-hyg-06	-	-	-12.639363	-38.078434	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Guarajuba	GU-hyg-07	-	-	-12.639363	-38.078434	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Guarajuba	GU-hyg-08	-	-	-12.639363	-38.078434	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Guarajuba	GU-hyg-09	-	-	-12.639363	-38.078434	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Guarajuba	GU-hyg-10	-	-	-12.639363	-38.078434	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Costa Azul	CA-hyg-05	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Costa Azul	CA-hyg-06	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Costa Azul	CA-hyg-07	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Costa Azul	CA-hyg-08	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Costa Azul	CA-hyg-09	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Costa Azul	CA-hyg-10	-	-	-11.664356	-37.483903	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pirambu	PI-hyg-09	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pirambu	PI-hyg-10	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pirambu	PI-hyg-11	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pirambu	PI-hyg-12	-	-	-10.737312	-36.858942	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-hyg-01	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-hyg-02	Tail muscle	GenBank	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-hyg-03	Tail muscle	GenBank	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-hyg-04	Tail muscle	GenBank	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-hyg-05	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-hyg-06	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pacatuba	PA-hyg-01	-	-	-10,4234518	-36,6133034	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pacatuba	PA-hyg-02	-	-	-10,4234518	-36,6133034	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pacatuba	PA-hyg-03	Tail muscle	GenBank	-10,4234518	-36,6133034	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pacatuba	PA-hyg-04	-	-	-10,4234518	-36,6133034	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pacatuba	PA-hyg-05	Tail muscle	GenBank	-10,4234518	-36,6133034	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pacatuba	PA-hyg-06	-	-	-10,4234518	-36,6133034	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pacatuba	PA-hyg-07	-	-	-10,4234518	-36,6133034	This work
<i>Tropidurus hygoni</i>	Pacatuba	PA-hyg-08	-	-	-10,4234518	-36,6133034	This work

<i>Tropidurus hygomi</i>	Pacatuba	PA-hyg-09	-	-	-10,4234518	-36,6133034	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pacatuba	PA-hyg-10	-	-	-10,4234518	-36,6133034	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-hyg-07	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. Nac. Serra de Itabaiana	IT-hyg-08	-	-	-10.769101	-37.336917	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	RPPN Caju	CJ-hyg-01	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	RPPN Caju	CJ-hyg-02	Tail muscle	GenBank	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	RPPN Caju	CJ-hyg-03	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	RPPN Caju	CJ-hyg-04	Tail muscle	GenBank	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	RPPN Caju	CJ-hyg-05	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	RPPN Caju	CJ-hyg-06	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	RPPN Caju	CJ-hyg-07	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	RPPN Caju	CJ-hyg-08	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	RPPN Caju	CJ-hyg-09	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	RPPN Caju	CJ-hyg-10	-	-	-11,1213745	-37,1868496	This work
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	-	-	MF817678	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	-	-	MF817679	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	-	-	MF817680	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	-	-	MF817681	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	-	-	MF817682	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	-	-	MF817683	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	-	-	MF817684	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	-	-	MF817685	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	-	-	MF817686	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pq. das Dunas	-	-	MF817687	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	-	-	MF817669	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	-	-	MF817670	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	-	-	MF817671	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	-	-	MF817672	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	-	-	MF817673	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	-	-	MF817674	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	-	-	MF817675	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	-	-	MF817676	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Pirambu	-	-	MF817677	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Arembepe	-	-	MF817616	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Imbassai	-	-	MF817653	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Imbassai	-	-	MF817654	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Imbassai	-	-	MF817655	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Imbassai	-	-	MF817656	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Imbassai	-	-	MF817658	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Imbassai	-	-	MF817657	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Busca Vida	-	-	MF817629	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Busca Vida	-	-	MF817630	-	-	Fazolato et al, 2017
<i>Tropidurus hygomi</i>	Busca Vida	-	-	MF817631	-	-	Fazolato et al, 2017

Table S2. Table containing information about the measurements used in linear morphometrics. Each morphological structure is described along with the measurement procedure. The measurements followed Esquerré et al. (2019).

	Morphology structure	Description
	SVL	length from rostrum to cloaca
	AGD	length from the insertion of the left arm to the insertion of the left leg
	foot length	from the tip of the nail to the insertion of the hand
	tibial length	from the insertion of the foot to the distal end of the knee
body	femoral length	distance from the groin to the end of the knee
	humeral length	distance from the armpit to the end of the elbow
	radial length	distance from the extreme point of the elbow to the ventral midpoint of the wrist
	hand length	distance from the tip of the nail to the ventral midpoint of the wrist
	head length	distance from the edge of the ear opening to the tip of the snout
	head width	distance between one end of the mandible and the other from a midline on the back of the head
	head depth	distance between the belly of the mandible and the midline of the head
	rostral scale width	rostral scale width
	rostral scale height	rostral scale height
head	internarial distance	distance between the nostrils
	inter- eye distance	distance between the central portion of the eyes
	ear-eye distance	distance between the central portion of the ear and the midline of the eyes
	eye length	distance between the ends of the eye opening
	neck width	distance between the right and left side of the neck
	ear opening width	ear-width distance from the edges
	ear opening height	ear height distance from the edges

Table S3. Table of Variations in Data Partitions for Morphological Data (Linear and Geometric Morphometrics) Separated by Species and Sex, Alongside Climatic Data

Morphometric measure	Specie	sex	Variable	DF	R.square	Adj.R.square
Linear	<i>Glaucomastix abaetensis/itabaianensis</i>	Female	Annual Mean Solar Radiation	1	0.14975	0.12613
			Annual Mean Wind Speed	1	0.00613	-0.02148
			Annual Mean Temperature	1	0.01877	-0.00849
			Geography	1	0.03540	0.00860
			Annual Mean Solar Radiation	1	0.03207	0.00788
		Male	Annual Mean Wind Speed	1	0.01219	-0.01251
			Annual Mean Temperature	1	0.03152	0.00731
			Geography	1	0.04992	0.02617
			Annual Mean Solar Radiation	1	0.06908	0.05683

Linear	<i>Tropidurus hygomi</i>	Female	Annual Mean Wind Speed	1	0.03643	0.02375
			Annual Mean Temperature	1	0.02887	0.01610
			Geography	1	0.05862	0.04624
			Annual Mean Solar Radiation	1	0.13498	0.11733
		Male	Annual Mean Wind Speed	1	0.00639	-0.01389
			Annual Mean Temperature	1	0.00876	-0.01147
			Geography	1	0.04603	0.02656
Geometric	<i>Glaucomastix abaetensis/itabaianensis</i>	Female/Dorsal	Annual Mean Solar Radiation	1	0.01143	-0.01852
			Annual Mean Wind Speed	1	0.00248	-0.02775
			Annual Mean Temperature	1	0.00201	-0.02823
			Geography	1	0.04978	0.02099
		Female/Side	Annual Mean Solar Radiation	1	0.05842	0.02988
			Annual Mean Wind Speed	1	0.03790	0.00874
			Annual Mean Temperature	1	0.06218	0.03376
			Geography	1	0.06334	0.03496
		Male/Dorsal	Annual Mean Solar Radiation	1	0.00374	-0.02181
			Annual Mean Wind Speed	1	0.08942	0.06607
			Annual Mean Temperature	1	0.03091	0.00606
			Geography	1	0.02617	0.00120
		Male/Side	Annual Mean Solar Radiation	1	0.03355	0.00877
			Annual Mean Wind Speed	1	0.00002	-0.02562
			Annual Mean Temperature	1	0.00323	-0.02233
			Geography	1	0.05331	0.02903
Geometric	<i>Tropidurus hygomi</i>	Female/Dorsal	Annual Mean Solar Radiation	1	0.01216	-0.00119
			Annual Mean Wind Speed	1	0.04001	0.02703
			Annual Mean Temperature	1	0.00708	-0.00633
			Geography	1	0.04653	0.03364
		Female/Side	Annual Mean Solar Radiation	1	0.00060	-0.01291
			Annual Mean Wind Speed	1	0.01285	-0.00049
			Annual Mean Temperature	1	0.03335	0.02028
			Geography	1	0.00316	-0.01031
		Male/Dorsal	Annual Mean Solar Radiation	1	0.00155	-0.02472
			Annual Mean Wind Speed	1	0.00271	-0.02354
			Annual Mean Temperature	1	0.00325	-0.02298
			Geography	1	0.00958	-0.01648
		Male/Side	Annual Mean Solar Radiation	1	0.03583	0.01046
			Annual Mean Wind Speed	1	0.00334	-0.02289
			Annual Mean Temperature	1	0.00964	-0.01643
			Geography	1	0.01818	-0.00766

Table S4. Table of Genetic Distance Values (%) between Clusters for *Tropidurus hygomi* and *Glaucmastix abaetensis/itabaianensis*

Specie		Genetic cluster distance (%)				
		Cluster1	Cluster2	Cluster3		
<i>Glaucmastix abaetensis/itabaianensis</i>	Cluster1					
	Cluster2	0,0397				
	Cluster3	0,0900	0,0927			
<i>Tropidurus hygomi</i>	Cluster2					
	Cluster4	0,0201				
	Cluster1	0,0885	0,0822			
	Cluster3	0,0217	0,0153	0,0833		
	Cluster5	0,0814	0,0758	0,0976	0,0761	

Table S5. Results of FDA values for *Glaucmastix abaetensis/itabaianensis* and *Tropidurus hygomi* regarding linear morphometrics, showing the original cluster (prior) and the cluster suggested by the analysis (posterior), along with their respective validations.

<i>Tropidurus hygomi</i> - Male (ML)				<i>Tropidurus hygomi</i> - Female (ML)				<i>Glaucmastix abaetensis/itabaianensis</i> - Male (ML)				<i>Glaucmastix abaetensis/itabaianensis</i> - Female (ML)			
Individual ID	Posterior	Prior	Validation	individual ID	Posterior	Prior	Validation	individual ID	Posterior	Prior	Validation	individual ID	Posterior	Prior	Validation
1	1	1	TRUE	12	3	3	TRUE	4	2	1	FALSE	2	1	1	TRUE
133	4	1	FALSE	14	3	3	TRUE	6	1	1	TRUE	3	3	1	FALSE
134	1	1	TRUE	15	5	3	FALSE	11	1	1	TRUE	5	3	1	FALSE
135	1	1	TRUE	17	4	3	FALSE	26	2	2	TRUE	7	1	1	TRUE
137	3	1	FALSE	18	3	3	TRUE	27	2	2	TRUE	8	1	1	TRUE
141	1	1	TRUE	21	3	3	TRUE	30	3	2	FALSE	9	1	1	TRUE
142	1	1	TRUE	22	3	3	TRUE	32	2	2	TRUE	10	1	1	TRUE
143	1	1	TRUE	23	5	3	FALSE	33	2	2	TRUE	28	2	2	TRUE
144	1	1	TRUE	24	3	3	TRUE	34	2	2	TRUE	29	3	2	FALSE
145	1	1	TRUE	25	3	3	TRUE	93	2	2	TRUE	31	3	2	FALSE
146	1	1	TRUE	35	4	4	TRUE	94	2	2	TRUE	55	1	3	FALSE
147	1	1	TRUE	36	4	4	TRUE	95	2	2	TRUE	62	3	3	TRUE
148	1	1	TRUE	38	4	4	TRUE	96	2	2	TRUE	63	3	3	TRUE
80	2	2	TRUE	39	4	4	TRUE	97	2	2	TRUE	64	2	3	FALSE
158	2	2	TRUE	40	4	4	TRUE	99	2	2	TRUE	65	3	3	TRUE
159	2	2	TRUE	41	4	4	TRUE	120	3	3	TRUE	66	3	3	TRUE
161	2	2	TRUE	42	2	4	FALSE	121	3	3	TRUE	67	3	3	TRUE

164	2	2	TRUE	47	4	4	TRUE	128	3	3	TRUE	68	3	3	TRUE
166	3	2	FALSE	48	3	4	FALSE	130	3	3	TRUE	69	3	3	TRUE
180	2	2	TRUE	49	4	4	TRUE	131	3	3	TRUE	70	3	3	TRUE
181	2	2	TRUE	53	4	4	TRUE	132	3	3	TRUE	98	2	2	TRUE
192	2	2	TRUE	54	4	4	TRUE	149	1	1	TRUE	100	2	2	TRUE
13	1	3	FALSE	61	4	4	TRUE	150	1	1	TRUE	101	2	2	TRUE
16	1	3	FALSE	71	2	2	TRUE	151	1	1	TRUE	122	3	3	TRUE
19	3	3	TRUE	72	2	2	TRUE	152	1	1	TRUE	123	3	3	TRUE
20	3	3	TRUE	73	2	2	TRUE	153	1	1	TRUE	129	1	3	FALSE
81	3	3	TRUE	74	2	2	TRUE	154	1	1	TRUE	139	3	1	FALSE
82	3	3	TRUE	75	5	2	FALSE	155	1	1	TRUE	140	1	1	TRUE
83	3	3	TRUE	76	2	2	TRUE	156	1	1	TRUE	169	2	2	TRUE
84	3	3	TRUE	77	2	2	TRUE	173	2	2	TRUE	170	2	2	TRUE
85	3	3	TRUE	78	2	2	TRUE	175	3	3	TRUE	171	2	2	TRUE
88	3	3	TRUE	79	2	2	TRUE	176	3	3	TRUE	172	2	2	TRUE
89	3	3	TRUE	86	3	3	TRUE	185	3	3	TRUE	174	2	2	TRUE
90	3	3	TRUE	87	5	3	FALSE	186	3	3	TRUE	190	3	3	TRUE
92	3	3	TRUE	91	3	3	TRUE	187	3	3	TRUE	196	3	3	TRUE
37	4	4	TRUE	102	5	5	TRUE	188	2	3	FALSE	197	3	3	TRUE
43	3	4	FALSE	103	5	5	TRUE	189	3	3	TRUE	198	2	3	FALSE
44	4	4	TRUE	104	5	5	TRUE	191	3	3	TRUE	199	3	3	TRUE
45	4	4	TRUE	105	5	5	TRUE	194	3	3	TRUE				
46	3	4	FALSE	106	5	5	TRUE	195	3	3	TRUE				
50	4	4	TRUE	108	5	5	TRUE	204	3	3	TRUE				
51	4	4	TRUE	109	5	5	TRUE	205	3	3	TRUE				
52	4	4	TRUE	110	5	5	TRUE								
56	4	4	TRUE	111	5	5	TRUE								
57	4	4	TRUE	112	5	5	TRUE								
58	4	4	TRUE	113	5	5	TRUE								
59	4	4	TRUE	114	5	5	TRUE								
60	4	4	TRUE	115	5	5	TRUE								
107	5	5	TRUE	116	5	5	TRUE								
202	5	5	TRUE	117	5	5	TRUE								
209	5	5	TRUE	118	5	5	TRUE								
				119	5	5	TRUE								
				124	5	5	TRUE								
				125	5	5	TRUE								
				126	2	5	FALSE								
				127	5	5	TRUE								
				136	1	1	TRUE								
				138	1	1	TRUE								
				157	2	2	TRUE								
				160	2	2	TRUE								

162	2	2	TRUE
163	2	2	TRUE
165	2	2	TRUE
167	2	2	TRUE
168	2	2	TRUE
177	2	2	TRUE
178	2	2	TRUE
179	3	2	FALSE
182	5	2	FALSE
183	2	2	TRUE
184	2	2	TRUE
193	2	2	TRUE
200	2	5	FALSE
201	5	5	TRUE
203	2	5	FALSE
206	5	5	TRUE
207	2	5	FALSE
208	5	5	TRUE

Table S6. Results of FDA values for *Glaucmastix abaetensis/itabaianensis* and *Tropidurus hygomi* regarding geometric morphometrics, showing the original cluster (prior) and the cluster suggested by the analysis (posterior), along with their respective validations.

<i>Tropidurus hygomi</i> - Male				<i>Tropidurus hygomi</i> - Male				<i>Tropidurus hygomi</i> - Female				<i>Tropidurus hygomi</i> - Female				<i>Glaucmastix abaetensis/itabaianensis</i> - Male				<i>Glaucmastix abaetensis/itabaianensis</i> - Male			
Dorsal individual ID	Posterior	Prior	Validation	Side individual ID	Posterior	Prior	Validation	Dorsal individual ID	Posterior	Prior	Validation	Side individual ID	Posterior	Prior	Validation	Side individual ID	Posterior	Prior	Validation	Dorsal individual ID	Posterior	Prior	Validation
5	3	3	TRUE	5	3	3	TRUE	1	2	2	TRUE	1	2	2	TRUE	1	1	1	TRUE				
6	3	3	TRUE	6	3	3	TRUE	2	5	3	FALSE	2	5	3	FALSE	2	1	1	TRUE				
11	3	3	TRUE	11	3	3	TRUE	3	4	4	TRUE	3	4	4	TRUE	3	1	1	TRUE				
12	3	3	TRUE	12	3	3	TRUE	4	4	4	TRUE	4	4	4	TRUE	4	2	2	TRUE				
3	4	4	TRUE	3	4	4	TRUE	5	4	4	TRUE	5	4	4	TRUE	5	2	2	TRUE				
13	4	4	TRUE	13	4	4	TRUE	6	3	3	TRUE	6	3	3	TRUE	6	2	2	TRUE				
14	4	4	TRUE	14	4	4	TRUE	7	5	3	FALSE	7	5	3	FALSE	7	2	2	TRUE				
15	4	4	TRUE	15	2	4	FALSE	8	3	3	TRUE	8	3	3	TRUE	8	2	2	TRUE				
24	2	2	TRUE	25	2	2	TRUE	9	5	5	TRUE	9	5	5	TRUE	9	2	2	TRUE				
25	2	2	TRUE	26	2	2	TRUE	10	2	5	FALSE	10	2	5	FALSE	10	3	3	TRUE				
26	4	2	FALSE	27	2	2	TRUE	11	5	5	TRUE	11	5	5	TRUE	11	3	3	TRUE				
4	4	4	TRUE	4	4	4	TRUE	12	5	5	TRUE	12	5	5	TRUE	12	3	3	TRUE				
16	4	4	TRUE	16	4	4	TRUE	13	2	5	FALSE	13	2	5	FALSE	13	3	3	TRUE				
17	4	4	TRUE	17	4	4	TRUE	14	5	5	TRUE	14	5	5	TRUE	14	3	3	TRUE				

18	4	4	TRUE	18	4	4	TRUE	15	1	5	FALSE	15	1	5	FALSE	15	3	3	TRUE
19	4	4	TRUE	19	4	4	TRUE	16	4	4	TRUE	16	4	4	TRUE	16	3	3	TRUE
20	4	4	TRUE	20	4	4	TRUE	17	4	4	TRUE	17	4	4	TRUE	17	3	3	TRUE
21	4	4	TRUE	21	4	4	TRUE	18	4	4	TRUE	18	4	4	TRUE	18	3	3	TRUE
22	4	4	TRUE	22	4	4	TRUE	19	5	5	TRUE	19	5	5	TRUE	19	3	3	TRUE
23	4	4	TRUE	23	4	4	TRUE	20	5	1	FALSE	20	5	1	FALSE	20	3	3	TRUE
27	2	2	TRUE	24	4	4	TRUE	21	2	1	FALSE	21	2	1	FALSE	21	3	3	TRUE
28	5	5	TRUE	28	2	2	TRUE	22	1	1	TRUE	22	1	1	TRUE	22	2	2	TRUE
29	5	5	TRUE	29	5	5	TRUE	23	5	3	FALSE	23	5	3	FALSE	23	2	2	TRUE
2	3	3	TRUE	30	5	5	TRUE	24	3	3	TRUE	24	3	3	TRUE	24	2	2	TRUE
30	3	3	TRUE	2	3	3	TRUE	25	2	3	FALSE	25	2	3	FALSE	25	2	2	TRUE
31	3	3	TRUE	31	2	3	FALSE	26	3	3	TRUE	26	3	3	TRUE	26	2	2	TRUE
32	3	3	TRUE	32	2	3	FALSE	27	3	3	TRUE	27	3	3	TRUE	27	2	2	TRUE
33	3	3	TRUE	33	3	3	TRUE	28	3	3	TRUE	28	3	3	TRUE	28	1	1	TRUE
34	3	3	TRUE	34	3	3	TRUE	29	2	4	FALSE	29	2	4	FALSE	29	1	1	TRUE
35	5	5	TRUE	35	3	3	TRUE	30	4	4	TRUE	30	4	4	TRUE	30	1	1	TRUE
7	1	1	TRUE	36	5	5	TRUE	31	4	4	TRUE	31	4	4	TRUE	31	1	1	TRUE
8	1	1	TRUE	7	1	1	TRUE	32	5	4	FALSE	32	5	4	FALSE	32	1	1	TRUE
9	1	1	TRUE	8	1	1	TRUE	33	5	5	TRUE	33	5	5	TRUE	33	1	1	TRUE
10	4	1	FALSE	9	1	1	TRUE	34	5	5	TRUE	34	5	5	TRUE	34	1	1	TRUE
36	1	1	TRUE	10	1	1	TRUE	35	5	5	TRUE	35	5	5	TRUE	35	1	1	TRUE
37	2	1	FALSE	37	1	1	TRUE	36	5	5	TRUE	36	5	5	TRUE	36	2	2	TRUE
1	2	2	TRUE	38	1	1	TRUE	37	5	5	TRUE	37	5	5	TRUE	37	3	3	TRUE
38	2	2	TRUE	1	2	2	TRUE	38	5	5	TRUE	38	5	5	TRUE	38	3	3	TRUE
39	2	2	TRUE	39	2	2	TRUE	39	5	5	TRUE	39	5	5	TRUE	39	3	3	TRUE
40	2	2	TRUE	40	2	2	TRUE	40	2	2	TRUE	40	2	2	TRUE	40	3	3	TRUE
41	2	2	TRUE	41	2	2	TRUE	41	2	2	TRUE	41	2	2	TRUE	41	3	3	TRUE
				42	2	2	TRUE	42	5	2	FALSE	42	5	2	FALSE				
								43	5	2	FALSE	43	5	2	FALSE				
								44	2	2	TRUE	44	2	2	TRUE				
								45	2	2	TRUE	45	2	2	TRUE				
								46	2	2	TRUE	46	2	2	TRUE				
								47	2	2	TRUE	47	2	2	TRUE				
								48	2	2	TRUE	48	2	2	TRUE				
								49	5	5	TRUE	49	5	5	TRUE				
								50	5	5	TRUE	50	5	5	TRUE				
								51	5	5	TRUE	51	5	5	TRUE				
								52	5	5	TRUE	52	5	5	TRUE				
								53	3	5	FALSE	53	3	5	FALSE				
								54	5	5	TRUE	54	5	5	TRUE				
								55	3	3	TRUE	55	3	3	TRUE				
								56	3	3	TRUE	56	3	3	TRUE				
								57	5	3	FALSE	57	5	3	FALSE				

58	5	5	TRUE	58	5	5	TRUE
59	5	5	TRUE	59	5	5	TRUE
60	5	5	TRUE	60	5	5	TRUE
61	5	5	TRUE	61	5	5	TRUE
62	5	5	TRUE	62	5	5	TRUE
63	5	5	TRUE	63	5	5	TRUE
64	5	5	TRUE	64	5	5	TRUE
65	5	5	TRUE	65	5	5	TRUE
66	5	5	TRUE	66	5	5	TRUE
67	2	2	TRUE	67	2	2	TRUE
68	5	2	FALSE	68	5	2	FALSE
69	2	2	TRUE	69	2	2	TRUE
70	2	2	TRUE	70	2	2	TRUE
71	2	2	TRUE	71	2	2	TRUE
72	2	2	TRUE	72	2	2	TRUE
73	5	5	TRUE	73	5	5	TRUE
74	5	5	TRUE	74	5	5	TRUE
75	5	5	TRUE	75	5	5	TRUE
76	5	5	TRUE	76	5	5	TRUE

Table S7. Bonferroni correction results based on the scores of discriminant analysis for geometric morphometrics (GM) and linear morphometrics (LM) of *Glaucmastix abaetensis/itabaianensis* and *Tropidurus hygomi*, with the p-value for the relationships between lineages.

Analysis	Specie (sex)	Lineages	Permutation N	Total sum of squares	Within-group sum of squares	F	p value
	<i>Tropidurus hygomi</i> (female) - Dorsal						
		Lineage					
		Lineage 2 3 4 5 1	9999	461,9	284	11,12	0,0001
		2 0,0001 0,0001 0,0001 0,0029					
		3 0,0001 0,0001 0,0001 0,004					
		4 0,0001 0,0001 0,0001 0,0033					

GM

Tropidurus hygomi (female)
- Side

5	0,0001	0,0001	0,0001	0,0058						
1	0,0029	0,004	0,0033	0,0058						
Lineage										
Lineage	2	3	4	5	1	9999	522,3	284	14,9	0,0001
2		0,0001	0,0002	0,0001	0,0006					
3	0,0001		0,0003	0,0001	0,002					
4	0,0002	0,0003		0,0001	0,0028					
5	0,0001	0,0001	0,0001		0,0002					
1	0,0006	0,002	0,0028	0,0002						

Tropidurus hygomi (Male) -
Dorsal

Lineage										
Lineage	3	4	2	5	1	9999	362,5	144	13,66	0,0001
3		0,0001	0,0001	0,0047	0,0001					
4	0,0001		0,0001	0,0017	0,0003					
2	0,0001	0,0001		0,0057	0,0006					
5	0,0047	0,0017	0,0057		0,0124					
1	0,0001	0,0003	0,0006	0,0124						

Tropidurus hygomi (Male) -
Side

Lineage										
Lineage	3	4	2	5	1	9999	508,5	148	22,53	0,0001
3		0,0001	0,0001	0,0036	0,0002					
4	0,0001		0,0001	0,0017	0,0004					
2	0,0001	0,0001		0,0044	0,0002					
5	0,0036	0,0017	0,0044		0,0151					
1	0,0002	0,0004	0,0002	0,0151						

Tropidurus hygomi (Male)

Lineage										
Lineage	1	3	4	2	5	9999	461	184	17,32	0,0001
1		0,0001	0,0001	0,0001	0,0021					
3	0,0001		0,0001	0,0001	0,0024					
4	0,0001	0,0001		0,0001	0,0012					
2	0,0001	0,0001	0,0001		0,0045					
5	0,0021	0,0024	0,0012	0,0045						

LM

Tropidurus hygomi (female)

Lineage										
Lineage	3	4	2	5	1	9999	609,8	292	19,86	0,0001

3		0,0001	0,0001	0,0001	0,0087
4	0,0001		0,0001	0,0001	0,0083
2	0,0001	0,0001		0,0001	0,0027
5	0,0001	0,0001	0,0001		0,0022
1	0,0087	0,0083	0,0027	0,0022	

*Glaucosmastix
abaetensis/itabaianensis*
(Male)

Lineage					
Lineage	1	2	3	9999	351
1		0,0001	0,0001		
2	0,0001		0,0001		
3	0,0001	0,0001			
				78	68,24
					0,0001

*Glaucosmastix
abaetensis/itabaianensis*
(Male)

Lineage					
Lineage	1	2	3	9999	211
1		0,0002	0,0001		
2	0,0002		0,0001		
3	0,0001	0,0001			
				70	35,25
					0,0001

Material suplementar do capítulo 02

Tabela S1. Informações sobre as amostras de *G. abaetensis/itabaianensis* e *T. hygomi* analisadas neste estudo.

Site	Specie	Collection Voucher	Genbank voucher	Latitude	Longitude
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-01		-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-02		-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-03		-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-04		-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-05		-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-06		-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-07		-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-08		-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-09		-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-10		-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-11		-12.918636	-38.321806

Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-12	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Tropidurs hygomi	PDD-hyg-13	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Glaucomastix abaetensis	PDD-aba-01	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Glaucomastix abaetensis	PDD-aba-02	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Glaucomastix abaetensis	PDD-aba-03	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Glaucomastix abaetensis	PDD-aba-04	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Glaucomastix abaetensis	PDD-aba-05	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Glaucomastix abaetensis	PDD-aba-06	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Glaucomastix abaetensis	PDD-aba-07	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Glaucomastix abaetensis	PDD-aba-08	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Glaucomastix abaetensis	PDD-aba-09	-12.918636	-38.321806
Pq das Dunas	Glaucomastix abaetensis	PDD-aba-10	-12.918636	-38.321806
Arembepe	Tropidurs hygomi	AR-hyg-01	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-01	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-02	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-03	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-04	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-05	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-06	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-07	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-08	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-09	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-10	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-11	-12.794454	-38.214092
Arembepe	Glaucomastix abaetensis	AR-aba-12	-12.794454	-38.214092
Guarajuba	Tropidurs hygomi	GU-hyg-01	-12.639363	-38.078434
Guarajuba	Tropidurs hygomi	GU-hyg-02	-12.639363	-38.078434
Guarajuba	Tropidurs hygomi	GU-hyg-03	-12.639363	-38.078434
Guarajuba	Tropidurs hygomi	GU-hyg-04	-12.639363	-38.078434
Guarajuba	Tropidurs hygomi	GU-hyg-05	-12.639363	-38.078434
Guarajuba	Tropidurs hygomi	GU-hyg-06	-12.639363	-38.078434
Guarajuba	Tropidurs hygomi	GU-hyg-07	-12.639363	-38.078434
Guarajuba	Tropidurs hygomi	GU-hyg-08	-12.639363	-38.078434
Guarajuba	Tropidurs hygomi	GU-hyg-09	-12.639363	-38.078434
Guarajuba	Tropidurs hygomi	GU-hyg-10	-12.639363	-38.078434
Praia do Forte	Tropidurs hygomi	PF-hyg-01	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Tropidurs hygomi	PF-hyg-02	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Tropidurs hygomi	PF-hyg-03	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Tropidurs hygomi	PF-hyg-04	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Tropidurs hygomi	PF-hyg-05	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Tropidurs hygomi	PF-hyg-06	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Tropidurs hygomi	PF-hyg-07	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Tropidurs hygomi	PF-hyg-08	-12.572547	-38.008138

Praia do Forte	Tropidurs hygomi	PF-hyg-09	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Tropidurs hygomi	PF-hyg-10	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Glaucomastix abaetensis	PF-aba-01	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Glaucomastix abaetensis	PF-aba-02	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Glaucomastix abaetensis	PF-aba-03	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Glaucomastix abaetensis	PF-aba-04	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Glaucomastix abaetensis	PF-aba-05	-12.572547	-38.008138
Praia do Forte	Glaucomastix abaetensis	PF-aba-06	-12.572547	-38.008138
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-01	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-02	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-03	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-04	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-05	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-06	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-07	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-08	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-09	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-10	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Tropidurs hygomi	MA-hyg-11	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-01	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-02	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-03	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-04	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-05	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-06	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-07	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-08	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-09	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-10	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-11	-12.321044	-37.837896
Massarandupio	Glaucomastix abaetensis	MA-aba-12	-12.321044	-37.837896
Baixios	Tropidurs hygomi	BA-hyg-01	-12.105598	-37.698094
Baixios	Tropidurs hygomi	BA-hyg-02	-12.105598	-37.698094
Baixios	Tropidurs hygomi	BA-hyg-03	-12.105598	-37.698094
Baixios	Tropidurs hygomi	BA-hyg-04	-12.105598	-37.698094
Baixios	Tropidurs hygomi	BA-hyg-05	-12.105598	-37.698094
Baixios	Tropidurs hygomi	BA-hyg-06	-12.105598	-37.698094
Baixios	Tropidurs hygomi	BA-hyg-07	-12.105598	-37.698094
Baixios	Tropidurs hygomi	BA-hyg-08	-12.105598	-37.698094
Baixios	Tropidurs hygomi	BA-hyg-09	-12.105598	-37.698094
Baixios	Glaucomastix abaetensis	BA-aba-01	-12.105598	-37.698094
Baixios	Glaucomastix abaetensis	BA-aba-02	-12.105598	-37.698094
Baixios	Glaucomastix abaetensis	BA-aba-03	-12.105598	-37.698094

Baixios	Glaucomastix abaetensis	BA-aba-04	-12.105598	-37.698094
Baixios	Glaucomastix abaetensis	BA-aba-05	-12.105598	-37.698094
Baixios	Glaucomastix abaetensis	BA-aba-06	-12.105598	-37.698094
Baixios	Glaucomastix abaetensis	BA-aba-07	-12.105598	-37.698094
Baixios	Glaucomastix abaetensis	BA-aba-08	-12.105598	-37.698094
Baixios	Glaucomastix abaetensis	BA-aba-09	-12.105598	-37.698094
Baixios	Glaucomastix abaetensis	BA-aba-10	-12.105598	-37.698094
Barra do Itariri	Tropidurs hygomi	BI-hyg-01	-11.943423	-37.610895
Barra do Itariri	Tropidurs hygomi	BI-hyg-02	-11.943423	-37.610895
Barra do Itariri	Tropidurs hygomi	BI-hyg-03	-11.943423	-37.610895
Barra do Itariri	Tropidurs hygomi	BI-hyg-04	-11.943423	-37.610895
Barra do Itariri	Tropidurs hygomi	BI-hyg-05	-11.943423	-37.610895
Barra do Itariri	Tropidurs hygomi	BI-hyg-06	-11.943423	-37.610895
Barra do Itariri	Tropidurs hygomi	BI-hyg-07	-11.943423	-37.610895
Costa Azul	Tropidurs hygomi	CA-hyg-01	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Tropidurs hygomi	CA-hyg-02	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Tropidurs hygomi	CA-hyg-03	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Tropidurs hygomi	CA-hyg-04	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Tropidurs hygomi	CA-hyg-05	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Tropidurs hygomi	CA-hyg-06	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Tropidurs hygomi	CA-hyg-07	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Tropidurs hygomi	CA-hyg-08	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Tropidurs hygomi	CA-hyg-09	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Tropidurs hygomi	CA-hyg-10	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-01	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-02	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-03	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-04	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-05	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-06	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-07	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-08	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-09	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-10	-11.664356	-37.483903
Costa Azul	Glaucomastix itabaianensis	CA-ita-11	-11.664356	-37.483903
RPPN Cajú	Tropidurs hygomi	CJ-hyg-01	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Tropidurs hygomi	CJ-hyg-02	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Tropidurs hygomi	CJ-hyg-03	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Tropidurs hygomi	CJ-hyg-04	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Tropidurs hygomi	CJ-hyg-05	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Tropidurs hygomi	CJ-hyg-06	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Tropidurs hygomi	CJ-hyg-07	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Tropidurs hygomi	CJ-hyg-08	-11,1213745	-37,1868496

RPPN Cajú	Tropidurs hygomi	CJ-hyg-09	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Tropidurs hygomi	CJ-hyg-10	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-01	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-02	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-03	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-04	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-05	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-06	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-07	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-08	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-09	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-10	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-11	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-12	-11,1213745	-37,1868496
RPPN Cajú	Glaucomastix itabaianensis	CJ-ita-13	-11,1213745	-37,1868496
Pq Serra de Itabaiana	Tropidurs hygomi	IT-hyg-01	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Tropidurs hygomi	IT-hyg-02	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Tropidurs hygomi	IT-hyg-03	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Tropidurs hygomi	IT-hyg-04	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Tropidurs hygomi	IT-hyg-05	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Tropidurs hygomi	IT-hyg-06	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Tropidurs hygomi	IT-hyg-07	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Tropidurs hygomi	IT-hyg-08	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Glaucomastix itabaianensis	IT-ita-01	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Glaucomastix itabaianensis	IT-ita-02	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Glaucomastix itabaianensis	IT-ita-03	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Glaucomastix itabaianensis	IT-ita-04	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Glaucomastix itabaianensis	IT-ita-05	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Glaucomastix itabaianensis	IT-ita-06	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Glaucomastix itabaianensis	IT-ita-07	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Glaucomastix itabaianensis	IT-ita-08	-10.769101	-37.336917
Pq Serra de Itabaiana	Glaucomastix itabaianensis	IT-ita-09	-10.769101	-37.336917
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-01	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-02	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-03	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-04	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-05	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-06	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-07	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-08	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-09	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-10	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-11	-10.737312	-36.858942

Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-12	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Tropidurs hygomi	PI-hyg-13	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Glaucomastix itabaianensis	PI-ita-01	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Glaucomastix itabaianensis	PI-ita-02	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Glaucomastix itabaianensis	PI-ita-03	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Glaucomastix itabaianensis	PI-ita-04	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Glaucomastix itabaianensis	PI-ita-05	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Glaucomastix itabaianensis	PI-ita-06	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Glaucomastix itabaianensis	PI-ita-07	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Glaucomastix itabaianensis	PI-ita-08	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Glaucomastix itabaianensis	PI-ita-09	-10.737312	-36.858942
Pirambu	Glaucomastix itabaianensis	PI-ita-10	-10.737312	-36.858942
Pacatuba	Tropidurs hygomi	PA-hyg-01	-10,4234518	-36,6133034
Pacatuba	Tropidurs hygomi	PA-hyg-02	-10,4234518	-36,6133034
Pacatuba	Tropidurs hygomi	PA-hyg-03	-10,4234518	-36,6133034
Pacatuba	Tropidurs hygomi	PA-hyg-04	-10,4234518	-36,6133034
Pacatuba	Tropidurs hygomi	PA-hyg-05	-10,4234518	-36,6133034
Pacatuba	Tropidurs hygomi	PA-hyg-06	-10,4234518	-36,6133034
Pacatuba	Tropidurs hygomi	PA-hyg-07	-10,4234518	-36,6133034
Pacatuba	Tropidurs hygomi	PA-hyg-08	-10,4234518	-36,6133034
Pacatuba	Tropidurs hygomi	PA-hyg-09	-10,4234518	-36,6133034
Pacatuba	Tropidurs hygomi	PA-hyg-10	-10,4234518	-36,6133034

Tabela S2. Parâmetros e porcentagem de variáveis contribuintes dos mais bens ajustados modelos de nicho ecológico para *G. abaetensis/itabaianensis* e *T. hygomi*.

<i>Tropidurus hygomi</i> AUC: 0.966			<i>Glaucomastix abaetensis/itabaianensis</i> AUC: 0.970		
Variable	% contribution	Permutation importance	Variable	% contribution	Permutation importance
bio_7	99.5	100	bio_7	96.9	99.1
bio_13	0.5	0	bio_13	3.1	0.9
bio_9	0	0	bio_3	0	0
bio_3	0	0	bio_15	0	0
bio_19	0	0	bio_14	0	0
bio_15	0	0	bio_10	0	0