

**Biologia da Invasão de *Hemidactylus mabouia* no Brasil:  
Análise da Estrutura Genética Populacional**

Mestrando: Fênix Porto Pontes

Orientadora: Dra. Lilian Gimenes Giugliano

Colaborador: Dr. Fernando Pacheco Rodrigues

Brasília – DF

2017

**Fênix Porto Pontes**

**Biologia da Invasão de *Hemidactylus mabouia* no Brasil: Análise da Estrutura  
Genética Populacional**

Dissertação de mestrado apresentada ao  
Programa de Pós-Graduação em Zoologia da  
Universidade de Brasília como requisito para a  
obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientadora: Dra. Lilian Gimenes Giugliano

Colaborador: Dr. Fernando Pacheco Rodrigues

Brasília – DF

2017

“[...] The clash of honor calls to stand when others fall [...].”

Manowar

## AGRADECIMENTOS

Agradeço acima de tudo aos meus pais por terem me dado a oportunidade de trabalhar com o que sempre gostei. A minha formação acadêmica e pessoal não seria possível sem a ajuda de José Mardovan Carvalho Pontes e Sigrid Spolzino Porto Pontes. Eles que sempre me apoiaram em todas as coisas e principalmente durante minha vida acadêmica. Eles que aprenderam a conviver com todas as minhas idiossincrasias e fizeram de tudo para me auxiliar a chegar onde eu cheguei. Por esta razão e tantas outras mais, gostaria de dedicar a vocês esta dissertação. Mais do que nunca sem me impor nenhum paradigma, nunca me impediram de questionar o mundo onde vivo.

Agradeço também à professora Dra. Lilian Gimenes Giugliano por ter me dado a oportunidade de trabalhar no projeto e ter me guiado no trabalho da pesquisa. Ao professor Dr. Fernando Pacheco Rodrigues por ter me guiado pelos labirintos acadêmicos de métodos e ideias que se fazem presentes em cada passo do crescimento de um cientista. Assim como ao Victor Diego Barros, integrante do Laboratório de Genética e Biodiversidade, pelo auxílio na pesquisa em si.

Agradeço ao professor Dr. Natan Maciel da Universidade Federal de Goiás, à professora Dra. Gisele Winck da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, à professora Dra. Flora Juncá da Universidade Estadual de Feira de Santana, professora Dra. Rejane Lira da Universidade Federal da Bahia, ao professor Dr. Rodrigo Augusto Torres e ao professor Dr. Pedro Nunes, ambos da Universidade Federal de Pernambuco, à professora Dra. Deyla Paula de Oliveira e à professora Dra. Adriana Malvasio, ambas da Universidade Federal do Tocantins, pelo auxílio logístico para as coletas realizadas nas cidades de Goiânia, Rio de Janeiro, Feira de Santana, Salvador, Recife e Palmas, respectivamente. A presteza que cada um teve ao ceder espaço para os devidos trabalhos serem realizados, apresentar alunos que estariam dispostos a auxiliar nas coletas e a solidariedade demonstrada, foram de grande valor para a conclusão do trabalho. De modo especial à Dra. Flora por me ceder hospedagem e à equipe da Dra. Adriana Malvasio composta também pelo Pedro Henrique Campelo, Mauro Hoffman e a Raquel Aparecida Mendes Lima que proporcionaram um auxílio de enorme valia na logística das coletas.

Agradeço à minhas tias, Dona Vanda Berquó e Maria Helena Valentim, por me ceder hospedagem, respectivamente, durante as coletas em Goiânia e Recife, ao meu primo Thales Cordeiro, por me ceder hospedagem durante as coletas no Rio de Janeiro e ao meu amigo André Sousa e seus familiares, Thiago Bandeira, Cícero Bandeira, Nara Oliveira e Dona Maria Oliveira que me prestaram auxílio logístico e de hospedagem na minha estadia em Palmas.

Agradeço ao professor Dr. Antônio Sebben do Laboratório de Anatomia de Vertebrados da Universidade de Brasília, assim como a Anderson Lima e Píktor Benmaman do mesmo laboratório, pelo auxílio metodológico do processo de dissecação e pelo auxílio nas coletas em Feira de Santana na Bahia.

Agradeço aos integrantes do Laboratório de Genética e Biodiversidade da UnB, pelo auxílio metodológico e teórico do projeto, tornando meu aprendizado mais fácil, em destaque à Cássia Alves, Samira Duarte e Gislaíne Aparecida.

Agradeço à CAPES pela concessão da bolsa durante todo o período de realização deste mestrado, à FAPDF pelo auxílio financeiro prestado e à Universidade de Brasília por ter me acolhido como aluno de mestrado.

# SUMÁRIO

1. Resumo.....	1
2. Abstract.....	2
3. Introdução.....	3
3.1 Abordando espécies invasoras.....	3
3.2 Casos de geconídeos invasores.....	8
3.3 <i>Hemidactylus mabouia</i> .....	10
4. Objetivos.....	12
5. Hipóteses.....	13
6. Material e Métodos.....	13
6.1 Amostragem e conservação de espécimes.....	13
6.2 Extração de DNA, amplificação e genotipagem.....	16
6.3 Análises dos microssatélites.....	17
7. Resultados.....	19
7.1 Escala inter-regional.....	21
7.2 Escala intrarregional.....	25
8. Discussão.....	33
8.1 Escala inter-regional.....	33
8.2 Escala intrarregional.....	37
9. Conclusão.....	39
10. Bibliografia.....	40

# 1. RESUMO

Espécies invasoras vêm tendo um crescente interesse nos últimos anos. Seja pelos impactos econômicos ou pelos seus impactos ecológicos, eventos de invasão de espécies proporcionam oportunidades de estudo interessantes dentro das áreas de genética de populações e evolução. *Hemidactylus mabouia* é uma espécie de geconídeo com alta capacidade invasora. Atualmente é encontrada em quase todo o Brasil e tem na literatura um suporte estabelecido de invasão do continente Americano por meio de auxílio antrópico. Estudos feitos com essa espécie encontraram um padrão de estruturação genética progressiva durante o processo de invasão da espécie dentro da Flórida (EUA), onde o número de agrupamentos crescia conforme a diversidade genética abaixava, enquanto a espécie adentrava mais para o interior daquele estado. O presente estudo avalia a estruturação e a diversidade genética da *H. mabouia* no Brasil. Foram comparados a diversidade e os perfis genéticos usando marcadores de microssatélites de populações em regiões de invasão primária e invasão secundária. Os resultados encontrados diferem dos encontrados na Flórida. Porém, os resultados encontrados sugerem que a espécie está bem disseminada no Brasil com a caracterização de dois grupos (sem diferença significativa de diversidade). Esses grupos podem ter suas formações associadas de maneira bem próxima às atividades econômicas humanas.

**Palavras-chave:** microssatélite, espécie invasora, genética populacional

## 2. ABSTRACT

Invasive species have been getting a growing interest in the last years. Whether by their economic or their ecological impacts, invasive species events generate interesting study opportunities inside the population genetics and evolution fields. *Hemidactylus mabouia* is a gecko species with a high invasive potential, currently it has been found in almost all Brazil's territory and has in the literature an established support of invasion aided by human intervention in the American continent. Studies made with this species have found a pattern of increasing genetic structuration during its invasion process in the Florida state (USA), where the number of clusters increases while the genetic variability went down at the same time that the species went into Florida's interior. The present study evaluates the genetic structure and diversity of *H. mabouia* in the Brazil. The genetic populational clusters and genetic diversity were compared using microsatellites markers of populations from primary invasion regions and secondary invasion regions. The results found differ with those found in Florida. The results, however, suggest that the species is well-distributed in Brazil, with the formation of two groups (with no significative difference in genetic diversity between them). These groups may have their formation origins associated in close manner with human economic activities.

**Keywords:** microsatellite, invasive species, population genetics



## 3. INTRODUÇÃO

### 3.1 ABORDANDO ESPÉCIES INVASORAS

O número de estudos biológicos associados a espécies invasoras tem crescido exponencialmente desde a década de noventa, mas poucos estudos tem sido realizados no Brasil, especialmente fora das regiões sul e sudeste (Lowry et al., 2012). O crescente interesse na área se deve em parte ao grande impacto econômico de diversas espécies invasoras, os quais podem ser divididos entre positivos e negativos quando se considera a influência para o ser humano (Jeschke et al., 2014). Nos Estados Unidos foi estimado que os prejuízos causados por espécies não nativas somam 120 bilhões de dólares por ano (Pimentel, et al., 2005). No Brasil, estima-se uma perda de 1.6 bilhão de dólares ao ano apenas pela ação de insetos exóticos (Oliveira, et al., 2013). Os danos podem abranger uma variedade de origens, desde a perda de lavouras por herbívoros a doenças novas introduzidas, o que inclusive pode se tornar um problema de saúde pública (Perrings et al., 2002).

Com o crescente interesse e aumento dos trabalhos na área da biologia da invasão notou-se que o termo espécie invasora tem sido utilizado com diferentes significados dependendo do autor (Colautti e MacIsaac, 2004; Lockwood et al., 2007; Pereyra, 2016). Os significados vem sendo debatidos ao longo da história da biologia da invasão, com embasamentos tanto ecológicos quanto usando impactos nas atividades econômicas como referência, até mesmo há a discrepância confusa de quando deixa de ser exótica e passa a ser invasora (Colautti e MacIsaac, 2004; Jeschke et al., 2014; Lockwood et al., 2007; Robinson et al., 2016). Devido a tal confusão na literatura, a presente dissertação usará a definição desenvolvida por Colautti e MacIsaac, pelos dois seguintes motivos: (i) é um conceito que não depende de atuação antrópica e (ii) aborda a invasão como um processo de uma população e não como um estado da espécie. As duas razões permitem abordar qualquer população em estudos de espécies invasoras independente de conceitos *a priori* acerca de espécies invasoras, o que leva à troca de informações entre os estudos de maneira coerente. Trabalhar com essa interpretação do fenômeno da invasão das espécies ajuda também na conceitualização dos fatores que afetam o sucesso do processo de invasão, abreviando as escolhas de metodologias melhor aptas para se entender cada estágio (Colautti e MacIsaac, 2004). É possível enquadrar as

populações de *Hemidactylus mabouia*, por exemplo, como estando no estágio de dominantes e localizadas (estágio IVb) ao longo de ambientes antrópicos (Colautti e MacIsaac, 2004) devido a sua associação próxima e frequente ao ser humano (Anjos e Rocha, 2008; Avila-Pires, 1995; Kluge, 1969; Rocha e Bergallo, 2011; Short e Petren, 2011a; Short e Petren, 2012; Vanzolini, 1968), o que sugere estudos do porquê essas populações invasoras estão tão associadas à atividade antrópica. Há, inclusive, alguns indícios de incursões em ambientes silvestres (Rocha et al., 2011), podendo estarem se submetendo aos filtros iniciais de invasão, mais especificamente os estágios II ou III, onde as populações invasoras estão sobrevivendo aos vetores de transporte e aos novos desafios ambientais. Tais registros podem fomentar futuros estudos acerca da resistência biótica nas comunidades invadidas (Colautti e MacIsaac, 2004).

O grande interesse pelas invasões biológicas também pode ser explicado pelos impactos ecológicos que elas causam, como a extinção de espécies nativas, conforme mostrado no estudo feito por Blackburn e colaboradores (2005) e a homogeneização biótica (McKinney e Lockwood, 1999). Esta última consiste no aumento da similaridade entre biotas devido à substituição de espécies endêmicas por exóticas (Olden, et al., 2004; Rahel, 2002). É importante destacar, entretanto, que a homogeneização biótica é um processo multidimensional que engloba, além dos aspectos taxonômicos, dimensões funcionais e genéticas (Olden e Rooney, 2006). Essas últimas dimensões se referem à homogeneização espacial da variabilidade genética entre espécies ou entre populações da mesma espécie. A translocação de populações que evoluíram em alopatria também leva à homogeneização do *pool* gênico, podendo reduzir o valor adaptativo dos indivíduos das gerações seguintes pela perda das adaptações locais (Olden et al., 2004). A hibridização e introgressão podem, inclusive, extinguir espécies ou populações locais, especialmente as de pequeno tamanho efetivo devido à depressão exogâmica (Rhymer e Simberloff, 1996). As oportunidades de estudo que os eventos de invasão proporcionam para investigações em ecologia e evolução também são interessantes (Sax et al., 2007; Schulte et al., 2012). No campo da genética evolutiva, as invasões ilustram mudanças populacionais notáveis, no tempo e no espaço. Apesar de ainda pouco explorado para espécies invasoras, é indubitável o potencial de estudos da estrutura genética populacional para a compreensão dos processos de estabelecimento e expansão em um novo ambiente (Lee, 2002).

Casos como o levantado pelo estudo feito por Jackson e colaboradores (2015) sobre as invasões de *Psittacula krameri*, por exemplo, chamam a atenção por causa dos impactos ecológicos de espécies invasoras. Populações dessa espécie de periquito vem sendo introduzidas em muitos países com o auxílio humano devido ao mercado de bichos de estimação, o que gera preocupação. O estudo justifica a preocupação com o rápido crescimento populacional e disseminação dessa espécie por causa da competição com espécies nativas para obtenção de sítios de nidificação já levantados pela literatura (Jackson et al., 2015). O cupim *Reticulitermes chinensis* também levanta preocupação por ser uma praga para árvores importante, o que destaca a relevância de se monitorar o transporte de cargas de madeira uma vez que é possível que troncos infestados sejam transportados por grandes distâncias, podendo gerar a infestação de áreas silvestres (Huang et al., 2013). *Solidago altissima*, evidencia o potencial invasor que algumas espécies de planta podem ter, se espalhando em grande velocidade e substituindo a flora nativa, podendo causar perda de biodiversidade (Sakata et al., 2015). Espécies invasoras podem, inclusive, comprometer comunidades pequenas de espécies nativas e promover a extinção de espécies raras, como evidenciado para o musaranho *Crocidura russula* (Gargan et al., 2016; McDevitt et al., 2014). Um estudo feito sobre o crustáceo invasor *Pacifastacus leniusculus* mostra o potencial que espécies invasoras também possuem de introdução de novas doenças no ecossistema invadido, ameaçando espécies nativas (Filipová et al., 2013).

Para o estudo de espécies invasoras, o uso de ferramentas moleculares permite mensurar a perda de variabilidade genética (Meimberg et al., 2005; Tsutsui, et al., 2000), estimar o número de eventos de introdução (Betancur-R. et al., 2011; Cameron, et al., 2008), detectar eventos de hibridização (Johannesen et al., 2013) e testar modelos de expansão (Ramakrishnan et al., 2010) entre outros (Cristescu, 2015; Trucchi e Sbordoni, 2009). O uso de marcadores genéticos permite também inferir a história migratória das invasões, magnitude dos gargalos genéticos e o efeito fundador (Cristescu, 2015). Essa abordagem contribui na comparação de populações nativas e invasoras de espécies e revela padrões complexos de relações genéticas entre populações introduzidas e nativas. Análises em “escala fina” da genética populacional, isto é, analisar os pontos amostrais de cada população coletada no estudo, permitem inferências acerca da dinâmica da colonização em locais invadidos e podem revelar a extensão do fluxo gênico entre populações em múltiplas escalas geográficas, grandes

eventos demográficos, como os gargalos, assim como outros eventos evolutivos (Suarez e Tsutsui, 2008). Há suporte provido por *loci* neutros que muitas populações de espécies introduzidas possuem menor variação que suas populações na área de ocorrência nativa (Lockwood et al., 2007). Quando se contempla as consequências dos gargalos populacionais fica claro a dependência de uma variedade de fatores biológicos e históricos, como por exemplo: os tipos de genes examinados, tendo em vista a comparação da variação quantitativa e *loci* mendelianos (Cristescu, 2015), os sistemas reprodutivos das espécies em questão (Lewontin, 1984), a frequência dos gargalos que acontecem na população (Novak e Mack, 2005), a ocorrência de múltiplas introduções (Nei et al., 1975) e a extensão das hibridizações interespecíficas ou entre populações há muito tempo separadas de uma mesma espécie (Keller et al., 2014).

Os microssatélites vem sendo usados em muitos estudos recentes e em uma variedade de grupos de organismos (Bahder et al., 2015; Huang et al., 2013; Jackson et al., 2015; Rutkowski et al., 2015; Sakata et al., 2015; Short e Petren, 2011a; Xu et al., 2015; Zielke et al., 2016). Apesar de algumas características dos microssatélites já terem sido levantadas como contraproducentes em sua utilização em estudos, como por exemplo, a falta do conhecimento de seus padrões de evolução e mecanismos de mutação (Zhang e Hewitt, 2003), eles ainda são muito utilizados devido a uma série de vantagens exclusivas. Os marcadores de microssatélites possuem geralmente alta taxa de mutação, o que resulta em alta diversidade alélica (Selkoe e Toonen, 2006; Zhang e Hewitt, 2003). O alto nível de polimorfismo apresentado por essas sequências de DNA altamente repetitivas e, de modo geral, evolutivamente neutras aumentou a capacidade de estudo da estrutura genética populacional inferir diversidade genética e estudar a história genética recente de espécies. Os microssatélites continuam sendo estudados em suas capacidades de fornecer informação e usados para estudos populacionais junto a outros tipos de marcadores (Zhang e Hewitt, 2003). Populações com altas taxas de endogamia, baixos tamanhos populacionais e que sofrem frequentes ou severos efeitos gargalos, tipicamente, possuem baixos níveis de polimorfismo e heterozigosidade presentes nos microssatélites, os quais, em média, são também mais curtos (DeWoody e Avise, 2000; Neff e Gross, 2001). Se, então, um pesquisador está interessado na demografia presente ou padrões de conectividade, ou detectar mudanças em um passado relativamente recente, a opção de trabalhar com os microssatélites está entre as melhores para avaliar a estrutura populacional (Selkoe e Toonen, 2006). Uma revisão

recente de Bock e colaboradores (2015) indica que geralmente invasores possuem uma variação genética alta inesperada, uma vez considerando o efeito fundador, e que essa variedade depende em grande parte se o processo de invasão acontece em um único evento de introdução ou múltiplos deles. A revisão mostra que fortes evidências se acumulam em favor de fatores como a mistura intraespecífica, hibridização e a poliploidia no sucesso do processo de invasão para diversas espécies. Por outro lado, o trabalho aponta evidências que gargalos populacionais e deriva genética provavelmente tem efeitos negativos ou mesmo neutros no sucesso da invasão, apesar do potencial ganho na variação genética aditiva ou aumentos na frequência de mudança de picos adaptativos (Bock et al., 2015).

A compreensão adquirida acerca das condições ambientais favorecendo a evolução de plasticidade no desenvolvimento do organismo e do seu fenótipo vem crescendo e, mais importante, o conhecimento de que a rápida adaptação de invasores é comum e geralmente não demonstram estarem limitados pela variação genética (Bock et al., 2015). Além de que há a possibilidade de origem de nova variação decorrente do processo de invasão (Stapley et al., 2015). Dlugosch e colaboradores (2015) enumeram três aspectos na natureza da variação genética que teriam influência mais significativa no potencial adaptativo de populações invasoras: (i) os *loci* individuais que tem grandes efeitos fenotípicos, alelos que eram deletérios na ocorrência nativa devem ser raros e mais suscetíveis a perda durante o efeito fundador. Esses alelos de grande efeito podem amplificar os impactos dos efeitos fundador ou gargalo por ação de deriva genética no fenótipo e, portanto, terem maior potencial de alterar o estabelecimento do invasor e/ou disseminação de formas imprevisíveis. Enquanto *loci* de grande efeito podem ter impactos negativos na variação adaptativa durante efeitos fundador, esses *loci* também podem melhorar a resposta de características à seleção durante a expansão da invasão; (ii) a variação genética críptica que ocorre quando a variação adaptativa não está sob seleção no ambiente nativo (ou antigo) e passa a ser observada durante a invasão na população introduzida; e, (iii) a mistura que ocorre entre populações de uma mesma espécie após múltiplas introduções, nesse caso promovendo interações entre uma gama de variedade espacial de *loci* de grande efeito e variações crípticas e, no geral, efeitos positivos nas interações genéticas devido ao cruzamento de linhagens (Dlugosch et al., 2015).

Um outro tópico intrigante a respeito da genética evolutiva foi denominada de paradoxo da biologia da invasão (Pérez, et al., 2008; Sakai et al., 2001). Como populações introduzidas, nas quais a variação genética foi provavelmente reduzida pelo efeito fundador, persistem e se adaptam a novas condições? Diversos mecanismos foram propostos para explicar este paradoxo como múltiplas introduções (Kolbe et al., 2004), hibridização (Ellstrand e Schierenbeck, 2000), mudanças comportamentais associadas a perda de variação genética (*tradeoff* genético (Tsutsui et al., 2000)), plasticidade fenotípica (Richards, et al., 2006) e a variação epigenética (Schrey et al., 2012). Entretanto, ainda não é possível generalizar sobre a contribuição relativa desses mecanismos durante o estabelecimento e expansão das populações introduzidas. Estoup e colaboradores (2016) abordaram como o paradoxo da genética da invasão pode ter seus efeitos exagerados mesmo quando esse fenômeno se prova verídico para o caso das populações estudadas. Populações invasoras podem conseguir se adaptar e, até mesmo, ganhar a competição contra espécies locais de um novo ambiente, que teoricamente estão melhor adaptadas que essas populações invasoras. No levantamento feito pelo estudo muitos invasores possuem variabilidade genética igual ou até maior que as espécies nativas, o que não seria esperado na situação devido ao efeito fundador. Há casos levantados pelo estudo, inclusive, em que as áreas de invasão nem fornecem condições adversas para a espécie invasora. O levantamento sugere que a variabilidade perdida em um pequeno conjunto de marcadores neutros não afeta características ecologicamente relevantes. Um caso onde a baixa variabilidade acontece é quando as características ecologicamente relevantes sofreram o processo de adaptação, tornando a inferência do paradoxo falsa. Nos casos onde o paradoxo se mostra verdadeiro, as espécies invasoras podem até obter benefício do efeito fundador por meio de remoção de características deletérias, conversão da variação epistática para a variação aditiva, casos onde a redução da variação em algumas características é benéfica, plasticidade fenotípica ou até mesmo mudanças epigenéticas (Estoup et al., 2016).

### **3.2 CASOS DE GECONÍDEOS INVASORES**

Enquanto alguns grupos de lagartos podem demonstrar capacidade invasora (Prates et al., 2016; Smith et al., 2004), um grupo de lagartos chama a atenção na literatura. A aparente facilidade que geconídeos tem de se dispersar usando auxílio

humano atrai o interesse de estudo dentro do escopo de espécies invasoras (Bansal e Karanth, 2010; Das et al., 2011; Jesus et al., 2005; Petren e Case, 1998). A introdução de *Lepidodactylus lugibris* na América Central e do Sul, por exemplo, parece ter seguido um padrão de oeste para leste, mas devido a muitos clones envolvidos nas amostragens não foi possível inferir se o processo foi contínuo e direcionado, foi sugerido que o processo foi algo mais eventual e pausado com diversos sítios de invasão. A ocorrência recente da espécie na cidade de Belém no Pará chama a atenção para o estudo das possíveis interações com as espécies locais, assim como estudos para averiguar as portas de entrada da espécie ao norte do Brasil (Hoogmoed e Avila-Pires, 2015). *Phelsuma grandis* é outra espécie de geconídeo que foi recentemente introduzida na República da Maurícia. Um levantamento indica que a espécie é capaz de invadir uma grande variedade de ilhas do país com potencial de extinguir as comunidades de *Phelsuma* spp. endêmicas das ilhas. Transporte acidental antrópico pode disseminar ela ainda mais facilmente além do transporte proposital, feito por humanos, para controlar a população de outras espécies de geconídeos invasoras não desejadas pelos habitantes das ilhas (Buckland et al., 2014).

Carranza e Arnold (2006) realizaram um estudo onde levantaram dados acerca dos geconídeos do gênero *Hemidactylus*. Com muitas espécies habitando regiões continentais tropicais e centenas de intrusões em outros continentes e ilhas. Os geconídeos do gênero *Hemidactylus* são um dos gêneros mais ricos e amplamente distribuídos, configurando um grupo de estudo interessante dentro do escopo de processos de invasão. Estudos filogenéticos usando DNA mitocondrial (mtDNA) indicam que o gênero pode ter sofrido uma rápida radiação e dispersão de longa distância maior que qualquer outro gênero reptiliano. Nos últimos 15 milhões de anos as linhagens africanas cruzaram naturalmente o Oceano Atlântico pelo menos duas vezes, além de outras espécies que invadiram regiões das Américas, Ásia e Oceania. Um número maior de extensões de ocorrência aconteceu mais recentemente, especialmente mediadas por humanos para outros lugares, às vezes com consequências negativas para outros geconídeos invasores já estabelecidos ou nativos (Carranza e Arnold, 2006).

Um exemplo é o caso do ritmo de dispersão significativo de populações de *Hemidactylus frenatus* na Austrália como mostrado por Hoskin (2011). Populações dessa espécie se distribuíram rapidamente em áreas urbanas e mesmo estabelecimentos

isolados ao norte e leste do país, muito provavelmente com auxílio antrópico. Entre os principais impactos da invasão dessa espécie estão a potencial introdução de parasitas e a substituição de espécies nativas de geconídeos em ambientes tanto urbanos quanto silvestres. Porém, pouco se sabe ainda da dinâmica de invasão da espécie, o que cobra mais estudos (Hoskin, 2011). *Hemidactylus flaviviridis*, que também dispersou algumas populações da sua região nativa do centro da Índia para regiões mais ao noroeste do país onde antes não era encontrada, o que provavelmente aconteceu com auxílio antrópico. A espécie é encontrada em áreas de comércio a troca de serviços onde ocorre o transporte de materiais e aparenta competir com a população local de *H. frenatus* (Das et al., 2011). A literatura corrobora a ideia que os geconídeos do gênero *Hemidactylus* estão bem ligados à colonização humana devido à frequente associação que esse grupo tem com ocupações humanas em sua ocorrência (Boivin et al., 2013; Carranza e Arnold, 2006; Šmíd et al., 2013).

### **3.3 *Hemidactylus mabouia***

Popularmente conhecida como lagartixa de parede, o *Hemidactylus mabouia* (Gekkonidae) constitui um ótimo modelo de estudo praticamente inexplorado para a genética da invasão. De origem africana, suas populações estão fortemente associadas à presença de habitações humanas em toda a sua distribuição (Jesus et al., 2001; Rocha e Anjos, 2007; Short e Petren, 2012; Townsend e Krysko, 2002; Wagner et al., 2008). Alguns efeitos ecológicos da invasão de espécies de *Hemidactylus* já foram descritos. A chegada de *H. frenatus* nas Ilhas Mascarenhas, no Oceano Índico, por exemplo, dizimou seis espécies de Gekkonidae do gênero *Natus* (Cole et al., 2005). Na Flórida, foi observado que a chegada recente de *H. mabouia* levou a um rápido declínio de uma outra espécie congênica e exótica presente anteriormente (*H. garnotii*) em áreas urbanas (Short e Petren, 2012). Interações dessa espécie com a fauna brasileira foram registradas, porém, mais estudos são necessários para avaliar com mais precisão os potenciais impactos que essas interações podem ter, sejam positivos ou negativos (Rocha et al., 2011).

Durante a tarde os lagartos se alimentam principalmente de aranhas, besouros, traças, moscas e mosquitos que são pegos em proximidade de lâmpadas na parede. Populações não urbanas são generalistas e oportunistas, elas se alimentam



costumeiramente de qualquer variedade de insetos que estiver disponível (Albuquerque et al., 2013; Avila-Pires, 1995; Iturriaga e Marrero, 2013). Sua reprodução ocorre durante todo o ano e há algumas evidências de fêmeas da espécie praticarem oviposição comunal, podendo esses ninhos chegar a ter mais de cinquenta ovos (Anjos e Rocha, 2008; Hooper et al., 2003). No Brasil, um levantamento de registros aponta que essa espécie primariamente noturna pode ser encontrada comumente em ambientes antrópicos ou periantrópicos em diferentes ecossistemas, desde a Floresta Amazônica, a Mata Atlântica, o Cerrado, a Caatinga, às Restingas e em algumas ilhas da costa brasileira. Era considerada apenas uma espécie restrita a ambientes antrópicos, mas evidências acusam a possibilidade que essa espécie esteja adentrando ambientes silvestres (Rocha et al., 2011).

*Hemidactylus mabouia* se expandiu extensamente pelas Américas, sendo encontrado em diversos países incluindo Uruguai, Brasil, diversas ilhas das Antilhas e no sudestes dos EUA (Flórida) (Carranza e Arnold, 2006; Kluge, 1969; Vanzolini, 1968). Apesar do primeiro estudo biogeográfico focando o gênero no Novo Mundo ter defendido uma colonização transatlântica natural para *H. mabouia* (Kluge, 1969), fortes evidências mais recentes indicam que a espécie chegou as Américas por intermédio da ação humana (Carranza e Arnold, 2006). Estudos moleculares indicaram que a espécie é provavelmente protagonista em uma história de grandes expansões recentes. A análise de sequências de mtDNA usando dois genes concatenados (citocromo b e rRNA 12S) de espécimes amplamente distribuídos (incluindo várias localidades no Brasil, Antilhas, sudeste dos EUA e África) encontrou uma baixíssima divergência genética (menor que 1%) sendo que a maioria dos 30 indivíduos analisados apresentaram o mesmo haplótipo (Carranza e Arnold, 2006). Com bases nestes dados e em estudos anteriores (Rocha et al., 2005; Vences et al., 2004), conclui-se que a distribuição original da espécie seria provavelmente restrita a uma pequena ilha a leste da África (Maiote ou Mayotte) onde a maior diversidade genética intra-populacional da espécies foi encontrada (2,8% de divergência de mtDNA usando 16S rRNA e sete haplótipos). Neste contexto, um subconjunto desta diversidade teria colonizado o continente e se espalhado pela maior parte da África subsaariana, e em um segundo evento de dispersão (mediado pelo transporte humano) teria chegado as Américas (Carranza e Arnold, 2006). Devido à origem africana muito autores associam o transporte transatlântico ao tráfico negreiro

(Albuquerque et al., 2013; De Sousa e Freire, 2010; Rocha e Anjos, 2007; Vanzolini, 1968), mas nenhum estudo avaliou esta hipótese diretamente.

A baixa diversificação do mtDNA de *H. mabouia* torna este tipo de dado pouco informativo no estudo em escala mais fina dessa espécie. O desenvolvimento de marcadores de microssatélites para a espécie abriu novas perspectivas para investigações populacionais (Short e Petren, 2008). Desde o desenvolvimento desses marcadores apenas dois estudos foram realizados e ambos com populações da Flórida. No primeiro foi detectada estruturação genética em escala local e global, mas uma baixa estruturação em escala regional. Com base neste padrão os autores concluem que as atividades humanas devem estar permitindo um maior fluxo gênico em escala regional possivelmente junto ao transporte de cargas, e que transportes locais e globais devem ser mais raros (Short e Petren, 2011b). No segundo trabalho, foram observadas diferenças genéticas associadas ao tempo transcorrido desde a invasão. Áreas de colonização mais antigas apresentaram maior variabilidade genética, mas menor estruturação que áreas de colonização mais recente (Short e Petren, 2011a).

Assim, no presente estudo, analisamos a diversidade e estruturação genética de populações de *H. mabouia* no Brasil em duas escalas (regional e inter-regional) com base nos 12 *loci* de microssatélites desenvolvidos por Short e Petren (2008). Oito regiões foram amostradas sendo três localizadas em pontos que tiveram portos importantes de tráfego negreiro (invasão primária) e cinco de invasão supostamente secundária. Ao menos três localidades foram amostradas em quase todas as regiões o que permitiu avaliar a associação proposta entre o padrão de estruturação e diversidade genética de regiões de invasão primária e secundária (Short e Petren, 2011a, 2011b).

## **4. OBJETIVOS**

Avaliar a diversidade e estruturação genética da *H. mabouia* dentro do Brasil usando microssatélites nas escalas inter-regional e intrarregional.

## 5. HIPÓTESES

1. É esperada uma redução na riqueza alélica nas regiões de invasão secundária em relação as regiões de invasão primária;
2. É esperado que o número de agrupamentos aumente nas regiões de invasão secundária em comparação com as regiões de invasão primária.

## 6. MATERIAL E MÉTODOS

### 6.1 AMOSTRAGEM E CONSERVAÇÃO DE ESPÉCIMES

As coletas ocorreram ao longo dos anos de 2015 e 2016, em oito regiões urbanas: Rio de Janeiro/RJ, Salvador/BA, Recife/PE, Feira de Santana/BA, Brasília/DF, Goiânia/GO, Florianópolis/SC e Palmas/TO, todas no Brasil. As três primeiras representam regiões prováveis de entrada de *H. mabouia* no Brasil trazidas da África principalmente nos séculos XVII e XVIII pelos navios negreiros (Marquese, 2006) e as demais foram consideradas regiões de invasão secundária. Em cada região os animais foram coletados em pelo menos três localidades (com exceção de Florianópolis que teve apenas um ponto de coleta) de modo a permitir a análise de estruturação fina dentro de cada população amostrada. Classificar Florianópolis/SC como sendo uma região de invasão secundária é devido a evidência que os navios que chegavam ao Brasil aportavam no Rio de Janeiro/RJ e depois entravam em negociações com o estado de Santa Catarina (Hugo et al., 1826). O que possibilita que os indivíduos de *H. mabouia* sejam transportados do Rio de Janeiro/RJ para o sul do Brasil com certa frequência, configurando assim, uma região de invasão secundária.

Os espécimes foram obtidos por coleta ativa (Blomberg e Shine, 2006). A licença de coleta foi emitida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (SISBIO nº 49427-1) em julho de 2015 com validade até julho do ano seguinte e renovada (nº 49427-2). Uma vez capturados os exemplares foram eutanasiados usando cloridrato de bupivacaína (0,5%) por meio de injeção intrapleuroperitoneal com doses variando em volumes de 0,2 ml a 2 ml baseado no peso dos indivíduos coletados, o qual

variou de 0,2 g a 9 g. Todas as normas éticas de manipulação e eutanásia animal do Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal (CONCEA) foram seguidas. Todos os procedimentos utilizados foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso Animal (CEUA) da Universidade de Brasília em 12 de setembro de 2014 (UnBDoC nº 46108/2014). Para cada um dos indivíduos coletados foi atribuído um número de entrada em uma planilha de dados. Os 244 indivíduos coletados tiveram seus fígados extraídos e preservados em etanol 100%. Em seguida os indivíduos foram fixados em formol tamponado 10% (solução com 4,0 g de fosfato de sódio monobásico; 6,5 g de fosfato disódico-dihidratado; 3,0 ml de hidróxido de sódio; 900 ml de água destilada e 100 ml de formol) durante 24 horas e preservados posteriormente em etanol 70%. Maiores detalhes dos números de indivíduos coletados estão na Tabela 1.

Tabela 1. Regiões e localidades das amostragens levantadas para a análise de estruturação. Número de indivíduos amostrados (N), para as escalas regional e intrarregional.

Regiões	Localidades	Sigla	Latitude	Longitude	N
Rio de Janeiro (RJ)	Universidade do Estado do Rio de Janeiro (local 1)	RJUE1	-22,909944°	-43,236135°	13
	Universidade do Estado do Rio de Janeiro (local 2)	RJUE2	-22,912174°	-43,234289°	12
	Seropédica	RJSER	-22,761768°	-43,690365°	9
Salvador (BA1)	Centro da Universidade Federal da Bahia	BAUF	-13,001140°	-38,508484°	9
	Periferia da Universidade Federal da Bahia (local 1)	BASA1	-12,998804°	-38,506917°	10
	Periferia da Universidade Federal da Bahia (local 2)	BASA2	-13,000244°	-38,510075°	12
Recife (PE)	Edifício Marcelo II	PEMAR	-8,049407°	-34,899863°	10
	Universidade Federal de Pernambuco	PEUF	-8,050937°	-34,948568°	10
	Condomínio Vila Jardim	PEVJ	-8,087947°	-34,950803°	11
Distrito Federal (DF)	Park Way	DFPW	-15,895679°	-47,945325°	18
	Centro Olímpico da Universidade de Brasília	DFCO	-15,760719°	-47,860493°	15
	Lago Norte	DFLN	-15,760641°	-47,836911°	11
	Taguatinga Norte	DFTN	-15,797567°	-48,101102°	14
Goiânia (GO)	Universidade Federal do Goiás (local 1)	GOUF1	-16,604024°	-49,260620°	11
	Universidade Federal do Goiás (local 2)	GOUF2	-16,602780°	-49,262778°	8
	Praça do Sol	GOPS	-16,690152°	-49,264313°	12
Palmas (TO)	Quadra residencial 305 sul	305S	-10,203403°	-48,348817°	12
	Quadra residencial 404 sul	404S	-10,209524°	-48,325467°	11
	Lotes não edificadas	LTS	-10,191110°	-48,360794°	8
Feira de Santana (BA2)	Condomínio Vila Borgheal	BAFS1	-12,263577°	-38,929968°	10
	Universidade Estadual de Feira de Santana	BAFS2	-12,198708°	-38,968338°	5
	Bonfim da Serra	BAFS3	-12,265750°	-39,198860°	6
Florianópolis (SC)	Praia Brava	-	-27,394466°	-48,417450°	7
Total					244

## 6.2 EXTRAÇÃO DE DNA, AMPLIFICAÇÃO E GENOTIPAGEM

O DNA dos espécimes foi extraído do fígado utilizando os protocolos do kit comercial de extração de DNA *Wizard Genomic DNA Purification* da Promega. O DNA extraído de cada amostra foi quantificado e diluído para concentração final de aproximadamente de 40 ng/μl. A quantificação foi realizada por meio de eletroforese em gel de agarose (1,2%), corado com brometo de etídio e visualizado em transluminador de luz ultravioleta.

Cada reação em cadeia de polimerase (PCR) consistiu das seguintes concentrações de reagentes no volume final de 10 μl: 1X de *Colorless GoTaq® Flexi buffer*, MgCl<sub>2</sub> a 1 mM, dNTPs a 2 mM, *primer* M13 marcado com fluorescência (FAM, HEX ou NED) a 0,16 μM, *reverse primer* a 0,16 μM, *forward primer* a 0,04 μM, 4 ng/μl de DNA e 0,5 U de *GoTaq® Hot Start* da Promega. Os *primers* dos *loci* usados foram os desenvolvidos por Short e Petren (2008). O protocolo de configuração da PCR se deu de acordo com um método que permite tornar mais barato os custos de genotipagem por meio da redução do volume de marcadores fluorescentes usados em cada reação (Schuelke, 2000). As reações de PCR foram realizadas no termociclador Bio Rad T100 e consistiram 4 etapas: (i) 94°C por 5 minutos, (ii) 30 ciclos a 94°C por 30 segundos, 52°C por 45 segundos e 72°C por 48 segundos, (iii) 8 ciclos a 94°C por 30 segundos, 53°C por 45 segundos e 72°C por 45 segundos e (iv) 72°C por 10 minutos. As características básicas de cada *locus* podem ser vistas na Tabela 2. O *locus* Hm 46 teve sua temperatura de anelamento a 50°C e o tempo de extensão de 50 segundos durante a etapa ii.

Os fragmentos amplificados foram genotipados por serviço terceirizado na Universidade Católica de Brasília. Este procedimento foi realizado em um analisador genético 3130XL da *Applied Biosystems* que usou o *software GeneMapper V.4.0* para a leitura das amostras. O marcador padrão usado nas leituras foi o *GeneScan™ ROX 500™* da *ThermoFisher Scientific*. Após o processo de genotipagem os arquivos produzidos pelo programa *GeneMapper* foram visualizados e analisados no programa *Geneious R6 V.6.0.6* (Biomatters, 2013) usando o *plug-in Geneious Microsatellite Plugin 1.4.0* (Biomatters, 2014).

### 6.3 ANÁLISES DOS MICROSSATÉLITES

Para averiguar a presença de alelos nulos e outros erros de genotipagem no conjunto de dados (*allele dropout* e *stutter peaks*) que poderiam enviesar os resultados das análises foi utilizado o *software* Microchecker 2.2.3 (Van Oosterhout et al., 2004) usando-se 1.000 réplicas nas simulações de Monte Carlo e intervalo de confiança de 95%. A frequência de alelos nulos foi estimada por máxima verossimilhança utilizando o programa FreeNA, com base na metodologia descrita na literatura (Chapuis et al., 2008; Chapuis e Estoup, 2007), com 10.000 réplicas e  $\alpha = 0,05$ . O programa GenePop 4.5 (Rousset, 2008) foi usado para verificar a ocorrência do desequilíbrio de ligação entre os *loci*, utilizando nos parâmetros dos cálculos de Cadeias de Monte-Carlo e Markov (MCMC) 10.000 *dememorisations*, com 100 *batches* e 5.000 iterações por *batch* de modo a aferir intervalos significativos ( $\alpha = 0,05$ ).

Depois que os *loci* com a maior frequência de alelos nulos e evidência de desequilíbrio de ligação foram encontrados e excluídos do conjunto de dados o programa GenePop 4.5 (Rousset, 2008) foi usado novamente para averiguar os seguintes parâmetros genéticos populacionais na escala inter-regional e intrarregional de cada região: número médio de alelos ( $A$ ), heterosigosidade observada ( $H_o$ ), heterosigosidade esperada ( $H_e$ ), o coeficiente de endogamia ( $F_{IS}$ ) e índice de diferenciação ( $F_{ST}$ ). A análise de desvio de Equilíbrio de Hardy-Weinberg entre as regiões foi feita em seguida usando o GenePop 4.5 (Rousset, 2008) com o teste de Haldane. O suporte estatístico dos dados foi baseado em cálculos MCMC utilizando 10.000 *dememorisations*, com 20 *batches* e 5.000 iterações por *batch*. Para averiguar a riqueza alélica foi usado o programa Fstat V.2.9.3.2 de modo a aferir o número de alelos independentemente do tamanho amostral, e o mesmo programa também foi usado na análise de comparação de riqueza alélica entre as combinações de grupos que resultaram das análises, usando 15.000 permutações (Goudet, 2001). Para as análises de desvio de Equilíbrio Hardy-Weinberg e comparação de riqueza alélica entre grupos foi usada a correção B-Y FDR para determinar o valor de  $\alpha$ , o que permite não enviesar os resultados das análises devido a comparações múltiplas com o conjunto de dados (Narum, 2006).

Posteriormente, os dados foram submetidos ao método do agrupamento Bayesiano e estruturação populacional pelo programa STRUCTURE (Falush et al., 2003; Hubisz et al., 2009; Pritchard et al., 2000). As análises do STRUCTURE utilizaram para a avaliação do número de agrupamentos (K) 50.000 interações *burn-in*, 500.000 interações MCMC após o *burn-in*, com 10 simulações para cada estimativa de K inter-regional e das regiões, com a exceção de Santa Catarina (de 1 a 7 para a escala inter-regional, 1 a 4 para o DF e de 1 a 3 para as demais regiões). Após pré-análises com configurações diferentes no STRUCTURE, o modelo de ancestralidade escolhido foi o com mistura, já que as populações de invasão primária provavelmente vieram de múltiplas localidades ao longo da história da invasão. A mesma ideia pode ser aplicada às invasões secundárias. O modelo com as frequências alélicas correlacionadas foi o escolhido para as análises baseado na mesma ideia. Os dados gerados pelo programa STRUCTURE foram analisados pelo programa CLUMPAK (Kopelman et al., 2015), onde o índice de Evanno ( $\Delta K$ ) (Evanno et al., 2005) foi usado para inferir o número mais provável de agrupamentos. As análises de mistura e a correlação entre as estimativas  $F_{ST}$  e a distância geográfica ente regiões de invasão primária e secundária foram feitas pelo Programa R (Ihaka e Gentleman, 1996), o qual foi usado também para a produção das ilustrações dos locais de coleta com o pacote de análises de François (2016).

Para testar a ocorrência de redução de variabilidade genética populacional recente, foi utilizado o programa Bottleneck (Cornuet e Luikart, 1996; Luikart et al., 1998; Luikart e Cornuet, 1998). Os parâmetros usados foram seguindo o modelo de análise melhor conformado para microssatélites (modelo TPM, com 95% de mutações *stepwise* e variância entre *multiple steps* de 12) e com a aferição do índice de Wilcoxon devido a um número menor que 20 marcadores usados nas análises (Piry et al., 1999) com 10.000 réplicas e intervalo de confiança de 95%. A averiguação das frequências alélicas, análise de variação molecular (AMOVA) e o teste de Mantel foram feitos pelo programa GenAlEx 6.5 (Peakall e Smouse, 2012, 2006), as análises de AMOVA e os testes de Mantel foram feitos com 1.000 réplicas e intervalo de confiança de 95%. O AMOVA foi feito para avaliar onde se encontra a maior porcentagem da variação genética das regiões amostradas e dentro das regiões, se está dentro dos indivíduos (DI), entre as populações (EP) ou entre os indivíduos (EI). O teste de Mantel foi realizado



para avaliar a relação entre as distâncias genéticas e geográficas entre as regiões e dentro de cada região e averiguar isolamento por distância em cada escala. Com o objetivo de avaliar o possível enviesamento das comparações dos valores de  $F_{ST}$  intrarregionais, devido as distâncias entre as localidades dentro de cada região diferentes, os valores de  $F_{ST}$  intrarregionais e das distâncias geográficas intrarregionais foram correlacionados graficamente em uma reta que representa a regressão linear entre as duas variáveis (Figura 1).

## 7. RESULTADOS

Todos os 12 *loci* foram amplificados para todos os 244 indivíduos. Os testes de desequilíbrio de ligação sugerem que o Hm 56 e o Hm 122 estão significativamente ligados ( $\alpha = 0,05$ ). Os resultados das análises de frequência de alelos nulos mostram que o Hm 56 possui frequência de alelos nulos de 14,3%, a qual é considerada alta (>10%) (Fraitout et al., 2015). O Hm 136 teve a maior frequência de alelos nulos dos 12 *loci* (24,5%) considerada alta até mesmo por uma medida menos rígida na literatura (>20%) (Chapuis e Estoup, 2007), podendo comprometer as análises. Os resultados do Microchecker sugerem evidências significativas de erros de genotipagem (alelos nulos, *allele dropout* e *stutter peaks*) para os *loci* Hm 136, Hm 62, Hm 157 e Hm 56. Entretanto, os resultados das análises do conjunto de *loci* corroboraram a remoção de dois desses *loci* (Hm 136 e do Hm 56). Foi encontrado que o Hm 56 está ligado ao Hm 122, e desses dois, o Hm 56 tem a maior frequência de alelos nulos (14,3% para o Hm 56 em comparação a 2,7% para o Hm 122). O Hm 136 não só apresenta evidência de erros de genotipagem como também tem a maior frequência de alelos nulos do espaço amostral disponível nesse estudo. Os *loci* Hm 157 e Hm 62, no entanto, apesar de mostrar resultados que suportam as suas remoções, foram mantidos para manter o poder estatístico dos dados disponíveis, totalizando 10 *loci* usados nas análises futuras.

Tabela 2. Características básicas dos *locus* amplificados. Temperatura de anelamento dos *primers* (Ta), tamanho dos fragmentos amplificados (incluindo a cauda M13 usada), número de alelos encontrados e estimativa de frequência de alelos nulos (R) para cada um dos *loci* analisados para todos os indivíduos.

<i>Locus</i>	Ta (°C)	Tamanho (bp)	Número de alelos	R
Hm 122	52	135-186	11	0,027
Hm 62	52	158-210	12	0,141
Hm 56	52	138-196	18	0,143
Hm 36	52	137-169	14	0,040
Hm 543	52	215-273	16	0,079
Hm 531	52	151-179	14	0,058
Hm 45	52	156-246	16	0,080
Hm 46	50	74-199	20	0,081
Hm 136	52	139-267	18	0,245
Hm 157	52	169-225	16	0,042
Hm 550	52	187-237	20	0,088
Hm 151	52	125-149	10	0,052

A Figura 1 mostra os valores de  $F_{ST}$  e as distâncias geográficas intrarregionais correlacionados graficamente em uma reta que representa a regressão linear entre as duas variáveis (locais de invasão primária (círculos) e locais de invasão secundária (quadrados)). Nenhuma tendência foi encontrada de haver valores  $F_{ST}$  maiores que o esperado pelo modelo de regressão (linha diagonal) para as regiões de invasão secundária do que os de invasão primária. Assim como também não foi encontrada evidência das diferentes distâncias geográficas entre as localidades de coleta enviesarem os resultados das comparações  $F_{ST}$  intrarregionais.

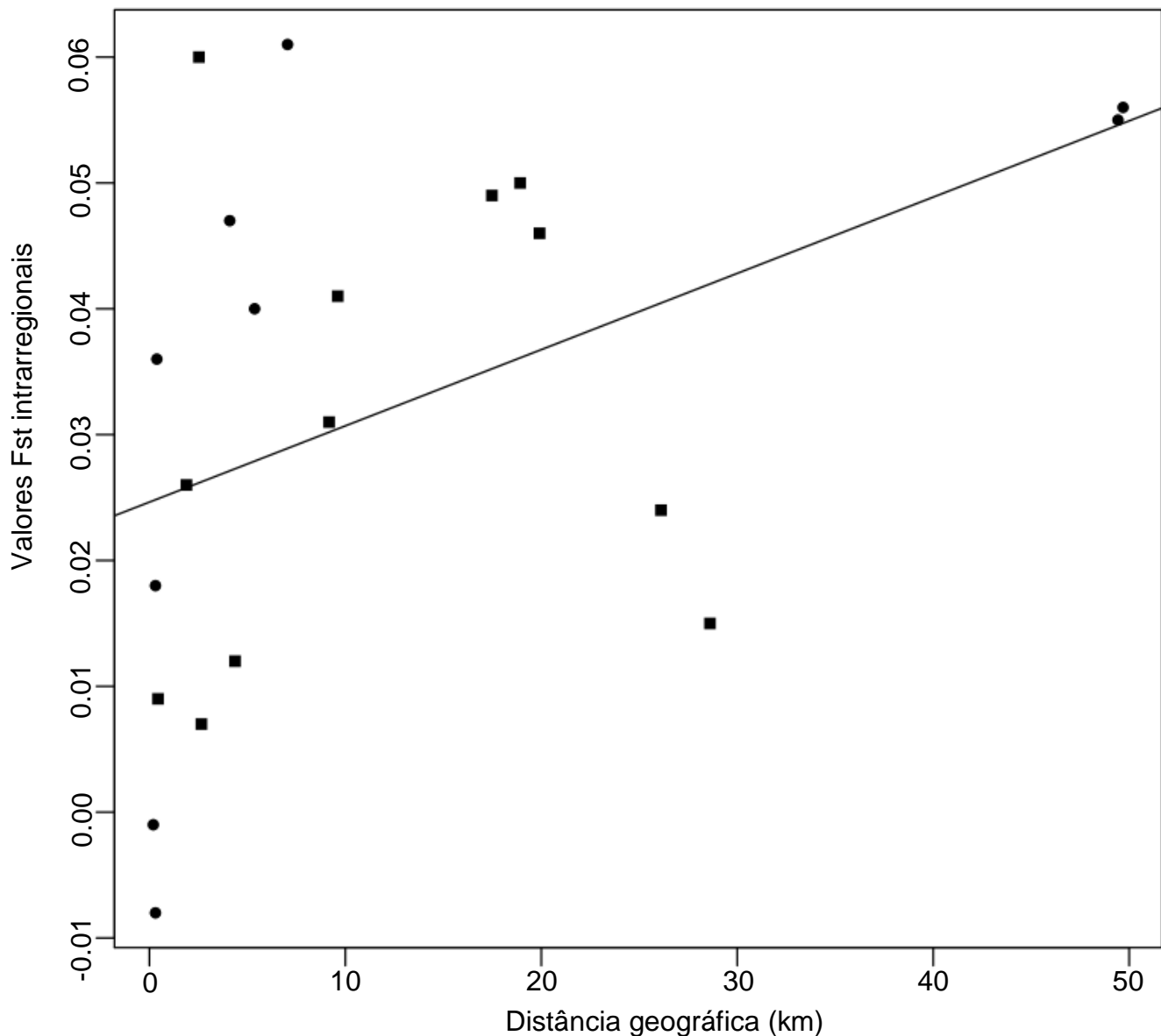


Figura 1. Correlação entre as estimativas  $F_{ST}$  de cada região com a distância geográfica em quilômetros (DG). Os círculos representam as regiões de invasão primária e os quadrados representam as regiões de invasão secundária.

## 7.1 ESCALA INTER-REGIONAL

Após a remoção dos *loci* com erros de genotipagem do conjunto de dados, os resultados das análises de diversidade genética sugerem que todas as populações estão fora do Equilíbrio Hardy-Weinberg ( $\alpha = 0,017$ ) com a exceção da população de Santa Catarina (Tabela 3). Os resultados das análises de efeito gargalo sugerem que as regiões

não sofreram efeito gargalo recente ( $\alpha = 0,05$ ), conforme pode ser visto também na Tabela 3. Os resultados das análises de agrupamentos indicam a formação de dois grupos na escala inter-regional ( $\Delta K = 2$ ): um formado pelas regiões PE, BA1 e TO, (nomeado de “Grupo Nordeste”), e outro formado por DF, GO, RJ, SC e BA2 (nomeado de “Grupo Sudeste”), sendo  $\Delta K=2$ . É interessante notar uma forte influência do Grupo Sudeste em todas as regiões de invasão secundária (SC, DF, GO, TO, BA2) mesmo quando situadas geograficamente próximas aos pontos de invasão primária do Nordeste (Figura 2A). As estimativas  $F_{ST}$  inter-regionais resultaram em valores significativos após a correção B-Y FDR ( $\alpha = 0,013$ ) em todas as comparações par-a-par, sendo encontrados 6 pares com a estimativa maior que 0,150 (GO-BA1, GO-SC, RJ-TO, RJ-BA1, RJ-SC e BA1-SC), caracterizando grande diferenciação (Balloux e Lugon-Moulin, 2002). Os resultados das diferenciações par-a-par na escala inter-regional podem ser vistos na Tabela 4.

Tabela 3. Diversidade genética média para os 10 *loci* em análise das regiões de coleta de *Hemidactylus mabouia*.

Região	A	AR	H <sub>o</sub>	H <sub>e</sub>	F <sub>IS</sub>	P	Wp
RJ	6	4,041	0,615	0,628	0,071	0,000	0,920
BA1	8	4,846	0,594	0,654	0,103	0,000	0,999
PE	6	4,135	0,603	0,650	0,065	0,000	0,722
DF	9	5,053	0,670	0,709	0,052	0,000	1,000
GO	6	4,123	0,606	0,620	0,043	0,000	0,984
TO	6	4,292	0,513	0,630	0,197	0,000	0,920
BA2	6	4,588	0,343	0,335	0,049	0,016	0,993
SC*	3	3,100	0,619	0,617	-0,028	0,165	0,213

A = média de número de alelos; AR = riqueza alélica; H<sub>o</sub> = heterosigiosidade observada; H<sub>e</sub> = heterosigiosidade esperada; F<sub>IS</sub> = índice de endogamia; P = valor de P para o teste de Equilíbrio Hardy-Weinberg (\* = P>0,017 = está em equilíbrio Hardy-Weinberg, usando a correção B-Y FDR); Wp = valor de P para o teste de Wilcoxon (<0,05 = presença de gargalo populacional).

As comparações de riqueza alélica entre os agrupamentos de invasão primária (AR = 4,402) e secundária (AR = 4,147) e os encontrados no STRUCTURE (AR = 4,185 para o Grupo Sudeste e AR = 4,424 para o Grupo Nordeste), não geraram resultados significativos em ambos os casos ( $\alpha = 0,05$ ). O teste de Mantel sugere uma relação positiva e significativa ( $\alpha = 0,05$ ) entre as distâncias genéticas e geográficas nessa escala. Os resultados das análises de variação molecular (Figura 2B) mostram uma predominância de variação encontrada dentro dos indivíduos (DI) e uma maior variação entre populações (EP) do que entre indivíduos (EI). Os resultados das análises de agrupamentos entre as regiões de coleta podem ser vistos na Figura 2C.

Tabela 4. Estimativa  $F_{ST}$  par-a-par de todas as regiões. Na diagonal inferior estão os valores  $F_{ST}$  e na diagonal superior estão as distâncias geográficas entre as regiões em quilômetros.

Regiões	RJ	BA1	PE	DF	GO	TO	BA2	SC
RJ	-	1207,41	1870,72	915,63	924,15	1497,11	1264,91	713,41
BA1	0,176*	-	671,80	1065,68	1225,04	1116,39	105,25	1898,37
PE	0,132*	0,122*	-	1656,96	1822,58	1492,89	643,92	2568,60
DF	0,066*	0,112*	0,106*	-	165,89	622,64	1041,22	1282,83
GO	0,036*	0,169*	0,149*	0,029*	-	718,29	1024,12	1195,07
TO	0,157*	0,110*	0,102*	0,066*	0,126*	-	1038,69	1903,22
BA2	0,109*	0,095*	0,108*	0,043*	0,086*	0,066*	-	1943,95
SC	0,197*	0,157*	0,149*	0,106*	0,165*	0,123*	0,098*	-

\* significativo para  $\alpha = 0,013$ , correção B-Y FDR.

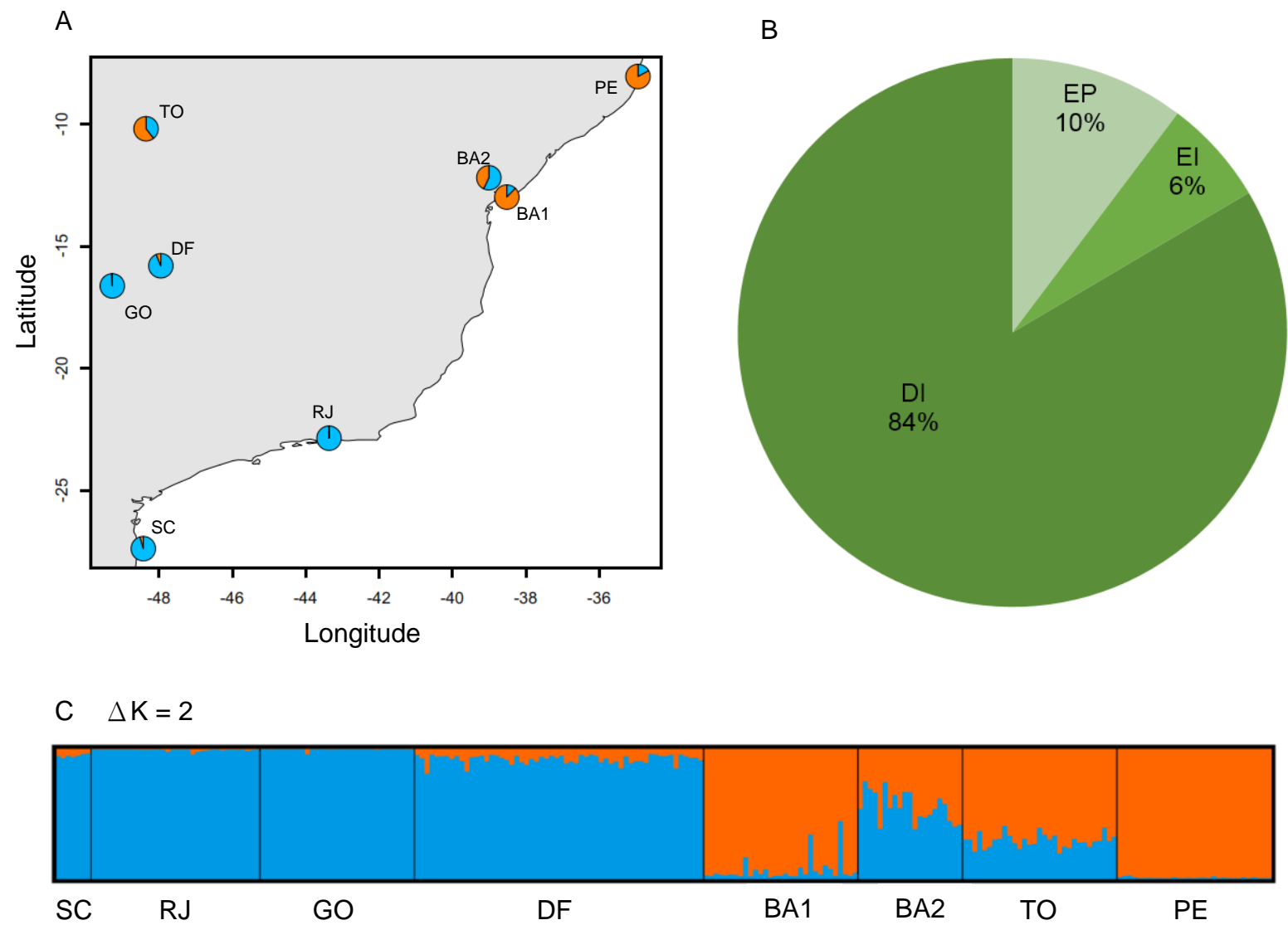


Figura 2. Resultados das análises para a escala inter-regional. (A) resultado da análise de mistura; (B) resultado da análise de AMOVA com variação dentro dos indivíduos (DI =  $F_{IS}$ ), entre populações (EP =  $F_{ST}$ ) e entre indivíduos (EI =  $F_{IT}$ ) e (C) resultado da análise de agrupamentos. As cores de A e C estão relacionadas. Valor de EP foi significativo ( $\alpha = 0,013$ , correção B-Y FDR).

## 7.2 ESCALA INTRARREGIONAL

Dentro de cada região foi encontrado valores  $F_{ST}$  menores do que os inter-regionais, como era esperado para regiões relativamente bem isoladas entre si. A maior encontrada foi entre as localidades de PE, com o valor de 0,061 e a menor foi de -0,008 entre as localidades em BA1. Quase todas as estimativas intrarregionais tiveram valor de P significativo após a correção B-Y FDR do valor de  $\alpha$  (Narum, 2006). DF teve valor significativo em todas as comparações das suas localidades envolvendo DFPW e DFCO ( $\alpha = 0,020$ ). GO só teve diferenciação significativa entre os locais GOPS e GOUF2 ( $\alpha = 0,027$ ). TO não teve diferenciação significativa entre suas localidades amostradas ( $\alpha = 0,027$ ). RJ só teve diferenciação significativa entre RJSER com os outros dois locais, RJUE1 e RJUE2 ( $\alpha = 0,027$ ). PE teve diferenciação significativa entre todos os seus locais ( $\alpha = 0,027$ ). BA1 não teve diferenciação significativa entre suas localidades ( $\alpha = 0,027$ ). BA2 só teve diferenciação significativa entre as localidades BAFS1 e BAFS3 ( $\alpha = 0,027$ ). Os resultados das diferenciações par-a-par na escala intrarregional para cada região podem ser vistos nas Tabelas 5 a 11.

Tabela 5. Estimativa par-a-par de  $F_{ST}$  de todas as localidades do DF amostradas. Na diagonal inferior são os valores de  $F_{ST}$ , na diagonal superior estão as distâncias em quilômetros.

Localidades	DFLN	DFPW	DFTN	DFCO
DFLN	-	18,92	28,61	2,53
DFPW	0,050*	-	19,91	17,48
DFTN	0,015	0,046*	-	26,11
DFCO	0,060*	0,049*	0,024*	-

\* significativo para  $\alpha = 0,020$ , correção B-Y FDR.

Tabela 6. Estimativa par-a-par de  $F_{ST}$  de todas as localidades do GO amostradas. Na diagonal inferior são os valores de  $F_{ST}$ , na diagonal superior estão as distâncias em quilômetros.

Localidades	GOPS	GOUF1	GOUF2
GOPS	-	9,17	9,61
GOUF1	0,031*	-	0,44
GOUF2	0,041*	0,009	-

\* significativo para  $\alpha = 0,027$ , correção B-Y FDR.

Tabela 7. Estimativa par-a-par de  $F_{ST}$  de todas as localidades do TO amostradas. Na diagonal inferior são os valores de  $F_{ST}$ , na diagonal superior estão as distâncias em quilômetros.

Localidades	TO305S	TO404S	TOLTS
TO305S	-	2,65	1,89
TO404S	0,007	-	4,37
TOLTS	0,026	0,012	-

\* significativo para  $\alpha = 0,027$ , correção B-Y FDR.

Tabela 8. Diferenciação par-a-par das localidades de RJ. Na diagonal inferior são os valores de  $F_{ST}$ , na diagonal superior estão as distâncias em quilômetros.

Localidades	RJUE1	RJEU2	RJSER
RJUE1	-	0,31	49,43
RJUE2	0,018	-	49,69
RJSER	0,055*	0,056*	-

\* significativo para  $\alpha = 0,027$ , correção B-Y FDR.



Tabela 9. Estimativa par-a-par de  $F_{ST}$  de todas as localidades de PE amostradas. Na diagonal inferior são os valores de  $F_{ST}$ , na diagonal superior estão as distâncias em quilômetros.

Localidades	PEMAR	PEUF	PEVJ
PEMAR	-	5,37	7,05
PEUF	0,040*	-	4,10
PEVJ	0,061*	0,047*	-

\* significativo para  $\alpha = 0,027$ , correção B-Y FDR.

Tabela 10. Estimativa par-a-par de  $F_{ST}$  de todas as localidades de BA1 amostradas. Na diagonal inferior são os valores de  $F_{ST}$ , na diagonal superior estão as distâncias em quilômetros.

Localidades	BAUF	BASA1	BASA2
BAUF	-	0,31	0,20
BASA1	-0,008	-	0,38
BASA2	-0,001	0,036	-

\* significativo para  $\alpha = 0,027$ , correção B-Y FDR.

Tabela 11. Estimativa par-a-par de  $F_{ST}$  de todas as localidades do BA2 amostradas. Na diagonal inferior são os valores de  $F_{ST}$ , na diagonal superior estão as distâncias em quilômetros.

Localidades	BAFS1	BAFS2	BAFS3
BAFS1	-	8,30	29,25
BAFS2	0,006	-	26,16
BAFS3	0,052*	0,019	-

\* significativo para  $\alpha = 0,027$ , correção B-Y FDR.

Dentro de cada região de coleta, com a exceção de Santa Catarina pois só teve um local de coleta, os seguintes valores para  $\Delta K$  foram encontrados nas análises de agrupamentos: PE teve  $\Delta K=2$ , BA1 teve  $\Delta K=3$ , TO teve  $\Delta K=2$ , DF teve  $\Delta K=2$ , GO teve  $\Delta K=2$ , RJ teve  $\Delta K=2$  e BA2 teve  $\Delta K=2$ . Os resultados dos testes de Mantel sugerem uma correlação positiva entre a distância genética e a geográfica para a maioria das regiões. Somente as correlações intrarregionais de BA1, BA2 e TO não foram significativas ( $\alpha = 0,05$ ). Os resultados das análises de AMOVA mostram uma predominância de variação DI para todas as regiões analisadas. Todas as variações DI intrarregionais possuem índices maiores que 80%, quanto aos outros níveis hierárquicos o AMOVA mostra resultados diversos. TO e BA1 tiveram uma maior variação EI do que EP. BA2 teve esses valores iguais, sugerindo separação diferenciação baixa entre suas populações e os demais apresentaram uma maior variação EP do que EI.

Cada região produziu resultados de análises próprios (com a exceção de SC por só ter uma localidade), conforme as seguintes figuras: a Figura 3 mostra os resultados das análises de agrupamentos para cada região, a Figura 4 e a Figura 5 mostram os resultados das análises de mistura para cada região do Grupo Sudeste e Nordeste, respectivamente. A Figura 6 mostra os resultados das análises de AMOVA para cada região, organizando os níveis das variações moleculares em níveis hierárquicos. Os resultados do AMOVA mostram que as regiões TO, BA1 e BA2 tem populações menos diferenciadas entre si do que seus indivíduos, as demais regiões possuem diferenciação significativa entre suas populações, ainda que seja baixa. Não foram observados indícios de uma maior estruturação genética (maior número de grupos) em localidades com invasão secundária pelas análises de agrupamentos. Também não foi observado uma tendência de haver uma maior variação genética entre populações nas regiões de invasão secundária (Figura 6A-C, F) do que nas regiões de invasão primária.

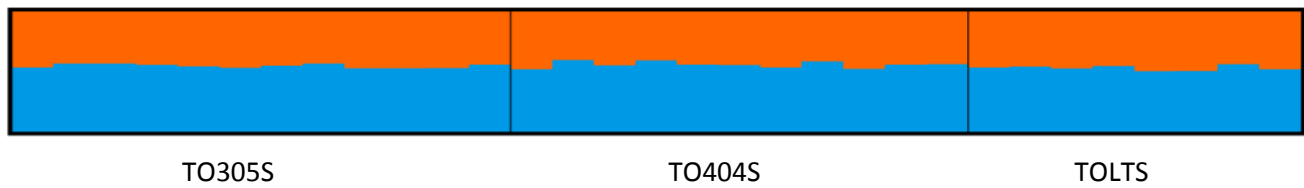
DF  $\Delta K = 2$



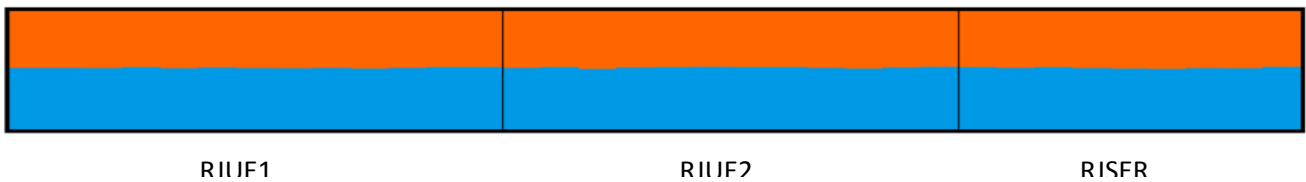
GO  $\Delta K = 2$



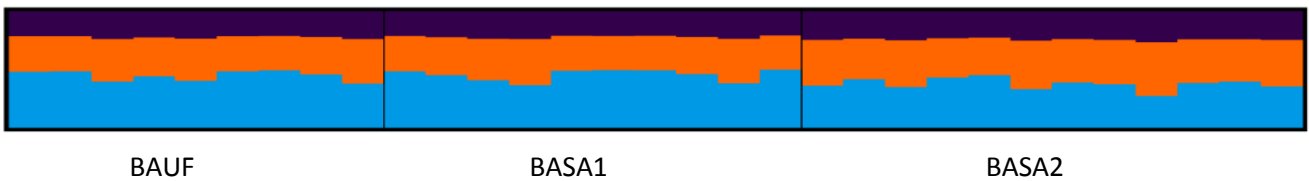
TO  $\Delta K = 2$



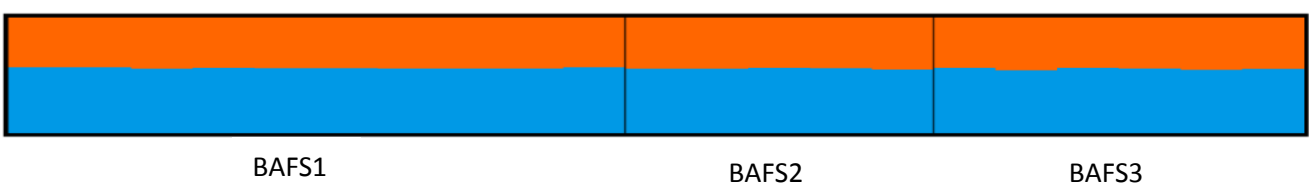
RJ  $\Delta K = 2$



BA1  $\Delta K = 3$



BA2  $\Delta K = 2$



PE  $\Delta K = 2$



Figura 3. Resultados das análises de agrupamentos em escala intrarregional usando o índice de Evanno e colaboradores (2005),  $\Delta K$ . As cores em comum demonstradas para as regiões na dessa Figura estão relacionadas com as respectivas regiões das Figuras 4 e 5, mas não estão relacionadas com as cores da Figura 2.

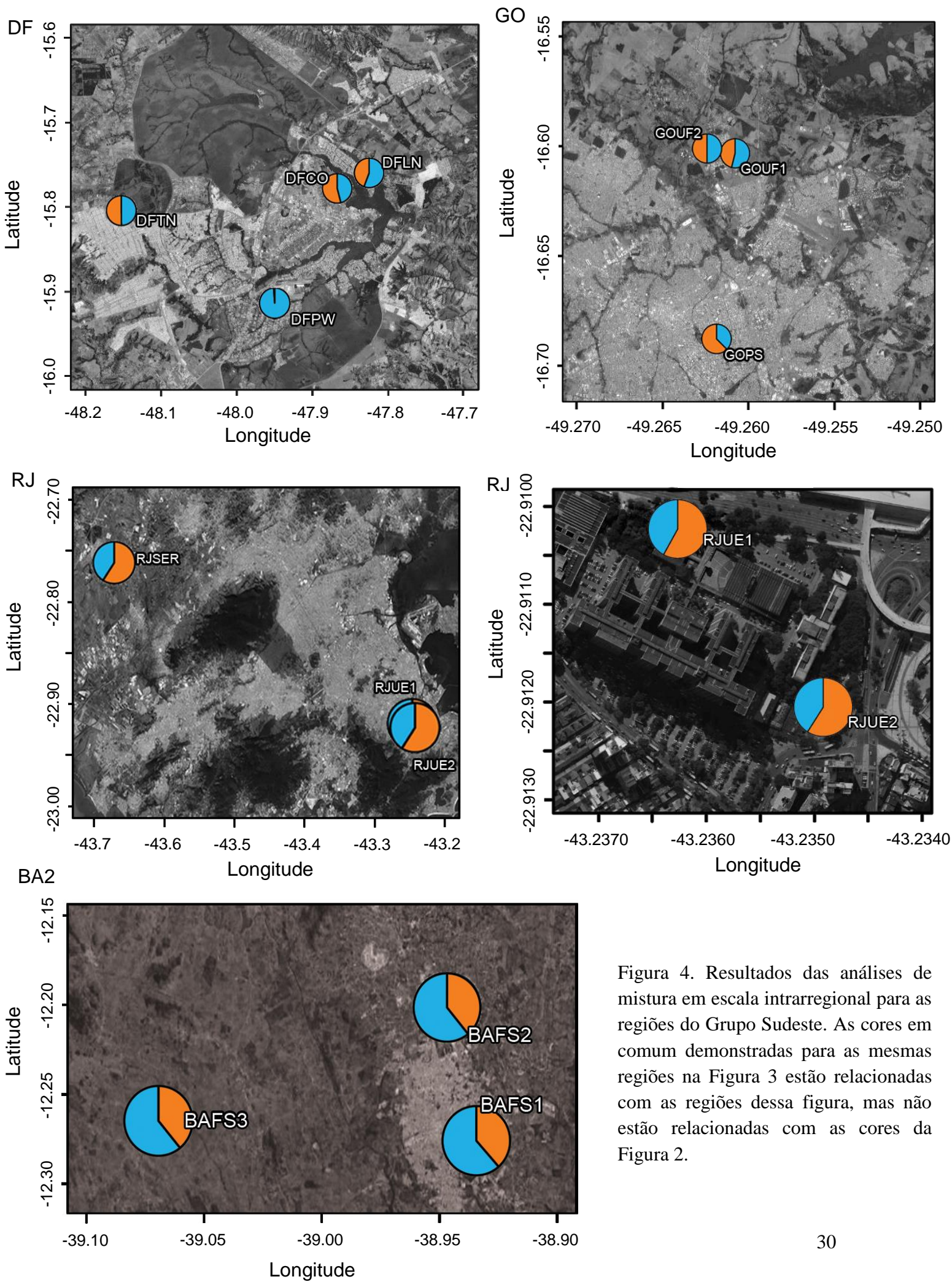


Figura 4. Resultados das análises de mistura em escala intrarregional para as regiões do Grupo Sudeste. As cores em comum demonstradas para as mesmas regiões na Figura 3 estão relacionadas com as regiões dessa figura, mas não estão relacionadas com as cores da Figura 2.



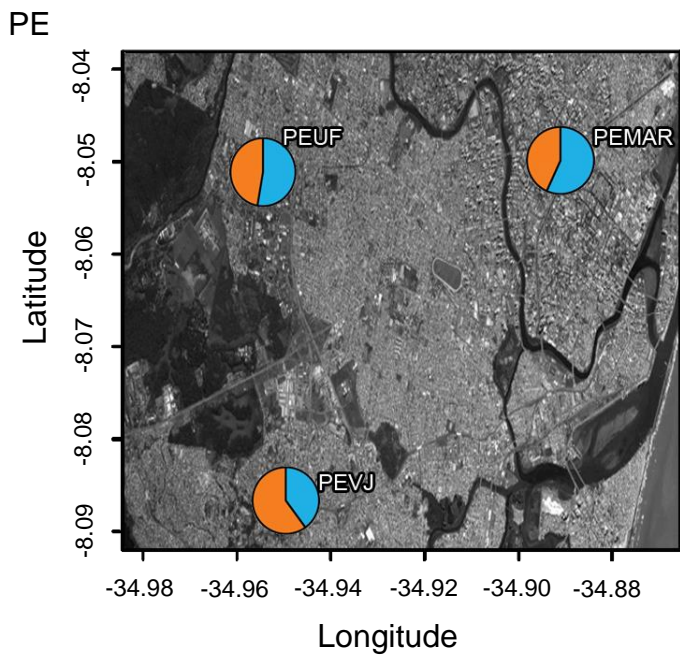
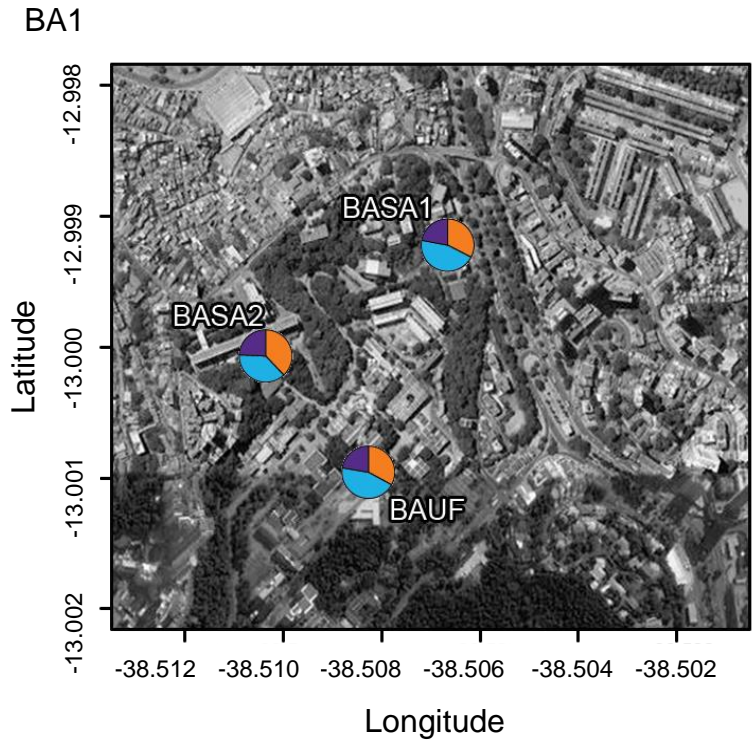
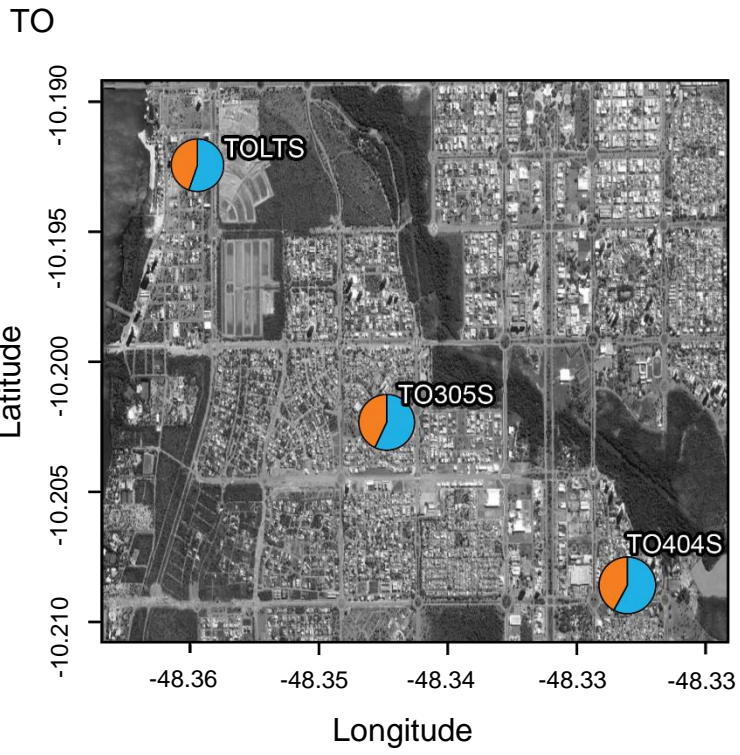


Figura 5. Resultados das análises de mistura em escala intrarregional para as regiões do Grupo Nordeste. As cores em comum demonstradas para as mesmas regiões na Figura 3 estão relacionadas com as regiões dessa figura, mas não estão relacionadas com as cores da Figura 2.

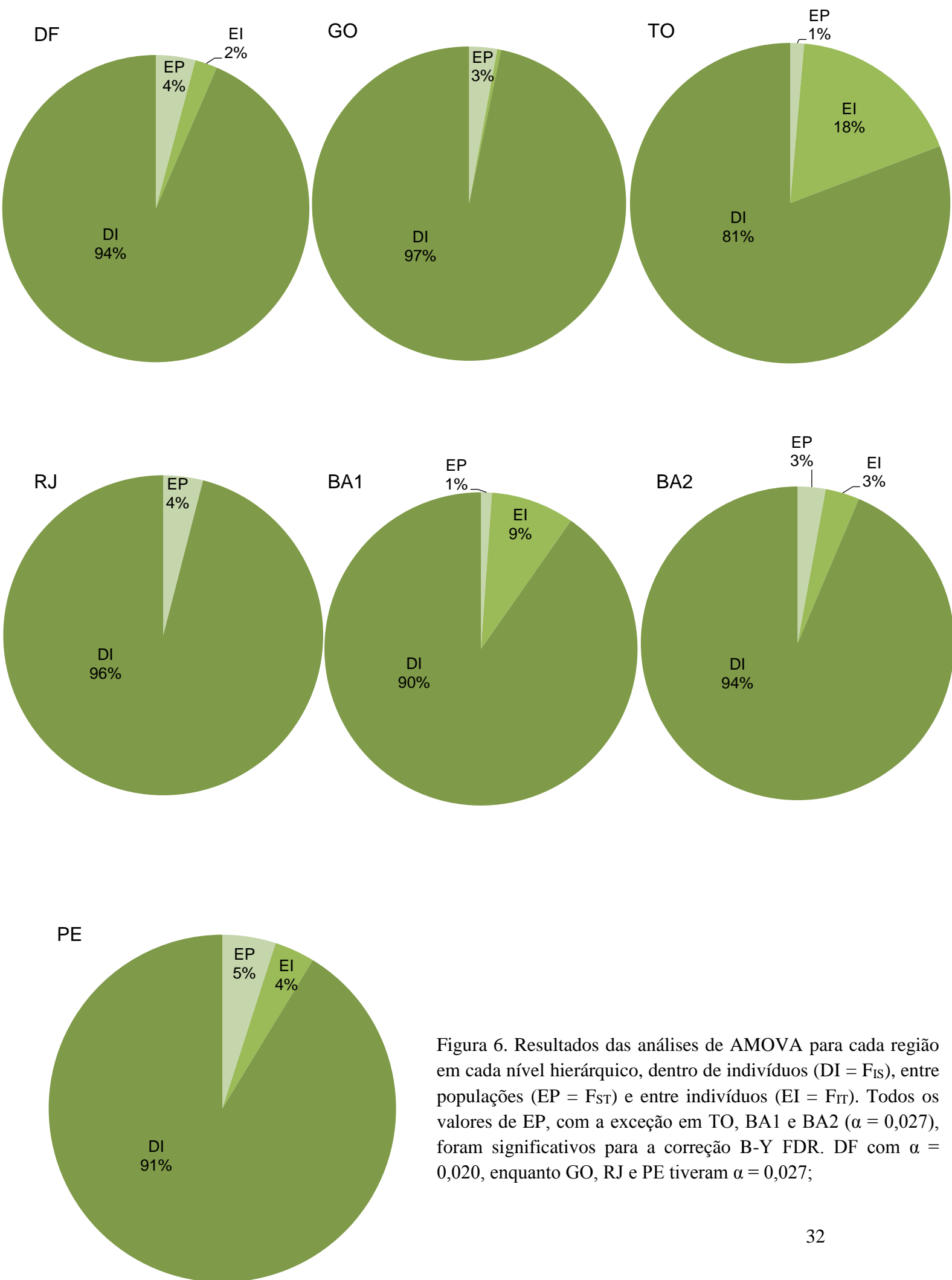


Figura 6. Resultados das análises de AMOVA para cada região em cada nível hierárquico, dentro de indivíduos (DI =  $F_{IS}$ ), entre populações (EP =  $F_{ST}$ ) e entre indivíduos (EI =  $F_{IT}$ ). Todos os valores de EP, com a exceção em TO, BA1 e BA2 ( $\alpha = 0,027$ ), foram significativos para a correção B-Y FDR. DF com  $\alpha = 0,020$ , enquanto GO, RJ e PE tiveram  $\alpha = 0,027$ ;

## 8. DISCUSSÃO

### 8.1 ESCALA INTER-REGIONAL

Estudos com mtDNA indicam que a *H. mabouia* é caracterizada como tendo baixa diversidade genética, mesmo no local onde foi encontrada a maior diversidade (Carranza e Arnold, 2006; Rocha et al., 2005; Vences et al., 2004). Uma espécie congênica (*H. brookii*), por exemplo, apresenta divergência considerável de mtDNA de até 15% de amostras coletadas na Índia e em Myanmar, regiões vizinhas. Amostras de *H. mabouia* coletadas em múltiplas regiões dentro das Américas e da África, entretanto, apresentaram uma divergência de menos de 1% (Carranza e Arnold, 2006), o que torna o método usando microssatélites um dos mais informativos para essa espécie.

No Brasil houve um cenário de invasão mais antigo e múltiplos pontos de invasão primária em comparação ao cenário encontrado na Flórida, o que favorece resultados diferentes nas análises. Os dados encontrados não apresentam o que foi encontrado por Short e Petren (2011a). Não foi encontrado uma estruturação progressiva das regiões de invasão primária em relação as secundárias, nem uma tendência de haver valores  $F_{ST}$  maiores entre as regiões de invasão secundária em relação as primárias e, da mesma maneira, não foi encontrada uma diferença de riqueza alélica significativa entre as regiões de invasão primária e secundária. Foi encontrado dois agrupamentos (Grupos Nordeste e Sudeste), os quais também não possuem diferença significativa de riqueza alélica entre si. Foi encontrado também uma diferenciação significativa entre todas as regiões (esperado devido à distância geográfica). Também foi encontrado uma influência considerável do Grupo Sudeste nas análises de mistura dentro dos dados levantados. Não foi encontrada evidência de efeito gargalo recente pelas as análises, indicando que as regiões amostradas estão sendo habitadas pela a espécie há um tempo considerável. Provavelmente, o resultado se deve a maior atividade econômica nas regiões do grupo, o que, uma vez considerando a associação da espécie com a presença humana, (Jesus et al., 2001; Rocha e Anjos, 2007; Short e Petren, 2012; Townsend e Krysko, 2002; Wagner et al., 2008) pôde favorecer o transporte acidental de indivíduos durante o transporte de mercadorias.

Um caso recente de invasão de *Anolis porcatius* na região do porto de Santos no estado de São Paulo gera uma comparação inicial interessante. No estudo Prates e

colaboradores identificaram esse lagarto invasor que aparentemente também tem uma associação bem próxima com o ser humano e se supõe que esse fator acabe fazendo com que indivíduos sejam transportados para o território brasileiro por meio do comércio marinho com navios vindos de Cuba (Prates et al., 2016). Não se sabe ao certo a origem do *A. porcatius*, nem as consequências de sua invasão, porém sua ocorrência e potencial de distribuição com auxílio antrópico no Brasil levanta preocupações quanto ao seu processo de invasão. *H. mabouia* já está no Brasil a um tempo considerável, uma vez levando em conta os níveis de riqueza alélica sem diferença significativa. Nenhum impacto negativo dessa espécie foi encontrado até o momento do presente estudo, entretanto, mais estudos são necessários. Um levantamento feito por Rocha e colaboradores (2011) já destacou a importância de monitorar essa espécie, tendo em vista registros dela em ambientes silvestres no Brasil (ainda que seja associada com ambientes antrópicos). Esse levantamento aborda as características que a *H. mabouia* vem exibindo na literatura que podem ser motivo de preocupação com seu processo de invasão, como a plasticidade comportamental e as interações com vertebrados simpátricos nativos do Brasil, seja servindo de fonte de alimento ou portador de parasitas (Rocha et al., 2011).

Seria interessante testar para múltiplos eventos de invasão de uma mesma fonte, comparando o parentesco de amostras de diferentes regiões africanas entre si e com amostras brasileiras, mas a falta de mais marcadores poderia comprometer a análise, assim como a falta de espaço amostral e distâncias padronizadas entre as localidades (Benazzo et al., 2015). A possibilidade de contínuos propágulos recentes não pode ser descartada levando em consideração o caso do *A. porcatius*, podendo ser uma das causas para os níveis de variação molecular dentro dos indivíduos para a *H. mabouia* no Brasil. Isso aumenta a importância de se possuir amostras de diferentes regiões africanas para melhor avaliar essa possibilidade além de dispor de maior espaço amostral (Wong et al., 2016; Yu et al., 2014; Zhu et al., 2016). A *H. mabouia* pode ter uma combinação de fatores sugeridos por Detwiler e Criscione (2014), seja a capacidade de superar as limitações impostas pelo efeito fundador, ou/e grande pressão de propágulo nos locais invadidos pela espécie. As populações das regiões de invasão primária poderiam ter tido fluxo gênico entre si conforme foram avançando a frente da invasão secundária para o oeste do território brasileiro, porém as análises de diferenciação e agrupamentos não corroboram essa possibilidade.



No caso do Brasil, ainda que a origem de uma nova população sofra mais um efeito fundador ao contar com o auxílio antrópico em sua dispersão, o fator da mistura de diferentes linhagens de locais de invasão primária diferentes poderia compensar o segundo efeito fundador nas novas populações e dessa forma demonstrar variabilidade genética semelhante ou até maior do que quando se compara com os locais de invasão primária (Kolbe et al., 2004). Para as invasões primárias o tempo desde o evento também já deve ter contribuído para apagar evidências de efeito gargalo ou fundador (Nei et al., 1975; Suarez e Tsutsui, 2008). Porém, as comparações de riqueza alélica não resultaram em valores significativos. O cenário brasileiro sugere o encontro de duas frentes de invasão, uma vinda do Grupo Sudeste e outra do Grupo Nordeste ( $\Delta K = 2$ ), esse último com duas regiões de invasão (PE e BA1). Provavelmente PE e BA1 receberam linhagens próximas de invasores ou já tiveram um fluxo de indivíduos considerável, uma vez que foram posicionados no mesmo agrupamento. Membros do Grupo Sudeste poderiam ser transportados acidentalmente com maior frequência devido a maior atividade econômica das regiões que a constituem, o que explica presença dele mesmo em PE nas análises de mistura, a qual é a região do Grupo Nordeste mais geograficamente distante do Grupo Sudeste. Entretanto, essa presença do Grupo Sudeste mesmo nas regiões mais geograficamente distantes pode ser reflexo de retenção de características ancestrais de linhagens que chegaram tanto no Grupo Sudeste quanto no Grupo Nordeste também, mais estudos são necessários.

TO apresenta uma predominância do mesmo agrupamento (laranja) encontrado para BA1 e PE, o dado pode refletir o tempo que a região pode estar recebendo indivíduos de BA1 e PE por meio de dispersão auxiliada por humanos enquanto recebe um segundo agrupamento pela proximidade com GO e DF em menor quantidade. O igual  $F_{ST}$  entre TO e BA2 e entre TO e DF é uma evidência que suporta essa hipótese. A baixa diferenciação entre BA2 e SC também chama a atenção, essas regiões são geograficamente distantes, mas apresentam valor  $F_{ST}$  similar quando se compara com o valor entre BA1 e BA2, regiões de amostragem muito mais próximas geograficamente. O resultado pode ter origem em uma troca de indivíduos entre as duas regiões ou proximidade das linhagens que invadiram as duas regiões. Somente SC apresentou-se em equilíbrio Hardy-Weinberg pelos dados levantados, o que se deve provavelmente ao único local de coleta, indicando panmixia do único local amostrado. Nas demais regiões as coletas foram feitas em ao menos 3 localidades dentro de cada região. Os desvios do

equilíbrio encontrados dentro das regiões eram esperados mesmo para localidades próximas devido à baixa capacidade dispersora natural da espécie (algumas dezenas de metros) (Short e Petren, 2011a) e poderiam estar também associados a uma estruturação genética intrarregional. O resultado do AMOVA identificou uma variação maior EP (10%) do que EI (6%), assim como encontrou a maior parte da variação dentro dos indivíduos (84%). Isso pode indicar que as regiões podem estar até relativamente isoladas entre si, mas o fluxo gênico entre as regiões ao longo de um intervalo de tempo maior do que o de Short e Petren (2011a) pode ter deixado alta variabilidade em todas as regiões invadidas conforme a espécie foi adentrando o país. Os resultados encontrados pelo STRUCTURE apontam a região BA2 incluída no Grupo Sudeste, assim como TO incluído no Grupo Nordeste, caracterizando as regiões limítrofes entre as frentes de invasão dos Grupos Nordeste e Sudeste.

Baseando-se nos valores compilados na literatura (Balloux e Lugon-Moulin, 2002) na avaliação das estimativas  $F_{ST}$  do presente estudo, o DF apresentou valores iguais e baixos quando pareado com TO e RJ, os valores devem ter sido equiparados devido a uma frequência de transporte dos indivíduos parecida entre DF e as outras duas regiões. O fator da troca de indivíduos pode ser o principal fator quando se visualiza o valor  $F_{ST}$  entre SC e PE, que mesmo sendo as regiões mais geograficamente distantes entre si não possuem o maior valor  $F_{ST}$ . SC e PE apresentaram valores  $F_{ST}$  iguais quando se compara cada um com o DF. Possivelmente porque devem trocar indivíduos com frequência parecida, uma vez que a diferença da distância geográfica das duas regiões com o DF já seria suficiente para caracterizar um  $F_{ST}$  maior se comparado com um ou outro, como pode ser percebido na distância geográfica entre DF e GO. Outra possibilidade é que PE e SC possuem contribuições semelhantes de linhagens invasoras que foram parar no DF. A distância geográfica próxima entre DF e GO suporta o baixo  $F_{ST}$  entre as regiões, o que pode facilitar o transporte de indivíduos. GO apresentou um nível de  $F_{ST}$  baixo quando comparado com RJ, uma possível explicação pode ser uma alta frequência de transporte entre as duas cidades, o que aumenta a chance de indivíduos serem transportados acidentalmente. Outra explicação pode ser que a população de GO recebeu muito mais indivíduos vindos de RJ durante a formação da cidade da região do que de qualquer outra, assim como outras regiões do Grupo Sudeste, deixando resquícios genéticos em seu *pool* gênico que somado ao escambo frequente mantem o  $F_{ST}$  baixo.

Na mesma escala de valores de Balloux e Lugon-Moulin (2002), PE mostra valores  $F_{ST}$  maiores com maior frequência em comparações com outras regiões. Isso sugere que as amostras de *H. mabouia* de PE são as mais isoladas dentre todas as coletadas nesse estudo. RJ parece ser a região que mais dispersa indivíduos para as regiões Sul e Centro-Oeste do Brasil, mas se encontra relativamente isolada de TO, BA1 e SC. O maior valor  $F_{ST}$  que RJ tem com SC pode indicar que indivíduos do RJ ainda não são trocados com tanta frequência quanto com DF e GO, possibilidade suportada pela menor distância geográfica entre SC e RJ em relação à que RJ tem com DF e GO. Entre SC e BA2, há o menor valor  $F_{ST}$  das comparações com SC, podendo ser evidência de fluxo de indivíduos entre as regiões ou retenção de características ancestrais de uma linhagem introduzida nas duas regiões.

## 8.2 ESCALA INTRARREGIONAL

Os resultados encontrados sugerem estruturas baixas ou até mesmo ausentes (Evanno et al., 2005) para todas as regiões com a exceção do DF. Isso pode ter contribuição do transporte acidental de indivíduos feito por humanos (Short e Petren, 2011a, 2011b; Short e Petren, 2012), o que diminuiria a diferenciação entre as localidades dessas regiões. Os resultados das análises de AMOVA mostram uma maior variação entre indivíduos (EI) que entre populações (EP) nas regiões TO e BA1 ao contrário do que seria esperado se cada localidade estivesse isolada, o mesmo é aplicável a BA2 por ter valores iguais. Isso pode ser indício que ao menos dentro dessas três regiões há um fluxo gênico relativamente constante entre suas localidades, enquanto as outras localidades das outras regiões são um pouco mais isoladas.

Dentre as regiões, somente o DF mostrou uma estruturação bem definida entre suas localidades. As outras regiões, apesar de apontarem  $\Delta K > 1$ , mostram uma estruturação fraca. Esse padrão se repetiu dentro das outras regiões, independente da distância geográfica entre as localidades de cada região. Esse fato pode ser explicado pela limitação do índice de Evanno que, apesar de ser o mais adequado na aferição do número de agrupamentos ( $K$ ), é incapaz de delimitar  $K=1$  quando esse é verdadeiro (Evanno et al., 2005), tornando possível que nos casos de estruturação fraca o  $\Delta K=1$  seja o número de agrupamentos mais provável. TO, RJ e BA2, mostram uma estruturação quase neutra entre suas localidades, enquanto BA1, PE e GO mostram uma

estruturção um pouco mais forte entre suas localidades, como pode ser visto nas variações das barras nas análises de STRUCTURE (Figura 3). Essa variação na estruturção entre esses conjuntos de regiões pode ter contribuição do nível de atividade econômica maior nas regiões de estruturção quase neutra, facilitando a troca de indivíduos e dificultando o enquadramento dos indivíduos a grupos populacionais.

Os valores de  $F_{ST}$  do DF entre DFTN e DFLN são a única combinação que possui diferenciação não significativa (Narum, 2006). O dado é curioso uma vez observado que a comparação desses locais possui a maior distância geográfica da região. Isso provavelmente tem participação do auxílio humano que transporta as lagartixas, o que permite manter uma troca de indivíduos em um nível que permita a baixa diferenciação ou contribuição de indivíduos da mesma linhagem, só que mais estudos são necessários. Dentro da região GO apenas foi detectado diferenciação significativa entre GOPS e GOUF1 e entre GOPS e GOUF2. GOUF1 e GOUF2 possivelmente estão próximos demais para mostrar diferenciação significativa entre si, assim como todos os locais de BA1 e TO. O mesmo caso de GO pode ser a mesma causa dos níveis de diferenciação em RJ, RJSER é distante de RJUE1 e RJUE2, mas esses dois últimos são muito próximos entre si. PE mostra uma diferenciação significativa entre seus locais ainda que uma estruturção próxima de neutra e com isso talvez estabelecendo um padrão de distância geográfica mínima para ser possível encontrar diferenciação entre locais de coleta para essa espécie, porém os dados de BA2 nesse aspecto destoam dessa explicação. BA2 tem maior distância geográfica mínima entre suas localidades do que qualquer distância entre as localidades de PE e ainda assim também apresenta só uma diferenciação significativa (entre BAFS1 e BAFS3). A localidade BAFS2 possivelmente tem muito transporte humano para BAFS3 ou ambas as localidades distantes foram invadidas por linhagens próximas de indivíduos.

Os testes de Mantel nas escalas intrarregionais mostram uma correlação não significativa entre as distâncias genéticas e geográficas em TO, BA1 e BA2. O resultado poderia ~~ter~~ ser devido as distâncias geográficas serem pequenas em comparação ao tempo que as regiões já estão habitadas pela espécie (Carranza e Arnold, 2006; Kluge, 1969; Vanzolini, 1968), mas o resultado da análise de regressão linear (Figura 1) remove essa possibilidade. BA2 chama a atenção devido as distâncias entre suas localidades serem maiores que as em TO e BA1, suportando um fluxo de indivíduos

constante entre as localidades, porém mais estudos envolvendo cada região separadamente são necessários. Os resultados das análises de AMOVA intrarregionais de TO e BA1 podem ser explicadas ou pela falta de distância geográfica entre os locais ou pela panmixia dos indivíduos das localidades. A explicação da associação próxima dessa espécie com as atividades humanas (Boivin et al., 2013; Jesus et al., 2001; Rocha e Anjos, 2007; Short e Petren, 2012; Šmíd et al., 2013; Townsend e Krysko, 2002; Wagner et al., 2008) ajuda a embasar os resultados encontrados, mas outros tipos de análise teriam que ser feitos para encontrar relações de parentesco entre as amostras das localidades dentro de cada região e dar maior robustez aos resultados encontrados.

## 9. CONCLUSÃO

Os resultados mostram a caracterização de duas frentes de invasão dentro do território brasileiro, uma frente vinda do Nordeste e outra vinda do Sudeste. A frente de invasão oriunda do Sudeste pode ter vantagem de propagação advinda do transporte acidental durante as atividades econômicas humanas mais frequentes. Porém, a presença do perfil do Sudeste nas regiões mais ao Nordeste do Brasil pode ser também oriunda de retenção de características ancestrais de linhagens que foram introduzidas tanto no Nordeste quanto no Sudeste. Seriam necessários mais estudos de relações de parentesco assim como amostras africanas para averiguar com mais precisão a origem da *H. mabouia* no Brasil, isso é, supondo que tenha vindo de países africanos. Da mesma forma, seriam necessários estudos dentro de cada uma das regiões amostradas para encontrar explicações para os resultados de agrupamentos encontrados.

## 10. BIBLIOGRAFIA

Albuquerque, N.R. De, Soares, M.P., Alves, L.S., 2013. Diet of two sit-and-wait lizards, *Phyllopezus pollicaris* (Spix, 1825) (Phyllodactylidae) and *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès, 1818) (Gekkonidae) in a perianthropic area of Mato Grosso do Sul, western Brazil. *Biota Neotrop.* 13, 376–381.

Anjos, L. a., Rocha, C.F.D., 2008. Reproductive ecology of the invader species gekkonid lizard *Hemidactylus mabouia* in an area of southeastern Brazil. *Iheringia. Série Zool.* 98, 205–209.

Avila-Pires, T.C.S., 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata), *Zoologische Verhandelingen.*

Bahder, B.W., Bahder, L.D., Hamby, K.A., Walsh, D.B., Zalom, F.G., 2015. Microsatellite Variation of two Pacific Coast *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Populations. *Environ. Entomol.* 44, 1449–1453.

Balloux, F., Lugon-Moulin, N., 2002. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Mol. Ecol.* 11, 155–165.

Bansal, R., Karanth, K.P., 2010. Molecular phylogeny of *Hemidactylus* geckos (Squamata: Gekkonidae) of the Indian subcontinent reveals a unique Indian radiation and an Indian origin of Asian house geckos. *Mol. Phylogenet. Evol.* 57, 459–465.

Benazzo, A., Ghirotto, S., Vilaça, S.T., Hoban, S., 2015. Using ABC and microsatellite data to detect multiple introductions of invasive species from a single source. *Heredity (Edinb).* 115, 262–272.

Betancur-R., R., Hines, A., Acero P., A., Ortí, G., Wilbur, A.E., Freshwater, D.W., 2011. Reconstructing the lionfish invasion: insights into Greater Caribbean biogeography. *J. Biogeogr.* 38, 1281–1293.

Biomatters, 2014. Geneious Microsatellite Plugin 1 . 4 for Geneious R6 or later 1–10.

Biomatters, 2013. Geneious 6.0.6 Manual.

Blackburn, T.M., Petchey, O.L., Cassey, P., Gaston, K.J., 2005. Functional diversity of

- mammalian predators and extinction in island birds. *Ecology* 86, 2916–2923.
- Blomberg, S., Shine, R., 2006. Reptiles, in: Sutherland, W.J. (Org.), *Ecological Census Techniques a handbook*. Cambridge University Press, New York, p. 297–300.
- Bock, D.G., Caseys, C., Cousens, R.D., Hahn, M.A., Heredia, S.M., Hübner, S., Turner, K.G., Whitney, K.D., Rieseberg, L.H., 2015. What we still don't know about invasion genetics. *Mol. Ecol.* 24, 2277–2297.
- Boivin, N., Crowther, A., Helm, R., Fuller, D.Q., 2013. East Africa and Madagascar in the Indian Ocean world. *J. World Prehistory* 26, 213–281.
- Buckland, S., Cole, N.C., Aguirre-Gutiérrez, J., Gallagher, L.E., Henshaw, S.M., Besnard, A., Tucker, R.M., Bachraz, V., Ruhomaun, K., Harris, S., 2014. Ecological effects of the invasive giant madagascar day gecko on endemic Mauritian geckos: Applications of binomial-mixture and species distribution models. *PLoS One* 9.
- Cameron, E.K., Bayne, E.M., Coltman, D.W., 2008. Genetic structure of invasive earthworms *Dendrobaena octaedra* in the boreal forest of Alberta: insights into introduction mechanisms. *Mol. Ecol.* 17, 1189–97.
- Carranza, S., Arnold, E.N., 2006. Systematics, biogeography, and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 38, 531–545.
- Chapuis, M.P., Estoup, A., 2007. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Mol. Biol. Evol.* 24, 621–631.
- Chapuis, M.P., Lecoq, M., Michalakis, Y., Loiseau, A., Sword, G.A., Piry, S., Estoup, A., 2008. Do outbreaks affect genetic population structure? A worldwide survey in *Locusta migratoria*, a pest plagued by microsatellite null alleles. *Mol. Ecol.* 17, 3640–3653.
- Colautti, R.I., MacIsaac, H.I., 2004. A neutral terminology to define “invasive” species. *Divers. Distrib.* 10, 135–141.
- Cole, N.C., Jones, C.G., Harris, S., 2005. The need for enemy-free space: The impact of an invasive gecko on island endemics. *Biol. Conserv.* 125, 467–474.

- Cornuet, J.M., Luikart, G., 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144, 2001–2014.
- Cristescu, M.E., 2015. Genetic reconstructions of invasion history. *Mol. Ecol.* 24, 2212–2225.
- Das, M., Purkayastha, J., Bauer, A., Sengupta, S., 2011. *Hemidactylus flaviviridis* Rüppell, 1835 (Sauria: Gekkonidae) an invasive gecko in Assam. *North. West. J. Zool.* 7, 98–104.
- De Sousa, P.A.G., Freire, E.M.X., 2010. Communal nests of *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès, 1818) (Squamata: Gekkonidae) in a remnant of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Biotemas* 23, 231–234.
- Detwiler, J.T., Criscione, C.D., 2014. Recently introduced invasive geckos quickly reach population genetic equilibrium dynamics. *Biol. Invasions* 16, 2653–2667.
- DeWoody, J.A., Avise, J.C., 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals. *J. Fish Biol.* 56, 461–473.
- Dlugosch, K.M., Anderson, S.R., Braasch, J., Cang, F.A., Gillette, H.D., 2015. The devil is in the details: Genetic variation in introduced populations and its contributions to invasion. *Mol. Ecol.* 24, 2095–2111.
- Ellstrand, N.C., Schierenbeck, K. a, 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 97, 7043–50.
- Estoup, A., Ravign, V., Hufbauer, R., Vitalis, R., Gautier, M., Facon, B., 2016. Is There A Genetic Paradox of Biological Invasion? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 47, 51–72.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Mol. Ecol.* 14, 2611–2620.
- Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J.K., 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164, 1567–1587.



Filipová, L., Petrusek, A., Matasová, K., Delaunay, C., Grandjean, F., 2013. Prevalence of the Crayfish Plague Pathogen *Aphanomyces astaci* in Populations of the Signal Crayfish *Pacifastacus leniusculus* in France: Evaluating the Threat to Native Crayfish. PLoS One 8.

Fraimout, A., Loiseau, A., Price, D.K., Xuéreb, A., Martin, J.F., Vitalis, R., Fellous, S., Debat, V., Estoup, A., 2015. New set of microsatellite markers for the spotted-wing *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): A promising molecular tool for inferring the invasion history of this major insect pest. Eur. J. Entomol. 112, 855–859.

François, O., 2016. Running structure -like Population Genetic Analyses with R. arXiv.

Gargan, L.M., Cornette, R., Yearsley, J.M., Montgomery, W.I., Paupério, J., Alves, P.C., Butler, F., Pascal, M., Tresset, A., Herrel, A., Lusby, J., Tosh, D.G., Searle, J.B., McDevitt, A.D., 2016. Molecular and morphological insights into the origin of the invasive greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) in Ireland. Biol. Invasions 18, 857–871.

Goudet, J., 2001. FSTAT , a program for Windows ( 95 and above ) to estimate and test gene diversities and Fixation indices ( version 2 . 9 . 3 ) Hardware requirements : 95.

Hoogmoed, M.S., Avila-Pires, T.C.S., 2015. *Lepidodactylus lugubris* (Duméril & Bibron 1836) (Reptilia: Gekkonidae), an introduced lizard new for Brazil, with remarks on and correction of its distribution in the New World. Zootaxa 4000, 90–110.

Hooper, N.A., Krysko, K., Sheehy, C., 2003. Interspecific communal oviposition and reproduction of four species of lizards (Sauria: Gekkonidae) in the lower Florida Keys. Amphibia-Reptilia 24, 390–396.

Hoskin, C.J., 2011. The invasion and potential impact of the Asian House Gecko (*Hemidactylus frenatus*) in Australia. Austral Ecol. 36, 240–251.

Huang, Q., Li, G., Husseneder, C., Lei, C., 2013. Genetic Analysis of Population Structure and Reproductive Mode of the Termite *Reticulitermes chinensis* Snyder. PLoS One 8, 1–12.

Hubisz, M.J., Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J.K., 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. Mol. Ecol. Resour. 9, 1322–

1332.

Hugo, V., Cardoso, B., Federal, U., Catarina, D.S., 1826. O comércio de escravos para a capitania de Santa Catarina (1815-1826): Notas preliminares 43–51.

Ihaka, R., Gentlemen, R., 1996. R: A Language for Data Analysis and Graphics. *J. Comput. Graph. Stat.* 5, 299–314.

Iturriaga, M., Marrero, R., 2013. Feeding ecology of the Tropical House Gecko *Hemidactylus mabouia* (Sauria: Gekkonidae) during the dry season in Havana, Cuba. *Herpetol. Notes* 6, 11–17.

Jackson, H., Strubbe, D., Tollington, S., Prys-Jones, R., Matthysen, E., Groombridge, J.J., 2015. Ancestral origins and invasion pathways in a globally invasive bird correlate with climate and influences from bird trade. *Mol. Ecol.* 24, 4269–4285.

Jeschke, J.M., Bacher, S., Blackburn, T.M., Dick, J.T.A., Essl, F., Evans, T., Gaertner, M., Hulme, P.E., Kühn, I., Mrugała, A., Pergl, J., Pyšek, P., Rabitsch, W., Ricciardi, A., Richardson, D.M., Sendek, A., Vilà, M., Winter, M., Kumschick, S., 2014. Defining the impact of non-native species. *Conserv. Biol.* 28, 1188–1194.

Jesus, J., Brehm, A., Harris, D.J., 2005. Phylogenetic relationships of *Hemidactylus* geckos from the Gulf of Guinea islands: Patterns of natural colonizations and anthropogenic introductions estimated from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 34, 480–485.

Jesus, J., Brehm, A., Pinheiro, M., Harris, D.J., 2001. Relationships of *Hemidactylus* (Reptilia: Gekkonidae) from Cape Verde Islands: what mitochondrial DNA data indicates. *J. Herpetol.* 35, 672–675.

Johannesen, J., Keyghobadi, N., Schuler, H., Stauffer, C., Vogt, H., 2013. Invasion genetics of American cherry fruit fly in Europe and signals of hybridization with the European cherry fruit fly. *Entomol. Exp. Appl.* 147, 61–72.

Keller, S.R., Fields, P.D., Berardi, A.E., Taylor, D.R., 2014. Recent admixture generates heterozygosity-fitness correlations during the range expansion of an invading species. *J. Evol. Biol.* 27, 616–627.

Kluge, A.G., 1969. The evolution and geographical origin of the New World

*Hemidactylus mabouia-brookii* complex (Gekkonidae, Sauria). Misc. Publ. Museum Zool. Univ. Michigan 1–78.

Kolbe, J.J., Glor, R.E., Rodríguez Schettino, L., Lara, A.C., Larson, A., Losos, J.B., 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431, 177–81.

Kopelman, N.M., Mayzel, J., Jakobsson, M., Rosenberg, N.A., Mayrose, I., 2015. Clumpak: A program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Mol. Ecol. Resour.* 1179–1191.

Lee, C.E., 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends Ecol. Evol.* 17, 386–391.

Lewontin, R.C., 1984. Detecting population differences in quantitative characters as opposed to gene frequencies. *Am. Nat.* 123, 115–124.

Lockwood, J.L., Hoopes, M.F., Marchetti, M., 2007. An Introduction to Invasion Ecology, in: *Invasion Ecology*. Blackwell, p. 1–17.

Lowry, E., Rollinson, E.J., Laybourn, A.J., Scott, T.E., Aiello-Lammens, M.E., Gray, S.M., Mickley, J., Gurevitch, J., 2012. Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecol. Evol.* 3, 182–96.

Luikart, G., Allendorf, F.W., Sherwin, W.B., 1998. Distortion of Allele Frequency Distributions Bottlenecks. *J. Hered.* 238–247.

Luikart, G., Cornuet, J.M., 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data. *Conserv. Biol.* 12, 228–237.

Marquese, R.D.B., 2006. A dinâmica da escravidão no Brasil: resistência, tráfico negreiro e alforrias, séculos XVII a XIX. *Novos Estud. - CEBRAP* 107–123.

McDevitt, A.D., Montgomery, W.I., Tosh, D.G., Lusby, J., Reid, N., White, T.A., McDevitt, C.D., O'Halloran, J., Searle, J.B., Yearsley, J.M., 2014. Invading and expanding: Range dynamics and ecological consequences of the greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) invasion in Ireland. *PLoS One* 9.

McKinney, M., Lockwood, J., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing

- many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14, 450–453.
- Meimberg, H., Hammond, J.I., Jorgensen, C.M., Park, T.W., Gerlach, J.D., Rice, K.J., McKay, J.K., 2005. Molecular Evidence for an Extreme Genetic Bottleneck During Introduction of an Invading Grass to California. *Biol. Invasions* 8, 1355–1366.
- Narum, S.R., 2006. Beyond Bonferroni: Less conservative analyses for conservation genetics. *Conserv. Genet.* 7, 783–787.
- Neff, B.D., Gross, M.R., 2001. Microsatellite Evolution in Vertebrates: Inference From Ac Dinucleotide Repeats. *Evolution (N. Y.)* 55, 1717.
- Nei, M., Maruyama, T., Chakraborty, R., 1975. The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *Evolution (N. Y.)* 29, 1–10.
- Novak, S.J., Mack, R.N., 2005. Genetic Bottlenecks in Alien Plant Species INFLUENCE OF MATING SYSTEMS AND INTRODUCTION DYNAMICS, in: Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Gaines, S.D. (Eds.), *Species Invasions Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography*. Sinauer Associates, p. 201–228.
- Olden, J.D., Leroy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E., Fausch, K.D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.* 19, 18–24.
- Olden, J.D., Rooney, T.P., N, P.S., 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15, 113–120.
- Oliveira, C.M., Auad, a. M., Mendes, S.M., Frizzas, M.R., 2013. Economic impact of exotic insect pests in Brazilian agriculture. *J. Appl. Entomol.* 137, 1–15.
- Peakall, R., Smouse, P.E., 2012. GenALEX 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28, 2537–2539.
- Peakall, R., Smouse, P.E., 2006. GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes* 6, 288–295.
- Pereyra, P.J., 2016. Revisiting the use of the invasive species concept: An empirical approach. *Austral Ecol.* 41, 519–528. doi:10.1111/aec.12340
- Pérez, J.E., Alfonsi, C., Nirchio, M., Salazar, S.K., 2008. *Bioinvaders : the Acquisition*

of New Genetic Variation. *Interciencia* 33, 935–940.

Perrings, C., Williamson, M., Barbier, E.B., Delfino, D., Dalmazzone, S., Shogren, J., Simmons, P., Watkinson, A., 2002. Biological invasion risks and the public good: An economic perspective. *Ecol. Soc.* 6.

Petren, K., Case, T.J., 1998. Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 95, 11739–11744.

Pimentel, D., Zuniga, R., Morrison, D., 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol. Econ.* 52, 273–288.

Piry, S., Luikart, G., Cornuet, J.M., 1999. BOTTLENECK: A Computer Program for Detecting Recent Reductions in the Effective Population Size Using Allele Frequency Data. *J. Hered.* 90, 502–503.

Prates, I., Hernandez, L., Samelo, R.R., Carnaval, A.C., 2016. Molecular Identification and Geographic Origin of an Exotic Anole Lizard Introduced to Brazil, with Remarks on Its Natural History. *South Am. J. Herpetol.* 11, 220–227.

Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959.

Rahel, F.J., 2002. Homogenization of Freshwater Faunas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 291–315.

Ramakrishnan, A.P., Musial, T., Cruzan, M.B., 2010. Shifting dispersal modes at an expanding species' range margin. *Mol. Ecol.* 19, 1134–46.

Rhymer, J.M., Simberloff, D., 1996. Extinction By Hybridization and Introgression. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27, 83–109.

Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J., Pigliucci, M., 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol. Lett.* 9, 981–93.

Robinson, T.B., Alexander, M.E., Simon, C.A., Griffiths, C.L., Peters, K., Sibanda, S., Groenewald, B., Majiedt, P., Sink, K.J., 2016. Lost in translation? Standardising the

terminology used in marine invasion biology and updating South African alien species lists. *African J. Mar. Sci.* 2338, 1–12.

Rocha, C.F.D., Anjos, L.A., Bergallo, H.G., 2011. Conquering Brazil: the invasion by the exotic gekkonid lizard *Hemidactylus mabouia* (Squamata) in Brazilian natural environments. *Zoologia* 28, 747–754.

Rocha, C.F.D., Anjos, L. a, 2007. Feeding ecology of a nocturnal invasive alien lizard species, *Hemidactylus mabouia* Moreau de Jonnès, 1818 (Gekkonidae), living in an outcrop rocky area in southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 67, 485–91.

Rocha, C.F.D., Bergallo, H.G., 2011. Occurrence and distribution of the exotic lizard *Hemidactylus mabouia* Moreau de Jonnès, 1818 in Ilha Grande, RJ, Brazil. *Braz. J. Biol.* 71, 447–450.

Rocha, S., Carretero, M. a, Harris, D.J., 2005. Diversity and phylogenetic relationships of *Hemidactylus* geckos from the Comoro islands. *Mol. Phylogenet. Evol.* 35, 292–299.

Rousset, F., 2008. GENEPOP'007: A complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.* 8, 103–106.

Rutkowski, R., Krofel, M., Giannatos, G., Ćirović, D., Mannil, P., Volokh, A.M., Lanszki, J., Heltai, M., Szabó, L., Banea, O.C., Yavruyan, E., Hayrapetyan, V., Kopaliani, N., Miliou, A., Tryfonopoulos, G.A., Lymberakis, P., Penezić, A., Pakeltyte, G., Suchecka, E., Bogdanowicz, W., 2015. A European concern? genetic structure and expansion of golden jackals (*Canis aureus*) in Europe and the caucasus. *PLoS One* 10, 1–22.

Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, M., Molofsky, J., With, K.A., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Norman, C., Mccauley, D.E., Neil, P.O., Parker, M., Thompson, J.N., Weller, S.G., 2001. The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 32, 305–332.

Sakata, Y., Itami, J., Isagi, Y., Ohgushi, T., 2015. Multiple and mass introductions from limited origins: genetic diversity and structure of *Solidago altissima* in the native and invaded range. *J. Plant Res.* 128, 909–921.

Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H., Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D.,

Grosberg, R.K., Hastings, A., Holt, R.D., Mayfield, M.M., O'Connor, M.I., Rice, W.R., 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 22, 465–71.

Schrey, A.W., Coon, C. a C., Grispo, M.T., Awad, M., Imboma, T., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R., Richards, C.L., Martin, L.B., 2012. Epigenetic Variation May Compensate for Decreased Genetic Variation with Introductions: A Case Study Using House Sparrows (*Passer domesticus*) on Two Continents. *Genet. Res. Int.* 2012, 979751.

Schuelke, M., 2000. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments A poor man's approach to genotyping for research and high-throughput diagnostics . *Prism* 18, 1–2.

Schulte, U., Hochkirch, A., Lötters, S., Rödder, D., Schweiger, S., Weimann, T., Veith, M., 2012. Cryptic niche conservatism among evolutionary lineages of an invasive lizard. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 198–211.

Selkoe, K.A., Toonen, R.J., 2006. Microsatellites for ecologists: A practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecol. Lett.* 9, 615–629.

Short, K.H., Petren, K., 2012. Rapid species displacement during the invasion of Florida by the tropical house gecko *Hemidactylus mabouia*. *Biol. Invasions* 14, 1177–1186.

Short, K.H., Petren, K., 2011a. Fine-scale genetic structure arises during range expansion of an invasive gecko. *PLoS One* 6.

Short, K.H., Petren, K., 2011b. Multimodal dispersal during the range expansion of the tropical house gecko *Hemidactylus mabouia*. *Ecol. Evol.* 1, 181–190.

Short, K.H., Petren, K., 2008. Isolation and characterization of 12 polymorphic microsatellite markers in the tropical house gecko (*Hemidactylus mabouia*). *Mol. Ecol. Resour.* 8, 1319–1321.

Šmíd, J., Carranza, S., Kratochvíl, L., Gvoždík, V., Nasher, A.K., Moravec, J., 2013. Out of Arabia: A Complex Biogeographic History of Multiple Vicariance and Dispersal Events in the Gecko Genus *Hemidactylus* (Reptilia: Gekkonidae). *PLoS One* 8.

Smith, M.M., Smith, H.T., Engeman, R.M., 2004. Extensive contiguous north-south

range expansion of the original population of an invasive lizard in Florida. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 54, 261–264.

Stapley, J., Santure, A.W., Dennis, S.R., 2015. Transposable elements as agents of rapid adaptation may explain the genetic paradox of invasive species. *Mol. Ecol.* 24, 2241–2252.

Suarez, A. V., Tsutsui, N.D., 2008. The evolutionary consequences of biological invasions. *Mol. Ecol.* 17, 351–360.

Townsend, J.H., Krysko, K.L., 2002. The distribution of *Hemidactylus* (Sauria: Gekkonidae) in northern peninsular Florida. *Florida Sci.* 66, 204–208.

Trucchi, E., Sbordoni, V., 2009. Unveiling an ancient biological invasion: molecular analysis of an old European alien, the crested porcupine (*Hystrix cristata*). *BMC Evol. Biol.* 9, 109.

Tsutsui, N.D., Suarez, a V, Holway, D. a, Case, T.J., 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 97, 5948–53.

Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M., Shipley, P., 2004. MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes* 4, 535–538.

Vanzolini, P.E., 1968. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (Sauria). *Arq. Zool.* 17, 1–84.

Vences, M., Wanke, S., Vieites, D.R., Branch, W.R., Glaw, F., Meyer, A., 2004. Natural colonization or introduction? Phylogeographical relationships and morphological differentiation of house geckos (*Hemidactylus*) from Madagascar. *Biol. J. Linn. Soc.* 83, 115–130.

Wagner, P., Köhler, J., Schmitz, A., Böhme, W., 2008. The biogeographical assignment of a west Kenyan rain forest remnant: further evidence from analysis of its reptile fauna. *J. Biogeogr.* 35, 1349–1361.

Wong, N.A., Tooman, L.K., Sewell, M.A., Lavery, S.D., 2016. The population genetics and origin of invasion of the invasive Asian paddle crab, *Charybdis japonica* (A. Milne-Edwards, 1861) (Brachyura: Portunidae) in north-eastern New Zealand. *Mar. Biol.* 163,



1–13.

Xu, C., Tang, S., Fatemi, M., Gross, C., Julien, M.H., Curtis, C., Van Klinken, R.D., 2015. Population structure and genetic diversity of invasive *Phyla canescens*: implications for the evolutionary potential. *Ecosphere* 6, Art162.

Yu, X., He, T., Zhao, J., Li, Q., 2014. Invasion genetics of *Chromolaena odorata* (Asteraceae): extremely low diversity across Asia. *Biol. Invasions* 16, 2351–2366.

Zhang, D.-X., Hewitt, G.M., 2003. Nuclear DNA analyses in genetic studies of populations: practice, problems and prospects. *Mol. Ecol.* 12, 563–584.

Zhu, B.R., Barrett, S.C.H., Zhang, D.Y., Liao, W.J., 2016. Invasion genetics of *Senecio vulgaris*: loss of genetic diversity characterizes the invasion of a selfing annual, despite multiple introductions. *Biol. Invasions* 1–13. doi:10.1007/s10530-016-1277-0

Zielke, D.E., Walther, D., Kampen, H., 2016. Newly discovered population of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Upper Bavaria, Germany, and Salzburg, Austria, is closely related to the Austrian/Slovenian bush mosquito population. *Parasit. Vectors* 9, 163.