UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

LÍVIA CRISTINA DOS SANTOS

**Biologia reprodutiva de *Leposternon microcephalum* (Squamata, Amphisbaenidae) do
Sudeste do Brasil**

São Paulo
2009

LÍVIA CRISTINA DOS SANTOS

**Biologia reprodutiva de *Leposternon microcephalum* (Squamata, Amphisbaenidae) do
Sudeste do Brasil**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo para obtenção do título de
Mestre em Ciências.

Área de concentração: Zoologia
Orientador: Prof^ª Dr^ª Selma Maria Almeida-Santos

São Paulo
2009

SANTOS, L. C. Biologia reprodutiva de *Leposternon microcephalum* (Squamata, Amphisbaenia) do Sudeste do Brasil. 2009. 134 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

RESUMO

Os Amphisbaenia (cobras de duas cabeças) têm sua biologia reprodutiva pouco conhecida, em parte devido à dificuldade de observações em campo e de coleta desses animais, que possuem hábitos fossórios. *Leposternon microcephalum*, da família Amphisbaenidae, é uma espécie amplamente distribuída no Brasil. Este trabalho teve como objetivo estudar aspectos da biologia reprodutiva de *L. microcephalum* do Sudeste do Brasil, tais como fecundidade, época de recrutamento, a ocorrência de oviposturas em formigueiros, tamanho de maturidade sexual, sintopia das gônadas, e dimorfismo sexual de comprimento e diâmetro do corpo, bem como analisar os ciclos folicular e espermatogênico e caracterizar a morfologia das gônadas e vias genitais. Para tanto, foram utilizados espécimes de coleção coletados em diferentes meses do ano para análise e medidas dos testículos, ductos deferentes, folículos ovarianos e ovidutos. Tais órgãos foram ainda analisados sob microscopia de luz, visando à descrição de sua estrutura e um estudo mais aprofundado do ciclo reprodutivo. Foram ainda escavados formigueiros para procura de ovos. Observou-se que o ciclo reprodutivo da fêmea dura pelo menos dois anos, sendo que o depósito mais substancial de vitelo é do tipo vernal (pré-nupcial), concentrado nos três meses que precedem a ovulação. Essa se dá provavelmente na mesma época da cópula, entre novembro e dezembro. A espermatogênese é do tipo misto, e o pico de produção de espermatozóides ocorre cerca de dois meses antes da cópula, havendo pequena fase de estocagem de esperma nos ductos deferentes. Nessa época, o epitélio desses ductos torna-se secretor. Após a fase espermatogênica, há uma acentuada involução dos testículos. O número de ovos produzido por fêmea provavelmente varia entre dois e seis. Os ovidutos dividem-se, segundo sua estrutura observada sob microscópio de luz, em vagina, útero, infundíbulo posterior e infundíbulo anterior. A maturidade sexual dos espécimes pode ser inferida com base na opacidade dos ductos genitais, e é atingida provavelmente aos três anos de idade. A gônada direita é normalmente mais cranial em relação à esquerda, e há uma região de sobreposição, na qual ambas se dispõem lado a lado. Não foi observado dimorfismo sexual, e a ovipostura em formigueiros não parece ser obrigatória.

Palavras-chave: Amphisbaenidae, reprodução, histologia, ciclo reprodutivo.

SANTOS, L. C. Reproductive biology of *Leposternon microcephalum* (Squamata, Amphisbaenia) from Southeastern Brazil. 2009. 134 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

ABSTRACT

The reproductive biology of the Amphisbaenia (worm lizards) is poorly known, in part because of their fossorial habits, which make difficult studies on the field and their capture. *Leposternon microcephalum* is a species widespread in Brazil, and accommodates in the family Amphisbaenidae. This work aimed to study features of the reproductive biology of *L. microcephalum* from Southeastern Brazil, such as fecundity, time of hatching, occurrence of oviposition in ant nests, size of sexual maturity, gonadal sintopy and sexual dimorphism on body length and width. It also aimed to analyze follicular and testicular cycles and to characterize the morphology of gonads and genital ducts. For that, museum specimens collected on different months of the year were used for analyses and measurements of testes, vas deferens, ovarian follicles and oviducts. Those organs were also analyzed histologically by light microscopy, to describe theirs structure and to better characterize the sexual cycle. Ant nests were excavated to look for eggs. The female reproductive cycle were estimated to take at least two years. The most part of yolk deposition occurs during the last three months before ovulation, and it is of the vernal type (pre-nuptial). Ovulation takes place approximately at the same time as mating, between November and December. Spermatogenesis is of the mixed type (type II B), and the peak of spermatozoa production occurs approximately two months before mating. There is a short phase of sperm storage in vas deferens. By that time, vas deferens' epithelium becomes secretory. After the spermatogenesis, there is a great involution of testes. The number of eggs produced by each female probably varies between two and six. According to the structure seen under light microscope, the oviducts are divided in four regions: vagina, uterus, anterior infundibulum and posterior infundibulum. Sexual maturity can be inferred from the opacity of genital ducts, and it is probably attained in three years. The right gonad is usually anterior to the left one, and there is an overlapping region, in which the two gonads are arranged side by side. Sexual dimorphism was not observed, and oviposition in ant nests does not seem to be obligatory.

Key words: Amphisbaenidae, reproduction, histology, reproductive cycle.

1. INTRODUÇÃO

A subordem Amphisbaenia forma, juntamente com a subordem Serpentes e o grupo parafilético dos “lagartos”, a ordem Squamata. É um grupo de répteis fossoriais, conhecidos popularmente como “cobras de duas cabeças” ou “cobras cegas”. O grupo conta com aproximadamente 190 espécies, distribuídas em 24 gêneros (GANS, 2005), e seu monofiletismo foi sugerido tanto por estudos morfológicos como por análises moleculares (KEARNEY, 2003; KEARNEY, STUART, 2004; MACEY et al., 2004; VIDAL et al., 2008). A subordem conta com seis famílias, com ocorrência abrangendo Europa, Oriente Médio e norte da África – família Blanidae –, Cuba – família Cadeidae –, Oriente Médio e norte da África – família Trogonophidae –, Flórida – família Rhineuridae –, regiões do México – família Bipedidae – e Caribe, América do Sul e África – família Amphisbaenidae (VIDAL et al., 2008). A maioria dos Amphisbaenia é ápode, com exceção da família Bipedidae – que conta com um único gênero, com três espécies –, cujos representantes apresentam os membros anteriores (KEARNEY, 2003).

A família com maior diversidade é Amphisbaenidae, que conta com aproximadamente 170 espécies, em 16 gêneros (GANS, 2005). O gênero *Leposternon* Wagler, 1824 conta com oito espécies (GANS, 1971; PORTO et al., 2000; RIBEIRO et al., 2008). *Leposternon microcephalum* tem ampla área de ocorrência, sendo encontrado no Brasil, Argentina, Bolívia, Paraguai e Uruguai (GANS, 2005). No Brasil, sua ocorrência abrange o sul do Pará, costa brasileira até o Rio Grande do Sul, incluindo estados do centro-oeste do Brasil e todos os estados do sudeste (GANS, 1971; RIBEIRO et al., 2008).

Devido ao hábito fossório dos Amphisbaenia e à raridade de encontros com esses animais em condições naturais, pouco se sabe sobre a biologia dos mesmos. Conseqüentemente, existem poucos estudos sobre a história natural do grupo, incluindo a biologia reprodutiva. De fato, Andrade et al. (2006) realizaram uma revisão da literatura sobre

reprodução desses animais, e encontraram dados para apenas 22 espécies, sendo que a maioria dos trabalhos reporta dados como relatos de oviposturas e encontros de fêmeas com ovos ou folículos aumentados. Existem informações sobre o ciclo reprodutivo de machos ou fêmeas apenas para sete espécies – *Amphisbaena alba* (COLLI; ZAMBONI, 1999), *Anops kingii* (VEGA, 2001), *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus*, *Bipes tridactylus* (PAPENFUSS, 1982), *Blanus cinereus* e *Trogonophis wiegmanni* (BONS; SAINT GIRON, 1963). A maioria das espécies para as quais se tem informações sobre o modo reprodutivo são ovíparas, mas foi registrada a ocorrência de viviparidade em *Trogonophis wiegmanni* (BONS; SAINT GIRON, 1963), além de terem sido encontrados embriões sem sinal de casca em *Loveridgea ionidesii* (GANS, KRAKLAU, 1989) e *Monopeltis capensis* (VISSER, 1967), indicando pelo menos uma retenção prolongada dos embriões.

Análises histológicas das vias genitais só foram conduzidas para duas espécies de *Amphisbaenia* até agora – *Blanus cinereus* e *Trogonophis wiegmanni* (BONS; SAINT GIRON, 1963). Os autores puderam descrever o ciclo espermatogênico dessas espécies, que foi classificado como do tipo pré-nupcial, e que apresenta uma fase de acentuada involução dos túbulos seminíferos. As fêmeas dessas duas espécies também tiveram seu oviduto descrito, e os autores obtiveram informações sobre o ciclo vitelogênico. No caso de *Trogonophis wiegmanni*, os mesmos ainda observaram que o tempo decorrido entre a cópula e a parturição – obtida em cativeiro – é de aproximadamente quatro meses. Ainda nessas duas espécies, o ciclo reprodutivo das fêmeas caracteriza-se pela longa duração, havendo um intervalo de vários anos entre duas fases reprodutivas. Papenfuss (1982) também observou, para *Bipes canaliculatus* e *B. biporus*, que as fêmeas não se reproduzem todos os anos. Esse autor ainda discute que as espécies por ele estudadas poderiam ser consideradas estrategistas K, uma vez que, além do pequeno número de ovos produzido por fêmea – de um a quatro – e

de as mesmas não se reproduzirem anualmente, a maturidade sexual demora a ser atingida – aproximadamente 45 meses.

Um aspecto interessante quanto à reprodução de *Amphisbaenia* é a ocorrência de oviposturas em formigueiros. Goeldi (1898) relata a freqüente descoberta de ovos de *L. microcephalum* no interior de formigueiros, e Gans (1971) analisou ninhadas coletadas nesses locais. Vaz-Ferreira et al. (1973) também documentam oviposturas de *Amphisbaena darwini* em formigueiros de *Acromyrmex*. Segundo esses últimos autores, os formigueiros daquele gênero de formigas têm condições de umidade, ventilação e temperatura bastante controladas, mantendo-se o seu interior sempre entre 27° e 29°C. Segundo levantamentos bibliográficos realizados por Brandão e Vanzolini (1985) e Andrade et al. (2006), há registros de ovipostura em formigueiros também para *Anops kingii*, e provavelmente para *Amphisbaena alba* e *Amphisbaena fuliginosa*. Brandão e Vanzolini (1985) sugerem que os ninhos de formigas dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* são os que oferecem melhores condições para ovipostura de répteis, relacionando diversas espécies de Squamata para as quais foi registrada essa associação. Segundo Andrade et al. (2006), a ovipostura nesses locais parece ser preferencial, porém não obrigatória, uma vez que esses autores obtiveram ovipostura de *Amphisbaena mertensi* em cativeiro. Já Azevedo-Ramos e Moutinho (1994), ao notificarem o encontro de uma *Amphisbaena alba* e uma *A. mitchelli* no interior de um ninho de *Atta*, discutem que o fato de nunca terem sido encontrados, na natureza, ovos desses animais em locais não habitados por formigas poderia indicar uma relação obrigatória. Esse aspecto da reprodução de Amphisbaenidae, portanto, merece ser mais discutido, com um volume maior de dados.

Uma característica que parece ser comum entre os *Amphisbaenia* e que até o momento foi pouco discutida é a disposição relativa das gônadas na cavidade abdominal. Nesses animais, de corpo alongado, a gônada direita é, em geral, mais cranial que a esquerda, mas há uma região de sobreposição, na qual as duas gônadas dispõem-se lado a lado. Crook e Parsons

(1980) assim o observaram em 17 espécies de *Amphisbaenia*, de cinco famílias. Tal fato poderia contrastar com o hábito fossório do grupo, já que não seria interessante que folículos vitelogênicos aumentados se dispusessem lado a lado, dilatando o diâmetro do corpo e dificultando conseqüentemente a locomoção nos túneis. Pizzatto et al. (2007) discutem a relação entre a assincronia entre as gônadas e o hábito de serpentes Boidae ao demonstrar que, em espécies arborícolas, há uma sobreposição significativamente menor entre as gônadas direita e esquerda, quando comparadas a espécies terrícolas. Os autores discutem que essa tendência poderia ser adaptativa porque as serpentes arborícolas têm corpo mais alongado, e a disposição em linha das gônadas deve evitar que seus hábitos resultem em danos para os ovos, que dessa forma não ficam sobrepostos. Em *Amphisbaenidae*, porém, apesar da sobreposição existente entre as gônadas, os folículos vitelogênicos e os ovos aparecem dispostos em fila, como foi observado por Andrade et al. (2006) em quatro espécies por eles analisadas. Os autores ainda observaram que a presença de ovos nos ovidutos das fêmeas não era notada externamente, uma vez que não havia distensão do diâmetro do corpo, e sugerem que a disposição dos ovos em linha, bem como seu formato alongado, contribua para evitar tal distensão. É possível que essa acomodação em linha dos ovos ou folículos, a despeito da existência de sobreposição das gônadas, seja facilitada por uma baixa fecundidade. Andrade et al. (2006) observaram que, segundo dados da literatura, em *Amphisbaenia* em geral, o número de ovos ou embriões por ninhada é baixo. Assim, a pressão adaptativa para assincronia das gônadas não seria tão marcante no grupo.

Em relação à fecundidade, Shine (1994) observa que a mesma se relaciona fortemente com o tamanho do corpo das fêmeas em serpentes, e outros autores sugerem que fatores como o uso do habitat, forma do corpo e modo reprodutivo também a influenciam (SEIGEL; FITCH, 1984; SEIGEL; FORD, 1987; SHINE, 1988, 1992). Assim, seria interessante verificar a existência de dimorfismo sexual quanto ao diâmetro do corpo em *Amphisbaenia*,

para discussão em conjunto com dados de fecundidade e disposição dos folículos e ovos no abdome da fêmea. Essa análise de dimorfismo apenas foi realizada para três espécies de Amphisbaenidae, *Amphisbaena alba* (COLLI, ZAMBONI, 1999), *Monopeltis anchietae* e *Zygaspis quadrifrons* (WEBB et al., 2000), que não apresentaram diferenças quanto ao diâmetro do corpo entre machos e fêmeas. Já quanto ao comprimento rostro-cloacal, as fêmeas apresentaram-se maiores do que os machos em *Zygaspis quadrifrons* (WEBB et al., 2000) e em *Anops kingii* (VEGA, 2001). Já em *Blanus cinereus* (GIL et al., 1993), *Amphisbaena alba* (COLLI, ZAMBONI, 1999) e *Monopeltis anchietae* (WEBB et al., 2000) não se observou dimorfismo sexual quanto ao comprimento do corpo.

Quanto a *L. microcephalum*, existem dados pontuais sobre sua reprodução, que permitem, em conjunto, traçar um esboço sobre as épocas de ovipostura e recrutamento da espécie. Goeldi (1898) relata que não é raro encontrar ovos dessa espécie em formigueiros ou pilhas de entulho habitadas por formigas. No mesmo trabalho, o autor documenta que recebeu uma ninhada coletada no Rio de Janeiro em 20 de março de 1983, em uma pilha de entulho habitada por formigas do gênero *Camponotus*, e que os ovos estavam prestes a eclodir. Gans (1971) descreve embriões, em estágio inicial de desenvolvimento, de duas ninhadas de *L. microcephalum* coletadas em dezembro de 1907 e na “primavera de 1908”, também em formigueiros. Marques e Sazima (2004) citam a existência de ovos nos ovidutos de exemplares coletados em outubro. Segundo essas informações, é possível que a ovipostura na espécie ocorra aproximadamente em dezembro, e a eclosão próxima a março.

Uma estrutura interessante foi observada em uma fêmea de *Leposternon microcephalum* recebida em 2006, no Instituto Butantan. Notou-se que a mesma apresentava estrutura semelhante a um hemipênis diminuto. Tais estruturas foram primeiro descritas por Böhme (1995), em espécies de lagartos do gênero *Varanus*, e chamadas por ele de hemiclitoris. A estrutura em questão era encontrada em fêmeas, e era homóloga aos hemipênis

dos machos, apresentando a mesma localização e morfologia semelhante. Os hemiclitoris apresentavam a mesma estrutura dos hemipênis, porém de tamanho reduzido, apresentando-se como órgãos bilobados, com sulco espermático, músculos retratores bifurcados, e as mesmas estruturas calcificadas encontradas nos hemipênis das espécies analisadas pelos autores. Ziegler e Böhme (1997) relataram a observação de hemiclitoris em mais de 50 espécies, incluindo um espécime de *Amphisbaena fuliginosa*, que até o momento era o único entre os *Amphisbaenia* no qual se observaram essas estruturas.

Tendo em vista o exposto, nota-se que a biologia reprodutiva de *Amphisbaenia* tem muitos aspectos a serem melhor estudados, e é interessante uma análise das características reprodutivas de mais espécies do grupo para possibilitar discussões mais ricas acerca desses aspectos.

2. OBJETIVOS

O presente trabalho pretende caracterizar a biologia reprodutiva de *Leposternon microcephalum* do Sudeste do Brasil, tendo por objetivo:

- Caracterizar o ciclo reprodutivo de machos e fêmeas, detalhando com análises histológicas e morfológicas os ciclos espermatogênico e vitelogênico;
- descrever a histologia das vias genitais de machos e fêmeas;
- estimar a fecundidade para a espécie;
- analisar a disposição das gônadas na cavidade abdominal de machos e fêmeas;
- estimar a época de recrutamento e tamanho de maturidade sexual da espécie;
- verificar a existência de dimorfismo sexual quanto aos comprimentos rostro-cloacal, caudal e quanto ao diâmetro do corpo;
- manter casais em cativeiro visando à observação de comportamento reprodutivo;
- analisar a possibilidade de obrigatoriedade da ovipostura em ninhos de formigas;
- descrever os hemiclitoris encontrados em uma fêmea da espécie, e compará-los com hemipênis dos machos.

6. CONCLUSÕES

- O oviduto de *Leposternon microcephalum* divide-se em quatro regiões: vagina, útero, infundíbulo posterior (tuba) e infundíbulo anterior. Essas regiões sofrem modificações nas fêmeas que estão entrando em fase reprodutiva, incluindo o desenvolvimento das glândulas uterinas e do tecido epitelial de revestimento do infundíbulo e da vagina.

- A vitelogênese secundária dura provavelmente um ano, com o maior depósito de vitelo ocorrendo nos três últimos meses antes da ovulação (de setembro a novembro). Trata-se, portanto de um ciclo vitelogênico vernal (pré-nupcial, ou do tipo I).

- A ovulação ocorre provavelmente no final de novembro.

- O ciclo espermatogênico é do tipo misto (ou tipo II B), com repouso reprodutivo no verão, retomada da espermatogênese no outono e pico espermatogênico na primavera, havendo estocagem de esperma nos ductos deferentes por aproximadamente dois meses.

- Durante a fase de estocagem de esperma, o epitélio de revestimento dos ductos deferentes torna-se muito secretor.

- Os machos apresentam acentuada involução dos testículos, que atinge seu pico em dezembro, quando os túbulos seminíferos apresentam-se com pequenos diâmetros, sem lúmen, e há a presença de muitas células intersticiais.

- A cópula ocorre provavelmente entre o final de novembro e começo de dezembro.

- A ovipostura em formigueiros relatada na literatura não parece ser obrigatória.

- O recrutamento provavelmente ocorre por volta de março.

- O crescimento dos jovens é lento, e esses provavelmente levam cerca de três anos para atingir sua maturidade sexual. Os machos podem por vezes tornar-se maduros com menores comprimentos do que as fêmeas.

- Ovidutos e ductos deferentes lisos e translúcidos são bons indicadores de imaturidade na espécie, sendo que espécimes maduros apresentam tais órgãos opacos. Fêmeas maduras e não reprodutivas exibem ovidutos pregueados apenas em sua porção mais anterior.

- Ductos deferentes enovelados são indicadores de estocagem de esperma, e são observados de setembro a novembro.

- Os ovidutos tornam-se pregueados na maior parte de sua extensão no mês que precede a ovulação.

- O desenvolvimento folicular na espécie assemelha-se à observada em outros répteis Squamata. Os folículos contam com uma rede de vasos em sua teca; há uma faixa hipovascular longitudinal correspondente ao estigma, que pode se relacionar com o rompimento do tecido ovariano para ovulação.

- As gônadas de machos e fêmeas apresentam uma região de sobreposição, cuja medida tem distribuição normal. Normalmente, gônada direita é mais cranial em relação à esquerda.

- O número de ovos por fêmea provavelmente varia entre 2 e 6. O pequeno número de ovos produzido por fêmea pode contribuir para a acomodação dos mesmos em fila, evitando a distensão do corpo da fêmea.

- Não foi encontrado dimorfismo sexual quanto aos comprimentos rostro-cloacal e caudal nem quanto ao diâmetro do corpo.

- O hemiclitéris encontrado em uma fêmea do município de São Paulo é provavelmente resultado de flutuações hormonais ocorridas na fase anterior à diferenciação sexual. Essa estrutura não foi observada em outros indivíduos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALDRIDGE, R. D. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. **Herpetologica**, Chicago, v. 35, p. 256-261, 1979.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M. **Modelos reprodutivos em serpentes: estocagem de esperma e placentação em *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae)**. 2005. 204 f. Tese (Doutorado em Anatomia) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M.; LAPORTA-FERREIRA, I. L.; ANTONIAZZI, M. M.; JARED, C. Sperm storage in males of the snake *Crotalus durissus terrificus* (Crotalinae: Viperidae) in Southeastern Brazil. **Comparative Biochemistry and Physiology**, Amsterdam, v. 139, p. 169-174, 2004.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M.; ORSI, A. M. Ciclo reprodutivo de *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae): morfologia e função do oviduto. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**. Belo Horizonte, v. 26, p. 109-112, 2002.
- ANDRADE, D.V.; NASCIMENTO, L.B., ABE, A.S. Habits hidden underground: a review on the reproduction of the Amphisbaenia with notes on four neotropical species. **Amphibia-Reptilia**, Calci (Pisa), v. 27, p. 207-217, 2006.
- AZEVEDO-RAMOS, C.; MOUTINHO, P. R. S. Amphisbaenians (Reptilia: Amphisbaenidae) in nests of *Atta sexdens* (Hymenoptera: Formicidae) in eastern Amazonia, Brazil. **Entomological News**, Philadelphia, v. 105, nº 3, p. 183-184, 2004.
- BLACKBURN, D. G. Structure, function and evolution of the oviducts of Squamate reptiles, with special reference to viviparity and placentation. **The Journal of Experimental Zoology**, v. 282, p. 560-617, 1998.
- BÖHME, W. Hemictitoris discovered: a fully differentiated erectile structure in female monitor lizards (*Varanus* spp.) (Reptilia: Varanidae). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, Berlin, v. 33, p. 129-132, 1995.
- BONS, J.; SAINT GIRONS, H. Ecologie et cycle sexuel des amphisbeniens du Maroc. **Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc**, Rabat, v. 43, nº 3, p. 117-167, 1963.

BRANDÃO, C. R. F.; VANZOLINI, P. E. Notes on incubatory inquilinism between Squamata (Reptilia) and the neotropical fungus-growing ant genus *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 36, n° 3, p. 31-36, 1985.

COLLI, G.; ZAMBONI, D. S. Ecology of the worm lizard *Amphisbaena alba* in the cerrado of central Brazil. **Copeia**, Lawrence, 1999, n° 3, p. 733-742, 1999.

CREWS, D.; GANS, C. The interaction of hormones, brain and behavior: an emerging discipline in Herpetology. In: GANS, C.; CREWS, D. **Biology of the Reptilia**. v. 18, Physiology E. Chicago: University of Chicago Press, 1992. p. 1-23.

CROOK, J. M.; PARSONS, T. S. Visceral anatomy of the *Amphisbaenia*. **Journal of Morphology**, v. 163, p. 99-133, 1980.

CUELLAR, O. Oviductal anatomy and sperm storage structures in lizards. **Journal of Morphology**, v. 119, p. 7-20, 1966.

GANS, C. Relative success of divergent pathways in amphisbaenian specialization. **The American Naturalist**, Chicago, v. 102, n° 926, p. 345-362, 1968.

_____. Studies on amphisbaenians (*Amphisbaenia*, Reptilia): 4. A review of the amphisbaenid genus *Leposternon*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, v. 144, p. 379-464, 1971.

_____. The characteristics and affinities of the *Amphisbaenia*. **Transactions of the Zoological Society of London**, London, v. 34, p. 347-416, 1978.

_____. Checklist and bibliography of the *Amphisbaenia* of the world. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, n° 289, p. 1-130, 2005.

GANS, C.; KRAKLAU, D. M. Studies on Amphisbaenians (Reptilia). 8. Two genera of small species from East Africa (*Geocalamus* and *Loveridgea*). **American Museum Novitates**, New York, v. 2944, p. 1-28, 1989.

GIL, M. J.; GUERRERO, F.; PÉREZ-MELLADO, V. Observations on morphometrics and ecology in *Blanus cinereus* (Reptilia: Amphisbaenia). **Journal of Herpetology**, Salt Lake City, v. 27, p. 205-209, 1993.

GIRLING, J. E. The reptilian oviduct: a review of structure and function and directions for future research. **Journal of Experimental Zoology**, v. 293, p. 141-170, 2002.

GOELDI, E. A. Die eier von 13 brasilianischen Reptilien, nebst Bemerkungen über Lebens – und Fortpflanzungsweise letzterer. Beobachtungen aus den Jahren 1884-1897. **Zoologische Jahrbucher Abteilung fuer Systematik, Oekologie und Geographie der Tiere**, Jena, v. 10, p. 640-676, 1898.

GOLDBERG, S.R.; PARKER, W.S. Seasonal testicular histology of the colubrid snakes, *Masticophis taeniatus* and *Pituophis melanoleucus*. **Herpetologica**, Emporia, v. 31, p. 317-322, 1975.

GUILLETTE Jr., L. J. The evolution of viviparity in lizards: ecological, anatomical and physiological correlates lead to new hypotheses. **BioScience**, v. 43, n° 11, p. 742-751, 1993.

HUBERT, J. Origin and development of oocytes. In: GANS, C.; BILLETT, F.; MADERSON, P. F. A. **Biology of the Reptilia**. v. 14, development A. New York: John Wiley & Sons, 1985. p. 41-74.

JARED, C.; BURMAN, A.; LEON, N. Les Amphisbènes, folklore et biologie. **La Recherche**, Paris, n° 302, p. 38-40, Octobre 1997 a.

JARED, C.; ANTONIAZZI, M. M.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Natural history notes. *Leposternon infraorbitale* (two-headed snake). Reproduction. **Herpetological Review**, Lawrence, v. 28, n° 1, p. 44-45, 1997 b.

JOHNSON, L.F.; JACOB, J.S.; TORRANCE, P. Annual testicular and androgenic cycles of the cottonmouth (*Agkistrodon piscivorus*) in Alabama. **Herpetologica**, Emporia, v. 38, p. 16-25, 1982.

JONES, R. E.; LOPEZ, K. H.; SUMMERS, C. H.; AUSTIN, H. B.; RAND, M. S. Development of an avascular region (the stigma) in the ovarian follicles of lizards (*Anolis*). **Journal of Morphology**, v. 194, p. 131- 322, 1987.

KEARNEY, M. Systematics of the Amphisbaenia based on morphological evidence from recent and fossil forms. **Herpetological monographs**, Washington, v. 17, p. 1-74, 2003.

KEARNEY, M.; STUART, B. L. Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. **Proceedings of the Royal Society of London**, London, 2004 B, p. 1677-1683, 2004.

MACEY, J. R.; PAPENFUSS, T. J.; KUEHL, J. V.; FOURCADE, H. M. & BOORE, J. L. Phylogenetic relationships among amphisbaenian reptiles based on complete mitochondrial genomic sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Orlando, v. 33, p. 22 – 31, 2004.

MARQUES, O. A. V.; SAZIMA, I. História natural dos répteis da estação ecológica Juréia-Itatins. In: MARQUES, O. A. V.; DULEBA, W. **Estação ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna**. São Paulo: Holos editora, 2004. p. 257-277.

OLSSON, M.; MADSEN, T.; SHINE, R. Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipera berus*. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 264, p. 455-459, 1997.

PAPENFUSS, T. J. The ecology and systematics of the Amphisbaenian genus *Bipes*. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences**, San Francisco, n. 136, p. 1-42, 1982.

PESANTES, C. S. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. **Journal of Herpetology**, London, v. 28, nº 1, p. 93-95, 1994.

PIZZATTO, L.; ALMEIDA-SANTOS, S.M.; SHINE, R. Habitat Use, Body Shape and Life-History: Morphological and reproductive adaptations to arboreality in snakes. **Ecology**, Washington, v. 88, nº 2, p. 359-366, 2007.

PORTO, M.; SOARES, M. A.; CARAMASCHI, U. A new species of *Leposternon* Wagler, 1824 from Minas Gerais, Brazil, with a key to the species of the genus (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). **Boletim do Museu Nacional N S Zoologia**, Rio de Janeiro, v. 412, p. 1-10, 2000.

RIBEIRO, S.; VAZ-SILVA, W.; SANTOS Jr., A. P. New pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from brazilian cerrado. **Zootaxa**, Auckland, v. 1930, p. 18-38, November 2008.

SAINT GIRON, H. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. **Herpetologica**, Chicago, v. 38, nº 1, pp. 5-16, 1982.

_____. Comparative data on Lepidosaurian reproduction and some time tables. In: GANS, C.; BILLETT, F. **Biology of the Reptilia**. v. 15, development B. New York: John Wiley & Sons, 1985. p. 35-58.

SANTOS, L. C.; KASPEROVICZUS, K. N.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Encontro de hemiclitoris em um espécime de *Leposternon microcephalum* (Squamata, Amphisbaenidae) e comparação com hemipênis da espécie. In: **III Congresso Brasileiro de Herpetologia**, 2007, Belém. Sociedade Brasileira de Herpetologia. 2007. CD-ROM.

SANTOS, L. C.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Reproductive biology and features of daily and annual activity of *Leposternon microcephalum* (Squamata, Amphisbaenidae) from Southeastern Brazil. **Memórias do Instituto Butantan**, São Paulo, v. 64, p. 148, dez. 2007.

SCHUETT, G. Is long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pitvipers? In: CAMPBELL, J. A.; BRODIE, E. D. **Biology of Pitvipers**. Tyler, Texas: Selva, 1992. p. 169-184.

SEIGEL, R. A.; FITCH, H. S. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. **Oecologia**, Heidelberg, v. 61, p. 293-301, 1984.

SEIGEL, R.A., FORD, N.B. Reproductive Ecology. In: SEIGEL, R.A.; COLLINS, J.T., NOVAK, S.S., **Snakes: Ecology and Evolutionary Biology**. New York: MacMillan, 1987. p. 210-252.

SEVER, D. M.; RYAN, T. J. Ultrastructure of the reproductive system of the black swamp snake (*Seminatrix pygaea*): Part I. Evidence for oviducal sperm storage. **Journal of Morphology**, v. 241, pp. 1-18, 1999.

SHINE, R. Constrains on reproductive investment: a comparison between aquatic and terrestrial snakes. **Evolution**, Tempe, v. 42, p. 17-27, 1988.

_____. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? **Evolution**, Lawrence, v. 46, p. 828-833, 1992.

_____. Sexual size dimorphism in snakes revisited. **Copeia**, Lawrence, v. 2, p. 326 – 346, 1994.

VAZ-FERREIRA, R.; ZOLESSI, L.C.; ACHAVAL, F. Oviposición e desarrollo de ofidios y lacertilios en hormigueros de *Acromyrmex*. II. **Trabajos del V Congreso Latinoamericano de Zoología**, Montevideo, v. 1, p. 232-244, 1973.

VEGA, L. Reproductive and feeding ecology of the Amphisbaenian *Anops kingi* in east-central Argentina. **Amphibia-Reptilia**, Leiden, v. 22, p. 447-454, 2001.

VIDAL, N.; AZVOLINSKY, A.; CRUAUD, C.; HEDGES, S. B. Origin of tropical American burrowing reptiles by transatlantic rafting. **Biology Letters**, v. 4, n° 1, p. 115-118, 2008.

VISSER, J. First report of ovoviviparity in a southern african amphisbaenid, *Monopeltis capensis*. **Zoologica africana**, Cape Town, v. 3, n° 1, p. 111-113, 1967.

VOLSØE, H. Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). **Spolia Zoology Museum Hauniensis**, Copenhagen, v. 5, p. 1-172, 1944.

WEBB, J. K.; SHINE, R.; BRANCH, W. R.; HARLOW, P. S. Life underground: food habits and reproductive biology of two Amphisbaenian species from Southern Africa. **Journal of Herpetology**, Salt Lake City, v. 34, n° 4, p. 510-516, 2000.

ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. 4° ed. New Jersey: Prentice-Hall International Inc., 1999. 718p.

ZIEGLER, T.; BÖHME, W. Genitalstrukturen und Paarungsbiologie bei squamaten Reptilien, speziell den Platynota, mit Bemerkungen zur Systematik. **Mertensiella**, n° 8, p. 1-209, 1997.