UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Associações ecológicas e evolutivas da forma da cabeça em lagartos serpentiniformes (Squamata)

Vinicius Anelli

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada

Ribeirão Preto - SP

2019

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Associações ecológicas e evolutivas da forma da cabeça em lagartos serpentiformes (Squamata)

Vinicius Anelli

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Orientadora: Tiana Kohlsdorf

Ribeirão Preto - SP

2019

FICHA CATALOGRÁFICA

Anelli, Vinicius

Associações ecológicas e evolutivas da forma da cabeça em lagartos serpentiformes (Squamata), 2019.
113 p.

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.
Orientadora: Kohlsdorf, Tiana.

1. Fossorialidade. 2. Crânio. 3. Evolução convergente. 4. Ecomorfologia. 5. Gymnophthalmidae.

“Associações ecológicas e evolutivas da forma da cabeça em lagartos
serpentiformes (Squamata)”

Vinicius Anelli

Ribeirão Preto, _____ de 2019.

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a). Tiana Kohlsdorf
(Orientadora)

Aos meus pais, Sandra e Miro.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiro e principalmente à minha orientadora, Dra. Tiana Kohlsdorf, pelo constante incentivo, encorajador apoio e pelas conversas empolgantes. Sou grato pela oportunidade e pelo privilégio de poder crescer, profissional e pessoalmente, diante de mentora, profissional e pessoa a quem tanto admiro. Pelo constante aprendizado, dentro e fora do laboratório, e pelos ensinamentos que vão muito além da ciência e dos avanços detalhados nestas páginas, e que se iniciaram em sala de aula, quando comecei a entender o quão fascinante estudar Evolução pode ser. Muito obrigado!

Ao Dr. Anthony Herrel, pela oportunidade e privilégio único de poder compartilhar de sua empolgação e excelência. Durante minha graduação, quando tive contato com uma de suas inúmeras publicações, Anthony contribuiu indiretamente pelo meu ávido interesse por biologia evolutiva. Durante o mestrado, foi essencial para que eu reavivasse e confirmasse minha paixão por esta área, me recebendo em seu laboratório e me proporcionando uma experiência enriquecedora, formadora e inesquecível. *Merci beaucoup!*

Aos curadores, técnicos e profissionais envolvidos com as coleções biológicas e museus do Brasil e do mundo, diante da recente tragédia ocorrida em Setembro de 2018, no Museu Nacional do Rio de Janeiro. Eu espero que trabalhos como este ressaltem o papel imprescindível destas instituições, e dos responsáveis por sua manutenção e funcionamento, para o futuro da ciência. Agradeço à Dra. Aline Benetti, Dr. André Braga, Chico, e ao curador, Prof. Dr. Hussam Zaher, por me receberem de braços abertos em minhas várias visitas à Coleção Herpetológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Ao Dr. Nicolas Vidal e ao Yves Boussicaud, e toda a equipe do laboratório de herpetologia associado à Coleção do Museu Nacional de História Natural de Paris, por me receberem em seu espaço e por me auxiliarem ao longo de vários meses em minha busca por espécies notáveis de lagartos do mundo todo. Ao Dr. Patrick Campbell, do Museu de História Natural de Londres, e ao Dr. Frank Tillack, do Museu de História Natural de Berlim, por me receberem e se embrenharem comigo pelos extensos corredores destas prestigiosas instituições. Aos curadores e gerentes de coleções que concederam empréstimo de alguns dos espécimes utilizadas neste estudo: Dr. Guarino Colli (Coleção Herpetológica da UnB), Dr. Richard

Carl Vogt e Dra. Fernanda de Pinho Werneck (Coleção Herpetológica do INPA), e Dr. Paulo G. H. Passos e Dra. Manoela Woitovicz Cardoso (Coleção Herpetológica do MNRJ). Sem todos vocês, trabalhos como este seriam inviáveis!

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pelo financiamento à minha pesquisa no Brasil (Processo n. 2016/16385-7) e no exterior (Processo n. 2017/17889-1), e também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada, em especial à secretária, Vera Cassia Ciclini de Lucca, e à Comissão Coordenadora do Programa pelo apoio institucional. Aos docentes do Departamento de Biologia, em especial ao Dr. Eduardo Andrade Botelho de Almeida, pela disponibilização de espaço e equipamento para a obtenção das fotografias dos lagartos gimnoftalmídeos.

Aos colegas do Laboratório de Evolução e Biologia Integrativa (LEBI), por compartilharem das derrotas e vitórias diárias do mundo acadêmico, pelo apoio e amizade, e por contribuírem constantemente com o desenvolvimento e com o crescimento deste trabalho e desta etapa da minha formação.

Aos amigos, mais que amigos, companheiros, mais que companheiros, sem os quais este caminho teria sido muito mais árduo. Aos amigos mais próximos e mais distantes, ao mais antigos e ao mais recentes. Agradeço em especial aos moradores (e agregados) do Daniela 32, e ao Rapha, por fazerem parte de minha vida.

Aos meus pais, ao meu irmão e às minhas avós, pelo incondicional apoio familiar, pelo amor, por proporcionarem um lugar-seguro em meio à loucura e ao caos que é o mundo de hoje. Amo vocês.

RESUMO

Convergências são frequentes na evolução da diversidade dos seres vivos. Padrões fenotípicos parecidos originados a partir de processos evolutivos independentes são interpretados como evidência da força da seleção natural na diversificação da vida. Corpos alongados e com apêndices locomotores reduzidos (i.e. serpentiformes) são frequentes e evoluíram em múltiplas linhagens de vertebrados. Ao menos 25 origens independentes do fenótipo serpentiforme são reconhecidas em Squamata, frequentemente associadas ao hábito fossorial. Explicações para essa frequente associação residem nas predições energéticas e biomecânicas envolvidas com o deslocamento por enterramento. A cabeça possui papel funcional relevante envolvido com a perfuração do substrato durante o deslocamento fossorial. Associação evolutiva entre a forma da cabeça e a fossorialidade foi descrita para a família de lagartos *Gymnophthalmidae*, mas generalizada para as duas linhagens serpentiformes independentes do grupo. No presente trabalho, morfometria geométrica de contorno foi implementada para testar a hipótese de que a forma da cabeça varia entre os representantes fossoriais de lagartos gimnoftalmídeos. Verificou-se que variações morfológicas são dependentes do tipo de substrato de enterramento, com espécies fossoriais que ocupam substratos arenosos apresentando cabeças mais pontiagudas e menores, diferindo significativamente de espécies que se deslocam em meio ao folhoso, com formatos mais arredondadas. O presente estudo também testou associações entre diferentes regimes de seleção e a evolução de fenótipos serpentiformes a partir de uma base de dados morfológicos e ecológicos abrangendo 198 espécies de todas as grandes linhagens de lagartos viventes. Os resultados indicam que a forma da cabeça evoluiu em associação ao hábito locomotor e ao microhabitat, com espécies fossoriais apresentando ótimos adaptativos distintos envolvidos com o tipo de solo no qual o enterramento ocorre, explicados pelas diferentes demandas seletivas impostas por distintos substratos. Os avanços detalhados neste trabalho contribuem para esclarecer como padrões convergentes evoluíram nos répteis escamados, revelando significativa diversidade quanto à forma da cabeça associada ao uso do microhabitat em espécies fossoriais.

Palavras-chave: Fossorialidade. Crânio. Evolução convergente. *Gymnophthalmidae*. Ecomorfologia. Ecologia funcional.

ABSTRACT

Convergence is ubiquitous to the striking diversity of life. Similar phenotypes originated by independent evolutionary processes are interpreted as evidence for the strength of natural selection. Elongated limb-reduced bodies are frequent and evolved multiple times among vertebrates. At least twenty-five independent origins of snakelike phenotypes are recognized for Squamata, frequently associated to fossorial environments. Explanations for the frequent occurrence of elongated limbless forms in association to fossoriality reside in the functional and biomechanical predictions of such phenotype for burrowing. Head plays an important functional role in excavating the soil during head-first burrowing. Evolutionary associations between skull shape and fossoriality were described for Gymnophthalmidae lizards, although patterns were generalized for both independent origins of snakelike, fossorial forms in the family. In our study, outline geometric morphometric was implemented in order to test the hypothesis that head shape varies among fossorial gymnophthalmids. Our findings indicate that such variations are substrate-dependent in Gymnophthalmidae, as sand-swimmer gymnophthalmids exhibit smaller, narrow-snouted heads, whereas leaf-litter dwellers differ in head shape patterns, with rounded heads. Our study also tested associations between distinct selective regimes and the evolution of snakelike phenotypes for lizards in general, as from an ecomorphological database comprising 198 species from all continents, representing all the major lizard lineages recognized. Results indicate that skull shape evolved in association to locomotion and to microhabitat, as fossorial species evolve towards distinct adaptive optima according to the burrowing substrate, since head is in direct contact with soil during locomotion and subject to distinct selective demands imposed by substrate specificities. The advances described in our study contribute to clarify how convergent patterns evolve among squamates, unveiling considerable diversity in head shape associated to microhabitat use in fossorial species.

Keywords: Fossoriality. Skull. Convergent evolution. Gymnophthalmidae. Ecomorphology. Functional ecology.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	9
Notas aos termos empregados	12
 CAPÍTULO UM - VARIAÇÕES NA FORMA DA CABEÇA EM GYMNOPHTHALMIDAE: RELAÇÕES COM A FOSSORIALIDADE	 14
1. RESUMO	16
2. INTRODUÇÃO	17
3. OBJETIVO E HIPÓTESES	22
4. MATERIAL E MÉTODOS	23
4.1. Construção das Bases de Dados: Morfologia e Ecologia	23
4.2. Análises dos Dados	33
5. RESULTADOS	39
5.1. Forma da Cabeça em Gymnophthalmidae	39
5.2. Associações Ecomorfológicas	49
6. DISCUSSÃO	57
 CAPÍTULO DOIS - EVOLUÇÃO DE PADRÕES CONVERGENTES DA FORMA DA CABEÇA EM LINHAGENS FOSSORIAIS DE LAGARTOS: RELAÇÕES COM O SUBSTRATO DE ENTERRAMENTO	 62
1. RESUMO	64
2. INTRODUÇÃO	65
3. OBJETIVO E HIPÓTESES	67
4. MATERIAL E MÉTODOS	68
4.1. Construção da base de dados	68
4.2. Análise dos Dados: Teste de Regimes Seletivos	74
5. RESULTADOS	78
6. DISCUSSÃO	94
 CONCLUSÃO	 100
 LITERATURA CITADA	 103

INTRODUÇÃO GERAL

Após bilhões de anos de história da vida, é possível identificar uma exuberante diversidade de formas entre os seres vivos, e parte considerável desta diversidade pode ser melhor compreendida à luz da seleção natural. A seleção natural é interpretada como uma das principais forças evolutivas envolvidas em processos de diversificação, sendo frequentemente inferida com base em evidências de associações entre variações fenotípicas e parâmetros ambientais (Gould, 2002). Em meio a tamanha diversidade, é possível identificar uma série de similaridades existentes entre os diferentes grupos de seres vivos. Alguns organismos possuem características que são compartilhadas com outros grupos e que podem ser explicadas por meio de hipóteses de homologia, que assumem a presença de determinada estrutura no ancestral compartilhado entre linhagens como evidência de um contínuo evolutivo (Nixon & Carpenter, 2011). Não é raro, entretanto, que hipóteses explicando a presença de similaridades entre duas ou mais linhagens distintas interpretem como homólogas características que, na verdade, se estabeleceram independentemente nos diferentes grupos (Wake et al., 1991; Pearce, 2011; Powell, 2012). Nesse contexto, fenótipos aparentemente similares podem ter evoluído independentemente, resultando em semelhanças fenotípicas que não são explicadas pela ancestralidade comum. A evolução independente de fenótipos similares em linhagens filogeneticamente distantes é denominada ‘convergência’, e tem sido foco recorrente de estudos na área de Biologia Evolutiva (Doolittle, 1994; Hall, 2003; Arendt & Reznick, 2007; Christin et al., 2010; Losos, 2011; McGhee, 2011; Pearce, 2011; Wake et al., 1991, 2011; Stern, 2013). Embora convergências evolutivas representem um desafio em estudos comparativos, sendo frequentemente remetidas a erros de codificação por sistematas (Nixon & Carpenter, 2011), elas certamente enriquecem estudos dedicados a avaliar padrões e processos de diversificação fenotípica ao longo da evolução da vida (Wake et al., 1991).

A evolução de padrões fenotípicos convergentes pode refletir a existência de pressões seletivas equivalentes que favoreceram o estabelecimento de semelhanças fenotípicas nas diferentes linhagens (Nixon & Carpenter, 2011). Embora semelhantes entre si, os fenótipos convergentes não compartilham a mesma origem durante a história evolutiva, e poderiam passar a ser interpretados como padrões que são diferentes com base em informações mais refinadas acerca dos processos de transformação morfológica que ocorreram em associação com determinadas transições ecológicas. De fato, as convergências evolutivas constituem uma

parcela significativa dos processos de diversificação dos seres vivos, podendo ser identificadas em diferentes níveis de organização biológica (Arendt & Reznick, 2007; Christin et al., 2010; McGhee, 2011; Wake et al., 2011; Stern, 2013). Padrões convergentes frequentes reforçam o papel da seleção natural no estabelecimento da diversidade biológica, uma vez que fenótipos similares podem evoluir a partir de pressões seletivas equivalentes durante a história evolutiva de linhagens filogeneticamente distantes (Wake et al., 1991; 2011; Losos, 2011; Pearce, 2011; Powell, 2012).

Dentre os diversos casos reconhecidos de convergência evolutiva (ver Wiens et al., 2006; McGhee, 2011; Edwards et al., 2012; McGee & Wainwright, 2012; Mahler et al., 2013; Moen et al., 2013; e Bergmann & Morinaga, 2018, para alguns exemplos recentes), o surgimento de fenótipos serpentiformes em linhagens de animais vertebrados representa um exemplo promissor para estudos de diversificação fenotípica, permitindo inclusive inferências acerca dos processos envolvidos na evolução desse padrão. O alongamento do corpo e a redução ou perda completa dos apêndices locomotores (Caldwell, 2003) evoluiu recorrentemente em peixes, anfíbios e mamíferos, sendo inferidas ao menos 25 origens independentes em Squamata (Wiens & Singluff, 2001; Wiens et al., 2006; Bergmann & Morinaga, 2018). Nos répteis escamados serpentiformes, destaca-se a imensa diversificação das serpentes, grupo distribuído pelos mais diversos habitats ao redor do mundo (Vitt & Caldwell, 2013), além das diversas linhagens de lagartos que congregam representantes caracterizados por um corpo alongado no qual os membros locomotores são reduzidos ou ausentes, tais como Scincidae, Gymnophthalmidae e as anfisbenas. A linhagem das anfisbenas provavelmente congrega uma única origem do fenótipo serpentiforme em Squamata, e inclui espécies de diferentes famílias (Rhineuridae, Bipedidae, Cadeidae, Blanidae, Trogonophidae e Amphisbaenidae, de acordo com a hipótese filogenética proposta por Zheng & Wiens, 2016) distribuídas por diversas regiões do planeta. Já a família de lagartos Scincidae agrupa aproximadamente metade das origens de fenótipos serpentiformes reconhecidos em Squamata, enquanto a família de lagartos Gymnophthalmidae, restrita às Américas Central e do Sul, agrega ao menos dois clados distintos que possuem representantes serpentiformes que são fossoriais. De fato, o fenótipo serpentiforme evoluiu frequentemente em associação com a fossorialidade em Squamata (Wiens et al., 2006). A ocupação de ambientes subterrâneos é beneficiada por formas alongadas e ápodes, especialmente devido às implicações biomecânicas da locomoção realizada através de um substrato (Gans, 1975; Lee, 1998), tal como observado

em animais que se deslocam e forrageiam em camadas de areia abaixo do solo ou no folhiço presente no assoalho de florestas tropicais.

A compreensão dos padrões e processos relacionados com a frequente evolução de fenótipos serpentiformes em Squamata contribui significativamente para elucidar como padrões convergentes se estabelecem durante a diversificação dos seres vivos, além de esclarecer o papel de determinadas pressões seletivas durante a evolução da forma. Diversos trabalhos abordando a evolução de fenótipos serpentiformes associados à fossorialidade focaram em dois componentes morfológicos principais: o alongamento do corpo e a redução ou perda dos membros (Wiens & Singluff, 2001; Wiens et al., 2006; Bergmann & Morinaga, 2018). A cabeça, estrutura envolvida em diversas funções nos animais vertebrados, possui relevante papel funcional no desempenho locomotor de espécies alongadas e ápodas que se deslocam através do substrato usando a cabeça para perfurá-lo (movimento descrito como “*head-first burrowing*”). Neste contexto, a presente dissertação de mestrado é composta por dois capítulos complementares, desenvolvidos separadamente, ambos com enfoque na evolução de formas alongadas e ápodas em associação com a fossorialidade. O primeiro capítulo relata os resultados obtidos no estudo do contorno da cabeça em representantes da família de lagartos Gymnophthalmidae, com enfoque nas variações entre espécies fossoriais que se deslocam através de substratos distintos. O capítulo dois descreve a investigação dos processos evolutivos que resultaram em múltiplas origens de linhagens serpentiformes em Squamata, com enfoque nas pressões seletivas envolvidas com a evolução da forma da cabeça em lagartos que ocupam diferentes microhabitats. Em conjunto, as duas etapas descritas neste trabalho contribuem significativamente para o entendimento acerca da evolução de fenótipos convergentes, com ênfase na forma da cabeça e reconhecendo variações morfológicas associadas a diferentes pressões seletivas relacionadas com o hábito fossorial.

Nota aos termos empregados

A redação da presente dissertação de mestrado também representa uma oportunidade para detalhar e descrever o desenvolvimento do projeto científico que produziu os resultados aqui relatados. Neste sentido, é preciso destacar que, desde sua concepção, os conceitos abordados neste estudo foram exaustivamente debatidos e revisitados por seu autor, com destaque para a significação e emprego de termos e expressões imprescindíveis à compreensão do trabalho desenvolvido e à discussão dos avanços por ele proporcionados. Visando esclarecer o emprego de alguns termos essenciais ao longo do documento, a presente seção pontua os significados adotados para algumas palavras, justificando seu uso quando necessário, de forma a evitar ambiguidades e equívocos de interpretação.

Crânio ou cabeça: sinônimos anatômicos?

Neste estudo, as expressões “cabeça” e “crânio” não são empregadas como sinônimos. Em particular, o termo “crânio” congrega os componentes osteológicos da região que conecta-se às vértebras cervicais nos vertebrados (Romer & Parsons, 1985), enquanto “cabeça” refere-se ao contorno externo dessa região e também incorpora outros tecidos, como musculatura e epitélio. O uso frequente do termo “cabeça” ao longo do texto destaca o enfoque sobre a estrutura como um todo, não limitando-se aos seus componentes osteológicos (crânio). Embora seja plausível e frequente na literatura especializada assumir uma correspondência direta entre a forma do crânio e a forma da cabeça, a importância dos músculos associados à cabeça e ao pescoço no deslocamento subterrâneo de animais fossoriais é reconhecida e bem documentada (Hildebrand & Goslow, 2013), reiterando a importância de considerar os componentes não-osteológicos em estudos ecomorfológicos com animais fossoriais.

Padrões convergentes: similares, equivalentes ou iguais?

Termos que remetem diretamente ao *processo* de evolução convergente foram empregados com cautela na redação dessa Dissertação de Mestrado, considerando uma extensa revisão bibliográfica acerca das denominadas “homoplasias” (Hall 2003; Wiens et al. 2006; Arendt & Keznick 2007; Christin et al. 2010; Losos 2011; Wake et al. 2011). Resumidamente,

questiona-se se fenótipos similares que evoluíram independentemente em duas ou mais linhagens devem ser tratados como *iguais*, particularmente quando os processos de desenvolvimento que resultaram em sua origem e estabelecimento são desconhecidos (ver Hall, 2003, e Losos, 2011). Com base nesta literatura, o emprego da expressão “padrão convergente” admite a existência de similaridades no padrão fenotípico de duas ou mais linhagens sem assumir quais processos evolutivos e de desenvolvimento estariam envolvidos em sua origem. Da mesma maneira, o uso de termos como “similares” ou “equivalentes” não assume uma relação de *igualdade*, mas admite a existência de aparência sem estabelecer, *a priori*, justificativa biológica para tal.

CAPÍTULO UM

Variações na forma da cabeça em Gymnophthalmidae: relações com a fossorialidade

*“Digo: o real não está na saída nem na chegada:
ele se dispõe para a gente é no meio da
travessia.”*

João Guimarães Rosa - Grande Sertão: Veredas

1. RESUMO

Dentre as múltiplas origens independentes de fenótipos serpentiformes em Squamata, a família de lagartos neotropicais *Gymnophthalmidae* congrega ao menos duas linhagens nas quais formas alongadas e com membros reduzidos evoluíram em associação ao hábito fossorial. Os clados *Gymnophthalmini* e *Bachiinae* abrangem considerável variação quanto ao alongamento do corpo, à redução dos membros e ao uso do microhabitat. Associações evolutivas entre a evolução da forma da cabeça e fossorialidade foram descritas para lagartos gimnoftalmídeos, mas os padrões foram generalizados para as duas linhagens fossoriais independentes. O estudo descrito neste capítulo objetivou investigar a evolução da forma da cabeça nesta família, com enfoque nos dois clados de *Gymnophthalmidae* nos quais a fossorialidade surgiu independentemente em associação ao fenótipo serpentiforme. Foi implementada morfometria geométrica de contorno a partir de base de dados morfológicos e ecológicos para 31 espécies de lagartos gimnoftalmídeos e de seu grupo-irmão, *Teiidae*. Foi testada a hipótese de que o formato da cabeça varia entre os representantes fossoriais de *Gymnophthalmidae*, e os resultados indicaram que tal variação é dependente do tipo de substrato no qual o deslocamento por enterramento ocorre. Espécies que se enterram em solos arenosos apresentaram notável convergência morfológica, exibindo cabeças menores e com rostros pontiagudos, diferindo de espécies que se deslocam em meio ao folheto, cujas cabeças são mais arredondadas. Os resultados obtidos neste estudo sugerem diferentes regimes seletivos associados a distintos substratos de enterramento, indicando que a cabeça estaria sujeita a demandas seletivas envolvidas com as características do solo, evidenciando a diversidade morfológica da cabeça de lagartos gimnoftalmídeos fossoriais.

2. INTRODUÇÃO

Os gimnoftalmídeos (Squamata: Gymnophthalmidae) são lagartos neotropicais distribuídos pelas Américas Central e do Sul, caracterizados por grande diversidade morfológica e ecológica (Donnelly et al., 2006). A família inclui diversas espécies associadas a ambientes subterrâneos cuja morfologia corpórea consiste em tronco alongado e membros locomotores com diferentes graus de redução no número de dígitos, além de algumas linhagens apresentarem a cauda também alongada (Kohlsdorf & Wagner, 2006; Grizante, 2009; Barros, 2010; Roscito, 2010; Barros et al., 2011). A linhagem inclui gêneros fossoriais como *Calyptommatus*, *Nothobachia*, *Scriptosaura* e *Bachia* (Colli et al., 1998; Rodrigues et al., 2007; Roscito & Rodrigues, 2012), e sua história evolutiva foi marcada por transformações progressivas associadas à transição de um fenótipo lacertiforme ancestral para formas serpentiformes mais derivadas. A redução dos membros e o alongamento do corpo em algumas linhagens dessa família provavelmente evoluíram em associação ao uso de habitats específicos (Kohlsdorf & Wagner, 2006; Grizante, 2009; Freitas, 2011; Guerrero, 2012), e essa relação também parece evidente na forma da cabeça (Barros, 2010; Barros et al., 2011), cujas modificações estruturais podem, inclusive, revelar a extensão do uso do subsolo pelas diferentes espécies (Roscito & Rodrigues, 2010).

Dentre as mais de vinte origens distintas de fenótipos serpentiformes em Squamata (Wiens et al., 2006), pelo menos duas ocorreram em Gymnophthalmidae, e são identificadas nas linhagens de microteídeos interpretadas como fossoriais (Figura 1). A associação entre fenótipos serpentiformes e o hábito fossorial evoluiu independentemente em duas linhagens dessa família: os Gymnophthalmini, tribo que inclui representantes epígeos (e.g. *Vanzosaura*, *Tretioscincus* e *Psilops*) e fossoriais (*Calyptommatus*, *Nothobachia* e *Scriptosaura*), e os Bachiinae, que agrupa espécies pertencentes ao gênero *Bachia* (ver Pellegrino et al., 2001; Pyron et al., 2013; e Goicoechea et al., 2016). Espécies fossoriais de Gymnophthalmini ocupam áreas restritas no nordeste brasileiro, e frequentemente estão associadas a depósitos sedimentares arenosos (Rodrigues, 1991; Rodrigues & Santos, 2008). Em contraste, representantes de *Bachia* são encontrados em diversas regiões da América Central e da porção norte da América do Sul, sendo associados a diferentes biomas, que incluem a Floresta Amazônica e o Cerrado brasileiro. O gênero *Bachia* apresenta considerável

diversidade quanto ao grau de redução do número de dígitos (Kohlsdorf & Wagner, 2006), e o tronco das espécies desse grupo parece proporcionalmente mais alongado quando comparado ao das espécies fossoriais de Gymnophthalmini; suas caudas também são relativamente mais longas. Embora sejam genericamente classificadas como ‘fossoriais’, espécies dos gêneros *Calyptommatus*, *Nothobachia* e *Scriptosaura* são encontradas enterradas a até cinco centímetros de profundidade em depósitos abertos de areia (e.g. nas dunas das margens do Rio São Francisco), enquanto a maioria das espécies de *Bachia* se desloca através do folhijo do chão de áreas cobertas por florestas - embora algumas exceções existam, como, por exemplo, *Bachia oxyrhina* e *Bachia psamophila* (Rodrigues et al., 2008).

Neste contexto de variação fenotípica e diversidade ecológica, as linhagens fossoriais de Gymnophthalmidae se destacam como promissor sistema biológico para a elucidar possíveis associações entre componentes da forma e pressões seletivas decorrentes do uso de microhabitats específicos. De fato, explicações acerca da origem de morfologias caracterizadas por um tronco alongado com membros ausentes ou consideravelmente reduzidos residem majoritariamente nos impactos energéticos e biomecânicos deste fenótipo durante o deslocamento através do substrato (Gans, 1975; Lee, 1998; Wiens et al., 2006; Sherratt et al., 2014), embora espécies serpentiformes também sejam encontradas em contextos epígeos (tais como os “*grass-swimmers*”, espécies que se deslocam através de vegetação baixa por deslizamento; Wiens et al., 2006). Nas espécies de Gymnophthalmidae interpretadas como fossoriais, a cabeça é utilizada como estrutura que remove e perfura o substrato durante o deslocamento (movimento denominado “*head-first burrowing*”), e transformações morfológicas associadas ao uso do microhabitat também foram identificadas nessa estrutura (Rodrigues, 1991; Rodrigues et al., 2007, 2009; Rodrigues & Santos, 2008; Tarazona et al., 2008; Roscito & Rodrigues, 2010; Barros, 2010; Barros et al., 2011).

Figura 1. Topologia baseada em Zheng & Wiens (2016) para os clados da família Gymnophthalmidae. Setas vermelhas indicam linhagens nas quais o hábito fossorial surgiu em associação a fenótipos serpentiformes.

A cabeça é uma estrutura integrativa composta por diversos tecidos (ossos, músculos, nervos e escamas), e que possui papel funcional relevante em diferentes atividades, tal como a sinalização intra- e interespecífica, a defesa contra predadores e invasores de territórios, os comportamentos reprodutivos, a captura e ingestão de alimentos, e o deslocamento em ambientes específicos. Processos de evolução da forma da cabeça, portanto, congregam diferentes pressões seletivas, que poderiam inclusive ser conflitantes e estabelecer *trade-offs* funcionais (Schwenk, 2000; Herrel et al., 2001a, 2001b; De Schepper et al., 2005; Kohlsdorf et al., 2008; Barros et al., 2011; Vanhooydonck et al., 2011; Sherratt et al., 2014). Em Gymnophthalmidae, a forma da cabeça parece ter evoluído predominantemente em associação com o uso de microhabitats específicos (ao invés da dieta), e os padrões identificados em elementos específicos do crânio foram generalizados para os diferentes representantes fossoriais da família (Barros et al., 2011).

Figura 2. Radiografias mostrando a porção anterior do esqueleto axial de *Bachia panoplia* (à esquerda; n° de tombo do espécime: INPA10669) e *Calyptommatus leiolepis* (à direita; n° de tombo do espécime: CHRP632) em vistas dorsal (acima) e lateral (abaixo). Fotografias dos animais foram adaptadas de reptiledatabase.org e icmbio.gov.br. Radiografias foram obtidas pelo autor do presente trabalho.

Os padrões convergentes da forma da cabeça reportados nos representantes fossoriais de Gymnophthalmini e Bachiinae (Barros et al., 2011) podem, entretanto, refletir processos e contextos diferentes de evolução fenotípica. Em Gymnophthalmini, lagartos do gênero *Calyptommatus* são caracterizados por ausência total dos membros dianteiros, enquanto na linhagem Bachiinae as patas dianteiras nunca foram completamente perdidas; portanto, no que concernem os mecanismos ontogenéticos, as linhagens parecem exibir diferentes trajetórias de perda ou redução dos membros (Rodrigues, 1991; Kohlsdorf & Wagner, 2006; Kohlsdorf et al., 2010; Freitas, 2011; Roscito & Rodrigues, 2012a, 2012b). A linhagem Gymnophthalmini inclui, em sua maioria, gimnoftalmídeos sem pálpebras (exceto *Tretioscincus*), e *Calyptommatus* apresentam escamas cobrindo os olhos – característica que representaria proeminente adaptação à vida subterrânea em solo arenoso (Rodrigues & Santos, 2008). Os processos de alongamento do corpo, por sua vez, também parecem diferir entre as duas linhagens: *Calyptommatus* são lagartos que possuem uma cauda proporcionalmente muito menor do que a maioria das *Bachia* (Grizante et al., 2012). Finalmente, uma avaliação mais refinada da morfologia do crânio (Figura 2) sugere que a forma da cabeça em espécies de *Bachia* seja mais arredondada, quando comparada ao pontiagudo crânio de *Calyptommatus*, apesar da descrição recorrente de adaptações nessa estrutura

que seriam similares entre os dois grupos, como grande proeminência e projeção da região nasal (Rodrigues et al., 2007) e padrões específicos de comprimento e angulação do crânio (Barros et al., 2011).

A hipótese de que processos distintos de evolução fenotípica estariam relacionados a padrões morfológicos da cabeça que são interpretados como similares entre os gimnoftalmídeos fossoriais (ver Barros et al., 2011) é reforçada por aspectos ecológicos peculiares de cada linhagem. As espécies fossoriais de Gymnophthalmini se deslocam através de solos arenosos, em camadas de até 5 centímetros de profundidade, enquanto a maioria das *Bachia* se movimenta através da cobertura orgânica decaída no chão de florestas, portanto acima do solo compacto. De fato, a distribuição da tribo Gymnophthalmini parece ser limitada a regiões de solo arenoso no nordeste brasileiro (Rodrigues & Santos, 2008), enquanto o gênero *Bachia* possui distribuição mais ampla e utiliza maior variação de substratos, congregando não apenas espécies características de floresta tropical densa e savana, mas também espécies psamófilas (Rodrigues et al., 2007, 2008). Aparentemente, existem imprecisões na literatura quanto à classificação do hábito de espécies do gênero *Bachia*, talvez devido à escassez de informações acerca da história natural do grupo (Castillon & Strussman, 1998; Colli et al., 1998; Rodrigues et al., 2008; Bentz et al., 2011; Freitas, 2011), enquanto os Gymnophthalmini dos gêneros *Calyptommatius*, *Nothobachia* e *Scriptosaura* exibem adaptações fenotípicas e comportamentais que sustentam sua classificação inequívoca como animais fossoriais psamófilos (Rodrigues, 1991; Rodrigues et al., 2007; Rodrigues & Santos, 2008; Rodrigues et al., 2008). Aliadas às especificidades morfológicas de Bachiinae e Gymnophthalmini já mencionadas, as particularidades ecológicas de cada clado quanto ao tipo de substrato no qual o deslocamento abaixo da superfície ocorre parecem fortalecer a ideia de que trajetórias evolutivas distintas teriam ocorrido durante o processo de transformações morfológicas associadas à origem do hábito fossorial nessas duas linhagens. Uma análise refinada da forma da cabeça em representantes dessas duas linhagens, aliada a uma avaliação cuidadosa da classificação ecológica quanto ao uso de microhabitats empregada em Gymnophthalmidae, permite identificar a existência de associações ecomorfológicas que seriam específicas para Bachiinae ou Gymnophthalmini. O presente capítulo aplica uma abordagem inovadora que integra a avaliação de padrões morfológicos específicos, identificados por morfometria geométrica de contorno, com uma classificação ecológica refinada que considera o tipo de substrato no qual as espécies fossoriais se deslocam. A discussão derivada dessas

análises contribuem para discussões teóricas acerca dos processos de evolução fenotípica envolvendo pressões seletivas específicas.

3. OBJETIVOS E HIPÓTESES

O presente trabalho teve como objetivo principal investigar variações na forma da cabeça em representantes fossoriais de lagartos gimnoftalmídeos. Associações evolutivas entre a forma da cabeça e o hábito fossorial foram descritas de maneira bastante genérica em lagartos da família Gymnophthalmidae por estudos que utilizaram morfometria linear (Barros et al., 2011). Esse capítulo relata os resultados obtidos com a implementação de morfometria geométrica de contorno para testar a hipótese de que a forma da cabeça na realidade diverge entre representantes fossoriais de gimnoftalmídeos. Complementarmente, também foram inferidas associações entre os padrões de forma da cabeça e o tipo de solo no qual os animais forrageiam, testando a hipótese de que a forma da cabeça evoluiu em associação ao tipo de substrato através do qual as espécies fossoriais de Gymnophthalmidae se deslocam.

6. DISCUSSÃO

O presente estudo corrobora que variações na forma da cabeça em representantes da família Gymnophthalmidae evoluíram em associação com o hábito fossorial, identificando padrões que inclusive refletem diferenças no tipo de substrato (solo) através do qual os animais se deslocam. Embora associações entre variáveis lineares da cabeça e a fossorialidade tenham sido descritas anteriormente em Gymnophthalmidae, particularmente em relação ao quão proeminente e projetada é a região nasal e quão angulado é o crânio (Rodrigues et al., 2007; Barros et al., 2011), o presente estudo inova ao discriminar quais elementos de forma da cabeça efetivamente variam em associação com a fossorialidade em solo arenoso, que se contrasta com o hábito fossorial no folhiço das florestas neotropicais. Os resultados desse estudo não apenas indicam que o formato da cabeça difere entre espécies fossoriais e animais epígeos, mas evidenciam que o tipo de solo ocupado pelas espécies fossoriais influencia os padrões morfológicos identificados.

Lagartos da família Gymnophthalmidae podem ser fossoriais (e.g. *Bachia* e *Calyptommatius*), psamófilos (e.g. *Iphisa* e *Scriptosaura*), terrestres (e.g. *Caparonia* e *Proctoporus*) ou semiaquáticos (e.g. *Potamites ecleopus*), mas em sua maioria estão associados ao folhiço do chão de florestas e de regiões cobertas (Vitt & Caldwell, 2013). A família inclui representantes terrestres, podendo ser psamófilos, saxícolas ou associados aos galhos de vegetação baixa (epígeos), espécies associadas a ambientes aquáticos (semiaquáticos) e, também, representantes fossoriais, distribuídos em duas linhagens nas quais esse hábito evoluiu independentemente. Dois terços das espécies amostradas neste estudo são encontradas sob ou em meio ao folhiço, com destaque para espécies do gênero fossorial *Bachia*, que inclui, em sua maioria, representantes que se deslocam através do folhiço (Castillon & Strussman, 1998; Colli et al., 1998; Rodrigues et al., 2008; Bentz et al., 2011; Freitas, 2011). Os gimnophthalmídeos, também conhecidos como microteídeos, são animais geralmente pequenos (adultos com menos de 60 milímetros de comprimento rostro-cloacal), de corpos relativamente alongados com caudas que variam entre caudas curtas e mais alongadas (Vitt & Caldwell, 2013). Considerável variação morfológica é descrita para o grupo. O padrão das escamas, por exemplo, também é variável, com escamas dorsais e laterais pequenas (e.g. *Cercosaura*) ou grandes (e.g. *Iphisa elegans*), podendo ser lisas (e.g. *Bachia*) ou quilhadas (e.g.

Arthrosaura). Os membros são presentes na maioria dos gimnoftalmídeos, bem desenvolvidos e curtos em relação ao tamanho do corpo. Dentre as espécies fossoriais, diferentes graus de redução dos membros são encontrados. Em *Bachia*, verifica-se considerável variação quanto à redução dos membros (Kohlsdorf & Wagner, 2006; Freitas, 2011), enquanto *Calyptommatus* possui os membros anteriores ausentes e os posteriores bastante reduzidos (Rodrigues, 1991). Variações morfológicas são descritas também para o crânio e para o padrão de escamas da cabeça, embora o grupo seja caracterizado por ossos nasais, esquamais e pós-orbitais pareados, enquanto os ossos frontais e parietais são fusionados (Vitt & Caldwell, 2013). Neste contexto, os *Gymnophthalmidae* abrangem importante diversidade morfológica, possivelmente associada aos diferentes microhabitats ocupados por seus representantes, com destaque para ao menos duas linhagens nas quais a fossorialidade evoluiu em associação a fenótipos serpentiformes.

Variações morfológicas quanto ao alongamento do corpo (Grizante, 2009; Grizante et al., 2012) e à redução ou perda dos membros (Kohlsdorf & Wagner, 2006; Kohlsdorf et al., 2010) já foram descritas para lagartos gimnoftalmídeos fossoriais, reconhecendo variações encontradas entre os representantes fossoriais. Modificações na forma da cabeça, por outro lado, foram generalizadas quanto às suas associações ecomorfológicas com a fossorialidade (Barros, 2010; Barros et al., 2011). Com o intuito de verificar as variações morfológicas da cabeça, este estudo teve enfoque nos gimnoftalmídeos fossoriais dos clados *Gymnophthalmini* e *Bachiinae*. A tribo *Gymnophthalmini* (Rodrigues, 1995; Pellegrino et al., 2001) foi representada por quatro espécies fossoriais (gêneros *Calyptommatus*, *Nothobachia* e *Scriptosaura*) e quatro espécies epígeas. O clado *Bachiinae* (Pyron et al., 2013), por sua vez, foi representado por sete espécies do gênero *Bachia*. Lagartos dos gêneros *Calyptommatus*, *Nothobachia* e *Scriptosaura* ocupam áreas restritas do Nordeste brasileiro, e são encontrados se deslocando através de bancos de areia, enterrados em até 5 centímetros de profundidade (Roscito, 2010; Guerrero, 2012). Dentre as sete espécies de *Bachia* amostradas neste estudo, quatro (*B. flavescens*, *B. heteropa*, *B. panoplia* e *B. scolecoides*) são encontradas no folhicho de áreas florestais, como o assoalho de regiões da Floresta Amazônica (Freitas, 2011). A espécie *Bachia bresslaui* possui ampla distribuição, mais comumente associada a terrenos arenosos do Cerrado brasileiro, mas também se desloca em meio ao folhicho. Em contraste, duas espécies aparentadas de *B. bresslaui* (grupo *bresslaui*;

Bachia psamophila e *Bachia oxyrhina*) também estão associadas a áreas restritas do Cerrado brasileiro mas, ao contrário do que é comumente observado em Bachiinae, são encontradas se deslocando por camadas superficiais (até 5 centímetros de profundidade) de solos arenosos (Rodrigues et al., 2007; 2008), ocupando microhabitat mais similar ao utilizado por espécies fossoriais de Gymnophthalmini. Apesar dos registros ainda escassos para estas duas espécies, *B. oxyrhina* e *B. psamophila* parecem exibir um comportamento semelhante a *Calyptommatus*, *Nothobachia* e *Scriptosaura*, e realizam a maior parte de suas atividades diárias enterrados na areia de áreas abertas caracterizadas por escassa cobertura vegetal e solo pouco fértil (Rodrigues, 1995; Rodrigues & Santos, 2008; Roscito, 2010), além de apresentar distribuição mais restrita, quando em comparação a outras espécies do gênero *Bachia*.

Espécies fossoriais psamófilas convergem quanto ao tamanho da cabeça e ao afinamento rostral em Gymnophthalmidae. Cabeças mais achatadas e pontiagudas parecem trazer benefícios ao deslocamento ativo através de camadas superficiais de areia, quando comparadas às cabeças mais robustas com formato arredondado (Rodrigues, 1991; Rodrigues et al., 2007, 2008). Esse padrão morfológico, identificado em espécies fossoriais de Gymnophthalmidae que se deslocam por solos arenosos, é ainda mais proeminente em *Calyptommatus* e nas espécies psamófilas de *Bachia*, sugerindo convergência evolutiva quanto a forma da cabeça em associação à fossorialidade em substratos arenosos. De fato, tal padrão não parece se limitar aos lagartos gimnofthalmídeos, com modificações similares sendo descritas para espécies de outros grupos que se enterram em solos arenosos, tal como os lagartos sul-africanos *Typhlosaurus*, e os lagartos australianos *Lerista*, da família Scincidae (Greer, 1987; Rodrigues, 1991). Convergência dependente do tipo de substrato nas espécies de lagartos fossoriais é sugerida pelas análises de morfoespaço, nas quais a sobreposição das espécies fossoriais é evidenciada para as espécies fossoriais psamófilas, sugerindo que a forma da cabeça está sob forte regime de seleção associado ao substrato de enterramento.

O padrão morfológico encontrado para as *Bachia* de folhiço, porém, não representa evidência clara de convergência na forma da cabeça. Embora apresentem cabeças com forma arredondadas, compreendem considerável grau de variação especialmente por não diferirem notavelmente das espécies classificadas como epígeas. É interessante notar que, enquanto *Bachia psamophila* e *Bachia oxyrhina* apresentam

formatos da cabeça que mais se assemelham a *Calyptommatus sinebrachiatus* e *Calyptommatus leiolepis*, as demais espécies de Bachiinae não se sobrepõem no morfoespaço distinguindo-se do grupo epígeo. De fato, a ocupação de regiões com solos arenosos e com pouca cobertura vegetal por algumas espécies deste clado, em comparação a seus ancestrais que viviam em regiões florestadas, no folhiço, pode refletir um cenário evolutivo de migração do norte para o sul do continente americano, no qual espécies do gênero teriam ocupado áreas abertas mais recentemente (Castrillon & Strussman; 1998); ao habitar solos com pouca cobertura vegetal e escassa matéria orgânica decaída, esses animais teriam se beneficiado do hábito fossorial, o que resultou em adaptações envolvendo a redução dos membros locomotores e a fusão de estruturas craniais. De fato, foi evidenciado que as variações quanto à redução dos membros em *Bachia* pode, na verdade, representar um processo de reversão da perda dos dígitos neste clado (Kohlsdorf & Wagner, 2006; Kohlsdorf et al., 2010), embora estes estudos não tenham incluído espécies fossoriais psamófilas do gênero. Em comparação a *Gymnophthalmini*, as *Bachia* apresentam caudas mais longas em relação ao tamanho de seu corpo, característica que pode dificultar o deslocamento no subsolo, estando mais comumente associada a espécies serpentiformes epígeas (*grass-swimmers*; ver Wiens et al., 2006), sugerindo que as espécies de folhiço do grupo representem estágio intermediário quanto a ocupação efetiva de ambientes subterrâneos. A forma da cabeça das *Bachia* de folhiço, por sua vez, por não apresentar padrão convergente tão notável quanto o verificado para gimnoftalmídeos fossoriais psamófilos, sugere que diferentes regimes de seleção podem atuar sobre esta estrutura em lagartos fossoriais, com espécies que ocupam substratos arenosos estando possivelmente sujeitas a demandas seletivas que canalizam a diversificação morfológica da cabeça nesta estrutura em direção a um mesmo ótimo adaptativo.

O presente estudo sugere que a ocupação de ambientes subterrâneos, por si só, não representa um canalizador da diversidade morfológica da cabeça em *Gymnophthalmidae*, mas que diferentes substratos de enterramento podem estar associados a diferentes padrões de variação desta estrutura, e que subsolos arenosos estão associados a padrões morfológicos convergentes. No clado *Gymnophthalmini*, cujos representantes estão distribuídos por habitats psamófilos, o clado formado por *Calyptommatus*, *Scriptosaura* e *Nothobachia* passou a ocupar microhabitats subterrâneos (Rodrigues, 1991; Roscito, 2010; Guerrero, 2012), apresentando

modificações morfológicas na cabeça principalmente quanto ao seu tamanho e afinamento rostral. Na tribo Bachiinae, por sua vez, essas mesmas modificações estão presentes em espécies que também ocuparam microhabitats subterrâneo psamófilos, embora o clado seja caracterizado, majoritariamente, por espécies que se deslocam através do folhijo de florestas neotropicais e que exibem cabeças mais arredondadas (Castillon & Strussman, 1998; Colli et al., 1998; Rodrigues et al., 2008; Bentz et al., 2011; Freitas, 2011). As espécies de *Bachia* que se deslocam no folhijo parecem enfrentar demandas seletivas diferentes daquelas presentes durante o enterramento em solos arenosos, e futuras investigações avaliando variações na ecologia funcional desses animais contribuirão significativamente para essa discussão, validando as especificidades de determinados contextos ecológicos de fossorialidade.

Os padrões identificados em Gymnophthalmidae reforçam a contribuição de análises ecomorfológicas considerando uma classificação refinada da fossorialidade que incorpore informações acerca do tipo de solo no qual os animais se deslocam. O segundo capítulo da presente Dissertação de Mestrado concentra-se justamente nessa proposição, e avalia a diversificação morfológica em diversas linhagens de Squamata associada à evolução de fenótipos serpentiformes e fossorialidade em diferentes regiões do planeta. Os resultados obtidos com Gymnophthalmidae de fato fomentam a predição de que o ‘*fenótipo serpentiforme*’ pode, na realidade, agrupar diversas variações morfológicas ainda não reconhecidas, enquanto a ‘*fossorialidade*’, como hábito ecológico generalizado, também pode representar diferentes contextos ambientais e conjuntos de pressões seletivas. Como principal contribuição, esse trabalho sugere que a avaliação de padrões convergentes serpentiformes, em especial associados à evolução da fossorialidade, pode ser revista ao longo história evolutiva de Squamata utilizando abordagens integrativas que sejam mais refinadas.

CAPÍTULO DOIS

**Evolução de padrões convergentes da forma da cabeça
em linhagens fossoriais de lagartos: relações com o
substrato de enterramento**

“Eu quase que nada sei. Mas desconfio de muita coisa.”

João Guimarães Rosa – Grande Sertão: Veredas

1. RESUMO

Os múltiplos surgimentos de fenótipos serpentiformes em Squamata constituem exemplo notável de evolução convergente. Formas alongadas e com os membros locomotores reduzidos surgiram ao menos 25 vezes no grupo, representando drástica modificação em relação aos seus ancestrais lacertiformes e evocando a força da seleção natural na diversificação dos seres vivos. Demandas impostas pelo contexto ecológico se fazem relevantes no estudo de répteis escamados serpentiformes dada a frequente associação deste fenótipo com o hábito fossorial. De fato, corpos com troncos alongados, caudas curtas e membros reduzidos diminuem o custo energético do deslocamento por ondulações do corpo pelo subsolo (substrato). A cabeça, neste contexto ecológico, possui relevante papel funcional uma vez que é utilizada para a escavação do substrato durante o enterramento (movimento conhecido como “*head-first burrowing*”). Embora diferentes trajetórias evolutivas associadas ao alongamento do corpo e à redução dos membros sejam reconhecidas para diferentes grupos de lagartos serpentiformes, variações na forma da cabeça permanecem pouco estudadas, com a notável exceção das anfisbenas. O trabalho descrito neste capítulo teve como principal objetivo esclarecer se a forma da cabeça evoluiu em associação ao microhabitat em lagartos, com enfoque em linhagens serpentiformes e fossoriais que ocupam e se enterram em diferentes substratos. Foram testadas diferentes hipóteses de regimes seletivos a partir de uma base de dados morfológicos e ecológicos congregando 198 espécies, representando todas as principais linhagens descritas de lagartos viventes, de todos os continentes. Os resultados corroboram que a forma da cabeça varia dependentemente do tipo de locomoção e do microhabitat, sugerindo que lagartos serpentiformes e fossoriais estão sujeitos aos efeitos de diferentes demandas seletivas dependentes das características do substrato de enterramento, evidenciando considerável variação morfológica e ecológica, e indicando trajetórias evolutivas distintas no estabelecimento de fenótipos serpentiformes associados ao hábito fossorial.

2. INTRODUÇÃO

Em diversas linhagens biológicas é possível identificar padrões fenotípicos específicos que frequentemente são associados a parâmetros ambientais e ecológicos. Em meio à exuberante diversidade de formas corpóreas associada à ocupação de diferentes ambientes preferenciais utilizados por Squamata, o fenótipo serpentiforme tem recebido considerável atenção na literatura especializada por ter evoluído ao menos 25 vezes, frequentemente em associação ao hábito fossorial (ver Wiens et al., 2006, para uma revisão). Explicações funcionais para a recorrente associação entre essa forma e tal hábito ecológico residem frequentemente nos benefícios energéticos de formas alongadas e ápodes durante o deslocamento por enterramento através de um substrato (Gans, 1975; Lee, 1998; Wiens et al., 2006; Herrel & Measey, 2010; Sherratt et al., 2014). De fato, o deslocamento através de um meio denso e coesivo, tal como o solo, pode ser mais custoso do que a locomoção terrestre (Seymour et al., 1998), e a energia despendida para o deslocamento por enterramento pode ser muito maior do que aquela gasta no deslocamento sobre o solo (Seymour et al., 1998; White et al., 2006). Ainda assim, a ocupação de ambientes subterrâneos pode trazer benefícios tais como acesso a recursos, menor incidência de predadores e proteção contra gradientes ambientais extremos (Robinson & Seely, 1980), justificando os surgimentos múltiplos de linhagens fossoriais dentre os animais vertebrados.

Descrições específicas na literatura de consideráveis modificações na estrutura da cabeça em lagartos fossoriais, que incluem mudanças nos padrões das escamas, fusão de ossos cranianos que confere maior proteção ao cérebro e aos órgãos sensoriais, além de redução dos olhos e dos ouvidos são frequentes (Gans, 1975; Rodrigues, 1991; Lee, 1998; De Schepper et al., 2005; Rodrigues et al., 2007, 2009; Rodrigues & Santos, 2008; Tarazona et al., 2008; Tarazona & Ramírez-Pinilla, 2008; Roscito & Rodrigues, 2010; Barros, 2010; Herrel & Measey, 2010; Barros et al., 2011; Freitas, 2011). Apesar disso, a extensiva ênfase na redução ou perda dos apêndices locomotores e no alongamento do corpo contrapõe-se à escassez de informação acerca de padrões morfológicos da região pré-axial em uma escala taxonômica ampla, uma lacuna particularmente contraditória. Muitos lagartos fossoriais se deslocam através do substrato por meio do enterramento com a cabeça (*“head-first burrowing”*), cuja forma pode evoluir em associação com o uso de habitats específicos tanto em grupos fossoriais

quanto em grupos epígeos (Kohlsdorf et al., 2008; Herrel et al., 2007; Barros et al., 2011; McCurry et al., 2015).

A evolução recorrente de fenótipos serpentiformes em diferentes linhagens fossoriais é frequentemente abordada na literatura sob generalizações que relegam variações morfológicas específicas, apesar das evidências que sugerem que os diferentes grupos vivenciaram processos distintos de alongamento do corpo e redução dos membros (Brandley et al., 2008; Wake et al., 2011). O alongamento corpóreo, por exemplo, pode se estabelecer a partir da adição de vértebras, do aumento no tamanho das vértebras, ou mesmo de uma combinação entre esses dois processos, ocorrendo na região do tronco, da cauda, ou ambas (Brandley et al., 2008). Associações ecomorfológicas sugerem que o alongamento corpóreo na região do tronco, em linhagens caracterizadas por caudas mais curtas, pode favorecer o deslocamento através de substratos fossoriais por meio de movimentos ondulatórios, enquanto fenótipos caracterizados por um alongamento do tronco e da cauda parecem beneficiar a ocupação de nichos acima da superfície do solo, nos quais os animais se deslocam por meio de deslizamento através de vegetação rasteira (“*grass-swimming*”). Wiens e colaboradores (2006) identificaram associações entre lagartos serpentiformes com caudas curtas e o uso de ambientes subterrâneos, enquanto animais ápodes que possuem corpos alongados e caudas longas ocupam frequentemente ambientes epígeos. A redução dos membros locomotores, por outro lado, pode ser identificada tanto na diminuição de elementos ósseos específicos quanto pela perda total de determinadas estruturas (Caldwell, 2003; Shapiro et al., 2007), processo que pode ser revertido em algumas linhagens (Kohlsdorf & Wagner, 2006). Bergmann e Morinaga (2018) verificaram que a redução dos membros em linhagens fossoriais de Squamata, assim como o padrão de alongamento do corpo, ocorreu de maneiras distintas.

A literatura vigente frequentemente assume de maneira genérica que a cabeça seria uma estrutura com pouca variação entre linhagens fossoriais de Squamata, com a exceção das anfisbenas (Kearny & Stuart, 2004; Kazi & Hipsley, 2018). A cabeça é a região responsável por perfurar o substrato durante o deslocamento fossorial, e estaria sujeita a demandas seletivas diretamente relacionadas com as características físicas do tipo de substrato no qual o deslocamento ocorre. É possível supor, portanto, que exista variação na forma da cabeça entre lagartos fossoriais que ocupam microhabitats distintos, mesmo que essas espécies compartilhem o mesmo hábito locomotor, uma vez

que pressões seletivas em um dado contexto ambiental atuam sobre a função ao favorecer determinados fenótipos (Garland & Losos, 1994). Seria possível, portanto, que diferentes demandas, relacionadas a características específicas do microhabitat (tal como, por exemplo, a composição do substrato de enterramento), favoreçam a evolução de formas distintas que sejam equivalentes quanto ao seu desempenho funcional (por exemplo, deslocamento através de um substrato), resultando em fenótipos morfológicamente diferentes quanto à estrutura da cabeça, mas funcionalmente equivalentes quanto ao desempenho durante a locomoção fossorial (Losos, 2011). O presente capítulo objetiva justamente identificar associações ecomorfológicas da cabeça em lagartos relacionadas ao hábito fossorial em diferentes tipos de solo, utilizando uma ampla base de dados composta por representantes das principais linhagens de lagartos distribuídos nos diferentes continentes.

3. OBJETIVO E HIPÓTESES

Este estudo teve como principal objetivo esclarecer se a forma do crânio evoluiu em associação ao microhabitat em lagartos (Squamata), com enfoque em linhagens serpentiformes e fossoriais que ocupam e se enterram em diferentes substratos. Especificamente, foi construída uma ampla base de dados para verificar se características específicas do ambiente estão associadas a variações morfológicas do crânio ao longo da história evolutiva dos Squamata, com destaque para as múltiplas origens do fenótipo serpentiforme, refinando o entendimento acerca das demandas seletivas associadas à evolução recorrente do hábito fossorial. Foi testada a hipótese de que a composição do substrato de enterramento selecionou padrões convergentes quanto à forma do crânio que são específicos e que diferem entre lagartos fossoriais que ocupam microhabitats distintos.

6. DISCUSSÃO

O presente capítulo dedicou-se a um estudo que avaliou se padrões convergentes em representantes fossoriais de Squamata evoluíram em associação às demandas seletivas impostas pelo tipo de substrato de enterramento, testando diferentes hipóteses de regimes seletivos que possam estar associados à forma da cabeça de lagartos. Os resultados obtidos indicam que a forma desta estrutura varia entre as espécies fossoriais, e sua evolução pode ser explicada por um modelo de seleção que combina pressões seletivas relacionadas ao tipo de locomoção e ao microhabitat utilizado. Especificamente, espécies serpentiformes fossoriais exibem padrões de forma da cabeça que convergem nas linhagens que se enterram em substratos similares. Esse padrão pode ser exemplificado pela morfologia similar da cabeça pontiaguda de *Calyptommatus sinebrachiatus*, gimnoftalmídeo encontrado no nordeste brasileiro (Rodrigues, 1991), *Chalcides sphenopsiformes*, representante da família Scincidae do Senegal (Caputo, 2004), e *Aprasia repens*, geco serpentiforme australiano (Maryan et al., 2015), três espécies de diferentes famílias e que se distribuem por continentes distintos, mas que se deslocam através de camadas superficiais e arenosas alguns centímetros abaixo do solo.

O alongamento do corpo e a redução dos membros representam modificações morfológicas drásticas do fenótipo serpentiforme em relação ao estado ancestral lacertiforme, com grande parte da literatura vigente dedicando-se a esclarecer a evolução destes componentes nos múltiplos surgimentos de linhagens serpentiformes em Squamata (ver Wiens et al., 2006; e Bergmann & Morinaga, 2018, para estudos com ampla abrangência taxonômica), estabelecendo, inclusive, predições funcionais associadas aos benefícios energéticos e biomecânicos de formas com troncos alongados e ápodes para a locomoção fossorial. O presente estudo teve como enfoque a evolução morfológica da cabeça, e evidenciou que a cabeça pode refletir diferentes características ambientais associadas à ocupação de microhabitats subterrâneos, representando importante componente do fenótipo serpentiforme no que concerne suas associações ecológicas e evolutivas. É interessante destacar, neste sentido, que os três principais componentes que caracterizam o fenótipo serpentiforme, além de tendência à miniaturização (Gans, 1975; Navas et al., 2004), evoluíram associados ao contexto ecológico: (1) forma da cabeça (Barros et al., 2011), com destaque para o deslocamento

por enterramento *head-first* que pode ocorrer em diferentes tipos de substratos; (2) tamanho da cauda, com dois morfotipos diferenciados em um contínuo de variação quanto ao comprimento desta estrutura (Wiens & Singluff, 2001; Wiens et al., 2006), representando processos de alongamento distintos do corpo (alongamento apenas do tronco, ou do tronco e da cauda); e (3) redução ou perda completa dos membros anteriores, posteriores, ou ambos, componente de grande variação entre linhagens serpentiformes (Bergmann & Morinaga, 2018).

O presente estudo evidenciou que a forma da cabeça, bem como o comprimento dos membros, variam em lagartos fossoriais dependentemente do microhabitat, com linhagens que ocupam solos com condições similares exibindo padrões morfológicos convergentes. A cabeça é uma estrutura de considerável variação em lagartos em geral e tal variação é comumente conservada nos distintos grupos de lagartos reconhecidos, sendo dependente da filogenia (Openshaw & Keogh, 2014). Apesar disso, a ocupação de ambientes parecidos por linhagens distantes pode acarretar na evolução de padrões convergentes (Moen et al., 2013). Modificações tais como robustez e diminuição da estrutura craniana foram descritas para lagartos fossoriais (Andrews et al., 1987; Lee, 1998). De fato, no que concerne a forma da cabeça em uma perspectiva macroevolutiva, Gans (1975) destacou que diferentes fatores podem estar associados à forma desta estrutura, sugerindo que a forma da cabeça pode variar consideravelmente entre lagartos fossoriais. Os resultados obtidos pelo presente estudo corroboram tal variação, associando a evolução morfológica da cabeça de lagartos fossoriais com regimes seletivos distintos dependentes do microhabitat ocupado. Em geral, lagartos fossoriais possuem cabeças menores, modificações nos elementos cranianos e nos padrões de escamas oferecendo maior proteção contra impactos e redução de órgãos sensoriais (Gans, 1975; Andrews et al., 1987; Lee, 1998; Navas et al., 2004). A ocorrência frequente de tais modificações, quando contrastada com a imensa variação em forma e com a presença de diferentes estruturas epidérmicas anexas (tais como chifres e espinhos) em linhagens epígeas (Vitt & Caldwell, 2013), pode ser interpretada como indício de que a cabeça de espécies fossoriais representa padrões fenotípicos convergentes, e, portanto, de pouca variação em linhagens de lagartos nas quais a fossorialidade evoluiu em associação a fenótipos serpentiformes (Lee, 1998).

Ainda assim, variações morfológicas notáveis da cabeça são reconhecidas para diferentes grupos de anfisbenas (Kearny & Stuart, 2004; Kazi & Hipsley, 2018). As

anfisbenas representam uma única origem do fenótipo serpentiforme, mas sua diversificação possibilitou a ocupação de diferentes microhabitats em diversas regiões do mundo (Wiens et al., 2006). As anfisbenas podem ser distinguidas em quatro grupos distintos quanto a modificações específicas na forma da cabeça, associadas a diferentes estratégias de escavação do substrato, com espécies que apresentam cabeças em formato de pá representando o morfotipo mais especializado e que possibilita a penetração em solos bastante compactos (Gans, 1974; Kearney, 2003; Hohl et al., 2018). Os resultados obtidos no presente estudo de fato indicam que a locomoção e o microhabitat estão associados à evolução morfológica da cabeça de lagartos fossoriais, apresentando padrões fenotípicos variáveis e que provavelmente refletem diferentes demandas seletivas associadas à perfuração do solo durante o deslocamento por enterramento. Além disso, a considerável variação morfológica da cabeça e do comprimento dos membros, em linhagens serpentiformes, está sujeita a pressões seletivas associadas ao microhabitat ocupado (i.e., em linhagens fossoriais, ao substrato de enterramento) que canalizam a evolução morfológica destes componentes fenotípicos em direção a ótimos adaptativos distintos.

Dentre os componentes fenotípicos da cabeça mensurados neste estudo, apenas a distância orbital parece variar independentemente do microhabitat. Esta variável pode refletir tanto a redução dos olhos em animais fossoriais quanto a articulação de elementos cranianos frontais associados à maior robustez da cabeça, protegendo os órgãos sensoriais e o cérebro contra eventuais impactos durante a escavação com a cabeça (Tarazona et al., 2008; Roscito & Rodrigues, 2010). A redução dos olhos está envolvida com menor dependência da visão por espécies fossoriais e representa importante adaptação a contextos ecológicos subterrâneos (Gans, 1975; Vitt & Caldwell, 2013), independentemente se isto ocorre na areia, folhoso, húmus ou camadas mais rochosas do subsolo. Tal associação se torna mais evidente ao se considerar que a distância orbital varia em conjunto ao comprimento da cauda de lagartos serpentiformes que, por sua vez, reflete hábitos distintos: lagartos de corpos alongados e com caudas curtas ocupam ambientes subterrâneos e, portanto, são menos dependentes da visão e mais suscetíveis a impactos durante o deslocamento, enquanto espécies com caudas mais longas estão associadas ao forrageio sobre o solo, frequentemente dependendo da visão para realizar suas atividades diárias (Wiens et al., 2006).

A cauda, neste sentido, representa um componente funcional importante para o desempenho locomotor de animais serpentiformes, refletindo processos evolutivos distintos do estabelecimento de formas alongadas (Bergmann & Morinaga, 2018), enquanto a cabeça atua diretamente na perfuração do substrato em grupos fossoriais, estando sujeita às diferentes demandas decorrentes de variações na composição do solo. A variação morfológica desta estrutura nas múltiplas linhagens fossoriais de lagartos evoca a ideia do mapeamento de “muitos para um” (“*many-to-one*”; Losos, 2011) na relação entre função e forma: diferentes pressões seletivas podem atuar sobre a função resultando em determinado fenótipo (Garland & Losos, 1994), sendo possível, portanto, que formas divergentes sejam funcionalmente equivalentes. Especificamente, a resistência imposta por substratos distintos pode favorecer formas diferentes que sejam igualmente eficientes no deslocamento fossorial (Losos, 2011). Assim, corpos menores, com troncos alongados e caudas curtas trazem benefícios funcionais e biomecânicos ao deslocamento através de ambientes subterrâneos, e diminuem o custo energético da fossorialidade (Wu et al., 2015). Por sua vez, a cabeça (bem como o comprimento dos membros) varia dependentemente da composição do substrato, atuando na escavação e na perfuração durante o deslocamento, podendo, assim, estar sujeita às demandas seletivas específicas relacionadas às características do solo, e variando consideravelmente entre lagartos fossoriais, dependentemente de especificidades relacionadas ao substrato ocupado.

Os resultados obtidos neste trabalho indicam que fenótipos convergentes se estabeleceram a partir de trajetórias evolutivas distintas (Stayton, 2006; Collar et al., 2014), caracterizadas por contextos seletivos distintos (Losos, 2011; Wake et al., 2011). Contextos seletivos distintos, por sua vez, podem acarretar em divergências funcionais e ecológicas, apesar de estarem associados a padrões fenotípicos convergentes – o que evidencia que formas convergentes podem desempenhar papéis ecológicos distintos nos ambientes que ocupam, apesar das aparentes similaridades entre seus fenótipos. As anfisbenas, por exemplo, apesar de representarem origem única do fenótipo serpentiforme em Squamata, associado ao hábito fossorial, exibem ao menos quatro morfotipos quanto a forma da cabeça, cada um associado a uma estratégia específica de escavação de determinado tipo de substrato (Kearney, 2003; Hohl et al., 2018). No que concernem as outras linhagens serpentiformes de lagartos, tal possibilidade, na realidade, já foi sugerida por diversos trabalhos focando na evolução do alongamento do

corpo e na redução dos membros, com destaque para a distinção ecológica e morfológica de linhagens serpentiformes em grupos com caudas curtas (fossoriais) e com caudas longas (ver Gans, 1975; Wiens & Singluff, 2001; Wiens et al., 2006; e Bergmann & Morinaga, 2018). Entretanto, pela primeira vez este cenário é testado para a forma da cabeça em um contexto macroevolutivo, taxonomicamente abrangente, e em associação ao hábito fossorial. O estudo detalhado neste capítulo, neste contexto, representa um importante avanço para o entendimento das relações entre o ambiente, representado por suas demandas seletivas, e a evolução da diversidade biológica em lagartos, com ênfase nos surgimentos de variações fenotípicas da forma da cabeça associadas a diferentes contextos ecológicos envolvidos com a ocupação de ambientes subterrâneos. Os resultados aqui apresentados indicam que grupos de lagartos fossoriais convergem quanto a forma da cabeça dependentemente das características do substrato de enterramento, sugerindo que as múltiplas origens do fenótipo serpentiforme em Squamata na realidade refletem trajetórias evolutivas divergentes associadas a demandas seletivas distintas.

CONCLUSÕES

Esta dissertação de mestrado apresenta os resultados obtidos em dois capítulos que se dedicaram a estudar padrões e processos relacionados com as recorrentes origens de fenótipos serpentiformes em Squamata, frequentemente em associação com a evolução do hábito fossorial, com enfoque na forma da cabeça. O primeiro capítulo descreveu padrões fenotípicos de contorno da cabeça com foco em duas linhagens contendo representantes fossoriais da família Gymnophthalmidae, enquanto o segundo capítulo inferiu os regimes seletivos que poderiam explicar o estabelecimento de formas alongadas e ápodes (serpentiformes) em lagartos, com destaque para variações quanto à forma da cabeça em associação ao substrato no qual o enterramento ocorre em representantes fossoriais.

Os dois capítulos evidenciam que a cabeça, como importante componente do fenótipo serpentiforme, pode refletir associações ecológicas e evolutivas associadas à fossorialidade, bem como o alongamento do corpo e a redução dos membros. De fato, modificações na forma da cabeça de lagartos fossoriais já haviam sido reconhecidas por outros trabalhos na literatura, muitos dos quais associaram os padrões fenotípicos existentes à evolução do hábito fossorial. O presente trabalho, entretanto, propõe uma revisão quanto aos padrões morfológicos e à variação na forma da cabeça de lagartos que se deslocam através de um substrato, esclarecendo aspectos fenotípicos, ecológicos e funcionais do hábito fossorial sob uma perspectiva macroevolutiva. O capítulo centrado em Gymnophthalmidae reporta que os representantes fossoriais dessa família que ocupam camadas mais superficiais e arenosas abaixo do solo apresentam cabeças com rostros mais proeminentes (i.e., mais pontiagudas) do que as espécies que se deslocam através do folheto, com cabeças mais arredondadas. A explicação para esse padrão não parece residir nos efeitos de uma trajetória evolutiva compartilhada, uma vez que espécies fossoriais de ambas linhagens de gimnoftalmídeos (Gymnophthalmini e Bachiinae) que se deslocam através de substratos arenosos convergem quanto à forma da cabeça e diferem dos lagartos gimnoftalmídeos que se enterram em meio ao folheto. Neste sentido, esse padrão é explicado por diferentes regimes de seleção atuando durante a evolução do formato desta estrutura, uma vez que a cabeça perfura o subsolo durante o deslocamento e sua forma evoluiu em associação com as especificidades do substrato no qual os animais se enterram.

Demandas funcionais distintas parecem direcionar a evolução morfológica do crânio para ótimos adaptativos diferentes, sugerindo que, enquanto a forma da cabeça não converge

entre os lagartos fossoriais como um todo, convergências adaptativas parecem explicar similaridades morfológicas em lagartos que ocupam microhabitats (i.e., substratos) parecidos. Não obstante, a impressionante similaridade na forma da cabeça observada nas espécies de *Calyptommatus*, em *Bachia oxyrhina* (todos distribuídos no Brasil), *Chalcides sphenopsiformis* (norte do continente africano) e *Aprasia repens* (Austrália), dentre tantos outros exemplos presentes em quase todas as grandes linhagens de lagartos (com notável exceção para Iguania), reside não apenas em pressões equivalentes quanto ao hábito locomotor fossorial – que, por sua vez, explica suas caudas curtas e redução nos olhos –, mas também relaciona-se a demandas similares impostas pela fossorialidade em substrato arenoso associada com a perfuração *head-first* durante o deslocamento.

Os resultados aqui reportados sugerem que diferentes trajetórias evolutivas estão envolvidas com o estabelecimento de fenótipos serpentiformes e com a ocupação de ambientes subterrâneos em lagartos. De fato, o presente estudo demonstra que o fenótipo convergente fossorial pode, na realidade, congregiar considerável variação morfológica refletindo contextos ecológicos distintos, com destaque para a forma da cabeça. Nas linhagens interpretadas como fossoriais de Gymnophthalmidae, por exemplo, as diferenças morfológicas de espécies de *Bachia* que ocupam folhiço com *Calyptommatus*, adaptado ao enterramento em solos arenosos, podem refletir trajetórias evolutivas distintas associadas a contextos ecológicos divergentes. De fato, os resultados descritos neste trabalho fomentam a realização de futuros estudos dedicados a avaliar as implicações funcionais de diferentes formatos da cabeça para o deslocamento através de diferentes substratos. A elucidação dos padrões macroevolutivos reportada nessa dissertação de mestrado, combinada a futuros estudos funcionais e biomecânicos, eventualmente com menor abrangência taxonômica, permitirá um avanço significativo do nosso entendimento acerca da variação morfológica e ecológica existente em linhagens serpentiformes fossoriais. O presente estudo, portanto, motiva a elaboração de novas hipóteses acerca do desenvolvimento, da biomecânica do enterramento, das variações anatômicas e da ecologia desses animais. Adicionalmente, os avanços detalhados nesta dissertação de mestrado contribuem para esclarecer como padrões convergentes evoluíram nos répteis escamados, fornecendo uma perspectiva macroevolutiva acerca da variação fenotípica existente em formas aparentemente equivalentes e revelando padrões significativos de diversidade morfológica associada ao hábito fossorial.

LITERATURA CITADA

- Andrews, R. M.; Pough, F. H.; Collazo, A.; & De Queiroz, A. (1987). The ecological cost of morphological specialization: feeding by a fossorial lizard. *Oecologia*, 73(1), 139-145.
- Andrade, S.P.; Santos, D.L.; Kawashita-Ribeiro, R.A.; & Vaz-Silva, W. (2013). New records and updated distribution map of *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Reptilia, Gymnophthalmidae). *Herpetology Notes*, 6, 395-400.
- Arendt, J., & Reznick, D. (2007). Convergence and parallelism reconsidered: what have we learned about the genetics of adaptation? *Trends in Ecology and Evolution*, 23(1), 26-32.
- Bardua, C., Evans, S. E., & Goswami, A. (2018). Phylogeny, ecology and deep time: 2D outline analysis of anuran skulls from the Early Cretaceous to the Recent. *Palaeontology*.
- Barros, F.C. (2010). Evolução morfológica da cabeça em lagartos da família Gymnophthalmidae. *Dissertação de Mestrado (FFCLRP/USP)*.
- Barros, F.C., Herrel, A., & Kohlsdorf, T. (2011). Head shape evolution in Gymnophthalmidae: does habitat use constrain the evolution of cranial design in lizards? *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 2423-2433.
- Bars-Closel, M., Kohlsdorf, T., Moen, D.S., & Wiens, J.J. (2017). Diversification rates are more strongly related to microhabitat than climate in squamate reptiles (lizards and snakes). *Evolution*.
- Bentz, E.J.; Rodríguez, M.J.R.; John, R.R.; Henderson, R.W.; Powell, R. (2011). Population densities, activity, microhabitats, and thermal biology of a unique crevice- and litter-dwelling assemblage of reptiles on Union Island, St. Vincent and the Granadines. *Herpetological Conservation and Biology*, 6(1), 40-50.
- Bergmann, P.J.; & Morinaga, G. (2018). The convergent evolution of snake-like forms by divergent evolutionary pathways in squamate reptiles. *In press*. DOI: 10.1111/evo.13651.
- Bonhomme, V.; Picq, S.; Gaucherel, C.; Claude, J. (2014). Momocs: Outline Analysis Using R. *Journal of Statistical Software*, 56(13).
- Brandley, M. C.; Huelsenbeck, J. P.; & Wiens, J. J. (2008). Rates and patterns in the evolution of snake-like body form in squamate reptiles: evidence for repeated re-evolution of lost digits

and long-term persistence of intermediate body forms. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(8), 2042-2064.

Burnham, K. P.; & Anderson, D. R. (1998). Model selection and inference: a practical information-theoretic approach.

Butler, M.A.; & King, A.A. (2004). Phylogenetic Comparative Analysis: A Modeling Approach for Adaptive Evolution. *The American Naturalist*, 164(6), 683-695.

Caldwell, J.P.; & Vitt, L.J. (1999). Dietary Asymmetry in Leaf Litter Frogs and Lizards in a Transitional Northern Amazonian Rain Forest. *Oikos*, 84(3), 383-397.

Caldwell, M.W. (2003). "Without a leg to stand on": On the evolution and development of axial elongation and limblessness in tetrapods. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 40, 573-588.

Caputo, V. (2004). The cranial osteology and dentition in the scincid lizards of the genus *Chalcides* (Reptilia, Scincidae). *Italian Journal of Zoology*, 71, 35-45.

Castrillon, M.I.; & Strussmann, C. (1998). Nova espécie de *Bachia* e a presença de *B. dorbignyi* (Duméril & Bibron) no sudoeste de Mato Grosso, Brasil (Sauria, Gymnophthalmidae). *Revista brasileira de Zoologia*, 15(3), 567-581.

Christin, P.; Weinreich, D.M.; & Besnard, G. (2010). Causes and evolutionary significance of genetic convergence. *Trends in Genetics*, 26, 400-405.

Collar, D. C., Reece, J. S., Alfaro, M. E., Wainwright, P. C., & Mehta, R. S. (2014). Imperfect morphological convergence: variable changes in cranial structures underlie transitions to durophagy in moray eels. *The American Naturalist*, 183(6), E168-E184.

Colli, G.R., Zatz, M.G., & Cunha, H.J. (1998). Notes on the ecology and geographical distribution of the rare gymnophthalmid lizard *Bachia bresslaui*. *Herpetologica*, 54(2), 169-174.

Condez, T.H.; Sawaya, R.J.; Dixo, Marianna. (2009). Herpetofauna dos remanescentes de Mata Atlântica da região Tapiraí e Piedade, SP, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 9, 157-185.

Crampton, J.S. (1995). Elliptic fourier shape-analysis of fossil bivalves – some practical considerations. *Lethaia*, 28, 179-186.

- Delfim, F.R.; Gonçalves, E.M.; & Silva, S.T. (2006). Squamata, Gymnophthalmidae, *Psilophthalmus paeminus*: Distribution extension, new state record. *Check List*, 2(3), 89-92.
- De Schepper, N., Adriaens, D., & De Kegel, B. (2005). *Moringua edwardsi* (Moringuidae: Anguilliforms): cranial specialization for head-first burrowing? *Journal of Morphology*, 266, 356-368.
- Doan, T. M. (2008). Dietary variation within the Andean lizard clade Proctoporus (Squamata: Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology*, 16-21
- Donnelly, M. A., MacCulloch, R. D., Ugarte, C. A., & Kizirian, D. (2006). A New Riparian Gymnophthalmid (Squamata) from Guyana. *Copeia*, 3, 396-403.
- Doolittle, R.F. (1994). Convergent evolution: the need to be explicit. *Elsevier Science Publishers*.
- Edwards, S., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Measey, GJ, Tolley, KA. (2012). Convergent evolution associated with habitat decouples phenotype from phylogeny in a clade of lizards. *PLoS One*, 7 (12).
- Edwards, S., Herrel, A., Vanhooydonck, B., Measey, G.J, Tolley K.A. (2016). Diving in head first: trade-offs between phenotypic traits and sand-diving predator escape strategy in Merolles desert lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119 (4), 919-931.
- Felice, R.N.; & O'Connor, P.M. (2014). Ecology and Caudal Skeletal Morphology in Birds: the Convergent Evolution of Pygostyle Shape in Underwater Foraging Taxa. *PLoS ONE*, 9(2).
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- Freire, E.M.X.; Jorge, J.S.; & Ribeiro, L.B. (2012). First record of *Colobosaura modesta* (Reihnhardt and Lütken, 1862) (Squamata, Gymnophthalmidae) to the Cariri region, state of Ceará, Brazil, with a map of its geographical distribution. *Check List*, 8(5), 970-972.
- Freitas, J. L. (2011). Evolução da forma do corpo em lagartos do gênero *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae). *Dissertação de Mestrado – Instituto de Ciências Biológicas (Universidade de Brasília)*.
- Gans, C. (1975). Tetrapod Limblessness: Evolution and Functional Corollaries. *American Zoologist*, 15(2), 455-467.

- Garland, T. & Losos, J.B., 1994. Chapter 10: Ecological Morphology of locomotor performance in Squamate Reptiles. *Ecological morphology: integrative organismal biology; University of Chicago Press.*
- Goicoechea, N., Frost, D.R., De la Riva, I., Pellegrino, K.C.M., Sites, J., Rodrigues, M.T., & Padial, J.M. (2016) Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidae: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics*, 1-48.
- Gould, S.J. (2002). The structure of evolutionary theory. *The Belknap Press of Harvard University.*
- Greer, A. E. (1987). Limb reduction in the lizard genus *Lerista*. 1. Variation in the number of phalanges and presacral vertebrae. *Journal of Herpetology*, 267-276.
- Grizante, M.B. (2009). Relações evolutivas entre ecologia e morfologia serpentiforme. *Dissertação de Mestrado (FFCLRP/USP).*
- Grizante, M.B., Brandt, R., & Kohlsdorf, T. (2012). Evolution of Body Elongation in Gymnophthalmid Lizards: Relationships with Climate. *PLoS ONE*, 7(11).
- Guerrero, A.C. (2012). Evolução da fossorialidade nos lagartos da tribo Gymnophthalmini (Gymnophthalmidae, Squamata). *Dissertação de Doutorado (IB/USP).*
- Hall, B. K. (2003). Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. *Biol. Rev.*, 78, 406-433.
- Hansen, T.F. (1997). Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution*, 51, 1341-1351.
- Herrel, A., Meyers, J.J., & Vanhooydonck, B. (2001a). Relations between habitat use and body shape in phrynosomatid lizard (*Urosaurus ornatus*): a population-level analysis. *Biol. J. Linn. Soc.*, 74, 289-297.
- Herrel, A., De Grauw, E., & Lemos-Espinal, J.A. (2001b). Head shape and bite performance in xenosaurid lizards. *J. Exp. Biol.*, 290, 101-107.
- Herrel, A., Schaerlaeken, V., Meyers, J. J., Metzger, K.A., & Ross, C.F. (2007). The evolution of cranial design and performance in squamates: Consequences of skull-bone reduction on feeding behavior. *Integrative and Comparative Biology*, 47(1), 107-117.

- Herrel, A., & Measey, G. J. (2010). The Kinematics of Locomotion in Caecilians: Effects of Substrate and Body Shape. *J. Exp. Zool.*, 313, 301-309.
- Hildebrand, M., & Goslow, G. (2013). *Análise da Estrutura dos Vertebrados*. Editora Atheneu, 2ª edição. São Paulo, Brasil.
- Hohl, L. S.; Barros-Filho, J. D.; & Rocha-Barbosa, O. (2018). Skull variation in a shovel-headed amphisbaenian genus, inferred from the geometric morphometric analysis of five South American *Leposternon* species. *Journal of Morphology*, 279(11).
- Kazi, S.; & Hipsley, C. A. (2018). Conserved evolution of skull shape in Caribbean head-first burrowing worm lizards (Squamata: Amphisbaenia). *Biological Journal of the Linnean Society*, 125(1), 14-29.
- Kearney, M., & Stuart, B.L. (2004). Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. *Proc Biol Sci.*, 271(1549),1677-83.
- Kohlsdorf, T., & Wagner, G. (2006). Evidence for the reversibility of digit loss: a phylogenetic study of limb evolution in *Bachia* (Gymnophthalmidae, Squamata). *Evolution*, 60, 1896-1912.
- Kohlsdorf, T., Grizante, M. B., Navas, C. A., & Herrel, A. (2008). Head shape evolution in Tropidurinae lizards: does locomotion constrain diet? *J. Evol. Biol.*, 21, 781-790.
- Kohlsdorf, T., Lynch, V.J., Rodrigues, M.T., Brandley, M., & Wagner, G. P. (2010). Data and data interpretation in the study of limb evolution: a reply to Galis et al. on the revolution of digits in the lizard genus *Bachia*. *Evolution*, 64(8), 2477-2485.
- Kuhl, F.P., & Giardina, C.R. (1982). Elliptic Fourier Features of a Closed Contour. *Computer Graphics and Image Processing*, 18, 236-258.
- Lee, M. S. Y. (1998). Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. *Biol. J. Linn. Soc.*, 65, 369-453.
- Losos, J. B. (2011). Convergence, Adaptation, and Constraint. *Evolution*, 65(7), 1827-1840.
- Mahler, D.L.; Ingram, T.; Revell, L.J.; & Losos, J.B. (2013). Exceptional Convergence on the Macroevolutionary Landscape in Island Lizard Radiations. *Science*, 341, 292-295.
- Maia, T.; Almeida-Gomes, M; Siqueira, C.C.; Vrcibradic, D.; Kiefer, M.C.; & Rocha, C.F.D. (2011). Diet of lizard *Ecpleopus gaudichaudii* (Gymnophthalmidae) in Atlantic Rainforest, state of Rio de Janeiro, Brazil. *Zoologia*, 28(5), 587-592.

- Martins, M. (1991). The lizards of Balbina, Central Amazonia, Brazil: A Qualitative Analysis of Resource Utilization. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 3, 179-190.
- Maryan, B.; Adams, M.; & Aplin, K.P. (2015). Taxonomic resolution of the *Aprasia repens* species-group (Squamata: Pygopodidae) from the Geraldton Sandplains: a description of a new species and additional mainland records of *A. clairae*. *Records of the Western Australian Museum*, 30(1), 12-32.
- McCurry, M.R., Mahony, M., Clausen, P.D., Quayle, M.R., Walmsley, C.W., Jessop, T.S., Wroe, S., Richards, H., & McHenry, C.R. (2015). The relationship between Cranial Structure, Biomechanical Performance and Ecological Diversity in Varanoid Lizards. *PLoS ONE*, 10(6).
- McGee, M.D.; & Wainwright, P.C. (2012). Convergent evolution as a generator of phenotype diversity in threespine stickleback. *Evolution*, 67(4), 1204-1208.
- McGhee, G. R. (2011). Convergent evolution: limited forms most beautiful. *MIT Press*, Cambridge, USA.
- Moen, D. S.; Irschick, D. J.; & Wiens, J. J. (2013). Evolutionary conservatism and convergence both lead to striking similarity in ecology, morphology and performance across continents in frogs. *Proc. R. Soc. B*, 280(1773).
- Navas, C.A.; Antoniazzi, M.M.; Carvalho, J.E.; Chaui-Berlink, J.G.; James, R.S.; Jared, C.; Kohlsdorf, T.; Pai-Silva, M.D.; Wilson, R.S. (2004). Morphological and physiological specialization for digging in amphisbaenians, an ancient lineage of fossorial vertebrates. *J. Exper. Biol.*, 207, 2433-2441.
- Nixon, K.C., & Carpenter, J. M. (2011). On homology. *Cladistics*, 27, 1-10.
- Oliveira, C.N.; & Moura, G.J.B. (2013). *Cercosaura ocellata* Wagler, 1830 (Lacertilia, Gymnophthalmidae): distribution extension of Northeastern Brazil. *Biota Neotrop.*, 13(3).
- Oliveira, B.H., & Pessanha, A.L.M. (2013). Microhabitat use and diet of *Anotosaura vanzolinia* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Caating area, Brazil. *Biota Neotrop.*, 13(3).
- Openshaw, G. H.; & Keogh, J. S. (2014). Head shape evolution in monitor lizards (*Varanus*): interactions between extreme size disparity, phylogeny and ecology. *Journal of evolutionary biology*, 27(2), 363-373.

- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877-884.
- Paradis, E.; Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analysis of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289-290.
- Paradis, E.; & Schliep, K. (2018). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*.
- Pearce, T. (2011). Convergence and Parallelism in Evolution: A Neo-Gouldian Account. *Brit. J. Phil. Sci.* 0, 1-20.
- Pellegrino, K.C.M., Rodrigues, M.T., Yonenaga-Yassuda, Y., & Sites, J.W. (2001). A molecular perspective of the evolution of South American microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a preliminary new classification for the family. *Biol. J. Linn. Soc.*, 74(3), 317-340.
- Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D; & R Core Team (2018). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-137
- Powell, R. (2012). Convergent evolution and the limits of natural selection. *Euro. Jnl. Phil. Sci.* 2, 355-373. *BMC Evolutionary Biology*, 13(93).
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., & Wiens, J.J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes.
- Recoder, R.S.; Werneck, F.P.; Teixeira Jr., M; Colli, G.R.; Sites Jr., J.W.; & Rodrigues, M.T. (2014). Geographic variation and systematic review of lizard genus *Vanzosaura* (Squamata, Gymnophthalmidae), with the description of a new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171, 206-225.
- Revell, L.J. (2009). Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. *Evolution*, 63, 3258-3268.
- Revell, L.J. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217-223.
- Robinson, M.D.; & Seely, M. (1980). Physical and biotic environments of the southern Namib dune ecosystem. *J. Arid Environ.*, 3, 183-203.

Rodrigues, M.T. (1991). Herpetofauna das dunas interiores do rio São Francisco, Bahia, Brasil. I. Introdução à área e descrição de um novo gênero de microteiídeos (*Calypotommatus*) com notas sobre sua ecologia, distribuição e especiação (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos Zoo.*, 37(19), 285-320.

Rodrigues, M.T.U. (1995). Filogenia e história geográfica de uma radiação de lagartos microteiídeos (Sauria, Teiioidea, Gymnophthalmidae). Tese de Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Rodrigues, M.T.; Freire, E.M.X.; Pellegrino, K.C.M.; & Sites Jr., J. (2005). Phylogenetic relationships of a new genus and species of microteiid lizard from the Atlantic forest of north-eastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 144, 543-557.

Rodrigues, M.T., Pavan, D., & Curcio, F.F. (2007). Two new species of lizards of the genus *Bachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) from Central Brazil. *Journal of Herpetology*, 41(4), 545-553.

Rodrigues, M.T.; Camacho, A.; Nunes, P.M.S.; Recoder, R.S.; Teixeira Jr., M.; Valdujo, P.H.; Ghellere, J.M.B.; Mott, T.; & Nogueira, C. (2008). A new Species of the lizard genus *Bachia* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Cerrados of Central Brazil. *Zootaxa*, 1875, 39-50.

Rodrigues, M.T., & Santos, E.M. (2008). A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zootaxa*, 50-60.

Rodrigues, M.T., Cassimiro, J., Pavan, D., Curcio, F.F., Verdade, V.K., & Pellegrino, K.C.M. (2009). A New Genus of Microteiid Lizard from the Caparaó Mountains, Southeastern Brazil, With a Discussion of Relationships among Gymnophthalminae (Squamata). *American Museum Novitates*, 1-27.

Rohlf, F. J., & Archie, J. W. (1984). A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Systematic Zoology*, 33(3), 302-317.

Rosa, J.G. (2015). Grande sertão: Veredas. 21ª edição. *Nova Fronteira*. Rio de Janeiro, Brasil.

Roscito, J.C. (2010). Desenvolvimento embrionário e a evolução da fossorialidade nos lagartos da tribo Gymnophthalmini (Squamata, Gymnophthalmidae). *Tese de Doutorado (IB/USP)*.

- Roscito, J. G., & Rodrigues, M. T. (2010). Comparative Cranial Osteology of Fossorial Lizards from the Tribe Gymnophthalmini (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Morphology*, 271, 1352-1365.
- Roscito, J.G., & Rodrigues, M.T. (2012a). Skeletal development in the fossorial gymnophthalmids *Calyptommatus sinebrachiatus* and *Nothobachia ablephara*. *Zoology*, 115, 289-301.
- Roscito, J.G., & Rodrigues, M.T. (2012b). Embryonic development of the fossorial gymnophthalmid lizards *Nothobachia ablephara* and *Calyptommatus sinebrachiatus*. *Zoology*, 115, 302-318.
- Roscito, J.G. & Rodrigues, M.T. (2013). A Comparative Analysis of the Post-Cranial Skeleton of Fossorial and Non-Fossorial Gymnophthalmid Lizards. *Journal of Morphology*, 274, 845-858.
- Romer, A.S., & Parsons, T. S. (1985). Anatomia comparada dos vertebrados. *Editora Atheneu*, São Paulo – SP.
- Santos, M.V.G.; Macedo, I.G.S.; Sousa, R.S.; Gogliath, M.; & Ribeiro, L.B. (2012). Diet of *Nothobachia ablephara* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Caatinga área of the San Francisco Valley in northeastern Brazil. *Herpetology Notes*, 5, 305-307.
- Scales, J.A.; King, A.A.; & Butler, M.A. (2009). Running for your life or running for your dinner: what drives fiber-type evolution in lizard locomotor muscles? *The American Naturalist*, 173(5), 543-553.
- Schiechlag, A.C., Benozzati, M.L., Passoni, J.C., & Rodrigues, M.T. (2010). Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calyptommatus* and *Nothobachia* (Squamata: Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56, 622-630.
- Schwenk, K. (2000). Feeding in lepidosaurs. In *Schwenk, K. Feeding, Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates*, Academic Press, 175-291.
- Seymour, R. S.; Whithers, P.C.; & Weathers, W. W. (1998). Energetics of burrowing, running, and free-living in the Namib Desert golden mole (*Eremitalpa namibensis*). *J. Zool.*, 244, 107-117.

- Shapiro, M.D., Shubin, N.H., Downs, J.P. (2007). Limb diversity and digit reduction in reptilian evolution. *In* Hall, B.K., Fins into Limbs: Evolution, Developments, and Transformation. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Sherratt, E., Gower, D. J., Klingenberg, C. P., & Wilkinson. M. (2014). Evolution of Cranial Shape in Caecillians (Amphibia: Gymnophiona). *Evol. Biol.*
- Stayton, C. T. (2006). Testing hypotheses of convergence with multivariate data: morphological and functional convergence among herbivorous lizards. *Evolution*, 60(4), 824-841.
- Stern, D.L. (2013). The genetic causes of convergent evolution. *Nature Reviews Genetics*.
- Stuginski, D. R.; Navas, C. A.; de Barros, F. C.; Camacho, A.; Bicudo, J. E. P. W.; Grego, K. F.; & De Carvalho, J. E. (2018). Phylogenetic analysis of standard metabolic rate of snakes: a new proposal for the understanding of interspecific variation in feeding behavior. *Journal of Comparative Physiology B*, 188(2), 315-323.
- Tarazona, O.A., Fabrezi, M., & Ramírez-Pinilla, M.P. (2008). Cranial morphology of *Bachia bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) and its postnatal development. *Zool. J. Linn. Soc.*, 152, 775-792.
- Tarazona, O.A., & Ramírez-Pinilla, M.P. (2008). The unusual orbithosphenoid of the snakelike lizard *Bachia bicolor*. *J. Anat.*, 213, 120-130.
- Thomassen, H.; Gomides, S.C.; Silva, E.T.; & Garcia, P.C.A. (2007). New state record and updated geographic distribution for the little known *Psilophthalmus paeminus* (Squamata, Gymnophthalmidae). *North-Western Journal of Zoology*.
- Vanhooydonck, B., Boistel, R., Fernandez, V., & Herrel, A. (2011). Push and bite: trade-offs between burrowing and biting in burrowing skink. *Biol. J. Linn. Soc.*, 102, 91-99.
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (1993). Ecological observations on Cerrado lizards in Rondônia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 46-52.
- Vitt, L.J.; Ávila-Pires, T.C.S.; Espósito, M.C.; Sartorius, S.S.; & Zan, P.A. (2007). Ecology of *Alopoglossus angulatus* and *A. atriventris* (Squamata, Gymnophthalmidae) in western Amazonia. *Phyllomedusa*, 6(11), 11-21.

- Vitt, L.J., & Caldwell, J.P. (2013) Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. 4^a Ed. Academic Press.
- Wake, D. B. (1991). Homoplasy: The Result of Natural Selection, or Evidence of Design Limitations? *American Naturalist*, 138(3), 543-567.
- Wake, D. B., Wake, M. H., & Specht, C. D. (2011). Homoplasy: From Detecting Pattern to Determining Process and Mechanism of Evolution. *Science*, 331, 1032-1035.
- White, C.R.; Matthews, P.G.; & Seymour, R. S. (2006). Balancing the competing requirements of saltatorial and fossorial specialization: burrowing costs in the spinifex hopping mouse, *Notomys alexis*. *Journal of Experimental Biology*, 209, 2103-2113.
- Wiens, J.J., & Slingluff, J.L. (2001). How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in Anguid lizards. *Evolution*, 55(1), 2303-2318.
- Wiens, J. J., Brandley, M. C., & Reeder, T. W. (2006). Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakelike body form in squamate reptiles. *Evolution*, 60(1), 123-141.
- Wu, N.C.; Alton, L.A.; Clemente, C. J.; Kearney, M. R.; & White, C. R. (2015). Morphology and burrowing energetics of semi-fossorial skinks (*Liopholis* spp.). *Journal of Experimental Biology*.
- Zheng, Y.; & Wiens, J. J. (2016). Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 94, 537-547.