UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**“Relações evolutivas entre ecologia e morfologia serpentiforme em espécies de lagartos
microteiídeos (Sauria: Gymnophthalmidae)”.**

Mariana Bortoletto Grizante

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e
Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências
para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área:
Biologia Comparada.

Ribeirão Preto

2009

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**“Relações evolutivas entre ecologia e morfologia serpentiforme em espécies de lagartos
microteídeos (Sauria: Gymnophthalmidae)”.**

Mariana Bortoletto Grizante

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e
Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências
para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área:
Biologia Comparada.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Tiana Kohlsdorf

Ribeirão Preto

2009

**“Relações evolutivas entre ecologia e morfologia serpentiforme em espécies de lagartos
microteiídeos (Sauria: Gymnophthalmidae)”.**

Mariana Bortoletto Grizante

Ribeirão Preto, _____ de 2009.

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof^a. Dr^a. Tiana Kohlsdorf

(Orientadora)

Dedicado a Antonio Bortoletto e Vainer Grisante,
exemplos de curiosidade e perseverança diante dos desafios.

AGRADECIMENTOS

Realizar esse trabalho só se tornou possível graças à colaboração e ao incentivo de muitas pessoas. A elas, agradeço e com elas, divido a alegria de concluir este trabalho.

À Tiana, pela orientação, entusiasmo e confiança, pelas oportunidades, pela amizade, e pelo que ainda virá. Por fazer as histórias terem pé e cabeça!

À FAPESP, pelo financiamento desse projeto (processo 2007/52204-8).

À professora Márcia Bitondi, coordenadora do Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada da FFCLRP-USP, pelo apoio que foi imprescindível em muitos momentos.

Aos professores Dalton de Souza Amorim e Elisabeth Spinelli de Oliveira, da FFCLRP-USP, por cederem o espaço que abrigou boa parte dos experimentos realizados.

Aos professores Maria Helena Goldman e Fernando Mantelatto, da FFCLRP-USP, pelas portas abertas de seus laboratórios, e a todos os seus alunos, pelas inúmeras gentilezas. Em especial, agradeço a Andréa Quiapim pelos sequenciamentos que serão usados em breve.

Ao professor Miguel Rodrigues, do Instituto de Biociências (IB-USP), pelas comunicações pessoais, pelos materiais cedidos e pelo incentivo, todos muito importantes para esse trabalho.

Ao professor Guarino Colli, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília (ICB-UNB), pelas comunicações pessoais que foram muito importantes para esse trabalho.

Ao professor Hussam Zaher, diretor do Museu de Zoologia da USP (MZUSP) e responsável pela Seção de Herpetologia, e à Carolina Castro-Mello, gerente de coleções, por facilitarem a maior parte da coleta de dados.

Ao professor Mario de Pinna, responsável pela Seção de Ictiologia do MZUSP, pelo empréstimo do equipamento de radiografia, e ao Eduardo Baena, pela paciência e pelas ótimas imagens.

Ao professor Silvio Moure Cícero, do Departamento de Produção Vegetal da ESALQ-USP, pelo empréstimo do equipamento de radiografia, e ao aluno Francisco Guilhien, pelas dicas.

Ao pessoal do Departamento de Imagem do Hospital das Clínicas de Ribeirão Preto, pela digitalização de parte das radiografias.

Um abraço aos professores Carlos A. Navas, do IB-USP, e Fernando R. Gomes, da UNESP de Rio Claro, com os quais tive o prazer de conviver e colaborar.

À querida doutoranda Renata Brandt Nunes, pela força, pelas discussões e pela amizade de longa data, e ao doutorando Agustín Camacho, pelo empréstimo de animais e pelas discussões.

Aos queridos amigos que fazem ou fizeram parte do Laboratório de Evolução e Ecofisiologia de Tetrápodes da FFCLRP: Ana Paula, Anieli Pereira, Anna Carolina do Valle, Camilla Montes Gomes, Felipe Zampieri, Fábio Cury de Barros, Fabrício Galvani, Fernando Andrade, Johnatan de Carvalho, Júlia Lampareli, Lígia Bertolino, Lílian Borges, Marina Elisa Singarete, Mateus Eiras, Vanessa Cunha, Vanessa Roma, Steve Perry. Pelo ótimo ambiente de trabalho, pela ajuda constante em todas as etapas, pelo convívio em ritmo de festa e, sobretudo, pela amizade que continuará.

Às mineiras favoritas Anna Carolina e Fernanda Duarte Almeida Ribeiro do Valle, que me acolheram em Ribeirão Preto com casa, comida, roupa lavada, muitas risadas e ótima companhia.

Às amigas e companheiras de sempre, de quem tive muita saudade durante esse período: Gláucia e Juliana, tão longe e tão perto!

À querida família Pezzo, pelo incentivo e pelo carinho de sempre, em todos os momentos.

À minha família, pelo fundamental: amor. Em especial, agradeço à minha irmã Ana, pelos infinitos favores, pelo interesse e pela participação ativa em todas as etapas. Ela é praticamente uma bióloga!

Ao Tiago, agradeço mais. Mais do que pelo apoio, pela compreensão, pela paciência, pelo companheirismo e pela participação: obrigada pelo amor incondicional.

Se procurar bem, você acaba encontrando

Não a explicação (duvidosa) da vida,

Mas a poesia (inexplicável) da vida.

Carlos Drummond de Andrade

RESUMO

A evolução da morfologia serpentiforme, caracterizada simultaneamente pelo alongamento do corpo e pela redução de membros locomotores, ocorreu repetidas vezes durante a história evolutiva de Squamata. Alterações em parâmetros morfológicos relacionados à locomoção de um organismo afetam diretamente seu desempenho em atividades essenciais à sobrevivência e à produção de descendentes e, portanto, espera-se que estejam relacionadas a adaptações a características do ambiente ocupado por ele. Estudos ecomorfológicos sugerem que o surgimento de morfologias serpentiformes em Squamata ocorreu frequentemente associado à ocupação de diferentes habitats, resultando em duas ecoformas distintas: espécies epígeas, que geralmente possuem tronco e cauda alongados, e espécies fossoriais, que geralmente possuem tronco alongado e cauda curta. O objetivo deste trabalho foi investigar a existência de relações evolutivas entre ecologia e aspectos morfológicos, como alongamento do corpo e redução dos membros, em espécies de lagartos neotropicais da família Gymnophthalmidae, avaliando como essas mudanças influenciam seu desempenho locomotor.

Palavras-chave: Evolução, morfologia, ecologia, desempenho locomotor, Gymnophthalmidae.

ABSTRACT

Evolution of snakelike morphology, characterized by both body elongation and limb reduction, has occurred several times during evolutionary history of Squamata. Changes in morphological parameters related to locomotion directly affect organismal performance in several activities that are crucial to survival and descendent production. Therefore, these morphological changes are expected to be adaptive to the environment where the organism occurs. Ecomorphological studies suggest that the evolution of snakelike morphologies in Squamata occurred frequently associated to the occupation of different habitats, giving rise to two distinct ecomorphs: grass-swimming species, which generally have elongation of trunk and tail, and fossorial species, which generally have elongation of trunk and short tail. The aim of the present study was to investigate the existence of evolutionary relationships between ecology and morphological aspects like body elongation and limb reduction in species of neo-tropical lizard family Gymnophthalmidae, evaluating how these evolutionary changes affect locomotor performance.

Keywords: Evolution, morphology, ecology, locomotor performance, Gymnophthalmidae.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	1
-------------------------------	----------

CAPÍTULO 1 – EVOLUÇÃO DA MORFOLOGIA SERPENTIFORME ASSOCIADA À ECOLOGIA EM LAGARTOS

MICROTEÍÍDEOS

1.1 – Resumo	5
1.2 – Introdução	6
1.3 – Material e Métodos	9
1.4 – Resultados	14
1.5 – Discussão	18
1.6 – Bibliografia	21

APÊNDICE – EVOLUÇÃO DA MORFOLOGIA SERPENTIFORME EM GYMNOPTHALMIDAE - UMA DISCUSSÃO ACERCA DE POSSÍVEIS MECANISMOS DE DESENVOLVIMENTO ASSOCIADOS À ORIGEM DE FORMAS ALONGADAS

A.1 – Introdução	43
A.2 – Material e Métodos	45
A.3 – Resultados	47
A.4 – Discussão	49
A.5 – Bibliografia	57

CAPÍTULO 2 – DESEMPENHO LOCOMOTOR E HÁBITO FOSSORIAL EM ESPÉCIES DE LAGARTOS

MICROTEÍÍDEOS

2.1 – Resumo.....	72
2.2 – Introdução	73
2.3 – Material e Métodos	76
2.4 – Resultados	80

2.5 – Discussão81

2.6 – Bibliografia83

CONCLUSÕES GERAIS92

INTRODUÇÃO GERAL

A perda de membros locomotores é uma das alterações morfológicas mais marcantes que ocorreram na história evolutiva dos animais tetrápodes, repetindo-se em anfíbios, répteis, aves e mamíferos (Lande, 1978). Alterações em parâmetros morfológicos relacionados à locomoção de um organismo afetam diretamente seu desempenho em atividades que são essenciais à sobrevivência e à produção de descendentes, tais como: obtenção de alimento, fuga de predadores, busca de parceiros reprodutivos e defesa de território. De acordo com o paradigma de Arnold (1983), devido a essa importância ecológica da locomoção, espera-se que alterações morfológicas estejam associadas a características físicas e estruturais do habitat utilizado pelo organismo, sendo importantes para entender os processos de adaptação.

Estudos indicam que, ao longo da evolução de anfíbios e répteis, a redução de membros está correlacionada com o alongamento do corpo (Gans, 1975; Lande, 1978; Greer, 1987, 1990; Greer *et al.*, 1998; Caldwell, 2003; Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006, Brandley *et al.*, 2008). Em Squamata, a transição do corpo lagartiforme (com três regiões bem definidas – cabeça, tronco e cauda – e quatro membros locomotores) para o corpo serpentiforme (corpo alongado e cilíndrico, sem constrições na região do pescoço ou na base da cauda, com redução ou perda de patas) parece ter ocorrido diversas vezes e em linhagens independentes, como anfisbenas, serpentes e em sete famílias de lagartos (Greer, 1991; Pough *et al.*, 1998; Wiens *et al.*, 2006). Enquanto serpentes e anfisbenas parecem ter diversificado após o estabelecimento da morfologia serpentiforme (Gans, 1975; Pough *et al.*, 1998), lagartos representam o melhor material moderno para estudos ecomorfológicos devido à abundância de formas com estágios intermediários de redução dos membros locomotores (Presch, 1975; Greer, 1987, 1990; Greer, 1991; Greer *et al.*, 1998; Wiens e Slingluff, 2001; Caldwell, 2003; Wiens *et al.*, 2006; Kohlsdorf e Wagner, 2006).

Embora a transição da morfologia lagartiforme para a morfologia serpentina em Squamata tenha sido bastante discutida, ainda há controvérsias a respeito das pressões seletivas subjacentes a essas alterações morfológicas e de suas implicações ecológicas (Gans, 1975; Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006), bem como modo como a redução de membros e o alongamento do corpo teriam ocorrido ao longo da evolução de Squamata (Gans, 1975; Cohn e Tickle, 1999; Caldwell, 2003; Kohlsdorf e Wagner, 2006; Shapiro, 2003; Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006). Diante do apresentado, novos estudos de evolução da morfologia serpentina devem contribuir para identificar aspectos comuns aos vários grupos que sofreram perda de estruturas complexas, bem como aspectos singulares restritos a alguns deles, tentando explicá-los em termos de ecologia e desempenho locomotor (Greer *et al.*, 1998).

Um dos grupos que constitui um modelo interessante para o estudo da evolução da morfologia serpentina é a família Gymnophthalmidae, que compreende cerca de 190 espécies de lagartos exclusivamente neotropicais de pequeno porte, também conhecidos como microteiídeos. Espécies de Gymnophthalmidae apresentam grande diversidade morfológica, possuindo variados graus de redução de membros e alongamento do corpo, ampla distribuição geográfica e aliada a uma diversidade ecológica que excede a de muitos clados mais especiosos de Squamata, incluindo espécies de altitude, semi-aquáticas, semi-arborícolas, psamófilas, fossoriais e partenogenéticas (Donnelly *et al.*, 2006). Em especial, é notável a distribuição das espécies de microteiídeos que habitam as dunas do Vale do Rio São Francisco (Bahia, Brasil), que sugere especiação alopátrica por vicariância decorrente de alterações no curso do rio (Rodrigues, 1995).

Apesar de existirem diversos estudos sobre distribuição geográfica e ecologia (Vanzolini e Ramos, 1977; Moraes, 1993; Rodrigues, 1995; Rocha e Rodrigues, 2005), relações filogenéticas (Pellegrino *et al.*, 2001; Castoe *et al.*, 2004) e aspectos de cinemática e comportamento da locomoção (Renous *et al.*, 1995; Renous *et al.*, 1999; Höfling e Renous, 2004) de lagartos

microteiídeos, não há estudos utilizando métodos comparativos que permitam testar se o perfil morfológico de algumas espécies deste grupo pode ser considerado adaptativo. Nesse contexto, o objetivo deste trabalho é verificar a existência de relações evolutivas entre ecologia e aspectos morfológicos, como o alongamento do corpo e a redução de membros, em espécies de lagartos neotropicais da família Gymnophthalmidae, avaliando como essas mudanças influenciam seu desempenho locomotor. O Capítulo 1 trata da análise de dados morfométricos coletados para 43 espécies de Gymnophthalmidae, realizada por meio de métodos filogenéticos comparativos buscando investigar eventuais padrões de evolução da morfologia serpentiforme associados à ecologia das espécies do grupo. Em seguida, uma comparação entre dados osteológicos coletados para as espécies de microteiídeos e dados disponíveis na literatura para outros grupos de Squamata que possuem morfologia serpentiforme é realizada em um Apêndice, discutindo possíveis mecanismos de desenvolvimento associados aos padrões de alongamento do corpo e redução de membros. Finalmente, no Capítulo 2 são analisados testes de desempenho locomotor realizados com espécies de lagartos microteiídeos filogeneticamente próximas, porém com morfologias diferentes, buscando testar a hipótese de que a morfologia serpentiforme seria adaptativa ao hábito fossorial em Gymnophthalmidae.

CAPÍTULO 1:

EVOLUÇÃO DA MORFOLOGIA SERPENTIFORME ASSOCIADA À ECOLOGIA EM LAGARTOS MICROTEÍDEOS

1.1 – RESUMO

Um dos padrões bastante recorrentes na história evolutiva dos tetrápodes é a evolução da morfologia serpentiforme em Squamata, caracterizada pelo corpo alongado e por membros locomotores reduzidos. Estudos recentes considerando as transições filéticas em que a morfologia serpentiforme evoluiu em Squamata demonstram que o alongamento do corpo parece resultar de dois mecanismos morfológicos diferentes associados à ocupação de determinados micro-habitats: espécies que vivem na superfície apresentam maior alongamento da cauda enquanto espécies fossoriais apresentam maior alongamento do tronco. O objetivo deste capítulo é testar, por meio do uso de métodos filogenéticos comparativos, se existe associação entre a evolução da morfologia serpentiforme e aspectos ecológicos em 43 espécies de Gymnophthalmidae, como a ocorrência em diferentes habitats ou a ocorrência de diversos hábitos. Os resultados sugerem que a evolução da morfologia serpentiforme em Gymnophthalmidae ocorre segundo dois componentes morfológicos associados a diferentes fatores ecológicos. Por um lado, a evolução de parâmetros referentes ao alongamento do corpo e redução de membros ocorreu associada à aquisição do hábito fossorial, possivelmente ocorre sob influência de fatores biomecânicos ligados à locomoção em ambientes confinados, hipótese que será testada no Capítulo 2 da presente dissertação. Por outro lado, a evolução da espessura do corpo em espécies de lagartos microteiídeos parece associada a características do habitat que podem refletir fatores ecológicos como temperatura e dieta.

1.2 – INTRODUÇÃO

A evolução de morfologias convergentes é uma das questões mais interessantes em Biologia Comparada, principalmente por relacionar-se à questão de adaptação ao meio ambiente, quando são considerados os contextos ecológicos em que as diversas origens de formas semelhantes ocorreram. Um dos padrões bastante recorrentes na história evolutiva dos tetrápodes é a evolução da morfologia serpentiforme em Squamata, caracterizada pelo corpo alongado e por membros locomotores reduzidos (Gans, 1975; Lande, 1978; Greer, 1987, 1990; Greer *et al.*, 1998; Caldwell, 2003; Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006, Brandley *et al.*, 2008). Tal morfologia parece ter surgido no mínimo 25 vezes dentro do grupo, inclusive entre espécies do mesmo gênero, sendo que enquanto o surgimento de novas origens seria favorecido pelo isolamento geográfico, também seria limitado por interações de competição na comunidade (Wiens *et al.*, 2006).

Para explicar as repetidas origens da morfologia serpentiforme em Squamata, estudos sugerem que tais alterações ocorreram associadas a fatores ecológicos (Gans, 1975; Lande, 1978; Wiens e Slingluff, 2001; Caldwell, 2003; Wiens *et al.*, 2006; Brandley *et al.*, 2008). Segundo Gans (1975), a redução de membros estaria relacionada com a aquisição de hábitos fossoriais. A locomoção entre fendas e túneis seria a razão funcional que teria favorecido a diminuição do diâmetro do corpo, inicialmente representada por alongamento do corpo. Seguindo essa tendência, a redução ou perda de membros teria ocorrido depois (Gans, 1975; Lande, 1978; Greer, 1987), sendo, portanto, um resultado secundário ao invés de uma resposta direta a pressões seletivas primárias, embora exista discordância em torno da hipótese de que a evolução das alterações morfológicas características da forma serpentiforme ocorra em uma sequência de eventos (Greer, 1990; Greer *et al.*, 1998; Wiens e Slingluff, 2001).

Testar essas hipóteses, contudo, requer métodos que incorporem informações filogenéticas, pois táxons que compartilham características fenotípicas devido à herança de um ancestral comum não podem ser vistos como pontos independentes em análises estatísticas; segundo essa idéia, espera-se que quanto menor for o tempo de divergência entre duas espécies, maior será a semelhança entre elas, assumindo o modelo de evolução por movimento Browniano (Harvey e Purvis, 1991; Diniz-Filho, 2000). Além disso, incorporar informações históricas permite realizar inferências sobre qual seria a condição ancestral e a condição derivada de determinada característica fenotípica, bem como qual seria sua taxa de mudança (Felsenstein, 1985; Harvey e Purvis, 1991; Garland *et al.*, 1992; Losos e Miles, 1994; Garland *et al.*, 2005).

Estudos recentes considerando as transições filéticas em que a morfologia serpentiforme evoluiu em Squamata demonstram que o alongamento do corpo parece resultar de dois mecanismos morfológicos diferentes associados à ocupação de determinados micro-habitats: espécies que vivem na superfície apresentam maior alongamento da cauda enquanto espécies fossoriais apresentam maior alongamento do tronco (Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006; Brandley *et al.*, 2008). A identificação desse padrão em linhagens independentes e as poucas exceções à dicotomia das duas ecoformas sugerem que essa associação entre ecologia e morfologia seja adaptativa. Por exemplo, caudas alongadas poderiam implicar em vantagens tanto no desempenho locomotor de espécies que vivem no folhiço, uma vez que esse padrão também ocorre em espécies que possuem membros, quanto no caso de tornarem-se os alvos mais freqüentes de ataque dos predadores, o que implica em danos menos críticos do que aqueles feitos no tronco (Wiens e Slingluff, 2001).

Lagartos neotropicais da família Gymnophthalmidae apresentam grande diversidade morfológica, com espécies que possuem morfologia lagartiforme além de espécies em que a evolução da morfologia serpentiforme ocorreu de forma independente, as quais possuem troncos alongados e variados graus de redução de membros e alongamento da cauda (**Fig. 1**).

Adicionalmente, espécies dessa família apresentam grande diversidade ecológica e ampla distribuição geográfica, ocorrendo em habitats tão diversos quanto a floresta amazônica, a mata atlântica, o cerrado e a caatinga (**Fig. 2**), constituindo um excelente modelo para o estudo de padrões de evolução da ecomorfologia. Sendo assim, o objetivo deste capítulo é testar, por meio do uso de métodos filogenéticos comparativos, se existe associação entre a evolução da morfologia serpentiforme e aspectos ecológicos em espécies de Gymnophthalmidae, como a ocorrência em diferentes habitats ou a ocorrência de diversos hábitos.

1.3 – MATERIAL E MÉTODOS

Dados morfométricos

Medidas de morfometria foram feitas com paquímetro digital Mitutoyo (precisão de 0,01 mm) em 1 a 20 espécimes fixados de 43 espécies de lagartos microteiídeos (Sauria: Gymnophthalmidae) preservadas no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). De acordo com a disponibilidade, procurou-se utilizar indivíduos adultos provenientes da mesma população. Foram medidos os seguintes parâmetros morfológicos:

- Comprimento rostro-cloacal (medido da ponta do focinho até a cloaca);
- Comprimento do tronco (medido a partir do fim da cabeça até a cloaca);
- Comprimento da cauda (medido da cloaca até a ponta da cauda);
- Comprimento dos membros dianteiro e traseiro, quando presentes (medidos a partir da inserção do membro no tronco até a ponta do maior dígito, ambos distendidos);
- Número de dígitos dos membros dianteiro e traseiro, quando presentes;
- Altura da cintura pélvica (medida na região imediatamente anterior à inserção dos membros traseiros no tronco);
- Largura da cintura pélvica (medida na região imediatamente anterior à inserção dos membros traseiros no tronco);
- Comprimento da cabeça (medido da ponta do focinho até a extremidade posterior da escama parietal);
- Altura da cabeça (medida na região de valor máximo);
- Largura da cabeça (medida na região de valor máximo).

Valores médios de cada espécie foram calculados para cada parâmetro a partir das medidas individuais. Algumas das variáveis medidas foram usadas no cálculo de dois índices adicionais: o índice de alongamento do tronco (IAT), dado pela razão entre o comprimento do tronco e a largura da cintura pélvica, e o índice de alongamento da cauda (IAC), dado pela razão entre o comprimento da cauda e o comprimento do tronco.

Dados ecológicos

Baseado em dados da literatura, as mesmas 43 espécies para as quais se obteve dados morfológicos foram classificadas segundo o tipo de hábitat e de hábito, conforme as categorias abaixo:

Tipo de habitat:

- 1) Ambiente fechado: espécies que ocorrem nas florestas atlântica e amazônica;
- 2) Ambiente aberto: espécies que ocorrem em dunas, cerrado, campos de altitude;
- 3) Generalistas: espécies que ocorrem em ambientes abertos e fechados simultaneamente.

Tipo de hábito:

- 1) Folhiço: espécies que passam a maior parte do tempo no folhiço;
- 2) Fossorial: espécies que passam a maior parte do tempo enterradas no substrato;
- 3) Folhiço e outros: espécies que vivem no folhiço, mas que possuem também outros hábitos, como semi-arborícola, semi-aquático e mesmo fossorial.

Análises estatísticas

Os parâmetros morfométricos medidos foram transformados em log10 e os dados transformados foram utilizados em todas as análises subsequentes. A abordagem estatística convencional desconsidera o efeito da ancestralidade comum sobre a independência dos dados (Harvey e Pagel, 1991). Portanto, quando consideramos um determinado conjunto de dados referentes a uma variável biológica, o primeiro passo da análise é avaliar se existe sinal filogenético, definido como a tendência de organismos filogeneticamente próximos serem semelhantes entre si em relação à variável em questão (*sensu* Blomberg *et al.*, 2003). Para calcular testar se há sinal filogenético, foi realizado um procedimento de aleatorização descrito em Blomberg *et al.* (2003), permutando-se os valores originalmente mensurados entre os

terminais da árvore (considerando topologia e comprimentos de braços, os quais serão discutidos mais adiante). Com base nisso, calcula-se o valor de K, parâmetro que indica a quantidade de sinal filogenético de cada variável, podendo ser usado comparativamente para identificar quais delas são mais lábeis (Blomberg *et al.*, 2003). No caso de os parâmetros analisados apresentarem sinal filogenético significativo, a abordagem estatística filogenética é mais adequada (Blomberg *et al.*, 2003; Lavin *et al.*, 2008). O cálculo do sinal filogenético foi realizado por meio do módulo PHYSIG_LL.M para o programa Matlab versão 2008a para PC.

Todas as análises com métodos filogenéticos basearam-se na topologia modificada a partir da sobreposição das hipóteses propostas para espécies de Gymnophthalmidae por Pellegrino *et al.* (2001) e por Kohlsdorf e Wagner (2006). A proposta de Pellegrino *et al.* (2001) abrange 50 espécies de diversos gêneros, das quais apenas três pertencem ao gênero *Bachia*, animais de especial interesse para o presente estudo por possuírem morfologia serpentiforme e que, de acordo com essa hipótese, formam um grupo monofilético (Pellegrino *et al.*, 2001). Optou-se por adotar a árvore obtida por meio da análise de máxima verossimilhança entre os resultados apresentados por Pellegrino *et al.* (2001), devido à sensibilidade que os métodos filogenéticos comparativos possuem em relação às politomias presentes nas árvores obtidas por meio de outros métodos (parcimônia e consenso). Em outro trabalho, Kohlsdorf e Wagner (2006) propõem uma filogenia usando 15 espécies do gênero *Bachia*, parte das quais foi mensurada e radiografada durante a coleta de dados da presente dissertação. Portanto, na ausência de uma hipótese filogenética que abrangesse as 43 espécies utilizadas na presente dissertação, optou-se por sobrepor a hipótese de Kohlsdorf e Wagner (2006) para as relações entre diversas espécies de *Bachia* ao clado equivalente às três espécies do gênero *Bachia* na hipótese de Pellegrino *et al.* (2001). Cabe ressaltar que ambos estudos utilizaram a mesma base de dados moleculares (três genes mitocondriais: 12S, 16S e *ND4*; dois genes nucleares: *c-mos* e 18S rDNA). Além disso, uma nova hipótese filogenética mais abrangente para a família Gymnophthalmidae já está em

andamento (Rodrigues, comunicação pessoal), com base na qual os dados coletados na presente dissertação poderão ser reanalisados.

Os métodos filogenéticos comparativos requerem comprimentos de braços em unidades proporcionais à variação esperada de evolução de cada parâmetro analisado (Rezende e Garland, 2003). Na ausência de informações precisas sobre a origem da família Gymnophthalmidae e, portanto, de estimativas dos comprimentos dos braços em unidades de tempo real, foram usados dois tipos diferentes de transformações arbitrárias de comprimentos de braços: constante (todos=1) e Nee (Purvis, 1995). A topologia para Gymnophthalmidae, modificada a partir de Pellegrino *et al.* (2001) e Kohlsdorf e Wagner (2006), conforme discutido acima, foi inserida no módulo PDTREE e, a partir dela, foram criadas as matrizes de variância-covariância entre as espécies no módulo PDDIST, considerando-se os dois modelos de transformações de comprimentos de braços (constante e Nee). Ambos módulos (PDTREE e PDDIST) fazem parte do programa PDAP para MS-DOS. As matrizes de variância-covariância criadas foram utilizadas tanto no cálculo do sinal filogenético quanto nas regressões filogenéticas.

Após o cálculo do sinal filogenético, os dados morfométricos logaritmizados foram usados numa análise de componentes principais. Sabendo-se que a forma de um objeto, por definição, envolve sempre múltiplas variáveis, tal análise objetiva determinar quais são as variáveis medidas que mais contribuem para a variação na morfologia (Miles, 1994). A análise de componentes principais foi implementada por meio do programa SPSS versão 11.0 para PC.

Ao fim da análise de componentes principais, os residuais dos componentes morfológicos referentes a cada uma das espécies foram utilizados em regressões em função das respectivas categorias ecológicas referentes ao habitat e ao hábito (ver **Tab. 5**). As regressões foram implementadas feitas no módulo Regressionv2.M do programa Matlab versão 2008a para PC, utilizando dois modelos: convencional (que a filogenia como sendo uma politomia, isto é, com todas as espécies originando-se a partir de um único ancestral) e filogenético (assume

hierárquica). Pode-se julgar se uma análise de regressão convencional ou filogenética é mais adequada com base no *likelihood* dos dois modelos (Lavin *et al.*, 2008), sendo que o maior valor de *likelihood* indica melhor adequação aos dados. Em outras palavras, o *likelihood* corresponde à probabilidade de adequação do modelo à base de dados. Quando os dois modelos de regressão tem o mesmo número de parâmetros, o seguinte critério é usado para decidir entre eles: se o dobro da diferença entre os $\ln$ *likelihoods* exceder 2,021 (o valor crítico para uma distribuição de χ^2 com 41 graus de liberdade e $\alpha = 0,05$), então um modelo pode ser considerado significativamente melhor que o outro (Felsenstein, 2004).

1.3 – RESULTADOS

Dados morfológicos

As **Tabelas 1 e 2** apresentam as medidas de morfometria obtidas e os índices de alongamento do tronco e da cauda calculados para espécies de Gymnophthalmidae. Com exceção do comprimento da cauda e do índice de alongamento da cauda, todos os outros parâmetros medidos apresentam sinal filogenético significativo (**Tab. 3**), independente do uso de diferentes métodos de atribuição de comprimentos de braços arbitrários à topologia (constante ou Nee), o que indica que é necessário incorporar informação filogenética para analisá-los.

A **Tabela 4** apresenta os dois componentes principais ou fatores retidos na análise fatorial. O Fator 1 é formado por parâmetros relacionados à espessura do corpo (altura, largura e comprimento da cabeça, altura e largura da cintura pélvica); já o Fator 2 é formado por parâmetros relacionados ao comprimento do corpo (comprimento rostro-cloacal e tronco) e dos membros locomotores (dianteiro e traseiro), sendo que esses últimos possuem cargas negativas, o que significa que tais parâmetros do componente tendem a diminuir enquanto os demais aumentam. É importante notar que as cargas fatoriais do comprimento da cauda estão equilibradas entre os Fatores 1 e 2, o que a torna uma variável pouco informativa no contexto dessa análise (**Tab. 4**).

Dados ecológicos

A **Tabela 5** mostra a classificação das espécies de Gymnophthalmidae estudadas de acordo com o habitat e hábito. De modo geral, quanto ao habitat, a maioria das espécies pertencentes ao Clado I ocorre em áreas abertas, como caatinga, cerrado e campos de altitude, sendo que nesse clado ocorre também a maior parte das espécies generalistas da família. Já as

espécies pertencentes aos Clados II e III, em sua maioria, ocorrem em ambientes fechados, como mata atlântica e floresta amazônica.

Se a classificação quanto ao habitat é facilitada pelo registro das localidades de coleta dos animais, a classificação quanto ao hábito, por sua vez, mostrou-se bem mais complexa, seja pela dificuldade em encontrar informações na literatura ou pela diversidade de hábitos que pode ser observada em uma única espécie. Por um lado, para contornar a escassez de registros sobre hábito, um recurso importante foi contar com comunicações pessoais de especialistas em lagartos tropicais (Guarino Colli e Miguel T. Rodrigues). Outro recurso foi usar informações gerais para alguns gêneros encontradas na literatura. Por exemplo, no caso do gênero *Bachia*, como apontado por Presch (1975), muitas espécies foram descritas ou renomeadas com base em materiais ou registros antigos que raramente apresentavam informações sobre história natural, tornando bastante difícil identificar o hábito particular de cada uma delas. Porém, estudos recentes que descrevem novas espécies de *Bachia* relatam a captura de animais (indivíduos de *B. pyburni* e *B. flavescens*) enterrados no solo da floresta, a uma profundidade entre 10 e 20 cm, abaixo de uma camada de folhiço e outra de raízes (Kizirian e McDiarmid, 1998). Adicionalmente, outros estudos generalizam o hábito fossorial para todas as espécies do gênero *Bachia* (Colli *et al.*, 1998; Rodrigues, 2007) e optou-se por utilizá-los como referência. Da mesma forma, generalizou-se hábito semi-arbóreo para as espécies do gênero *Placosoma* (Pellegrino *et al.*, 2001) e hábito semi-aquático para as espécies do gênero *Neusticurus* (Doan e Castoe, 2005) para as quais não foram encontradas referências específicas. Por outro lado, para contemplar a diversidade de hábitos que pode ser observada eventualmente em uma única espécie, criou-se uma categoria mais abrangente para classificar as espécies que ocorrem simultaneamente no folhiço e em outros micro-habitats ('folhiço e outros'), cuja morfologia pode apresentar características distintas das outras ecoformas já descritas (Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006; Brandley *et al.*, 2008).

Relação entre morfologia e ecologia

Os resultados das regressões dos fatores retidos na análise de componentes principais em função dos parâmetros ecológicos são apresentados na **Tabela 6**. O Fator 1 (‘Espessura’) possui associação tanto à ocorrência em diferentes habitats quanto ao uso de diferentes hábitos (**Tabela 6**). A relação entre a espessura e a ocorrência em diferentes habitats (fechados e abertos) é significativa considerando-se tanto a análise convencional quanto a filogenética com comprimentos de braços arbitrários segundo o método costante (**Tabela 6**). Quanto ao uso de diversos hábitos, a relação entre a espessura do animal e sua ocorrência no folhiço é significativa considerando-se a análise filogenética com comprimentos de braços arbitrários que possui o maior valor de *likelihood* associado, devendo, portanto, ser o modelo preferido (**Tabela 6**); além disso, a relação entre a espessura do animal com hábitos fossoriais é significativa considerando-se somente a análise convencional, mas esse não é o modelo que melhor explica os dados, como indica o menor valor de *likelihood* associado a ele (**Tabela 6**). Finalmente, o Fator 2 (‘Comprimento e membros’) possui associação exclusiva com o hábito (**Tabela 6**). Embora a relação entre o comprimento do corpo e dos membros e a ocorrência no folhiço seja significativa considerando-se a análise convencional, o maior valor de *likelihood* indica que o modelo que melhor explica tais dados é o que considera a análise filogenética com comprimentos de braços arbitrários segundo o método costante (**Tabela 6**); por fim, a relação entre o comprimento do corpo e dos membros e o hábito fossorial é significativa considerando-se tanto a análise convencional quanto a filogenética com comprimentos de braços arbitrários segundo o método costante, sendo este último o modelo que melhor explica tais dados, como indica o valor de *likelihood* (**Tabela 6**).

As **Figuras 4 e 5** indicam como os fatores variam em função dos parâmetros ecológicos. A **Figura 4** indica variação da morfologia em função do habitat. Espécies de ambientes abertos tendem a ser mais estreitas, podendo apresentar corpo alongado; espécies de ambientes fechados

tendem a possuir corpo mais espesso e morfologia lagartiforme, embora existam representantes com morfologia serpentiforme; espécies generalistas apresentam morfologia lagartiforme e espessura semelhante às espécies de ambiente fechado. A **Figura 5** indica variação da morfologia em função do hábito. É possível notar que a espessura do corpo é bastante variável entre espécies que possuem diferentes hábitos; no entanto, parâmetros relacionados ao comprimento do corpo e dos membros parecem associados a hábitos específicos: espécies que vivem no folhiço possuem morfologia lagartiforme enquanto espécies fossoriais possuem morfologia serpentiforme.

1.4 – DISCUSSÃO

Os resultados sugerem que a evolução da morfologia serpentiforme em Gymnophthalmidae ocorre segundo dois componentes morfológicos que parecem relacionados a diferentes fatores ecológicos. O primeiro componente morfológico é formado por parâmetros relacionados ao alongamento do corpo e redução de membros (**Tab. 4**) e parece associado ao hábito fossorial (**Tab. 6**). Por outro lado, o segundo componente morfológico é formado por parâmetros relacionados à espessura da cabeça e do corpo (**Tab. 4**) e parece associado à ocupação de diferentes habitats (**Tab. 6**). Tais resultados diferem dos padrões gerais de evolução da morfologia serpentiforme descritos por Wiens *et al.* (2006) para espécies de Squamata em relação a três aspectos: 1. a ocorrência de componentes morfológicos tridimensionais; 2. a ausência de ecoformas epígea *versus* fossorial em espécies de lagartos microteídeos com morfologia serpentiforme; 3. a evolução da morfologia serpentiforme em espécies de lagartos microteídeos ocorre associada a características não só do hábito, mas também a características do habitat.

Em sua análise da evolução da morfologia serpentiforme, Wiens *et al.* (2006) utilizou parâmetros majoritariamente bidimensionais (comprimento rostro-cloacal, comprimento da cauda, comprimento da cabeça, número de dígitos e comprimento dos membros dianteiro e traseiro). Tais parâmetros foram usados numa análise de componentes principais que reteve três fatores: um deles é formado por parâmetros relacionados aos membros locomotores (comprimento dos membros e número de dígitos), o segundo é formado pelo comprimento do corpo e comprimento da cabeça, e o terceiro é formado exclusivamente pelo comprimento da cauda, o que permitiu identificar as duas ecoformas com comprimentos de cauda diferentes (epígea *versus* fossorial). Em contraste, o presente estudo acrescenta na análise parâmetros morfológicos de largura e altura da cintura pélvica e da cabeça, o quais não foram utilizados por Wiens *et al.* (2006) e contemplam aspectos tridimensionais relevantes da morfologia

serpentiniforme, uma vez que o diâmetro do corpo pode ser um fator limitante na locomoção em ambientes confinados.

Considerando o conjunto de dados coletados em espécies de microteiídeos na presente dissertação, não foi possível identificar as ecoformas características de estudos prévios, ou seja, espécies epígeas, cujo tronco e cauda são alongados, *versus* espécies fossoriais, cujo tronco é alongado e a cauda, curta (Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006; Brandley *et al.*, 2008). Conforme mencionado acima, em tais estudos prévios (Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006; Brandley *et al.*, 2008), o comprimento da cauda constituía um dos fatores que explicavam a variação na morfologia, a partir do era possível identificar as duas ecoformas. Porém, cabe ressaltar que uma grande proporção dos indivíduos mensurados na coleta de dados da presente dissertação possuía caudas quebradas ou em processo de regeneração (**Tab. 1**). Tal fato provavelmente se deve ao mecanismo de autotomização da cauda, isto é, ao processo de quebra voluntária da cauda comum em lagartos quando atacados por predadores. Após a autotomização, inicia-se o lento processo de regeneração da cauda. Diante da dificuldade em obter dados confiáveis de parâmetros relacionados à cauda, a ausência das ecoformas epígea *versus* fossorial em lagartos microteiídeos considerados na presente dissertação é um resultado que deve ser considerado com cautela.

Finalmente, os resultados indicam que a evolução de parâmetros referentes ao alongamento do corpo e redução de membros ocorreu associada à aquisição do hábito fossorial, conforme sugerem resultados prévios (Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006; Brandley *et al.*, 2008). Tal associação possivelmente ocorre sob influência de fatores biomecânicos ligados à locomoção em ambientes confinados, hipótese que será testada no Capítulo 2 da presente dissertação. Adicionalmente, os resultados sugerem que há outro componente morfológico associado à espessura do corpo de espécies de microteiídeos que possuem morfologia serpentiniforme, o qual parece associado a características do habitat. Tal associação possivelmente

ocorre sob influência de fatores ecológicos, como temperatura e dieta. Por exemplo, espécies estreitas de ambientes abertos tenderiam a aquecer e resfriar mais rapidamente em contraste com espécies espessas de ambientes fechados, que teriam maior inércia térmica. Por outro lado, parâmetros relacionados à espessura da cabeça podem refletir diferenças na dieta (Grizante *et al.*, no prelo), pois as presas disponíveis podem ser diferentes entre os dois tipos de ambientes (aberto e fechado). Futuros estudos sobre fisiologia térmica, dieta e morfologia do crânio poderão contribuir para testar essas hipóteses.

1.5 – BIBLIOGRAFIA

ARNOLD, S.J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23: 347-361.

BLOMBERG, S.P.; GARLAND, T. Jr., IVES, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4): 717-745.

CALDWELL, M.W. 2003. 'Without a leg to stand on': on the evolution and development of axial elongation and limblessness in tetrapods. *Can. J. Earth Sci.*, 40: 573-588.

CASTOE, T.A.; DOAN, T.M.; PARKINSON, C.L. 2004. Data partitions and complex models in Bayesian analysis: the phylogeny of gymnophthalmid lizards. *Systematical Biology*, 53: 448-469.

COLLI, G.R.; ZATZ, M.G.; CUNHA, H.J.D. 1998. Notes on the ecology and geographical distribution of the rare Gymnophthalmid lizard *Bachia bresslaui*. *Herpetologica*, 54(2): 169-174.

COLLI, G.R.; BASTOS, R.P.; ARAÚJO, A.F.B. 2002. The Character and Dynamics of the Cerrado Herpetofauna. In: Oliveira, O.S. e Marquis, R.J. (Eds.) *The cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York.

DINIZ-FILHO, J.A.F. 2000. *Métodos filogenéticos comparativos*. Holos Editora.

- DIXO, M. e VERDADE, V.K. 2006. Herpetofauna de serrapilheira da reserva florestal de Morro Grande, Cotia (SP). *Biota Neotropica* 6(2): (<http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00706022006>). Último acesso em 10/11/2009.
- DIXON, J.R. 1973. A systematic review of the teiid lizards, genus *Bachia*, with remarks on *Heterodactylus* and *Anotosaura*. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Natur. Hist.*, 57: 1-47.
- DOAN, T.M. e CASTOE, T.A. 2005. Phylogenetic taxonomy of the Cercosaurini (Squamata: Gymnophthalmidae), with new genera for species of *Neusticurus* and *Proctoporus*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143(3): 405-416.
- DONNELLY, M.A.; MACCULLOCH, R.D.; UGARTE, C.; KIZIRIAN, D. 2006. A new riparian gymnophthalmid (Squamata) from Guyana. *Copeia*, 3: 396-403.
- FELSESTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125: 1-15.
- FELSESTEIN, J. 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer Associates, Massachussets.
- GAINSBURY, A.M. e COLLI, G.R. 2003. Lizard Assemblages from Natural Cerrado Enclaves in Southwestern Amazonia: The Role of Stochastic Extinctions and Isolation. *Biotropica*, 35(4): 503-519.
- GANS, C. 1975. Tetrapod limblessness: Evolution and functional corollaries. *American Zoologist*, 15: 455-467.

GARLAND T Jr, HARVEY PH, IVES AR. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41:18-32.

GARLAND, T. Jr; BENNET, A.F.; REZENDE, E.L. 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology. *J. Exp. Biol.*, 208: 3015-3035.

GREER, A.E. 1987. Limb reduction in the lizard genus *Lerista*. 1. Variation in the number of phalanges and presacral vertebrae. *Journal of Herpetology*, 21(4): 267-276.

GREER, A.E. 1990. Limb Reduction in the Scincid Lizard Genus *Lerista*. 2. Variation in the Bone Complements of the Front and Rear Limbs and the Number of Postsacral Vertebrae. *Journal of Herpetology*, 24: 142-150.

GREER, A.E.; CAPUTO, V.; LANZA, B.; PALMIERI, R. 1998. Observations on Limb Reduction in the Scincid Lizard Genus *Chalcides*. *Journal of Herpetology*, 32: 244-252.

KOHLSDORF, T. e WAGNER, G.P. 2006. Evidence for the reversibility of digit loss: a phylogenetic study of limb evolution in *Bachia* (Gymnophthalmidae: Squamata). *Evolution*, 60(9): 155-171.

KOHLSDORF, T.; GRIZANTE, M. B.; NAVAS, C. A.; HERREL, A. 2008. Head shape evolution in Tropidurinae lizards: does locomotion constrain diet? *Journal of Evolutionary Biology*, 21(3): 781-790.

LANDE, R. 1978. Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods. *Evolution*, 32: 73-92.

LOSOS, J.B.; MILES, D.B. 1994. Adaptation, constraint and the comparative method: phylogenetic issues and methods. In: Wainwright, P.C. e Rely, S.M. *Ecological Morphology: Integrative organismal biology*. Chicago: University of Chicago Press. 367p.

LAVIN, S.R.; KARASOV, W. H.; IVES, A.R.; MIDDLETON, K.M.; GARLAND, T. JR. 2008. Morphometrics of the avian small intestine compared with that of nonflying mammals: a phylogenetic approach. *Physiol. Biochem. Zool.*, 81: 526-550.

MACCULLOCH, R.D. e LATHROP, A. 2001. A New Species of *Arthrosaura* (Sauria: Teiidae) from the Highlands of Guyana. *Caribbean Journal of Science*, 37(3-4): 174-181.

MESQUITA, D.O.; COLLI, G.R.; FRANÇA, F.G.R.; VITT, L.J. 2006. Ecology of a cerrado lizard assemblage in the Jalapão Region of Brazil. *Copeia*, 3: 460-471.

MILES, D.B. 1994. Covariation between morphology and locomotor performance in sceloporine lizards. In: Vitt, L.J. e Pianka, E.R. (Eds.) *Lizards Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Pp. 207-235. Princeton University Press, Princeton.

MORAES, R.C. 1993. Ecologia das espécies de *Calyptommatus* (Sauria: Gymnophthalmidae) e partilha de recursos com outros microteiídeos. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo.

- PELLEGRINO, K.M.C; RODRIGUES, M.T.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; SITES JR., J.W. 2001. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(3): 315-338.
- POUGH, F.H.; ANDREWS, R.M.; CADLE, J.E.; CRUMP, M.L.; SAVITSKY, A.H.; WELLS K.D. 1998. *Herpetology*. New Jersey: Prentice Hall. 577pp.
- PRESCH, W. 1975. The evolution of limb reduction in the Teiid lizard genus *Bachia*. *Bull. South. Cal. Acad. Sci.*, 74: 113-121.
- ROCHA, P.L.B. e RODRIGUES, M.T. 2005. Electivities and resources use by na assemblage of lizards endemic to the dunes of the São Francisco river, northeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45(22): 261-284.
- REZENDE, E.L. e GARLAND, T.Jr. 2003. Comparaciones interespecíficas y métodos estadísticos filogenéticos. In: Bozinovic, F. *Fisiología ecológica, Evolutiva. Teoria y casos de estudios en animales*. Pp 79-98. Ediciones Universidad Católica del Chile, Santiago.
- RODRIGUES, M.T. 1984. *Notobachia ablephara*: novo gênero e espécie do Nordeste do Brasil (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 35(28): 361-366.
- 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 microteídeos (*Calyptommatus*)

com notas sobre sua ecologia, distribuição e especiação (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37(19): 285-320.

RODRIGUES, M.T. 1995. Filogenia e história geográfica de uma radiação de lagartos microteiídeos (Sauria, Teioidea, Gymnophthalmidae). Tese de livre-docência. Universidade de São Paulo.

RODRIGUES, M.T. 1996. Lizards, Snakes, and Amphisbaenians from the Quaternary Sand Dunes of the Middle Rio Sao Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 30(4): 513-523.

RODRIGUES, M.T. 2003. Herpetofauna da caatinga. In: Leal, I.R.; Tabarelli, M.; Silva, J.M.C. (Eds.) *Biodiversidade, ecologia e conservação da Caatinga*. Pp 181-236. Recife, Ed. Universitária-UFPE.

RODRIGUES, M.T. e ÁVILA-PIRES, T.C.S. 2005. New Lizard of the Genus *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) from the Lower Rio Negro, Amazonas, Brazil. *J. Herpetol.* 49(4): 541-546.

RODRIGUES, M.T.; PELLEGRINO, K.C.M.; DIXO, M.; VERDADE, V.K.; PAVAN, D.; ARGOLO, A.J.S; SITES JR., J.W. 2007. A New Genus of Microteiid Lizard from the Atlantic Forests of State of Bahia, Brazil, with a New Generic Name for *Colobosaura mentalis*, and a Discussion of Relationships Among the Heterodactylini (Squamata, Gymnophthalmidae). *American Museu Novitates*, 3565: 1-27.

- 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. e SANTOS, E.M. 2008. A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zootaxa*, 1873: 50-60.
- VANZOLINI, P.E. e RAMOS, A.M.M. 1977. A new species of *Colobodactylus* with notes on the distribution of a group of stranded microteiid lizards (Sauria: Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 31(3): 19-47.
- VIEIRA, G.H.C.; MESQUITA, D.O.; PERES JR, A.K.; KITAYAMA, K.; COLLI, G.R. 2000. *Micrablepharus atticolus*: Natural History. *Herp. Review*, 31(4): 241-242.
- VITT, L.J. 1995. The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil. *Occ. Pap. Oklahoma Mus. Nat. Hist.*, 1: 1-29.
- VITT, L.J. e ZANI, P.A. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1313-1335.
- VITT, L.J. e ÁVILA-PIRES, T.C.S. 1998. Ecology of Two Sympatric Species of *Neusticurus* (Sauria: Gymnophthalmidae) in the Western Amazon of Brazil. *Copeia*, 1998(3): 570-582.

VITT, L.J.; SARTORIUS, S.S.; ÁVILA-PIRES, T.C.S.; ESPÓSITO, M.C. 1998a. Use of time, space, and food by the gymnophthalmid lizard *Prionodactylus eigenmanni* from the western Amazon of Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 1681-1688.

VITT, L.J.; ZANI, P.A.; ÁVILA-PIRES, T.C.S.; ESPÓSITO, M.C. 1998b. Geographical ecology of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecpleopus* in the Amazon rain forest. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 1671-1680.

VITT, L.J.; ÁVILA-PIRES, T.C.S.; ZANI, P.A.; ESPÓSITO, M.C.; SARTORIUS, S.S. 2003. Life at the interface: ecology of *Prionodactylus oshaughnessyi* in the western Amazon and comparisons with *P. argulus* and *P. eigenmanni*. *Canadian Journal of Zoology*, 81 (2): 302-312.

VITT, L.J.; COLLI, G.R.; CALDWELL, J.P.; MESQUITA, D.O.; GARDA, A.A.; FRANÇA, F.G.R. 2007. Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology*, 41(4): 654-663.

Figura 1: Diversidade de morfologias do corpo em espécies da família Gymnophthalmidae. A. *Neusticurus bicarinatus*; B. *Placosoma glabellum*; C. *Micrablepharus atticolus*; D. *Psilophthalmus paeminus* (Delfim et al., 2006); E. *Scriptosaura catimbau* (Rodrigues e Santos, 2008); F. *Bachia oxyrhina* (Rodrigues et al., 2008).

Figura 2: Diversidade de biomas brasileiros ocupados por espécies da família Gymnophthalmidae. **A:** Floresta amazônica (Manaus, AM); **B:** Mata atlântica; **C:** Caatinga (Ibiraba, BA); **D:** Cerrado (Pirenópolis, GO).

Figura 3: Topologia utilizada para a família Gymnophthalmidae, modificada a partir das filogenias propostas por Pellegrino *et al.* (2001) e Kohlsdorf e Wagner (2006). GE: grupo externo.

Clado	Espécie	N	Localidades	CRC	Tronco	Cauda	% Caudas Danificadas	ACPélv	LCPélv
III	<i>Prionodactylus oshaughnessyi</i>	19	Rio Japurá, rio Madeira, AM; Cacaúlândia, RO; Apeú, PA; Porto Walter, AC	44,27 ± 0,60	35,45 ± 0,62	65,63 ± 6,54	73,68	5,34 ± 0,15	4,93 ± 0,09
	<i>Prionodactylus argulus</i>	2	Colômbia	29,53 ± 1,30	22,69 ± 1,36	21,65 ± 7,74	100,00	2,48 ± 0,07	3,22 ± 0,13
	<i>Cercosaura ocellata</i>	20	Fronteira Brasil-Bolívia, BV8; Rio Madeira, AM; Rio Xingu, Montecristo, PA; Missão Catrimani, Apiauí, RR; Brasília, DF; Mato Verde, MT; s/ local, TO	49,62 ± 0,91	39,70 ± 0,76	117,80 ± 5,97	35,00	5,85 ± 0,13	5,46 ± 0,15
	<i>Prionodactylus eigenmani</i>	19	Sta Cruz da Serra, Rio Machado, RO; Aripuanã, Vila Bela de Santíssima Trindade, MT	40,84 ± 0,80	31,65 ± 0,72	43,99 ± 2,49	52,63	4,33 ± 0,11	4,48 ± 0,09
	<i>Cercosaura quadrilineata</i>	19	São Paulo, Mauá, Guarulhos, Boracéia, Itapecerica, Campo Limpo, Juquitiba, Mogi das Cruzes, São Bernardo do Campo, SP	36,87 ± 0,78	29,76 ± 0,68	53,28 ± 0,35	89,47	3,62 ± 0,13	3,86 ± 0,09
	<i>Neusticurus juruazensis</i>	2	Pq. Nac. Serra do Divisor, AC	50,16 ± 1,65	40,78 ± 2,62	77,63 ± 2,34	0,00	6,46 ± 0,10	5,70 ± 0,18
	<i>Neusticurus bicarinatus</i>	20	Uruá, Cachimbo, Rio Paru de leste, PA; Serra do Navio, Rio Maracá, AP; Res. INPA, Manaus, AM; Cláudia, Jurema, Apiacás, MT; UHE LEMagalhães, TO; Mutum-Paraná, RO, Aldeia Aracu, MA; Guiana	85,68 ± 1,92	67,64 ± 1,55	138,81 ± 5,45	70,00	10,77 ± 0,29	11,06 ± 0,24
	<i>Neusticurus rudis</i>	4	Serra do Navio, AP; AMNH	48,00 ± 2,60	36,77 ± 2,31	58,53 ± 10,94	75,00	5,11 ± 0,42	5,33 ± 0,37
	<i>Placosoma cordylinum</i>	16	Boracéia, SP; Teresópolis, Rezende, Angra dos Reis, RJ	41,56 ± 1,58	32,16 ± 1,42	34,24 ± 5,63	81,25	3,26 ± 0,16	4,29 ± 0,19
	<i>Placosoma glabellum</i>	11	Ubatuba, Juquitiba, Guaraú, Iporanga, Raiz da Serra, SP; Porto Cachoeira, ES	44,97 ± 1,92	35,54 ± 1,67	55,23 ± 14,10	36,36	4,22 ± 0,26	4,87 ± 0,29
	<i>Bachia dorbignyi</i>	16	Guaporé, Juruena, Aripuanã, MT; Santa Cruz, Bolívia	65,25 ± 1,63	60,12 ± 1,60	76,59 ± 5,36	62,50	2,55 ± 0,07	3,04 ± 0,08
	<i>Bachia flavescens</i>	1	Fronteira Brasil-Bolívia, BV8	68,98	61,87	32,63	0,00	3,47	3,98
	<i>Bachia monodactylus</i>	9	Manaus, AM; Apiacás, MT; Cachoeira do Cujubim, RR	61,32 ± 1,26	56,47 ± 1,27	72,41 ± 5,68	44,44	2,99 ± 0,15	3,40 ± 0,08
	<i>Bachia panoplia</i>	14	Manaus, Igarapé Tarumãzinho, AM	68,89 ± 1,91	61,85 ± 1,84	125,38 ± 9,13	21,43	3,74 ± 0,14	5,38 ± 0,10
II	<i>Bachia parkeri</i>	1	Santa Maria do Boiaçu, RR	58,21	53,39	-	0,00	2,78 ± 0,80	3,29 ± 0,80
	<i>Bachia scolecoides</i>	1	Sinop, MT	73,42	66,16	94,51	0,00	3,97 ± 0,80	4,02 ± 0,80
	<i>Colobosauroides cearensis</i>	1	Mulungu, CE	36,71	30,07	34,79	0,00	2,80 ± 0,80	2,99 ± 0,80
	<i>Anotosaura vanzolinia</i>	20	Cabaceiras, PB	39,67 ± 0,62	34,64 ± 0,60	34,73 ± 2,06	100,00	2,59 ± 0,06	2,94 ± 0,05
	<i>Leposoma guianensis</i>	3	Oriximiná, PA	33,52 ± 1,20	28,71 ± 0,84	53,95 ± 3,19	100,00	3,11 ± 0,13	4,11 ± 0,10
	<i>Leposoma percarinatum</i>	16	Agrop. Treviso, Vai-quem-quer, Rio Tapajós, Rio Xingu, Rio Curuá-Una, Altamira, PA; Santa Bárbara, RO; Igarapé Serrinha, Ilha de Maracá, RR; Gavião, AM	32,51 ± 0,53	26,64 ± 0,42	48,25 ± 2,67	37,50	3,74 ± 0,80	3,85 ± 0,07
	<i>Arthrosaura kockii</i>	7	Loreto, Peru; Vila Rica, MT; Serra do Navio, AP	39,82 ± 2,53	31,63 ± 2,27	36,10 ± 8,21	71,43	4,30 ± 0,36	5,42 ± 0,39
	<i>Arthrosaura reticulata</i>	20	Rio Madeira, AM; Rio Trombetas, Rio Tapajós, Rio Xingu, Rio Curuá-Una, PA; Cacaúlândia, RO; Aripuanã, MT	51,10 ± 1,24	41,13 ± 1,01	78,21 ± 4,07	20,00	5,59 ± 0,21	6,21 ± 0,16

Tabela 1: Médias (± erro padrão), em mm, dos parâmetros morfológicos medidos em espécies da família Gymnophthalmidae. CRC: comprimento rostro-cloacal; ACPélv: altura da cintura pélvica; LCPélv: largura da cintura pélvica. Traço indica dado ausente.

Clado	Espécie	N	Localidades	CRC	Tronco	Cauda	% Caudas Danificadas	ACPélv	LCPélv
I	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	20	Paraná, TO; Serra da Mesa, GO	35,35 ± 0,41	30,26 ± 0,39	65,65 ± 0,84	0,00	3,47 ± 0,07	4,24 ± 0,05
	<i>Micrablepharus atticolus</i>	12	Brasília, DF; Serra da Mesa, GO; Pq. Estadual Morro do Diabo, SP	36,34 ± 1,05	31,68 ± 0,98	57,10 ± 1,41	83,33	3,58 ± 0,14	4,78 ± 0,11
	<i>Tretioscincus agilis</i>	11	Oriximiná, PA	38,59 ± 1,07	33,01 ± 1,03	64,74 ± 1,83	27,27	3,87 ± 0,13	4,98 ± 0,13
	<i>Procellosaurinus erythrocercus</i>	6	Queimadas, Mocambo do Vento, BA; Serra da Capivara, PI	27,45 ± 0,73	23,01 ± 0,75	42,33 ± 1,13	50,00	2,22 ± 0,06	3,06 ± 0,07
	<i>Procellosaurinus tetradactylus</i>	4	Alagoado, BA	27,54 ± 0,96	23,73 ± 0,83	38,93 ± 5,14	0,00	2,16 ± 0,06	3,12 ± 0,15
	<i>Vanzosaura rubricauda</i>	20	Vacaria, BA; Mateiros, TO	31,68 ± 0,56	27,14 ± 0,51	51,65 ± 1,41	35,00	2,77 ± 0,09	3,63 ± 0,10
	<i>Notobachia ablephara</i>	9	Queimadas, Alagoado, BA	48,28 ± 1,67	44,04 ± 1,52	53,18 ± 1,46	0,00	2,61 ± 0,12	3,05 ± 0,12
	<i>Calyptommatus leiolepis</i>	20	Alagoado, BA	59,95 ± 1,11	54,82 ± 1,05	36,12 ± 1,37	25,00	3,89 ± 0,10	4,27 ± 0,10
	<i>Calyptommatus nicterus</i>	20	Vacaria, BA	59,51 ± 0,87	54,57 ± 0,83	39,56 ± 1,40	0,00	3,30 ± 0,07	3,95 ± 0,05
	<i>Calyptommatus sinebrachiatus</i>	16	Santo Inácio, BA	56,34 ± 0,86	51,61 ± 0,81	40,00 ± 1,32	0,00	3,25 ± 0,10	3,67 ± 0,08
	<i>Gymnophthalmus leucomystax</i>	15	Fazenda Salvamento, RR	34,30 ± 0,99	30,35 ± 0,89	62,13 ± 1,97	0,00	2,73 ± 0,08	3,64 ± 0,10
	<i>Gymnophthalmus vanzoi</i>	2	Normandia, Boa Vista, RR	35,35 ± 2,54	31,36 ± 2,39	39,89 ± 5,73	53,33	2,25 ± 0,04	3,60 ± 0,03
	<i>Psilophthalmus paeminus</i>	10	Santo Inácio, Lagoa de Itaparica, BA	28,13 ± 1,23	23,42 ± 0,87	41,47 ± 2,10	100,00	2,07 ± 0,13	2,73 ± 0,07
	<i>Colobosaura modesta</i>	20	Serra da Mesa, GO; Peixe, TO	43,70 ± 1,33	36,65 ± 1,13	95,28 ± 3,56	30,00	3,75 ± 0,16	4,84 ± 0,17
	<i>Colobosaura mentalis</i>	3	Santo Inácio, Morro do Chapéu, BA	53,63 ± 4,66	45,82 ± 4,26	74,29 ± 10,55	15,00	4,10 ± 0,42	5,46 ± 0,41
	<i>Iphisa elegans</i>	7	Juruena, MT; Manaus, Santa Maria, Pq. Nac. da Amazônia, AM; Rio Maracá, AP	44,26 ± 2,40	38,04 ± 2,17	74,91 ± 5,82	100,00	3,75 ± 0,28	4,55 ± 0,29
	<i>Heterodactylus imbricatus</i>	4	Lambari, Alfenas, Itabira, MG; Pq. Estadual da Cantareira, Mairiporã, SP; Venda Nova dos Imigrantes, ES	102,11 ± 2,96	91,50 ± 2,49	229,29 ± 15,41	57,14	8,34 ± 0,38	8,88 ± 0,41
	<i>Colobodactylus taunay</i>	7	Cananéia, Jiquitiba, Ilha da Queimada Grande, Serra da Cantareira, Buri, SP; Pinhalão, PR	47,94 ± 2,86	41,54 ± 2,54	110,06 ± 6,86	50,00	3,72 ± 0,28	4,73 ± 0,22
	<i>Colobodactylus dalcyanus</i>	1	Campos do Jordão, SP	38,48	31,90	40,10	85,71	3,18	4,31
	<i>Rachisaurus brachileps</i>	4	Capitão Enéias, Serra do Cipó, MG	52,79 ± 4,51	45,61 ± 4,47	54,18 ± 8,68	100,00	2,92 ± 0,17	3,73 ± 0,30
GE	<i>Alopoglossus carinicaudatus</i>	9	AM, PA, RR	54,80 ± 1,21	46,49 ± 1,06	89,34 ± 3,22	100,00	6,64 ± 0,27	7,37 ± 0,17
	<i>Alopoglossus artriventrís</i>	17	Loreto, Peru; Cuyabeno, Equador; Rio Japurá, Rio Solimões, AM	43,13 ± 0,72	33,91 ± 0,62	62,80 ± 2,42	22,22	5,22 ± 0,10	5,70 ± 0,11

Tabela 1 (continuação): Médias (+ erro padrão), em mm, dos parâmetros morfológicos medidos em espécies da família Gymnophthalmidae.

CRC: comprimento rostro-cloacal; ACPélv: altura da cintura pélvica; LCPélv: largura da cintura pélvica. Traço indica dado ausente. GE: grupo externo.

Clado	Espécie	N	Comprimento da cabeça	Altura da cabeça	Largura da cabeça	Membro dianteiro	Membro traseiro	Nº dígitos da pata dianteira	Nº dígitos da pata traseira	IAT	IAC
III	<i>Prionodactylus oshaughnessyi</i>	19	10,45 ± 0,13	4,93 ± 0,15	6,19 ± 0,15	12,80 ± 0,21	17,39 ± 0,30	5	5	8,98	1,48
	<i>Prionodactylus argulus</i>	2	8,03 ± 0,11	3,24 ± 0,01	4,48 ± 0,04	9,49 ± 0,68	12,06 ± 0,78	5	5	9,19	0,73
	<i>Cercosaura ocellata</i>	20	11,21 ± 0,13	5,28 ± 0,09	6,68 ± 0,12	16,49 ± 0,35	22,87 ± 0,50	5	5	9,09	2,37
	<i>Prionodactylus eigenmani</i>	19	10,50 ± 0,14	4,81 ± 0,10	6,21 ± 0,09	14,15 ± 0,18	19,01 ± 0,29	5	5	9,12	1,08
	<i>Cercosaura quadrilineata</i>	19	8,46 ± 0,14	3,94 ± 0,11	5,09 ± 0,11	10,84 ± 0,20	14,30 ± 0,26	5	5	9,54	1,44
	<i>Neusticurus juruazensis</i>	2	10,56 ± 0,33	5,94 ± 0,07	7,56 ± 0,09	16,25 ± 0,25	24,98 ± 0,62	5	5	8,81	1,55
	<i>Neusticurus bicarinatus</i>	20	19,53 ± 0,45	10,46 ± 0,45	12,13 ± 0,37	26,85 ± 0,52	40,37 ± 0,78	5	5	7,75	1,62
	<i>Neusticurus rudis</i>	4	12,60 ± 0,50	6,16 ± 0,46	7,81 ± 0,36	15,98 ± 1,08	26,09 ± 1,43	5	5	9,01	1,22
	<i>Placosoma cordylinum</i>	16	9,97 ± 0,31	3,77 ± 0,14	5,62 ± 0,20	11,65 ± 0,40	16,61 ± 0,62	5	5	9,69	0,82
	<i>Placosoma glabellum</i>	11	9,99 ± 0,27	4,34 ± 0,15	5,88 ± 0,24	13,22 ± 0,45	18,11 ± 0,62	5	5	9,23	1,23
	<i>Bachia dorbignyi</i>	16	6,50 ± 0,09	3,15 ± 0,06	4,10 ± 0,08	2,39 ± 0,04	1,02 ± 0,03	1	1	21,48	1,17
	<i>Bachia flavescens</i>	1	7,88	4,27	5,38	3,85	4,03	3	3	17,33	0,47
	<i>Bachia monodactylus</i>	9	6,58 ± 0,14	3,30 ± 0,06	3,98 ± 0,11	2,67 ± 0,12	2,41 ± 0,21	1	2	18,06	1,18
	<i>Bachia panoplia</i>	14	8,03 ± 0,15	4,19 ± 0,1	5,35 ± 0,11	3,38 ± 0,07	4,58 ± 0,26	4	4	12,81	1,82
	<i>Bachia parkeri</i>	1	6,32	2,68	4,24	1,94	1,83	1	1	17,69	-
	<i>Bachia scolecoides</i>	1	7,67	4,05	5,28	3,19	3,99	5	4	18,26	1,29
II	<i>Colobosauroides cearensis</i>	1	6,46	3,15	4,29	6,31	9,92	5	5	18,18	1,22
	<i>Anotosaura vanzolinia</i>	20	5,82 ± 0,07	2,85 ± 0,05	3,80 ± 0,03	4,13 ± 0,09	8,49 ± 0,09	5	5	12,28	0,95
	<i>Leposoma guianensis</i>	3	6,30 ± 0,33	3,20 ± 0,27	4,47 ± 0,23	8,83 ± 0,37	13,67 ± 0,17	5	5	13,52	0,88
	<i>Leposoma percarinatum</i>	16	6,85 ± 0,07	3,43 ± 0,07	4,43 ± 0,06	9,04 ± 0,17	13,33 ± 0,18	5	5	8,15	1,61
	<i>Arthrosaura kockii</i>	7	9,09 ± 0,44	4,61 ± 0,30	6,60 ± 0,36	13,51 ± 0,86	20,46 ± 1,33	5	5	8,44	1,48
	<i>Arthrosaura reticulata</i>	20	10,46 ± 0,23	5,46 ± 0,20	7,48 ± 0,23	12,95 ± 0,35	20,62 ± 0,47	5	5	7,34	0,91

Tabela 2: Médias (+ erro padrão), em mm, dos parâmetros morfológicos medidos em espécies da família Gymnophthalmidae. IAT: índice de alongamento do tronco, dado pela razão entre Comprimento Rostro-Cloacal/Largura da cintura pélvica; IAC: índice de alongamento da cauda, dado pela razão entre Cauda/Comprimento Rostro-Cloacal. Traço indica dado ausente.

Clado	Espécie	N	Comprimento da cabeça	Altura da cabeça	Largura da cabeça	Membro dianteiro	Membro traseiro	Nº dígitos da pata dianteira	Nº dígitos da pata traseira	IAT	IAC
I	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	20	6,57 ± 0,07	3,72 ± 0,03	4,82 ± 0,04	9,55 ± 0,11	14,04 ± 0,17	4	5	8,34	1,86
	<i>Micrablepharus atticolus</i>	12	6,81 ± 0,13	3,54 ± 0,07	4,93 ± 0,06	9,65 ± 0,16	14,37 ± 0,22	4	5	7,61	1,57
	<i>Tretioscincus agilis</i>	11	7,31 ± 0,11	3,76 ± 0,09	5,35 ± 0,10	10,85 ± 0,25	16,51 ± 0,27	5	5	7,75	1,68
	<i>Procellosaurinus erythrocercus</i>	6	5,21 ± 0,14	2,52 ± 0,10	3,62 ± 0,12	6,27 ± 0,19	10,52 ± 0,20	4	5	8,96	1,54
	<i>Procellosaurinus tetradactylus</i>	4	4,60 ± 0,33	2,43 ± 0,16	3,47 ± 0,19	6,38 ± 0,13	11,41 ± 0,41	4	5	8,83	1,41
	<i>Vanzosaura rubricauda</i>	20	5,89 ± 0,10	2,96 ± 0,06	3,98 ± 0,05	8,54 ± 0,16	13,28 ± 0,28	4	5	8,73	1,63
	<i>Nothobachia ablephara</i>	9	5,31 ± 0,19	2,66 ± 0,09	3,24 ± 0,11	1,61 ± 0,11	5,56 ± 0,25	1	2	15,82	1,10
	<i>Calyptommatus leiolepis</i>	20	6,52 ± 0,13	3,52 ± 0,05	4,33 ± 0,07	0,00 ± 0,00	3,88 ± 0,06	0	1	14,04	0,60
	<i>Calyptommatus nicterus</i>	20	5,97 ± 0,07	3,14 ± 0,03	4,13 ± 0,04	0,00 ± 0,00	3,96 ± 0,05	0	1	15,05	0,66
	<i>Calyptommatus sinebrachiatus</i>	20	5,92 ± 0,07	3,09 ± 0,04	3,88 ± 0,05	0,00 ± 0,00	3,35 ± 0,06	0	1	15,34	0,71
	<i>Scriptosaura catimbau</i>	19	5,82 ± 0,23	2,76 ± 0,23	3,28 ± 0,23	0,00 ± 0,00	2,32 ± 0,00	0	1	14,47	0,72
	<i>Gymnophthalmus leucomystax</i>	15	5,75 ± 0,12	2,76 ± 0,06	4,05 ± 0,07	8,72 ± 0,11	11,31 ± 0,19	4	5	9,41	1,81
	<i>Gymnophthalmus vanzoi</i>	2	6,06 ± 0,02	2,92 ± 0,27	4,17 ± 0,08	7,78 ± 0,63	11,49 ± 0,08	4	5	9,83	1,13
	<i>Psilophthalmus paeminus</i>	10	4,68 ± 0,09	2,31 ± 0,11	3,20 ± 0,09	4,67 ± 0,11	8,81 ± 0,21	4	5	10,30	1,47
	<i>Colobosaura modesta</i>	20	8,99 ± 0,22	4,41 ± 0,18	6,04 ± 0,24	10,45 ± 0,28	17,74 ± 0,50	5	5	9,03	2,18
	<i>Colobosaura mentalis</i>	3	10,14 ± 0,54	4,68 ± 0,45	6,57 ± 0,48	12,33 ± 0,80	20,90 ± 1,44	5	5	9,82	1,39
	<i>Iphisa elegans</i>	7	8,55 ± 0,42	4,27 ± 0,18	5,92 ± 0,32	10,28 ± 0,56	16,53 ± 1,71	5	5	9,72	1,69
	<i>Heterodactylus imbricatus</i>	4	10,23 ± 0,39	8,83 ± 0,46	10,89 ± 0,63	14,39 ± 0,62	26,09 ± 0,87	5	5	11,50	2,25
	<i>Colobodactylus taunay</i>	7	8,03 ± 0,33	4,39 ± 0,20	5,95 ± 0,29	9,99 ± 0,52	17,69 ± 1,08	5*	5	10,13	2,30
	<i>Colobodactylus dalcyanus</i>	1	7,09	3,90	4,99	8,51	12,89	4	5	8,93	1,04
	<i>Rachisaurus brachileps</i>	4	7,78 ± 0,52	3,41 ± 0,22	4,82 ± 0,37	7,70 ± 0,31	11,90 ± 0,92	4	4	14,17	1,03
GE	<i>Alopoglossus carinicaudatus</i>	9	10,96 ± 0,22	6,50 ± 0,18	8,38 ± 0,15	7,76 ± 0,16	19,04 ± 0,18	5	5	7,43	1,63
	<i>Alopoglossus artriventrís</i>	17	9,94 ± 0,15	5,30 ± 0,12	7,01 ± 0,14	13,55 ± 0,23	20,72 ± 0,34	5	5	7,56	1,46

Tabela 2 (continuação): Médias ($\pm$ erro padrão), em mm, dos parâmetros morfológicos medidos em espécies da família Gymnophthalmidae. IAT: índice de alongamento do tronco, dado pela razão entre Comprimento Rostro-Cloacal/Largura da cintura pélvica; IAC: índice de alongamento da cauda, dado pela razão entre Cauda/Comprimento Rostro-Cloacal. GE: grupo externo. *: Radiografias do membro dianteiro de *Colobodactylus taunay* indicam ausência de falanges no dígito I, havendo somente o metacarpo presente.

Parâmetro	Constante		Nee	
	K	Sinal filogenético	K	Sinal filogenético
Comprimento rostro-cloacal	0,516	0,000	0,732	0,001
Tronco	0,503	0,001	0,734	0,000
Cauda	0,309	0,236	0,440	0,264
Comprimento da Cabeça	0,955	0,000	1,171	0,000
Altura da Cabeça	0,676	0,001	0,821	0,001
Largura da Cabeça	0,709	0,000	0,836	0,000
Altura da Cintura Pélvica	0,528	0,005	0,636	0,005
Largura da Cintura Pélvica	0,478	0,022	0,581	0,010
Membro Dianteiro	1,153	0,000	1,467	0,000
Membro Traseiro	0,861	0,000	1,377	0,000
Índice de Alongamento do Tronco	0,762	0,000	1,112	0,000
Índice de Alongamento da Cauda	0,321	0,087	0,464	0,159

Tabela 3: Sinal filogenético dos parâmetros morfológicos medidos e dos índices calculados em espécies da família Gymnophthalmidae, calculado com base na topologia apresentada na Fig. X, com alterações nos comprimentos de braços segundo dois métodos: constante e Nee. Valores significativos em negrito.

Parâmetros morfológicos	FATOR 1: “Espessura”	FATOR 2: “Comprimento e membros”
Comprimento rostro-cloacal	0,095	0,302
Tronco	0,079	0,331
Cauda	0,112	0,104
Comprimento da Cabeça	0,141	-0,054
Altura da Cabeça	0,152	0,001
Largura da Cabeça	0,151	-0,039
Altura da Cintura Pélvica	0,148	0,012
Largura da Cintura Pélvica	0,148	-0,010
Membro Dianteiro	0,090	-0,295
Membro Traseiro	0,091	-0,299

Tabela 4: Fatores retidos na análise de componentes principais, feita com os parâmetros morfológicos medidos nas espécies de *Gymnophthalmidae*. As maiores cargas fatoriais de cada parâmetro morfológico estão indicadas em negrito.

Clado	Espécie	Habitat	H1	Referência (Habitat)	Hábito	H2	Referência (Hábito)
III	<i>Prionodactylus oshaughnessyi</i>	Floresta amazônica	1	Vitt <i>et al.</i> , 1998a; Vitt e Zani, 2007	Folhiço	1	Vitt <i>et al.</i> , 1998a; Vitt e Zani, 2007
	<i>Prionodactylus argulus</i>	Floresta amazônica	1	Vitt <i>et al.</i> , 2003	Folhiço e semi-arbóreo	3	Vitt <i>et al.</i> , 2003
	<i>Cercosaura ocellata</i>	Cerrado, floresta amazônica e mata atlântica	3	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001; Colli <i>et al.</i> , 2002	Folhiço	1	Colli <i>et al.</i> , 2002
	<i>Prionodactylus eigenmani</i>	Floresta amazônica	1	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço	1	Vitt <i>et al.</i> , 1998a
	<i>Cercosaura quadrilineata</i>	Áreas abertas ao sul do rio Amazonas	2	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço	1	Rodrigues, comunicação pessoal
	<i>Neusticurus juruazensis</i>	Floresta amazônica	1	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço	1	Vitt <i>et al.</i> , 1998b; Vitt e Ávila-Pires, 1998
	<i>Neusticurus bicarinatus</i>	Floresta amazônica	1	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço e semi-aquático*	3	Doan e Castoe, 2005
	<i>Neusticurus rudis</i>	Floresta amazônica	1	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço e semi-aquático*	3	Doan e Castoe, 2005
	<i>Placosoma cordylinum</i>	Mata atlântica	1	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço e semi-arbóreo*	3	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001
	<i>Placosoma glabellum</i>	Mata atlântica	1	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço e semi-arbóreo*	3	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001
	<i>Bachia dorbignyi</i>	Enclaves de cerrado na floresta amazônica	2	Gainsbury e Colli, 2003	Fossorial*	2	Colli <i>et al.</i> , 1998; Rodrigues <i>et al.</i> , 2008
	<i>Bachia flavescens</i>	Floresta amazônica	1	Dixon, 1973	Fossorial*	2	Colli <i>et al.</i> , 1998; Rodrigues <i>et al.</i> , 2008
	<i>Bachia monodactylus</i>	Floresta amazônica	1	Dixon, 1973	Fossorial*	2	Colli <i>et al.</i> , 1998; Rodrigues <i>et al.</i> , 2008
	<i>Bachia panoplia</i>	Floresta amazônica	1	Dixon, 1973	Fossorial*	2	Colli <i>et al.</i> , 1998; Rodrigues <i>et al.</i> , 2008
	<i>Bachia scolecoides</i>	Floresta amazônica	1	Dixon, 1973	Fossorial*	2	Colli <i>et al.</i> , 1998; Rodrigues <i>et al.</i> , 2008
II	<i>Colobosauroides cearensis</i>	Caatinga	2	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço	1	Rodrigues, comunicação pessoal
	<i>Anotosaura vanzolinia</i>	Caatinga	2	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço e fossorial	3	Rodrigues, comunicação pessoal
	<i>Leposoma guianensis</i>	Floresta amazônica	1	Rodrigues e Ávila-Pires, 2005	Folhiço	1	Rodrigues e Ávila-Pires, 2005
	<i>Leposoma percarinatum</i>	Floresta amazônica	1	Rodrigues e Ávila-Pires, 2005	Folhiço	1	Rodrigues e Ávila-Pires, 2005
	<i>Arthrosaura kockii</i>	Floresta amazônica	1	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço	1	Rodrigues, comunicação pessoal
	<i>Arthrosaura reticulata</i>	Floresta amazônica	1	MacCulloch e Lathrop, 2001	Folhiço	1	Vitt e Zani, 2007

Tabela 5: Classificação das espécies da família Gymnophthalmidae quanto ao hábitat (código H1: 1. espécie de ambiente fechado; 2. espécie de ambiente aberto; 3. espécie generalista) e hábito (código H2: 1. folhiço; 2. fossorial; 3. folhiço + outros). *: informação referente ao gênero.

Clado	Espécie	Habitat	H1	Referência (Habitat)	Hábito	H2	Referência (Hábito)
I	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	Cerrado, caatinga e floresta	3	Rodrigues, 1996; Colli <i>et al.</i> , 2002	Folhiço	1	Rodrigues, 2003; Colli <i>et al.</i> , 2002
	<i>Micrablepharus atticolus</i>	Enclaves de cerrado na floresta amazônica	2	Rodrigues, 1995; Colli <i>et al.</i> , 2002; Gainsbury e Colli, 2003	Folhiço	1	Colli <i>et al.</i> , 2002
	<i>Tretioscincus agilis</i>	Floresta amazônica	1	Rodrigues, 1995	Folhiço	1	Rodrigues, 1995
	<i>Procellosaurinus erythrocercus</i>	Caatinga	2	Rodrigues, 1995	Folhiço	1	Rodrigues, 2002; Rocha e Rodrigues, 2005
	<i>Procellosaurinus tetradactylus</i>	Caatinga	2	Rodrigues, 1995	Fossorial	2	Rodrigues, 2003
	<i>Vanzosaura rubricauda</i>	Cerrado, caatinga e floresta	3	Rodrigues, 1995; Rodrigues, 2003	Folhiço	1	Vitt <i>et al.</i> , 1995; Rodrigues, 2003; Mesquita <i>et al.</i> , 2006
	<i>Nothobachia ablephara</i>	Caatinga	2	Rodrigues, 1984; Rodrigues, 1995	Fossorial	2	Rodrigues, 1984; Rodrigues, 2003
	<i>Calyptommatus leiolepis</i>	Caatinga	2	Rodrigues, 1991; Rodrigues, 1995	Fossorial	2	Rodrigues, 1991; Rodrigues, 2003
	<i>Calyptommatus nicterus</i>	Caatinga	2	Rodrigues, 1991; Rodrigues, 1995	Fossorial	2	Rodrigues, 1991; Rodrigues, 2003
	<i>Calyptommatus sinebrachiatus</i>	Caatinga	2	Rodrigues, 1991; Rodrigues, 1995	Fossorial	2	Rodrigues, 1991; Rodrigues, 2003
	<i>Gymnophthalmus leucomystax</i>	Floresta amazônica	2	Rodrigues, 1995	Folhiço	1	Colli, comunicação pessoal
	<i>Gymnophthalmus vanzoi</i>	Floresta amazônica	2	Rodrigues, 1995	Folhiço	1	Colli, comunicação pessoal
	<i>Psilophthalmus paeminus</i>	Caatinga	2	Rodrigues, 1991; Rodrigues, 1995	Fossorial	2	Rodrigues, 2002
	<i>Colobosaura modesta</i>	Cerrado, caatinga e floresta	3	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001; Colli <i>et al.</i> , 2002	Folhiço	1	Colli <i>et al.</i> 2002; Mesquita <i>et al.</i> , 2006; Vitt <i>et al.</i> , 2007
	<i>Colobosaura mentalis</i>	Cerrado, caatinga e floresta	3	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001; Rodrigues, 2003	Fossorial	2	Rodrigues, 2003
	<i>Iphisa elegans</i>	Floresta amazônica	1	Rodrigues, 1995	Folhiço	1	Rodrigues, 1995; Vitt e Zani, 2007
	<i>Heterodactylus imbricatus</i>	Cerrado, mata atlântica	3	Vanzolini e Ramos, 1977	Folhiço	1	Dixo e Verdade, 2006; Vanzolini e Ramos, 1977
	<i>Colobodactylus taunay</i>	Mata atlântica	1	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço	1	Dixo e Verdade, 2006
	<i>Colobodactylus dalcyanus</i>	Campos de altitude	2	Rocha <i>et al.</i> , 2004	Folhiço e fossorial?	3	Rodrigues, comunicação pessoal
	<i>Rachisaurus brachileps</i>	Campos de altitude	2	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Fossorial	2	Vanzolini e Ramos, 1977
GE	<i>Alopoglossus carinicaudatus</i>	Floresta amazônica	1	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço	1	Colli, comunicação pessoal
	<i>Alopoglossus artriventris</i>	Floresta amazônica	1	Pellegrino <i>et al.</i> , 2001	Folhiço	1	Vitt, 2007

Tabela 5 (continuação): Classificação das espécies da família Gymnophthalmidae quanto ao hábitat (código H1: **1.** espécie de ambiente fechado; **2.** espécie de ambiente aberto; **3.** espécie generalista) e hábito (código H2: **1.** folhiço; **2.** fossorial; **3.** folhiço + outros). GE: grupo externo.

HABITAT	Método	Fator 1: “Espessura”			Fator 2: “Comprimento e membros”		
		t	F	Likelihood	t	F	Likelihood
Ambiente fechado	Convencional	3,87**	0,15	-53,82	0,30	0,09	-60,46
	Filog. CTE	2,37*	5,63	-54,46	0,36	0,13	-40,17
	Filog. NEE	1,80	3,25	-54,90	0,33	0,11	-43,10
Ambiente aberto	Convencional	4,81**	2,31	-50,90	0,48	0,23	-60,39
	Filog. CTE	2,30*	5,30	-54,61	0,10	0,01	-40,23
	Filog. NEE	2,12	4,49	-54,30	0,17	0,03	-43,14
Generalista	Convencional	0,31	0,10	-60,46	1,01	1,03	-59,97
	Filog. CTE	0,47	0,22	-57,11	0,30	0,09	-40,19
	Filog. NEE	0,03	0,00	-56,54	0,48	0,23	-42,56
HÁBITO							
Folhiço	Convencional	1,20	1,43	-59,77	3,43**	11,78	-55,08
	Filog. CTE	2,27*	5,16	-54,67	1,01	1,03	-39,70
	Filog. NEE	1,74	3,01	-55,01	1,15	1,32	-42,47
Fossorial	Convencional	2,36*	5,59	-57,76	6,83**	46,68	-44,17
	Filog. CTE	1,51	2,29	-56,05	2,21*	4,89	-37,81
	Filog. NEE	0,85	0,73	-56,16	2,64	6,97	-39,78
Folhiço e outros	Convencional	1,12	1,26	-59,86	1,68	2,83	-59,07
	Filog. CTE	1,48	2,18	-56,11	0,93	0,86	-39,79
	Filog. NEE	1,47	2,17	-55,43	1,00	1,01	-42,64

Tabela 5: Resultados das regressões dos *scores* dos dois fatores retidos na análise de componente principal dos parâmetros morfológicos em função das categorias ecológicas de habitat e hábito. Valores significativamente diferentes indicados em negrito, onde: * ($\alpha = 0,05$) e ** ($\alpha = 0,01$).

Figura 4: Gráfico relacionando os fatores retidos na análise de componentes principais. As espécies estão marcadas de acordo com o hábitat, segundo a legenda: () fechado, () aberto, () generalista.

Figura 5: Gráfico relacionando os fatores retidos na análise de componentes principais. As espécies estão marcadas de acordo o hábito, segundo a legenda: () folhoso, () fossorial, () folhoso e outros.

APÊNDICE:

EVOLUÇÃO DA MORFOLOGIA SERPENTIFORME EM GYMNOPTHALMIDAE - UMA DISCUSSÃO ACERCA DE POSSÍVEIS MECANISMOS DE DESENVOLVIMENTO ASSOCIADOS À ORIGEM DE FORMAS LONGADAS

A.1 – INTRODUÇÃO

O surgimento de formas alongadas tem sido bastante estudado em Tetrapoda sob o enfoque de reconhecimento de padrões evolutivos, embora os processos que deram origem aos padrões identificados permaneçam praticamente obscuros na maioria dos grupos taxonômicos investigados. Por exemplo, estudos em Squamata indicam diversas origens independentes da morfologia serpentiforme (no mínimo 25, segundo Wiens *et al.*, 2006), mas não há consenso sobre o modo como a perda de membros e o alongamento do corpo teriam ocorrido ao longo da evolução do grupo.

Uma hipótese recente baseada em evidências da biologia do desenvolvimento sugere que tais mudanças morfológicas em Squamata seriam repentinas e simultâneas (Cohn e Tickle, 1999): em embriões de serpentes ocorre uma expansão dos limites anteriores de expressão (em comparação com embriões de galinha) dos genes *Hoxc8* e *Hoxc6*, que são associados à transição entre as regiões torácica e cervical no tronco, bem como à determinação da região de inserção dos membros anteriores. Essa expansão dos domínios de expressão de genes *Hox* poderia desencadear, ao mesmo tempo, a perda completa de membros anteriores e um aumento do número de vértebras com padrão torácico (Cohn e Tickle, 1999). Entretanto, tal mudança no padrão de expressão de genes *Hox* em serpentes poderia explicar mudanças homeóticas, ou seja, relacionadas ao aumento no número de vértebras especificamente da região torácica, mas não explicaria mudanças merísticas, isto é, referentes a um aumento no número total de vértebras do corpo (Sanger e Gibson-Brown, 2004).

Em contraste com a hipótese descrita acima, uma hipótese (que seria mais aceita atualmente) sugere que a evolução da morfologia serpentiforme seria gradual e sequenciada (Gans, 1975; Lande, 1978; Greer, 1987; Greer, 1990; Wiens e Slingluff, 2001; Caldwell, 2003). Segundo essa hipótese, a locomoção em ambientes confinados, como fendas e buracos no solo, seria a razão funcional que

teria favorecido a diminuição do diâmetro do corpo por meio de dois processos: inicialmente por alongamento corpóreo (Gans, 1975), e secundariamente por meio da redução ou perda de membros, que ocorreria de forma centrípeta, iniciando-se pela perda de elementos distais, como falanges, em direção aos elementos proximais, como articulações adjacentes ao tronco (Gans, 1975; Lande, 1978; Greer, 1987; Greer, 1990; Wiens e Slingluff, 2001; Caldwell, 2003).

Evidências que sustentam a hipótese de surgimento gradual da morfologia serpentiforme provêm tanto da recorrência desse padrão em diferentes grupos no registro fóssil (Caldwell, 2003) quanto de estudos sobre as bases de desenvolvimento subjacentes à formação do eixo do corpo e dos membros locomotores, que parecem envolver diferentes vias de desenvolvimento (Sanger e Gibson-Brown, 2004). O alongamento do corpo, por um lado, pode ser reflexo tanto de um aumento do número de vértebras quanto do aumento de seu tamanho (Gomez e Pourquié, 2009; Ward e Brainerd, 2009), sendo que ambos parâmetros são determinados durante a somitogênese (processo de formação dos somitos precursores de vértebras no embrião; Gomez e Pourquié, 2009). Por outro lado, a perda gradual e centrípeta de elementos ósseos nos membros locomotores parece associada a mudanças na regulação da expressão de moléculas sinalizadoras nos brotos de membros do embrião (Shapiro *et al.*, 2003).

Diante das duas hipóteses divergentes acerca dos possíveis processos de desenvolvimento subjacentes à evolução da morfologia serpentiforme em Squamata, este apêndice inclui dados quantitativos de elementos ósseos do tronco e dos membros de espécies da família Gymnophthalmidae e busca evidências sobre os possíveis mecanismos pelos quais o alongamento do tronco e a perda de membros ocorreram no grupo.

A.2 – MATERIAL E MÉTODOS

A análise de morfologia interna foi realizada a partir de radiografias de indivíduos pertencentes a 41 das 43 espécies da família Gymnophthalmidae para as quais foram obtidos os dados morfométricos apresentados anteriormente (Capítulo 1 da presente dissertação). As duas espécies que não foram incluídas, *Bachia scolecoides* e *Anotosaura vanzolinia*, não estavam disponíveis na coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) no momento em que as radiografias foram realizadas e, portanto, foram excluídas da análise.

Foram radiografados de 1 a 5 indivíduos por espécie, escolhidos segundo os mesmos critérios já citados no Capítulo 1 da presente dissertação (preferência por machos adultos da mesma população; exemplos das radiografias são apresentados nas **Figuras 1 e 2**). As radiografias das espécies do Clado I foram obtidas por meio do equipamento de raio-x digital Faxitron X-Ray (modelo MX-20) do Laboratório de Ictiologia do MZUSP, usando intensidade de radiação de 26 kVolts e tempo de exposição de 3 segundos. Quando necessário, foram realizadas imagens em detalhe dos membros dianteiro e traseiro (**Figs. 3 e 4**). As radiografias das espécies dos Clados II e III foram obtidas por meio do equipamento de raio-x Faxitron X-Ray (modelo MX-20) do Laboratório de Produção Vegetal da ESALQ-USP, usando filmes radiográficos Kodak MIN R-EV (18 x 24 cm) em intensidade de radiação de 26 kVolts e tempo de exposição de 40 segundos. Nesse equipamento não foi possível obter imagens dos membros locomotores em detalhe com boa resolução e, portanto, as fórmulas falangeais de *Bachia* foram obtidas a partir da literatura (Presch, 1975; Kizirian e McDiarmid, 1998; Kohlsdorf e Wagner, 2006). Os filmes radiográficos foram posteriormente digitalizados com uso do scanner de transmissão do Hospital das Clínicas de Ribeirão Preto (HCRP). A partir desse material, os seguintes parâmetros foram inferidos:

- Fórmula vertebral (número de vértebras do tronco e da cauda);

- Fórmula falangeal (número de falanges de cada um dos 5 dígitos: I, II, III, IV e V);
- Presença de vestígios de membros e elementos das cinturas escapular e pélvica nas espécies ápodes.

Valores médios de cada espécie foram calculados para cada variável a partir das radiografias individuais. Os dados de fórmula vertebral foram analisados por meio de uma análise de variância (ANOVA) implementada no programa SPSS (versão 11.0) para PC, usando como fatores as categorias de hábito apresentadas na Tab. 5 do Capítulo 1 da presente dissertação. O número de dígitos observado (Tab. 2 do Capítulo 1 da presente dissertação) foi utilizado para elaborar uma reconstrução de estado ancestral, baseada em parcimônia, por meio do programa Mesquite (www.mesquite.org). A reconstrução utilizou a topologia modificada a partir das filogenias propostas por Pellegrino *et al.* (2001) e Kohlsdorf e Wagner (2006) (Figura 3 do Capítulo 1 da presente dissertação); o resultado obtido foi comparado com as fórmulas falangeais da mão e do pé inferidas a partir das radiografias.

A.3 – RESULTADOS

Os dados de fórmula vertebral e fórmula falangeal para espécies de Gymnophthalmidae são apresentados na **Tabela 1**. O número de vértebras da cauda não difere significativamente entre as espécies que possuem hábitos distintos (i.e. ‘aberto’ e ‘fechado’; $F=0,667$; $p=0,520$). No entanto, as espécies fossoriais possuem maior quantidade de vértebras do tronco em comparação com as demais espécies de Gymnophthalmidae ($F=25,908$; $p=0,000$), resultando em um maior número total de vértebras associado às linhagens que evoluíram nos ambientes confinados subterrâneos ($F=4,596$; $p=0,016$). As **Figuras 5 e 6** ilustram a variação do número de vértebras do tronco em função do índice de alongamento do tronco, apresentado anteriormente na Tabela 2 do Capítulo 1 da presente dissertação. Na **Figura 5**, é possível notar que existe uma tendência ao alongamento do tronco, associada ao aumento no número de vértebras do tronco em espécies fossoriais. Da mesma forma, nota-se na **Figura 6** que as espécies que possuem maior alongamento do tronco e maior número de vértebras também são as que apresentam redução ou perda de membros locomotores, sugerindo forte associação entre ambas alterações morfológicas, conforme discutido no Capítulo 1 da presente dissertação.

As reconstruções ancestrais do número de dígitos baseadas em parcimônia (**Fig. 7 e 8**) sugerem que a perda evolutiva de dígitos em Gymnophthalmidae ocorreu independentemente, e segundo padrões distintos, em dois clados. Em espécies do Clado III, o número de dígitos e a fórmula falangeal parecem apresentar grande plasticidade evolutiva, variando de 1 a 5 dígitos na pata dianteira (**Fig. 7**) e de 1 a 4 dígitos na pata traseira (**Fig. 8**). Por outro lado, em espécies do Clado I, é possível notar uma tendência à redução dos membros anteriores (**Fig. 7**), sendo especialmente frequente a redução ou perda do dígito I na pata dianteira (**Fig. 3**). Em relação ao número de dígitos na pata traseira, a maioria das espécies do Clado I não apresenta variação em relação à condição

ancestral de 5 dígitos (**Fig. 8**), exceção feita às espécies *Nothobachia ablephara.*, *Calyptommatus sp.* e *Rachisaurus brachilepis*, sendo essa última a única espécie do Clado I a possuir 4 dígitos na pata traseira. Essa espécie em particular caracteriza uma morfologia bastante interessante por apresentar perda do dígito V na pata traseira e ausência do dígito I na pata dianteira (**Fig. 4**), sugerindo que a redução digital nessa espécie de Gymnophthalmidae pode ter ocorrido por mecanismos distintos nas patas dianteira e traseira. Finalmente, nestas reconstruções ancestrais de número de dígitos (**Fig. 7 e 8**) é possível identificar espécies derivadas tanto no Clado I quanto no Clado III que possuem maior número de dígitos em relação a espécies mais basais, sugerindo que pode ter ocorrido uma reversão da perda de dígitos nessas espécies durante a evolução da linhagem.

A.4 – DISCUSSÃO

O alongamento do tronco característico das espécies serpentiformes fossoriais de Gymnophthalmidae (**Figs. 7 e 8**) parece ser um reflexo do aumento no número de vértebras dessa região corporal, um padrão similar ao observado em espécies de lagarto do gênero *Chalcides* (Greer *et al.*, 1998) e do gênero *Lerista* (Greer, 1987), ambas pertencentes à família Scincidae, bem como em várias espécies de lagartos scincídeos de Madagascar (Schmitz, 2004). Em contraste, a interpretação da ausência de diferenças significativas no número de vértebras da cauda entre espécies de microteiídeos com diferentes hábitos deve considerar as dificuldades de obtenção de dados confiáveis para parâmetros da cauda, uma vez que muitos dos espécimes radiografados apresentavam caudas quebradas ou em regeneração (**Tab. 1**). É possível que diferenças no tamanho da cauda características das ecoformas epígea e fossorial teriam sido identificadas se os dados fossem coletados apenas a partir de espécimes com caudas intactas (os quais não estavam disponíveis para algumas espécies no MZUSP), corroborando as evidências de estudos prévios com diversas espécies de Squamata que sugeriram a existência de morfologias alongadas distintas segundo o hábito ecológico (Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006, Brandley *et al.*, 2008). Sendo assim, os dados apresentados na presente dissertação são insuficientes para identificar se realmente há alongamento da cauda nas espécies de Gymnophthalmidae que vivem no folhíço, bem como para verificar se esse alongamento seria reflexo do aumento do número de vértebras nessa região, como ocorre na região do tronco.

Nesse ponto é importante ressaltar a inexistência de estudos amplos investigando qual seria o principal modo pelo qual ocorre o alongamento do corpo nas ecoformas serpentiformes dentro de Squamata. A exceção é um estudo realizado com espécies de serpentes, cujos resultados sugerem que o alongamento da cauda e do tronco observado é dado por um aumento do número de vértebras

de forma dissociada entre as duas regiões (Polly *et al.*, 2001). Segundo os autores, embora mudanças no número de vértebras em serpentes ocorram de forma equilibrada nas regiões do tronco e da cauda, a cauda parece ser uma região mais lábil, havendo inclusive diferenças entre ecoformas: espécies arborícolas possuem cauda mais longa e com mais vértebras, espécies fossoriais possuem caudas mais curtas e com menor número de vértebras, e em espécies terrestres tais parâmetros apresentam valores intermediários (Polly *et al.*, 2001). Por outro lado, enquanto mudanças no número total de vértebras de uma espécie estariam associadas ao controle da somitogênese, o alongamento dissociado de cada região do eixo corporal (tronco e cauda) parece estar associado à expressão de genes *Hox* responsáveis pela regionalização do eixo do corpo (Gomez e Pourquié, 2009). São raros os estudos que buscaram investigar as bases de desenvolvimento associadas à formação da cauda e do tronco em espécies de Squamata (Woltering *et al.*, 2009), de forma que futuras investigações caracterizando o padrão de expressão de genes *Hox* associados à formação das diferentes regiões do eixo do corpo podem contribuir significativamente para a elucidação do surgimento de diferentes ecoformas em espécies serpentiformes de Squamata.

O aumento no número de vértebras do tronco na família Gymnophthalmidae parece frequentemente associado a uma redução ou perda de membros locomotores (**Fig. 6**), conforme discutido no Capítulo 1 da presente dissertação. Esse padrão de alterações morfológicas está de acordo com resultados obtidos em estudos de evolução da morfologia serpentiforme em Squamata (Wiens e Slingluff, 2001; Wiens *et al.*, 2006, Brandley *et al.*, 2008). Segundo a hipótese proposta por Gans em 1975 (e detalhada na introdução desse apêndice), as alterações no eixo corporal antecederiam as alterações nos membros locomotores. Estudos com outras espécies de lagartos serpentiformes, no entanto, mostram que outros padrões são possíveis: em espécies do gênero *Lerista*, alterações morfológicas no número de vértebras e no número de elementos ósseos dos membros locomotores parecem ocorrer concomitantemente nas diferentes espécies (Greer, 1987),

ocorrendo o mesmo em espécies da família Anguidae (Wiens e Slingluff, 2001); já em espécies do gênero *Chalcides*, o número de falanges permanece constante em espécies em que há aumento no número de vértebras (Greer *et al.*, 1998), o que corroboraria a hipótese de Gans (1975). Nas espécies serpentiformes de Gymnophthalmidae que foram analisadas, é possível notar uma tendência ao aumento progressivo no número de vértebras nas espécies mais derivadas (especificamente *Nothobachia ablephara* e *Calyptommatus sp.* no Clado I; *Bachia sp.* no Clado III; ver **Tab. 1**) em comparação com espécies mais basais na família. No entanto, a perda de elementos nos membros locomotores nessas espécies não ocorre de maneira progressiva, especialmente no gênero *Bachia* (Clado III), sugerindo que este caráter apresenta bastante plasticidade evolutiva dentro do grupo (Kohlsdorf e Wagner, 2006). Em conjunto, esses resultados sugerem que a associação entre alterações na fórmula vertebral e na fórmula falangeal em espécies da família Gymnophthalmidae constitui um padrão diferente daqueles identificados em estudos com outros grupos de lagartos serpentiformes (Greer, 1987; Greer *et al.*, 1998). Uma contribuição significativa para tal discussão consiste em refazer a análise desses parâmetros com espécies adicionais pertencentes aos dois clados de Gymnophthalmidae em que houve evolução da morfologia serpentiforme, algumas das quais foram descritas apenas recentemente (por exemplo: no Clado I, *Scriptosaura catimbau*, Rodrigues e Santos, 2008; no Clado III, *Bachia micromela* e *Bachia psammophila*, Rodrigues *et al.*, 2007; *Bachia oxyrhina*, Rodrigues *et al.*, 2008), além de formalmente incorporar os possíveis efeitos da ancestralidade comum nas análises estatísticas desses dados (Felsenstein, 1985).

Uma análise da ‘direção’ do processo de redução de membros nas espécies de Gymnophthalmidae consideradas no presente estudo, assumindo a condição ancestral da fórmula falangeal de Lepidosauria como 2-3-4-5-3 no membro dianteiro e 2-3-4-5-4 no membro traseiro (Kizirian e McDiarmid, 1998), poderia sugerir que a perda de elementos ósseos na família inicia-se por estruturas mais distais, ou seja, pelas falanges, e continua em direção aos mais internos, ou seja,

os metacarpos (**Tab. 1**). Além disso, esses processos de redução tenderiam a ocorrer primeiro nos dígitos mais externos, como os dígitos I e V, seguindo em direção aos dígitos centrais (**Tab. 1**). Tais resultados corroboram a hipótese de que a redução dos membros ocorreria de forma gradual e centrípeta (Gans, 1975; Lande, 1978; Wiens e Slingluff, 2001; Caldwell, 2003), embora existam indícios de que poderia ter ocorrido reversão da perda de alguns elementos dos membros, como falanges ou dígitos, em uma linhagem específica da família (o gênero *Bachia*, ver Kohlsdorf e Wagner, 2006).

Alguns estudos realizados com outras espécies de lagartos que também apresentam diferentes graus de redução de membros sugerem possíveis vias de desenvolvimento subjacentes a esse padrão. Em espécies de lagartos do gênero *Hemiergus*, observa-se uma correlação entre o número de dígitos do adulto e a duração da expressão de *Sonic Hedgehog* (SHH), que é uma molécula associada aos processos de determinação da identidade dos dígitos e de proliferação do mesênquima dos membros (Shapiro *et al.*, 2003). Segundo o modelo proposto por Shapiro *et al.* (2003), espécies que possuem cinco dígitos apresentam a expressão de SHH em níveis altos tanto na fase de determinação da identidade digital quanto na fase de proliferação do mesênquima. Por outro lado, quando a expressão de SHH é alta na fase de determinação da identidade digital, mas diminui durante a fase de proliferação do mesênquima, ocorrem falhas na formação dos dígitos mais externos, como os dígitos I e V, embora os demais dígitos formados mantenham sua identidade (Shapiro *et al.*, 2003). Tal padrão de desenvolvimento observado em *Hemiergus* possivelmente também ocorre em espécies do gênero *Lerista* (Shapiro, 2002), pois em espécies de ambos os gêneros ocorre perda dos dígitos mais externos (I e V) enquanto os dígitos mais internos (II, III, IV) são completamente formados.

Em contraste, nas espécies serpentiformes de microteídeos estudadas em que ocorre perda dos dígitos mais externos (por exemplo, *Bachia* sp., *Nothobachia* sp. e *Calyptommatus* sp.), os demais dígitos raramente mantêm sua identidade, e também apresentam redução no número de

falanges (**Tab. 1**). Em particular, a morfologia dos adultos das espécies de *Bachia* é semelhante à de estágios intermediários do desenvolvimento de outros lagartos, o que poderia representar o efeito de um truncamento dos estágios de condensação dos elementos ósseos das patas dianteira e traseira, a qual se iniciaria na região proximal em direção à distal (Shapiro, 2002). Esse truncamento pode ser causado pela expressão de SHH abaixo de um nível mínimo tanto na fase de identidade digital quanto na fase de proliferação do mesênquima, pois de acordo com o modelo proposto por Shapiro *et al.* (2003), quando isso ocorre, a redução na formação dos dígitos é ainda mais drástica. Infelizmente, a raridade de muitas das espécies de Gymnophthalmidae aliada às características da biologia reprodutiva da família, como a produção de apenas dois ovos por ninhada (Colli *et al.*, 1998), dificultam muito a obtenção de material embrionário para testar a ocorrência dessas diferenças na expressão de SHH em espécies de lagartos microteídeos.

Além de eventuais diferenças na expressão de SHH, outros genes de desenvolvimento podem ter um papel importante no processo de redução de membros em Gymnophthalmidae. Avaliando o padrão de fórmula falangeal em espécies de *Bachia*, por exemplo, nota-se que mesmo quando há 4 ou 5 dígitos presentes, a morfologia das patas apresenta apenas 2 falanges em todos os dígitos (Presch, 1975; Kizirian e McDiarmid, 1998). De acordo com Kohlsdorf e Wagner (2006), tal padrão de alteração na identidade digital é semelhante ao observado em camundongos mutantes em que o gene *Gli3* foi silenciado, sendo esse outro gene de desenvolvimento candidato a influenciar os padrões de redução de membros observados em espécies de Gymnophthalmidae. Adicionalmente, a frequente redução ou perda do dígito I na pata dianteira em espécies do Clado I de Gymnophthalmidae também é observada em diversos outros grupos de tetrápodes, fenômeno que caracteriza a lei de Morse (Günter e Vargas, 2008). A expressão assimétrica de genes *Hox* do grupo D, que é ausente na região de formação do dígito I e presente na região de formação dos demais dígitos, pode estar associada a essa variação evolutiva independente entre eles (Günter e Vargas,

2008). Por outro lado, a perda do dígito V no membro traseiro de *Rachisaurus brachilepis* pode estar relacionada a uma diminuição temporária na expressão de *Hoxd11* nessa região durante o desenvolvimento embrionário, assim como ocorre na espécie de crocodilo *Alligator mississippiensis* (Vargas *et al.*, 2008). Diante da dificuldade já mencionada de realizar estudos com embriões de microteídeos, uma alternativa é realizar estudos de caracterização das sequências desses genes de desenvolvimento possivelmente envolvidos com a redução ou perda de elementos dos membros locomotores, pois eventuais diferenças encontradas nas sequências de nucleotídeos desses genes poderiam fornecer indícios acerca de possíveis alterações nas funções associadas a eles (Kohlsdorf *et al.*, 2008).

As diferentes tendências à redução de membros nos clados de Gymnophthalmidae em que a morfologia serpentiforme evoluiu de forma independente, identificadas a partir das reconstruções ancestrais realizadas (**Fig. 7 e 8**), concordam com as observações prévias de Pellegrino *et al.* (2001), e sugerem que nessa família os processos de redução de elementos digitais podem ter ocorrido de forma independente entre a pata dianteira e traseira. No Clado I, há uma tendência à redução majoritária dos membros dianteiros: o dígito I da mão é reduzido ou ausente na maioria das espécies do clado. Por exemplo, a espécie *Nothobachia ablephara* possui membro dianteiro estiliforme com apenas uma falange, e em três espécies de *Calyptommatus* ocorre redução completa do membro dianteiro, embora seja possível identificar a presença de elementos da cintura escapular. Um padrão semelhante é observado em espécies do gênero *Lerista*, em que ocorre perda do membro dianteiro e retenção do membro traseiro reduzido (Greer, 1990). Em contraste, a tendência à redução dos membros traseiros no Clado III identificada por Pellegrino *et al.* (2001) não aparece tão claramente no presente trabalho, talvez devido ao reduzido número de espécies de *Bachia* que foi utilizado. A ocorrência desses padrões de redução dissociados entre os membros dianteiro e traseiro pode sugerir que ambos representam módulos de desenvolvimento independentes. Segundo essa idéia, cada tipo

de membro (dianteiro ou traseiro) seria um módulo formado por componentes integrados por meio de vias de desenvolvimento específicas, e eventuais alterações nas vias de desenvolvimento de um dos módulos afetariam somente seus componentes, sem interferir em outros módulos de desenvolvimento externos (Breuker *et al.*, 2006). Outro exemplo desse padrão dissociado de redução de membros locomotores ocorre dentro de uma mesma espécie, *Rachisaurus brachilepis*, que apresenta perda do dígito I na pata dianteira e do dígito V na pata traseira. Nesse contexto, espécies de microteídeos representam um modelo promissor em futuros estudos de modularidade, apesar das limitações para obtenção de material embrionário mencionadas anteriormente.

Por fim, o presente estudo evidencia, a partir das reconstruções ancestrais do número de dígitos, que podem ter ocorrido eventos independentes de reversão da perda de dígitos na família Gymnophthalmidae. Há pelo menos uma espécie derivada no Clado I que possui maior número de dígitos na mão em relação à condição ancestral inferida com base em parcimônia (*Tretioscincus agilis*; **Fig. 7**), e possivelmente outras quatro espécies (*Iphisa elegans*, *Colobosaura modesta*, *C. mentalis* e *Heterodactylus imbricatus*) também poderiam representar evidência de reversão evolutiva, embora nesses casos a reconstrução do estado ancestral seja ambígua, podendo ser igualmente 4 e 5 dígitos. No Clado III, por outro lado, a reconstrução ancestral de dígitos da mão e do pé é ambígua para espécies de *Bachia*, resultado que, mais uma vez, pode estar relacionado ao número de espécies do gênero incluídas no presente estudo. Por exemplo, quando 15 espécies de *Bachia* são consideradas, existe forte suporte estatístico para reversão da perda de dígitos no grupo (Kohlsdorf e Wagner, 2006), fenômeno que também parece ter ocorrido em espécies de lagartos scincídeos do gênero *Scelotes*, embora nesse caso as evidências não sejam tão claras (Schimtz *et al.*, 2003). A discussão acerca de uma possível reversão da perda evolutiva de estruturas complexas certamente será beneficiada pela verificação estatística do suporte para a hipótese de reversão da perda de dígitos em espécies do Clado I e pela inclusão na análise das espécies de microteídeos

serpentiformes descritas recentemente (Rodrigues *et al.*, 2007; Rodrigues e Santos, 2008; Rodrigues *et al.*, 2008).

A.5 – BIBLIOGRAFIA

- BRANDLEY, M.C., HUELSENBECK, J.P. E 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*, 62(8): 2042-2064.
- BREUKER, C.J.; DEBAT, V.; KLINGENBERG, C.P. 2006. Functional evo-devo. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(9): 488-492.
- CALDWELL, M.W. e LEE, M.S.Y. 1997. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. *Nature*, 386(6626): 705-709.
- CALDWELL, M.W. 2003. 'Without a leg to stand on': on the evolution and development of axial elongation and limblessness in tetrapods. *Can. J. Earth Sci.* 40: 573-588.
- COHN, M.J. e TICKLE, C. 1999. Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature*, 399(6735): 474-479.
- 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.
- FELSESTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.

- GANS C. 1975. Tetrapod limblessness: Evolution and functional corollaries. *American Zoologist* 15:455-467.
- GOMEZ, C. e POURQUIÉ, O. 2009. Developmental control of segment numbers in vertebrates. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 312B(6): 533-544.
- GREER, A.E. 1987. Limb reduction in the lizard genus *Lerista*. 1. Variation in the number of phalanges and presacral vertebrae. *Journal of Herpetology* 21(4): 267-276.
- GREER, A.E. 1990. Limb Reduction in the Scincid Lizard Genus *Lerista*. 2. Variation in the Bone Complements of the Front and Rear Limbs and the Number of Postsacral Vertebrae. *Journal of Herpetology* 24: 142-150.
- GREER, A.E.; CAPUTO, V.; LANZA, B.; PALMIERI, R. 1998. Observations on Limb Reduction in the Scincid Lizard Genus *Chalcides*. *Journal of Herpetology* 32: 244-252.
- GÜNTER, P.W. e VARGAS, A.O. 2008. On the nature of thumbs. *Genome Biology*, 9: e213.
- KIZIRIAN, D.A. e McDIARMID, R.W. 1998. A new species of *Bachia* (Squamata: Gymnophthalmidae) with plesiomorphic limb morphology. *Herpetologica*, 54: 245-253.

- KOHLSDORF, T. e WAGNER, G.P. 2006. Evidence for the reversibility of digit loss: a phylogenetic study of limb evolution in *Bachia* (Gymnophthalmidae: Squamata). *Evolution* 60(9): 155-171.
- KOHLSDORF, T.; CUMMINGS, M.P.; LYNCH, V.J.; STOPPER, G.F.; TAKAHASHI, K.; WAGNER, G.P. 2008. A Molecular Footprint of Limb Loss: Sequence Variation of the Autopodial Identity Gene Hoxa-13. *Journal of Molecular Evolution*, 67(6): 581-593.
- LANDE, R. 1978. Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods. *Evolution* 32: 73-92.
- PELLEGRINO, K.C.M.; RODRIGUES, M.T.; YONENAGA-YASSUDA, Y; SITES JR, J.W. 2001. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(3): 315-338.
- POLLY, P.D.; HEAD, J.J.; COHN, M.J. 2001. Testing modularity and dissociation: the evolution of regional proportions in snakes. In: Zelditch, M.L. (ed.) *Beyond heterochrony: the evolution of development*. New York, NY. Wiley-Liss Inc, 305-335.
- PRESCH, W. 1975. The evolution of limb reduction in the Teiid lizard genus *Bachia*. *Bull. South. Cal. Acad. Sci.* 74: 113-121.
- 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. e SANTOS, E.M. 2008. A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zootaxa* 1873: 50-60.
- 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.
- SANGER, T.J. e GIBSON-BROWN, J.J. 2004. The Developmental Bases of Limb Reduction and Body Elongation in Squamates. *Evolution*, 58(9): 2103-2106.
- SHAPIRO, M.D. 2002. Developmental morphology of limb reduction in *Hemiergis* (Squamata: Scincidae): chondrogenesis, osteogenesis, and heterochrony. *Journal of Morphology*, 254(3): 211-231.
- SHAPIRO, M.D.; HANKEN, J.; ROSENTHAL, N. 2003. Developmental basis of evolutionary digit loss in the Australian lizard *Hemiergis*. *Journal of Experimental Zoology: Molecular and Developmental Evolution*, 297B(1): 48-56.
- SCHMITZ, A.; BRANDLEY, M.C.; MAUSFELDC, P.; VENCESD, M.; GLAWE, F.; NUSSBAUMF, R.A.; REEDER, T.W. 2005. Opening the black box: phylogenetics and

morphological evolution of the Malagasy fossorial lizards of the subfamily "Scincinae".
Molecular Phylogenetics and Evolution, 34(1): 118-133.

VARGAS, A.O.; KOHLSDORF, T.; FALLON, J.F.; VANDENBROOKS, J.; WAGNER, G.P. 2008.
The evolution of HoxD-11 expression in the bird wing: insights from *Alligator mississippiensis*. *PloS One*, 3(10): e3325.

WARD, A.B. e BRAINERD, E.L. 2007. Evolution of axial patterning in elongate fishes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90(1): 97-116.

WIENS, J.J. e SLINGLUFF, J.L. 2001. How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguid lizards. *Evolution* 55(11): 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): 93-111.

WOLTERING, J.M.; VONK, F.J.; MÜLLER, H; BARDINE, N; TUDUCE, I.L.; DE BAKKER, M.A.G; KNÖCHEL, W.; SIRBU, I.O.; DURSTON, A.J.; RICHARDSON, M.K. 2009. Axial patterning in snakes and caecilians: Evidence for an alternative interpretation of the Hox code. *Developmental Biology*, 332(1): 82-89.

Figura 1: Radiografia de um espécime de *Vanzosaura rubricauda* (MZUSP 94129).

Figura 2: Radiografia parcial de um espécime de *Calyptommatus nicterus* (MZUSP 70546).

Figura 3: Radiografias de membros dianteiros de espécies de Gymnophthalmidae em detalhe: **A.** *Colobosaura mentalis* (MZUSP 76219), com 5 dígitos e 2 falanges no dígito I; **B.** *Tretioscincus agilis* (MZUSP 31399), com 5 dígitos e 1 falange no dígito I; **C.** *Colobodactylus taunay* (MZUSP 91684), com 4 dígitos e metacarpo do dígito I.

Figura 4: Radiografias de membros traseiros de espécies de Gymnophthalmidae em detalhe: **A.** *Colobodactylus dalcyanus* (MZUSP 78417), com 5 dígitos e 4 falanges no dígito V; **B.** *Rachisaurus brachilepis* (MZUSP 72375), com 4 dígitos e redução do dígito V.

Clado	Espécie	N	Nº de Vértébras do Tronco	Nº de Vértébras da Cauda	Nº de Vértébras Total	Caudas danificadas	Fórmula Falangeal Membro Dianteiro I – II – III – IV – V	Fórmula Falangeal Membro Traseiro I – II – III – IV – V
III	<i>Prionodactylus oshaughnessyi</i>	5	24,20 ± 0,37	42,00 ± 1,22	66,20 ± 1,46	5 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Prionodactylus argulus</i>	2	24,50 ± 0,50	16,00 ± 3,00	40,50 ± 3,50	2 Q	-	-
	<i>Cercosaura ocellata</i>	5	25,00 ± 0,00	36,60 ± 5,77	61,60 ± 5,77	4 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Prionodactylus eigenmani</i>	5	24,20 ± 0,20	33,00 ± 2,28	57,20 ± 2,35	1 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Cercosaura quadrilineata</i>	2	24,50 ± 0,50	33,50 ± 0,50	58,00 ± 0,00	2 Q	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Neusticurus juruazensis</i>	2	24,50 ± 0,50	26,50 ± 17,50	51,00 ± 17,00	1 Q	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Neusticurus bicarinatus</i>	5	24,40 ± 0,24	29,00 ± 4,11	53,40 ± 4,04	5 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Neusticurus rudis</i>	2	24,00 ± 0,00	23,50 ± 16,50	47,00 ± 16,50	1 Q, 1 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Placosoma cordylinum</i>	5	25,60 ± 0,87	24,80 ± 6,50	50,40 ± 6,43	3 Q, 1 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Placosoma glabellum</i>	5	24,50 ± 0,24	58,50 ± 5,32	70,60 ± 5,23	1 Q, 1 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Bachia dorbignyi</i>	5	47,40 ± 0,93	47,20 ± 4,47	94,60 ± 4,49	2 R	x - x - x - x - x	x - x - x - 1 - x
	<i>Bachia flavescens</i>	1	44,00	11,00	55,00	R	x - 2 - 2 - 2 - x	1 - 0 - 0 - 0 - 0
	<i>Bachia monodactylus</i>	5	45,40 ± 0,81	33,40 ± 4,68	78,80 ± 0,84	2 Q, 1 R	x - x - x - x - x	x - x - x - x - x
	<i>Bachia panoplia</i>	5	46,20 ± 0,80	52,00 ± 11,42	98,20 ± 11,90	2 R	0 - 2 - 2 - 2 - 2	2 - 2 - 2 - 2 - 0
	<i>Bachia scolecoides</i>	-	-	-	-	-	0 - 2 - 2 - 2 - 2	2 - 2 - 2 - 2 - 0
II	<i>Colobosauroides cearensis</i>	1	25,00	10,00	35,00	R	-	-
	<i>Anotosaura vanzolinia</i>	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Leposoma guianensis</i>	2	25,00 ± 0,00	42,40 ± 0,75	71,00 ± 0,84		2 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Leposoma percarinatum</i>	5	24,25 ± 0,25	30,50 ± 4,72	54,75 ± 4,73	1 Q, 1 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Arthrosaura kockii</i>	5	25,00 ± 0,00	25,60 ± 6,99	50,60 ± 6,99	2 Q	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2
	<i>Arthrosaura reticulata</i>	4	22,75 ± 1,25	22,25 ± 7,04	45,00 ± 6,99	3 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2

Tabela 1: Médias (± erro padrão) da fórmula vertebral e fórmula falangeal das espécies da família Gymnophthalmidae. Fórmulas falangeais de *Bachia* baseadas em Presch (1975) e Kizirian e McDiarmid (1998). Caudas danificadas: R=regenerando, Q=quebrada. Fórmula falangeal: 0=falanges ausentes e metacarpo presente; x=falanges e metacarpo ausentes; traço corresponde à ausência do dado.

Clado	Espécie	N	Nº de Vértébras do Tronco	Nº de Vértébras da Cauda	Nº de Vértébras Total	Caudas danificadas	Fórmula Falangeal Membro Dianteiro I – II – III – IV – V	Fórmula Falangeal Membro Traseiro I – II – III – IV – V
I	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	5	28,80 ± 0,37	44,00 ± 0,63	72,80 ± 0,37		0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Micrablepharus atticolus</i>	4	28,25 ± 0,48	39,25 ± 0,25	67,50 ± 0,29		0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Tretioscincus agilis</i>	5	27,80 ± 0,60	34,20 ± 4,73	62,00 ± 4,64	2 R	1 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Procellosaurinus erythrocerus</i>	5	28,00 ± 0,45	30,40 ± 4,89	58,40 ± 4,74	2 R	0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Procellosaurinus tetradactylus</i>	3	28,67 ± 0,33	27,33 ± 6,17	56,00 ± 6,43	1 Q	0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Vanzosaura rubricauda</i>	5	28,60 ± 0,24	42,40 ± 0,75	71,00 ± 0,84		0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Nothobachia ablephara</i>	5	43,60 ± 0,81	32,00 ± 1,58	75,60 ± 1,40		x - x - x - 1 - x	x - x - 2 - 4 - x
	<i>Calyptommatius leiolepis</i>	5	44,20 ± 0,73	23,40 ± 2,38	67,60 ± 2,64	2 R	x - x - x - x - x	x - x - x - 2 - x
	<i>Calyptommatius nicterus</i>	5	46,40 ± 0,60	26,60 ± 1,81	73,00 ± 1,87	3 R	x - x - x - x - x	x - x - x - 3 - x
	<i>Calyptommatius sinebrachiatus</i>	5	45,80 ± 0,49	27,50 ± 0,41	72,50 ± 1,22		x - x - x - x - x	x - x - x - 1 - x
	<i>Gymnophthalmus leucomystax</i>	5	31,20 ± 0,20	45,80 ± 3,25	77,00 ± 3,32	1 Q	0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Gymnophthalmus vanzoi</i>	2	30,00 ± 1,00	13,50 ± 5,50	43,50 ± 4,50	2 R	0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Psilophthalmus paeminus</i>	5	29,60 ± 0,60	20,50 ± 0,32	37,80 ± 4,81	2 R	0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Colobosaura modesta</i>	6	28,17 ± 0,17	42,50 ± 2,13	70,67 ± 2,25	2 Q, 2 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Colobosaura mentalis</i>	3	27,67 ± 0,33	23,00 ± 4,62	50,67 ± 4,33	1 Q, 2 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Iphisa elegans</i>	5	28,00 ± 0,52	37,50 ± 5,12	65,50 ± 5,50	3 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Heterodactylus imbricatus</i>	5	34,80 ± 0,58	52,00 ± 7,87	86,80 ± 8,05	3 R, 1 Q	1 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Colobodactylus taunay</i>	3	29,67 ± 0,33	37,67 ± 1,76	67,33 ± 1,86	1 Q, 1 R	0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Colobodactylus dalcyanus</i>	1	19,00	24,00	44,00	Q	0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Rachisaurus brachileps</i>	2	25,50 ± 0,32	24,60 ± 12,73	33,54 ± 13,07	2 Q	0 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 0
GE	<i>Alopoglossus carinicaudatus</i>	5	25,60 ± 0,24	43,00 ± 1,55	68,60 ± 1,63		2 - 3 - 4 - 5 - 3	2 - 3 - 4 - 5 - 4
	<i>Alopoglossus artriventris</i>	5	25,20 ± 0,37	30,00 ± 6,65	55,20 ± 6,62	2 R	2 - 3 - 4 - 5 - 3	4 - 5 - 4 - 3 - 2

Tabela 1 (continuação): Médias (± erro padrão) da fórmula vertebral e fórmula falangeal das espécies da família Gymnophthalmidae. Caudas danificadas: R=regenerando,

Q=quebrada. Fórmula falangeal: 0=falanges ausentes e metacarpo presente; x=falanges e metacarpo ausentes. GE=grupo externo.

Figura 5: Número de vértebras do tronco em função do índice de alongamento do tronco em espécies da família Gymnophthalmidae. As espécies estão identificadas de acordo o hábito: (●) folhiço, (●) fossorial e (●) folhiço e outros.

Figura 6: Número de vértebras do tronco em função do índice de alongamento do tronco em espécies da família Gymnophthalmidae. As espécies estão identificadas de acordo a redução ou perda de membros locomotores: (●) espécies sem redução, (●) espécies com redução de membros e (●) espécies com perda de membros dianteiros.

Figura 7: Reconstrução ancestral, com base em parcimônia, do número de dígitos da pata dianteira em espécies de Gymnophthalmidae. Topologia modificada a partir de Pellegrino *et al.* (2001) e Kohlsdorf e Wagner (2006).

Figura 8: Reconstrução ancestral, com base em parcimônia, do número de dígitos da pata traseira em espécies de Gymnophthalmidae. Topologia modificada a partir de Pellegrino *et al.* (2001) e Kohlsdorf e Wagner (2006).

CAPÍTULO 2

DESEMPENHO LOCOMOTOR E HÁBITO FOSSORIAL EM ESPÉCIES DE LAGARTOS

MICROTEIÍDEOS

2.1 - Resumo

A evolução de padrões ecomorfológicos tem sido extensivamente estudada em espécies de Squamata, embora testes de desempenho sejam fundamentais para verificar se a evolução de determinada morfologia em um contexto ecológico específico pode ser considerada adaptativa. Uma hipótese sugere que a evolução da morfologia serpentiforme estaria associada à locomoção fossorial, sendo que o principal modo de locomoção realizado por animais que possuem morfologia serpentiforme seria o rastejamento subterrâneo. O objetivo deste capítulo na presente dissertação é testar se espécies de lagartos microteiídeos que possuem morfologia serpentiforme realizam locomoção fossorial mais eficiente do que espécies que possuem morfologia lagartiforme. Indivíduos de quatro espécies de Gymnophthalmini que possuem diferentes morfologias do corpo e hábitos de vida foram comparados quanto ao desempenho locomotor em testes de enterramento: *Vanzosaura rubricauda* possui corpo lagartiforme e hábito heliotérmico; *Nothobachia ablephara* possui corpo alongado, membros locomotores reduzidos e hábitos fossoriais; *Calyptommatus leiolepis* e *C. sinebrachiatus* possuem corpo alongado, membros dianteiros ausentes, membros traseiros vestigiais e hábitos fossoriais e noturnos. Todas as espécies ocorrem no mesmo habitat arenoso da caatinga e foram coletadas em diversas localidades na região de dunas do curso médio do Rio São Francisco, Bahia. Os resultados obtidos nos testes de enterramento sugerem que espécies de lagartos microteiídeos que possuem morfologia serpentiforme enterram-se com mais eficiência do que espécies lagartiformes, corroborando a hipótese de que a evolução do alongamento do corpo e redução de membros, em conjunto, constituem alterações morfológicas adaptativas ao hábito fossorial. O presente estudo é o primeiro comparar o desempenho locomotor de espécies filogeneticamente próximas que possuem morfologia lagartiforme e serpentiforme, contribuindo com informações importantes sobre as pressões seletivas biomecânicas relacionadas às repetidas origens de formas alongadas em Squamata.

2.2 – INTRODUÇÃO

A evolução ecomorfológica tem sido extensivamente estudada em espécies de Squamata, embora muitos desses estudos consistam na identificação de padrões evolutivos relacionando aspectos morfológicos e ecológicos (por exemplo: Kohlsdorf *et al.*, 2001, 2008; Wiens *et al.*, 2006; Grizante *et al.*, *no prelo*), como ressaltam Garland e Losos (1994). No entanto, de acordo com o paradigma de Arnold, testes de desempenho locomotor (por exemplo: Losos, 1990; Kohlsdorf *et al.*, 2004; Goodman *et al.*, 2008; Bergmann *et al.*, 2009; Gomes *et al.*, 2009) são fundamentais para verificar se a evolução de determinada morfologia em um contexto ecológico específico pode ser considerada adaptativa (Garland e Losos, 1994). Especificamente, espera-se que aspectos morfológicos considerados como adaptativos em um determinado organismo favoreçam seu desempenho locomotor no ambiente ocupado, em termos de eficiência e custo energético (Arnold, 1983; Losos e Miles, 1994).

No contexto ecomorfológico sob enfoque na presente dissertação de mestrado, a evolução da morfologia serpentiforme teria ocorrido em associação à aquisição do hábito fossorial em lagartos microteídeos, conforme sugerido pelas análises apresentadas no Capítulo 1. Uma hipótese disponível na literatura explica a origem da morfologia serpentiforme em Squamata como uma adaptação fisiológica que representaria uma economia energética da locomoção em formas alongadas (Gans, 1975). Especificamente, a locomoção sem membros (por ondulação lateral) teria menor custo energético do que a locomoção quadrúpede, o que representaria uma vantagem fisiológica de formas alongadas e ápodes em comparação com as formas ‘lagartiformes’ (Gans, 1975). No entanto, uma comparação feita entre uma espécie de serpente (*Coluber constrictor*) e espécies de lagartos, aves e mamíferos sugere que o custo energético da locomoção terrestre sem membros pode ser equivalente (no caso de ondulação lateral) ou mesmo maior (no caso de concertina) em relação ao custo energético de corrida em animais quadrúpedes de tamanho similar

(Walton *et al.*, 1990), o que rejeitaria a hipótese de Gans (1975). Ao mesmo tempo, as diversas espécies de Squamata que possuem morfologia serpentiforme podem utilizar padrões locomotores diferentes daqueles descritos para serpentes (por exemplo, ondulação lateral e concertina; Pough *et al.*, 1998). Por exemplo, estudos de cinemática da locomoção em lagartos microteídeos demonstram que espécies com diferentes graus de alongamento do corpo e redução de membros não usam padrões típicos de locomoção serpentiforme, mas apresentam um modo de locomoção característico do grupo que resulta da combinação desses modos de locomoção previamente descritos (Renous *et al.*, 1995). Adicionalmente, uma análise funcional da associação entre os movimentos dos membros e da coluna vertebral em lagartos microteídeos sugere que esses dois sistemas locomotores competem entre si, e que os movimentos da coluna vertebral são os maiores efetores tanto na locomoção de espécies lagartiformes quanto serpentiformes (Renous *et al.*, 1999). A pequena participação dos membros locomotores na produção de movimento em espécies de microteídeos poderia implicar na ausência de pressões seletivas para manter tais estruturas, cenário coerente com as numerosas perdas de membros que ocorreram no grupo.

Em contraste com a hipótese proposta por Gans (1975), segundo a qual a locomoção em formas ápodas e alongadas envolveria um menor custo energético (a qual recebeu pouco suporte empírico, como discutido anteriormente), uma hipótese alternativa sugere que a evolução da morfologia serpentiforme estaria associada à locomoção em ambientes confinados, como fendas e buracos no substrato (Gans, 1975; Lande, 1978; Wiens e Slingsluff, 2001; Caldwell, 2003). O principal modo de locomoção fossorial realizado por animais que possuem morfologia serpentiforme seria o *rastejamento subterrâneo*, utilizado por espécies serpentiformes de lagartos, anfisbenas, cecílias, serpentes, algumas salamandras e enguias simbranquiformes (Hildebrand, 1995). No rastejamento subterrâneo, o animal locomove-se através do solo e pode produzir galerias ou tocas durante o movimento em substrato compactado; em contraste, quando o solo é macio ou arenoso, o substrato se fecha atrás do animal e não há produção de toca (Hildebrand, 1995). Nos

dois casos, os animais exercem grande força para deslocar o substrato, e um corpo alongado e delgado representaria uma diminuição da quantidade de substrato a ser deslocada; da mesma maneira, a tendência à redução de membros observada nesses animais poderia representar uma diminuição do atrito do organismo contra o substrato (Hildebrand, 1995). Embora intuitivamente tal hipótese seja facilmente vislumbrada em formas ápodes e alongadas, espécies lagartiformes também poderiam adotar estratégias comportamentais que representem uma diminuição do atrito entre os membros e o substrato durante o enterramento. Por exemplo, estudos da cinemática da locomoção por rastejamento subterrâneo realizados com indivíduos de *Scincus scincus*, lagartos da família Scincidae que possuem quatro membros locomotores bem desenvolvidos, indicam que acima da superfície o animal usa os membros locomotores para produzir força efetiva contra o substrato arenoso (Maladen, 2009). Porém, em seu comportamento típico de fuga, esses animais enterram-se rapidamente na areia e realizam locomoção sub-superficial por meio de sinuosas ondulações do eixo corporal, sem usar os membros locomotores para propulsão, mantendo-os imóveis e próximos ao corpo (Maladen, 2009). Esse estudo, o primeiro a registrar locomoção por rastejamento subterrâneo em uma espécie de Squamata, sugere que espécies com morfologia lagartiforme também são capazes de realizar locomoção fossorial eficiente, embora não haja nenhum estudo comparando explicitamente o desempenho locomotor sub-superficial de espécies com morfologias diferentes. Nesse contexto, o objetivo deste capítulo na presente dissertação é testar se espécies de lagartos microteídeos que possuem morfologia serpentiforme realizam locomoção fossorial mais eficiente do que espécies que possuem morfologia lagartiforme.

2.3 – MATERIAL E MÉTODOS

Animais

Quatro espécies da tribo Gymnophthalmini, pertencente ao Clado I (*sensu* Pellegrino *et al.*, 2001) foram comparadas quanto à sua eficiência de enterramento em substrato arenoso. As espécies comparadas diferem quanto à morfologia do corpo (**Figura 1**) e ao hábito de vida. Indivíduos da espécie *Vanzosaura rubricauda* possuem hábito heliotérmico e corpo lagartiforme (Rodrigues, 1995); indivíduos da espécie *Nothobachia ablephara* possuem corpo alongado, membros locomotores reduzidos e hábitos fossoriais (Rodrigues, 1984), e indivíduos das espécies de *Calyptommatus* possuem corpo alongado, membros dianteiros ausentes, membros traseiros vestigiais e hábitos fossoriais e noturnos (Rodrigues, 1991a). Apesar dessas diferenças de hábito e morfologia, tais espécies ocorrem no mesmo habitat arenoso da caatinga (ver descrição em Rocha, 1998) e foram coletadas em diversas localidades na região de dunas do curso médio do Rio São Francisco, Bahia (**Figura 2**), sob autorização do IBAMA nº 14109-2. Indivíduos de *Calyptommatus leiolepis* (Rodrigues, 1991a) e *N. ablephara* (Rodrigues, 1984) foram coletados em Ibiraba, região do município de Barra; indivíduos de *C. sinebrachiatus* (Rodrigues, 1991a) foram coletados Santo Inácio, região do município de Gentio do Ouro; finalmente, indivíduos de *V. rubricauda* (Rodrigues, 1991b) foram coletados em diversas localidades (3 indivíduos em Ibiraba, na região do município de Barra, 3 em Santo Inácio, na região do município de Gentio do Ouro, 1 no município de Xique-xique).

Os animais foram obtidos em coletas diurnas por meio de busca ativa, cavando-se o substrato arenoso próximo às raízes da vegetação. Indivíduos das espécies fossoriais (*Calyptommatus sp.* e *Nothobachia ablephara*) foram encontrados sempre enterrados e, quando eram expostos, procuravam fugir enterrando-se rapidamente (Rodrigues, 1991; Grizante, observação pessoal), o que sugere que a velocidade de enterramento é um parâmetro importante no comportamento de fuga

dessas espécies. Em contraste, indivíduos de *Vanzosaura rubricauda* foram encontrados no folhíço ou entre folhas de vegetação rasteira. Uma vez coletados, os animais foram transportados em caixas plásticas parcialmente preenchidas com o substrato do respectivo local de coleta. Em laboratório, os indivíduos foram mantidos por três meses sob ciclo claro:escuro de 14h:10h, temperatura média de 27°C, dentro de caixas plásticas iluminadas com lâmpadas de UV. Os animais eram alimentados três vezes por semana com cupins, larvas de tenébrio (*Tenebrio molitor*) e/ou larvas de *Brigidia higida*, sempre depois dos testes de desempenho; nas mesmas ocasiões em que os animais eram alimentados, pulverizava-se água sobre o substrato em quantidade suficiente para mantê-lo levemente úmido. A condição geral de cada indivíduo foi monitorada por registros frequentes de sua massa corpórea; como não foi observada redução significativa de peso durante o período de cativeiro, assumiu-se que os animais mantiveram-se saudáveis enquanto duraram os testes de desempenho.

Testes de enterramento

Os testes de enterramento foram realizados a partir da estimulação manual dos animais dentro de uma caixa plástica (28,5 x 21,4 x 15,4 cm) preenchida com uma camada de areia de 3,5 cm de altura. A areia dos testes foi obtida na localidade de Ibiraba, onde foram coletadas todas as espécies exceto *C. sinebrachiatus*. Foram realizadas três séries de cinco testes com cada indivíduo, totalizando 15 testes por indivíduo, sendo que cada série foi feita em dias diferentes. As corridas foram registradas por meio de câmeras de alta velocidade posicionadas sobre a caixa de testes, a qual era iluminada por duas lâmpadas de 300W. Diferentes equipamentos foram usados de acordo com o tempo total de filmagem exigido nos testes com indivíduos de cada espécie, dado que as diferenças comportamentais entre espécies influenciaram na duração total do teste. Os testes com indivíduos de *C. leiolepis*, *C. sinebrachiatus* e *N. ablephara* foram registrados com a câmera Red Lake MotionXtra HG-SE (velocidade = 500 quadros/segundo, tempo total de filmagem = 8s),

diretamente conectada ao computador (**Figura 3**). Os testes com indivíduos de *V. rubricauda* foram registrados com uma câmera JVC TK-C1380 Digital ½ inch CCD (velocidade = 60 quadros/segundo, tempo de filmagem ilimitado), conectada a um aparelho de videocassete (Panasonic AG 1980). Nesse caso, os vídeos foram registrados em fita VHS e posteriormente digitalizados usando o programa Peak Motus versão 6.1 para PC (Peak Performance Technologies Inc., Denver, CO, USA).

Todos os vídeos digitais foram analisados quadro a quadro por meio do programa HG-SE Red Lake 1.0.0 para PC. Considerou-se o primeiro quadro (ou o instante inicial, I_i) como o momento em que o indivíduo começou a enterrar o rosto no substrato, e o último quadro (ou o instante final, I_f) como o momento em que seu corpo e cauda encontravam-se totalmente cobertos pelo substrato. O tempo de enterramento em segundos foi estimado como o número total de quadros (equivalente à diferença entre o número do quadro no instante final e número do quadro no instante inicial, $I_f - I_i$) dividido pela velocidade de filmagem de cada equipamento (dada em quadros por segundo). Em função do tempo de enterramento inferido, a velocidade de enterramento do animal no substrato foi calculada como sendo a distância total percorrida (equivalente ao comprimento total do corpo do animal, dado pela soma do comprimento rostro-cloacal e do comprimento da cauda, ambos medidos com paquímetro digital Mitutoyo, com precisão de 0,01 mm) dividida pelo tempo total de enterramento.

As numerosas repetições do teste de enterramento realizadas com cada indivíduo buscaram minimizar os efeitos da motivação sobre o desempenho locomotor (para uma discussão mais ampla, ver Garland e Losos, 1994), de modo que, dentre os testes realizados, foram selecionados aqueles em que a resposta individual ao estímulo foi máxima, resultando em valores mínimos de tempo de enterramento e máximos de velocidade de enterramento. Ainda assim, deve-se considerar que parte da variação intraespecífica no desempenho locomotor pode resultar de diferenças individuais em parâmetros comportamentais, fisiológicos e bioquímicos (Garland e Losos, 1994), as quais espera-

se que sejam menores do que a variação interespecífica. Valores médios de cada espécie foram calculados para os parâmetros morfológicos (comprimento rostro-cloacal, comprimento da cauda, distância total percorrida) e de desempenho locomotor (tempo mínimo e velocidade máxima de enterramento) a partir dos valores individuais obtidos. As espécies foram comparadas por meio de uma análise de variância (ANOVA) implementada no programa SPSS (versão 11.0) para PC, usando as espécies como fatores e realizando uma correção de comparações múltiplas *post-hoc* de Bonferroni.

2.4 – RESULTADOS

Os dados de parâmetros morfológicos e de desempenho locomotor obtidos para espécies de Gymnophthalmini, bem como os resultados da análise de variância, são apresentados na **Tabela 1**. As diferenças particulares entre grupos de espécies que serão descritas a seguir foram detectadas a partir da correção de Bonferroni. A espécie lagartiforme, *Vanzosaura rubricauda*, possui comprimento rostro-cloacal menor em relação às demais espécies serpentiformes, que apresentam tronco alongado (**Tabela 1**). O comprimento da cauda também difere significativamente entre grupos de espécies, sendo que *V. rubricauda* e *Nothobachia ablephara* possuem caudas mais longas e *Callyptomatus leiolepis* e *C. sinebrachiatus* possuem caudas mais curtas (**Tabela 1**). No entanto, a distância total percorrida pelos animais (dada pela somatória dos comprimentos rostro-cloacal e da cauda, uma vez que a distância percorrida corresponde exatamente ao comprimento corporal total que será enterrado no substrato) não difere significativamente entre as espécies (**Tabela 1**). Uma vez que parte dessas espécies possui tronco curto e cauda longa (*V. rubricauda*) e parte possui tronco alongado e caudas curtas (*Callyptomatus sp.*), diferenças significativas entre a soma desses parâmetros não foram detectadas; sendo assim, a distância total não interfere no cálculo da velocidade de enterramento, cujas diferenças refletem majoritariamente o tempo mínimo de enterramento. Considerando os parâmetros de desempenho locomotor, a espécie lagartiforme, *V. rubricauda*, apresentou tempo mínimo de enterramento maior em relação às demais espécies serpentiformes (**Tabela 1, Figura 4**), sugerindo que as formas alongadas enterram-se mais rapidamente. De fato, a velocidade máxima de enterramento é maior nas duas espécies de *Callyptomatus* (**Tabela 1, Figura 5**) em relação a espécies que possuem morfologia lagartiforme (*V. rubricauda*) ou que possuem morfologias intermediárias (*N. ablephara*).

2.5 – DISCUSSÃO

Os resultados obtidos no presente estudo sugerem que espécies de lagartos microteiídeos que possuem morfologia serpentiforme enterram-se com mais eficiência do que espécies lagartiformes. Esse resultado corrobora a hipótese amplamente aceita de que a evolução da morfologia serpentiforme seria adaptativa à locomoção fossorial por rastejamento subterrâneo (Gans, 1975; Hildebrand, 1995). O comportamento de fuga observado entre as espécies de microteiídeos estudadas no presente capítulo é similar ao padrão observado em um estudo com três espécies de lagartos da família Scincidae que habitam dunas do deserto de Sinai, no Egito (Attum *et al.*, 2006). No referido estudo, três espécies morfologicamente distintas diferem quanto ao comportamento de fuga de predadores: entre indivíduos de *Chalcides ocellatus*, que possuem morfologia lagartiforme, o comportamento mais frequente de fuga é correr e abrigar-se na vegetação, enquanto indivíduos de *Scincus scincus*, espécie lagartiforme com lamelas nos dedos (especializações anatômicas à corrida em areia), e *Sphenops sepsoides*, que possui morfologia serpentiforme, frequentemente enterram-se na areia quando fugindo de um predador (Attum *et al.*, 2006). Da mesma forma, *Vanzosaura* ocupa uma grande variedade de habitats (conforme apresentado na Tabela 5 do Capítulo 1 da presente dissertação) em oposição a *Nothobachia* e *Calyptommatus*, espécies endêmicas da região de dunas do curso médio do rio São Francisco (Rodrigues, 1995; Höfling e Renous, 2004), e seu comportamento inicial diante de um predador consiste em correr na direção oposta antes de iniciar o processo de enterramento (Grizante, observação pessoal). Nesse sentido, a inclusão de outras espécies, como a lagartiforme *Procellosaurinus sp.*, também pertencente à tribo Gimnophthalmi (Fig. 1) e endêmico dessa mesma região, permitiria uma dissociação mais clara entre efeitos comportamentais e a biomecânica do enterramento, dado que o comportamento pode ser considerado um filtro entre seleção natural e a mecânica do desempenho propriamente dita (Garland *et al.*, 1990 *apud* Garland e Losos, 1994).

O presente estudo é o primeiro comparar o desempenho locomotor de espécies filogeneticamente próximas que possuem morfologia lagartiforme e serpentiforme, contribuindo com informações importantes sobre as pressões seletivas biomecânicas relacionadas às repetidas origens de formas alongadas em Squamata (Wiens e Slingluff., 2001). Futuros testes de desempenho locomotor com outras espécies serpentiformes de microteiídeos contribuirão para preencher essa lacuna, uma vez que a evolução da morfologia serpentiforme na família Gymnophthalmidae ocorreu em dois clados de forma independente, conforme discutido no Capítulo 1 e Apêndice da presente dissertação. Testes com espécies do gênero *Bachia*, por exemplo, contribuirão para esclarecer o papel funcional da cauda durante o enterramento, bem como registrar possíveis exceções à dicotomia das ecoformas descritas, uma vez que espécies desse gênero possuem morfologia associada à ecoforma epígea (tronco e cauda alongados, Wiens *et al.*, 2006), embora apresentem hábito fossorial (Colli *et al.*, 1998, Rodrigues *et al.*, 2008). Além disso, futuros registros da locomoção subsuperficial realizados com espécies de Gymnophthalmidae poderão esclarecer aspectos do comportamento e da cinemática da locomoção em espécies de lagartos microteiídeos que realizam rastejamento subterrâneo.

2.6 – BIBLIOGRAFIA

ARNOLD, S.J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23: 347-361.

ATTUM, O.; EASON, P.; COBBS, G. 2007. Morphology, niche segregation, and escape tactics in a sand dune lizard community. *Journal of Arid Environments*, 68: 564-573.

BERGMANN, P.; MEYERS, J.; IRSCHICK, D. 2009. Directional evolution of stockiness coevolves with ecology and locomotion in lizards. *Evolution*, 63(1): 215-227.

CALDWELL, M.W. 2003. 'Without a leg to stand on': on the evolution and development of axial elongation and limblessness in tetrapods. *Can. J. Earth Sci.* 40: 573-588.

COLLI, G.R.; ZATZ, M.G.; CUNHA, H.J.D. 1998. Notes on the ecology and geographical distribution of the rare Gymnophthalmid lizard *Bachia bresslaui*. *Herpetologica*, 54(2): 169-174.

GANS, C. 1975. Tetrapod limblessness: Evolution and functional corollaries. *American Zoologist* 15: 455-467.

GARLAND, T. Jr; LOSOS, JB. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In: Wainwright PC, Relly SM. *Ecological Morphology: Integrative organismal biology*. Chicago: University of Chicago Press. 367p.

GOODMAN, B.A.; MILES, D.B.; SCHWARZKOPF, L. 2008. Life on the rocks: habitat use drives morphological and performance evolution in lizards. *Ecology*, 89(12): 3462-3471.

GRIZANTE, M. B.; NAVAS, C.A; GARLAND JR, T.; T. KOHLSDORF. Morphological evolution in Tropicurinae squamates: an integrated view along a continuum of ecological settings. *Journal of Evolutionary Biology*. No prelo.

HILDEBRAND, M. 1995. Escavação e rastejamento sem apêndices. In: *Análise da estrutura dos vertebrados*. São Paulo, Ed. Atheneu. 700 p.

HÖFLING, E. e RENOUS, S. 2004. High frequency of pauses during intermittent locomotion of small South American gymnophthalmid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae). *Phyllomedusa*, 3(2): 83-94.

KOHLSDORF, T.; GARLAND Jr, T. e NAVAS, C.A. 2001. Limb and tail lengths in relation to substrate usage in *Tropidurus* lizards. *Journal of Morphology*, 248(2): 151-164.

KOHLSDORF, T.; JAMES, R.S.; CARVALHO, J.E.; WILSON, R.S.; PAI-SILVA, M.D.; NAVAS, C.A. 2004. Locomotor performance of closely related *Tropidurus* species: relationships with physiological parameters and ecological divergence. *Journal of Experimental Biology*, 207(7): 1183-1192.

KOHLSDORF, T.; GRIZANTE, M. B.; NAVAS; C. A.; HERREL, A. 2008. Head shape evolution in Tropicurinae lizards: does locomotion constrain diet? *Journal of Evolutionary Biology*, 21(3): 781-790.

LANDE, R. 1978. Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods. *Evolution* 32: 73-92.

LOSOS, J.B. 1990. The Evolution of Form and Function: Morphology and Locomotor Performance in West Indian Anolis Lizards. *Evolution*, 44(5): 1189-1203.

LOSOS, J.B.; MILES, D.B. 1994. Adaptation, constraint and the comparative method: phylogenetic issues and methods. In: Wainwright, P.C. e Rely, S.M. *Ecological Morphology: Integrative organismal biology*. Chicago: University of Chicago Press. 367p.

MALADEN, R.D.; DING, Y; LI, C.; GOLDMAN, D.I. 2009. Undulatory swimming in sand: subsurface locomotion of the sandfish lizard. *Science*, 325(5938): 314-318.

PELLEGRINO, K.M.C; RODRIGUES, M.T.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; SITES JR., J.W. 2001. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(3): 315-338.

POUGH, F.H.; ANDREWS, R.M.; CADLE, J.E.; CRUMP, M.L.; SAVITSKY, A.H.; WELLS, K.D. 1998. *Herpetology*. New Jersey: Prentice Hall. 577pp.

RENOUS, S.; HÖFLING, E.; GASC, J.P. 1995. Analysis of the locomotion pattern of two microteiid lizards with reduced limbs, *Calypotommatus leiolepis* and *Nothobachia ablephara* (Gymnophthalmidae). *Zoology*, 99: 21-38.

- RENOUS, S.; HÖFLING, E.; GASC, J.P. 1999. On the rhythmical coupling of the axial and appendicular systems in small terrestrial lizards (Sauria: Gymnophthalmidae). *Zoology*, 102: 31-49.
- ROCHA, P. L. B. 1998. Uso e Partição de Recursos pelas Espécies de Lagartos das Dunas do Rio São Francisco, Bahia (Squamata). Tese de doutorado. Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- RODRIGUES, M.T. 1984. *Nothobachia ablephara*: novo gênero e espécie do Nordeste do Brasil (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 35(28): 361-366.
- RODRIGUES, M.T. 1991a. Herpetofauna das dunas interiores do rio São Francisco, Bahia, Brasil. I. Introdução à área e descrição de um novo gênero de microteiídeos (*Calyptommatus*) com notas sobre sua ecologia, distribuição e especiação (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37(19): 285-320.
- RODRIGUES, M.T. 1991b. Herpetofauna das dunas interiores do Rio São Francisco, Bahia, Brazil. III. *Procellosaurinus*: um novo gênero de microteiídeos sem pálpebra, com a redefinição do gênero *Gymnophthalmus* (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37(21): 329-342.
- RODRIGUES, M.T. 1995. Filogenia e história geográfica de uma radiação de lagartos microteiídeos (Sauria, Teioidea, Gymnophthalmidae). Tese de livre-docência. Universidade de São Paulo.
- 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.

WALTON, M.; JAYNE, B.C.; BENNET, A.F. 1990. The energetic cost of limbless locomotion.

Science, 287: 524-528.

WIENS, J.J. e SLINGLUFF, J.L. 2001. How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguid lizards. *Evolution*, 55(11): 2303-2318.

Figura 1: Relações filogenéticas e diferenças morfológicas entre as espécies de Gymnophthalmini utilizadas nos testes de desempenho. Linhagens indicadas em cinza não foram testadas. Topologia modificada a partir de Pellegrino *et al.* (2001).

Figura 2: Mapa da região das dunas do Rio São Francisco (extraído de Rocha, 1998), destacando os locais onde foram coletados os indivíduos utilizados nos testes de desempenho locomotor.

Figura 3: Equipamentos utilizados nos testes de desempenho locomotor.

	<i>Vanzosaura rubricauda</i>	<i>Nothobachia ablephara</i>	<i>Calyptommatus leiolepis</i>	<i>Calyptommatus sinebrachiatus</i>	F	p
	(N=8)	(N=5)	(N=10)	(N=10)		
Comprimento rostro-cloacal (mm)	(N=7) 28,89 ± 2,02	49,62 ± 4,96	52,39 ± 2,65	48,67 ± 1,71	16,57	0,00
Comprimento da cauda (mm)	(N=5) 46,04 ± 5,20	48,57 ± 7,16	27,41 ± 2,00	31,33 ± 1,89	9,49	0,00
Distância total percorrida (mm)	(N=5) 75,46 ± 6,60	98,19 ± 10,93	79,81 ± 3,97	80,00 ± 3,39	2,67	0,07
Tempo mínimo de enterramento (s)	(N=7) 6,89 ± 0,75	1,50 ± 0,31	0,54 ± 0,07	0,97 ± 0,10	69,86	0,00
Velocidade máxima de enterramento (mm/s)	(N=5) 10,81 ± 2,79	72,16 ± 12,81	161,20 ± 16,42	89,60 ± 9,08	20,64	0,00

Tabela 1: Médias ($\pm$ erro padrão) dos parâmetros morfológicos medidos e do tempo mínimo e velocidade máxima obtidos nos testes de enterramento com espécies da família Gymnophthalmidae. Valores de F e P referentes às Análises de Variância (ANOVAs) comparando cada um dos parâmetros entre as espécies. Diferenças significantes destacadas em negrito.

Figura 4: Tempo mínimo de enterramento, em segundos, inferido em espécies de Gymnophthalmini.

Valores significativamente diferentes detectados a partir da correção de Bonferroni e indicados por (*).

Figura 5: Velocidade máxima de enterramento, em milímetros/segundo, inferida em espécies de Gymnophthalmini. Valores significativamente diferentes detectados a partir da correção de Bonferroni.

CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados apresentados na presente dissertação sugerem que a evolução de alterações morfológicas características da morfologia serpentiforme em espécies de lagartos da família *Gymnophthalmidae* ocorre associada ao hábito fossorial, padrão comum a outros grupos de *Squamata* que apresentam morfologias convergentes. Os testes de desempenho locomotor, pioneiros em utilizarem espécies filogeneticamente próximas com morfologia diferentes, sugerem que morfologia serpentiforme é adaptativa à locomoção fossorial por rastejamento subterrâneo, possivelmente sob influência de fatores biomecânicos. Por outro lado, os resultados sugerem que a evolução de parâmetros relacionados à espessura do corpo, os quais não foram identificados em estudos prévios com outros grupos de *Squamata*, ocorre associada ao uso de habitats abertos ou fechados, possivelmente sob influência de fatores ecológicos como temperatura e dieta, que podem apresentar-se diferentes em cada tipo de ambiente. Futuros estudos acerca da fisiologia térmica, dieta e morfologia do crânio de espécies de lagartos microteídeos poderão contribuir para testar essa hipótese. Além disso, espécies de *Gymnophthalmidae* constituem modelos interessantes para futuros estudos acerca das bases de desenvolvimento subjacentes ao alongamento dissociado de diferentes regiões do corpo (tronco e cauda), e à redução dos membros locomotores, podendo contribuir para esclarecer outros aspectos das repetidas origens da morfologia serpentiforme ao longo da história evolutiva de *Squamata*.