

Agustín Camacho Guerrero

Evolução da fossorialidade nos lagartos da

tribo GYMNOPHTHALMINI

(GYMNOPHTHALMIDAE, SQUAMATA)

Evolution of fossoriality in lizards of the tribe GYMNOPHTHALMINI

(GYMNOPHTHALMIDAE, SQUAMATA)

Tese apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade de São  
Paulo, para a obtenção de Título de  
Doutor em Ciências, na Área de  
Zoologia.

Orientador(a): Miguel Trefaut  
Rodrigues.

São Paulo

2012

**Versão corrigida**

O original encontra-se disponível no Instituto de Biociências da USP

**Ficha Catalográfica**

---

Camacho, Agustín

EVOLUÇÃO DA  
FOSSORIALIDADE NOS LAGARTOS  
DA TRIBO GYMNOPHTHALMINI  
(GYMNOPHTHALMIDAE, SQUAMATA)

200 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de  
Biociências da Universidade de São Paulo.  
Departamento de Zoologia.

1. Evolução 2. Ecofisiologia 3.  
Lagartos I. Universidade de São Paulo.  
Instituto de Biociências. Departamento de  
Zoologia.

# Índice

---

<b>Introdução Geral</b>	11
<b>Capítulo 1.</b>	
Does fossoriality co-evolve with low thermal requirements?	25
<b>Capítulo 2.</b>	
Functional consequences of a snake-like body plan	59
<b>Conclusões</b>	93
<b>Resumo</b>	98
<i>Abstract</i>	101
<b>Referências Bibliográficas</b>	103
<b>Apêndices</b>	111
I) <b>A new species of the lizard genus <i>Bachia</i> (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Cerrados of Central Brazil.</b> Zootaxa.	
II) <b>A new species of <i>Bachia</i> Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Eastern Brazilian</b>	

**Cerrado, and data on its ecology, physiology and behavior.** Aceito na Zootaxa.

- III) **Respostas dos animais ectotermos terrestres à variação microclimática.** Revista da Biologia.
- IV) **Two parameters for understanding thermal challenges: maximal temperatures and the range of spatial thermal gradients.** Não submetido.
- V) **Considerations for assessing maximum critical temperatures in small ectothermic animals: insights from leaf-cutting ants.** PLoS One.
- VI) **Limb reduction and range-size evolution in a lizard radiation (*Lerista*: Scincidae).** Aceito no Journal of Biogeography.

## Introdução Geral

---

Para efeitos de análise de sua evolução, a fossorialidade tem sido definida como a habilidade de locomover-se e realizar a maioria das atividades diárias no subsolo (Wiens *et al.* 2006). Este hábito tem evoluído ao menos 19 vezes em lagartos de todos os continentes, exceto na Antártica, e em todas as famílias com exceção das que compõem o clado Iguania (Greer, 1991; Pough, 1997; Wiens *et al.* 2006). Evidências moleculares, morfológicas e paleontológicas sugerem que a origem das anfisbenas (Kearney & Stuart 2004, Muller *et al.* 2011, Wiens 2012) e as serpentes (Walls, 1944; Bellairs e Underwood, 1951; Skinner e Lee, 2009; Zaher *et al.* 2009; Wiens, 2012), os grupos mais diferenciados dentro do plano morfológico geral dos Squamata, (Gans, 1980, Vitt & Caldwell, 1998, Sites *et al.* 2011), esteve relacionada à aquisição de hábitos fossoriais. Por estes motivos, conhecer as causas e consequências da transição entre o morfótipo lacertiforme e o serpentiforme é fundamental para explicar a evolução da diversidade morfológica dentro dos Squamata.

A evolução da fossorialidade está associada à evolução de um dos três grandes tipos de répteis com morfótipo serpentiforme (isto é, corpo alongado e com diferentes níveis de redução de membros). Estes três grandes tipos podem ser considerados ecomorfos que representam conjuntos de espécies com marcadas diferenças de uso do ambiente e

morfologia. Espécies com o ecomorfo superficial têm evoluído caudas mais alongadas e tendem a explorar a superfície do solo fazendo uso frequente da vegetação herbácea, tais como espécies dos gêneros: *Ophiodes*, *Anguis*, *Chamaesaura*, *Lialis* (Wiens *et al.* 2006). Espécies com o ecomorfo fossorial caracterizam-se por ter corpo alongado, cauda geralmente mais curta, e por explorar o subsolo, a camada de humus e o folhiço. Exemplos seriam as espécies dos gêneros: *Calyptommatus*, *Anniella*, *Typhlosaurus*, e *Dibamus* (Wiens *et al.* 2006). O ecomorfo aquático representa um grupo extinto de répteis, os mossasauros, caracterizados por apresentar cabeças relativamente grandes, durante sua colonização dos mares no Cretáceo (Bellairs & Underwood, 1951; Lindgren *et al.* 2010, e estudos revisados nesse trabalho).

A evolução do ecomorfo fossorial foi inicialmente concebida como um processo ordenado, no qual o alongamento do corpo seria seguido de uma posterior redução dos membros e da cabeça (Gans, 1974; revisado em Greer, 1991). Porém, um trabalho recente em lagartos das famílias Anguidae (Wiens e Slingluff, 2001) refuta esta ideia, e estudos com as famílias Scincidae (Skinner e Lee, 2009) e Gymnophthalmidae (Grizante *et al.* 2012) mostram que as características mais típicas do morfótipo serpentiforme (redução de membros, dedos, e alongamento do corpo) podem evoluir tanto de forma correlacionada quanto em módulos de caracteres relativamente independentes.

Explicações gerais para a evolução dos morfótipos de vertebrados assumem um valor adaptativo para cada forma intermediária na evolução dos caracteres morfológicos (e.g. Kardong, 2006; Pough, 2008). No caso do

ecomorfo fossorial, diferentes autores têm hipotetizado diversas vantagens proporcionadas pelos novos morfótipos. Estas incluem: melhora na eficiência da locomoção ou também em solos soltos (Gans, 1975; Gans, 1980; Pianka e Vitt, 2003), uma melhor capacidade de alimentação sob o solo (Pianka e Vitt, 2003), e, por último, permitir evitar ambientes com temperaturas extremas (Pianka e Vitt, 2003, Rodrigues *et al.* 2009).

Em resposta, alguns estudos funcionais têm analisado estas explicações. No caso da locomoção, Walton *et al.* (1990) não encontraram uma maior eficiência energética da locomoção serpentiforme quando comparados animais exercitados. Bergmann e Irschick (2010), encontraram uma associação negativa entre a redução do comprimento relativo dos membros e a velocidade máxima de corrida. Porém, sem influências do tipo de substrato. Benesch e Whithers (2002) encontraram que espécies com morfótipo fossorial possuem uma maior disposição para escavar e maior velocidade na escavação na areia. Contudo, espécies de lagartos com morfótipo lacertiforme podem escavar bem em substrato solto (areia) dobrando os braços contra o corpo (Maladen *et al.* 2009). Por último, Renous *et al.* (1998) não avaliaram nenhuma vantagem adaptativa dos morfótipos serpentiformes, mas mostraram como o uso da musculatura axial ganha importância na locomoção durante a transição entre morfótipos lacertiformes e ecomorfos fossoriais.

Quanto à alimentação, Shine (1986) mostra que alguns pigopodídeos serpentiformes estão especializados em alimentar-se de aranhas que vivem em buracos. Já Andrews *et al.* (1987) e Pough *et al.* (1997) mostraram que lagartos com morfótipos serpentiformes levam um maior tempo de manejo de

presas. Apesar disso, Barros et al. (2011), mostraram que a dieta permanece conservada apesar da alta especialização do crânio desenvolvida durante a evolução de lagartos serpentiformes na família Gymnophthalmidae.

Em relação à fisiologia térmica, alguns estudos com scincídeos, anguídeos e anfisbenídeos têm sugerido que ecomorfos fossoriais sofrem restrições do ambiente subterrâneo na termoregulação e que apresentam baixos requerimentos térmicos (ex. Greer, 1980; Avery, 1982; Withers, 1981; Huey e Bennet, 1987).

Testar as teorias propostas sobre a evolução dos ecomorfos serpentiformes fossoriais através de comparações entre espécies com diferentes morfótipos envolve toda uma gama de dificuldades que abarcam problemas conceituais, experimentais e analíticos. O primeiro dos problemas conceituais deriva de que as teorias apresentadas acima relacionaram a evolução da morfologia com um melhor desempenho em casos de tarefas concretas (ex. evitar exposição a temperaturas ambientais extremas) e em outros casos, de funções gerais (ex. locomoção). Porém, o desempenho de organismos (*sensu* Irschick *et al.* 2008) pode ser medido apenas com relação à execução de tarefas concretas (ex. velocidade de fuga, velocidade em comer presas enterradas), não de uma função geral (ex. termoregulação, alimentação, etc.). Isto se deve a dois motivos, o primeiro é que uma função geral pode envolver inúmeras tarefas e cada uma dessas tarefas pode apresentar requerimentos morfológicos diferentes para um melhor desempenho, resultando em compromissos com implicações funcionais. Por exemplo, lagartos fossoriais potencialmente podem acessar mais presas no subsolo. Contudo, estes lagartos requerem de um maior tempo de manejo



das mesmas (Andrews *et al.* 1987; Pough *et al.* 1997). Como dizer então se a fossorialidade leva a um maior sucesso na alimentação? O segundo motivo é que o melhor desempenho em uma ou várias tarefas relacionadas a uma função, só conferirá um maior sucesso na realização dessa função se o ambiente favorecer os organismos com melhor desempenho (ex. de nada serve um melhor desempenho na captura de presas enterradas se não houver disponibilidade delas no ambiente, ou uma pressão por alcançá-las).

Por estes motivos, averiguar se determinadas funções são melhor executadas por um determinado morfótipo faz necessários, ao menos, dois procedimentos. O primeiro é comparar o desempenho de organismos com morfótipos plesiomórficos e derivados em tarefas relacionadas a uma função concreta, se possível em diferentes contextos ambientais potencialmente importantes no ambiente de origem (Baum e Larson, 1991). O segundo, avaliar se o ambiente seleciona (Arnold, 1983), ou concede oportunidades, a organismos em função do seu desempenho nas tarefas avaliadas. Até o momento, estudos comparativos que visaram entender a evolução do morfótipo serpentiforme apenas compararam medidas fisiológicas e comportamentais (Withers, 1981; Shine, 1986), ou o desempenho de tarefas (Walton *et al.* 1990; Benesch e Withers, 2002), sem contrastar com medidas das potenciais pressões ou oportunidades existentes no ambiente de origem.

Um segundo problema conceitual é que, tal como enunciadas pelos seus autores, teorias sobre a evolução de morfótipos não explicam se as vantagens dos novos morfótipos se aplicaram durante a fixação das características na população inicial ou durante o estabelecimento e persistência do novo morfótipo em diferentes espécies e ambientes. Ambas

partes da história são importantes e complementares. Para gerar teorias mais completas e que expliquem quais funções foram beneficiadas pela evolução do morfótipo serpentiforme, é necessário relacionar avaliações de sucesso durante processos que acontecem em dois níveis (ex. intraespecífico e interespecífico). No nível intraespecífico, estudos do fitness individual (*sensu* Darwin, 1859) permitem avaliar o sucesso relativo de um morfótipo em deixar descendência (ex. Le Galliard *et al.* 2004). Associadas a esses estudos, avaliações do sucesso na execução de uma função permitem determinar se este está relacionado à eventual fixação do morfótipo na população. Por outro lado, estudos no nível interespecífico permitem observar como os fenótipos co-evoluem entre as espécies (ex. Huey & Bennet, 1987; Garland *et al.* 1991, capítulo 1). Deste modo, podemos saber se morfótipos promovem sucesso na execução de determinadas funções em determinados contextos ambientais (ex. Sites *et al.* 2011, capítulo 2). Além disso, estudos comparativos interespecíficos como o presente, também servem para subsidiar análises posteriores sobre o impacto da aquisição dos morfótipos no sucesso ecológico das espécies (seu potencial de persistência ao longo do tempo; Wilson, 1987), o qual está fortemente associado ao número total de indivíduos e tamanho da área de distribuição das espécies (Johnson, 1999; Kiessling e Aberhan, 2007; Williams *et al.* 2009), e potencialmente, com o sucesso na execução de funções importantes. No caso do ecomorfo fossorial que nos ocupa, estudos comparativos prévios, assim como esta tese, apenas realizaram comparações interespecíficas. Portanto, esses estudos, e o presente, não permitem explicar a fixação inicial do ecomorfo fossorial, a não ser sob a premissa de que as condições

ambientais relevantes para a evolução do ecomorfo\*1 em questão sejam hoje similares às do período onde ele se fixou (ex. Shine, 1986).

O segundo grupo de problemas é experimental, e o primeiro problema dentro deste grupo segue a continuação. Outros fenótipos (ex. comportamento) e o ambiente, além do desempenho e a morfologia, também podem ser determinantes do grau de sucesso que indivíduos de uma espécie têm durante a execução de uma função (Losos e Garland, 1994). Isto significa que, avaliar se espécies com diferentes morfótipos tem diferente sucesso na execução de uma função (ex. escapar de predadores) requer integrar medidas de desempenho, comportamento e morfologia das espécies durante a execução de tarefas relacionadas a uma função (ex. tamanho dos membros, velocidade e estratégia durante a fuga de predadores) e contrasta-as com avaliações das pressões seletivas e oportunidades do ambiente onde as espécies avaliadas ocorrem. No nosso exemplo, isto significaria avaliar a probabilidade de ter êxito na fuga de predadores (capítulo 2).

Em alguns casos, pode ser relativamente fácil avaliar o sucesso na execução de uma função. Por exemplo, é possível determinar experimentalmente se espécies com um determinado morfótipo conseguem se alimentar melhor ou pior de determinados tipos de presas (ex. Andrews *et al.* 1987; Pough *et al.* 1997) e estimar abundância destas presas na natureza. Em outros casos, as observações podem ser extremamente difíceis de realizar. Como exemplo, podemos imaginar as dificuldades de observar

---

<sup>1</sup> Ao longo do texto, as categorias morfótipo e ecomorfo estão sendo usadas para denominar morfótipo serpentiforme de um modo geral, e ao ecomorfo fossorial como um caso deste. O uso destas categorias segue apenas fins didáticos. O argumento explicado no parágrafo pode ser aplicado a qualquer descritor contínuo da morfologia.

pequenos lagartos de diferentes espécies, escapando de predadores ou termoregulando, sob o folhiço de arbustos da Caatinga. No entanto, nestes casos, existem alternativas à observação direta. Uma é comparar a distribuição das temperaturas ambientais com dados experimentais da capacidade dos animais de usar o ambiente e seus requerimentos térmicos. Outra alternativa provém do método do “paradigma”, (Baum e Larson 1991). Este método consiste em modelar estatisticamente a relação entre as características biológicas sob estudo (ex. comprimento dos membros) e o sucesso na execução de uma função, com base em um conjunto de premissas. Depois, pode-se prever o sucesso relativo de espécies com base nas características avaliadas. Esta alternativa pode ser explorada através de videogames (van Damme e van Dooren, 1999 e Beatty *et al.* 2004), uma vez que estes podem ser adaptados para avaliar o efeito que características dos indivíduos tem durante situações que imitem até certo ponto, as pressões seletivas e oportunidades oferecidas no ambiente. Deste modo é possível gerar um conjunto de observações suficientemente controladas e numerosas, que resultem em modelos empíricos da relação entre desempenho, morfologia, comportamento dos indivíduos e o sucesso durante a tarefa executada no videogame (ex. fugir de predadores). Uma vez gerados, estes modelos empíricos podem ser alimentados com dados das espécies sob estudo, permitindo prever o efeito relativo da morfologia, desempenho e comportamento na tarefa (ex. capacidade de fuga dos lagartos de ataques visualmente orientados no capítulo 2). Contudo, estes modelos ainda precisam ser validados com dados reais (Hutchison, 2012).

Um terceiro grupo de problemas deriva da análise de dados provenientes de diferentes espécies ou populações (aqui chamados dados comparativos). Os métodos estatísticos usados para analisar dados comparativos experimentaram uma revolução desde a invenção dos contrastes independentes (Felsenstein, 1985; Martins e Garland, 1991; Martins e Hansen, 1997; Garland *et al.* 2005; Revell, 2010). Métodos estatísticos convencionais assumem que dados interespecíficos são independentes, e isto faz com que os valores de  $p$  apareçam inflados. Isto se deve a que dados interespecíficos não são independentes, devido às interações filogenéticas existentes entre estes dados (Felsenstein, 1985). Por este motivo, recomenda-se o uso de contrastes independentes (Felsenstein, 1985) ou a estimativa paralela do efeito da filogenia e dos fatores (Blomberg *et al.* 2003; Revell, 2010). Para isto, são usados modelos de mínimos quadrados generalizados, os quais permitem levar em conta estruturas de correlação complexas entre os dados analisados (ex. Revell, 2010). Este sistema ainda não é ideal, pois para uma boa estimativa do efeito da filogenia são necessárias muitas espécies (mais de 20, segundo Blomberg *et al.* 2003; Freckleton *et al.* 2002). Porém, um estudo com poucas espécies (nove) têm demonstrado que regressões multivariadas significativas entre caracteres ainda podem ser encontradas usando filogenias com poucos caracteres (Heng *et al.* 2009).

A presente tese foi realizada sobre um conjunto de 10 espécies de lagartos da família Gymnophthalmidae, uma família praticamente desconhecida em termos ecofisiológicos (Avery, 1982). As espécies estudadas representam a quase totalidade das espécies do clado

Gymnophthalmini (Pellegrino *et al.* 2001) que ocupam a Caatinga. Este grupo de espécies apresenta importantes vantagens operacionais para estudos envolvendo os detalhes acima descritos. Para começar, espécies deste grupo podem ser claramente classificadas em dois grupos: Um deles é composto pelas espécies lacertiformes, pertencentes aos gêneros: *Psilophthalmus*, *Micrablepharus*, *Vanzosaura* e *Procellosaurinus*. O outro grupo é composto por espécies serpentiformes fossoriais, caracterizadas por corpos com um maior número de vértebras, membros muito reduzidos ou ausentes, crânio com forma de pá e hábitos fossoriais. Estas espécies pertencem aos gêneros *Calyptommatus*, *Nothobachia* e *Scriptosaura* (Sites *et al.* 2011; Roscito e Rodrigues, 2012; Figura 1 Capítulo 1). Exceto por *Vanzosaura rubricauda*, *Micrablepharus maximiliani* e *Procellosaurinus erythrocerus*, as espécies estudadas são endêmicas dos campos de areia que marginam o curso médio do rio São Francisco e que salpicam áreas de altitude na Caatinga (Rodrigues, 1996; Rodrigues e Santos, 2008). A pequena área de distribuição, especialmente das espécies com morfotipo fossorial, faz mais fácil de captar a variação geográfica nos parâmetros fenotípicos destas espécies e que potenciais diferenças fenotípicas (ex. na fisiologia termal) encontradas entre os morfótipos dificilmente possam ser explicadas por ter histórias biogeográficas diferentes, ou enfrentar diferentes climas (ex. como em Withers, 1981). Em cada uma das cinco localidades de estudo ocorre de um a dois pares de espécies sintópicas de representantes lacertiformes e serpentiformes fossoriais, o que implica que ambos enfrentam pressões derivadas do mesmo ambiente. Além disto, estas espécies podem ser abundantes localmente (Ex. Rodrigues, 1996) e se mostraram fáceis de

coletar, manipular e manter em cativeiro durante um projeto piloto e ao longo do projeto. Apenas dois gêneros de Gymnophalmini, *Tretioscincus* e *Gymnophthalmus*, ambos com distribuição amazônica, não foram estudados.

Contudo, a estrutura filogenética deste grupo representa a pior possível do ponto de vista da análise estatística filogenética (Felsenstein, 1988; Garland *et al.* 2005). Isto é porque os Gymnophalmini representam apenas uma das duas únicas aquisições do ecomorfo fossorial conhecidas para a América do Sul (Pellegrino *et al.* 2001, Wiens *et al.* 2006). Deste modo, todas as espécies com ecomorfo fossorial são mais aparentadas entre si do que com as lacertiformes. Do mesmo modo, dez é um número considerado baixo de espécies para as análises estatísticas filogenéticas. Um baixo número de espécies torna as estimativas do efeito da filogenia potencialmente imprecisas (muito baixas, Blomberg *et al.* 2003). Ao mesmo tempo, o padrão filogenético destes dois grupos faz com que as diferenças encontradas entre morfótipos não possam ser estatisticamente atribuídas à morfologia nem a adaptação (Garland e Adolph, 1994), uma vez que espécies do mesmo morfótipo são mais aparentadas entre si. Estes problemas são aqui tratados do seguinte modo: Por um lado, as comparações entre morfótipos diferentes são feitas usando métodos estatísticos que permitem comparar seus resultados com e sem informações da filogenia. Deste modo, é possível verificar se os resultados são robustos ou derivados de estimativas imprecisas do efeito da filogenia. Além disso, neste estudo, as interpretações sobre a utilidade do morfotipo serpentiforme são baseadas em caracterizações do ambiente, as quais permitiram uma

apreciação das potenciais pressões seletivas atuando sobre as espécies estudadas. Além disso, visto que são amostradas quase todas as espécies e a maioria dos gêneros conhecidos do grupo, os resultados podem ser considerados como representantes da evolução dos fenótipos estudados entre os Gymnophthalmini da Caatinga. Por último, como este clado representa apenas uma das múltiplas vezes que o morfótipo serpentiforme evoluiu (ex. Wiens *et al.* 2006), os resultados deste estudo permitem apenas uma primeira visão da co-evolução entre morfologia, desempenho, comportamento, fisiologia e do potencial sucesso na execução de funções que podem ocorrer durante a evolução dos morfótipos serpentiformes fossoriais, e sem avaliar se estas constituem uma adaptação ou não.

Esta tese é composta por dois capítulos, e cada um avalia diferentes funções. No primeiro capítulo, analisamos a co-evolução do morfótipo com o desempenho escavador, a fisiologia térmica e os custos da função termoregulatória. No segundo capítulo, analisamos diferenças na velocidade de locomoção horizontal, no comportamento de fuga e na capacidade de alimentar-se de diferentes tipos de presas. A utilidade da velocidade, o morfótipo e o comportamento de fuga é avaliada frente à fuga de predadores visualmente orientados. A capacidade de alimentar-se de presas é contrastada com a disponibilidade das mesmas nas localidades de estudo.

Os artigos que compõem o apêndice permitiram atacar metodológica e conceitualmente os tópicos tratados na tese, entender melhor os seus resultados e abrir um caminho a seguir para continuar este estudo. Os apêndices I e II representam um primeiro contato com a biologia de lagartos Gymnophthalmídeos fossoriais, o qual permitiu definir os parâmetros



ambientais que podiam ser importantes para sua evolução e persistência nos habitats que ocupam. Nestes apêndices foram feitas umas primeiras análises exploratórias das temperaturas ambientais e a preparação dos métodos empregados durante a caracterização da ecologia, comportamento e fisiologia, em lagartos Gymnophalmini.

O apêndice III constitui uma revisão da literatura que integra dois corpos de conhecimento: um que trata sobre as respostas dos animais ectotérmicos terrestres ao ambiente térmico e outro que descreve as variações do ambiente térmico na Terra. A partir desta revisão é proposto um primórdio de teoria que explica a interação dos organismos ectotermos terrestres e variações na temperatura ambiental.

O apêndice IV, ainda não submetido para publicação, exemplifica as vantagens de dois parâmetros pouco ou nada usados em estudos de ecofisiologia termal. Concretamente, as temperaturas extremas e a magnitude dos gradientes espaciais de temperatura.

O apêndice V consiste em um estudo do método de medição da resistência a altas temperaturas. Este foi necessário para informar as decisões metodológicas empregadas e a interpretação dos resultados na caracterização da temperatura crítica máxima nos lagartos Gymnophalmini (capítulo 1).

Finalmente, os apêndice VI mostra uma associação entre o tamanho na área de distribuição e a evolução de ecomorfos fossoriais citada no capítulo II desta tese. Este estudo é fruto de uma viagem de curta duração à Austrália e representa o início da exploração das consequências biogeográficas da evolução dos ecomorfos fossoriais.

## Conclusões

---

Este estudo integrou observações funcionais, morfológicas, ecológicas e virtuais com objetivo de explicar a evolução do ecomorfo serpentiforme fossorial no nível interespecífico, em espécies da tribo Gymnophthalmini. Isto quer dizer que suas conclusões podem ajudar a explicar porque as espécies do clado Gymnophthalmini têm persistido até nossos dias nos habitats que ocupam através de sua capacidade de executar funções importantes para sua sobrevivência tais como a termoregulação, escape de predadores e alimentação. Os apêndices desta tese são artigos decorrentes das pesquisas realizadas durante a tese que permitiram atacar conceitual e metodologicamente o problema planteado por ela.

Quanto à termoregulação, a teoria termobiológica dos ectotermos (apêndice III) prediz que a combinação do comportamento, fisiologia e morfologia dos indivíduos tenderão a aumentar a proporção do tempo de vida realizado dentro das temperaturas preferenciais, assim como evitar as temperaturas críticas. Assim, manter o corpo dentro das temperaturas preferenciais por mais tempo e evitar choques de calor por contato com superfícies a temperaturas extremas aparecem como dois problemas fundamentais para a termoregulação em pequenos animais ectotermos terrestres (apêndice IV). Estes problemas podem ser estudados mais eficientemente através da comparação de gradientes espaciais de temperatura e da ocorrência de temperaturas extremas com características

da morfologia, fisiologia térmica e o comportamento de espécies sob estudo (apêndice V).

Quanto à manutenção de temperaturas preferenciais, este estudo demonstra que os ambientes onde os ecomorfos fossoriais são endêmicos apresentam importantes microgradientes térmicos no subsolo (apêndice V). Estes microgradientes permitem aumentar o número de horas diárias despendidas dentro das temperaturas preferenciais a animais com uma melhor capacidade de enterramento, característica apresentada pelos ecomorfos fossoriais estudados (capítulo 1). Deste modo, os dados levantados sugerem que os ambientes arenosos, secos e quentes onde os Gymnophthalmini fossoriais são endêmicos não ofereçam importantes restrições termoregulatórias associadas à evolução de ecomorfos fossoriais.

Quanto à evitação de temperaturas extremas, este estudo demonstrou que temperaturas letais para lagartos Gymnophthalmini (ex. acima de 45 °C) são freqüentes perto da superfície do solo em regiões habitadas por ecomorfos fossoriais dentro da família Gymnophthalmidae no Brasil (apêndices, I, II, V, capítulo 1). Além disso, a maioria dos artrópodes amostrados neste estudo se concentram na superfície (capítulo 2). Isto pode estar relacionado ao fato de que todas as espécies de Gymnophthalmini que forrageiam durante o dia nas regiões de estudo, incluindo as fossoriais (ex. *Nothobachia ablephara* e *Scriptosaura catimbau*) possuam altas temperaturas críticas máximas (capítulo 1). Deste modo, a evolução do morfotipo fossorial e a capacidade de enterramento não parece suficiente para evitar temperaturas extremas em Gymnophthalmini, como sugerido por Rodrigues et al. (2009). Porém, o subsolo destas regiões, no clima quente e

seco da Caatinga, mantém temperaturas dentro dos espectros preferenciais das espécies de Gymnophthalmini durante a noite. Este fato pode ter favorecido a evolução da noturnidade em lagartos com maior capacidade de enterramento, como é o caso de *Calyptommatus* (Rocha & Rodrigues, 2005) e outros lagartos fossoriais, tais como no gênero *Bachia* (apêndice II) no Brasil e em lagartos australianos (Greer, 1980). Ao passar as horas mais quentes do dia enterrados em locais mais frios e forragear durante a noite, encontros com superfícies em temperaturas extremas provavelmente se reduzem. Isso pode explicar as temperaturas críticas máximas mais baixas em *Calyptommatus* e *Bachia* (capítulo 1 e apêndice II, respectivamente) e outros lagartos fossoriais (Greer, 1980; Clusella-trullas et al. 2011).

Quanto ao escape de predadores, espécies com ecomorfo fossorial nos Gymnophthalmini possuíram menor velocidade de locomoção e maior capacidade e tendência a enterrar-se (apêndice II, capítulo 2). Além disso, a presença de uma capa de folhiço no ambiente onde estes animais têm evoluído faz com que lagartos dos dois ecomorfos comparados usem mais o comportamento de esconder-se ou enterrar-se para fugir de predadores (apêndice II, capítulo 2). Por último, as observações feitas com o jogo sugerem que enterrar-se é mais efetivo para animais mais lentos e de corpo alongado frente a predadores visualmente orientados (capítulo 2). Porém, o efeito de enterrar-se foi baixo comparado com a velocidade de fuga (capítulo 2). Por este motivo, espécies com o ecomorfo fossorial apresentaram sistematicamente um menor sucesso de fuga frente a predadores visualmente orientados (capítulo 2). Estes resultados sugerem que a evolução do comportamento de enterrar-se pode ter sido favorecida por

habitar ambientes que já apresentam ao mesmo tempo obstáculos para o escape em alta velocidade e opções de esconder-se. Ao mesmo tempo, a menor velocidade dos ecomorfos fossoriais sem areia e seu baixo sucesso de escape frente a predadores visualmente orientados sugere que seja difícil que estes sobrevivam sem ambientes que lhes permitam manter-se escondidos (ex. folhiço ou areia).

Em relação à captura de presas, espécies com o ecomorfo fossorial capturaram mais presas enterradas que lagartos lacertiformes, sem aparente diminuição do desempenho na captura de presas rápidas ou localizadas na superfície (capítulo 2). Isto fez com que tivessem acesso a uma maior quantidade e diversidade de presas, levando em conta uma estimativa de abundância de presas no subsolo, nas localidades onde estes lagartos habitam (capítulo 2). Porém, a quantidade de presas foi quase sempre maior na superfície, o que não sugere a existência de pressões seletivas para alimentar-se sob a terra.

Em resumo, habitats secos e quentes, com solo solto, folhiço e presas no subsolo parecem favorecer a persistência de lagartos com ecomorfos fossoriais, dadas suas características morfológicas, fisiológicas, comportamentais e de desempenho na fuga e na escavação. O fato da área de distribuição de ecomorfos fossoriais ser menor em lagartos *Lerista* australianos (apêndice VI) e gymnophthalmídeos brasileiros (fig. 1, capítulo I) sugerem que houve pouca dispersão posterior à aquisição deste ecomorfo. Isso faz pensar que as características ambientais que hoje favorecem a persistência destes ecomorfos possam ser relativamente similares às que permitiram ou favoreceram sua evolução. Porém, os motivos que levam à

fixação das características típicas do ecomorfo fossorial em lagartos ainda precisam de estudos intraespecíficos. À medida que descobrimos os correlatos funcionais e biogeográficos da aquisição do ecomorfo fossorial, abrem-se as portas para explicar a evolução desta dramática transformação ecomorfológica nos Squamata.

## Resumo

---

A evolução da fossorialidade (capacidade de locomover-se no subsolo) em lagartos está associada à evolução ecomorfos serpentiformes fossoriais. Esta é uma das mais importantes transformações ecomorfológicas nos lagartos e, pelo tanto, seu entendimento é necessário para explicar a evolução da diversidade morfológica nos Squamata. Porém, a falta de dados comparativos funcionais impede um melhor entendimento de quais funções ou capacidades foram beneficiadas pela evolução de ecomorfos serpentiformes fossoriais, de como co-evoluíram a morfologia, comportamento e fisiologia durante a aquisição de ecomorfos fossoriais e de quais ambientes favorecem a evolução e persistência destes ecomorfos. Aqui são apresentados dados funcionais de 10 espécies de lagartos Gymnophthalmideos da tribo Gymnophthalmini. As espécies estudadas estão filogeneticamente divididas por dois grupos monofiléticos, os quais estão compostos por espécies lacertiformes ou serpentiformes fossoriais. Pares de representantes de ambos grupos convivem em umas poucas localidades de habitat arenoso da Caatinga.

Neste estudo foram avaliadas: a capacidade de termoregular mediante escavação, de escapar de predadores visualmente orientados e de alimentar-se em diferentes contextos e tipos de presas. Para isso foram mensuradas: 1) a profundidade da escavação durante um choque térmico experimental, 2) a tolerância e preferência térmicas, 3) a escolha do modo de fuga e sua dependência do ambiente na qual a fuga é realizada (areia e

folhiço), 4) a velocidade de escape e sua dependência da temperatura e substrato (areia solta e solo duro) durante escape na horizontal, 5) o desempenho na alimentação de presas epígeas e enterradas no substrato, assim como de presas rápidas e lentas. Além disto, para avaliar potenciais restrições ou oportunidades do ambiente sobre a termoregulação destes lagartos foi gerado um modelo espaço-temporal da distribuição e dinâmica das temperaturas ambientais enfrentadas pelos lagartos estudados. Para avaliar o sucesso de escape de lagartos fossoriais e lacertiformes foi gerado um videogame que simulava as condições de fuga destes animais. Por último, a disponibilidade de presas acima e abaixo da vegetação foi estimada em regiões onde lagartos fossoriais são endêmicos e convivem com espécies lacertiformes.

Os resultados indicam que: 1) que a evolução de ecomorfos fossoriais na tribo Gymnophthalmini tem levado a uma maior eficiência no enterramento, a qual tem aumentado as opções para termoregular escavando. Porém, a capacidade de enterramento *per se* não tem co-evoluído com a fisiologia térmica, sugerindo que mudanças evolutivas do comportamento (aquisição de hábitos noturnos) é necessária para evitar temperaturas extremas. 2) Ecomorfos fossoriais são piores no escape a predadores visualmente orientados. 3) Ecomorfos fossoriais têm maior acesso a recursos alimentares enterrados que espécies lacertiformes. Estes resultados permitem explicar porque lagartos fossoriais da tribo Gymnophthalmini, tem áreas de distribuição menores, persistindo apenas em ambientes quentes, secos, e com solo solto e folhiço. Estes ambientes lhes



oferecem opções para termoregular, evitar predadores visualmente orientados e aproveitar a disponibilidade de alimento enterrado.

## *Abstract*

---

The evolution of fossoriality (ability of underground locomotion) in lizards represents one of the three main evolutionary pathways for the acquisition of burrowing snake-like ecomorphs (BSLEs). This is a major ecomorphological transformation among lizards, which makes its understanding fundamental to explain the evolution of diversity within Squamata. However, the lack of comparative data on function of typically lacertoid and BSLEs prevents a better understanding of the functions that actually benefitted from the evolution of a BSLE, the co-evolution of morphology, behavior and physiology during that process, and what environments favour their evolution or persistence of BSLEs, behavior and physiology during this process. Herein, we provide functional comparative data for 10 species of Gymnophthalmidae lizards from the Gymnophthalmini tribe. The study species group splits into two sister groups of monophyletic branches, each one being composed by either, lacertoid or BSLE species. Different pairs of species of the two branches live in syntopy and are endemic at a few localities of sandy habitats within the Caatingas.

During this study it was measured: 1) the vertical burrowing performance, 2) thermal tolerance and preference, 3) escape behavior and its dependence of environment (leaf-litter and open sand), 4) escape speed and its dependence of temperature and substrate (loose versus glued sand), and 5) feeding performance over buried, epigeal, fast and slow prey. To estimate environmental opportunities and restrictions for the evolution and persistence

of BSLE, it was generated a model of the distribution and dynamics of soil temperatures. To compare relative success of escape to visual predators, it was generated a videogame which simulated escape conditions of these animals. Finally, the availability of prey over and under the soil was estimated in regions where these BSLEs and lacertoid species coexist. Results show that: 1) The evolution of BSLE led to better burrowing abilities in Gymnophthalmi, increasing options for thermoregulation within the sub-soil. However, a better burrowing ability did not co-evolve with thermal physiology, suggesting that a change in behavior (the acquisition of nocturnal habits) is necessary to relax thermal pressures existing over BSLEs. 2) BSLEs were worse avoiding visually oriented predators. 3) BSLEs have more access to buried feeding resources than their lacertoid relatives. These results allow explaining why Gymnophthalmi BSLEs have smaller distribution areas and have persisted only in warm, dry habitats with protective microenvironments (loose sand and leaf litter). These environments offer them special opportunities for thermoregulation, avoiding visual predators and profit on buried feeding resources.

---

## Referências Bibliográficas

---

Andrews RM, Pough FH, Collazo A, Queiroz A (1987) The ecological cost of morphological specialization: feeding by a fossorial lizard. *Oecologia* 73(1): 139-145.

Avery RA (1982) Field studies of body temperatures and thermoregulation; C.Gans, F.H.Pough, editors. London: Academic Press. 93–166 p.

Beatty CD, Beirinckx K, Sherratt TN (2004) The evolution of müllerian mimicry in multispecies communities. *Nature* 431: 63-66.

Barros FC, Herrel A, Kohlsdorf T (2011) Head shape evolution in Gymnophthalmidae: does habitat use constrain the evolution of cranial design in fossorial lizards? *Journal of Evolutionary Biology* 24:2423-33.

Baum DA, Larson A (1991) Adaptation reviewed: A phylogenetic methodology for studying character macroevolution. *Systematic Biology* 40(1): 1-18.

Beatty CD, Beirinckx K, Sherratt TN (2004) The evolution of müllerian mimicry in multispecies communities. *Nature* 431: 63-66.

Bellairs ADA, Underwood G (1951) The origin of snakes. *Biological Reviews* 26(2): 193-237.

Benesch AR, Withers PC (2002) Burrowing performance and the role of limb reduction in *Lerista* (Scincidae, Lacertilia). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 82(1): 107-114.

Bergmann PJ, Irschick DJ (2010) Alternate pathways of body shape evolution translate into common patterns of locomotor evolution in two clades of lizards. *Evolution* 64(6): 1569-1582.

Blomberg SP, Garland T, Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57(4): 717-745.

Böhning-Gaese K, Caprano T, van Ewijk K, Veith M (2006) Range size: disentangling current traits and phylogenetic and biogeographic factors. *The American Naturalist* 167: 555-567.

Brodie III ED, Janzen FJ (1995) Experimental studies of coral snake mimicry: generalized avoidance of ringed snake patterns by free-ranging avian predators. *Functional Ecology* 9(2): 186-190.

Caprette CL, Lee MSY, Shine R, Mokany A, Downhower JF (2004) The origin of snakes (Serpentes) as seen through eye anatomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 81(4): 469-482.

Darwin C (1859) *On the origin of species by means of natural selection*. London: J. Murray. Felsenstein J (1985) Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125(1): 1-15.

Felsenstein J (1985) Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125(1): 1-15.

Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist* 160(6): 712-726.

Gans C (1974) *Biomechanics: an approach to vertebrate biology*. Ann Arbor: University of Michigan Press. Garland Jr T, Adolph SC (1994) Why not to do two-species comparative studies: limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology* 67(4): 797-828.

Gans C (1975) Tetrapod limblessness: evolution and functional corollaries. *American Zoologist* 15(2): 455-467.

Garland Jr T, Huey RB, Bennett AF (1991) Phylogeny and coadaptation of thermal physiology in lizards: A reanalysis. *Evolution* 45(8): 1969-1975.

Garland Jr T, Bennett AF, Rezende EL (2005) Phylogenetic approaches in comparative physiology. *Journal of Experimental Biology* 208(16): 3015-3035.

Greene HW, Cundall D (2000) Limbless tetrapods and snakes with legs. *Science* 287(5460): 1939-1941.

Greer A (1980) Critical thermal maximum temperatures in Australian scincid lizards: Their ecological and evolutionary significance. *Australian Journal of Zoology* 28(1): 91-102.

Greer AE (1991) Limb reduction in squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *Journal of Herpetology* 25(2): 166-173

Huey RB, Bennett AF (1987) Phylogenetic studies of coadaptation: Preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41(5): 1098-1115.

Hutchinson JR (2012) On the inference of function from structure using biomechanical modelling and simulation of extinct organisms. *Biology Letters* 8:115-8.

Irschick DJ, Meyers JJ, Husak JF, Le Galliard JF (2008) How does selection operate on whole-organism functional performance capacities? A review and synthesis. *Evolutionary Ecology Research* 10: 177–196

Johnson CN (1999) Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature* 394: 272-274.

Johnson CN (1999) Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature* 394: 272-274.

Kardong KV (2006) *Vertebrates : comparative anatomy, function, evolution*. Boston: McGraw-Hill Higher Education.

Kiessling W, Aberhan M (2007) Geographical distribution and extinction risk: lessons from Triassic–Jurassic marine benthic organisms. *Journal of Biogeography* 34(9): 1473-1489.

Kearney M, Stuart B (2004) Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. *Proceedings of the Royal Society of London* 271(1549): 1677-1683.

Lee MSY (1997) The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 352(1349): 53-91.

Lee MS, Scanlon JD, Caldwell MW (2000) Snake origins. *Science* 288(5470): 1343-1345.

Lee MSY (2005) Molecular evidence and marine snake origins. *Biology Letters* 1(2): 227-230.

Le Galliard JF, Clobert J, Ferrière R (2004) Physical performance and darwinian fitness in lizards. *Nature* 432: 502-505.

Lindgren J, Caldwell MW, Konishi T, Chiappe LM (2010) Convergent evolution in aquatic tetrapods: Insights from an exceptional fossil mosasaur. *PLoS ONE* 5(8): e11998.

Maladen RD, Ding Y, Li C, Goldman DI (2009) Undulatory swimming in sand: subsurface locomotion of the sandfish lizard. *Science* 325(5938): 314-318.

Martins EP, Garland Jr T (1991) Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: A simulation study. *Evolution* 45(3): 534-557.

Martins EP, Hansen TF (1997) Phylogenies and the comparative method: A general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *The American Naturalist* 149(4): 646-667.

Müller J, Hipsley CA, Head JJ, Kardjilov N, Hilger A, *et al.* (2011) Eocene lizard from Germany reveals amphisbaenian origins. *Nature* 473: 364-367.

Pellegrino KCM, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y, Sites JW (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.

Pellegrino KC, Rodrigues M, Sites Jr J (2011) Filogenia molecular de Gymnophthalminae (squamata): reavaliação do monofiletismo das tribos heterodactylini e gymnophthalmini com base em múltiplos marcadores moleculares. Congresso Latino Americano de Herpetologia. Curitiba, PR, Brasil.

Pianka ER, Vitt LJ (2003) *Lizards: windows to the evolution of diversity*. Berkeley: University of California Press.

Pough FH, Preest MR, Fusari MH (1997) Prey-handling and the evolutionary ecology of sand-swimming lizards (Lerista: Scincidae). *Oecologia* 112(3): 351-361.

Raikow RJ (1988) The analysis of evolutionary success. *Systematic Zoology* 37(1): 76-79.

Rieppel O (1988) A review of the origin of snakes. *Evolutionary Biology* 22: 37-130.



Renous S, Hofling E, Gasc JP (1998) Respective role of the axial and appendicular systems in relation to the transition to limblessness. *Acta Biotheoretica* 46(2): 141-156.

Revell LJ (2010) Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods in Ecology and Evolution* 1(4): 319-329.

Rodrigues MT (1996) Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle rio são francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology* 30(4): 513-523.

Rodrigues MT, Zaher H, Curcio F (2001) A new species of lizard, genus *calyptommatus*, from the caatingas of the state of piauÃ, northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 41(28): 529-546.

Rodrigues MT, Cassimiro J, Pavan D, Curcio FF, Verdade VK, *et al.* (2009) A new genus of microteiid lizard from the caparaó mountains, southeastern Brazil, with a discussion of relationships among Gymnophthalminae (Squamata). *American Museum Novitates* 3673: 1-27.

Roscito JG, Rodrigues MT (2010) Comparative cranial osteology of fossorial lizards from the tribe gymnophthalmini (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Morphology* 271: 1352-1365.

Roscito J Comparative analysis of the axial and appendicular skeletons of fossorial and non-fossorial gymnophthalmid lizards. *Journal of Morphology* Submitted.

Shepard DB (2007) Habitat but not body shape affects predator attack frequency on lizard models in the Brazilian Cerrado. *Herpetologica* 63(2): 193-202.

Shine R (1986) Evolutionary advantages of limblessness: Evidence from the pygopodid lizards. *Copeia* 1986(2): 525-529.

Shine R, Wall M (2008) Interactions between locomotion, feeding, and bodily elongation during the evolution of snakes. *Biological Journal of the Linnean Society* 95(2): 293-304.

Sites Jr JW, Reeder TW, Wiens JJ (2011) Phylogenetic insights on evolutionary novelties in lizards and snakes: sex, birth, bodies, niches, and venom. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42(1): 227-244.

Skinner A, Lee MSY (2009) Body-form evolution in the scincid lizard clade *Lerista* and the mode of macroevolutionary transitions. *Evolutionary Biology* 36(3): 292-300.

Van Damme R, Van Dooren TJM (1999) Absolute versus per unit body length speed of prey as an estimator of vulnerability to predation. *Animal Behavior* 57(2): 347-352.

Vidal N, Hedges SB (2004) Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Proceedings of the Royal Society of London* 271: S226-S229.

Walls GL (1944) The vertebrate eye and its adaptive radiation. *The Journal of Nervous and Mental Disease* 100(3): 332.

Walton M, Jayne BC, Bennett AF (1990) The energetic cost of limbless locomotion. *Science* 249(4968): 524-527. Wiens JJ, Hutter CR, Mulcahy DG, Noonan BP, Townsend TM, *et al.* (2012) Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biology Letters*.

Wiens JJ, Slingluff JL (2001) How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguoid lizards. *Evolution* 55(11): 2303-2318.

Wiens JJ, Brandley MC, Reeder TW (2006) Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakeline body form in squamate reptiles. *Evolution* 60(1): 123-141.

Wiens JJ, Hutter CR, Mulcahy DG, Noonan BP, Townsend TM, *et al.* (2012) Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biology Letters*. Early view online version.

Williams SE, Williams YM, VanDerWal J, Isaac JL, Shoo LP, *et al.* (2009) Ecological specialization and population size in a biodiversity hotspot: How rare species avoid extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19737-19741.

Wilson EO (1987) Causes of ecological success: the case of the ants. *Journal of Animal Ecology* 56: 1-9

Withers PC (1981) Physiological correlates of limblessness and fossoriality in scincid lizards. *Copeia* 1981(1): 197-204.

Zaher H, Apesteguía S, Scanferla CA (2009) The anatomy of the upper cretaceous snake *Najash rionegrina* Apesteguía & Zaher, 2006, and the evolution of limblessness in snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156(4): 801-826.

## Apêndices

---