

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

**Descrição osteológica do sincrânio de *Tropidurus torquatus* WIED, 1820
(Squamata, Tropiduridae)**

Fernando Soares Adorni

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, SP

2018

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Ficha catalográfica

Adorni, Fernando Soares

Descrição osteológica do sincrânio de *Tropidurus torquatus* WIED, 1820 (Squamata, Tropiduridae).

Ribeirão Preto, 2018.

92 p.

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientadora: Profa. Dra. Annie Schmaltz Hsiou

1. *Tropidurus torquatus*. 2. Sincrânio. 3. “Complexo Torquatus.” 4. Morfologia.

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

Descrição osteológica do sincrânio de *Tropidurus torquatus* WIED, 1820
(Squamata, Tropiduridae)

Aluno: Fernando Soares Adorni
Orientadora: Profª. Dra. Annie Schmaltz Hsiou

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
para obtenção de título de mestre em Biologia
Comparada.

RIBEIRÃO PRETO, SP

2018

Nome: Adorni, Fernando Soares

Título: Descrição osteológica do sincrânio de *Tropidurus torquatus* WIED, 1820 (Squamata, Tropiduridae).

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo para a obtenção de Mestre em Ciências, área de Biologia Comparada.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof(a) Dr(a). _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof(a) Dr(a). _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof(a) Dr(a). _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Dedico este trabalho aos meus pais, irmã, avó e amigos, por sempre me apoiarem ao longo do desenvolvimento desta dissertação.

Agradecimentos

À Universidade de São Paulo através do Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada e ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFLCRP), USP, por proporcionarem as condições necessárias para o desenvolvimento desta dissertação.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto durante todo seu desenvolvimento na forma de com a bolsa de Mestrado.

À Profa. Dra. Annie Schmaltz Hsiou por ter me acolhido como seu aluno, me auxiliado em momentos difíceis e por toda a ajuda acadêmica e pessoal durante o período de desenvolvimento do trabalho no Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto (LPRP).

À Profa. Dra. Tiana Kohlsdorf (Departamento de Biologia, FFCLRP/USP), ao Dr. Fábio Cury de Barros (Universidade Federal de São Paulo, UNIFESP) e a todos os integrantes do Laboratório de Evolução de Tetrápodes da FFCLRP/USP pelo empréstimo dos espécimes de *Tropidurus* e por todo apoio durante o desenvolvimento desta dissertação.

Aos colegas do Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto (LPRP, FFCLRP/USP) e colegas das disciplinas cursadas, pelos momentos divertidos que vivenciamos durante esse tempo de aprendizado.

Ao Prof. Dr. Max Cardoso Langer por também ter me acolhido inicialmente no LPRP que juntamente com a Profa. Dra. Annie Schmaltz Hsiou, me proporcionaram experiências incríveis no campo de Paleontologia no qual jamais esquecerei.

À secretária do Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada, Sra. Vera Cassia Cicilini de Lucca por toda sua paciência e ajuda durante os períodos mais críticos de desenvolvimento deste trabalho, me auxiliando e orientando na organização dos formulários e documentos, sem os quais todos os alunos do curso de pós-graduação não conseguiriam concluir seus trabalhos.

A todos meus amigos e familiares pelo apoio e suporte nesses anos de dissertação e pelos próximos que ainda compartilharei com vocês.

“Tenho a impressão de ter sido uma criança brincando à beira-mar, divertindo-me em descobrir uma pedrinha mais lisa ou uma concha mais bonita que as outras, enquanto o imenso oceano da verdade continua misterioso diante de meus olhos.”

Isaac Newton

RESUMO

ADORNI, Fernando Soares. **Descrição osteológica de sincrânio do *Tropidurus torquatus* WIED, 1820 (Squamata, Tropiduridae)**. 2018. 92 p. Dissertação de Mestrado, Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo. 2018.

●s Squamata compreendem atualmente os lagartos, serpentes e as anfisbenas e são tradicionalmente divididos em dois grandes clados (com base em dados morfológicos): Iguania e Scleroglossa. Dentro de Iguania encontram-se os lagartos do gênero *Tropidurus* são amplamente distribuídos no Brasil. Registros fósseis de *Tropidurus* datam desde o Pleistoceno Final - Holoceno (Quaternário), entretanto, tantos os fósseis quanto os representantes atuais são pouco estudados no que tange a osteologia comparada. A espécie *Tropidurus torquatus* era conhecida como a espécie com maior distribuição entre os representantes do gênero, entretanto Consistrè (2012) cita que a territorialidade deste táxon não compreende somente características de apenas uma espécie, mas sim de um complexo destas denominado “complexo Torquatus”. Baseando-se nos grupos estudados do complexo, Barros (2016) utilizou animais interioranos e litorâneos dos clados *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”; *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” e *Tropidurus imbituba* e, visando maior conhecimento das características osteológicas desses, foram desenvolvidas dissecções de cinco animais de cada grupo, tanto de restingas quanto de zonas urbanas do interior para ampliar o conhecimento osteológico a cerca destes organismos e desenvolver ferramentas comparativas para estudos paleontológicos. *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” apresenta as principais características comuns aos demais Squamata, enquanto *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” e *Tropidurus imbituba* não apresentam características osteológicas muito diferentes de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. Em contraste, a variação osteológica entre os representantes interioranos e litorâneos demonstra a possível maturação sexual precoce dos últimos. A existência da fontanela parietal é comum nos organismos de restingas, assim como ossos relativamente finos, lacrimais reduzidos, sinais de fusão de elementos do neurocrânio ainda observáveis e presença de poucos dentes palatais ou nenhum, sinais que indicam o final do estágio de ossificação pós-natal.

Palavras chave: *Tropidurus torquatus*; Sincrânio; “complexo Torquatus”; Morfologia.

ABSTRACT:

ADORNI, Fernando Soares. **Osteological description of *Tropidurus torquatus sincranium* WIED, 1820 (Squamata, Tropiduridae)**. 2018. 92 p. Masters dissertation. Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo. 2018.

Nowadays Squamata is represented by lizards, snakes and amphisbaenians and traditionally divided into two major groups (based on morphological data): Iguana and Scleroglossa. Among the Iguana the lizards of the *Tropidurus* genus, are widely distributed in Brazil. The fossil record of the *Tropidurus* extends from the late Pleistocene – Holocene (Quaternary), however, fossil and extant specimens are poorly known in relation to comparative anatomy and osteology. *Tropidurus torquatus* is the widely distributed species of the genus, however, according to Consistré (2012) this wide distribution does not comprises only features of the one species solely, but a complex, named “Torquatus complex”. Based on the *Torquatus* complex, Barros (2016) studied some populations of *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”; *Tropidurus catalunensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” and *Tropidurus imbituba* from the inner and coast regions of the southeastern Brazil. Based on these populations, the main goal of this work was the study of the osteological morphology of these lizards to expand the knowledge on the *Tropidurus sincranium* and to develop comparative tools for paleontological studies. *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” shows in the skull the main features to other Squamata, whereas *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” and *Tropidurus imbituba* do not display features that distinguish them from *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. In contrast, the osteological variation between coast and inner populations shows a possible early sexual maturation from the first ones. The parietal fontanelle is often observed in the coast populations, as well as slender and gracile bones, reduced lacrimals, and neurocranium elements still remains visible, presence of few or none palatal teeth, that indicates the final stages of post-natal ossification.

Keywords: *Tropidurus torquatus*; Sincranium; “Torquatus complex”; Morphology.

Lista de Abreviaturas anatómicas

AN – Angular	PB – Parabasisfenóide
AR- Articular	PE – Pré-frontal
BO – Basioccipital	PF – Pós-frontal
CO – Côndilo occipital	PL – Palatino
CR – Coronóide	PM – Pré-maxila
CV – Cavidade vestibular	PO – Pós-orbital
D – Dentário	PPO – Processo paraoccipital
EC – Ectopterigóide	PR – Proótico
EL – Esplénial	PT – Pterigoide
EP – Epipterigóide	Q – Quadrado
ES – Esquamosal	SA – Suprangular
ET – Estribo	SO – Supraoccipital
F – Frontal	ST – Supratemporal
FH – Forame hipoglosso	V - Vômer
FJ – Forame Jugular	
FL – Forame Lacrimal	
FMP – Forame maxilo-palatino	
FPL - Fenestra perilinfática	
J – Jugal	
L – Lacrimal	
M – Maxilar	
N – Nasal	
OT – Otoccipital	
P- Parietal	
PA – Pré-articular	

Lista de figuras

- Figura 1.** Hipótese de relações filogenéticas entre os Squamata, baseado em dados morfológicos de Gauthier *et al.* (2012). Figura modificada de Gauthier *et al.*, 2012..... 18
- Figura 2.** Hipótese de relações filogenéticas entre os Squamata, baseado em dados moleculares. Figura modificada de Pyron *et al.*, (2013)..... 18
- Figura 3:** Hipótese filogenética para Tropiduridae a partir de dados moleculares (retirado e modificado de Pyron *et al.*, 2013)..... 20
- Figura 4:** Distribuição de *Tropidurus torquatus* na América do Sul, segundo Rodrigues (1988). Os pontos pretos indicam localidades nos quais esses animais são encontrados..... 21
- Figura 5:** Distribuição dos organismos que constituem o “complexo Torquatus”, os círculos verdes representam a espécie *Tropidurus catalanensis*, sendo o círculo branco a localidade do animal tipo. Os quadrados laranja indicam as localidades de *Tropidurus torquatus* grupo “cerrado”, os triângulos azuis indicam as localidades de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu”, sendo o triângulo branco a localidade do tipo. As cruzes amarelas representam a localização de *Tropidurus torquatus* existentes em áreas montanhosas do Rio de Janeiro. A estrela vermelha indica a localização de *Tropidurus imbituba*, espécie descrita pelos autores no trabalho citado. Figura retirada e modificada de Kunz & Borges-Martins (2013)..... 22
- Figura 6:** Relações filogenéticas entre os grupos do “complexo Torquatus” extraídos de Barros (2016), sendo *Tropidurus hispidus* grupo externo aos cladões A, B e C. Os táxons terminais indicam a localidade de coleta dos animais, sendo a letra “R” indicativa de restinga e a letra “I” indicativa de localidade interiorana..... 23
- Figura 7:** Distribuição das populações de *Tropidurus* utilizadas neste estudo. As marcações avermelhadas indicam as localidades de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu”, as amareladas de *Tropidurus imbituba* e as verdes do grupo *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas”..... 26
- Figura 8:** Cabeça de *Tropidurus catalanensis* sendo cozida à 150°C por aproximadamente vinte minutos. Durante o procedimento as escamas começam a se soltar e ficam sobrenadantes no líquido. A) Cabeça de *Tropidurus catalanensis*. B) Processo de cozimento. C) Cabeça de *Tropidurus catalanensis* após remoção da pele e exposição da musculatura, dos olhos e dos ossos. D) Sincrânio de *Tropidurus catalanensis* com remoção manual dos tecidos moles. Observa-se a existência de resquílios musculares pequenos e difíceis de serem removidos..... 27
- Figura 9:** Sincrânios de *Tropidurus catalanensis* após testes de dissecação com diferentes tratamentos. A) Sincrânio após dissecação sem tratamento. B) Sincrânio com tratamento de peróxido de hidrogênio 10 volumes por 24 horas. C) Sincrânio com tratamento de água sanitária por 5 minutos. D) Sincrânio com tratamento de água sanitária por 10 minutos. E) Sincrânio com tratamento de água sanitária por 15 minutos. F) Sincrânio com tratamento de água sanitária por 30 minutos e G) Sincrânio com

tratamento de água sanitária por 60 minutos. Escala de 1 cm.28

Figura 10: Sincrânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹). CHR1626. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal do crânio; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.29

Figura 11: Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹). A) Vista dorsal do crânio de CHR1626. B) Vista palatal do crânio de CHR1623. C) Vista lateral do crânio de CHR1626. D) Vista caudal do crânio de CHR1626. BO – Basioccipital; CO – Cêndilo occipital; EC – Ectopterigóide; EP – Epipterigóide; ES – Esquamosal; ET – Estribo; F – Frontal; J – Jugal; L – Lacrimal; M – Maxilar; N – Nasal; OT – Otoccipital; P – Parietal; PB – Parabasisfenóide; PE – Pré-frontal; PF – Pós-frontal; PL – Palatino; PM – Pré-maxila; PO – Pós-orbital; PPO – Processo paraoccipital; PT – Pterigóide; Q – Quadrado; SO – Supraoccipital; V - Vômer. Escala de 1 cm.30

Figura 12: Representação dos crânios de *Plica plica* (A); *Tropidurus atacamensis* (B) e *Tapinurus semitaeniatus*, sendo estes com caixa craniana elevada, intermediária e achatada respectivamente. Figura modificada de Frost (1992). Escalas de 5mm.33

Figura 13: Representação dos crânios das populações estudadas em vista dorsal. A) Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹). B) Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” de Luziânia/GO (LZI¹). D) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” de Prado/BA (PDO^R). E) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹). F) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R). CO – Cêndilo occipital; EC – Ectopterigóide; ES – Esquamosal; F – Frontal; J – Jugal; L – Lacrimal; M – Maxilar; N – Nasal; P – Parietal; PE – Pré-frontal; PF – Pós-frontal; PL – Palatino; PM – Pré-maxila; PO – Pós-orbital; PT – Pterigóide; Q – Quadrado; SO – Supraoccipital. Escala de 1 cm.35

Figura 14: Representação da pré-maxila larga em *Tropidurus melanopleurus* (A) e estreita em *Plica plica* (B). Escalas de 1 mm. Figura modificada de Frost (1992).36

Figura 15: Representação dos crânios das populações estudadas em vista dorsal. A) Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹). B) Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” de Luziânia/GO (LZI¹). D) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” de Prado/BA (PDO^R). E) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹). F) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R). CO – Cêndilo occipital; EC – Ectopterigóide; EP – Epipterigóide; ES – Esquamosal; F – Frontal; J – Jugal; L – Lacrimal; M – Maxilar; N – Nasal; P – Parietal; PE – Pré-frontal; PF – Pós-frontal; PM – Pré-maxila; PO – Pós-orbital; PR – Proótico; PT – Pterigóide; Q – Quadrado; SO – Supraoccipital. Escala de 1 cm.37

Figura 16: A) Vista látero-caudal da região interna da órbita de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” (CHR1626) e B) representação esquemática. FL – Forame lacrimal;

FMP – Forame maxilo-palatino; J – Jugal; L – Lacrimal; M – Maxila; PE – Pré-frontal; PL – Palatino..... 38

Figura 17: Representação de ossos nasais (em vermelho) de *Liolaemus occipitalis* (A), *Parvilacerta parva* (B), *Crocodylus amazonicus* (C) e *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” (D). Observa-se a pequena, média e grande área ocupada pelo processo nasal da pré-maxila separando os ossos nasais. Figuras modificadas de Simões-Lopes & Krause (1988), Müller (2002) e Junior & Soares (2007). Escalas de 5mm..... 39

Figura 18: Representações em vistas dorsais dos crânios de *Crocodylus amazonicus* (A), *Parvilacerta parva* (B) *Liolaemus occipitalis* (C), *Tropidurus stolzmanni* (D), *Stenocercus guentheri* (E) e *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” (F), com o forame pineal ausente no primeiro e marcado na cor vermelha nos demais. Figuras modificadas de Evers Jr & Soares (2007); Müller (2002); Simões-Lopes & Krause (1988); Frost (1992) e Torres-Carvajal (2003). Escalas de 5mm..... 44

Figura 19: Representação dos crânios das populações estudadas em vista dorsal. A) Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹). B) Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” de Luziânia/GO (LZI¹). D) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” de Prado/BA (PDO^R). E) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹). F) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R). CO – Cêndilo occipital; EC – Ectopterigóide; ES – Esquamosal; ET – Estribo; FH – Forame hipoglosso; FJ – Forame jugular; OT – Otoccipital; P – Parietal; PO – Pós-orbital; PPO- Processo paraoccipital; PT – Pterigóide; Q – Quadrado; SO – Supraoccipital; ST – Supratemporal..... 46

Figura 20: Representação da fossa superior nos ossos quadrado e esquamosal em *Leiocephalus carinatus* (A), *Tropidurus borgeti* (B) e *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. Figura modificada de Frost (1992). Escalas de 2mm..... 47

Figura 21: Representação dos crânios das populações estudadas em vista dorsal. A) Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹). B) Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” de Luziânia/GO (LZI¹). D) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” de Prado/BA (PDO^R). E) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹). F) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R). BO – Basioccipital; CO – Cêndilo occipital; EC – Ectopterigóide; ES – Esquamosal; J – Jugal; M – Maxilar; P – Parietal; PB- Parabasisfenóide; PL – Palatino; PM – Pré-maxila; PO – Pós-orbital; PT – Pterigóide; Q – Quadrado; V - Vômer. Escala de 1 cm..... 48

Figura 22: Representação dos crânios em vista palatal de *Crocodylus amazonicus* (A), *Liolaemus occipitalis* (B) e *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. O vômer é a estrutura óssea indicada em vermelho, evidenciando sua grande extensão em teiídeos e pequena em iguanídeos. Figuras modificadas de Evers Jr & Soares (2007) e Simões-Lopes & Krause (1988). Escalas de 5 mm..... 49

Figura 23: Vista póstero-lateral do crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” (A) e representação esquemática desta vista (B), evidenciando os forames laterais existentes

no neurocrânio. CV – Cavidade vestibular; FH – Forame hipoglosso; FJ – Forame jugular e FPL - Fenestra perilinfática. Escala de 5mm. 54

Figura 24: Representação das mandíbulas das populações estudadas em vista lateral. A) Mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹). B) Mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI¹). D) Mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R). E) Mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹). AN – Angular; AR – Articular; CR – Coronóide; D – Dentário; PA – Pré-articular; SA – Suprangular. Escala de 1 cm. 56

Figura 25: Representação das mandíbulas em vista lateral de: A) *Crocodilurus amazonicus*; B) *Liolaemus occipitalis*; C) *Stenocercus guentheri*; D) *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. A região alaranjada corresponde ao dentário (D) e a azulada ao coronóide (CR). Figura modificada de Simões-Lopes & Krause (1988), Torres-Carvajal (2003) e Evers Jr & Soares (2007). Escalas de 5mm. 57

Figura 26: Representação das mandíbulas das populações estudadas em vista medial. A) Mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹). B) Mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI¹). D) Mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R). E) Mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹). AR – Articular; CR – Coronóide; D – Dentário; EL – Esplênial; PA – Pré-articular; SA – Suprangular. Escala de 1 cm. 58

Figura 27: Representações das mandíbulas de: A) *Crocodilurus amazonicus*; e B) *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. As áreas amarelas representam o osso suprangular, grande no primeiro e menor no segundo. Figura modificada de Evers Jr & Soares (2007). Escalas de 5mm. 59

Figura 28: Representação esquemática da mandíbula em vista lateral de: A) *Crocodilurus amazonicus*; vista ventral de B) *Stenocercus guentheri*; e C) *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. Em azul está o osso angular, evidenciando a diferença de tamanho proporcional existente entre A, B e C. Figuras modificadas de Evers Jr & Soares (2007) e Torres-Carvajal (2003). Escalas de 5mm. 60

Figura 29: Representação das mandíbulas em vista medial de: A) *Crocodilurus amazonicus*; B) *Stenocercus guentheri*; C) *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. As áreas verdes representam o osso esplênial (EL), alongado em Teiídeos e pequeno em Iguanídeos. Figuras modificadas de Evers Jr & Soares (2003) e Torres-Carvajal (2003). Escalas de 5mm. 61

Figura 30: Processo de desenvolvimento do parietal em *Stenocercus guentheri* de acordo com o tamanho do embrião do lagarto (30, 39, 55, 58 e 88 mm). É possível observar a ossificação da fontanela parietal e o desenvolvimento dos processos supratemporais de acordo com o tamanho do lagarto. Figura retirada de Torres-Carvajal (2003). Escala de 2mm. 66

Lista de anexos

Anexo I: Listagem de material emprestado	77
Anexo II: Comprimento total e rostró-cloacal dos lagartos	78
Anexo III: Comprimento, altura e largura do sincrânio dos lagartos	79
Anexo IV: Número de dentes e forames nutritivos	80
Anexo V: <i>Tropidurus torquatus</i> “ <i>stricto sensu</i> ” de Pedra Menina/ES (PMA ^l)	81
Anexo VI: <i>Tropidurus torquatus</i> “ <i>stricto sensu</i> ” de Guarapari/ES (GPA ^R)	83
Anexo VII: <i>Tropidurus catalanensis</i> + <i>Tropidurus torquatus</i> “restingas” de Luziânia/GO (LZI ^l)	85
Anexo VIII: <i>Tropidurus catalanensis</i> + <i>Tropidurus torquatus</i> “restingas” de Prado/BA (PDO ^R)	87
Anexo IX: <i>Tropidurus imbituba</i> de Ipoema/MG (IPO ^l)	89
Anexo X: <i>Tropidurus imbituba</i> de Regência/ES (REG ^R)	91

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	17
1.1 Squamata e posição filogenética de Iguania	17
1.2 O gênero <i>Tropidurus</i> e o “complexo Torquatus”	19
2 OBJETIVOS	24
3 MATERIAL E MÉTODOS	25
3.1 Material	25
3.2 Metodologia	26
3.2.1 Dissecção e preparação dos espécimes de <i>Tropidurus</i>	26
3.2.2 Estudo e análise dos espécimes de <i>Tropidurus</i>	28
4 RESULTADOS	32
4.1 - Descrição osteológica e comparações	32
4.1.1 - Visão geral	32
4.2 - Série Facial	34
4.2.1 - Pré-maxila	34
4.2.2 - Maxila	36
4.2.3 - Nasal	38
4.3 - Série orbital	39
4.3.1 - Pré-frontal	39
4.3.2 - Lacrimal	40
4.3.3 - Pós-orbital	40
4.3.4 - Pós-frontal	41
4.3.5 - Jugal	41
4.4 - Série medial	42
4.4.1 - Frontal	42
4.4.2 - Parietal	42
4.5 - Série temporal	45
4.5.1 - Esquamosal	45
4.5.2 - Supratemporal	45
4.5.3 - Quadrado	46

4.6 - Série palatina	47
4.6.1 – Vômer	47
4.6.2 - Palatino	49
4.6.3 - Ectopterigóide	50
4.6.4 – Pterigóide	50
4.6.5 - Eipterigóide	51
4.7 – Neurocrânio	51
4.7.1 – Basioccipital	52
4.7.2 – Parabasisfenóide	52
4.7.3 – Supraoccipital	53
4.7.4 – Otoccipital	53
4.7.5 – Orbitoesfenóide	54
4.7.6 – Proótico	55
4.8 - Mandíbula	55
4.8.1 – Dentário	55
4.8.2 – Coronóide	57
4.8.3 – Suprangular	59
4.8.4 - Angular	60
4.8.5 – Esplénial	61
4.8.6 – Articular	62
4.8.7 - Dentição	62
5 DISCUSSÃO	64
6 CONCLUSÕES	68
7 REFERÊNCIAS	70
8 ANEXOS	77

1 INTRODUÇÃO

1.1 Squamata e a posição filogenética de Iguania

Com distribuição cosmopolita (exceto nos polos), os Squamata (Oppel, 1811) apresentam uma grande variedade de répteis lepidossauros com caracteres morfológicos e ecologia variada, incluindo aproximadamente 4900 espécies de lagartos, 3070 de serpentes e 200 de anfisbenas (Conrad, 2008; Hsiou, 2010, Simões *et al.*, 2015). Sua ampla variedade fisiológica, morfológica, etológica e ecológica explica a grande capacidade adaptativa do grupo (Zug *et al.*, 2001). Os escamados exibem um amplo registro fóssil que datam desde o início do Mesozóico, com maior irradiação a partir do Jurássico Médio (Caldwell *et al.*, 2015; Simões *et al.*, 2016a, Hsiou, 2017).

No início do século XX, Camp (1920) publicou o primeiro trabalho envolvendo a classificação de lagartos, revisando todos os estudos sistemáticos anteriores e propondo um arranjo no qual subdividia o grupo em Iguania, Autarchoglossa e Gekkota com base em caracteres morfológicos. Posteriormente, Romer (1956) separou Squamata em dois grupos: lagartos e anfisbenas formavam os Lacertilia e serpentes constituíam Ophidia. Gans (1978) removeu anfisbenas de Lacertidae e os classificou dentro do novo grupo Amphisbaenia. No final dos anos 80, seguindo os estudos cladísticos, Estes *et al.*, (1988) dividiu os Squamata em dois grandes clados: Iguania e Scleroglossa, propondo uma hipótese que foi sustentada por muitos anos e corroborada por diversos estudos com base em caracteres morfológicos (Evans, 2003), variando apenas no posicionamento de anfisbenas, serpentes e dibamídeos. (Estes *et al.*, 1988; Rieppel, 1994; Evans, 2003; Conrad, 2008; Gauthier *et al.*, 2012; Simões *et al.*, 2016b)

Por quase 30 anos foi aceito que Iguania era grupo mais “basal” dentro de Squamata (Figura 1), contando com diversos estudos morfológicos para suportar esta hipótese (Conrad, 2008; Gauthier *et al.*, 2012), entretanto a escassez de estudos de fósseis limita o conhecimento da história evolutiva de Iguania e Scleroglossa (Hsiou, 2017).

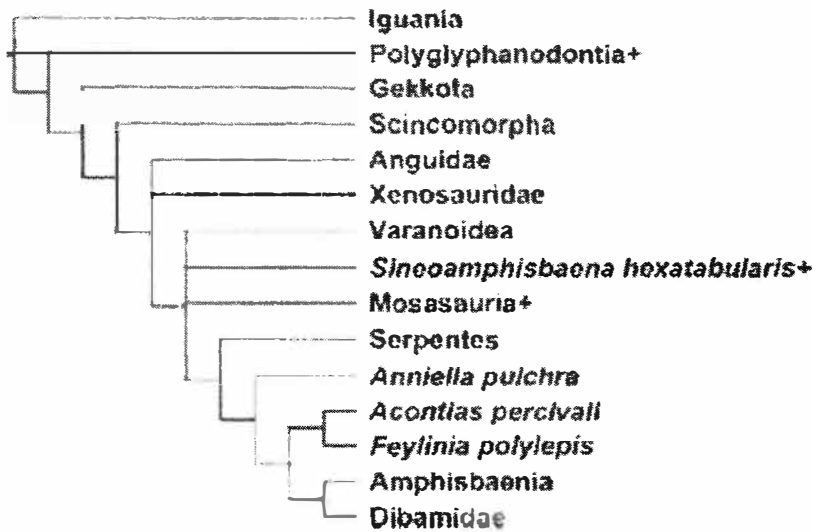


Figura 1. Hipótese de relações filogenéticas entre os Squamata, baseado em dados morfológicos de Gauthier *et al.* (2012). Figura modificada de Gauthier *et al.*, 2012.

A origem e evolução dentro dos grupos de Squamata foram novamente colocadas em discussão devido as recentes filogenias moleculares, pois estas não suportam a dicotomia Iguania + Scleroglossa (Figura 2). Assim, a monofilia do grupo continua sendo corroborada por estes estudos, variando o seu posicionamento em relações as demais linhagens de Squamata (Towsend *et al.*, 2004; Vidal & Hedges, 2005; Albert *et al.*, 2008; Wiens *et al.*, 2010; Wiens *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013; Pyron, 2017).

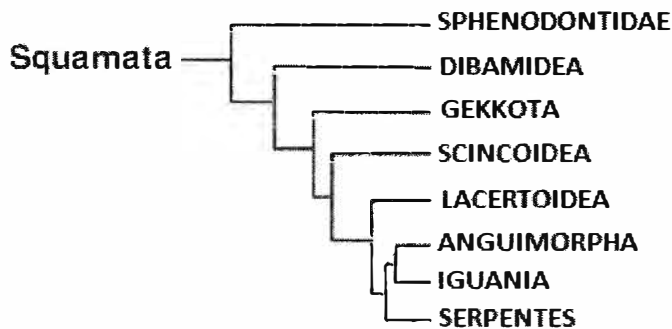


Figura 2. Hipótese de relações filogenéticas entre os Squamata, baseado em dados moleculares. Figura modificada de Pyron *et al.*, (2013).

Os Iguania formam um grande e diversificado clado, cujos representantes foram por muito tempo classificados com base na morfologia dentária: lagartos com dentição acrodonte (Agamidae e Chamaleonidae) distribuídos nas regiões da Europa, África, Oceania e Ásia, e os demais lagartos que formavam a antiga família Iguanidae, com dentição tipicamente pleurodonte (Pleurodonta *sensu* Estes *et al.*, 1988; Frost & Etheridge, 1989) existentes nas Américas, Ilhas Fiji, Tonga e Madagascar (Camp, 1923; Estes *et al.*, 1988; Lee, 1998, 2000; Caldwell, 1999; Evans, 2003). Iguanidae foi dividido em diversas famílias, dentre as quais estão Corytophanidae, Crotaphytidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Polychrotidae, Leiosauridae, Opluridae, Phrynosomatidae, Tropicuridae, Leiocephalidae e Liolaemidae, algumas destas com relações taxonômicas ainda não esclarecidas (Frost *et al.*, 2001).

Poucos caracteres diagnósticos definem o grupo, tais como frontais fusionados no embrião, constrição entre frontais e órbitas, larga plataforma do frontal que se sobrepõe aos nasais e redução dos pós-frontais (Estes *et al.*, 1988 e Frost & Etheridge, 1989).

Apesar de todos os estudos morfológicos e moleculares sobre a história evolutiva de iguânios, a análise por fósseis se torna bastante complexa, pois a grande maioria dos registros é bem fragmentada, tanto de pleurodotes quanto de acrodotes, dificultando os estudos taxonômicos e sistemáticos (Hsiou, 2017).

1.2 O gênero *Tropidurus* e o “complexo Torquatus”

O gênero *Tropidurus* (Wied, 1820) é constituído por lagartos heliófilos, que são geralmente abundantes onde ocorrem (Rodrigues, 1987). Recentes análises moleculares evidenciam 15 espécies do gênero *Tropidurus* dentro da família Tropicuridae (Figura 3), família esta que também contém os gêneros *Stenocercus*, *Microlophus*, *Strobilurus*, *Plica* e *Eurolophosaurus* (Pyron *et al.*, 2013). As espécies do gênero *Tropidurus* são amplamente distribuídas em regiões tropicais e subtropicais, ocupando áreas abertas, e distribuem-se do sul ao leste da Venezuela, das Guianas até o nordeste do Brasil, chegando a ocupar o sudoeste da Amazônia, leste da Bolívia, norte do Uruguai e a região central da Argentina (Etheridge, 1964; Ávila-Pires, 1995; Frost *et al.*, 2001b, Hsiou, 2012).

Estudos sobre o papel do ambiente e de fatores epigenéticos nas características morfológicas em *Tropidurus* indicam que lagartos da mesma espécie podem apresentar

variações corporais dentro de uma mesma população (Chang *et al.*, 2009; Gomes & Kohlsdorf, 2011; Brandt & Navas, 2013).

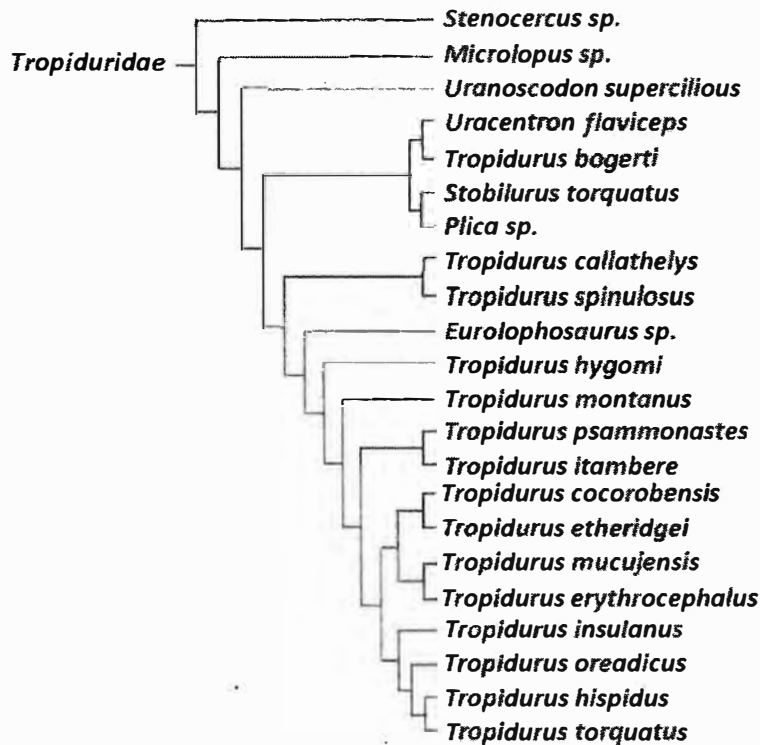


Figura 3: Hipótese filogenética para Tropiduridae a partir de dados moleculares (retirado e modificado de Pyron *et al.*, 2013).

Rodrigues (1988) descreveu a distribuição de lagartos *Tropidurus*, dentre eles os da espécie *Tropidurus torquatus*, os mais comuns e mais dispersos do gênero (Figura 4). Segundo Rodrigues (1988) a diferença existente entre populações litorâneas e interioranas do grupo pode ser explicada pela teoria dos refúgios florestais. O autor ainda evidencia que os organismos não apresentavam diferenças morfológicas capazes de suportar a distinção em duas espécies diferentes e que *Tropidurus torquatus* apresenta hábitos tanto saxícolas quanto arenícolas.

Há certa complexidade para diferenciar populações de *Tropidurus torquatus*. Consitré (2012) buscou na análise molecular baseada em DNA mitocondrial a resposta para esta diversidade e concluiu que *Tropidurus torquatus* não se constitui apenas de populações distintas, mas sim de um complexo de espécies denominado “complexo Torquatus”.

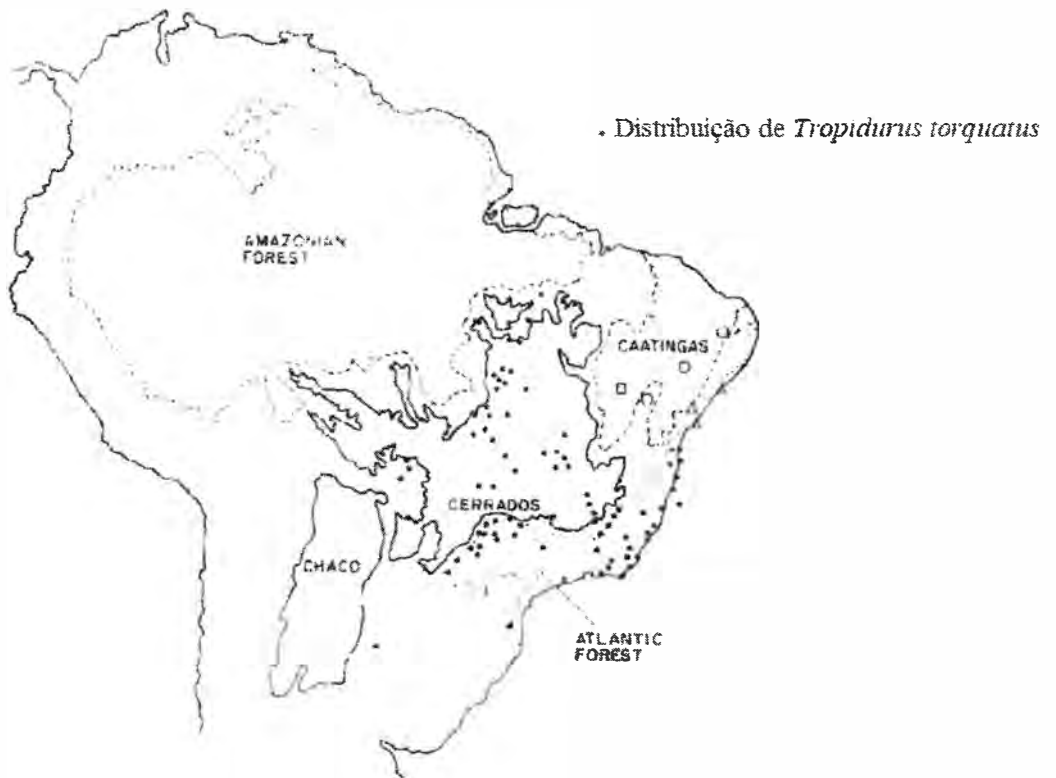


Figura 4: Distribuição de *Tropidurus torquatus* na América do Sul, segundo Rodrigues (1988). Os pontos pretos indicam localidades nos quais esses animais são encontrados.

Por conseguinte, Kunz & Borges-Martins (2013) revalidaram os lagartos outrora conhecidos como *Tropidurus torquatus catalanensis* para *Tropidurus catalanensis*, assim descreveram uma nova espécie (*Tropidurus imbituba*), baseada em análise de dados morfológicos. Os autores supracitados também registram a existência de algumas populações *Tropidurus torquatus* na região central do Brasil, nas quais denominaram de grupo “cerrado” (Figura 5).

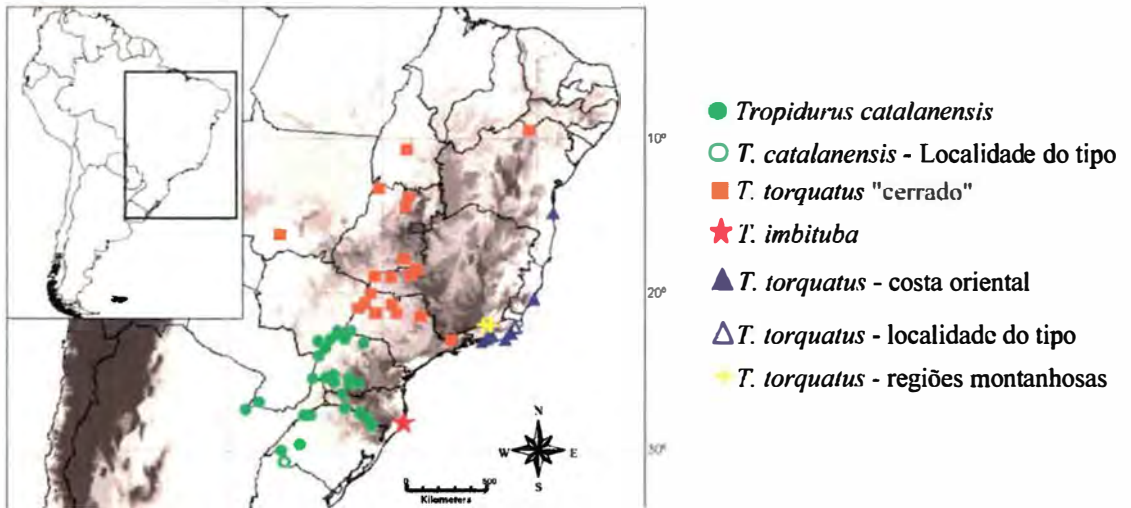


Figura 5: Distribuição dos organismos que constituem o “complexo Torquatus”, os círculos verdes representam a espécie *Tropidurus catalanensis*, sendo o círculo branco a localidade do animal tipo. Os quadrados laranja indicam as localidades de *Tropidurus torquatus* grupo “cerrado”, os triângulos azuis indicam as localidades de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu”, sendo o triângulo branco a localidade do tipo. As cruzes amarelas representam a localização de *Tropidurus torquatus* existentes em áreas montanhosas do Rio de Janeiro. A estrela vermelha indica a localização de *Tropidurus imbituba*, espécie descrita pelos autores no trabalho citado. Figura retirada e modificada de Kunz & Borges-Martins (2013).

Posteriormente, De Sena (2015) utilizou marcadores moleculares (DNA mitocondrial e DNA nuclear) para estabelecer uma filogenia mais robusta dentro do grupo e confirmou quatro linhagens diferentes habitantes de restingas litorâneas, sugerindo que três delas como candidatas a novas espécies. Mais recentemente, Barros (2016) buscou utilizar os recentes estudos de filogenia do “complexo Torquatus” para analisar a influência da termorregulação e da sensibilidade térmica nestes. Para tal, o autor utilizou lagartos representantes da região interiorana (representada pelo símbolo ^L) e de restinga (representada pelo símbolo ^R) dos clados *Tropidurus imbituba* (coletados em Ipoema/MG e Regência/ES), *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” (coletados em Pedra Menina/ES e Guarapari/ES) e *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” (coletados em Luziânia/GO, Piracicaba/SP e Prado/BA), clados baseados nos trabalhos de Consitré (2012), Kunz & Borges-Martins (2013) e De Sena (2015). Como grupo externo o autor utilizou lagartos da espécie *Tropidurus hispidus* oriundos de Jequitinhonha/MG (Figura 6).

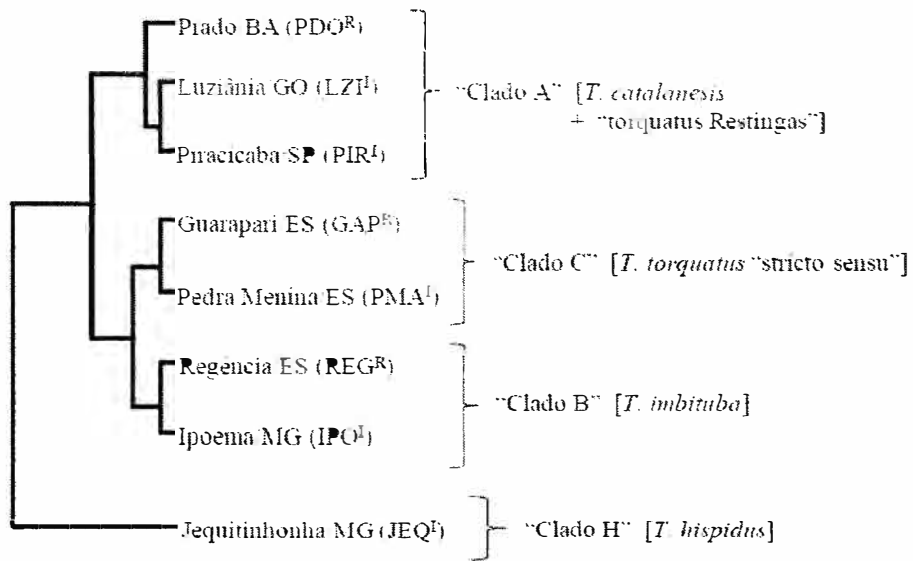


Figura 6: Relações filogenéticas entre os grupos do “complexo *Torquatus*” extraídos de Barros (2016), sendo *Tropidurus hispidus* grupo externo aos clados A, B e C. Os táxons terminais indicam a localidade de coleta dos animais, sendo a letra “R” indicativa de restinga e a letra “I” indicativa de localidade interiorana.

Para Barros (2016) as diferenças de tamanho existentes entre as populações interioranas e de restingas já citadas em Rodrigues (1988), podem estar associadas a temperatura ambiental apresentada nos locais onde estas habitam, sendo as populações interioranas maiores, com membros e dígitos proporcionalmente mais compridos e achatadas dorso-ventralmente, relacionado aos ambientes saxícolas nos quais estes são encontrados, facilitando a locomoção destes por entre as frestas nas rochas e os membros compridos podem facilitar a locomoção entre galhos e troncos que estes escalam. As populações de restingas litorâneas são menos achatadas, menores e com dígitos e membros proporcionalmente mais curtos, fatores que podem estar associados à necessidade destes em se locomover por entre arbustos e os membros curtos facilitam a locomoção em alta velocidade em locais abertos, muito comuns em terrenos arenícolas predominantes nas restingas (Barros, 2016).

Por fim, Barros (2016) discute o papel da influência dos fatores climáticos na disponibilidade de energia dos animais e da temperatura corpórea durante os períodos de inatividade, sendo que as populações interioranas apresentam período de atividade mais curto fato que pode aumentar a longevidade e proporcionar maturidade sexual tardia, aumentando o tamanho corpóreo absoluto. As populações de restinga apresentam papel inverso, com maior período de atividade desencadeando maturidade sexual precoce, longevidade reduzida e conseqüente menor tamanho absoluto.

2 OBJETIVOS

Lagartos fósseis têm sido abundantes no Quaternário na América do Sul, especialmente em ambiente cársticos no Brasil. Muitos fósseis são representados por elementos isolados, restos maxilares, mandibulares e pós-cranianos de pequenos lagartos, principalmente de iguânios, tema desta dissertação. Contudo, geralmente os fósseis são bastante fragmentados, pois além de pequenos dependem de fatores adequados de preservação e coleta, fato este que acaba limitando o conhecimento a respeito da morfologia e evolução destes organismos (Hsiou, 2010, 2017). Assim, a atribuição taxonômica da maioria dos fósseis de lagartos quaternários é ainda pouco conhecida necessitando estudos osteológicos e comparativos com as espécies recentes encontradas na herpetofauna brasileira para fins de identificação taxonômica e sistemática mais acurada.

Existe o tendenciamento de estudos de macrofósseis em contrapartida aos de microfósseis (LaDuke, 1991a), sendo estes últimos geralmente utilizados para estudos tafonômicos e de ambientes deposicionais. Levando-se em conta este atual cenário, a presente dissertação buscou contribuir para o conhecimento da osteologia do sincrânio da espécie *Tropidurus torquatus*, através de uma análise morfológica comparativa entre as populações existentes dentro do “complexo Torquatus” disponíveis na Coleção Herpetológica de Ribeirão Preto (CHRP) da FFCLRP/USP.

Segundo as novas relações filogenéticas acerca das possíveis espécies existentes dentro do “complexo Torquatus” (Consistré, 2012; Kunz & Borges-Martins, 2013; De Sena, 2015), o presente trabalho busca descrever o sincrânio (crânio e mandíbulas) de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GAP^R), Pedra Menina/ES (PMA^l), de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R), de Ipoema/MG (IPO^l) e de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R) e Luziânia/GO (LZI^l). Desta forma, utilizando os critérios descritivos aplicados à osteologia comparada, muitos dados poderão fomentar informações sobre o sincrânio destes organismos, assim, possibilitando um melhor refinamento taxonômico e sistemático para futura identificação de restos fósseis atribuídos ao gênero ao longo do Quaternário.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material

O estudo do material constitui-se principalmente pela concessão, através de empréstimo, dos espécimes utilizados previamente analisados por Barros (2016) da Coleção Herpetológica de Ribeirão Preto (CHRP) do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP/USP). Previamente foram emprestados oito (08) lagartos para testes de dissecação experimental e atribuição de protocolo de preparação de espécimes a seco, sendo entre eles *Tropidurus catalanensis*, de localizações aleatórias e coletas variadas (Anexo I).

Os critérios taxonômicos e geográficos das espécies de *Tropidurus* utilizadas neste trabalho seguem o estudo de Barros (2016), com lagartos do grupo *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* "restingas" de Prado – Estado da Bahia (PDO^R); *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* "restingas" de Luziânia – Estado de Goiás (LZI¹); *Tropidurus torquatus* "stricto sensu" de Guarapari – Estado do Espírito Santo (GAP^R), *Tropidurus torquatus* "stricto sensu" de Pedra Menina – Estado do Espírito Santo (PMA¹), *Tropidurus imbituba* de Regência – Estado do Espírito Santo (REG^R) e *Tropidurus imbituba* de Ipoema – Estado de Minas Gerais (IPO¹), com a identificação de cada lagarto citada no Anexo I.

A distribuição geográfica dos lagartos pode ser observada na figura 7, no qual os marcadores verdes indicam a localidade de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* "restingas"; amarelo indica *Tropidurus imbituba* e vermelho *Tropidurus torquatus* "stricto sensu".

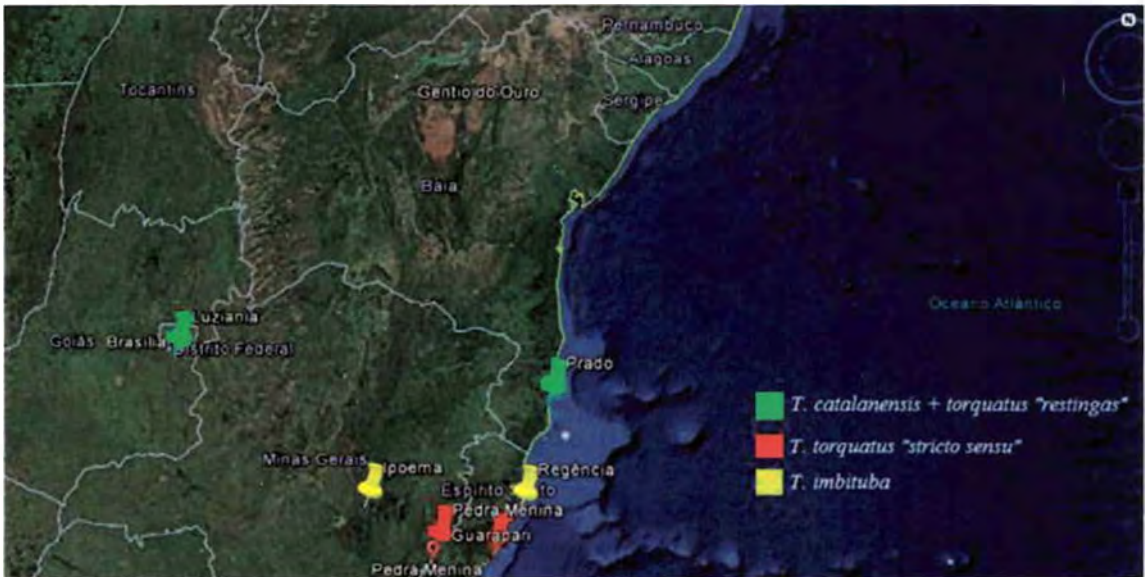


Figura 7: Distribuição das populações de *Tropidurus* utilizadas neste estudo. As marcações avermelhadas indicam as localidades de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu”, as amareladas de *Tropidurus imbituba* e as verdes do grupo *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas”.

3.2. Metodologia

3.2.1 Dissecção e preparação dos espécimes de *Tropidurus*

Para a realização da descrição osteológica do sincrânio de lagartos *Tropidurus* do “complexo Torquatus”, previamente foram desenvolvidos testes de dissecção. Cabe ressaltar que o termo sincrânio (Gregory, 1933) refere-se à soma do conjunto ósseo de crânio e mandíbula do animal, sendo amplamente utilizado em estudos osteológicos recentes.

O protocolo padrão, totalmente desenvolvido e executado pelo autor deste trabalho, foi primeiramente desenvolvido em conjunto com nossos parceiros do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto (LIRP) do Departamento de Biologia da FFCLRP/USP e consistiu em remover a cabeça do animal, em seguida fervê-la por aproximadamente vinte minutos à 150°C. Posteriormente aguardamos o material resfriar por cinco minutos e iniciamos a dissecção. O primeiro passo consistiu em remover toda a pele do material, deixando exposto todos os músculos, ossos e olhos, posteriormente realizou-se a remoção da maior quantidade possível de tecidos moles (Figura 8).

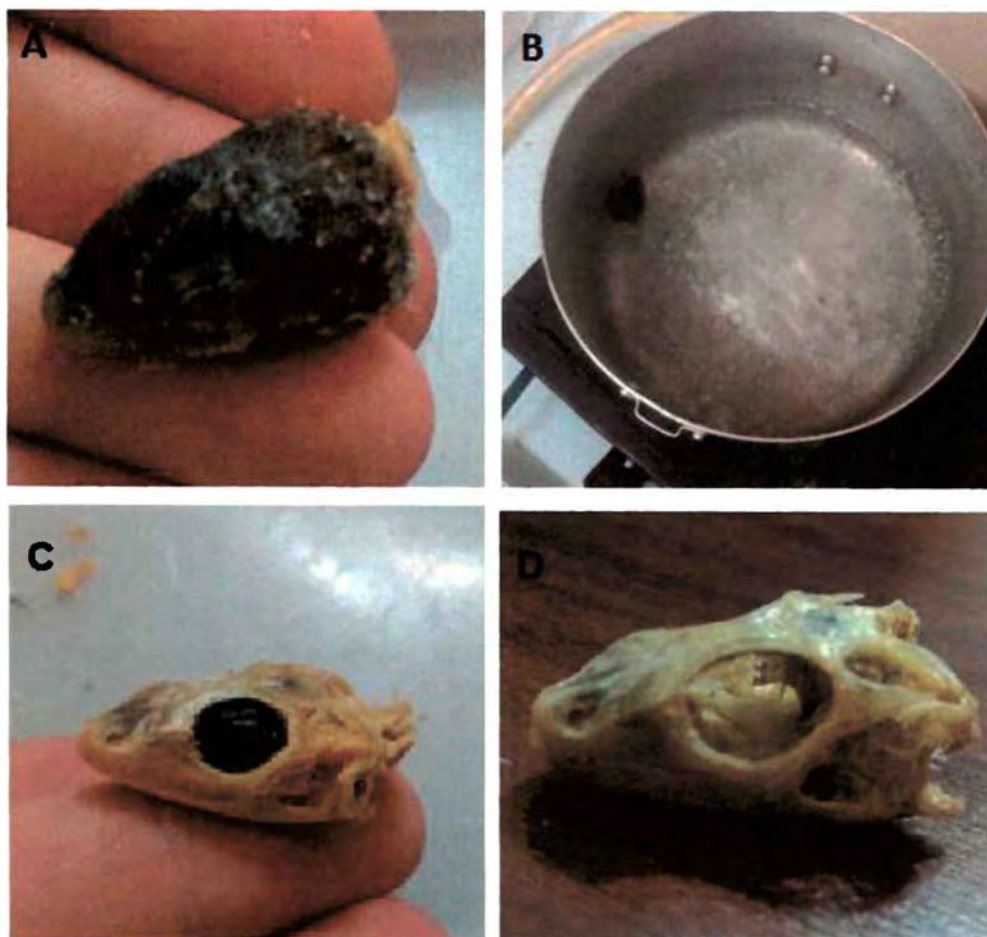


Figura 8: Cabeça de *Tropidurus catalanensis* sendo cozida à 150°C por aproximadamente vinte minutos. Durante o procedimento as escamas começam a se soltar e ficam sobrenadantes no líquido. A) Cabeça de *Tropidurus catalanensis*. B) Processo de cozimento. C) Cabeça de *Tropidurus catalanensis* após remoção da pele e exposição da musculatura, dos olhos e dos ossos. D) Sincrânio de *Tropidurus catalanensis* com remoção manual dos tecidos moles. Observa-se a existência de resquícios musculares pequenos e difíceis de serem removidos.

A remoção manual dos tecidos moles não foi capaz de extrair completamente os músculos menores existentes na cabeça dos lagartos, portanto utilizou-se de banho em água sanitária comercial para completar o processo. Entretanto, foi necessária a realização de vários testes para analisar qual seria o tempo ideal para cumprir o objetivo proposto. Os testes foram desenvolvidos com cinco, dez, quinze, trinta e sessenta minutos de tratamento, sendo visível o maior clareamento e limpeza de forma gradual. Também foi realizado um teste de banho em peróxido de hidrogênio 10 volumes por 24 horas, entretanto não obtivemos resultados significativos e esse procedimento foi descartado (Figura 9).



Figura 9: Sincrânios de *Tropidurus catalanensis* após testes de dissecação com diferentes tratamentos. A) Sincrânio após dissecação sem tratamento. B) Sincrânio com tratamento de peróxido de hidrogênio 10 volumes por 24 horas. C) Sincrânio com tratamento de água sanitária por 5 minutos. D) Sincrânio com tratamento de água sanitária por 10 minutos. E) Sincrânio com tratamento de água sanitária por 15 minutos. F) Sincrânio com tratamento de água sanitária por 30 minutos e G) Sincrânio com tratamento de água sanitária por 60 minutos. Escala de 1 cm.

Após analisar os efeitos do tratamento com água sanitária, escolheu-se o tratamento de cinco minutos como padrão para o trabalho a ser utilizado, visto que a exposição prolongada pode desarticular pequenas estruturas ósseas e interferir na análise morfológica a ser realizada, como observado nos tratamentos de quinze, trinta e sessenta minutos.

3.2.2 Estudo e análise dos espécimes de *Tropidurus*

Antes de iniciar o processo de dissecação dos espécimes deste estudo foram

realizadas medidas rostro-cloacal e de comprimento total dos lagartos para confirmação da diferença existente entre os lagartos de restinga e do interior. Esses valores estão representados no anexo II. As medidas foram desenvolvidas manualmente com auxílio de um barbante e fitas métricas.

Foi mensurado o comprimento, a altura e a largura dos sincrânios dos lagartos com auxílio de paquímetro Brasfort 150 x 0,02mm. Também foram contabilizados os números de dentes na pré-maxila, dentes da maxila esquerda, dentes da mandíbula esquerda. A quantificação está expressa nos anexos III e IV respectivamente.

Em seguida os crânios e mandíbulas foram fotografados com o auxílio da máquina digital Canon EOS Rebel T5i e as imagens desenvolvidas pelo programa Adobe Photoshop CS3 (Figura 10).



Figura 10: Sincrânio de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” de Pedra Menina/ES (PMA¹). CHR1626. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal do crânio; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.

Por fim, o material foi analisado macroscopicamente e foi empregado o uso de microscópio estereoscópico LEICA[®]. A descrição anatômica segue as terminologias de Romer (1956), Oelrich (1956), Jolie (1960), Barbarena (1970) e Evans (2008) (Figura 11).

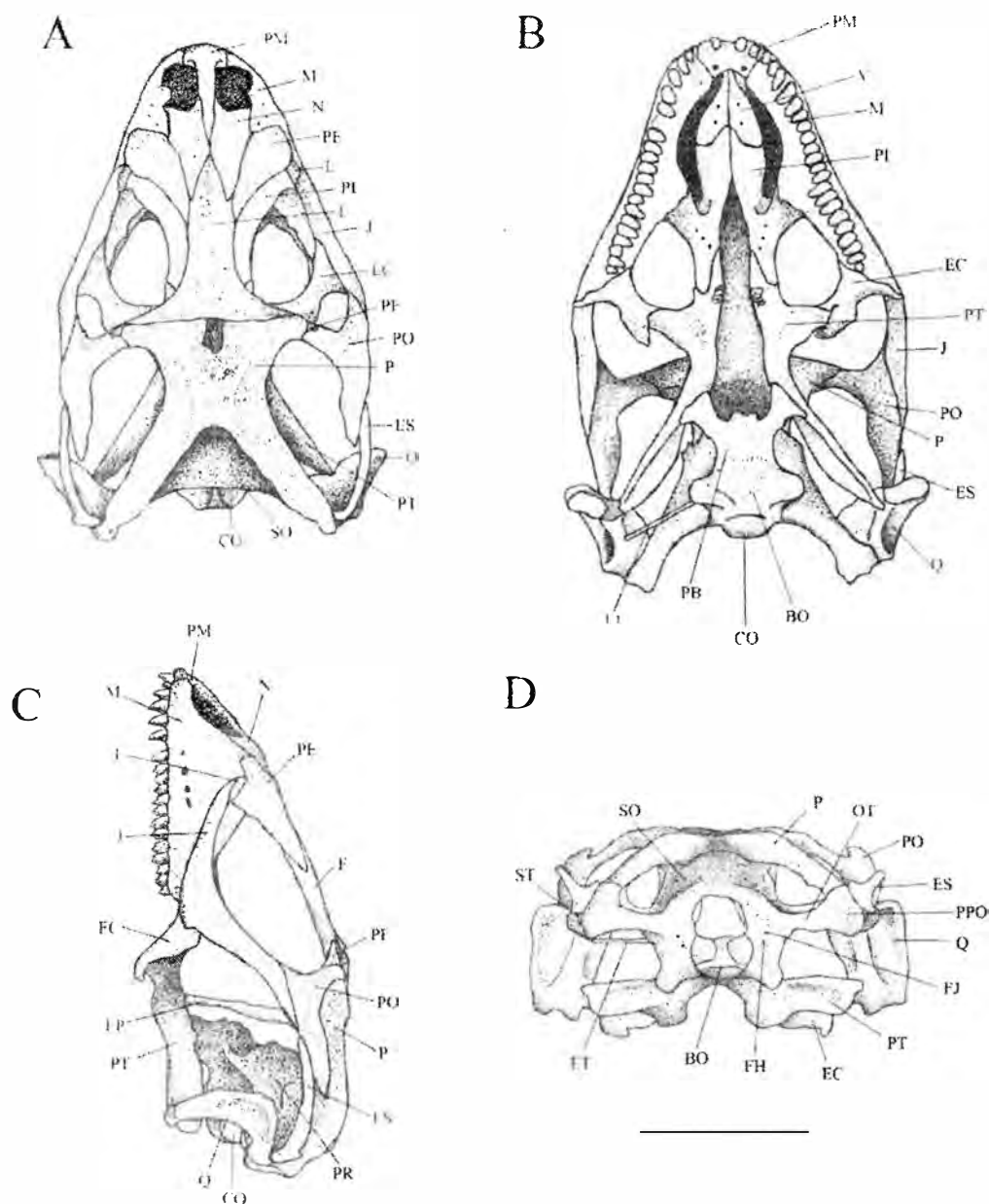


Figura 11: Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹). A) Vista dorsal do crânio de CHR1626. B) Vista palatal do crânio de CHR1623. C) Vista lateral do crânio de CHR1626. D) Vista caudal do crânio de CHR1626. BO – Basioccipital; CO – Cêndilo occipital; EC – Ectoptergóide; EP – Epiptergóide; ES – Esquamosal; ET – Estribo; F – Frontal; J – Jugal; L – Lacrimal; M – Maxilar; N – Nasal; OT – Otopccipital; P – Parietal; PB – Parabasisfenóide; PE – Pré-frontal; PF – Pós-frontal; PL – Palatino; PM – Pré-maxila; PO – Pós-orbital; PPO – Processo paraoccipital; PT – Pterigóide; Q – Quadrado; SO – Supraoccipital; V - Vômer. Escala de 1 cm.

Para cada lagarto foram desenvolvidas imagens com todas as vistas do crânio e da mandíbula. Tais registros são apresentados no anexo V para *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹), no anexo VI para *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R), no anexo VII para *Tropidurus catalanensis* +

Tropidurus torquatus “restingas” de Luziânia/GO (LZI^l), no anexo VIII para *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R), no anexo IX para *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO^l) e no anexo X para *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R).

Como dito anteriormente, o presente trabalho apresenta a descrição do sincrânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA^l), *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R), *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI^l), *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R), *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO^l) e *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R), com comparações dessas populações com outros lagartos já descritos.

4. RESULTADOS

4.1 Descrição osteológica e comparações

Um dos campos mais antigos em estudos biológicos é a análise morfológica e anatômica em répteis, sendo a descrição craniana a mais utilizada na identificação de espécies e estudos taxonômicos de fauna. O crânio dos vertebrados apresenta um longo histórico evolutivo, sofrendo diversas modificações e adaptações no decorrer do tempo e devido a estas alterações, é um dos conjuntos ósseos mais estudados na morfologia comparada. (Romer, 1956)

No presente estudo, a descrição osteológica dos sincrânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* não detalham a região órbito-temporal do neurocrânio devido à mesma ser constituída majoritariamente por estruturas cartilagosas. O trabalho se dedica a descrição das estruturas ósseas do sincrânio mais utilizadas para identificação de fósseis.

4.1.1 - Visão geral

Diferentemente de *Iguana iguana iguana*, *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* não apresentam o crânio em forma triangular, sendo a região posterior de mesmo tamanho que a média e gradualmente reduzida até o limite rostral (Lima *et al.*, 2015). Em vista dorsal o crânio destes lagartos se assemelha ao de *Ameivula ocellifera* (Bizarro & Soares, 2013), e à *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970). Também em relação à *Iguana iguana iguana*, *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* apresentam diferenças na região rostral, no qual é curta e robusta em *Iguana*, e fino e curto nos lagartos deste estudo.

Iguanidae, Agamidae e Chamaeleonidae possuem características de rostro curto com órbitas oculares grandes e processos pterigoides alongados (Herrel *et al.*, 2007; Metzger e Herrell 2005), fato que é também observado nas populações de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas”

e *Tropidurus imbituba*. Frost (1992) também relata a extensa elevação da caixa craniana em *Plica plica*, juntamente com a redução do comprimento do focinho e cita que estes fatores podem estar relacionados. Comparando essas características com animais do gênero *Tropidurus* (apresentam elevação craniana intermediária) e com *Tapinurus semitaeniatus* (apresenta caixa craniana achatada e focinho alongado), como observado na Figura 12.

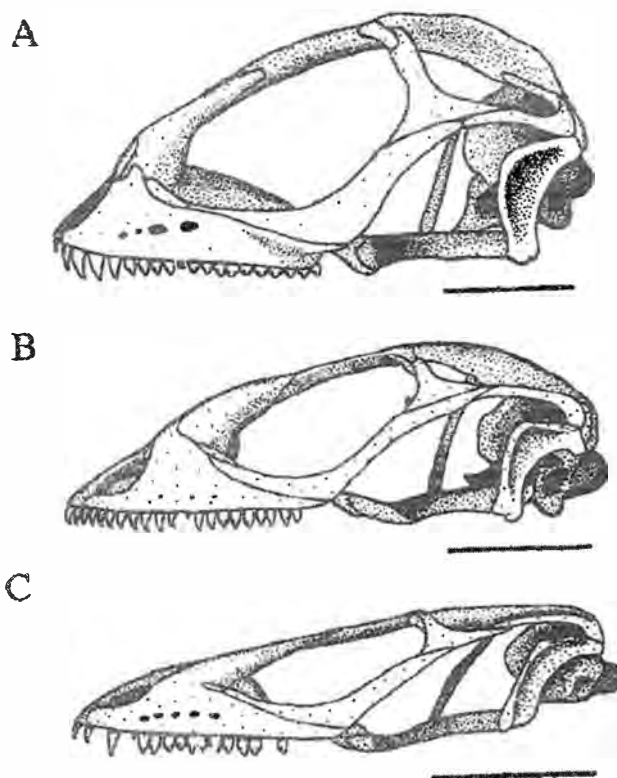


Figura 12: Representação dos crânios de *Plica plica* (A); *Tropidurus atacamensis* (B) e *Tapinurus semitaeniatus*, sendo estes com caixa craniana elevada, intermediária e achatada respectivamente. Figura modificada de Frost (1992). Escalas de 5mm

Scleroglossa tendem a apresentar focinhos alongados para condizer com sua dieta insetívora de captura e mordida rápida, entretanto podemos observar a existência de animais insetívoros com focinho curto como *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba*. Segundo Herrel *et al.* (2007), o encurtamento do focinho em determinados lagartos pode ser explicado como uma vantagem mecânica devido a redução do comprimento da alavanca existente entre a mandíbula e a região rostral.

Os crânios de lagartos apresentam extensa diversidade morfológica, na qual observamos a presença e a ausência de certos elementos ósseos nos mesmos. Em nenhuma das descrições cranianas analisadas no presente trabalho encontrou-se a presença do osso quadradojugal (Lima *et al.*, 2015), tal característica manteve-se ausente em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba*, assim como nos demais Squamata (Evans, 2008).

4.2 Série Facial

4.2.1 Pré-maxila

Localizada na região anterior do sincrânio e composta apenas por um elemento ósseo, a pré-maxila apresenta um processo nasal entre as fossas nasais, se alongando por entre os nasais e possui duas projeções laterais, fornecendo a esse osso a forma de âncora. *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* apresentam de dois a seis dentes pré-maxilares sem cúspides. Em vista palatal esse osso articula-se medialmente com o vômer e lateralmente com os maxilares, com dois forames nos quais passam ramos no nervo olfatório e vasos sanguíneos. A pré-maxila constitui grande parte da fossa nasal, formando seu contorno interno (Figura 13).

Evers Jr. (2007) descreve para a pré-maxila de *Crocodilurus amazonicus* exibindo um processo caudal que separa os dois ossos nasais, contatando o frontal. Em *Iguana iguana iguana* o contato entre os ossos nasais é extenso, com apenas uma pequena projeção da pré-maxila separando os nasais na região anterior e uma projeção pequena do frontal na região posterior (Lima *et al.*, 2015). O mesmo padrão observado em *Iguana iguana iguana* pode ser observado em *Liolaemus occipitallis* (Simões-Lopes & Krause, 1988) e em *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003). Em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e em *Tropidurus imbituba* esse processo caudal é extenso e o contato entre os nasais se apresenta na região medial do osso e de forma sutil, assim como observado em *Ameivula ocellifera* (Bizarro & Soares, 2013) e em *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970). Simões-Lopes & Krause (1988) citam que a pré-maxila é formada a partir de duas placas ósseas que se fundem no indivíduo adulto, formando um único osso. Evans

(2008) descreve que o tamanho, espessura e comprimento do processo nasal entre os ossos nasais podem variar dentro da espécie, sendo uma das características que os lagartos que apresentam modificação de acordo com o estágio ontogenético.

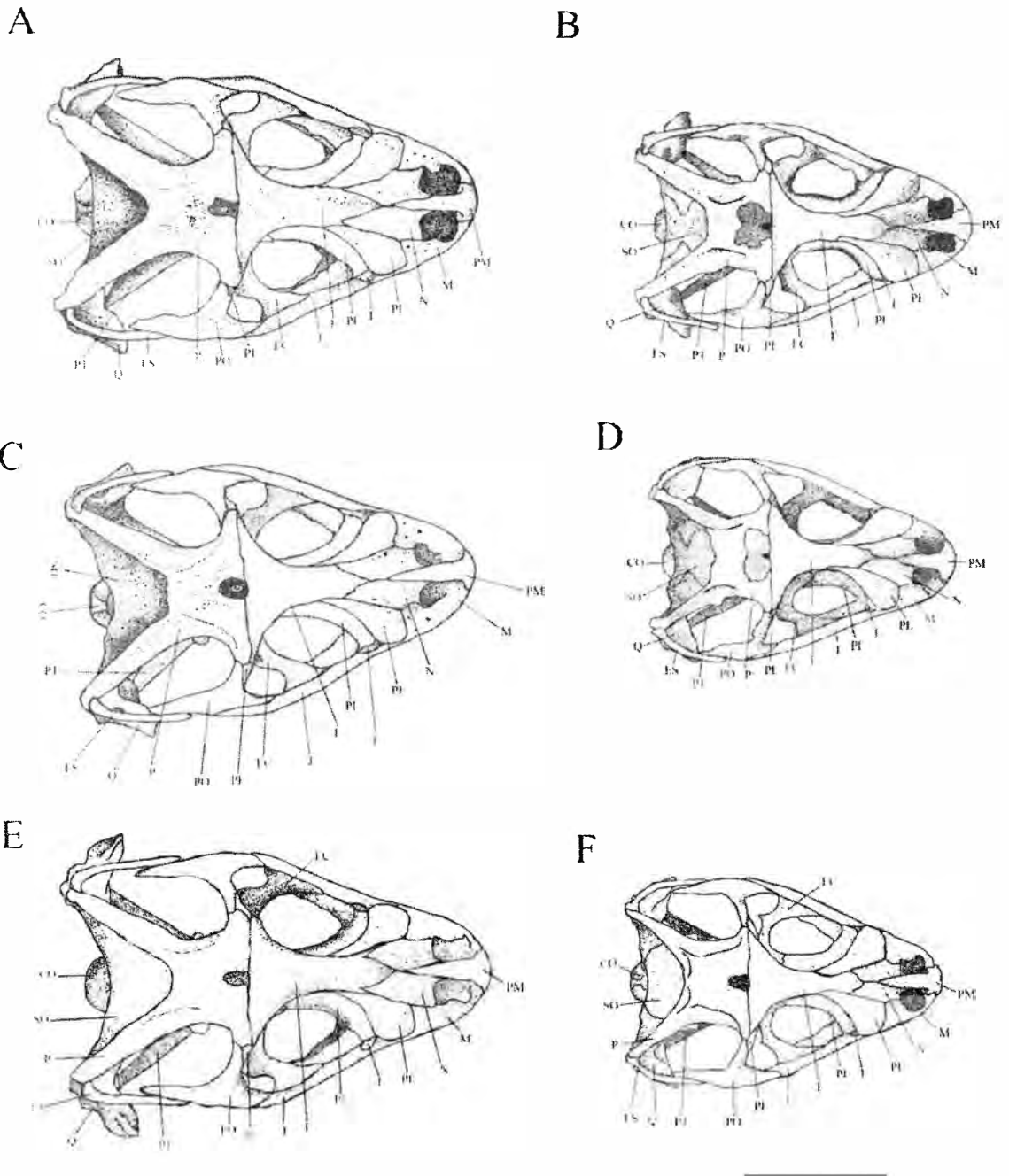


Figura 13: Representação dos crânios das populações estudadas em vista dorsal. A) Crânio de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” de Pedra Menina/ES (PMA¹). B) Crânio de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI¹). D) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R). E) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹). F) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R). CO – Côndilo

occipital: EC – Ectoptergóide; ES – Esquamosal; F – Frontal; J – Jugal; L – Lacrimal; M – Maxilar; N – Nasal; P – Parietal; PE – Pré-frontal; PF – Pós-frontal; PL – Palatino; PM – Pré-maxila; PO – Pós-orbital; PT – Pterigóide; Q – Quadrado; SO – Supraoccipital. Escala de 1 cm.

Segundo Frost (1992) a porção da pré-maxila que carrega os dentes é estreita em *Plica plica*, *Strobilurus* e *Uranoscodon*, contrário do que ocorre em outros lagartos do gênero *Tropidurus* e afirma que o tamanho da pré-maxila não está relacionado com o número de dentes da mesma (Figura 14).

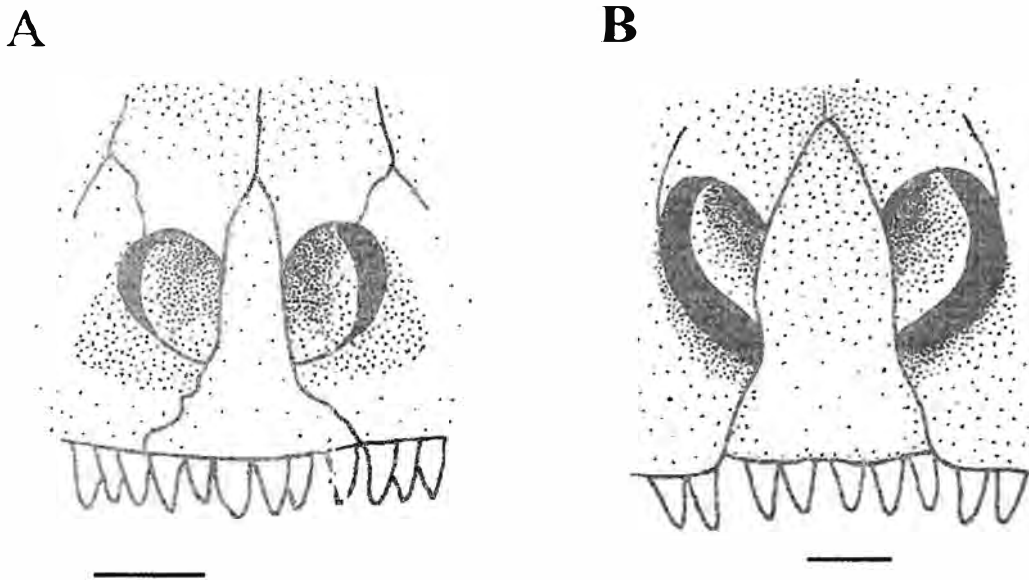


Figura 14: Representação da pré-maxila larga em *Tropidurus melanopleurus* (A) e estreita em *Plica plica* (B). Escalas de 1 mm. Figura modificada de Frost (1992).

4.2.2 - Maxila

Osso pareado com forma aproximadamente triangular localizado na região lateral do crânio semelhante para *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* (Figura 15).

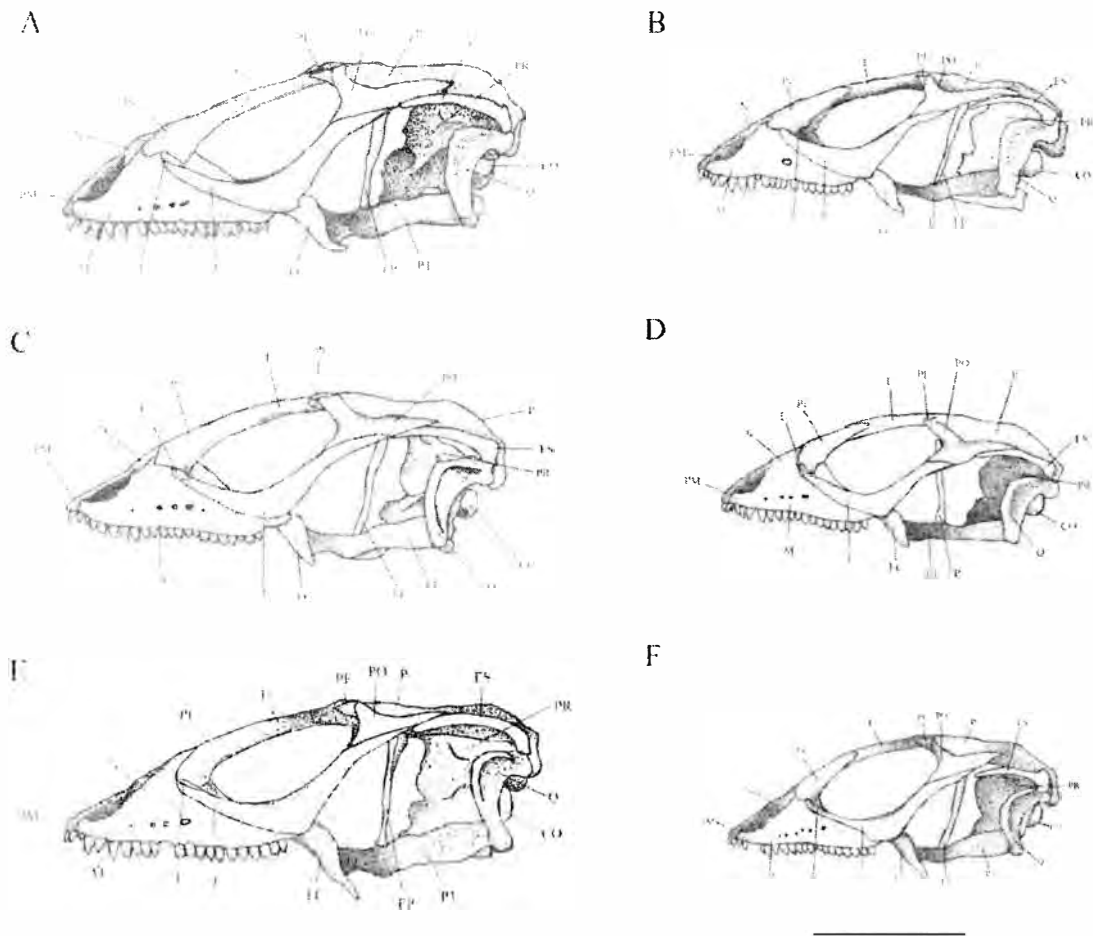


Figura 15: Representação dos crânios das populações estudadas em vista dorsal. A) Crânio de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” de Pedra Menina/ES (PMA^I). B) Crânio de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI^I). D) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R). E) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO^I). F) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R). CO – Côndilo occipital; EC – Ectopterigóide; EP – Epipterigóide; ES – Esquamosal; F – Frontal; J – Jugal; L – Lacrimal; M – Maxilar; N – Nasal; P – Parietal; PE – Pré-frontal; PF – Pós-frontal; PM – Pré-maxila; PO – Pós-orbital; PR – Proótico; PT – Pterigóide; Q – Quadrado; SO – Supraoccipital. Escala de 1 cm.

Em vista dorsal a maxila forma a margem lateral do rostró, articulando-se anteriormente com a pré-maxila e na região média do rostró com o nasal e o pré-frontal (Figura 13). Na região caudal articula-se com lacrimal e forma a região lateral da fossa nasal. Em vista látero-caudal, a maxila forma juntamente com o jugal e o palatino o forame maxilo-palatino (Figuras 13, 15 e 16), este que por sua vez é relativamente maior do que o forame lacrimal, fato comum em iguânios (Frost, 1992).

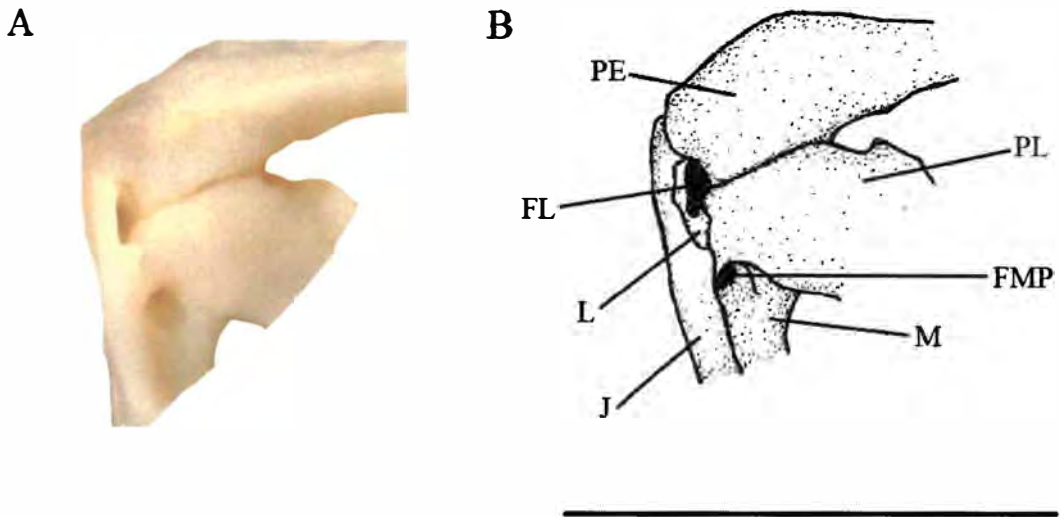


Figura 16: A) Vista látero-caudal da região interna da órbita de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” (CHRP1626) e B) representação esquemática. FL – Forame lacrimal; FMP – Forame maxilo-palatino; J – Jugal; L – Lacrimal; M – Maxila; PE – Pré-frontal; PL – Palatino.

Em vista palatal articula-se anteriormente com a pré-maxila através do processo pré-maxilar, medialmente com o palatino pelo processo nasal, delimitando exteriormente as fenestras vomero-nasalis externas na sua região anterior e na região posterior encontra-se o processo posterior da maxila que delimita parte da fenestra suborbital. Em sua região caudal a maxila articula-se com o ectopterigóide. Em vista lateral (Figura 15), a maxila é o maior osso do crânio, estendendo-se da região anterior do rostro até a região média, constituindo o principal elemento ósseo associado à dentição (Jolie, 1960). Em sua região média existem de quatro a seis forames nutritivos, nos quais ocorre a passagem do nervo alveolar superior e da artéria maxilar.

4.2.3 - Nasal

Ossos par localizados na região média rostral do crânio, formando parte da cobertura da cápsula olfatória em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” e *Tropidurus imbituba*. Em vista dorsal possui forma achatada e articula-se anteriormente no processo caudal da pré-maxila e ântero-lateralmente na maxila, formando parte da fossa nasal (Figura 13) Da região média para caudal os nasais se unem lateralmente com os pré-frontais, afinando-se gradativamente até seu limite caudal e, na região média do rostro, esses ossos suturam-se com a região anterior do frontal. O contato entre cada nasal ocorre sucintamente na

região média do crânio, posteriormente ao final do processo caudal da pré-maxila e logo divergem devido ao contato com a região anterior do frontal.

A união dos ossos nasais se apresenta diversificada entre lagartos, podendo ser de sucinta a longa, de acordo com a prolongação do processo caudal da pré-maxila (Figura 17). Tal processo se apresenta reduzido em *Iguana iguana iguana* (Lima *et al.*, 2015) e em *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988). Já em *Crocodylurus amazonicus* os ossos nasais são completamente separados pelo processo caudal da pré-maxila que se une a margem anterior do frontal (Evers Jr & Soares, 2007), e por fim existem os representantes nos quais o processo caudal da pré-maxila separa parcialmente os nasais, como visto em *Ameivula ocellifera* (Bizarro & Soares, 2013), *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970), *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003), *Tapinurus semitaenius*, *Tropidurus bogerti* (Frost, 1992) e também nos animais do estudo como observado na figura 13.

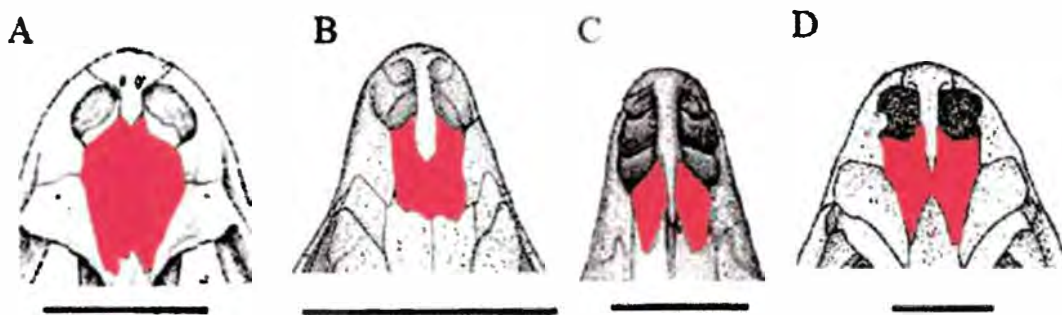


Figura 17: Representação de ossos nasais (em vermelho) de *Liolaemus occipitalis* (A), *Parvilacerta parva* (B), *Crocodylurus amazonicus* (C) e *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” (D). Observa-se a pequena, média e grande área ocupada pelo processo caudal da pré-maxila separando os ossos nasais. Figuras modificadas de Simões-Lopes & Krause (1988), Müller (2002) e Junior & Soares (2007). Escalas de 5mm.

4.3 Série orbital

4.3.1 Pré-frontal

Osso pareado que se estende da região mediana do rostro até a região caudal do mesmo. Anteriormente, articula-se com a maxila e medialmente com os ossos nasais. A região caudal do osso articula-se com o osso frontal e junto com este forma a delimitação interna da fenestra orbital. Em vista dorsal este osso apresenta uma forma que se assemelha a uma “vírgula invertida” (Figuras 13 e 15). Em vista lateral observam-se as suturas do osso anteriormente com o nasal, medialmente com a maxila e

com o lacrimal, estendendo-se rostro-caudalmente formando a parte anterior da órbita (Figura 15). O limite inferior do pré-frontal, juntamente com o palatino e o lacrimal, formam as bordas do forame lacrimal, que dá passagem ao ducto lacrimal (Figura 16).

4.3.2 Lacrimal

Osso pequeno de desenvolvimento tardio que pode estar pouco desenvolvido em lagartos juvenis (Evans, 2008). O lacrimal está presente de forma simples em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba*. Encontra-se na região anterior da órbita, articulando-se ventralmente com o jugal, dorsalmente ao pré-frontal e anteriormente à maxila (Figuras 13 e 15). Em sua porção látero-medial forma grande parte do contorno do forame lacrimal (Figura 16). Em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GAP^R), *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R) e *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R) o lacrimal se apresenta pouco desenvolvido, ocupando apenas um pequeno espaço na lateral do pré-frontal (Figuras 13 e 15).

Este osso é visivelmente presente em espécies como *Iguana iguana iguana iguana* (Lima *et al.*, 2015), *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988), *Parvilacerta parva* (Müller, 2002), *Lygodactylus*, *Naultinus* e *Hoplodactylus* (Stephenson & Stephenson, 1956). Rieppel (1992, 1994) menciona que o lacrimal apresenta desenvolvimento tardio em *Lacerta agilis* e *Lacerta vivipara*, mostrando-se de modo reduzido nestas.

4.3.3 Pós-orbital

Osso par localizado na região medial da parte caudal do crânio e apresenta ligeiramente a forma da letra “Y” (Figuras 13 e 15) tanto para *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba*. Sua presença indica um estado plesiomórfico juntamente com o pós-frontal, pois são ossos geralmente fundidos em outros lagartos e presentes nos ancestrais (Lima *et al.*, 2015). A região anterior contém um processo que está em contato com o jugal (processo jugal), juntamente com o processo látero-medial que se articula tanto com o pós-frontal quanto com o parietal (processo frontoparietal). Seu processo caudal está suturado com o esquamosal (processo esquamosal) e entre o processo jugal e o frontoparietal o osso possui a forma de “V”, no qual faz parte da

órbita e compõe parcialmente a fenestra temporal superior entre as os processos frontoparietal e esquamosal (Figura 13).

4.3.4 - Pós-frontal

Osso par pequeno de formato triangular que representa um estado plesiomórfico juntamente com o pós-orbital (Lima *et al.*, 2015) e forma uma pequena porção da região caudal da órbita e se articula látero-medialmente com o parietal, anteriormente com o frontal e lateralmente com o pós-orbital (Figura 13 e 15). Evans (2008) cita que em lagartos juvenis o pós-frontal pode se apresentar maior do que em adultos e em organismos mais velhos este osso pode estar fundido ao frontal. Em todos os lagartos analisados neste trabalho se fazem presentes os ossos pós-orbitais e pós-frontais (Barbarena *et al.*, 1970; Bizarro & Soares, 2013; Evers Jr & Soares, 2007; Frost, 1992; Lima *et al.*, 2015; Simões-Lopes & Krause, 1988 e Torres-Carvajal, 2003), entretanto pode-se observar que em animais de restinga o pós frontal se apresenta relativamente maior em comparação com os animais de população interiorana (Figura 13).

4.3.5 Jugal

Osso alongado que se estende da região rostral até a região mediana do crânio e que possui forma de uma lâmina achatada com dois processos proeminentes (Figura 13 e 15). Em vista lateral observa-se a articulação da região anterior do jugal ao lacrimal na borda superior e inferiormente observa-se a sutura com a maxila que se estende até a região média do osso (processo maxilar). Na região vântro-medial observa-se a articulação com o ectopterigóide. Na região caudal nota-se a articulação com o pós-orbital, no qual forma a borda inferior da órbita (processo temporal). Em vista dorsal observa-se a articulação anterior com o lacrimal, medialmente com o ectopterigóide e caudalmente com o pós-orbital de forma mais evidente. O jugal forma a borda externa lateral do crânio e internamente parte da órbita. Tal osso se apresenta de forma evidente em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas”, *Tropidurus imbituba*” e em *Iguana iguana iguana*, entretanto a forma como o processo esquamosal se encontra com o esquamosal possui variação ontogenética, podendo apresentar um contato maior em lagartos mais velhos (Evans, 2008).

4.4 Série medial

4.4.1 Frontal

Osso dorsal na região média do sincrânio, estendendo-se da porção medial do rostro até a porção medial do crânio em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* (Figura 13). Anteriormente surge da região de junção dos dois nasais e prolonga-se até o fim dos mesmos, onde se une aos pré-frontais, acompanhando-o até seu limite, onde forma grande parte das órbitas. Em sua região porção forma dois processos anterolaterais que se articulam com os pós-frontais. Na grande extensão da região caudal o frontal se sutura ao parietal e na porção média desse limite inferior forma o forame pineal. Em lagartos mais velhos pode estar fundido com o pós-frontal (Evans, 2008).

O frontal pode se apresentar de forma fundida ou não em lagartos, demonstrando heterocronias existentes neste grupo (Lima *et al.*, 2015). *Iguana iguana iguana* (Lima *et al.*, 2015), *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970), *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988), *Crocodylus amazonicus* (Evers Jr & Soares, 2007) e *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003) apresentam um único frontal, localizado na região média do crânio, assim como observado em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba*, entretanto adultos de *Saurodactylus*, *Pachydactylus*, *Feylinia*, *Eumeces*, *Diploglossus*, *Lacerta* e *Anguis* foram descritos com frontais não fusionados (Jolie, 1960).

Jolie (1960) cita que a localização do forame pineal está normalmente localizada na sutura entre o frontal e o parietal, assim como observado em *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988) e também nos lagartos deste estudo, entretanto Evans (2008) cita que a ossificação atrasada ao redor do forame pineal pode gerar dificuldades em determinar sua localização, pois pode variar de acordo com a idade do lagarto.

4.4.2 Parietal

Osso com forma ligeiramente retangular localizado na parte média do crânio e se estende até a região caudal do mesmo. Sutura-se anteriormente com o frontal e possui dois processos rostro-laterais anteriormente que estão associados aos dois pré-frontais e um pequeno ponto de articulação com o pós-orbital lateralmente. A partir da região

média para a caudal estendem-se dois processos supratemporais alongados que se articulam com o quadrado e o esquamosal (Figura 13). Na região caudal estão associados os ossos da região occipital. Na porção mediana do limite anterior do osso, existe o forame pineal e os limites laterais do parietal possuem formato côncavo, delimitando grande parte da fenestra temporal superior. Payne *et al.* (2011) constataram que a junção frontoparietal como uma sindesmose, uma articulação fibrosa revestida por tecido fibroso.

O processo supratemporal apresenta uma lâmina em sua região dorsal que se estende de seu início até seu limite caudal, sendo esta o local de acomodação dos músculos adutores da mandíbula e sua porção caudal se une ao supraoccipital e ao esquamosal de forma simples e pouco rígida, evidenciando a mobilidade de elementos cranianos. Em adultos os processos supratemporais se mostram maiores e com grande área de inserção muscular, diferentemente do que é observado em juvenis, nos quais os músculos adutores da mandíbula são ligados apenas a margem lateral deste osso (Evans, 2008).

O parietal se apresenta conservado e semelhante em lagartos de todos os grupos, com características comuns como possuir formato retangular, delimita o contorno medial das fenestras temporais e está localizado caudalmente ao frontal (Lima *et al.*, 2015), entretanto tal osso não se apresenta fundido em determinadas espécies (McDowell & Bogert, 1954; Romer, 1956). Em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* o parietal é constituído por um único elemento ósseo, apresenta um processo de ossificação lento e que se estende pós-nascimento, sendo um dos ossos que mais sofre alterações ontogenéticas. A região que circunda o forame pineal não está completamente formada e é denominada fontanela pineal, no qual gradualmente se fecha ao longo do envelhecimento do lagarto (Evans, 2008).

Em relação ao posicionamento do forame pineal em lagartos, este pode variar de localização em diversas formas e de acordo com a idade do lagarto, sendo que durante o processo de ossificação a fenestra pode ser completamente fechada ou ter sua localização inicial modificada (Evans, 2008). Em *Ameivula ocellifera* (Bizarro & Soares, 2013), *Crocodylus amazonicus* (Evers Jr & Soares, 2007) e, em *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970), este forame é ausente nos lagartos descritos pelos autores. Em *Parvilacerta parva* (Müller, 2002) o forame se encontra na região medial do parietal, sendo seus limites exclusivamente circundados por este osso. Em

Stenocercus guentheri (Torres-Carvajal, 2003) o mesmo se apresenta no limite fronto-parietal, sendo apenas seu limite caudal delimitado pelo parietal enquanto a maioria de seu limite está na região caudal do frontal. *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988) apresenta o forame localizado na região de sutura frontoparietal e é delimitado igualmente por esses dois ossos, enquanto *Tapinurus semitaeniatus*, *Tropidurus bogerti*, *Tropidurus stolzmanni*, *Plica umbra* (Frost, 1992), *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” e *Tropidurus imbituba* apresentam o forame no limite fronto-parietal, porém com sua maior parte localizada na região anterior do parietal, sendo apenas a região anterior do forame composta pelo limite caudal do frontal (Figuras 18 e 13).

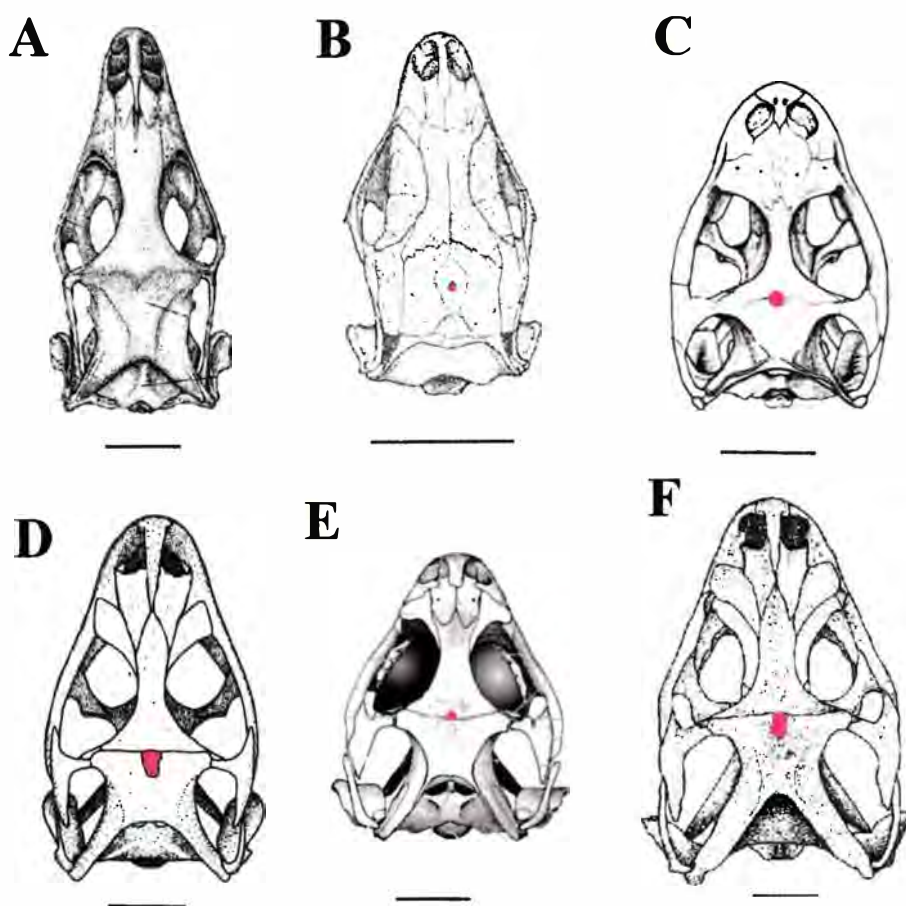


Figura 18: Representações em vistas dorsais dos crânios de *Crocodilurus amazonicus* (A), *Parvilacerta parva* (B) *Liolaemus occipitalis* (C), *Tropidurus stolzmanni* (D), *Stenocercus guentheri* (E) e *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” (F), com o forame pineal ausente no primeiro e marcado na cor vermelha nos demais. Figuras modificadas de Evers Jr & Soares (2007); Müller (2002); Simões-Lopes & Krause (1988); Frost (1992) e Torres-Carvajal (2003). Escalas de 5mm.

4.5 Série temporal

4.5.1 Esquamosal

Osso par localizado na região póstero- lateral do crânio, formando a região caudal da fenestra supratemporal em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* (Figura 15). Articula-se dorsalmente com o parietal e anteriormente sutura-se com o processo esquamosal do pós-orbital. O esquamosal é grácil e alongado, apresentando um aumento de espessura na região posterior, dando um formato de um “prego” curvado, semelhante ao observado em *Iguana iguana iguana* (Lima *et al.*, 2015), *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970) e *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988). Em lagartos jovens o contato com o processo esquamosal do jugal pode ser reduzido em comparação ao adulto, visto que o processo de ossificação pós-natal pode influenciar na espessura e no comprimento desses dois ossos (Evans, 2008).

4.5.2 Supratemporal

Pequeno osso par localizado na região látero-caudal do crânio circundado pelo processo paraoccipital do otoccipital, pela porção caudal do esquamosal e pelo côndilo cefálico do quadrado tanto para *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* (Figura 19). Em *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988) o supratemporal está localizado em um ponto de mobilidade existente entre o segmento maxilar, o osso quadrado e o occipital.

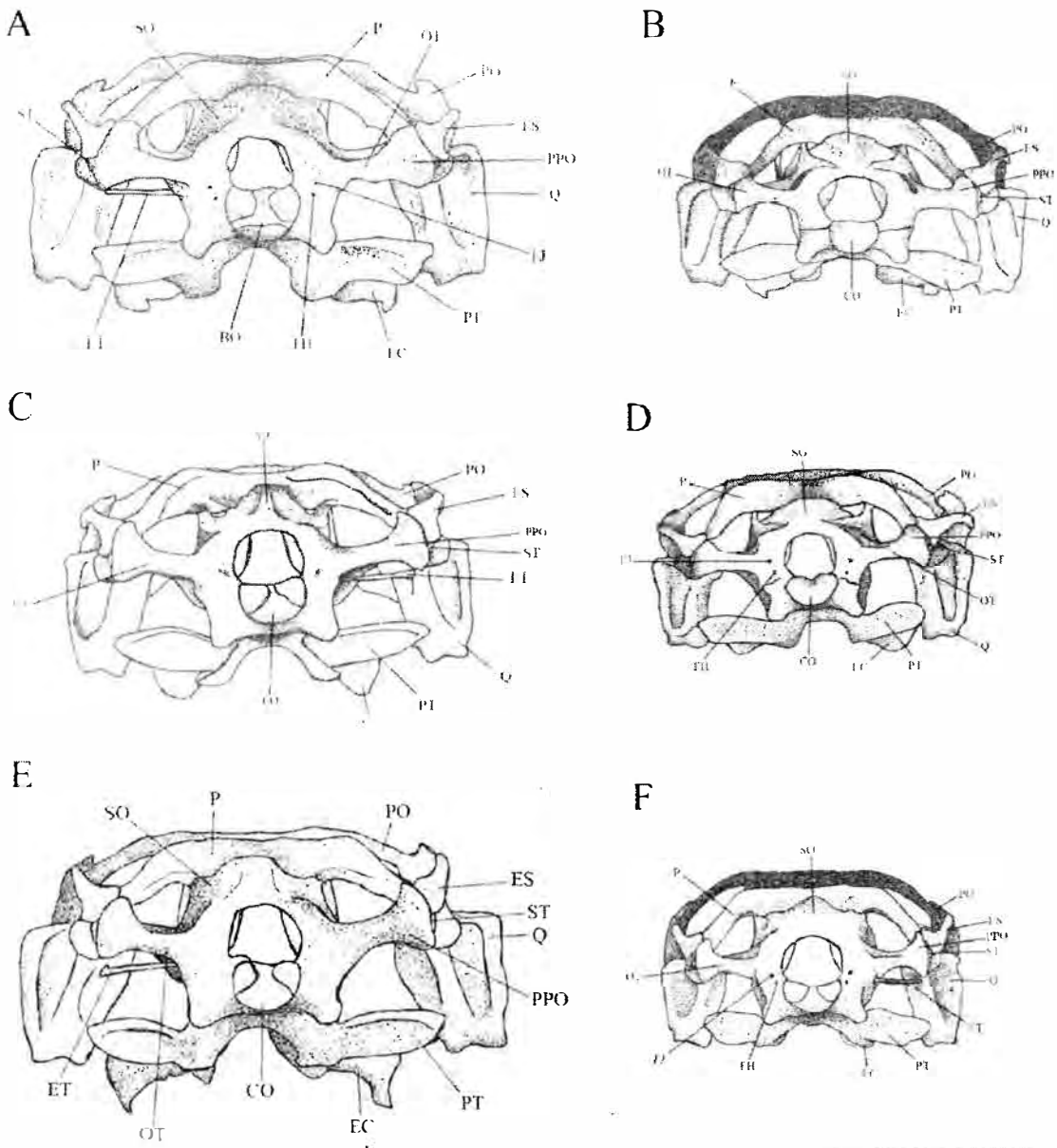


Figura 19: Representação dos crânios das populações estudadas em vista dorsal. A) Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA^I). B) Crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI^I). D) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R). E) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO^I). F) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R). CO – Côndilo occipital; EC – Ectopterigóide; ES – Esquamosal; ET – Estribo; FH – Forame hipoglossal; FJ – Forame jugular; OT – Otoparietal; P – Parietal; PO – Pós-orbital; PPO- Processo paraoccipital; PT – Pterigóide; Q – Quadrado; SO – Supraoccipital; ST – Supratemporal.

4.5.3 - Quadrado

Semelhante em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba*, é um osso par localizado na margem pósterolateral do crânio exibindo forma retangular e dividido em quatro

segmentos: dorsal, ventral, anterior e posterior. A região dorsal apresenta um côndilo cefálico de contornos irregulares voltados posteriormente, nos quais estão ligados através de cartilagens intercalares ao supratemporal e ao esquamosal lateralmente, enquanto se une dorso-medialmente à face inferior do processo paraoccipital do otoccipital (Figura 19). Ventralmente observa-se o processo condilar com ligeira concavidade, que se articula a mandíbula. A superfície anterior é lisa e sem nenhuma articulação com elementos ósseos (Figura 15) e a posterior é côncava com uma crista posterior que a separa em duas metades: a medial e a lateral (Figura 19). A região medial serve de origem para o músculo adutor da mandíbula e na região lateral está a área de contato com o processo quadrado do pterigóide. Na porção medial da crista posterior encontra-se uma depressão na qual se aloja a região anterior do tímpano e para a inserção dos músculos adutores mandibulares externos. De acordo com Frost (1992) a existência de uma fossa superior expandida em lagartos do gênero *Tropidurus* e o pequeno processo quadrado do esquamosal que não preenche totalmente essa fossa, não são observados em outros iguanídeos (Figura 20). A região lateral do quadrado (concha lateral) pode sofrer gradativo aumento com o tempo de vida do lagarto, sendo esta mais uma característica ontogenética (Evans, 2008).

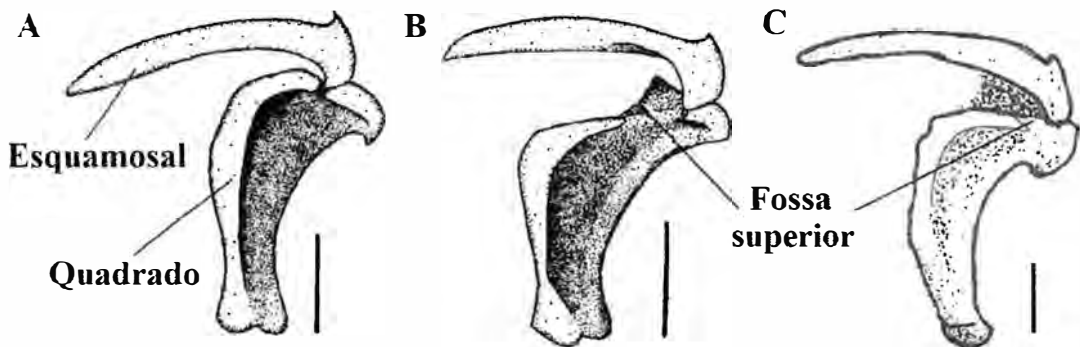


Figura 20: Representação da fossa superior nos ossos quadrado e esquamosal em *Leiocephalus carinatus* (A), *Tropidurus borgeti* (B) e *Tropidurus torquatus* “stricto sensu”. Figura modificada de Frost (1992). Escalas de 2mm.

4.6 Série palatina:

4.6.1 Vômer

Pequeno osso par localizado na região palatal do crânio. Em vista palatal, exhibe formato de um “V”. Articula-se anteriormente com a pré-maxila e posteriormente com o

palatino. A margem lateral encontra-se a fenestra vômero-nasal externa, que se inicia na região anterior do vômer e termina na região anterior do palatino (Figura 21).

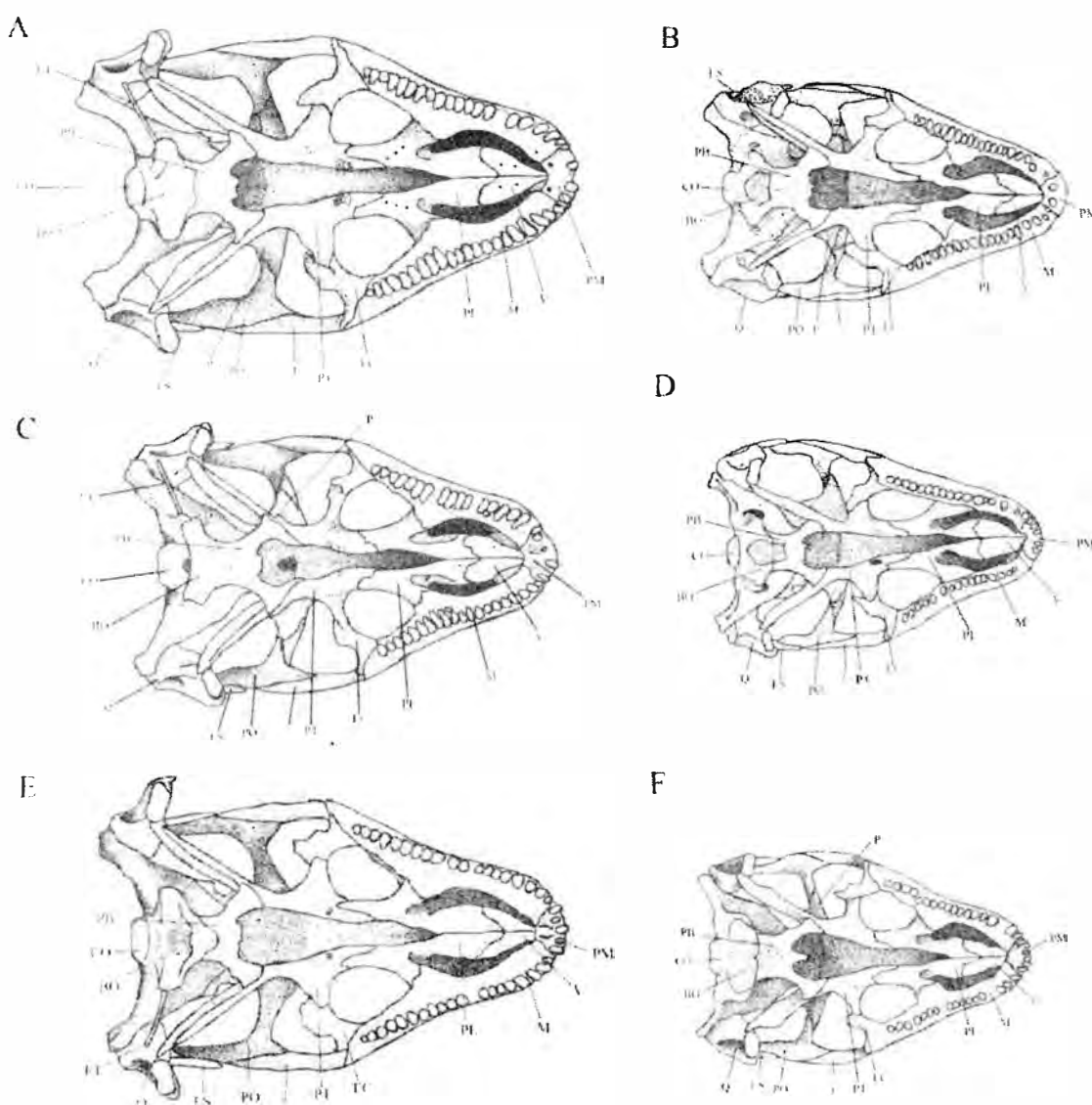


Figura 21: Representação dos crânios das populações estudadas em vista dorsal. A) Crânio de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” de Pedra Menina/ES (PMA^I). B) Crânio de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI^I). D) Crânio de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R). E) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO^I). F) Crânio de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R). BO – Basioccipital; CO – Côndilo occipital; EC – Ectopterigóide; ES – Esquamosal; J – Jugal; M – Maxilar; P – Parietal; PB- Parabasisfenóide; PL – Palatino; PM – Pré-maxila; PO – Pós-orbital; PT – Pterigóide; Q – Quadrado; V - Vômer. Escala de 1 cm.

Em *Tropidurus torquatus* “stricto sensu”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus*

torquatus “restingas”, *Tropidurus imbituba*, *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988), *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003) e em *Iguana iguana iguana* (Lima *et al.*, 2015) esse osso apresenta duas porções semelhantes suturadas na região anterior do mesmo e são curtos, diferentemente do que é observado em *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970), *Crocodylus amazonicus* (Evers Jr. & Soares, 2007) e *Ameivula ocellifera* (Bizarro & Soares, 2013). Tal característica pode estar relacionada ao rostro relativamente curto em iguânios e alongado em Teiidae (Figura 22). Jerez (2007) cita que em espécies de *Mabuya sp* esse osso se apresenta na forma de uma placa fundida, enquanto *Brookesia* apresenta fusão deste osso com a pré-maxila. Os forames existentes no vômer apresentam passagem dos ramos do nervo palatino anterior e vasos sanguíneos (Evans, 2008).

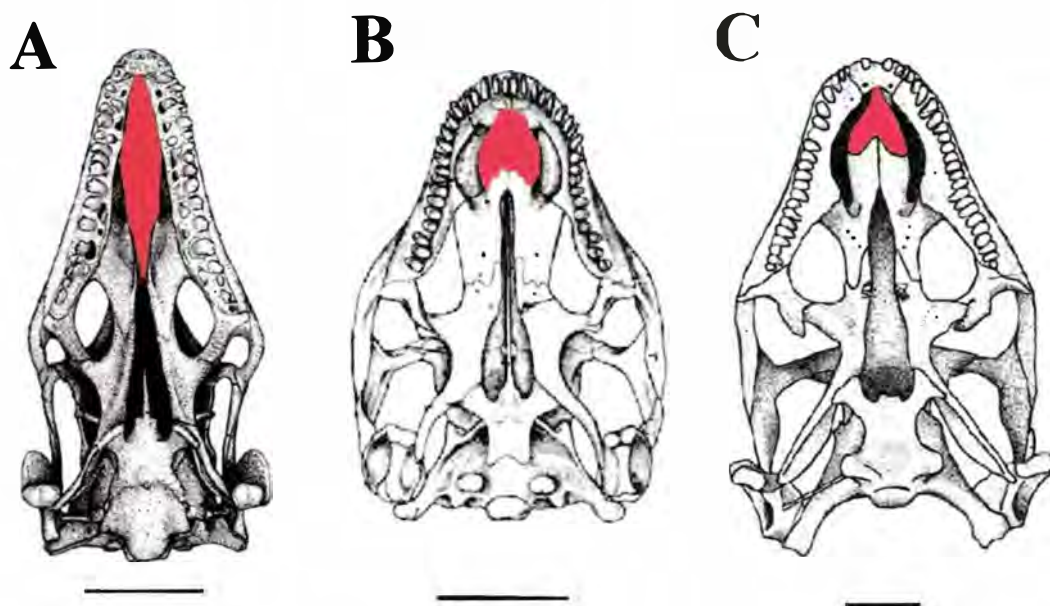


Figura 22: Representação dos crânios em vista palatal de *Crocodylus amazonicus* (A), *Liolaemus occipitalis* (B) e *Tropidurus torquatus* “stricto sensu”. O vômer é a estrutura óssea indicada em vermelho, evidenciando sua grande extensão em teiídeos e pequena em iguanídeos. Figuras modificadas de Evers Jr & Soares (2007) e Simões-Lopes & Krause (1988). Escalas de 5 mm.

4.6.2 Palatino

Osso par que se inicia em uma única porção suturada e se divide em duas porções posteriores (Figura 21). Apresenta formato alongado com um processo rostral articulado ao vômer (processo vomeriano) e processo caudal com junção pterigóide (processo pterigóide). Exibe também um processo lateral (processo maxilar-ectopterigóide) em

sua região mediana que se articula com a região mediana da maxila e delimita a porção distal da fenestra vômero-nasal externa e dorsalmente delimita parte da fenestra orbital inferior tanto em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e em *Tropidurus imbituba*. Os pequenos forames existentes neste osso apresentam ramos de nervos e vasos sanguíneos da mucosa oral (Oelrich, 1956). Em geral o palatino é um osso comum entre lagartos descritos, variando apenas nos tamanhos dos processos e no comprimento da sutura rostral (Barbarena *et al.*, 1970; Simões-Lopes & Krause, 1988; Müller, 2002; Torres-Carvajal, 2003; Evers Jr. & Soares, 2007; Bizarro & Soares, 2013 e Lima *et al.*, 2015).

4.6.3 - Ectopterigóide

Pequeno osso par localizado na região lateral e palatal do crânio, exibindo formato irregular, no qual estão inseridos os músculos pterigo-mandibulares. Articula-se anteriormente à região dorsal da maxila e na região medial do jugal, posteriormente à projeção lateral do pterigoide, formando a junção dos elementos do palato com os ossos do teto craniano (Figura 21). Em vista palatal forma parte da delimitação da fenestra suborbital em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba*. Juntamente com o pterigóide formam o conjunto craniano que se une ao processo coronóide da mandíbula e permite a forte movimentação desta (Evans, 2008). Assim como o palatino, esse osso possui aspectos semelhantes e conservativos em lagartos (Barbarena *et al.*, 1970; Simões-Lopes & Krause, 1988; Müller, 2002; Torres-Carvajal, 2003; Evers Jr. & Soares, 2007; Bizarro & Soares, 2013 e Lima *et al.*, 2015;).

4.6.4 Pterigóide

Osso par localizado na região palatal do crânio de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e de *Tropidurus imbituba*. Em sua porção anterior articula-se com a região posterior do palatino. Possui um processo anterior que forma parte da delimitação da fenestra suborbital e articula-se com o ectopterigóide lateralmente por uma falange (Figura 21). Na porção média do osso, o pterigóide se une a região dorsal do epipterigóide ventralmente, associado aos processos anterolaterais do parabasisfenóide. Em sua porção caudal o osso apresenta um longo processo posterior que se estende até a porção distal do crânio e se articula com a

região ventral do quadrado, com um recesso côncavo no qual está inserido o músculo pterigóide (Evans, 2008). Camp (1923) cita a ocasional presença de dentes no pterigóide de lagartos e Lima *et al.* (2015) descrevem a existência destes em *Iguana iguana iguana*, principalmente no processo palatino, característica presente também em *Mesalina watsonana* (Khosravani *et al.*, 2011), *Mabuya sp* (Evers Jr & Soares, 2007), *Tropidurus torquatus "stricto sensu"*, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus "restingas"* e em *Tropidurus imbituba* das populações interioranas, porém estes dentes não foram observados nas populações de restingas. Evans (2008) relata que a existência de dentes palatais aumenta de acordo com a idade do lagarto, sendo esta mais uma característica ontogenética.

4.6.5 Epipterigóide

Osso par com forma alongada unindo a região palatal com o teto craniano em *Tropidurus torquatus "stricto sensu"*, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus "restingas"* e *Tropidurus imbituba*. Em vista lateral observa-se a articulação desse osso com a região ventral do pterigóide (fossa columelar) e com a região dorsal do parietal, mantida por ligamentos originados do músculo pseudotemporal superficial (Figura 15). Este osso se apresenta extremamente semelhante em diversos crânios de lagartos, variando apenas em comprimento e espessura. (Barbarena *et al.*, 1970; Simões-Lopes & Krause, 1988; Müller, 2002; Torres-Carvajal, 2003; Evers Jr. & Soares, 2007; Bizarro & Soares, 2013 e Lima *et al.*, 2015).

4.7 Neurocrânio

Em lagartos adultos os ossos do neurocrânio podem estar fusionados (proótico, opistótico e exoccipital na maioria dos casos), com centros de ossificação independentes e que podem ser observados nos jovens (Stephenson & Stephenson, 1956; Evans, 2008). *Tropidurus torquatus "stricto sensu"*, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus "restingas"* e *Tropidurus imbituba* exibem características semelhantes com demais grupos de lagartos, com a delimitação entre os elementos do neurocrânio pouco visíveis devido ao fato que todos os espécimes do estudo serem adultos.

Devido a sua constituição cartilaginosa, a região órbito-temporal do neurocrânio não foi descrita, também não estão inclusos o detalhamento do opistótico e dos estribos, visto que são ossos muito pequenos e de complexa retenção na preparação do material.

4.7.1 Basioccipital

Osso localizado médio-ventralmente que juntamente com o basisfenóide forma o assoalho do neurocrânio em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* (Figura 21). Anteriormente está suturado com a região caudal do basisfenóide e ântero-lateralmente aos proóticos, dificilmente distinguível em adultos (Simões-Lopes & Krause, 1988; Evans, 2008). Sua região caudal está suturada as regiões medianas dos otoccipitais, contribuindo para a formação da parte medial do côndilo occipital. A constituição do côndilo por mais de um elemento ósseo é uma característica observada em répteis em geral (Romer 1956; Barbarena *et al.*, 1970; Simões-Lopes & Krause, 1988; Torres-Carvajal 2003; Evers Jr & Soares, 2007; Khosravani *et al.*, 2011 e Lima *et al.*, 2014). A união do basioccipital com o exoccipital não é visível em *Anolis*, *Scincus* e *Lygosma*, sendo que nestes gêneros o côndilo occipital é formado apenas pelo basioccipital (Lima, 2014). Em sua região pósterio-ventral apresenta dois tubérculos esfeno-ccipitais, projetados vêntrio-lateralmente.

4.7.2 Parabasisfenóide

Osso localizado na região anterior do neurocrânio, exibindo dois processos basipterigóides na região ântero-ventral, responsáveis pela articulação do neurocrânio aos pterigóides. O parabasisfenóide une o neurocrânio ao resto do crânio em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* (Figura 21). Essa articulação forma um ponto de mobilidade entre os segmentos maxilar e occipital (Simões-Lopes & Krause, 1988). A margem posterior do basisfenóide está suturada a região anterior do basioccipital, formando juntamente a este, o assoalho do neurocrânio. Também se articula ao proótico lateralmente. Na região anterior está fundido ao processo cultriforme (derivado do paraesfenóide), tornando impossível a observação da sutura entre este processo ao basisfenóide, motivo pelo qual autores denominam esses elementos ósseos como um único elemento, o parabasisfenóide, padrão observado em diversos lagartos (Lima *et al.*, 2014). No parabasisfenóide está localizado o canal vidiano que apresenta passagem para artérias cerebrais e para ramos do nervo craniano facial (Evans, 2008). Nos lagartos do estudo, o processo cultriforme está presente em todos os espécimes, porém devido à

dificuldade durante o processo de dissecação, o mesmo foi perdido.

4.7.3 Supraoccipital

Osso localizado na região caudal do crânio com formato de uma “sela”, localizado dorsalmente ao forame magno, delimitando a região occipital do teto craniano em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* (Figura 19). As margens laterais do supraoccipital estão articuladas com o proótico e posteriormente com a região médio-lateral do otoccipital, um de cada lado. A região dorsal do supraoccipital está articulada com região ventral do parietal. O supraoccipital é derivado de mais de um componente embriológico, sendo eles partes das capsulas óticas superiores e os arcos occipitais (Evans, 2008).

4.7.4 Otoccipital

Osso pareado e lateralmente disposto na face caudal do crânio, formando a borda lateral do forame magno e o terço lateral do côndilo occipital em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* (Figura 19). O otoccipital é formado pela fusão do exoccipital e do opistótico e encerra a região póstero-lateral do neurocrânio. Esses dois ossos se fundem ainda no estágio embrionário em muitos lagartos (Estes *et al.*, 1988; Maisano, 2001, 2002) e no estágio juvenil em *Shinisaurus crocodilurus* (Bever *et al.*, 2005) e *Laerta vivipara* (Rieppel, 1992). Também se apresentam fundidos em *Iguana iguana iguana* (Lima, 2014), *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2009), *Varanus prisca* (Head *et al.*, 2009), *Eremias persica*, *Measalina watisonana* (Khosravani *et al.*, 2011) e *Shinisaurus crocodilurus* (Bever *et al.*, 2005). O otoccipital apresenta três processos: o condilar, que forma o terço lateral do côndilo occipital; o esfenoccipital, pequeno e pouco visível; e, os processos paraoccipitais, que se estendem até a região lateral externa do crânio. Os processos paraoccipitais se articulam com o quadrado ventralmente, medialmente ao supratemporal e dorsalmente à região caudal do esquamosal e ao processo supratemporal do parietal. Em vista caudal o otoccipital está em contato com a região vântro-lateral do supraoccipital, vântro-medialmente ao o basioccipital e a região rostral está unida ao proótico. Acima da articulação com o basioccipital existem três forames, forame vago ou jugular (no qual ocorre a passagem dos nervos IX, X e XI), forame hipoglosso (no qual ocorre a passagem do nervo XII) e a

fenestra perilinfática (no qual se encontra a membrana timpânica secundária), detalhados na figura 23. Vale ressaltar que o número de forames hipoglossos é variável em lagartos (Evans, 2008).

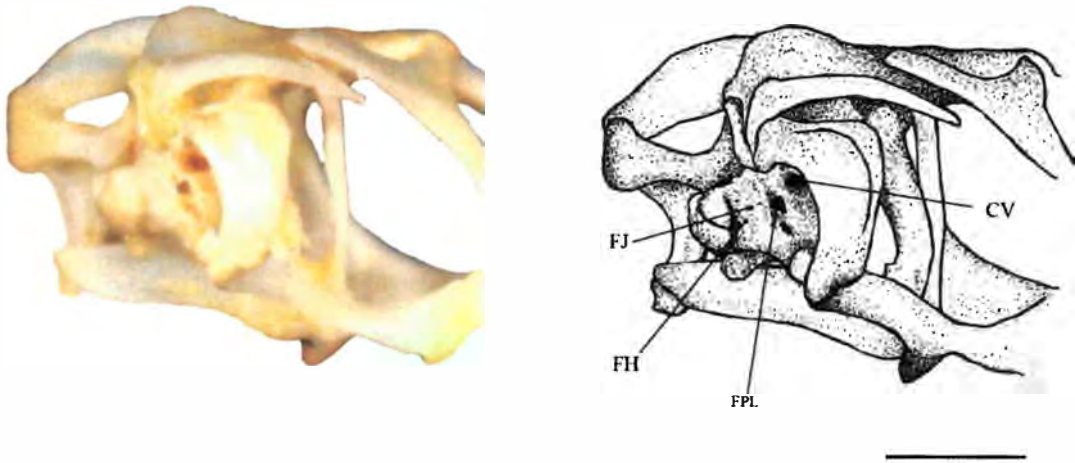


Figura 23: Vista póstero-lateral do crânio de *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” (A) e representação esquemática desta vista (B) evidenciando os forames laterais existentes no neurocrânio. CV – Cavidade vestibular; FH – Forame hipoglossos; FJ – Forame jugular e FPL - Fenestra perilinfática. Escala de 5mm.

4.7.5 Orbitosfenóide

Região ossificada na porção rostral do neurocrânio delimitando o mesmo apesar de não possuir contato com nenhum outro elemento ósseo do crânio (Lima *et al.*, 2105). Exibe aspecto côncavo posteriormente e encontra-se entre os dois epipterigóides. É derivado da ossificação da porção dorsal da pila mitótica (Torres-Carvajal, 2003 e Bell *et al.* 2009). De acordo com Simões – Lopes & Krause (1988), esses elementos ósseos são extremamente frágeis na região órbito-temporal, em referência a dificuldade em mantê-los intactos durante o procedimento de dissecação, e raramente passam por processo de fossilização. Em *Tropidurus torquatus* “stricto sensu”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* esta estrutura também é muito frágil, sendo que no procedimento de dissecação a maioria foi perdida ou fragmentada, tornando inviável a descrição acurada. O orbitosfenóide também é pouco relatado em descrições de outras espécies de lagartos.

4.7.6 Proótico

Osso par localizado na região rostro-lateral do neurocrânio (Figura 15), contribuindo na delimitação da margem rostral do processo paraoccipital em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba*, formando a parede ântero-lateral do neurocrânio na maioria dos répteis (Stephenson & Stephenson, 1956; Torres-Carvajal, 2003; Bever *et al.*, 2005; Bell *et al.*, 2009; Head *et al.*, 2009 e Khosravani *et al.*, 2011). Exibe três processos: o alar, o anterior inferior e o posterior. O primeiro é pequeno, pouco desenvolvido e localizado rostro-lateralmente com sua borda denominada crista alar; enquanto o anterior inferior é rostro-ventralmente articulado com o parabasisfenóide e ventralmente com o basisfenóide, formando uma faceta juntamente com o processo alar (incisura proótica) que apresenta passagem para o nervo trigêmeo (V) e veias cefálicas; e, o posterior sobrepõe à superfície rostral do processo paraoccipital do otoccipital, além de constituir a margem anterior da fenestra oval, formando a parede medial da cavidade timpânica. Entre o processo alar e o anterolateral existe um recesso no qual está alojado o forame do nervo facial (Nervo VII) e em sua lateral existe a cavidade vestibular, no qual ocorre a passagem do nervo auditivo ou vestibulo-coclear, como observado na figura 23 (Nervo VIII).

4.8 Mandíbula

4.8.1 Dentário

Osso que ocupa praticamente toda a porção anterior da mandíbula exibindo na porção rostro-medial a sínfese mandibular, local onde as hemimandíbulas se articulam (Figura 24). Lateralmente são observados foramens mentais de numeração variável (responsáveis pela transmissão dos terminais do nervo alveolar e vasos sanguíneos), semelhantes em forma aos existentes em *Iguana iguana iguana* (Lima *et al.*, 2015).

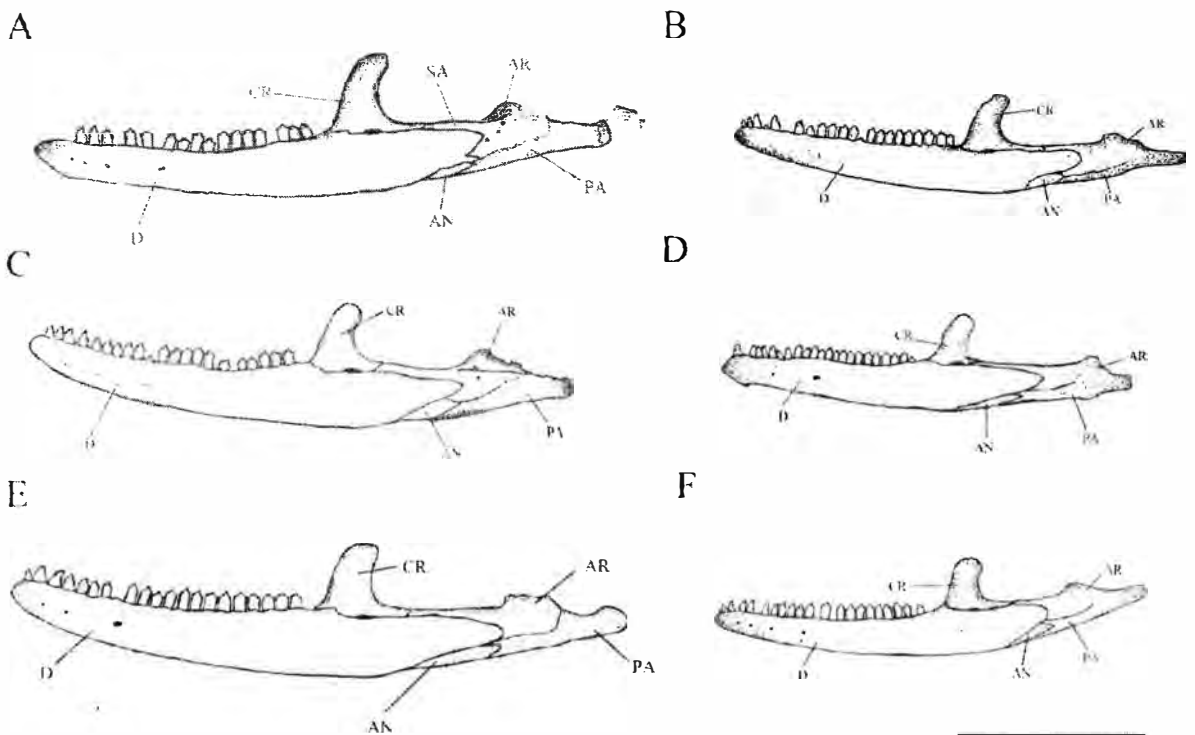


Figura 24: Representação das mandíbulas das populações estudadas em vista lateral. A) Mandíbula de *Tropicidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA¹). B) Mandíbula de *Tropicidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Mandíbula de *Tropicidurus catalanensis* + *Tropicidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI¹). D) Mandíbula de *Tropicidurus catalanensis* + *Tropicidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R). E) Mandíbula de *Tropicidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹). AN – Angular; AR – Articular; CR – Coronóide; D – Dentário; PA – Pré-articular; SA – Suprangular. Escala de 1 cm.

Posteriormente, é possível observar o forame suprangular, que é delimitado ventralmente pelo dentário e dorsalmente pelo coronóide, encontrando-se na articulação entre esses ossos. Em vista ventral, exhibe dois processos: o pósterodorsal e pósteroventral, separados pela inserção em cunha do osso esplenial. O processo pósterodorsal se articula dorsalmente com o coronóide e ventralmente ao esplenial, enquanto o pósteroventral está dorsalmente ao esplenial. Em *Tropicidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropicidurus catalanensis* + *Tropicidurus torquatus* “restingas” e *Tropicidurus imbituba* pode-se observar a extensão da região caudal do dentário além do limite do coronóide, fato observado também em *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988), *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003), *Uranoscodon superciliosus*, *Tropicidurus bogerti* e *Tropicidurus melanopleurus* (Frost, 1992) corroborando com Evans (2008) que determina tal extensão comum em iguanídeos. Em *Crocodylus amazonicus* (Evers Jr & Soares, 2007), *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970), *Ameivula ocellifera* (Bizarro & Soares, 2013) e *Parvilacerta parva* (Müller,

2002) o dentário não apresenta essa característica, limitando-se a área anterior do processo posterior do coronóide (Figura 25). Em vista medial o dentário ocupa a região anterior e se estende até a porção medial da mandíbula, onde se articula com o esplenial e ao processo anterior do coronóide. É possível observar cavidades de substituição dentária ao longo do osso (Figura 26).

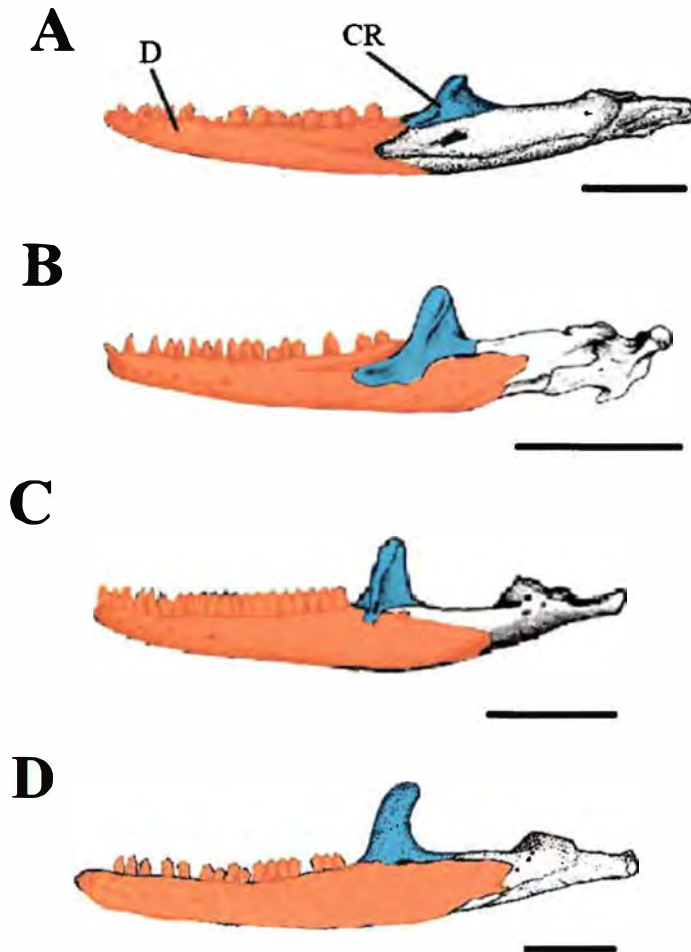


Figura 25: Representação das mandíbulas em vista lateral de: A) *Crocodilurus amazonicus*; B) *Liolaemus occipitalis*; C) *Stenocercus guentheri*; D) *Tropidurus torquatus* "stricto sensu". A região alaranjada corresponde ao dentário (D) e a azulada ao coronóide (CR). Figura modificada de Simões-Lopes & Krause (1988), Torres-Carvajal (2003) e Evers Jr & Soares (2007). Escalas de 5mm.

4.8.2 - Coronóide

Osso em formato de tripé que segue a linha contínua do dentário com um processo coronóide elevado (ou dorsal), no qual está inserida musculatura adutora da mandíbula (Haas, 1973), associado a quatro outros processos: o labial e o ântero-medial, que se articulam ao dentário e à região medial do esplenial; o processo labial curto (Evans,

2008), que está articulado ao pré-articular; o póstero-medial que delimita a região anterior da fossa adutora e, o posterior, suturado ao suprangular (Figura 26).

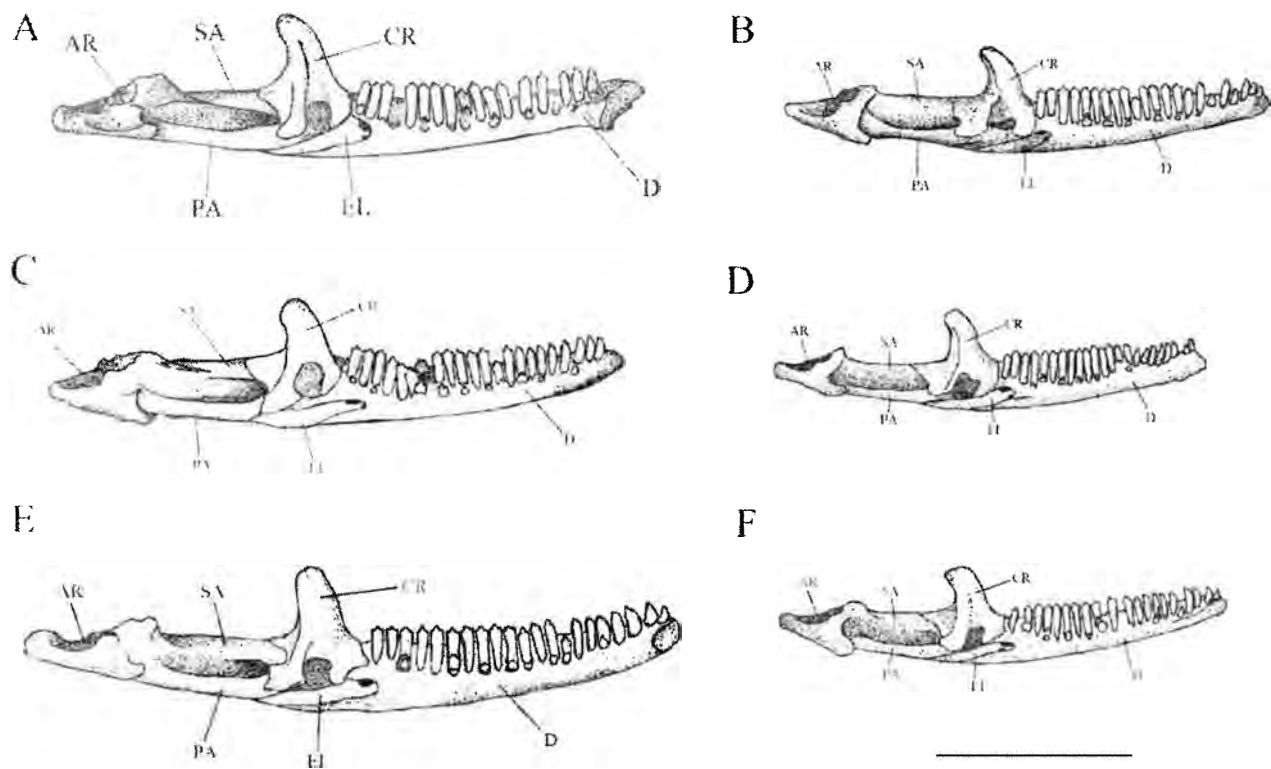


Figura 26: Representação das mandíbulas das populações estudadas em vista medial. A) Mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Pedra Menina/ES (PMA^I). B) Mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R). C) Mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” de Luziânia/GO (LZI^I). D) Mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” de Prado/BA (PDO^R). E) Mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO^I). AR – Articular; CR – Coronóide; D – Dentário; EL – Esplenal; PA – Pré-articular; SA – Suprangular. Escala de 1 cm.

A região medial apresenta uma crista que surge no processo coronóide e se estende até a porção posterior do processo labial curto. Lateralmente, pode ocorrer a extensa sobreposição do dentário pelos processos labial e ântero-medial em *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988) e ocorre de forma sutil em *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003), em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” e *Tropidurus imbituba* (Figura 25). A extensão do processo posterior e a redução ou ausência de processo labial é uma característica comum em iguanídeos (Evans, 2008).

4.8.3 Suprangular

Osso localizado na região posterior da mandíbula, se articulando anteriormente com o processo posterior do coronóide, ântero-ventralmente com a região caudal do dentário, ventralmente com uma discreta sutura que gradualmente se fundiona com o pré-articular (Figura 26). Na região anterior apresenta o forame suprangular anterior e caudalmente o forame suprangular posterior, em ambos os forames ocorre a passagem dos ramos do nervo alveolar inferior e vasos sanguíneos (Evans, 2008). Em vista medial forma parte da fossa mandibular juntamente com o articular (pré-articular dermal). Em *Crocodilurus amazonicus* (Evers Jr & Soares, 2007), *Ameivula ocellifera* (Bizarro & Soares, 2013), *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970) e *Parvilacerta parva* (Müller, 2002) o suprangular é comparativamente grande em relação ao observado em *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 1988), *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003) e em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” e *Tropidurus imbituba*”, sendo nos Iguânicos médio-anteriormente extenso em comparação aos teiídeos (Figura 27).

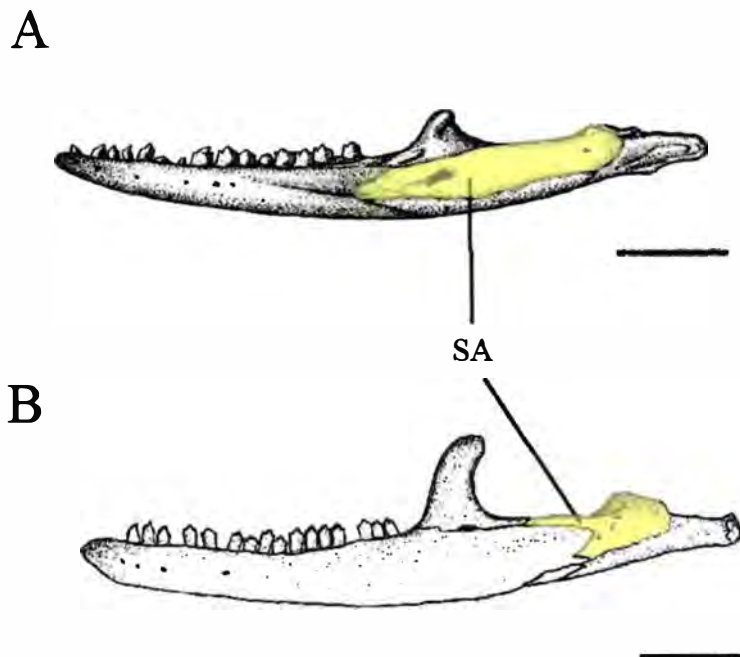


Figura 27: Representações das mandíbulas de: A) *Crocodilurus amazonicus*; e B) *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. As áreas amarelas representam o osso suprangular, grande no primeiro e menor no segundo. Figura modificada de Evers Jr & Soares (2007). Escalas de 5mm.

4.8.4 Angular

Pequeno osso alongado localizado na região médio-ventral da mandíbula, articulando-se ântero-lateralmente à porção caudal do dentário e póstero-lateralmente à região anterior do pré-angular (Figura 24). Apresenta vântro-medialmente um forame neurovascular. Em *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970) e *Crocodilurus amazonicus* (Evers Jr & Soares, 2007) o angular se apresenta alongado e extenso, ocupando cerca de um quarto da mandíbula (Figura 49 A). Já em *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003), *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” e *Tropidurus imbituba* esse osso é reduzido e quase não pode ser observado nas vistas lateral e medial, sendo este melhor observado em vista ventral (Figura 28 B e C). Presch (1969) relata que o osso angular pode tanto estar ausente quanto presente em lagartos iguanídeos *Phrynosoma modestum*.

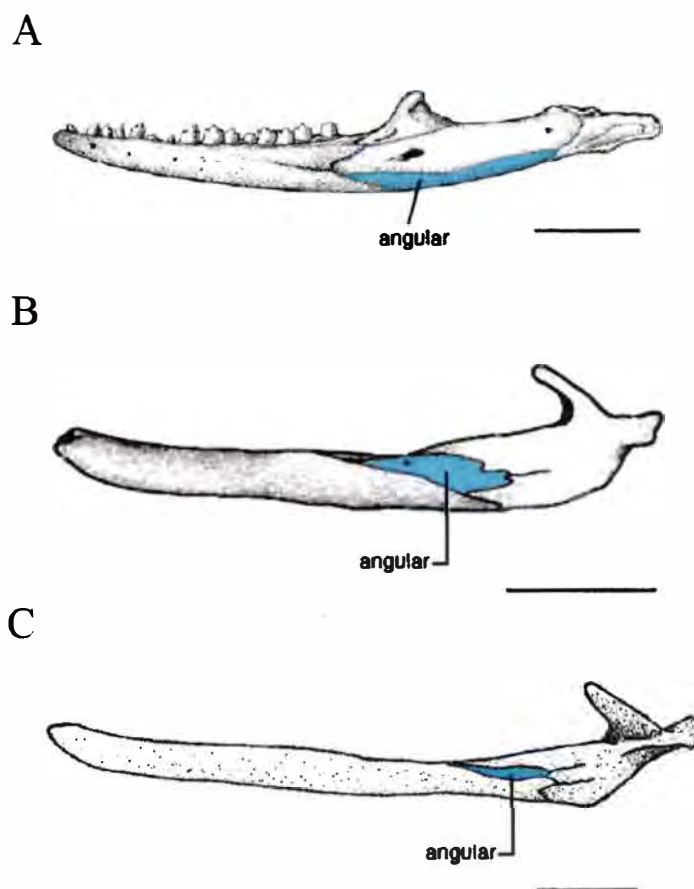


Figura 28: Representação esquemática da mandíbula em vista lateral de: A) *Crocodilurus amazonicus*; vista ventral de B) *Stenocercus guentheri*; e C) *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. Em azul está o osso angular, evidenciando a diferença de tamanho proporcional existente entre A, B e C. Figuras modificadas de Evers Jr & Soares (2007) e Torres-Carvajal (2003). Escalas de 5mm.

4.8.5 Esplênial

Osso achatado e estreito localizado na região medial da mandíbula que se articula anteriormente com o dentário, dorsalmente com uma pequena porção do coronóide e posteriormente com o pré-articular (Figura 26). Na região anterior, estão localizados o forame alveolar inferior e o milohióide rostral (ou anterior), nos quais passam os ramos linguais e milohióide do nervo mandibular e vasos sanguíneos (Oelrich, 1956). Segundo Lima *et al.* (2015), o esplênial é presente em *Iguana iguana iguana* de modo reduzido, assim como observado em *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003), *Liolaemus occipitalis* (Simões-Lopes & Krause, 2003), *Tropidurus stolzmanni*, *Plica plica* (Frost, 1992) e nos lagartos deste estudo (*Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “*restingas*” e *Tropidurus imbituba*). Evans (2008) argumenta que o esplênial é normalmente reduzido em iguanídeos com exceção dos representantes fósseis do grupo, nos quais pode chegar até a região anterior da mandíbula. Em *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970), *Crocodilurus amazonicus* (Evers Jr & Soares, 2003) e *Parvilacerta parva* (Müller, 2002) o esplênial se apresenta de forma alongada, surgindo logo no começo do dentário e se estendendo até a região medial do coronóide, bem diferente do observado em iguanídeos (Figura 29). *Gekko*, *Mabuya*, *Anolis* e *Xantusia* apresentam ausência ou redução do osso esplênial, fato que geralmente está associado à redução e a perda do angular (Simões-Lopes & Krause, 1988).

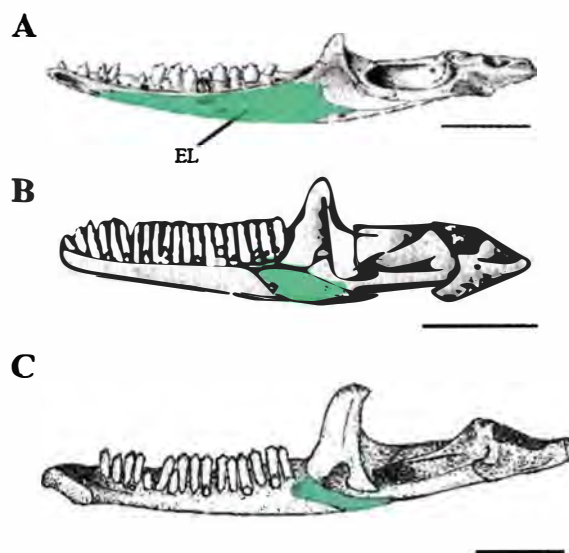


Figura 29: Representação das mandíbulas em vista medial de: A) *Crocodilurus amazonicus*; B) *Stenocercus guentheri*; C) *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”. As áreas verdes representam o osso esplênial (EL), alongado em Teiídeos e pequeno em Iguanídeos. Figuras modificadas de Evers Jr & Soares (2003) e Torres-Carvajal (2003). Escalas de 5mm.

4.8.6 Articular

Osso que se localiza na região póstero-ventral da mandíbula em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* (Figura 26). É formado da união do pré-articular (de origem dermal) e do articular (de origem endocondral). Sua porção endocondral está localizada na região posterior da mandíbula e é o local onde ocorre a articulação crânio-mandibular através da fossa glenóide com o quadrado (Figuras 24 e 26). A superfície articular apresenta forma plana em *Ameivula ocellifera* (Bizarro & Soares, 2013) e *Crocodylus amazonicus* (Evers Jr & Soares, 2007), entretanto em *Tupinambis teguixin* (Barbarena *et al.*, 1970), *Iguana iguana iguana* (Lima *et al.*, 2015), *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e em *Tropidurus imbituba* esta exibe certa concavidade, visto a região ventral convexa do osso quadrado, formando uma articulação sinovial (Payne *et al.*, 2011)

Anteriormente está alocado abaixo do processo lingual do coronóide, articulado com a região médio-dorsal do esplenial e ventralmente sutura-se com a região látero-medial do angular (Figura 29C) e com a região médio-caudal do suprangular, embora sua sutura seja de difícil distinção. Forma grande parte da fossa mandibular juntamente com o suprangular e na região caudal estão o processo angular (projeção medial da região caudal do pré-articular.) e o processo retroarticular (este formado por duas cristas que se fundem formando o tubérculo retroarticular, que representa a porção caudal da mandíbula).

A fusão do articular, suprangular e angular é característica comum entre lagartos (Lima *et al.*, 2015). De acordo com Camp (1923), a fusão do pré-articular com o articular é uma característica geral para os lagartos adultos. Em *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” e *Tropidurus imbituba* os três elementos ósseos apresentam-se fundidos com apenas resquícios do que seriam as suturas anteriores e para melhor elucidação estes foram descritos separadamente assim como em *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003). Em *Iguana iguana iguana* os três elementos são claramente individualizados inclusive em organismos adultos (Lima *et al.*, 2015).

4.8.7 - Dentição

Tropidurus torquatus “*stricto sensu*”, *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus*

torquatus “restingas” e *Tropidurus imbituba* apresentam dentes heterodontes e ocos, com constante presença de alvéolos de substituição tanto na maxila quanto na mandíbula (Anexo IV: Figuras 13, 15, 24 e 26). Os dentes da pré-maxila são recurvados posteriormente, com tamanho semelhante aos outros dentes da maxila. Não apresentam cúspides e podem variar em quantidade de 2 a 6 (Figuras 13 e 15). Nos exemplares analisados os dentes maxilares variam de 16 a 23 (Figura 13 e 15, Anexo IV). Os primeiros dentes da região mesial da maxila apresentam formato coniforme, semelhante aos dentes da pré-maxila, porém curvados caudalmente e não apresentam cúspides (Figura 13). Esses dentes variam de 2 a 5 em cada maxila. Há o aparecimento gradual de uma cúspide nos dois primeiros dentes méso-distalmente, seguido do surgimento da segunda cúspide na região mesial dos dentes, que segue presente em todos os subsequentes (de 11 a 16 dentes tricúspides) (ver Figura 13). Na mandíbula, os dentes do dentário seguem o mesmo padrão de dentição da maxila, sendo os primeiros coniformes e curvados posteriormente (variando em quantidade de 1 a 5) seguidos de dentes bicúspides (de 1 a 4) e posteriormente tricúspides (de 15 a 19), totalizando de 20 a 26 dentes nestes ossos (ver Figuras 24 e 26).

Os dentes apresentam padrões de substituição dentária contínua, no qual os novos que surgem abaixo dos antigos proporcionam erosão nestes e gradualmente os substituem na maxila, padrão comum em iguânicos (Evans, 2008).

Os padrões de dentição são caracteres diagnósticos em lagartos, principalmente em heterodontes (Evans, 2008), porém em lagartos Tropiduridae e Polychrotidae a variação tanto em número quanto em forma dos dentes não demonstra nenhuma forma de padrão relacionada a desenvolvimento ontológico, sendo esta uma característica não utilizável em determinações de idade (Alvarez & Tedesco, 1984; Cabrera, 1989).

Apesar de exibir crânios relativamente menores, os exemplares das populações litorâneas não apresentam grande divergência dentária em relação aos do interior, indicando que a variação de tamanho não é um fator influente na numeração dentária assim como em *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003).

Tanto em animais litorâneos quanto interioranos pode-se observar a presença de dentes palatais, existentes na região medial do pterigoide e que variam de zero (00) a quatro (04) em quantidade. Esse é o único local de existência de dentes na região palatal. Evans (2008) relata que o desenvolvimento de dentes palatais pode estar relacionado à idade do lagarto, sendo comum em organismos mais velhos e reduzido ou ausente em juvenis.

5. DISCUSSÃO

Características cranianas são comumente utilizadas para estudos filogenéticos devido a seu enorme potencial de reter informações evolutivas osteológicas (Romer, 1956). A adaptabilidade craniana está diretamente relacionada com seu modo de vida e habitat, sendo importante ferramenta nos estudos cladísticos (Estes *et al.*, 1988). Entretanto, as descrições osteológicas normalmente se restringem a poucos exemplares, onde as variações intra e interespecíficas e os fatores ontogenéticos são por vezes negligenciados. Processos heterocrônicos, assim como os padrões ontogenéticos, dificultam as análises das relações filogenéticas principalmente nos táxons terminais, evidenciando a necessidade de estudos mais acurados sobre o tema (Evans, 2008).

Além disso, a análise de elementos ósseos pós-embriônica foi proposta por Bellairs & Kamal (1981), e desde então é explorada por muitos autores (Rieppel, 1992; Maisano, 2001, 2002; Torres-Carvajal, 2003; Lima *et al.*, 2015), entretanto os dados continuam escassos (Evans, 2008). A existência de variações em tamanho, comprimento, espessura de tecidos ósseos não necessariamente indica características possíveis de utilização taxonômicas, podendo ser apenas resultados de processos de ossificação individuais e distintas entre organismos de mesma espécie (Evans, 2008). Desta forma, são necessários estudos com ampla quantidade de animais para apresentar um padrão significativo de amostras e gerenciar aquelas potencialmente utilizáveis em estudos filogenéticos.

Ao longo da descrição osteológica comparativa entre os espécimes das populações analisadas *Tropidurus torquatus* "stricto sensu": *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* "restingas" e *Tropidurus imbituba*, os mesmos não apresentam elementos ósseos distintos entre si e nem diferenças morfológicas marcantes, variando apenas em suas dimensões corporais, visto que lagartos apresentam variação ontogenética de acordo com idade e tamanho. Contudo, é possível observar algumas diferenças entre as populações interioranas e litorâneas, sendo os primeiros com proporções de altura, comprimento e largura maiores em relação aos segundos (Anexos I, II e III; Figuras 13, 15, 19, 21, 24 e 26). De acordo com Barros *et al.* (2016) os indivíduos de restinga possuem maior tempo de atividade diária, situação que acelera o metabolismo destes e concomitantemente pode desencadear amadurecimento sexual precoce. Como todos os lagartos do estudo são machos com maturidade sexual, é possível desenvolver comparações osteológicas que podem indicar fatores osteológicos de desenvolvimento

sexual precoce, visto que determinadas características se apresentam tardiamente no desenvolvimento dos lagartos.

Analisando as populações de restinga pode-se observar o reduzido tamanho do osso lacrimal que apresenta processo de ossificação pós-natal e é relativamente maior em lagartos mais velhos (Figura 13). Além deste, é possível visualizar as conchas laterais do quadrado maiores em lagartos interioranos, característica que também se desenvolve com o tempo em organismos mais velhos (Evans, 2008).

Nas populações de restinga é notável uma camada relativamente fina de tecido ósseo envolta do forame pineal, denominada fontanela pineal. Segundo Torres-Carvajal (2003) em animais recém-nascidos a região de fusão frontoparietal ainda está em processo de ossificação e que esta apresenta uma porção aberta que gradualmente diminui até delimitar apenas o forame pineal (Figura 30). Em comparação com as populações da região interiorana o parietal dos animais de restinga apresentam marcas de ossificação ainda em desenvolvimento, demonstrando outra possível característica de animais osteologicamente juvenis (Figura 13).

Evans (2008) discorre que os elementos ósseos pós-nascimento ainda irão apresentar futuros processos de ossificação, dentre eles o espessamento e engrossamento das camadas ósseas, processos e articulações. É possível observar em populações interioranas certo engrossamento do tecido ósseo, além de ornamentação de elementos ósseos do teto craniano, fato não observável em representações, mas indicado pelas imagens obtidas pela câmera (Anexos V, VI, VII, VIII, IX e X).

Outra característica é o tamanho comparativamente menor dos processos supratemporais nos organismos de restinga em relação aos do interior (Figura 13). Em espécimes mais velhos de *Stenocercus guentheri* (Torres-Carvajal, 2003) o parietal apresenta desenvolvimento das regiões laterais dos processos supratemporais, evidenciando os mesmos em relação ao tamanho do crânio (Figura 30). A região lateral dos processos supratemporais é evidentemente desenvolvida em organismos adultos para inserção dos músculos adutores da mandíbula (Evans, 2008). Tal fator é facilmente observável nas populações interioranas dos grupos analisados em comparação com os de restinga. Esses padrões de variação no parietal podem ser observados em outros tipos de lagartos iguânios (Etheridge, 1959; de Queiroz; 1987; Pregill, 1992).

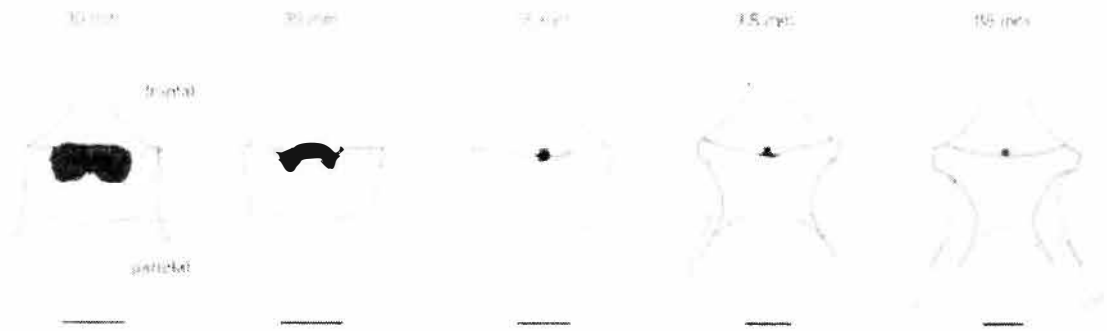


Figura 30: Processo de desenvolvimento do parietal em *Stenocercus guentheri* de acordo com o tamanho do embrião do lagarto (30, 39, 55, 58 e 88 mm). É possível observar a ossificação da fontanela parietal e o desenvolvimento dos processos supratemporais de acordo com o tamanho do lagarto. Figura retirada de Torres-Carvajal (2003). Escala de 2mm.

Os elementos ósseos do neurocrânio surgem a partir de centros de ossificação diferenciados e posteriormente se fundem formando uma única estrutura em grande parte dos lagartos. porém nos jovens é possível observar tecidos cartilagosos na região de articulação dos ossos (Torres-Carvajal, 2003; Evans, 2008). O paraesfenóide e o basisfenóide já se encontram fundidos em lagartos recém-nascidos, assim como o exoccipital e o opistótico. Os demais ossos apresentam ossificação tardia e fusão completa em uma única estrutura de acordo com o desenvolvimento ontogenético (de Queiroz, 1988). Nas populações de restingas é possível observar marcas da sutura dos elementos ósseos que não são observadas em populações interioranas, evidenciando o final do processo de fusão dos componentes do neurocrânio e a completa fusão destes respectivamente (Figuras 13 e 19).

Além desses fatores, de acordo com de Queiroz (1988), em diversas espécies de lagartos o parabasisfenóide pode apresentar tecido ósseo fino em sua composição em indivíduos juvenis e nos adultos este é espesso. Neste estudo, é possível a observação desta variação nas populações representantes das restingas e do interior respectivamente (Figura 21).

Os elementos analisados no estudo indicam a possibilidade de desenvolvimento sexual precoce em populações de restinga, corroborando com a hipótese de Barros *et al.* (2016), visto que osteologicamente estes animais apresentam características de processo de ossificação incompletos, além de seu tamanho relativo menor. Evans (2008) relata lagartos pequenos tendem a apresentar níveis de ossificação reduzidos em comparação a lagartos maiores do gênero, indo ao encontro das análises desta dissertação.

A variação osteológica individual juntamente com processos ontogenéticos de ossificação reduz o potencial de análises morfológicas em grupos de estudos com poucos representantes, principalmente táxons fósseis que geralmente possuem poucos ou apenas um único exemplar para análise (Evans, 2008).

6. CONCLUSÕES

A ausência de estudos osteológicos sobre microtetrápodes constitui um dos atuais problemas na busca da compreensão acerca dos aspectos evolutivos e taxonômicos desses organismos (Evans, 2008). Com base nisso, foram preparados sincrânios de *Tropidurus torquatus* “*stricto sensu*” de Guarapari/ES (GAP^R) e Pedra Menina/ES (PMA¹), de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R), de Ipoema/MG (IPO¹) e *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R) e Luziânia/GO (LZI¹), seguindo as populações analisadas por Barros *et al.* (2016), a fim de ampliar o conhecimento morfológico dessas populações e constituir uma base para comparação entre fósseis e recentes, além de descrever possíveis diferenças existentes entre os organismos das populações litorâneas e interioranas.

Tropidurus torquatus “*stricto sensu*”, *Tropidurus imbituba* e *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” apresentam características comuns com demais lagartos (ver Evans, 2008). Do mesmo modo, osteologicamente as populações do estudo apresentam as mesmas estruturas ósseas entre si, sendo a variação existente entre esses não é qualitativamente evidente, gerando a necessidade de utilizar outras ferramentas de estudo (e.g. dados estatísticos e análises morfométricas) a fim de investigar possíveis características diagnósticas dos grupos em questão, pois as variações osteológicas sutis podem ser decorrente de processos de ossificação individuais ou ontogenéticos (Evans, 2008).

A diferenciação entre as populações da região litorânea e interiorana, de acordo com Barros (2016), possivelmente decorre do amadurecimento sexual precoce nas populações de restinga. As variações existentes entre as populações litorâneas em relação às populações interioranas podem ser explicadas através de modificações ontogenéticas, como a ossificação incompleta da fontanela parietal, as cristas laterais dos processos supratemporais ainda em desenvolvimento, o lacrimal reduzido, pequenas suturas visíveis na região do neurocrânio e ossificação relativamente fina na região do parabasisfenóide (de Queiroz, 1988; Torres- Carvajal, 2003; Evans, 2008). Tais características são observadas em lagartos que ainda estão em processo de ossificação pós-natal, corroborando com a hipótese de Barros *et al.* (2016).

O presente trabalho demonstra que dentro de indivíduos do mesmo grupo taxonômico podem existir variações osteológicas sutis quanto mais evidentes a nível

ontogenético, evidenciando a necessidade de mais estudos tanto em desenvolvimento osteológico embrionário quanto pós-natal. Seguindo esse raciocínio, Py-Daniel (2016) propõe a análise do desenvolvimento osteológico de lagartos *Tropidurus torquatus* a fim de elucidar tais questionamentos. A resolução de tais questões auxiliará tanto em quesitos paleontológicos quanto taxonômicos, pois os resultados da análise aprofundada osteológica proporcionará o refinamento em níveis taxonômicos inferiores e de certa forma, auxiliará a comparação e a descrição de lagartos fósseis do Quaternário brasileiro.

7. REFERÊNCIAS

- ALBERT, E.M; MAURO, D.S ; GARCÍA-PARÍS, M; RÜBER, L; ZARDOYA, R. 2008, Effect of taxon sampling on recovering the phylogeny of squamate reptiles based on complete mitochondrial genome and nuclear gene sequence data. *Gene*, doi:10.1016/j.gene.2008.05.014
- ÁVILA-PIRES, T.C.S., 1995, Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata): *Zoologische Verhandelingen*, 299:706.
- BARBERENA, M. C., N. M. B. GOMES & L. P. M. SANCHOTENE. 1970. Osteologia craniana de Tupinambis teguixin. Publicação Especial da Escola de Geologia, 21: 1-32.
- BELL C.J., MEAD J.I. & SWIFT S.L. 2009. Cranial osteology of *Moloch horridus* (Reptilia: Squamata: Agamidae). *Rec. West. Aust. Mus.* 25:201-237.
- BELL, C.J; STILSON, K.T; MEAD, J.I. 2015. Evolutionary morphology of endemic Australian lizards in the family Agamidae. *In: Simposio "Lepidosaurios de Gondwana"*, 2015, Colonia del Sacramento. Uruguay.
- BEVER G.S., BELL C.J. & MAISANO J.A. 2005. The ossified braincase and cephalic osteoderms of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata, Shinisauridae). *Paleontol. Elect.* 8:1-36.
- BIZARRO, G. H. F., M. A. SOARES. 2013. Osteologia craniana de *Ameivula ocellifera*. *Revista eletrônica novo enfoque.* 17: 120-128.
- BRANDT, R; NAVAS, C.A. 2013. Body size variation across climatic gradients and sexual size dimorphism in Tropidurinae lizards *Journal of Zoology* 290 192–198 © The Zoological Society of London, 2013
- BROCK, G. T. 1940. The skull of the chamaeleon, *Lophosaura ventralis* (Gray); some developmental stages. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 110: 219-241.
- CALDWELL, M.W., NYDAM, R.L., PALCI, A., APESTEGUÍA, S. 2015. The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution. *Nature Communication*, 6:5996: 1-11.
- CAMOLEZ, T. 2006. *Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria)*. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 224p.
- CAMOLEZ, T. & ZAHER, H. 2004. A fauna quaternária de lagartos das cavernas Toca da Boa Vista e Lapa dos Brejões, Estado da Bahia: *In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS*, 4, 2004. Resumos expandidos, Rio Claro, UNESP, p. 11-12.
- CAMOLEZ, T.; ZAHER, H. A. & KIPNIS, R. 2005. A fauna de Squamata do Quaternário superior encontrada em três sítios arqueológicos no Estado de Minas Gerais: *In:*

- CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, 2005. Resumos expandidos, Rio de Janeiro, Museu Nacional, p. 64-65.
- CAMOLEZ, T. & ZAHER, H. 2010. Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria). *Arquivos de Zoologia*, **41**(1):1-96.
- CAMP, C. L. 1923. Classification of the lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 48: 289-481.
- COPE, E. D. 1892. The osteology of the Lacertilia. *Proceedings of the American Philosophical Society*. 30: 185-221.
- CHIANG, C; WU, P; BAKER, R.E; MAINI, P.K; ALIBARDI, L; CHUONG, C.M. 2009. Reptile scale paradigm: Evo-Devo, pattern formation and regeneration. *Int J Dev Biol*. 53(5-6): 813–826. doi:10.1387/ijdb.072556cc.
- CONRAD, J. L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 310:1-182.
- CONSISTRÉ, M. 2012. Filogeografia de *Tropidurus torquatus* Wied, 1820 (Squamata: Tropiduridae) com base em marcadores mitocondriais e nucleares. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- DE SENA, M. A. 2015. Filogenia e evolução dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* (Squamata: Tropiduridae).
- ESTES, R. 1983. Sauria terrestria, Amphisbaenia. *In*: Wellnhofer, P. (ed.) *Handbuch der Paleoherpetologie (Part 10A)*, Gustav Fischer Verlag, p. 249.
- ESTES, R.; de QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata: *In*: Estes, R.; Pregill, G. (eds.). *Phylogenetic relationships of the lizard families: essays commemorating Charles L. Camp*. California: University Press. p. 119-281.
- ETHERIDGE R. 1962. Skeletal variation in the Iguanidae lizard *Sator grandaevus*. *Copeia* 1962:613-619.
- ETHERIDGE, R.. 1964. The skeletal morphology and systematic relationships of sceloporine lizards. *Copeia*, **1964**:610-631.
- EVANS, S.E. 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biological Review*, **78**(4):513-551.
- EVERS JR, P. R. & M. SOARES. 2007. Descrição do crânio de *Crocodylus amazonicus* spix, 1825 (Squamata, Teiidae). *Arquivos do Museu Nacional*. 65: 47-57.
- FERREIRA, D; SILVA, A.K.B; MATOS, C.H.C; HADLER, P; HSIU, A.S.2012. Assembleia holocênica de vertebrados de pequeno porte do sítio Alcobaça, estado de Pernambuco, Brasil. *Rev. bras. paleontol.* 15(3):359-370, Setembro/Dezembro 2012© 2012 by the Sociedade Brasileira de Paleontologia doi:10.4072/rbp.2012.3.11.
- FROST, D.R. & ETHERIDGE, R. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian

- lizards (Reptilia:Squamata). *Miscellaneous Publications*, **81**:1-65.
- FROST, D.R.. 1992. Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropidurus* group of lizards (Iguania: Tropiduridae). *American Museum Novitates*, 3033:68.
- FROST, D.R.; ETHERIDGE, R.; JANIES, D. & TITUS, T.A. 2001a. Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *American Museum Novitates*, 3343:1-38.
- FROST, D.R.; RODRIGUES, M.T.; GRANT, T. & TITUS, T.A. 2001b. Phylogenetics of the lizard genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): direct optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between molecular data and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **21**(3):352-371.
- GANS, C.; R. MONTERO. 1998. Two new fossil amphisbaenids (Reptilia: Squamata) from the Pleistocene of Lagoa Santa (Minas Gerais, Brasil). *Kobenhavn*, **24**(1):9-22.
- GAO, K. & FOX, R.C. 1991. New teiid lizards from the Upper Cretaceous Oldman Formation (Judithian) of southwestern Alberta, Canada, with a review of the Cretaceous record of teiids. *Annals of the Carnegie Museum*, **60**(2):145-162.
- GAO, K. & NORELL, M.A. 2000. Taxonomic composition and systematics of Late Cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi Desert. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 249:1-118.
- GOMES, C.M; KOHISDORF, T. Evolution of Sexual Dimorphism in the Digit Ratio 2D:4D - Relationships with Body Size and Microhabitat Use in Iguanian Lizards. PlosOne, Volume 6. Issue 12, e28465, December 2011.
- GREGORY, W.K. 1933 . Fish skulls : a study of the evolution of natural mechanism. Trans. Amer. Philos. Soc., Philadelphia, New Series, Florida, 23(2) :75-481, 299 figs.
- HAAS, G. Muscles of jaws and associated structures in the Rhynchocephalia and Squamata. In *Biology of the Reptilia* (C. Gans and T.S. Parsons, eds.) Academic Press, New York and London, vol. 4, 285-490. 1973
- HARDING. R; BELL, C; STILSON,K.T. 2015. Cautionary notes concerning published morphological character descriptions of Pleistocene lizards. *In*: Simposio “Lepidosaurios de Gondwana”, 2015, Colonia del Sacramento. Uruguay.
- HEAD, J.J; BARRETT, P.M; RAYFIELD, J.E. 2009. Neurocranial osteology and systematic relationships of *Varanus (Megalomia) prisca* Owen, 1859 (Squamata: Varanidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, Volume 155, Issue 2, 1 February 2009, Pages 445–457.
- HERNÁNDEZ-RUZ, J. & ÁVILA-PIRES, C. S. 2008. The skull and abdominal skeleton of *Stenocercus dumerilii* (Steindachner, 1867) (Reptilia: Squamata: Iguania). *Ciências Naturais*, **3**(3):203-216.
- HERREL. A., C. SCHAERLAEKEN. J. J. MEYERS. K. A. METZGER. & C. F. ROSS. 2007.

- The evolution of cranial design and performance in squamates: Consequences of skull-bone reduction on feeding behavior. *Integrative and Comparative Biology*. 47: 107-117.
- HOFFSTETTER, R. & GASC, J.P. 1969. Vertebrate and ribs of modern reptiles. *In*: GANS, C.; BELLAIRS, A. d'A.; PARSONS, T.S. (eds.) *Biology of the Reptilia, Morphology A*, Academic Press, p. 201-310.
- HSIOU, A.S. 2006. *Primeiro Registro de Teiidae (Squamata, Lacertilia) do para o Pleistoceno Superior do estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 170 p.
- HSIOU, A.S. 2010. *Lagartos e serpentes (Lepidosauria, Squamata) do Mioceno Médio-Superior da Região Norte da América do Sul*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 238 p.
- HSIOU, A.S.; de Oliveira, P.V.; XIMENES, C.L. & VIANA, M.S.S. 2012. Lizards and snakes (Lepidosauria, Squamata) from the late quaternary of the state of Ceará in northeastern Brazil. *Journal of Cave and Karst Studies*. DOI: 10.4311/2011PA0239.
- JEREZ, A. 2007. Desarrollo del plan corporal en *Mabuya mabouya*. Tucumán (Argentina): Facultad de Ciencias. Naturales e Instituto Miguel Lillo. Universidad Nacional de Tucumán. p. 173.
- JOLIE, M. T. 1960. The head skeleton of the lizard. *Acta Zoologica*. 44: 1-64.
- KHOSRAVANI, A., N. RASTEGAR-POUYANI, & H. ORAIE. 2011. Comparative skull osteology of the lacertid lizards *Eremias persica* and *Mesalina watsonana* (Sauria: Lacertidae). *Iranian Journal of Animal Biosystematics*. 7: 99-117.
- KUNZ, T. S. & BORGES-MARTINS, M. 2013. A new microendemic species of *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) from southern Brazil and revalidation of *Tropidurus catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983. 3681. 413-439.
- LaDUKE, T.C. Morphometric variability of the precaudal vertebrae of *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Serpentes: Colubridae). and implications for the interpretation of the fossil record. Tese de doutorado, The City University of New York, 235 p., 1991a
- LIMA, F.C; PEREIRA, K.F; ABE, A.S; SEBEN, A. 2014. Osteologia do neurocrânio de *Iguana iguana iguana* (Squamata: Iguanidae). *Pesq. Vet. Bras.* 34(Supl.1): p.69-73, dezembro 2014.
- LIMA, F.C; PEREIRA, K.F; SEBEN, A. 2015. Osteologia do dermatocrânio e da mandíbula de *Iguana iguana iguana* (Squamata: Iguanidae). *Rev. Biol. Neotrop.* 12(2): 2015. P. 63-73.
- LOSOS JB, HILLIS DM, GREENE HW: Who speaks with a forked tongue? *Science* 2012, 338:1428-1429.
- MAISANO J.A. 2001. A survey of state of ossification in neonatal squamates. *Herpetol.*

- Monogr. 15:135-157.
- MCDOWELL, S. B., & C. M. BOGERT. 1954. The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the Anguinomorph Lizard. *Bulletin of American Museum of Natural History*. 105.
- METZGER, K. & A. HERREL. 2005. Correlations between lizard cranial shape and diet: a quantitative, phylogenetically informed analysis. *Biological Journal of Linnean Society*. 86: 433–66.
- MÜLLER, J. 2002. Skull osteology of *Parvilacerta parva*, a small-sized lacertid lizard from Asia Minor. *Journal of Morphology*. 253: 43-50.
- OELRICH, T. M. 1956. The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Miscellaneous Publications Of the University of Michigan*. 94: 1-122.
- PAYNE, S. L., C. M. HOLLIDAY, & M. K. VICKARYOUS. 2011. An osteological and Histological investigation of cranial joints in Geckos. *The Anatomical Record*. 294: 399-405.
- PRESCH, W. Evolutionary osteology and relationships of the horned lizard genus *Phrynosoma* (Family Iguanidae). *Copeia* 1969, 250-275.
- PY-DANIEL, T.R. 2016. Desenvolvimento embrionário e pós-natal de *Tropidurus torquatus* WIED, 1820 (Squamata: Tropiduridae): Estágios embrionários e ontogenia do esqueleto. Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Biologia Animal. 61p.
- PYRON, R.A.; BURBRINK, F.T. & WIENS, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata. including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13:1-93.
- PYRON, R.A. Novel Approaches for Phylogenetic Inference from Morphological Data and Total-Evidence Dating in Squamate Reptiles (Lizards, Snakes, and Amphisbaenians). *Syst. Biol.* 66(1):38–56, 2017
- QUEIROZ, A.N. 2004. Étude des vertébrés Du site archeologique RT-TQ-58, Montenegro, RS, Brésil: Aspects archéozoologiques et tafonomiques. *BAR Internacional Series*, 1298:153-176.
- RIEPPPEL, O. 1992. Studies on skeleton formation in Reptiles. III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptilia, Squamata). *Fieldiana Zoologica* 68: 1–25.
- RIEPPPEL, O. 1994. Studies on skeleton formation in Reptiles. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta agilis* exiguua (Reptilia, Squamata). *Journal of Herpetology*. 28: 145–153.
- RODRIGUES, M.T. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, 31(3):105-

230.

- RODRIGUES, M. T. 1988. Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae). *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*, 305–315.
- ROMER, A. S. 1956. *Osteology of the reptiles*. University Chicago Press, Chicago.
- SANTOS, J.D.F.; SILVA, A.K.B.; HADLER, P.; HSIU, A.S. & MATOS, C.H.C. 2012. Assembléia Holocênica de Vertebrados de Pequeno Porte Do Sítio Alcobaça, Estado de Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, (*in press*).
- SIMÕES-LOPES, P.C. & KRAUSE, L. 1988. Osteologia do sinérgio de *Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885 (SAURIA, IGUANIDAE), *Revista Brasileira de Zoologia*, **4**(5):1–5.
- SIMÕES, T. R. 2012. Redescription of *Tijubina ponteii*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **84**(1):79-94.
- SIMÕES, T.R.; WILNER, E.; CALDWELL, M.W.; WEINSCHÜTZ, L.C.; KELLNER, A.W.A. 2015. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. *NATURE COMMUNICATIONS* | 6:8149 | DOI: 10.1038/ncomms9149.
- SIMÕES, T.R., CALDWELL, M.W., PALCI, A. & NYDAM, R.L. Giant taxon-character matrices: quality of character constructions remains critical regardless of size. *Cladistics*, **23**: 1-22. 2016a
- SIMÕES, T., CALDWELL, M.W., NYDAM, R.L. & HUIDOBRO, P.J. Osteology, phylogeny, and functional morphology of two Jurassic lizard species and the early evolution of scansoriality in geckoes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2016: 1-26. 2016b.
- SMITH, K.T. 2006. A diverse new assemblage of late Eocene Squamates (Reptilia) from the Chadron formation of North Dakota, U.S.A. *Palaeontologia Electronica*, **9**(2):44.
- STEPHENSON, N. B. & M. STEPHENSON. 1956. The osteology of New Zealand geckos and its bearing on their morphological status. *Transactions of the Royal Society of New Zealand*. **84**: 341-385.
- TORRES-CARVAJAL O. 2003. Cranial Osteology of the Andean Lizard *Stenocercus guentheri* (Squamata: Tropiduridae) and Its Postembryonic Development. *J. Morphol.* **255**:94-113.
- TOWNSEND, T.M.; LARSON, A.; LOUIS, E.; MACEY, J.R. 2004. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the Squamata tree. *Systematic Biology*, **53**: 735–757.
- WIENS J.J. KUCZYNSKI CA, TOWNSEND T, REEDER TW, MULCAHY DG, SITES JW: 2010. Combining phylogenomics and fossils in higher-level squamate reptile phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa. *Syst Biol* 2010, **59**:674–688.
- WIENS, J.J.; HUTTER, C.R.; MULCAHY, D.G.; NOONAN, B.P.; TOWNSEND, T.M.; SITES JR, J.W.; REEDER, T.W. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biol. Lett.* (2012) **8**, 1043–1046

doi:10.1098/rsbl.2012.0703 Published online 19 September 2012.

- VIDAL N, HEDGES SB: 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *CR Biol*, 328:1000–1008.
- ZUG, G.R.; VITT, L.J. & CALDWELL, J.P. 2001. *Herpetology - An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 2^a ed. San Diego, Academic Press, 630 p.

8 ANEXOS

Anexo I – Listagem de material emprestado

Grupo taxonômico	Localidade	Nº de tombo
<i>Tropidurus catalanensis</i> (testes)	variadas	CHRP563, CHRP750, CHRP769, CHRP1392, CHRP573, CHRP768, CHRP1391 e CHRP770.
<i>Tropidurus catalanensis</i> + <i>Tropidurus torquatus</i> "restingas"	Prado - BA (PDO ^R)	CHRP1128, CHRP1129, CHRP1132, CHRP1133 e CHRP1138
	Luziânia - GO (LZI ¹)	CHRP1591, CHRP1592, CHRP1593, CHRP1594 e CHRP1595
<i>Tropidurus torquatus</i> "stricto sensu "	Guarapari - ES (GAP ^R)	CHRP1139, CHRP1140, CHRP1144, CHRP1145 e CHRP1146
	Pedra Menina - ES (PMA ¹)	CHRP1623, CHRP1624, CHRP1625, CHRP1626 e CHRP1627
<i>Tropidurus imbituba</i>	Regência - ES (REG ^R)	CHRP1618, CHRP1619, CHRP1620, CHRP1621 e CHRP1622
	Ipoema - MG (IPO ¹)	CHRP1346, CHRP1351, CHRP1353, CHRP1355 e CHRP1357

Anexo I – Lista de animais emprestados para análise de estruturas do sincrânio. À esquerda estão os nomes das populações utilizadas no estudo que seguem os padrões de Barros (2016). Ao meio estão as localidades de coleta dos lagartos e a direita o numero de tombo destes na coleção Herpetológica.

Anexo II: Comprimento total e rostro-cloacal dos lagartos

Espécie	Nº tombo	Rostro-cloacal (cm)	Comprimento total (cm)	Localidade
<i>Tropidurus catalanensis</i> + <i>Tropidurus torquatus</i> "restingas"	CHRP1594	10,1	26,1	Luziania – GO (LZ1 ¹)
	CHRP1592	9,8	24,2	
	CHRP1595	10,9	27,5	
	CHRP1591	10,3	24,1	Prado - BA (PDO ^R)
	CHRP1593	10,6	21,3	
	CHRP1132	8,3	20	
	CHRP1128	7,8	20,7	
	CHRP1138	8,1	18,3	
	CHRP1133	7,9	19,7	Prado - BA (PDO ^R)
CHRP1129	7,7	20,9		
<i>Tropidurus torquatus</i> "Stricto sensu"	CHRP1145	8,6	20,4	Guarapari – ES (GAP ^R)
	CHRP1144	8,7	22,2	
	CHRP1146	8,6	23,2	
	CHRP1139	8,5	22	
	CHRP1140	7,7	21,4	
	CHRP1623	13,4	33,6	Pedra Menina - ES (PMA ¹)
	CHRP1624	12,3	22,4	
	CHRP1625	10,1	27,5	
	CHRP1626	12,6	32,8	
	CHRP1627	11,1	12,6	
<i>Tropidurus imbituba</i>	CHRP1353	11,9	28,5	Ipoema – MG (IPO ¹)
	CHRP1346	11,5	25,4	
	CHRP1357	11	28,2	
	CHRP1355	10,8	28	
	CHRP1351	12,4	31,9	
	CHRP1618	6,1	16,6	Regência - ES (REG ^R)
	CHRP1619	8,8	17,7	
	CHRP1620	8,3	20,9	
	CHRP1621	8,5	17,1	
	CHRP1622	9,1	20,5	

Anexo II: Valores das medidas rostro-cloacal e comprimento total dos organismos do estudo, evidenciando o maior tamanho dos animais do interior em relação aos de restingas. À esquerda estão os nomes das populações estudadas assim como proposto por Barros (2016), no centro estão os números de tombo e os valores mensurados de comprimento rostro-cloacal e total, à direita estão as localidades de coleta.

Anexo III: Comprimento, altura e largura do sincrânio dos lagartos.

<i>Tropidurus torquatus "stricto sensu"</i>				
Localidade	ID	Comprimento	altura	largura
Pedra Menina - ES (PMA ^I)	CHRP1623	3,35	1,55	1,98
	CHRP1624	3,18	1,3	1,8
	CHRP1625	2,45	0,97	1,45
	CHRP1626	3	1,38	1,8
	CHRP1627	2,75	1,12	1,7
Guarapari – ES (GAP ^R)	CHRP1140	2,1	0,8	1,25
	CHRP1144	2,3	0,95	1,47
	CHRP1145	2,3	0,98	1,5
	CHRP1146	2,34	1,01	1,45
<i>Tropidurus imbituba</i>				
Ipoema – MG (IPO ^I)	CHRP1346	2,72	1,26	1,7
	CHRP1351	3,1	1,4	1,9
	CHRP1353			
	CHRP1355	2,75	1,18	1,55
	CHRP1357	2,75	1,27	1,62
Regência - ES (REG ^R)	CHRP1618	2,06	0,97	1,32
	CHRP1619	2,19	1,04	1,42
	CHRP1620	2,11	0,95	1,33
	CHRP1621	2,19	1,01	1,36
	CHRP1622	2,19	1,05	1,41
<i>Tropidurus catalanensis + torquatus restingas</i>				
Luziania – GO (LZI ^I)	CHRP1591			
	CHRP1592	2,35	1,05	1,42
	CHRP1593	2,8	1,25	1,72
	CHRP1594	2,49	1,1	1,55
	CHRP1595	2,8	1,22	1,7
Prado - BA (PDO ^R)	CHRP1128			
	CHRP1129	2,01	0,87	1,23
	CHRP1132	2,24	0,99	1,43
	CHRP1133	2	0,9	1,28
	CHRP1138	2,14	0,99	1,39

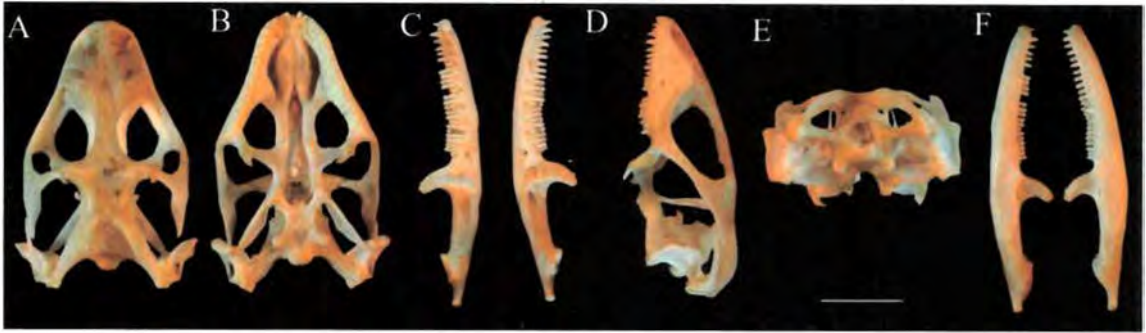
Anexo III: Medidas de comprimento, altura e largura dos crânios dos animais de estudo. É possível observar a discrepância de tamanhos dos sincrânios de populações de restingas em relação aos interioranos. À esquerda estão as localidades de coleta das populações, no centro o número de tomo e à direita os valores mensurados. Valores em cm.

Anexo IV: Número de dentes e forames nutritivos

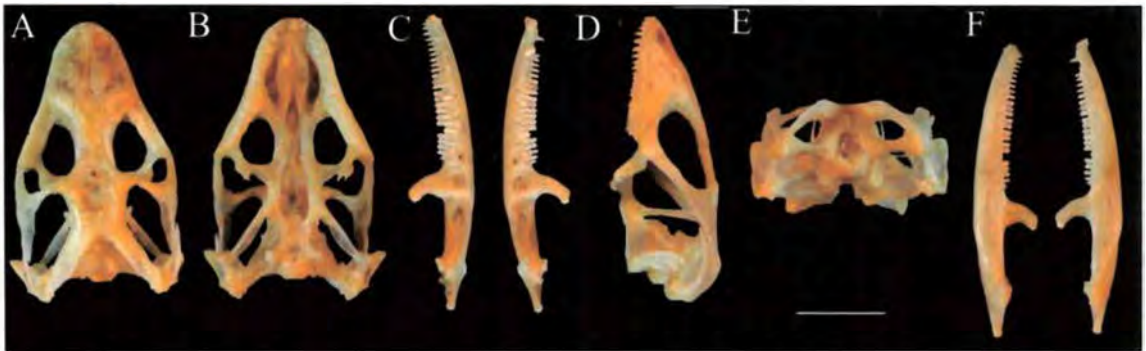
<i>Tropidurus torquatus "stricto sensu"</i>					
Numero de dentes					
Localidade	ID	Maxila	Pré-maxila	Mandíbula	nº forames nutritivos
PMA ^I	CHRP1623	21	2	26	4
	CHRP1624	21	2	26	3
	CHRP1625	20	2	21	4
	CHRP1626	18	2	17	4
	CHRP1627	20	2	21	4
GAP ^R	CHRP1140	19	2	22	3
	CHRP1144	20	2	21	3
	CHRP1145	21	2	22	3
	CHRP1146	23	2	22	2
<i>Tropidurus imbituba</i>					
IPO ^I	CHRP1346	19	2	23	3
	CHRP1351	20	2	21	5
	CHRP1353	21		25	
	CHRP1355	20	2	20	2
	CHRP1357	20	2	23	4
REG ^R	CHRP1618	17	3	21	6
	CHRP1619	18	2	23	5
	CHRP1620	19	2	23	4
	CHRP1621	17	2	23	5
	CHRP1622	19	2	21	5
<i>Tropidurus catalanensis + Tropidurus torquatus "restingas"</i>					
LZI ^I	CHRP1591	18	2	20	3
	CHRP1592	17	2	20	4
	CHRP1593	21	2	22	4
	CHRP1594	17	3	19	2
	CHRP1595	18	2	22	2
PDO ^R	CHRP1128	16	2	21	3
	CHRP1129	18	2	22	3
	CHRP1132	21	2	21	2
	CHRP1133	20	2	21	3
	CHRP1138	17	2	22	3

Anexo IV: Tabela de contagem de dentes maxilares, pré-maxilares e maxilares dos lagartos do estudo. À esquerda estão as localidades de coleta das populações, no centro o número de tomo e à direita a contagem de dentes.

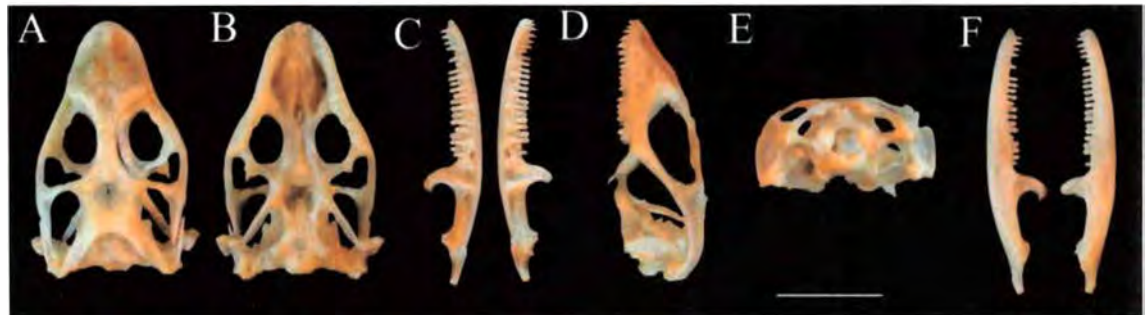
Anexo V: *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” de Pedra Menina/ES (PMA¹)



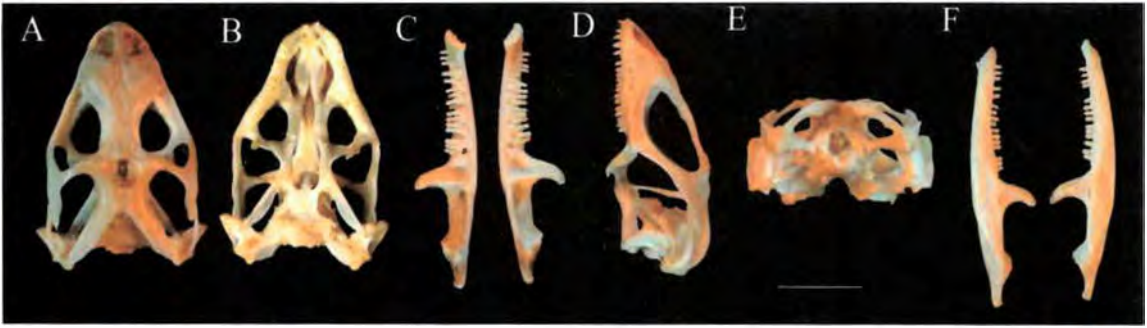
Anexo V - A: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*Stricto sensu*” de Pedra menina/ES (PMA¹), N° de tombo CHRP1623. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



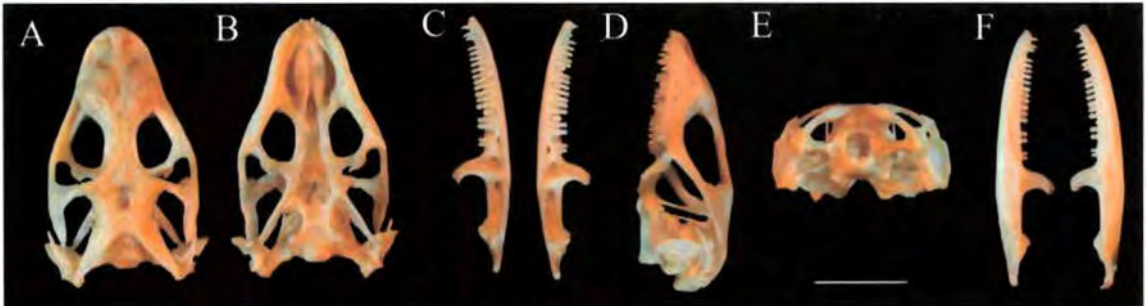
Anexo V - B: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*Stricto sensu*” de Pedra menina/ES (PMA¹), N° de tombo CHRP1624. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo V - C: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*Stricto sensu*” de Pedra menina/ES (PMA¹), N° de tombo CHRP1625. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo V - D: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus torquatus* "Stricto sensu" de Pedra menina/ES (PMA¹), N° de tombo CHR1626. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo V - E: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus torquatus* "Stricto sensu" de Pedra menina/ES (PMA¹), N° de tombo CHR1627. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.

Anexo VI: *Tropidurus torquatus* “stricto sensu” de Guarapari/ES (GPA^R)



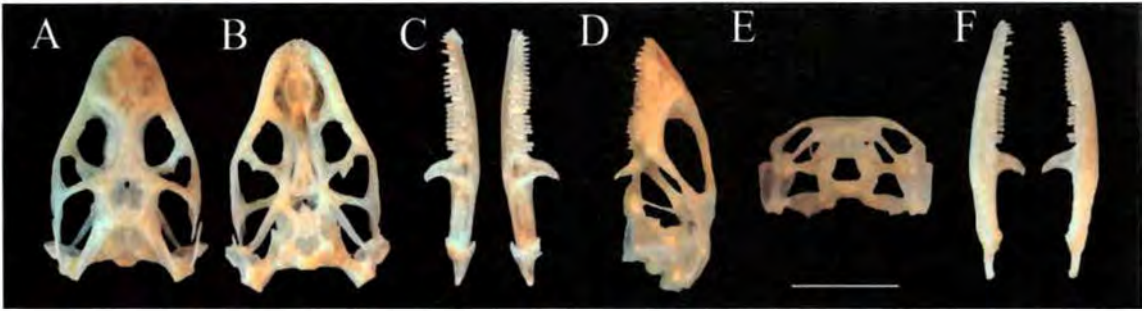
Anexo VI - A: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*Stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R), N° de tombo CHRP1140. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo VI - B: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*Stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R), N° de tombo CHRP1144. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.

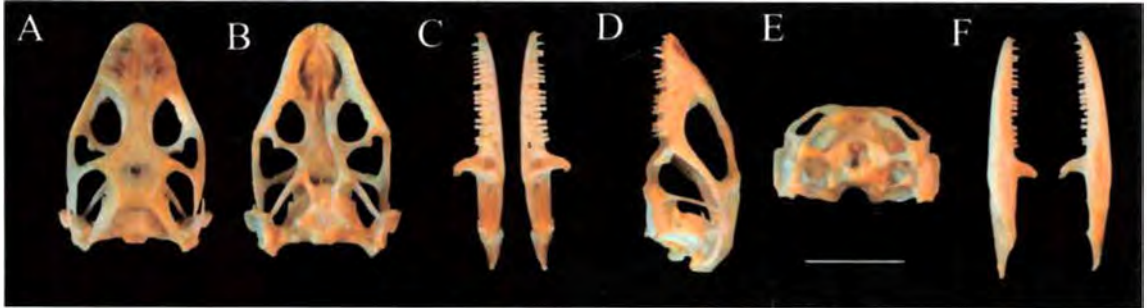


Anexo VI - C: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus torquatus* “*Stricto sensu*” de Guarapari/ES (GPA^R), N° de tombo CHRP1145. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.

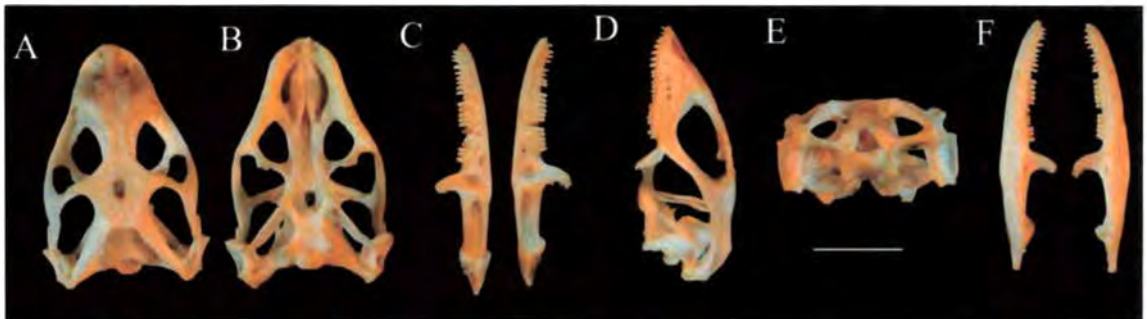


Anexo VI - D: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus torquatus* "Stricto sensu" de Guarapari/ES (GPA^R), N^o de tombo CHRP1146. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.

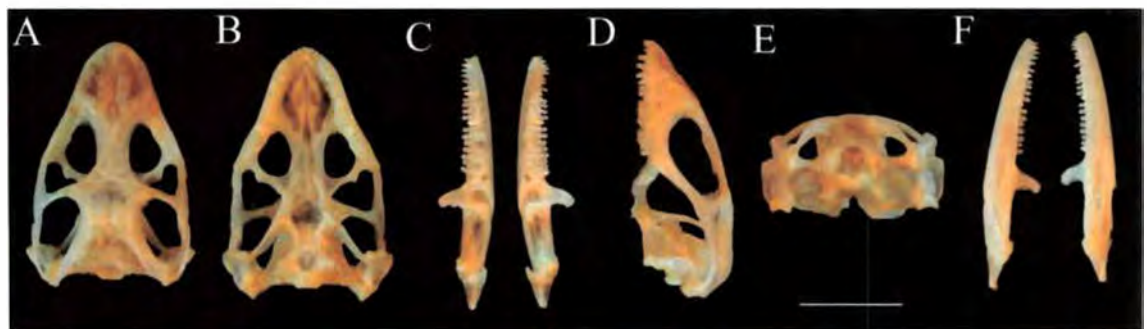
Anexo VII: *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI^I)



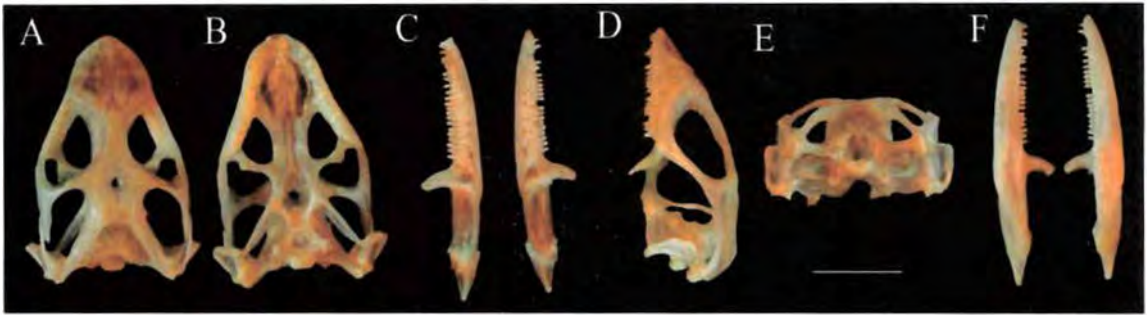
Anexo VII - A: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI^I), N° de tombo CHRP1592. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo VII - B: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI^I), N° de tombo CHRP1593. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.

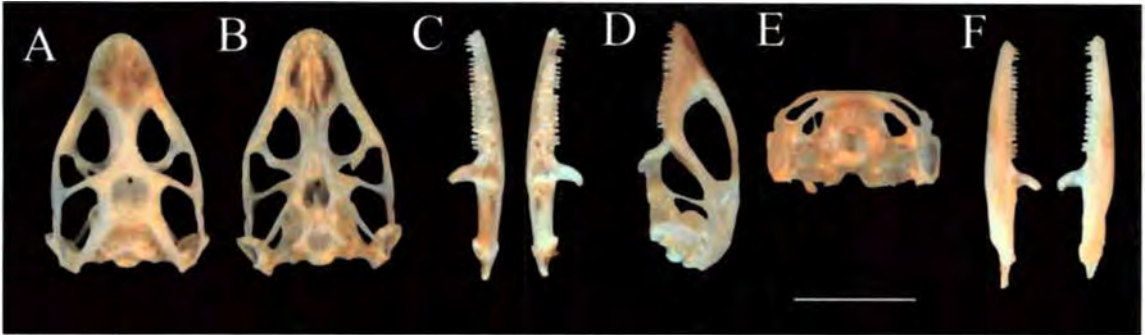


Anexo VII - C: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI^I), N° de tombo CHRP1594. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo VII - D: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Luziânia/GO (LZI¹), N° de tombo CHRP1595. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.

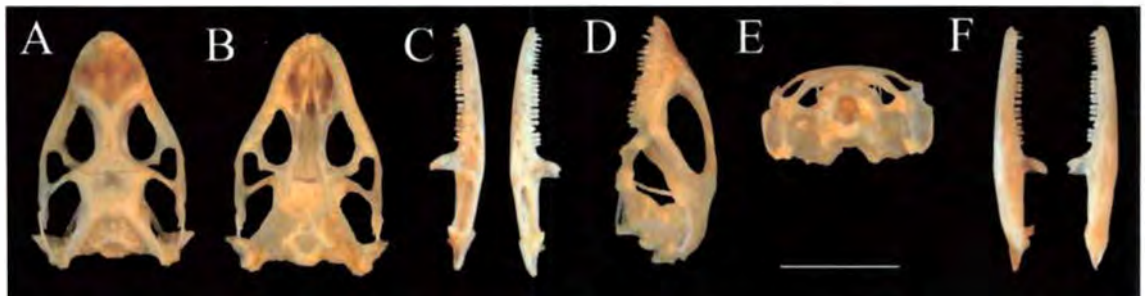
Anexo VIII: *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R)



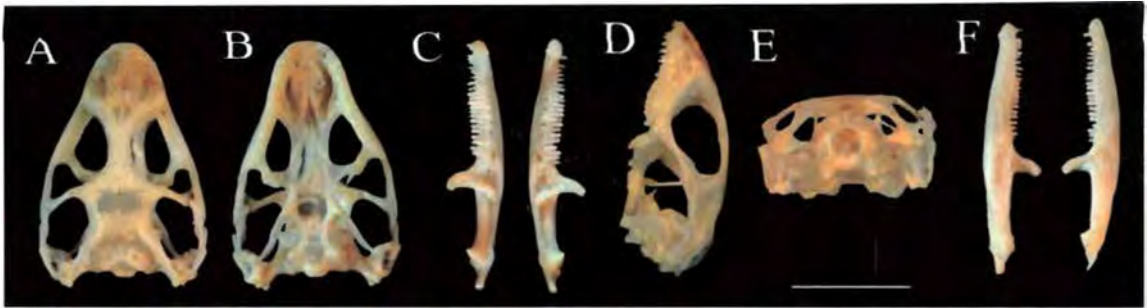
Anexo VIII - A: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R), N° de tombo CHRP1129. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo VIII - B: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R), N° de tombo CHRP1132. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.

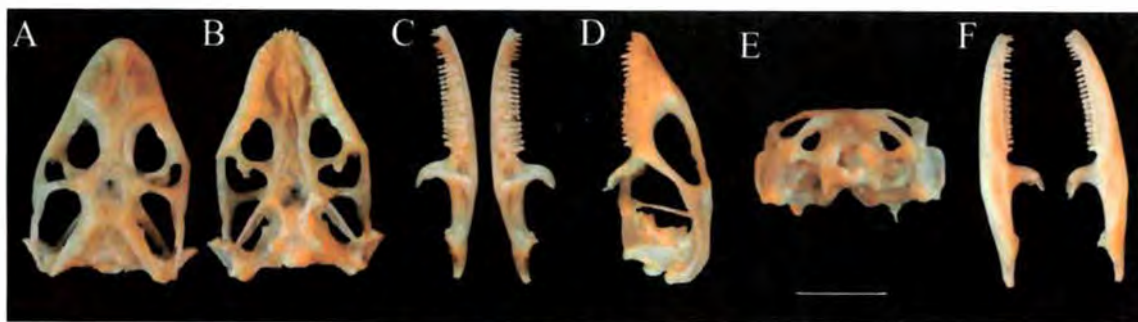


Anexo VIII - C: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R), N° de tombo CHRP1133. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo VIII - D: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus catalanensis* + *Tropidurus torquatus* “restingas” de Prado/BA (PDO^R), N° de tombo CHR1138. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.

Anexo IX: *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹)



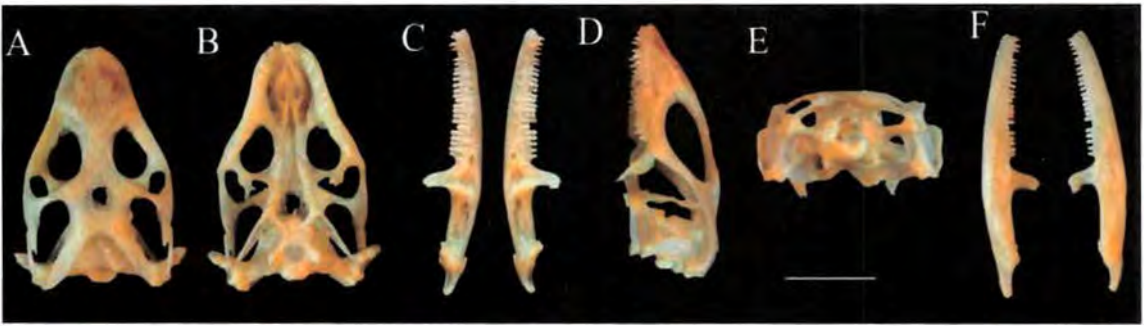
Anexo IX - A: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹), N° de tombo CHRP1346. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo IX - B: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹), N° de tombo CHRP1351. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo IX - C: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹), N° de tombo CHRP1355. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo IX - D: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Ipoema/MG (IPO¹), Nº de tombo CHRP1357. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.

Anexo X: *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R)



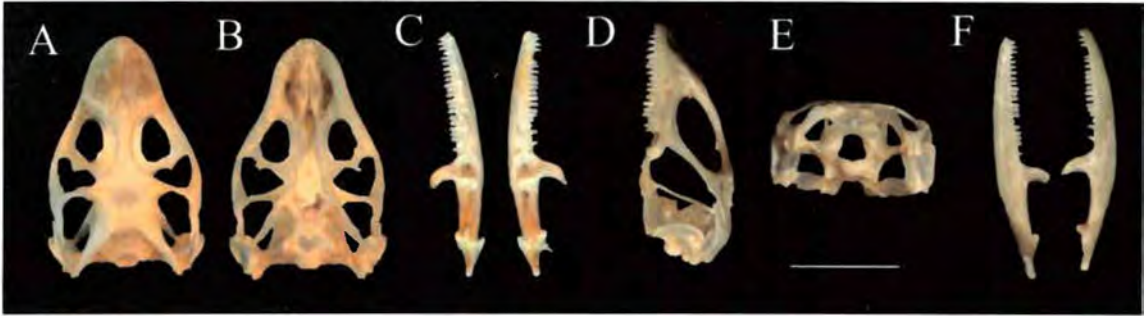
Anexo X - A: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R), Nº de tombo CHR1618. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



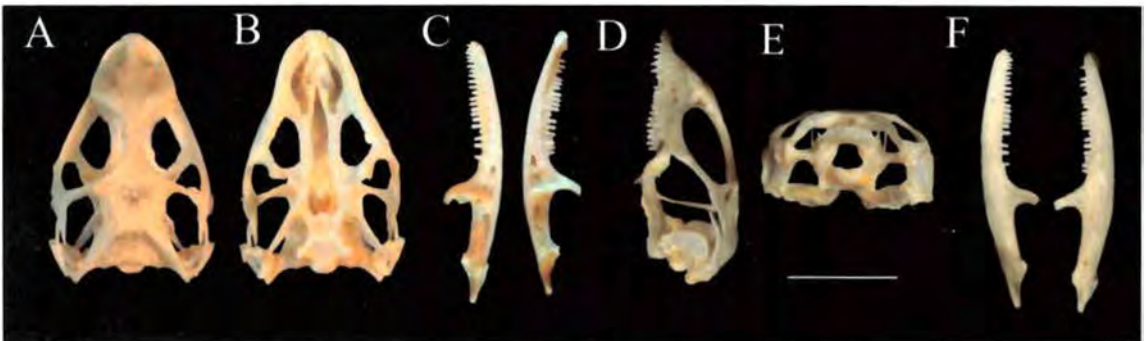
Anexo X - B: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R), Nº de tombo CHR1619. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo X - C: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R), Nº de tombo CHR1620. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo X - D: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R), Nº de tombo CHRP1621. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.



Anexo X - E: Fotos do crânio e da mandíbula de *Tropidurus imbituba* de Regência/ES (REG^R), Nº de tombo CHRP1622. A- Vista dorsal do crânio; B – Vista palatal; C – Vista medial da mandíbula; D – Vista lateral do crânio; E- Vista caudal do crânio e F – Vista lateral da mandíbula. Escala de 1 cm.