



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal



**EVOLUÇÃO DA FORMA DO CORPO EM LAGARTOS DO GÊNERO *BACHIA*
GRAY, 1845 (SQUAMATA, GYMNOPHTHALMIDAE)**

Joseana Luisa de Freitas

Brasília-DF

Agosto/2011



Dissertação de Mestrado

Joseana Luisa de Freitas

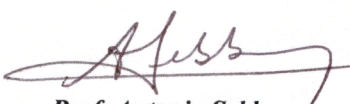
Título:

**“EVOLUÇÃO DA FORMA DO CORPO EM LAGARTOS DO
GÊNERO *BACHIA* GRAY, 1845 (SQUAMATA,
GYMNOPHTHALMIDAE)”.**

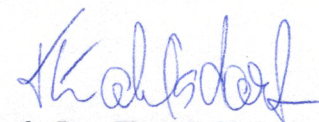
Comissão Examinadora:



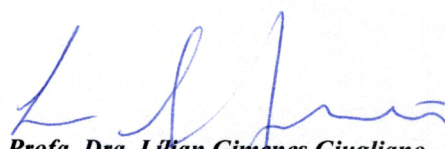
Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli
Presidente / Orientador
UnB



Prof. Antonio Sebben
Membro Titular Vinculado ao Programa
UnB/IBD



Profa. Dra. Tiana Kohlsdorf
Membro Titular Externo não Vinculado ao Programa
USP



Profa. Dra. Lilian Gimenes Giugliano
Membro Suplente
Interno Vinculado ao Programa
UnB/IBD

Brasília, 19 de agosto de 2011.

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

EVOLUÇÃO DA FORMA DO CORPO EM LAGARTOS DO GÊNERO *BACHIA*
GRAY, 1845 (SQUAMATA, GYMNOPHTHALMIDAE)

Orientador: Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de mestre em Biologia Animal.

Brasília-DF

Agosto/2011

Índice

Agradecimentos.....	iv
Resumo.....	vii
Abstract.....	viii
Introdução.....	1
Material e Métodos.....	4
Resultados.....	8
Discussão.....	11
Referências.....	17
Tabelas.....	24
Legenda das figuras.....	30
Apêndice I - Espécimes examinados.....	37

Agradecimentos

A realização deste trabalho é fruto de muito trabalho e dedicação, mas não só de minha parte. Eu tive a feliz sorte de ter pessoas incríveis comigo em todas as fases deste trabalho. Neste momento, com muita satisfação eu quero prestar meus sinceros agradecimentos:

À Deus por sustentar meus passos nos momentos em que eu achei que não conseguiria mais, por colocar em meu caminho as pessoas necessárias para o meu crescimento e por me possibilitar entender um pouquinho dos enigmas da evolução da vida.

À minha mãe, *em memória*, por me ensinar a correr atrás do que eu acredito, por seu amor, pelo exemplo de força, coragem e determinação. À minha avó, pelo carinho e constante presença em minha vida. Ao meu irmão por apoiar e incentivar minhas decisões.

Ao Adelson, pelo total companheirismo, pelos estímulos, apoio, paciência, amor e por saber relevar meus momentos de estresse. Muito obrigada por estar sempre comigo, tudo ficou mais leve com você do meu lado.

Ao meu orientador Guarino por me propor um desafio com tantas oportunidades de crescimento pessoal e profissional que me fizeram superar limites. Muito obrigada pela confiança, pelo apoio, pelos ensinamentos, pelo exemplo de profissionalismo, pela oportunidade de conviver com pessoas que me ajudaram a crescer e por estar sempre disposto a me ajudar quando foi preciso!

Ao Crinog pelas revisões, críticas e sugestões em todas as etapas deste trabalho, sua opinião é muito importante pra mim, obrigada!

A todos técnicos, funcionários, estagiários, gerentes e curadores das coleções que eu visitei e/ou tomei emprestados os espécimes usados neste trabalho, por facilitarem meu acesso aos exemplares. Evanildo, Marcos Carvalho e Ricardo “Anão” Ribeiro (UFMT), Ronaldo Fernandes e Ulisses Caramasque (MNRJ), Hussan Zaher e Carol Melo (MZUSP),

Ariane Araújo e Ana Prudente (MPEG), Vinícius Carvalho e Ronezza Campos (INPA), Carol Spencer (MVZ-Berkeley), David Kizirian (AMNH), Ron Heyer, Kevin de Queiroz e Robert Wilson (Smithsonian), Jose Rosado e Jonathan Losos (MCZ), Henrique Costa (MZUFV), Helder R. Silva (CEPB), Gláucia Pontes (MCT), Paulo Roberto Manzani (ZUEC) e especialmente à Marizinha, Marcela Brasil, Fabricius e Guarino (CHUNB), pela eficiência nos empréstimos e pelo total apoio na hora de trabalhar na coleção.

Ao Travis LaDuque e David Cannatela que não mediram esforços para que eu conseguisse coletar meus dados entre os empréstimos e devoluções no curtíssimo espaço de tempo que fiquei em Austin. Ao Erik Pianka pelo espaço cedido em seu laboratório e pela gentileza durante o trabalho nos USA. A Alison Gainsbury por tão bem me receber em sua casa e por sua adorável amizade. Ao Alex Pyron pela ajuda com algumas análises. Ao Vincent Lynch pelos dados moleculares fornecidos.

Aos amigos da CHUNB pela boa convivência durante esses dois anos (ordem aleatória): Marcela, Renan, Tânia, Gabriel, Glauber, Roger, Fabricius, Ana Herminia, Ana Carolina, Guth, Taíssa, Cristiano, Lilian, Almir, Heitor, Maia, Jéssica, Jéssica Fenker, Davi, Pedro, Débora, Bobo, Bárbara, Gustavo Vieira e especialmente a Isis, Marizinha, Laís e Marcella pela presença constante; e ao Bernardo que esteve no meu lado em todos os momentos deste trabalho, obrigada pela força, pelas conversas, pela ajuda ‘e põe ajuda nisso’ e principalmente pela amizade sincera.

À Cecília e à Lolo pela gentil ajuda na digitalização e conferência das planilhas. À Babi pela ajuda com os mapas.

Aos meus queridos e velhos amigos que mesmo de longe sempre me apoiaram e acreditaram em mim: Edson, Rogério, Milene, Thais, Helder e Thaíza.

Ao Marcos Carvalho e à Christine Strüssmann pelo constante incentivo e apoio, vocês sempre serão um exemplo pra mim, obrigada!

Como a gente aprende com as disciplinas! Por isso, quero agradecer aos meus professores e colegas de disciplinas pelos ensinamentos e trocas de experiências. Professores: Cristiano, Ludmilla, Reginaldo, Pujol e Guarino. Colegas: Leandro, Núbia, Marcella, Geraldinho, Emília, Ângelo, Adriano, Nicolas, Bernardo e Laís - os campos, trabalhos e madrugadas de estudos sem vocês não seriam os mesmos, valeu!

Tem pessoas no IB que sempre deixam o nosso dia um pouco melhor, seja por ajudar a resolver algum pepino, seja por um sorriso ou simplesmente pelo bom humor que contagia, por isso obrigada Sandrinha, Daniele (BioAni), Patrícia (Zoo) e Santinho.

À CAPES pela bolsa concedida e à FAP-DF pelo auxílio financeiro fornecido durante as viagens para a coleta de dados nas coleções.

Resumo

Entender as transformações do bauplan dos animais é um desafio em estudos evolutivos. A morfologia serpentiforme presente em muitos répteis Squamata oferece um interessante modelo para esses estudos, devido aos diferentes estágios encontrados em espécies proximamente relacionadas, facilitando comparações estatísticas. Neste trabalho, nós investigamos a evolução na forma do corpo em lagartos em 14 espécies do gênero *Bachia*, através de combinações de dados morfológicos, moleculares e métodos comparativos filogenéticos. Nós encontramos suporte para as hipóteses de associação entre o alongamento do corpo e redução dos membros e entre a redução dos membros e redução dos dígitos. No entanto, não encontramos suporte para a hipótese de correlação entre a morfologia serpentiforme e com a diminuição do diâmetro corporal e com a redução do número de escamas na cabeça. Nós também não encontramos indícios de que existe uma sequência na evolução da morfologia serpentiforme em *Bachia*, passando primeiramente pelo alongamento do corpo, seguida pela redução dos membros e finalizando com a perda de dígitos. Nós encontramos evidências que as espécies de *Bachia* que têm mais adaptações para a fossorialidade estão ocorrendo mais em áreas de vegetação aberta que em ambientes florestais.

Abstract

Understanding the bauplan transformations of the animals is a challenge in evolutionary studies. The snakelike morphology present in the squamate reptiles provides an interesting model for this study due to several levels observed in closely-related species, which facilitate statistical comparisons. In this work, we examine the evolution of body form in 14 species of the genus *Bachia* through combinations of morphology, molecular data and phylogenetic comparative methods. We find support for the hypothesized relationship between body elongation and limb reduction, and between limb reduction and digit loss. However, we find no support for the hypothesized association between snakelike morphology and reduced body diameter, and between snakelike morphology and reduced head scales. We also found no evidences for a sequence in the evolution of the serpentiform morphology in *Bachia*, going from body elongation to limb reduction, and then to digit loss. We found evidence that the species of *Bachia* that are adapted to fossoriality they occur mostly in areas of more open vegetation than in forest environments.

Introdução

Entender como se dão as principais mudanças no bauplan dos animais é um desafio no estudo de biologia evolutiva, uma questão que vem sendo abordada em diversos grupos taxonômicos (Adriaens et al., 2002, Davidson et al., 1995, Budd, 1998, Siler & Brown, 2011, Raia & Meiri, 2011). As grandes transformações na forma do corpo que aconteceram no passado deram origem aos grandes táxons existentes. Entender os mecanismos do surgimento desses grandes táxons é difícil porque essas transformações se deram há muito tempo e foram únicas, dificultando comparações e análises estatísticas robustas (Wiens & Slingluff, 2001).

O bauplan alongado é uma característica presente nos principais clados de vertebrados como peixes (Ward & Brainerd, 2007), mamíferos (Bejder & Hall, 2002), anfíbios (Jockusch, 1997), aves (Fitch, 1999) e répteis (Bergmann & Irschick, 2010, Siler & Brown, 2011, Wiens & Slingluff, 2001, Brandley et al., 2008). Dentre os répteis, Squamata é um grupo interessante para o estudo da evolução da morfologia serpentiforme, pois apresenta diversos estágios intermediários entre o bauplan ancestral, com corpo truncado e membros e dedos bem desenvolvidos, e a morfologia serpentiforme propriamente dita, com corpo alongado e redução ou ausência de membros locomotores (Wiens et al., 2006). Há relatos de, pelo menos, 26 eventos independentes de evolução para a morfologia serpentiforme em répteis Squamata (Greer, 1991, Wiens et al., 2006). Ainda, diferentes níveis da transição do estado ancestral para o serpentiforme são relatados em espécies do mesmo gênero, tais como *Bachia* (Kohlsdorf & Wagner, 2006), *Brachymeles* (Siler et al., 2010), *Chalcides* (Caputo et al., 2000), *Hemiergus* (Shapiro et al., 2003), *Lerista* (Greer, 1987) e *Scelotes* (Lande, 1978).

Dessa forma, os mecanismos evolutivos da morfologia serpentiforme têm sido bastante estudados em Squamata. Stokely (1947) mostrou que o alongamento do corpo em lagartos das famílias Anguillidae, Pygopodidae, Lacertidae e Anniellidae acontece pelo aumento no número de vértebras pré-sacrais e que elementos ósseos dos membros e cinturas

diminuem com o acréscimo de vértebras. Presch (1975) encontrou resultados similares em *Bachia* e diversos autores observaram essa tendência em diferentes grupos de lagartos serpentiformes (Bergmann & Irschick, 2010, Greer, 1987, Greer & Wadsworth, 2003, Lande, 1978, Wiens & Slingluff, 2001). Gans (1975) discutiu a morfologia e as correlações ecológicas e funcionais da perda dos membros e dígitos em tetrápodes, sugerindo que esse bauplan proporciona vantagens relacionadas à maior eficiência de locomoção através de ondulação lateral e habilidade para usar fendas e para escavar. De acordo com Lee (1998), o alongamento do corpo está associado à miniaturização e modificações nas estruturas da cabeça para hábitos escavadores. Espécies com hábitos fossoriais devem ter estruturas craniais mais sólidas cobrindo o cérebro e órgãos sensoriais e redução do diâmetro corporal, acompanhado da perda de um pescoço definido, uniformizando a largura do corpo e cabeça (Roscito & Rodrigues, 2010). Além do alongamento corpóreo, animais que usam fendas devem possuir membros reduzidos, bem como estreitamento de corpo e cabeça, esperando-se dessa forma que animais com hábitos fossoriais sofram miniaturização (Griffith, 1990), embora hajam exceções como no caso de algumas anfisbenas. Espécies fossoriais que apresentam miniaturização geralmente possuem crânio mais robusto e acinético, protegendo o cérebro de impactos decorrentes da locomoção subterrânea (Rieppel & Zaher, 2000, Roscito & Rodrigues, 2010, Lee, 1998). Um crânio consolidado reflete na redução do número de escamas nessa região, resultante da fusão de estruturas ósseas (Lee, 1998).

Diversos autores notaram a preponderância de espécies fossoriais em ambientes abertos. Vanzolini (1948) constatou o domínio de espécies fossoriais e noturnas sobre espécies diurnas na herpetofauna de uma área de Cerrado, atribuindo o padrão às condições extremas dos ambientes abertos, como exposição direta a radiação solar e vulnerabilidade a possíveis predadores. Pianka (1989) considerou a fossorialidade como um dos fatores que promove a grande diversidade da fauna de lagartos em desertos australianos. Rodrigues

(1996) encontrou alto número de espécies fossoriais, noturnas ou psamófilas em dunas da Caatinga, indicando que a fauna dessas dunas é predominantemente subterrânea, diferindo substancialmente de outras regiões da Caatinga.

A família Gymnophthalmidae é composta por cerca de 180 espécies de pequenos lagartos distribuídas em 40 gêneros (Rodrigues et al., 2007b) e ocorre exclusivamente na região Neotropical, do sul da América Central ao sul da América do Sul (Vitt & Caldwell, 2009). Na família há bons modelos de estudo da evolução da morfologia serpentiforme e da forma do corpo. O gênero *Bachia* é formado por lagartos serpentiformes, com ouvido externo ausente, olhos e membros locomotores reduzidos (Dixon, 1973), ocorrendo desde a Costa Rica até o Paraguai (a leste dos Andes) e em algumas ilhas do Caribe (McDiarmid & Deweese, 1977, Dixon, 1973, Castrillon & Strüssmann, 1998, Freitas et al., 2011). Kohlsdorf et al. (2010) apresentam uma hipótese filogenética para 15 espécies do gênero baseados em dados moleculares dos genes *C-Mos*, 12S e 16S, e sugeriram a reversibilidade na perda de dígitos em *Bachia*. O gênero é um excelente modelo para o estudo da evolução da forma do corpo, pois apresenta espécies com diferentes níveis de adaptações para o hábito fossorial, desde espécies com quatro dedos a espécies com um membro estiliforme ou completamente sem membros. Assim, o objetivo deste estudo é investigar a evolução da morfologia nas espécies de *Bachia*, para testar as seguintes hipóteses: (i) o alongamento do corpo está correlacionado com a redução dos membros, *i.e.*, diminuição no comprimento relativo nos membros (Wiens & Slingluff, 2001); (ii) a redução dos membros está correlacionada com a redução dos dígitos, *i.e.*, diminuição do número de dígitos (Wiens & Slingluff, 2001); (iii) a evolução da morfologia serpentiforme está associada com a redução do diâmetro corporal, *i.e.*, miniaturização (Wiens & Slingluff, 2001); (iv) o alongamento do corpo, a redução dos membros e a redução dos dígitos estão correlacionados com a redução no número de escamas da cabeça; (v) existe uma sequência na evolução da morfologia serpentiforme, passando pelo

alongamento do corpo, redução no tamanho dos membros e redução no número de dígitos (Lande, 1978, Wiens & Slingluff, 2001, Gans, 1975); (vi) o grau de fossorialidade está associada ao tipo de ambiente ocupado, esperando-se encontrar espécies com mais adaptações à fossorialidade em áreas com vegetação aberta.

Material e Métodos

Foram obtidos dados morfológicos de 794 indivíduos de *Bachia*, representando 14 espécies e subespécies, provenientes de 114 localidades e 10 países da América do Sul (Apêndice 1, Figs. 1-2, Tabela 1). Os espécimens foram provenientes das seguintes coleções: American Museum of Natural History (AMNH), Centro de Estudos e Pesquisas Biológicas da Universidade Católica de Goiás (CEPB), Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), Coleção de Herpetologia do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coleção de Répteis do Museu de Zoologia da Universidade de Campinas (ZUEC), Coleção Zoológica de Vertebrados da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de Zoologia João Moojen da Universidade de Viçosa (MZUFV), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museum of Comparative Zoology of Harvard University (MCZ), Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley (MVZ), Museum of Vertebrate Zoology of United States National Museum, Smithsonian Institution (USNM) e Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ).

Os dados de foliose e morfometria foram tomados com auxílio de um estereomicroscópio e de um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm, seguindo Vanzolini (1961) e Dixon (1973). Foram obtidos, para cada espécime, os seguintes caracteres morfológicos: número de dígitos nos membros anteriores e posteriores; número de escamas

supraoculares; número de escamas infralabiais e supralabiais; número de escamas pré-frontais; interparietais e loreal; comprimento rostro-cloacal; comprimento da cauda; comprimento dos membros locomotores anteriores e posteriores; comprimento e largura da cabeça.

O comprimento da cauda foi excluído das análises pois apresentou quantidade elevada de valores faltantes (613 ou 77,20% das observações) e, para algumas espécies, todos os exemplares possuíam valores faltantes resultantes de cauda quebrada ou em processo de regeneração. Dentre as 11.116 observações restantes (14 caracteres em 794 indivíduos), 19 (0,17%) eram valores faltantes, resultantes de algum tipo de dano nos espécimes. Para não excluir das análises espécimes com valores faltantes, esses foram estimados através de imputação múltipla, utilizando o pacote *mice* (Van Buuren & Groothuis-Oudshoorn, 2011) do programa R v.2.11.1 (R Development Core Team, 2011). Várias medidas têm valor igual a zero pela perda de traços em algumas espécies (como membros e dedos); assim, as variáveis quantitativas foram transformadas para $\log + 1$ antes da realização das análises.

Espécies não podem ser consideradas pontos independentes em análises estatísticas porque elas descendem hierarquicamente de ancestrais comuns (Garland et al., 1992, Felsenstein, 1985). Felsenstein (1985) propôs o método de contrastes filogeneticamente independentes para solucionar esse problema. Os contrastes são as diferenças na comparação dos caracteres entre as espécies ou nós da filogenia, obtendo-se $n-1$ contrastes, sendo n o número de táxons terminais da filogenia. Dessa forma, as análises estatísticas foram realizadas com os valores dos contrastes filogeneticamente independentes. Os contrastes foram obtidos no pacote *ape* (Paradis et al., 2006) do programa R v.2.11.1 (R Development Core Team, 2011), baseados em duas estimativas dos comprimentos de ramos da mesma topologia, uma empregando o método de Grafen (1989), uma escolha arbitrária onde todos os ramos tem a mesma distância até o ancestral, realizada no pacote *ape* (Paradis et al., 2006) do

programa R v.2.11.1 (R Development Core Team, 2011) e outra através de uma análise de máxima verossimilhança, proporcional a divergência genética entre as espécies. Para tanto, foi utilizada a topologia e o alinhamento dos genes 12S, 16S e *c-mos* de Kohlsdorf et al. (2010), gentilmente fornecidos por V.J. Linch. Foi utilizado um modelo de substituição *general time-reversible* - GTR+ Γ seguindo os parâmetros de Kohlsdorf et al. (2010). A análise de máxima verossimilhança foi feita utilizando o pacote *phangorn* (Schliep, 2010) do programa R v.2.11.1 (R Development Core Team, 2011).

Foram realizadas análises de componentes principais (ACP) usando os contrastes das variáveis para quantificar e avaliar a variação na forma do corpo, sendo uma ACP apenas com as variáveis morfométricas e outra incluindo também as contagens de escamas da cabeça e o número de dedos anteriores e posteriores. As ACPs foram feitas para cada um dos conjuntos de contrastes, obtidos com comprimentos de ramos estimados pelo método de Grafen ou por máxima verossimilhança.

O alongamento do corpo em Squamata é independente da forma da cabeça, que é bem mais conservada que a forma do corpo ou dos membros (Stokely, 1947, Gans, 1975). Dessa forma, diversos autores usaram o comprimento da cabeça para obter índices da forma do corpo ou membros (Lande, 1978, Wiens & Slingluff, 2001). Através de uma análise de correlação, verificamos que em *Bachia* existe alta correlação entre o comprimento e a largura da cabeça ($r= 0,95$; $p < 0,001$), sugerindo que a forma da cabeça é conservada nesse gênero, tornando o cálculo de índices de alongamento do corpo e tamanho relativo dos membros robusto.

Foram feitas análises bivariadas para verificar a significância das correlações hipotetizadas. Os índices de alongamento do corpo e tamanho relativo dos membros foram obtidos dos resíduos da regressão dos contrastes do comprimento da cabeça (variável independente) com os contrastes do comprimento rostro-cloacal e comprimento dos membros

anteriores e posteriores (variáveis dependentes). Nas observações que apresentaram contrastes negativos do comprimento da cabeça, os mesmos foram transformados para sinais positivos, trocando-se também o sinal nos contrastes de outras variáveis, forçando o modelo da regressão através da origem (Garland et al., 1992). Foram realizadas análises de correlação para verificar a associação entre o alongamento do corpo e o tamanho relativo dos membros, entre o tamanho relativo dos membros e o número de dedos e entre os contrastes da largura da cabeça com alongamento do corpo, diminuição dos membros e diminuição dos dedos. Essas análises foram feitas com os contrastes obtidos da árvore com comprimento de ramos estimados pelo método de Grafen e máxima verossimilhança, assim como com os dados brutos (Tabela 1). A correção de Bonferroni sequencial foi usada para ajustar o valor de significância nas múltiplas correlações par a par, diminuindo dessa forma a chance de encontrar valores significativos ao acaso (Quinn & Keough, 2002, Rice, 1989). As análises estatísticas foram realizadas no programa R v.2.11.1 (R Development Core Team, 2011).

Para avaliar as mudanças na forma do corpo e dos membros, os caracteres foram mapeados na árvore filogenética do gênero de Kohlsdorf et al. (2010). Quando o comprimento dos ramos da filogenia foram calculados pelo método de Grafen, os estados das variáveis morfométricas foram reconstruídos com o método de parcimônia do quadrado das mudanças (*squared-change parsimony*), que minimiza a soma do quadrado das mudanças ao longo dos ramos de uma filogenia (Maddison, 1991). O número de dedos nos membros anteriores e posteriores foi mapeado separadamente através do critério de máxima parcimônia, que escolhe reconstruções do estado de um caráter que minimizem o número de mudanças evolutivas (Maddison & Maddison, 1992), tratando esses caracteres como multi-estado e ordenados. Essas reconstruções foram realizadas no programa MacClade v.4.08 (Maddison & Maddison, 1992).

Para testar a hipótese de que a síndrome morfológica está associada aos ambientes ocupados pelas espécies, foram feitos mapas de distribuição das espécies no programa ArcGIS v.9.3 (ESRI). As coordenadas geográficas dos pontos de ocorrência das espécies foram obtidas dos bancos de dados das coleções de onde os espécimes foram provenientes. Quando as coordenadas não estavam disponíveis nos registros das coleções, estas foram obtidas da ferramenta GeoLoc (2011) e de *gazetteers* (NGA, 2011).

Resultados

As análises de componentes principais (ACP) produziram resultados similares considerando os contrastes obtidos a partir das duas estimativas de comprimento dos ramos, por isso só serão descritos os resultados das ACPs feitas a partir dos comprimentos dos ramos estimados por máxima verossimilhança (Tabela 2). Na ACP apenas com as variáveis morfométricas, o primeiro componente explicou 63,18% da variação total, representando basicamente uma associação positiva entre o comprimento da cabeça, largura da cabeça, comprimento dos membros anteriores e comprimento dos membros posteriores (Fig. 3), sendo um reflexo da variação no tamanho corporal; assim, indivíduos com a cabeça grande possuem membros longos. Como a largura da cabeça é uma estimativa da largura corporal, este componente sugere a redução do diâmetro corporal à medida que o tamanho dos membros diminui, corroborando a hipótese de que a evolução da morfologia serpentiforme está relacionada com a redução do diâmetro corporal. O segundo componente explicou 29,85% da variação dos dados, representando um contraste entre a variação no comprimento rostro-cloacal, comprimento da cabeça, e largura da cabeça (coeficientes positivos) *versus* comprimento dos membros anteriores e posteriores (com coeficientes negativos), mostrando que à medida que a cabeça e o corpo aumentam de tamanho, os membros diminuem. Este componente corrobora a hipótese de que o alongamento do corpo está relacionado à redução

dos membros. Os outros componentes não foram considerados importantes, pois representaram juntos menos de 7% da variação dos dados. Quando foi incluído o número de dedos e as contagens de escamas da cabeça na ACP, o primeiro componente explicou 58,72% da variação dos dados (Fig. 4), representando uma relação positiva entre o comprimento da cabeça, largura da cabeça, comprimento dos membros anteriores, comprimento dos membros posteriores, dedos anteriores e dedos posteriores, indicando que indivíduos com a cabeça menor possuem menor diâmetro corporal, membros menores, menos dedos e menos escamas na cabeça. Isso corrobora as hipóteses de que a morfologia serpentiforme está associada com a redução do diâmetro corporal, do comprimento dos membros, do número de dedos e do número de escamas da cabeça. O segundo componente explicou 24,92% da variação dos dados, representando um contraste entre o comprimento rostro-cloacal, comprimento da cabeça e largura da cabeça (com coeficientes positivos) *versus* comprimento dos membros anteriores, comprimento dos membros posteriores, dedos anteriores e dedos posteriores, mostrando novamente que o alongamento do corpo está associado à redução dos membros e dedos. Os outros componentes explicaram juntos menos de 17% da variação dos dados e, portanto, não foram considerados importantes.

As análises bivariadas produziram resultados diferentes para cada conjunto de dados: (i) para os contrastes obtidos da árvore com comprimento de ramos estimados pelo método de Grafen, (ii) para os contrastes obtidos da árvore com comprimento dos ramos estimados por máxima verossimilhança e (iii) para os dados brutos, (Tabela 3). No primeiro caso, houve uma associação negativa entre o alongamento do corpo e o tamanho relativo dos membros anteriores; no segundo, houve uma associação negativa entre o alongamento do corpo e o tamanho relativo dos membros posteriores; no último caso, houve uma associação positiva entre o comprimento relativo dos membros anteriores e o número de dedos anteriores e posteriores e também entre o tamanho relativo dos membros posteriores e o número de dedos

posteriores. Nos três conjuntos de dados foi observada correlação positiva entre o número de escamas da cabeça e o número de dedos nos membros posteriores. Em síntese, as análises bivariadas mostraram que existe associação significativa entre o alongamento do corpo e a redução dos membros e também entre a redução dos membros e a redução no número de dedos. Tanto a ACP quanto as análises bivariadas deram suporte para as correlações hipotetizadas entre o alongamento do corpo e a redução do tamanho dos membros e entre a redução do tamanho dos membros e a redução no número de dígitos. Não houve suporte para a hipótese da correlação entre a redução do diâmetro corporal e a morfologia serpentiforme; e para hipótese de associação do número de escamas da cabeça com o alongamento do corpo e redução nos dígitos.

Os índices de alongamento do corpo e comprimento relativo dos membros são apresentados junto à filogenia (Fig. 5) e o valor médio das variáveis morfológicas para cada espécie pode ser observado na Tabela 1. De acordo com a reconstrução dos estados dos caracteres, o ancestral de *Bachia* possuía corpo alongado, membros posteriores rudimentares e membros anteriores reduzidos e com três dígitos. Essas características foram mantidas em *B. dorbignyi*, *B. trisanale*, *B. monodactylus* e *B. peruana*. *Bachia huallagana* e *B. intermedia* se assemelham às últimas espécies mencionadas, porém menos alongadas. O alongamento no corpo dessas espécies está associado com o tamanho reduzido dos membros, principalmente dos membros posteriores. O aumento do tamanho relativo dos membros e a aquisição de dígitos estão associados com o corpo mais truncado em *B. h. trinitatis*, *B. heteropa alleni*, *B. panoplia* e *B. scolecoides*. Em *B. barbouri* o alongamento do corpo acontece em conjunto com a redução do comprimento e perda de um dedo nos membros anteriores e a perda total dos membros posteriores. *Bachia bicolor* tem um moderado alongamento corporal que ocorre simultaneamente com a diminuição do comprimento relativo dos membros posteriores, porém com o aumento do tamanho dos membros anteriores e do número de dedos. Em *B.*

flavescens existe um moderado alongamento do corpo, moderada diminuição do membro anterior e aumento do membro posterior. Em *B. bresslaui* existe um alongamento moderado do corpo, redução dos membros e perda de dígitos nos membros anteriores. A reconstrução mais parcimoniosa para a quantidade de dedos nos membros anteriores e posteriores sugere que o ganho de dedos aconteceu cinco vezes de forma independente, em *B. h. trinitatis*, *B. h. alleni*, *B. scolecoides* e *B. panoplia*, que tem quatro dedos em cada membro e em *B. bicolor* onde houve ganho de um dedo apenas no membro anterior.

A reconstrução da evolução dos caracteres indica que o corpo alongado com membros e dígitos reduzidos é a condição ancestral em *Bachia* e que algumas espécies adquiriram corpo menos alongado, membros mais longos e mais dígitos. O ganho de dígitos em *Bachia* aconteceu de formas variadas, com ganho nos membros anteriores e posteriores (*B. h. alleni*, *B. h. trinitatis*, *B. panoplia* e *B. scolecoides*) ou com ganho apenas nos membros anteriores (*B. bicolor*) ou posteriores (*B. flavescens*). Não houve evidência para uma sequência na evolução do corpo serpentiforme, passando pelo alongamento do corpo, redução dos membros e diminuição dos dígitos.

Discussão

Lagartos do gênero *Bachia* apresentam associação positiva entre o alongamento do corpo e a redução dos membros, onde as espécies com corpo mais longo possuem membros menores. Esse padrão é encontrado em vários grupos de lagartos com morfologia serpentiforme (Brandley et al., 2008, Wiens et al., 2006) e pode ser atribuído a diversos fatores. Presch (1975) sugeriu que o alongamento do corpo e redução dos membros em *Bachia* estão associados à evolução da fossorialidade e que as espécies com apêndices reduzidos se locomovem por ondulação lateral. Gans (1975) indicou que a ondulação lateral confere menor gasto energético em relação à locomoção quadrúpede, favorecendo espécies

mais longas e com membros menores. No entanto, Walton et al. (1990) sugeriram que a locomoção sem membros tem maior custo energético que aquela realizada por animais com membros. Porém, no estudo de Walton et al. (1990) as comparações realizadas foram entre lagartos e serpentes. Comparações entre grupos mais próximos podem fornecer informações mais acuradas a respeito da diferença no custo energético entre a locomoção quadrúpede e por ondulação lateral. Shine & Wall (2008) indicaram que o alongamento do tronco em lagartos escavadores aumenta o volume do trato alimentar, possibilitando a ingestão de refeições maiores, e que estágios intermediários entre a morfologia ancestral e serpentina pode ter evoluído em táxons que usam buracos já existentes (como buracos de aranha) e que a seleção teria favorecido o alongamento do corpo. Diante disso, o alongamento do corpo parece ser fortemente associado à fossorialidade.

De acordo com Wiens & Slingluff (2001), a associação entre a redução dos membros e a perda de dígitos pode estar relacionada a etapas do desenvolvimento, sendo que o número de dedos está associado ao número de células no desenvolvimento do broto dos membros. Harfe et al. (2005) observaram que a diminuição da atividade da enzima *Dicer* é responsável pela diminuição no tamanho e número dos elementos ósseos que formam os membros e os dígitos em vertebrados. Zákány et al. (1997) indicaram que o tamanho e número dos dígitos são fixados como uma função quantitativa da dose de proteínas no gene *Hox*. Segundo Galis e colaboradores (2010), a perda de dígitos ocorreu diversas vezes, independentemente, em Squamata e isso está associado a um conjunto de outras características frequentemente ligadas à fossorialidade.

Não foram encontradas evidências de que existe uma sequência na evolução da morfologia serpentina, ocorrendo primeiramente o alongamento do corpo, em seguida a redução dos membros e, finalmente, a perda de dígitos, diferindo do esperado por diversos autores em estudos anteriores (Gans, 1975, Lande, 1978, Caldwell, 2003, Wiens & Slingluff,

2001). Além disso, a associação entre essas variáveis indica que elas variam no mesmo ramo da filogenia e não uma precedendo a outra filogeneticamente, sugerindo que elas mudaram simultaneamente. Embora a hipótese dessa sequência na evolução da morfologia serpentiforme pareça coerente, esse padrão não foi encontrado para família Anguillidae (Wiens & Slingluff, 2001) e nem para o gênero *Bachia*, que analisaram essas variáveis considerando o grau de parentesco entre as espécies examinadas.

Do mesmo modo, não foi encontrado suporte para a hipótese de associação entre a morfologia serpentiforme e a redução do diâmetro corpóreo em *Bachia*. A miniaturização do corpo está fortemente associada à fossorialidade (Gans, 1975, Lee, 1998). Este resultado sugere que as espécies de *Bachia* vivem escondidas na superfície da terra abaixo de troncos podres, serrapilheira, na base de gramíneas ou pequenos arbustos e, quando estão abaixo da superfície, usam buracos já existentes como cupinzeiros, buracos de aranhas e formigueiros ou se enterram em solo de areia ou terra solta. Outra razão nos leva a crer nisso é a cauda longa encontrada nas espécies de *Bachia* (JLF, observação pessoal). Wiens & Slingluff (2001) declararam que a cauda curta favorece o desempenho locomotor em espécies fossoriais, enquanto que a cauda longa favorece espécies que vivem na superfície por duas razões: por facilitar a locomoção no deslizamento entre gramíneas (“grass-swimmers”) e arbustos e ainda pela alta pressão seletiva que espécies que vivem na superfície sofrem. Os danos na cauda são menos críticos que danos no tronco, principalmente porque a cauda pode facilmente ser quebrada por autotomia e se regenerar. Informações precisas sobre os habitats usados por espécies de *Bachia* são escassos e não nos permitem concluir se (e quais) espécies de *Bachia* são capazes de cavar buracos ou galerias subterrâneas, mas nos levam a crer que o gênero está associado a terrenos mais maleáveis. Visto que, até mesmo em espécies com mais modificações relacionadas à fossorialidade, *B. bresslaui*, *B. psamophila* e *B. oxyrhina*, estão

associadas a ambientes arenosos (Rodrigues et al., 2007a, Rodrigues et al., 2008) e a dieta de *B. bresslaui* sugere que a mesma se alimenta na superfície (Colli et al., 1998).

Sob o mesmo ponto de vista, não houve associação significativa entre o alongamento do corpo e redução dos membros com a quantidade de escamas da cabeça em *Bachia*. No entanto, a quantidade de escamas da cabeça está correlacionada com a quantidade de dedos nos membros posteriores, onde espécies com menos escamas na cabeça possuem menos dedos. Isso pode ser atribuído ao fato de que, em espécies que vivem na serrapilheira, o membro anterior pode ser usado para sustentar a parte anterior do corpo e assim elevar a cabeça para visualização dos arredores (Galis et al., 2010). Dessa forma, mesmo com redução das escamas da cabeça e dos dígitos no membros posteriores, ainda é vantajoso manter os membros anteriores.

Considerando a distribuição do gênero (Figs. 1-2), é plausível que em ambientes abertos se encontrem mais espécies adaptadas à fossorialidade. A morfologia das espécies encontradas no Cerrado e nas regiões próximas aos Andes reforçam essa idéia. No Cerrado, ocorrem *B. bresslaui*, *B. dorbignyi* e *B. scolecoides*. *Bachia bresslaui* é uma espécie alongada, com membros bastante reduzidos, desprovidos de dígitos e com perda da escama pré-frontal. A espécie é restrita ao Cerrado, conforme proposto por Colli e colaboradores (1998). *Bachia dorbignyi* é a espécie mais alongada do gênero (ver Fig. 5); além disso, possui membros posteriores rudimentares, desprovidos de dígitos e perda das escamas interparietal, pré-frontais e supraoculares. Sua ocorrência na Amazônia está restrita à parte sul do bioma em áreas de transição com o Cerrado. Esse mesmo padrão morfológico pode ser observado em *B. trisanale*, *B. huallagana*, *B. intermedia* e *B. peruana*, embora as duas primeiras possuam corpo menos alongado. Essas quatro espécies, juntamente com *B. bicolor* e *B. barbouri*, ocorrem em regiões próximas a Cordilheira dos Andes, com alta elevação, vegetação aberta e caracterizadas por Hammen (1974) como savanas tropicais. *Bachia*

barbouri, além das características relacionadas à fossorialidade descritas acima, ainda apresenta total perda dos membros posteriores.

O padrão oposto pode ser visto em *B. scolecoides*, que ocorre quase que exclusivamente na Amazônia. Nesta espécie, assim como *B. panoplia*, *B. heteropa alleni* e *B. h. trinitatis*, existem menos adaptações ao hábito fossorial, sendo o corpo mais curto e os membros mais desenvolvidos, com definição entre os dedos. Isso corrobora a hipótese de que a seleção para a fossorialidade deve ser maior em ambientes com vegetação aberta. *Bachia flavescens* e *B. monodactylus monodactylus* são uma exceção, visto que perderam algumas escamas da cabeça (interparietal e loreal), possuem membros posteriores rudimentares e corpo alongado. Tanto *B. flavescens* quanto *B. m. monodactylus* ocorrem exclusivamente na Amazônia, embora tenham pontos de ocorrência em remanescentes savânicos da Amazônia.

A redução ou perda de elementos morfológicos é uma característica comumente associada à fossorialidade (Lee, 1998) e as espécies de *Bachia* apresentam certas adaptações relacionadas a esse hábito, como redução de escamas da cabeça, redução nos membros, perda de dígitos e alongamento corporal. No entanto, nem todas essas características estão associadas, demonstrando um possível estágio intermediário em *Bachia* na evolução da morfologia serpentina relacionada à fossorialidade. Os poucos dados de microhábitat disponíveis revelam que as espécies do gênero ocorrem em ambientes com gramíneas, arbustos, serrapilheira, troncos em decomposição e em solos arenosos, com terra solta, ou ainda podem ocupar buracos já existentes no solo e em cupinzeiros e formigueiros (Dixon, 1973, Castrillon & Strüssmann, 1998, Vanzolini, 1961, Rodrigues et al., 2008, Rodrigues et al., 2007a). Possivelmente, a ausência de estruturas que permitam uma eficiente escavação de solos mais firmes determine a ocupação desses ambientes. De acordo com Roscito & Rodrigues (2010) uma forte articulação da maxila com a pré-maxila, junto com o processo nasal constituem uma ferramenta para escavação. Em *B. bicolor* essa articulação é fraca

(Tarazona et al., 2008) indicando, provavelmente, o menor nível de estresse que o crânio está sujeito (Roscito & Rodrigues, 2010).

Em suma, concluímos que as mudanças na forma do corpo de *Bachia* aconteceram de maneira mais ou menos simultânea e não uma precedendo a outra, onde o alongamento do corpo está correlacionado com a redução dos membros e a perda de dígitos. Essas características estão associadas ao hábito criptozóico e semi-fossorial que as espécies possuem. As espécies que apresentam mais adaptações para esses hábitos estão ocorrendo em ambientes abertos, provavelmente para se proteger de predadores e da radiação solar direta. A falta de associação da morfologia serpentina com a diminuição de escamas da cabeça e com a miniaturização sugere que a evolução dessa morfologia em *Bachia* não está necessariamente associada à fossorialidade.

Referências

- Adriaens, D., Devaere, S., Teugels, G. G., Dekegel, B. & Verraes, W. 2002. Intraspecific variation in limblessness in vertebrates: a unique example of microevolution. *Biological Journal of the Linnean Society* **75**: 367-377.
- Bejder, L. & Hall, B. K. 2002. Limbs in whales and limblessness in other vertebrates: mechanisms of evolutionary and developmental transformation and loss. *Evolution and Development* **4**: 445-458.
- Bergmann, P. J. & Irschick, D. J. 2010. Alternate pathways of body shape evolution translate into common patterns of locomotor evolution in two clades of lizards. *Evolution* **64**: 1569-1582.
- Brandley, M. C., Huelsenbeck, J. P. & Wiens, J. J. 2008. Rates and patterns in the evolution of snake-like body form in squamate reptiles: evidence for repeated re-evolution of lost digits and long-term persistence of intermediate body forms. *Evolution* **62**: 2042-2064.
- Budd, G. E. 1998. Arthropod body-plan evolution in the Cambrian with an example from anomalocaridid muscle. *Lethaia* **31**: 197-210.
- Caldwell, M. W. 2003. "Without a leg to stand on": on the evolution and development of axial elongation and limblessness in tetrapods. *Canadian Journal of Earth Sciences* **40**: 573-588.
- Caputo, V., Guarino, F. M. & Angelini, F. 2000. Body elongation and placentome evolution in the scincid lizard genus *Chalcides* (Squamata, Scincidae). *Italian Journal of Zoology* **67**: 385-391.
- Castrillon, M. I. & Strüssmann, C. 1998. Nova espécie de *Bachia* e a presença de *B. dorbignyi* (Duméril & Bribon) no sudoeste de Mato Grosso, Brasil (Sauria, Gymnophthalmidae). *Revista Brasileira de Zoologia* **15**: 567-581.

- Colli, G. R., Zatz, M. G. & da Cunha, H. J. 1998. Notes on the ecology and geographical distribution of the rare gymnophthalmid lizard *Bachia bresslaui*. *Herpetologica* **54**: 169-174.
- Davidson, E. H., Peterson, K. J. & Cameron, R. A. 1995. Origin of bilaterian body plans - evolution of developmental regulatory mechanisms. *Science* **270**: 1319-1325.
- Dixon, J. R. 1973. A systematic review of the teiid lizards genus *Bachia* with remarks on *Heterodactylus* and *Anotosaura*. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publication*: 1-47.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* **125**: 1-15.
- Fitch, W. T. 1999. Acoustic exaggeration of size in birds via tracheal elongation: comparative and theoretical analyses. *Journal of Zoology* **248**: 31-48.
- Freitas, J. L., Strüssmann, C., Carvalho, M. A., Kawashita-Ribeiro, R. A. & Mott, T. 2011. A new species of *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Cerrado of Midwestern Brazil. *Zootaxa* **2737**: 61-68.
- Galis, F., Arntzen, J. W. & Lande, R. 2010. Dollo's Law and the irreversibility of digit loss in *Bachia*. *Evolution*.
- Gans, C. 1975. Tetrapod limblessness: evolution and functional corollaries. *American Zoologist* **15**: 435-467.
- Garland, T., Harvey, P. H. & Ives, A. R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* **41**: 18.
- GeoLoc. 2011. Ferramenta geoLoc da rede speciesLink, <http://smlink.cria.org.br/geoloc>.
- Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **326**: 119-157.

- Greer, A. E. 1987. Limb reduction in the lizard genus *Lerista*. 1. Variation in the number of phalanges and presacral vertebrae. *Journal of Herpetology* **21**: 267-276.
- Greer, A. E. 1991. Limb reduction in squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *Journal of Herpetology* **25**: 166-173.
- Greer, A. E. & Wadsworth, L. 2003. Body shape in skinks: the relationship between relative hind limb length and relative snout-vent length. *Journal of Herpetology* **37**: 554-559.
- Griffith, H. 1990. Miniaturization and elongation in *Eumeces* (Sauria: Scincidae). *Copeia* **1990**: 751-758.
- Hammen, T. V. D. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* **1**: 3-26.
- Harfe, B. D., McManus, M. T., Mansfield, J. H., Hornstein, E. & Tabin, C. J. 2005. The RNaseIII enzyme *Dicer* is required for morphogenesis but not patterning of the vertebrate limb. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**: 10898-10903.
- Jockusch, E. L. 1997. Geographic variation and phenotypic plasticity of number of trunk vertebrae in slender salamanders, *Batrachoseps* (Caudata : Plethodontidae). *Evolution* **51**: 1966-1982.
- Kohlsdorf, T., Lynch, V. J., Rodrigues, M. T., Brandley, M. C. & Wagner, G. P. 2010. Data and data-interpretation in the study of limb evolution: a reply to Galis *et al.*, on the re-evolution of digits in the lizard genus *Bachia*. *Evolution*.
- Kohlsdorf, T. & Wagner, G. P. 2006. Evidence for the reversibility of digit loss: A phylogenetic study of limb evolution in *Bachia* (Gymnophthalmidae : Squamata). *Evolution* **60**: 1896-1912.
- Lande, R. 1978. Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods. *Evolution* **32**: 73-92.

- Lee, M. S. Y. 1998. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. *Biological Journal of the Linnean Society* **65**: 369-453.
- Maddison, W. P. 1991. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. *Systematic Zoology* **40**: 304-314.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 1992. *MacClade Analysis of Phylogeny and Character Evolution*. Sinauer Associates. Sunderland, Ma.
- McDiarmid, R. W. & Deweese, J. E. 1977. The systematic status of the lizard *Bachia blairi* Reptilia Teiidae and its occurrence in Costa Rica. *Brenesia* **12/13**: 143-153.
- NGA. 2011. Names files of selected countries - Geonet names server. http://earth-info.nga.mil/gns/html/cntry_files.html.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. 2006. Analysis of phylogenetics and evolution with R. *Bioinformatics*: 289-290.
- Pianka, E. R. 1989. Desert lizard diversity - additional comments and some data. *American Naturalist* **134**: 344-364.
- Presch, W. 1975. The evolution of limb reduction in the teiid lizard genus *Bachia*. *Bulletin Southern California Academy of Sciences* **74**: 113-121.
- Quinn, G. P. & Keough, M. J. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge: Cambridge University Press.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Raia, P. & Meiri, S. 2011. The tempo and mode of evolution: body sizes of island mammals. *Evolution* **65**: 1927-1934.
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* **43**: 223-225.

- Rieppel, O. & Zaher, H. 2000. The braincases of mosasaurs and *Varanus*, and the relationships of snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* **129**: 489-514.
- Rodrigues, M. T. 1996. Lizards, snakes, and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology* **30**: 513-523.
- Rodrigues, M. T., Camacho, A., Nunes, P. M. S., Recoder, R. S., Teixeira, M., Valdujo, P. H., Ghellere, J. M. B., Mott, T. & Nogueira, C. 2008. A new species of the lizard genus *Bachia* (Squamata : Gymnophthalmidae) from the Cerrados of Central Brazil. *Zootaxa*: 39-50.
- Rodrigues, M. T., Pavan, D. & Curcio, F. F. 2007a. Two new species of lizards of the genus *Bachia* (squamata, gymnophthalmidae) from Central Brazil. *Journal of Herpetology* **41**: 545-553.
- Rodrigues, M. T., Pellegrino, H. C. M., Dixo, M., Verdade, V. K., Pavan, D., Argolo, A. J. S. & Sites, J. W. 2007b. A new genus of microteiid lizard from the Atlantic forests of state of Bahia, Brazil, with a new generic name for *Colobosaura mentalis*, and a discussion of relationships among the Heterodactylini (Squamata, Gymnophthalmidae). *American Museum Novitates*: 1-27.
- Roscito, J. G. & Rodrigues, M. T. 2010. Comparative cranial osteology of fossorial lizards from the tribe gymnophthalmini (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Morphology* **271**: 1352-1365.
- Schliep, K. 2010. *phangorn: Phylogenetic analysis in R*.
- Shapiro, M. D., Hanken, J. & Rosenthal, N. 2003. Developmental basis of evolutionary digit loss in the Australian lizard *Hemiergis*. *Journal of Experimental Zoology Part B-Molecular and Developmental Evolution* **297B**: 48-56.

- Shine, R. & Wall, M. 2008. Interactions between locomotion, feeding, and bodily elongation during the evolution of snakes. *Biological Journal of the Linnean Society* **95**: 293-304.
- Siler, C. D., Balete, D. S., Diesmos, A. C. & Brown, R. M. 2010. A New Legless Loam-swimming Lizard (Reptilia: Squamata: Scincidae: Genus *Brachymeles*) from the Bicol Peninsula, Luzon Island, Philippines. *Copeia* **1**: 114-122.
- Siler, C. D. & Brown, R. M. 2011. Evidence for repeated acquisition and loss of complex body-form characters in an insular clade of southeast asian semi-fossorial skinks. *Evolution* **65**: 2641-2663.
- Stokely, P. S. 1947. Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of lizards. *American Midland Naturalist* **38**: 725-754.
- Tarazona, O. A., Fabrezi, M. & Ramirez-Pinilla, M. P. 2008. Cranial morphology of *Bachia bicolor* (Squamata : Gymnophthalmidae) and its postnatal development. *Zoological Journal of the Linnean Society* **152**: 775-792.
- Van Buuren, S. & Groothuis-Oudshoorn, K. 2011. MICE: multivariate imputation by chained equations in R. *Journal of Statistical Software*.
- Vanzolini, P. E. 1948. Notas sobre os ofídios e lagartos da Cachoeira de Emas, no município de Pirassununga, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* **8**: 377-400.
- Vanzolini, P. E. 1961. *Bachia*: espécies brasileiras e conceito genérico (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia (São Paulo)* **14**: 193-209.
- Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. 2009. *Herpetology*, 3 ed., San Diego.
- Walton, M., Jayne, B. C. & Bennett, A. F. 1990. The energetic cost of limbless locomotion. *Science* **249**: 524-527.
- Ward, A. B. & Brainerd, E. L. 2007. Evolution of axial patterning in elongate fishes. *Biological Journal of the Linnean Society* **90**: 97-116.

- Wiens, J. & Slingluff, J. 2001. How lizards turn into snakes: A phylogenetic analysis of body form evolution in Anguid lizards. *Evolution* **55**: 2303-2318.
- Wiens, J. J., Brandley, M. C. & Reeder, T. W. 2006. Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakeline body form in squamate reptiles. *Evolution* **60**: 123-141.
- Zákány, J., Fromental-Ramain, C., Warot, X. & Duboule, D. 1997. Regulation of number and size of digits by posterior *Hox* genes: a dose-dependent mechanism with potential evolutionary implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**: 13695.

Tabela 1. Médias e desvios padrão das variáveis quantitativas para as espécies de *Bachia*. Comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento da cabeça, largura da cabeça (LC), comprimento do membro anterior (CMA) e posterior (CMP), dedos anteriores (DA), dedos posteriores (DP), supralabiais (SL), infralabiais (IL). O número entre parênteses representa o tamanho amostral.

Espécies	Variáveis								
	CRC	CCb	LC	CMA	CMP	DA	DP	SL	IL
<i>B. barbouri</i> (20)	47,2±10,17	5,58±0,69	3,2±0,44	2,15±0,34	0±0	2±0	0±0	5,05±0,22	4,2±0,41
<i>B. bicolor</i> (11)	54,73±11,9	6,32±0,93	4,09±0,68	4±0,69	0,99±0,25	4±0	1±0	5±0	4,09±0,3
<i>B. bresslaui</i> (94)	73,73±14,68	8,22±1,13	4,86±0,77	3,31±0,54	2,88±0,68	1±0	1±0	6,01±0,1	5,03±0,18
<i>B. dorbignyi</i> (153)	61,86±8,57	6,33±0,52	4,04±0,42	3,27±0,37	0,87±0,15	3±0	1±0	5,99±0,08	4,99±0,11
<i>B. flavescens</i> (7)	61,13±4,14	6,98±0,91	4,02±0,44	3,66±0,65	3,6±1,1	2,86±0,38	2±0	5,43±0,53	5±0
<i>B. heteropa alleni</i> (104)	40,05±9,3	6,31±0,82	3,9±0,57	5,02±0,76	5,71±1	3,98±0,2	4±0	6±0	4,99±0,1
<i>B. h. trinitatis</i> (18)	36,7±9,24	6,09±0,78	3,84±0,46	4,64±0,85	5,57±0,8	4±0	4±0	6±0	5±0
<i>B. huallagana</i> (5)	59,3±4,86	6,89±0,45	4,08±0,31	3,2±0,41	0,86±0,2	3±0	1±0	5,2±0,45	4,4±0,89
<i>B. intermedia</i> (124)	47,92±10,43	5,93±0,86	3,44±0,51	2,87±0,38	0,82±0,16	3±0	1±0	5,94±0,23	5±0
<i>B. m. monodactylus</i> (87)	58,72±10,51	6,39±0,66	3,84±0,51	3,34±0,49	2,67±0,48	2,99±0,11	1±0	5,13±0,33	4,91±0,39
<i>B. panoplia</i> (40)	67,61±14,26	8,15±1,05	5,18±0,85	4,52±0,71	5,52±1,5	3,98±0,16	4±0	6±0	5,85±0,36

<i>B. peruana</i> (17)	60,81±17,5	6,54±1,16	4,01±0,83	3,16±0,63	0,99±0,25	3±0	1±0	5,18±0,39	4,53±0,51
<i>B. scolecoides</i> (62)	64,26±7,83	7,33±0,68	4,82±0,57	4,34±0,6	4,54±0,98	4±0	4±0	5,95±0,22	5,02±0,13
<i>B. trisanale</i> (52)	58,75±8,64	6,32±0,67	3,81±0,4	3,06±0,41	0,9±0,24	2,88±0,38	0,98±0,14	5,04±0,19	4,23±0,43

Tabela 2. Resultados de Análise de Componentes Principais dos contrastes independentes (com comprimento de ramos estimados através da análise de máxima verossimilhança dos genes *12s*, *16s* e *c-mos*) dos dados morfológicos de *Bachia* apenas com as variáveis morfométricas e com todas as variáveis. Os *loadings* das variáveis, o autovalor e a porcentagem da variância explicada são dados para cada componente (CP). Apenas os dois primeiros componentes são exibidos, por explicarem juntos 93,03% e 83,64% da variação dos dados em cada conjunto de dados respectivamente. CRC é o comprimento rostro-cloacal; CCb, comprimento da cabeça; LC, largura da cabeça; CMA, comprimento do membro anterior; CMP, comprimento do membro posterior; DA, número de dedos no membro anterior; DP, número de dedo no membro posterior; e CABEÇA é a contagem de escamas da cabeça.

	<i>Variáveis morfométricas</i>	
	CP 1	CP 2
CRC	-0,262	0,705
CCb	-0,522	0,229
LC	-0,539	0,161
CMA	-0,407	-0,501
CMP	-0,449	-0,416
Autovalor	3,16	1,49
% da variância	63,18	29,85
	<i>Todas variáveis</i>	
	CP 1	CP 2
CRC	-0,088	0,621
CCb	-0,372	0,400
LC	-0,391	0,294

CMA	-0,392	-0,307
CMP	-0,427	-0,128
DA	-0,157	-0,475
DP	-0,442	-0,176
Cabeça	-0,380	0,022
Autovalor	4,69	1,99
% da variância	58,72	24,92

Tabela 3. Correlação entre pares de variáveis morfológicas baseadas nos contrastes independentes e nos dados brutos. As variáveis CRC.r (comprimento rostro-cloacal), CMA.r (comprimento dos membros anteriores) e CMP.r (comprimento dos membros posteriores) são resíduos da regressão dos contrastes de cada uma com os contrastes do CCb (comprimento da cabeça). LC é o comprimento da cabeça e CABEÇA é a soma de escamas da cabeça. As análises foram feitas (A) com os contrastes obtidos da árvore com comprimento dos ramos estimados por máxima verossimilhança, (B) com os contrastes da árvore com comprimento de ramos estimados pelo método de Grafen e (C) com os dados brutos. Os asteriscos representam valores de *P* considerados significativos após a correção sequencial de Bonferroni.

<i>Variáveis</i>		<i>A</i>		<i>B</i>		<i>C</i>	
		<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
CRC.r	CMA.r	-0,65	0,015	-0,78	0,002*	-0,42	0,12
CRC.r	CMP.r	-0,80	0,001*	-0,71	0,008	-0,44	0,11
CMA.r	DA	-0,32	0,28	0,06	0,84	0,77	0,001*
CMP.r	DA	-0,44	0,13	0,09	0,76	0,48	0,07
CMA.r	DP	-0,54	0,056	-0,3	0,90	0,76	0,001*
CMP.r	DP	-0,62	0,02	-0,01	0,96	0,88	<0,001*
LC	CRC.r	-0,12	0,68	0,02	0,94	0,15	0,59
LC	CMA.r	0,06	0,83	-0,02	0,93	0,01	0,96
LC	CMP.r	-0,04	0,9	-0,05	0,87	0,40	0,15
CABEÇA	CRC.r	0,44	0,12	-0,002	0,99	-0,60	0,02
CABEÇA	CMA.r	-0,50	0,07	0,07	0,81	0,53	0,04
CABEÇA	CMP.r	-0,49	0,08	0,19	0,51	0,91	<0,001*
CABEÇA	DA	-0,031	0,91	0,68	0,01	0,33	0,24

CABEÇA	DP	0,78	0,001*	0,94	<0,001*	0,87	<0,001*
--------	----	------	--------	------	---------	------	---------

Legenda das figuras

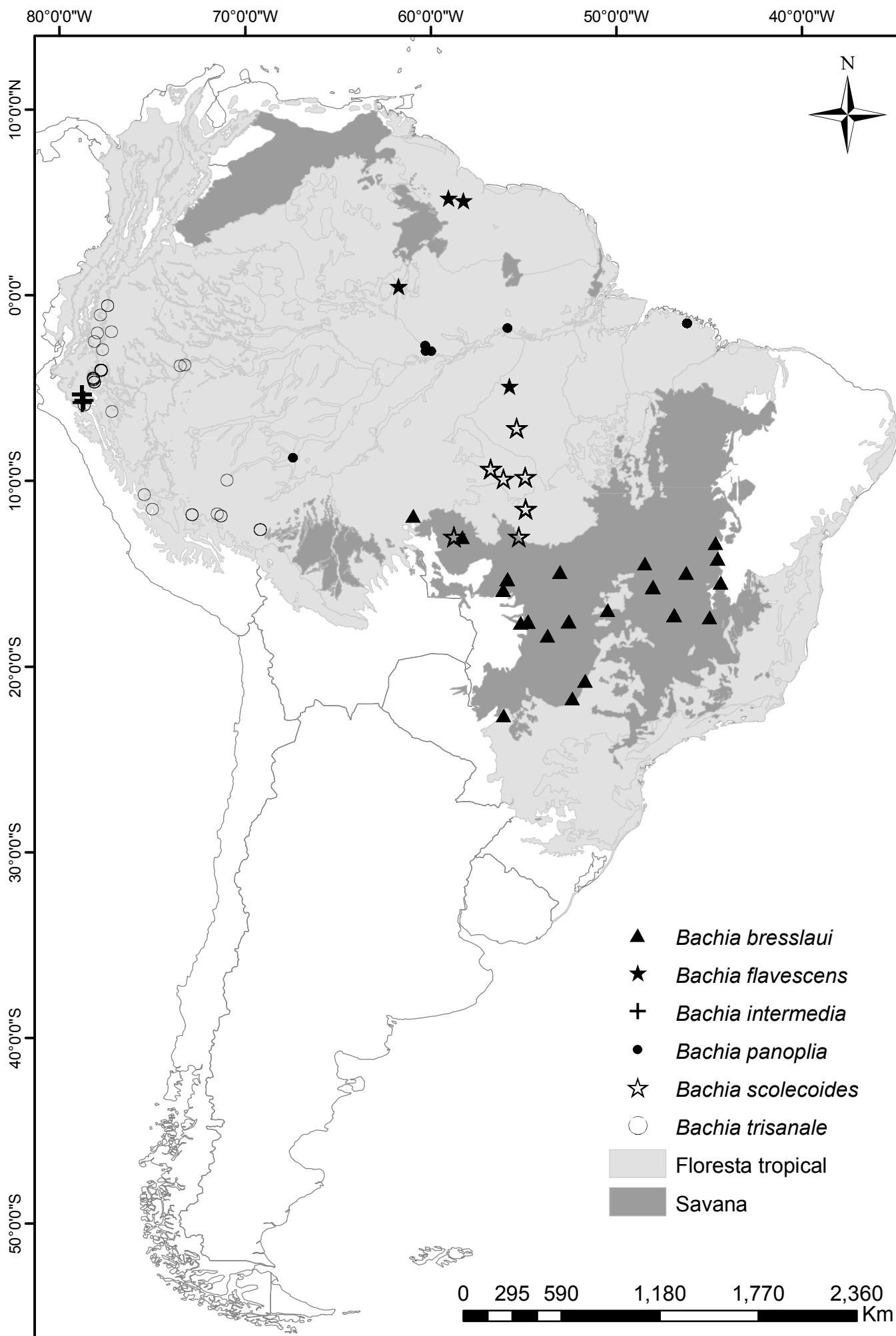
Figura 1. Mapa de distribuição de *Bachia bresslaui*, *B. flavescens*, *B. intermedia*, *B. panoplia*, *B. scolecoides* e *B. trisanale* examinados neste estudo.

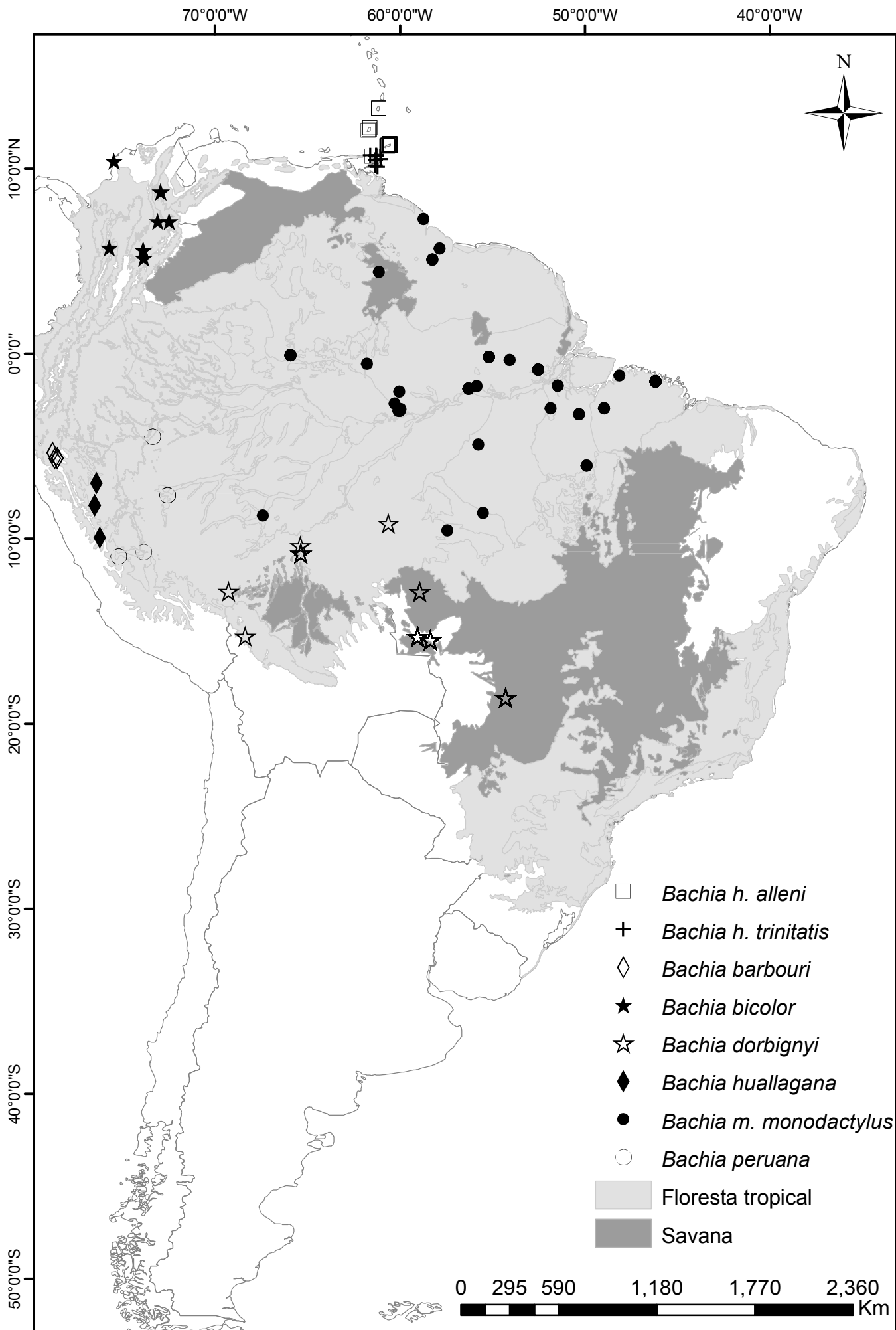
Figura 2. Mapa de distribuição de *Bachia heteropa alleni*, *B. h. trinitatis*, *B. barbouri*, *B. bicolor*, *B. dorbignyi*, *B. huallagana*, *B. monodactylus monodactylus* e *B. peruana* examinados neste estudo.

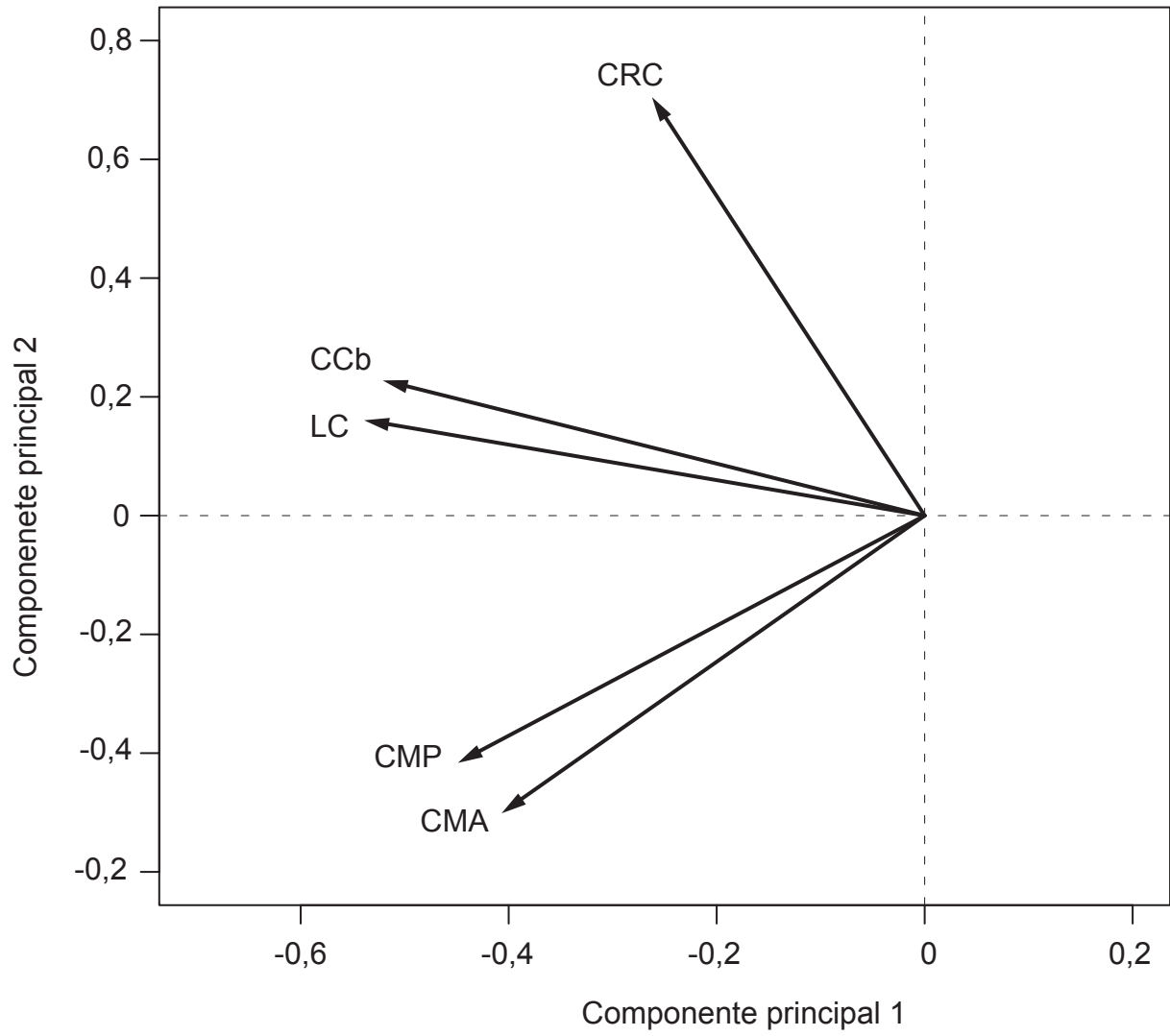
Figura 3. Biplot da análise de componentes principais dos contrastes independentes (com comprimento de ramos estimado através da análise de máxima verossimilhança dos genes *12s*, *16s* e *c-mos*) das variáveis morfológicas log-transformadas. CRC é o comprimento rostro-cloacal; CCb, comprimento da cabeça; LC, largura da cabeça; CMA, comprimento do membro anterior; CMP, comprimento do membro posterior. Apenas os dois primeiros componentes são plotados, por explicarem juntos 93,03% da variação dos dados.

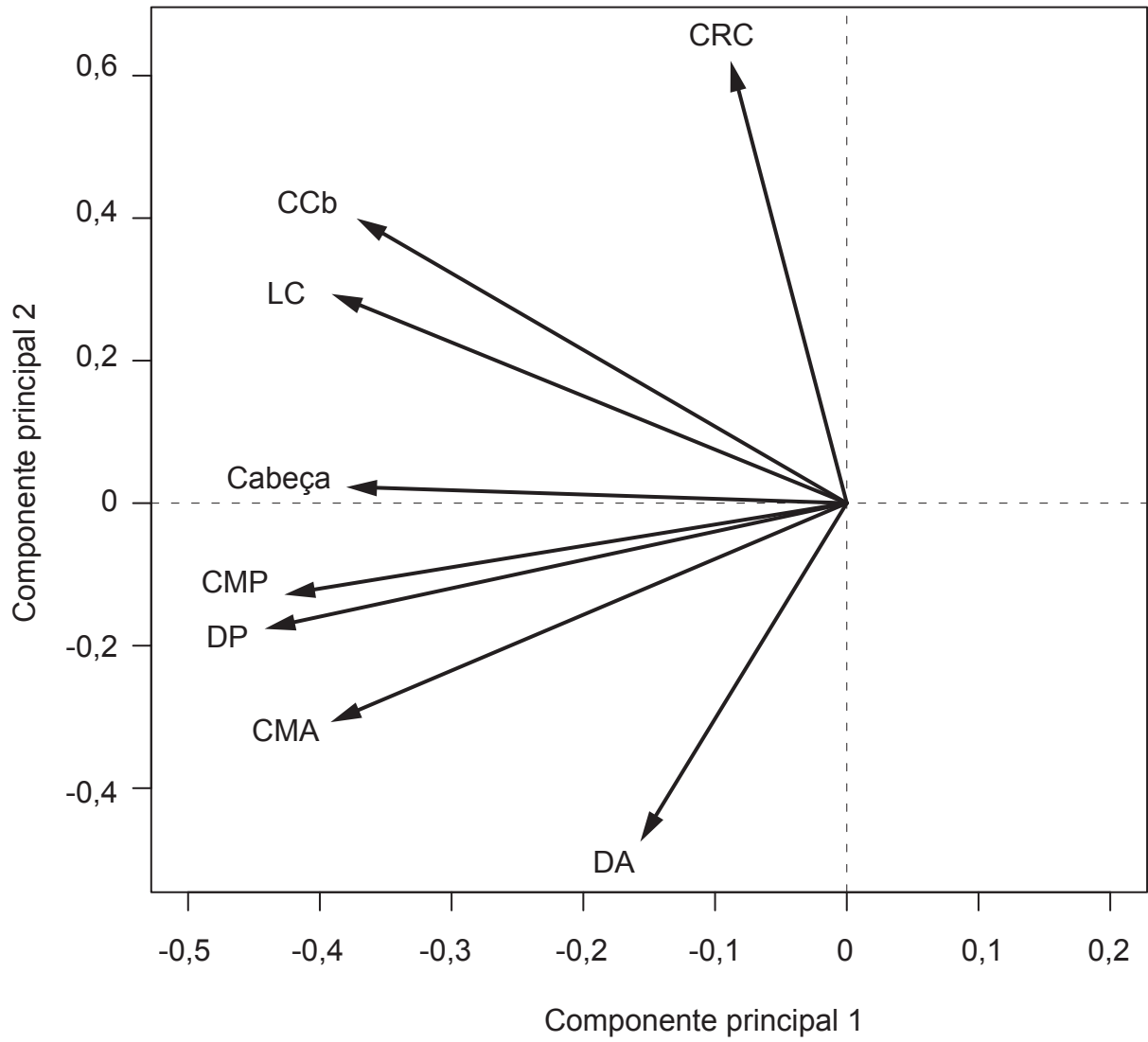
Figura 4. Biplot da análise de componentes principais dos contrastes independentes (com comprimento de ramos estimado através da análise de máxima verossimilhança dos genes *12s*, *16s* e *c-mos*) das variáveis morfológicas log-transformadas, número de dedos nos membros anteriores e posteriores e a quantidade de escamas da cabeça. CRC é o comprimento rostro-cloacal; CCb, comprimento da cabeça; LC, largura da cabeça; CMA, comprimento do membro anterior; CMP, comprimento do membro posterior; DA, número de dedos no membro anterior; DP, número de dedo no membro posterior; e CABEÇA é a contagem de escamas da cabeça. Apenas os dois primeiros componentes são plotados, por explicarem juntos 83,64% da variação dos dados.

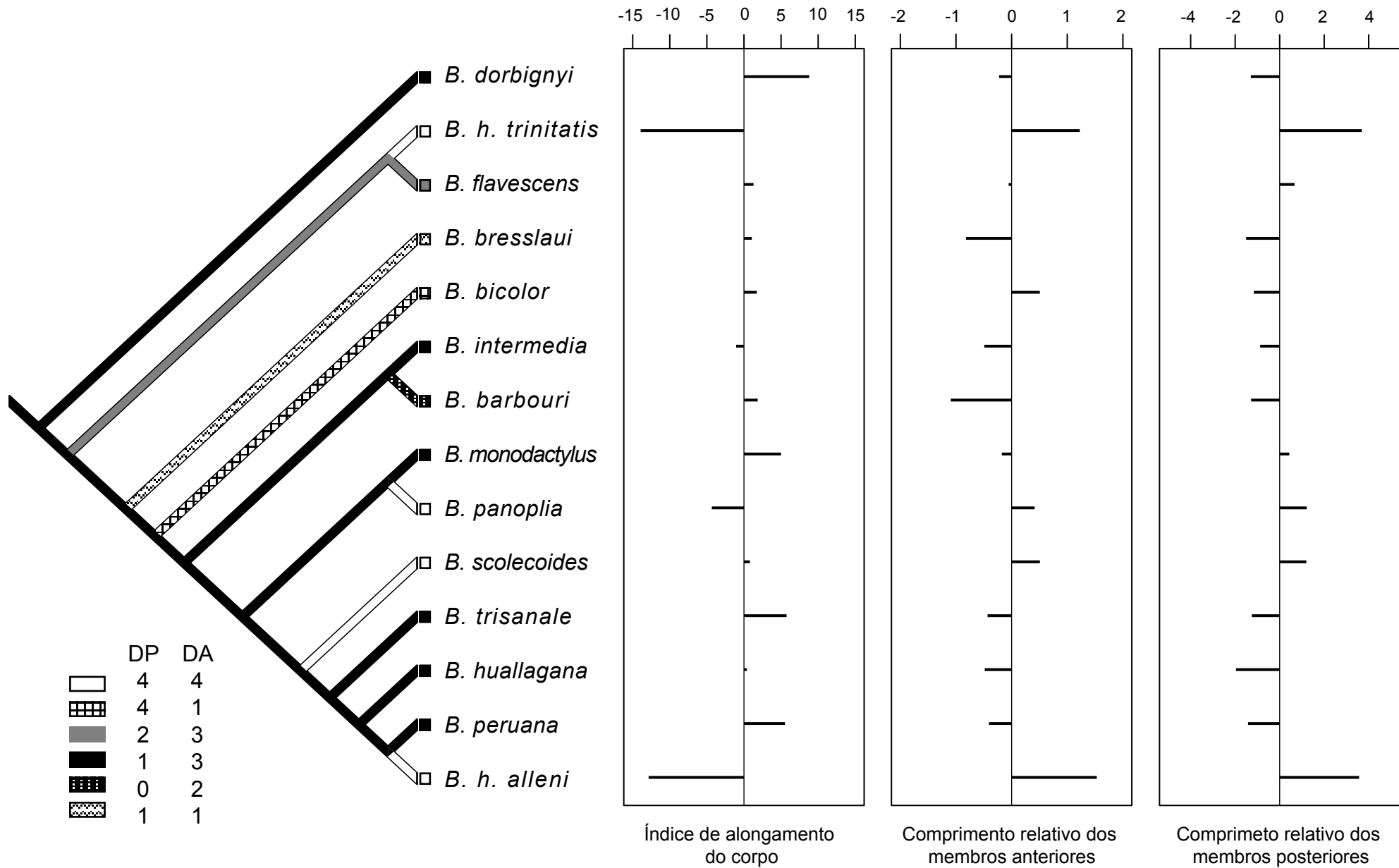
Figura 5. Evolução na forma do corpo de lagartos do gênero *Bachia*, mapeados na filogenia adaptada de Kohlsdorf et al. (2010). Os histogramas acima da filogenia são os índices de alongamento do corpo, comprimento relativo dos membros anteriores e comprimento relativo dos membros posteriores. DA e DP são referentes ao número de dedos nos membros anteriores e posteriores, respectivamente.











Apêndice I - Espécimes examinados

Bachia barbouri. PERU: CAJAMARCA: Bellavista - USNM 120788; Perico - AMNH 28437. AMAZONAS: Bagua - MVZ 82444-45, 82450; Bagua Grande - MZUSP 46274; Sem localidade - MCZ 14740-41, 14743-44, 14746, 14748-49, 14751, 14754-56, 14758, MZUSP 8089-90,

Bachia bicolor. COLOMBIA: ATLÂNTICO: Barranquilla - MCZ 58784; BANANA BELT: Rio Frio - MCZ 25053; MAGDALENA: Palomino - MCZ 6557, 6559; Rio Frio - MCZ 29325, 29715; SANTANDER: Cucuta - USNM 84791; Socorro - MZUSP 44957; SANTANDER DEL SUR: Bucaramanga - AMNH 91765; Sem localidade - AMNH 9544-45.

Bachia bresslaui. BRASIL: BAHIA: Correntina - CHUNB 11068; Cocos - CHUNB 25633, 34006-07, 48054, 50192, 51322-23. DISTRITO FEDERAL: Brasília - CHUNB 11067, 21800, 24507, 38642, 38659, 39116, 44219, 50258, 52377, 59118, MZUSP 91658-59. GOIÁS: Mineiros - CHUNB 11577, 28089, 32750; Niquelandia - CEPB 1696; Parauna - CHUNB 53088. MATO GROSSO: Chapada dos Guimarães - CHUNB 11069-70, 11073-75, UFMT 433-34, 436, 1120, 1121-27, 1129-35, 2647; Novo São Joaquim - MCP, 18016-17; Santo Antonio do Leverger - UFMT 4860-61; Utiariti - MZUSP 10300. MATO GROSSO/MATO GROSSO DO SUL: UHE Ponte de Pedra - MZUSP 98760. MATO GROSSO DO SUL: Alcínópolis - CHUNB 27725; Bataguaçu - MZUSP 78211; Sonora - CEPB 1354-61, 1508. MINAS GERAIS: Buritizeiro - CHUNB 44521; Formoso - MZUSP 94473-74; Januária - MZUFV 734, 759; Paracatu - CHUNB 25841-52; Três Lagoas - ZUEC 3481, 3496. RONDÔNIA: Pimenta Bueno - CHUNB 18688; PARAGUAI: AMAMBAY: Parque Nacional Cerro Cora - USNM 253142.

Sem localidade - AMNH 141655, CHUNB 12427, MZUSP 4737, 91599, 99345, UFMT 6750-51.

Bachia dorbignyi. BOLÍVIA: SANTA CRUZ: Buenavista - MZUSP 2063. YACUMA: Beni - USNM 283275. BRASIL: MATO GROSSO: Araputanga - 4104, 4110, 4118, 4139, 4150, 4153, 4157, 4161, 4166, 5915-17, 6136, 6138-47, 6149-51, 6153-54, 6159-64; Aripuanã - MZUSP 81604; Jauru - UFMT 2224, 4092, 4094-96, 4099-03, 4106, 4111, 4113, 4117, 4120, 4122, 4135, 4140, 4146, 4160, 4163, 4173; Juruena - MZUSP 82421-24; Vale de São Domingos - MCP 13968-69, MZUSP 97912-21, UFMT 4850, 6165, 6166, 6169-72, 6231, 6315-17, 6319, 6320-29, 6331-32, 6336-40, 6342-51, 6354-63, 6542-44, 6565-66, 6568, 6570-78, 6580-86. RONDÔNIA: Guajará-Mirim - CHUNB 22328-33. PERU: MADRE DIOS: Puerto Maldonado - USNM 269007. Sem localidade USNM 94095.

Bachia flavescens. BRASIL: PARÁ: Floresta Nacional do Trairão - INPA 26236. RORAIMA: Rio Catrimani - MZUSP 49350. GUYANA: MAZARUNI POTARO: Mabura Hill - USNM 566427. EAST BERBICE: Kwakwani - USNM 566426. Sem localidade - CHUNB 11076, USNM 227942-43.

Bachia heteropa alleni. GRENADA: ANNADALE: St. George - USNM 79190. BEQUIA: Friendship Bay - MCZ 175138-40; Saint Vicente - MVZ 84039-40. LESSER ANTILLES: St. Andrew Parish - MVZ 84038. St. George Parish - MVZ 84041. ROSEHILL: St. Patric - USNM 286939-40. TOBAGO: MASON HALL - USNM 167514. SPAYSIDE: Little Tobago Island - USNM 167514-17, 227719-24. ST. JOHN: Charloteville - USNM 227945-75, 227977-83, 227985-97, 241646-47. ST. MARY: Hillsborough Dam - USNM 228003-05, 228007-11, 241648-49. ST. PAUL: Merchiston - USNM 227998-001, 523945. TRINIDAD:

ST. GEORGE: Port Spain - USNM 286932. Sem localidade - AMNH 137604, 137606, 167608, 38968, 81486, MZUSP 11911, USNM 43218-19, 67217, 67219-21, 227934, 238006, 286940, 727976.

Bachia h. trinitatis. TRINIDAD: CARONY: Caparo - MCZ 8950, 8952, MZUSP 6362.

MORUGA: Princes Town - USNM 107651. ST. ANDREW: Manzanilla Bay - USNM 141583.

ST. GEORGE: Lalaja Road - USNM 306158; Morne Bleu - AMNH 137603, 137605, 137607, 72852; Tucker Valley - USNM 119078. VICTORIA: Moruga Bouffe - USNM 286931. Sem localidade - AMNH 38815, MCZ 18072, 32521, 39689, 43880, 55675.

Bachia huallagana. PERU: HUANUCO: Leôncio Prado - MCZ 147440. SAN MARTIN: Tocache - MZUSP 36929-30. Upper Biabo - AMNH 56566. Sem Localidade AMNH 126396.

Bachia intermedia. PERU: CAJAMARCA: Perico - AMNH 22730, 28438, 28441-49, 28451, 28453, 28455, 28457, MCZ 14704-06, 14709, 14712, 14714-15, 14718, 14723, 14726, 14732-33, 183825-27, 183926, 183929-31, 183935, 183937, 183938, 183940, 183942, 183944-45, 183949-52, 183955-56, 183956, 183958, 183962, 183964-66, 183973, 183975, 183977, 183979-80, 183980, 183982, 183985, 183987, 183990-92, 183994-95, 183998-99, 184002, 184005-06, 184010-12, 184017, 184019, 184020, 184022, 184023, 184026, 184029, 184031-35, 184038-43, 184048, 184052-53, 184055-58, 184061, 184063, 184068-69, 184072, 184076, 184079, 184080-82, 184089, 184090, 184096, 184097, 184098, 184100, MVZ 92867, MZUSP 40675, USNM 120787. Sem localidade - AMNH 2839.

Bachia monodactylus monodactylus. BRASIL: AMAZONAS: Manaus - INPA 12005, 12007, 17751, 20943-47, 20957, 21222, MZUSP 471, 10912, 26007, 28430, 51642, 8352-53, 57557;

Parque Nacional Pico da Neblina - INPA 12756-58, 12760, 12762; Parque Nacional Rio Negro - INPA 18569; Presidente Figueiredo - MZUFV 187; Reserva INPA-WWF - 60910-11. MATO GROSSO: Apiacás - 81686; PARÁ: Carajás - MPEG 25216; ESEC Grão Pará - INPA 27589, MPEG 27583-88; Fazenda Riacho Monte Verde - MPEG 24604-05; Floresta Nacional Caxiuanã - MPEG 26858, 25757-58; Floresta Nacional Terra Firme - INPA 13136; Floresta Nacional Trairão - INPA 26237; FLOTA Paru- MPEG 27556; Granja Sonho Azul - MPEG 19047; Monte Dourado - MPEG 22888-97, MZUSP 72664; Novo Progresso - CHUNB 44810; Oriximiná - MNRJ 16849; Parauapebas - MNRJ 16850-51; Porto Trombetas - MPEG 21598, 24359-60, 24763; Tailândia - CHUNB 56268-69. RORAIMA: Pacaraima - MZUSP 68930; Santa Maria do Boiaçu - MZUSP 73273. GUYANA: EAST BERBICE: Dubulay - USNM 566422; Kwakwani - USNM 566423-25. ESSEQUIBO - USNM 85012. Sem localidade - INPA 192, 856, 1175-76, 1186, 1216, 14860, 1516, 17612, 20959, 27590, MPEG 17609, 24763, 27589, 4736.

Bachia panoplia. BRASIL: AMAZONAS: Floresta Terra Firme - INPA 20090-91; Manaus - INPA 9053, 12612, 16071, 17752-56, 18736, 18570-71, MZUSP 10910, 18734-35, 26008, 43008, 49285, 51282, 55706-07, 56857, 57329, 57561-62, 57638-39, 57852, 58814, 60597-98. PARÁ: Oriximiná - MNRJ 17987-88. Sem localidade - INPA 59, 60, 241, 1517, 14862, 15827.

Bachia peruana. BRASIL: ACRE: Cruzeiro do Sul - ZUEC 435-36, 438. PERU: AYAUCHO: Rio Santa Rosa - MZUSP 51640; JUNIN: Perene - AMNH 23212, 23415; ROABOYA: Ucayali - AMNH 56559, 56564. Sem localidade - AMNH 104278, 23414, 56557, 56558, 56560, 56561, 56562, 56563, 56565.

Bachia scolecoides. BRASIL: MATO GROSSO: Alta Floresta - CHUNB 47061-62; Cláudia - UFMT 6624, 6625-36, 6652-54, 6656; Guarantã do Norte - UFMT 4272-75, 5676-78; Nova Ubitatã - UFMT 5428, 5431, 5439, 5462; Rio Teles Pires- MZUSP 3289, 3291-94, 3337, 3339-42; Sapezal - UFMT 5903-06, 7875-85, 7889, 8657-58. Novo Progresso: PARÁ - CHUNB 34301-02, 40055-56.

Bachia trisanale. PERU: AMAZONAS: Galilea - USNM 568710-15, 568717-22; Rio Cenepa - MVZ 163075-80, USNM 127136, 316771-75, 316777, 560483-84; Rio Santiago - MVZ 174851-53. CUZCO: Urubamba River - USNM 538377-79. JUNIN: Junin- MCZ 82898. LORETO: Alto Curanja - MZUSP 3334; Iquitos - MCZ 123709; Mishana - MZUSP 46275; MADRE DE DIOS: Padre Nacional de Manu - MZUSP 46000; Pakitza - USNM 342697, 345306; Puerto Maldonado - MVZ 173755-56, 199518-19, 199521. EQUADOR: MORONA SANTIAGO: Chiguaza - USNM 196076. NAPO: Puerto Napo - 196074; San Jose Viejo de Sumaco - USNM 524104; Sucua - USNM 196072; NAPO: San Jose Viejo de Sumaco - USNM 196975, 524104. PASTAZA: Teresa Mama - USNM 196077. Sem localidade - USNM 127136, 524105.