



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal



**DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO E PÓS-NATAL DE
Tropidurus torquatus WIED, 1820 (SQUAMATA: TROPIDURIDAE):
ESTÁGIOS EMBRIONÁRIOS E ONTOGENIA DO ESQUELETO**

DOUTORANDA: TAINÃ RAPP PY-DANIEL

ORIENTADOR: DR. ANTÔNIO SEBEN

BRASÍLIA -DF

2016

DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO E PÓS-NATAL DE
***Tropidurus torquatus* WIED, 1820 (SQUAMATA: TROPIDURIDAE):**
ESTÁGIOS EMBRIONÁRIOS E ONTOGENIA DO ESQUELETO

TAINÃ RAPP PY-DANIEL

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.

ORIENTADOR: DR. ANTÔNIO SEBEN

BRASÍLIA -DF

2016

Dedico ao meu filho Caio.

AGRADECIMENTOS

Ao meu filho que é a alegria da minha vida e me faz querer ser uma pessoa melhor.

Ao meu marido que me apoiou e me encorajou a fazer um bom trabalho sendo compreensivo a esta fase da minha vida. Por ter ficado ao meu lado e me ajudado a superar as dificuldades que encontrei ao longo deste percurso.

Agradeço à minha família que me apoiou, confiando no meu potencial e me conferiu forças para seguir em frente.

Ao meu orientador, o professor Dr. Antonio Sebben que me aceitou em seu laboratório, depositou confiança em mim e me apoiou. Por reconhecer que todos nos estamos em constante desenvolvimento e que todos somos passíveis de errar e nos reerguermos melhores do que éramos antes. À toda a sua dedicação e compreensão.

Ao Fabiano Lima que além de ser uma pessoa inspiradora pela sua força de vontade, se tornou um inestimável amigo para mim. Alguém que nunca negou em ajudar e com quem pude ter conversas demoradas que me auxiliaram muito. Por ser a pessoa maravilhosa que é, por trabalhar de forma cooperativa, buscando um crescimento mútuo, e ser capaz de despertar o melhor das pessoas.

À Lucélia Vieira que também foi uma grande fonte de entusiasmo e incentivo, e com quem tive o imenso prazer de conviver e aprender. Sua perseverança e dedicação me inspiraram a ser uma pessoa melhor. Agradeço por todo o carinho e amizade.,

À professora Aline Pic-Taylor que aceitou contribuir e conferir sugestões e apoio logístico, abrindo as portas do seu laboratório e cedendo equipamentos fundamentais para a realização desta investigação, e que acabou se tornando uma colaboradora que estimo muito.

À Lana, Fred, Djalma e outros alunos e membros do Departamento de Genética e Morfologia que contribuíram com conselhos, dicas e apoio.

À professora Sonia Bão, à professora Carolina Lucci e ao Professor Sacha Braun por me permitirem trabalhar em seus laboratórios e cederem equipamentos e recursos para a realização deste estudo.

À professora Tiana Kohlsdorf e Dra. Mariana Grizante sou muitíssima grata por me ajudarem na escolha da espécie com quem trabalhei, pelas sugestões, orientações e apoio que foram essenciais para a realização deste trabalho.

Aos colegas do Laboratório de Anatomia Comparativa de Vertebrados como o Piktor Benmaman e Patrícia Wanderley, ao aluno de graduação Anderson Lima e aos demais alunos e professores do departamento de Ciências Fisiológicas.

Ao Washington pelas conversas sinceras, amizade e por auxiliar sempre que precisei, e a Ana Carolina que descobri ser uma pessoa excepcional que não mede esforços em ajudar os outros.

À professor Julia Klaczko pela revisão final do manuscrito.

À CAPES pela concessão da bolsa e à UnB por ser uma instituição de excelência que estimula o crescimento profissional e o avanço da ciência.

À todos aqueles que contribuíram com sugestões, conselhos e amizade.

SUMÁRIO

RESUMO	i
ABSTRACT	ii
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	11
3. MATERIAIS E MÉTODOS	12
4. RESULTADOS	15
4.1. Descrição de estágios de desenvolvimento.....	15
4.2. Descrição do esqueleto adulto.....	28
4.3. Ontogenia do esqueleto	70
Crânio.....	70
Condrocrânio.....	70
Osteocrânio.....	75
Desenvolvimento pós-embrionário do crânio.....	81
Pós-crânio.....	84
Vértebras e costelas.....	84
Esqueleto apendicular.....	92
Desenvolvimento pós-embrionário do pós-crânio.....	103
5. DISCUSSÃO	109
5.1. Estágios embrionários.....	109
5.2. Ontogenia do esqueleto.....	119
Crânio.....	119
Condrocrânio.....	119
Osteocrânio.....	124
Desenvolvimento pós-embrionário do crânio.....	127
Pós-crânio.....	129
Vértebras e Costelas.....	129
Esqueleto apendicular.....	132
Desenvolvimento pós-embrionário dos membros.....	142
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	145
7. APÊNDICE	147
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	154

RESUMO

Estudos de desenvolvimento são contribuições importantes para a interpretação de padrões evolutivos responsáveis pelas atuais linhagens filogenéticas. Os squamatas são um grupo altamente diversificado que ainda é pouco representado em investigações embriológicas. O presente estudo descreve a sequência de desenvolvimento *in ovo* de *Tropidurus torquatus*. Fêmeas grávidas foram coletadas por meio de laço em ambientes antropizados de Brasília, Brasil, e mantidas em terrários até o momento de oviposição. Uma vez ocorrida a desova, os ovos foram transferidos para uma incubadora com temperatura de 30°C ($\pm 0,1^\circ$ C). Coletas diárias dos embriões foram realizadas desde o momento de oviposição até eclosão, a qual ocorreu após aproximadamente 75 dias, resultando em um total de 209 embriões obtidas em duas estações reprodutivas. Foram estabelecidos 15 estágios de desenvolvimento com base em características de morfologia externa amplamente utilizadas na literatura de lagartos, como estruturas visuais, arcos faríngeos, fusão dos primórdios faciais, desenvolvimento dos membros, pigmentação e escamas. A organogênese já estava em andamento no momento de oviposição, com embriões condizendo com o estágio 28 descrito em outros estudos. Comparações com outros lagartos mostram uma sequência embrionária conservada, contudo diferenças no tempo de desenvolvimento foram encontradas em características como os arcos faríngeos, sacos endolinfáticos, pigmentação e escamas. Ao contrário da maioria das séries de desenvolvimento de lagartos, os membros pelvicos da espécie alvo se desenvolvem antes que membros torácicos. O desenvolvimento dos primórdios do falo e lábio cranial da cloaca são comparados com os de outros lagartos. O esqueleto de espécimes adultos foi descrito e serviu de base para as descrições de desenvolvimento esquelético. O condrocânio de *T. torquatus* apresentou redução de elementos orbitotemporais como as tenias marginais e a pila antótica. Os elementos dermais aparentemente possuem uma sequência de ossificação conservada entre lagartos, ocorrendo maiores variações no padrão de ossificação dos elementos condrais. As vértebras ossificaram-se em um gradiente crânio-caudal, mas mostraram uma dissociação em relação às costelas cuja ossificação não seguiu este gradiente. Um centro de ossificação independente para as costelas das vértebras sacrais e caudais não foi visualizado. Nos membros, constatamos a formação de uma condensação cartilaginosa contínua em forma de “Y”, seguido pelo desenvolvimento do arcabouço dos membros

que consiste na formação do eixo primário e arco digital. Os elementos autopodiais do membro pelvino desenvolveram-se com certa antecedência em relação aos membros torácicos. Todos os distais do carpo foram vistos, o distal do carpo I permanecendo em contato estreito com o seu respectivo metacarpo. O distal do carpo V não demonstrou uma conexão embrionária com dcIV. Quanto aos distais do tarso, apenas a condensação condrogênica do dtI não foi visualizada. Encontramos uma conexão embrionária entre o distal do tarso V e o distal do tarso IV, indicando que o dtV provavelmente não tem uma origem independente. Os distais do tarso II e V consistiram em condensações transitórias que logo se fusionaram aos seus metatarsos. Foi possível distinguir a participação de três elementos condrogênicos na formação do proximal do tarso: o fibular, o intermédio-central e o tibial. A sequência de ossificação do autopódio não refletiu a sequência condrogênica de desenvolvimento do eixo primário e do arco digital. Exemplos de ossificações pós-embrionárias incluem a diminuição na área da fontanela parietal, ossificação de elementos do autopódio torácico, surgimento de centros de ossificações secundários nas epífises dos ossos longos e fusão dorsal dos arcos vertebrais e da sutura neurocentral. Espera-se que o presente estudo possa contribuir como fonte de dados para futuras investigações evolutivas e de desenvolvimento relacionadas à tropidurídeos e squamatas.

Palavras chave: embriões, tabela de estágios, condrogênese, osteogênese, pós-oviposição

ABSTRACT

Developmental studies are an important contribution to the interpretation of evolutionary patterns responsible for extant phylogenetic lineages. Squamates are a highly diverse group that is still underrepresented in embryological investigations. The present study describes the sequence of *in ovo* development of *Tropidurus torquatus*. Gravid females were collected by noose in antropized surroundings of Brasília, Brazil, and maintained in terrariums until oviposition. Once deposition occurred, eggs were transferred to a 30°C ($\pm 0,1^\circ$ C) temperature incubator. Daily collection of embryos were accomplished from oviposition to hatching, which took place after approximately 75 days, resulting in a total of 209 embryos obtained in two reproductive seasons. Fifteen developmental stages were established based on external morphological characteristics widely used in lizard literature such as visual structures, pharyngeal arches, facial primordial fusion, limb development, pigmentation and scales. Organogenesis was already in progression at the moment of oviposition, at which embryos resemble stage 28 of other studies. Comparisons with other lizards show a conserved embryonic sequence, however developmental timing differences were found in features such as the pharyngeal arches, endolymphatic sacs, pigmentation and scales. The order of *T. torquatus* fore- and hindlimb formation differs from that most commonly observed in lizards. The development of the phallic and cranial lip of the cloaca anlagen are compared with that of other lizards. The adult skeleton of *T. torquatus* was described and served as a guide for the developmental descriptions. The chondrocranium of *T. torquatus* presented reduction of orbitotemporal elements such as the teania marginalis and pila antotica. Dermal elements apparently show a conserved ossification sequence amongst lizards, main variations occurring in the ossification sequence of chondral elements. Vertebrae ossify in a cranial-caudal gradient, but are dissociated from the ossification of the ribs which do not follow this gradient. An independent center of ossification for the sacral and caudal ribs was not visualized. In the limbs, a continuous cartilaginous condensation forming a “Y” was first seen, followed by the development of the limb understructure which consists in the formation of the primary axis and the digital arch. The autopodial elements of the hindlimbs developed slightly earlier than the forelimbs. All distal carpals were seen, distal carpal I remaining in close contact with its metacarpal. The dcV did not show an embryonic connection with dcIV. In regard to the distal tarsals, only the chondrogenic

condensation of distal tarsal I was not visualized. We found an embryonic connection between distal tarsal V and distal tarsal IV, indicating that dtV is probably not a *de novo* condensation. The distal tarsal II and V consisted in transitory condensations that rapidly fused with their respective metatarsal. Three chondrogenic elements were identified as constituents of the tarsus: fibular, intermedium-central and tibial. The sequence of ossification of the autopodium did not reflect the chondrogenic sequence of primary axis development. Examples of post-embryonic ossifications include a reduction in the area of the parietal fontanel, ossification of forelimb autopodial elements, development of secondary centers of ossifications of long bone epiphysis and dorsal fusion of vertebral arches and neurocentral sutures. The present study intends to contribute as a source of data for future investigations concerned with the evolution and development of tropidurids and squamates.

Key words: embryos, staging table, chondrogenesis, osteogenesis, post-oviposition.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Microscopia eletrônica de varredura de *T. torquatus*, cedo no estágio 28 (a-d). Visão geral do embrião mostrando principais estruturas e tubo neural aberto (a); visão mais próxima dos arcos faríngeos I-IV e fendas 1-4 (b), entumescimento incipiente do membro anterior (c) e broto do membro posterior distinto (d). Abreviaturas: c, coração; fn, fossa nasal; lente em desenvolvimento; ma, membro anterior; me, mesencéfalo; mp, membro posterior; s, somitos; tna, tubo neural aberto; vo, vesícula ótica. Escala: 100 µm..... 16

Figura 2. Desenvolvimento pós-oviposicional de *Tropidurus torquatus*, estágios 28-31. Cada estágio está separado por fileira. Barra de escala para embrião inteiro (primeira figura de cada fileira) = 2 mm. Barra de escala para detalhes de cada estágio = 1 mm. Estágio 28 (a-d): visão mais próxima do broto do membro anterior (b), broto posterior (c), tubo neural aberto (d). Estágio 29 (e-h) visão mais próxima do membro anterior, inchaço genital (g), e arcos faríngeos I-IV e fendas 1-4 (h). Estágio 30 (i-l): crista ectodérmica apical do membro anterior (j), tubérculo genital (k) e arcos I-IV e fendas I-III. Estágio 31 (m-o): vista dorsal do embrião mostrando membro anterior em forma de remo (n), e vista ventral do primórdio facial (o). Abreviaturas: am, aqueducto mesencefálico; bmx, broto maxilar; cea, crista ectodérmica apical; co, cápsula ótica; di, diencéfalo; dn, dobra neural; fc, fissura coroide; fn, fossa nasal; ig, inchaço genital; lc, lábio cranial da cloaca; me, mesencéfalo; mp, membro posterior; pmd, processo mandibular; pmx, processo maxilar; pnl, processo naso-lateral; r, remo do membro anterior; rm, rim mesonéfrico; ro, rombencéfalo; se, saco endolinfático; sn, sulco neural; te, telencéfalo; tg, tubérculo genital; vo, vesícula ótica..... 18

Figura 3. Desenvolvimento pós-oviposicional de *Tropidurus torquatus*, estágios 32-35. Barra de escala para embrião inteiro (primeira figura de cada fileira) = 2 mm. Barra de escala para detalhes de cada estágio = 1 mm. Estágio 32 (a-d): subdivisão do membro anterior (b) e posterior (c) em autopódio e zeugopódio, e fenda hiomandibular (d). Estágio 33 (e-h): detalhe dos segmentos dos membros anteriores (f), primeiras condensações digitais do membro posterior (g) e primórdios faciais (h). Estágio 34 (i-l): detalhe das condensações digitais distintas no membro anterior (j) e posterior (k), e início de fusão dos primórdios faciais. Estágio 35 (m-p): detalhe da regressão da membrana interdigital no membro anterior (n) e membro posterior (o), e olho com as papilas conjuntivais (p). au, autopódio; es, estilopódio; fhm, fenda hiomandibular; mi, membrana interdigital; pc, papilas conjuntivais; pfn, processo frontonasal; pln, processo lateronasal; processo mandibular; processo maxilar; ze, zeugopódio..... 21

Figura 4. Desenvolvimento pós-oviposicional de *Tropidurus torquatus*, estágios 36-39. Barra de escala para embrião inteiro (primeira figura de cada fileira) = 2 mm. Barra de escala para detalhes de cada estágio = 1 mm. Estágio 36 (a-d): visão mais próxima

das membranas interdigitais fortemente regredidas nas mãos (b) e pés (c), e dobras no pescoço (d). Estágio 37 (e-h): visão mais próxima das mãos (f) e pés (g) livres de membranas, ossículos da esclera (h). Estágio 38 (i-l): detalhe das garras das mãos (j), pálpebras (k), e papilas epidermais no flanco (l). Estágio 39 (m-p): detalhe das escamas e pigmentação das mãos (n), visão dorsal da cabeça mostrando o órgão pineal (o) e vista ventral da maxila com dente de ovo (p). Abreviaturas: d, dobras; do, dente de ovo; g, garra; i, íris; m, membrana interdigital; oe, ossículos da esclera; p, pálpebra; pi, pineal; pp, padrão de pigmentação; se, saco endolinfático..... 23

Figura 5. Desenvolvimento pós-oviposicional de *Tropidurus torquatus*, estágios 40-42. Barra de escala para embrião inteiro (primeira figura de cada fileira) = 2 mm. Barra de escala para detalhes de cada estágio = 1 mm. Estágio 40 (a-e): vista ventral mostrando escamas transparentes (b), escamas do corpo com quilha e fossa apical (c), hemiclitoris começando a entrar a cloaca (d) e hemipenis projetado para fora da cloaca (e). Estágio 41 (f-i): vista ventral mostrando escamas abdominais opacas (g), vitelo (h) e narina externa fechada (i). Estágio 42 (j-m): visão mais próxima mostrando troca de pele (k), vitelo completamente consumido (l) e narina externa aberta (m). do, dente de ovo; evo, escamas ventrais opacas; evt, escamas ventrais transparentes; fa, fossa apical; l, lóbulos; q, quilha; se, saco endolinfático; ses, sulco espermático; v, vitelo..... 26

Figura 6. Crânio de *T. torquatus* em vista dorsal (A) e ventral (B). Abreviaturas: co, condilo occipital; col, columela; ecp, ectopterigóide; es, esquamosal; f, frontal; j, jugal; l, lacrimal; m, maxila; n, nasal; oto, otooccipital; pa, parietal; pl, palatino; pm, pré-maxila; po, pró-ótico; porb, pós-orbital; posf, pós-frontal; prb, parabasisfenóide; pref, pré-frontal; pt, pterigóide; q, quadrado; soc, supraoccipital; sut, supratemporal; v, vômer. Escala: 5 mm..... 30

Figura 7. Crânio de *T. torquatus* em vista lateral (A) e caudal (B). Abreviaturas: boc, baseoccipital; co, condilo occipital; col, columela; ecp, ectopterigóide; epp, epipterigóide; es, esquamosal; j, jugal; l, lacrimal; m, maxilar; n, nasal; pa, parietal; pc, processo cutriforme; pm, pré-maxilar; porb, pós-orbital; posf, pós-frontal; prb, parabasisfenóide; pref, pré-frontal; pt, pterigóide; q, quadrado; soc, supra-occipital; sut, supra-temporal; v, vômer. Escala: 5 mm..... 33

Figura 8. lateral dos ossículos da esclera do olho esquerdo de *T. torquatus*. Ossículos marcados com “+” sobrepõem os ossículos imediatamente ao lado enquanto ossículos marcados com “-“ são sobrepostos. Escala: 2 mm..... 37

Figura 9. Hemi-mandíbula de *T. torquatus* em vista medial (A) e lateral (B). Abreviaturas: ar, articular; co, coronóide; ct, crista timpânica; de, dentário; es, esplênica; faai, forame alveolar anterior inferior; fct, forame da corda timpânica; fm, forames mentonianos; fma, forame milohióide anterior; pan, processo angular; pr, processo articular; pra, pré-articular; sa, supra-angular. Escala: 5 mm..... 39

- Figura 10.** Mandíbula de *T. torquatus* em vista dorsal (A) e ventral (B). Abreviaturas: ar, articular; co, coronóide; de, dentário; es, esplenial; pan, processo angular; pr, processo retroarticular; pra, pré-articular; sa, supra-angular. Escala: 5 mm..... 41
- Figura 11.** Hemi-crânio de *T. torquatus* evidenciando as estruturas interorbitulares. Abreviaturas: orb, orbitoesfenóide; pac, pila acessória; pc, processo cutriforme; ps, planum suprasedale; si, septo interorbital; t, trabécula; tma, *taenia marginalis*. Escala: 5 mm..... 44
- Figura 12.** Aparato hióide de *T. torquatus* em vista ventral. Abreviaturas: bh, basehial; ch, ceratohial; gh, glossohial; hh, hipohial; pac, processo anteromedial do ceratohial; pc, primeiro ceratobranquial; pe, primeiro epibranchial; sc, segundo ceratobranquial; se, segundo epibranchial. Escala: 5 mm..... 47
- Figura 13.** Atlas e eixo de *T. torquatus*. Atlas, vista cranial (A), caudal (B) e lateral (C). Eixo, vista cranial (D), caudal (E) e lateral (F). Abreviaturas: com, côndilo; en, espinha neural; fa, face articular; h, hipapófise; i, intercentro; pó, processo odontóide; poz, póz-zigapófise; prz, pré-zigapófise; pt, processo transversal. Escala: 2mm..... 49
- Figura 14.** Vértulas da região cervical de *T. torquatus* em vista lateral (A). Terceira vértebra cervical em vista cranial (A), caudal (B) e lateral (D). Abreviaturas: c3-c8, cervicais 3-8; com, côndilo; en, espinha neural; h, hipapófise; poz, póz-zigapófise; prz, pré-zigapófise; pt, processo transversal. Escala: 2mm..... 50
- Figura 15.** Vértulas da região dorsal torácica e dorsal pós-torácica de *T. torquatus*. Vértebra dorsal torácica em vista cranial (A), caudal (B) e lateral (C). Vértebra dorsal pós-torácica em vista cranial (D), caudal (E) e lateral (F). Abreviaturas: con, côndilo; cot, cótilo; en, espinha neural; poz, póz-zigapófise; prz, pré-zigapófise; pt, processo transversal. Escala: 2mm..... 52
- Figura 16.** Vértulas sacrais de *T. torquatus*. Região sacral em vista dorsal (A) e vista ventral (B). Primeira vértebra sacral em vista cranial (C) e vista caudal (D). Abreviaturas: en, espinha neural; f, forame caudal; fs, forame sacral; poz, póz-zigapófise; prz, pré-zigapófise; s1, primeira vértebra sacral; s2, segunda vértebra sacral. Escala: 4 mm..... 53
- Figura 17.** Vértulas caudais de *T. torquatus*. Vista lateral da porção proximal (A), porções médias (B e C) e porção terminal (D e E). Abreviaturas: apd, apófise parasedal dorsal; ca1, primeira caudal; en, espinha neural; ph, processo hemal; pt, processo transversal; sa, sutura autotômica. Escala: 2mm..... 55

Figura 18. Cintura escapular de *T. torquatus* em vista ventral (A), lateral (B) e dorsal (C) evidenciando a supra-escápula. Abreviaturas: bx, bastões xifisternais; cd, clavícula direita; ce, clavícula esquerda; coe, costelas esternais; cxi, costelas xifisternais inscrpcionais; ec, escápulo-coracóide; ep, epicoracóide; es, esterno; fe, forame esternal; fg, fossa glenóidea; in, interclavícula; se, supra-escápula. Escala: 5mm..... 57

Figura 19. Ossos do membro torácico de *T. torquatus*. Úmero em vista caudal (A) e cranial (B). Rádio-ulna em vista ventral (C) e dorsal (D). Abreviaturas: pi, pisiforme; r, rádio; ul, ulna. Escala: 5 mm..... 61

Figura 20. Mão e estruturas carpais de *T. torquatus* em vista dorsal (A), (B) e dorsal (C), (D). Abreviaturas: c-i, central-intermédio; dcII-dcV, distais do carpo; dI-dV, dedos; f, falanges; mc, metacarpos; mcI-mcV, metacarpos; pi, pisiforme; r, rádio; ra, radial; sp, sesamóides palmares; ur, ulnar; ul, ulna. Escala: A, C: 5 mm; B, D: 3 mm..... 63

Figura 21. Cintura pelvina de *T. torquatus* em vista dorsal (A) e (C), ventral (B) e lateral (D). Posição anatômica da cintura pélvica em relação às vértebras sacrais representada em (A), (B) e (D). Abreviaturas: fa, fossa acetabular; feo, fenestra obturada; fo, forame obturado; il, ílio; is, ísquio; pei, processo epíisquio; pep, processo epípúbis; ph, processo hipoíisquio; pu, púbis; s1, primeira vertebra sacral; s2, segunda vertebra sacral. Escala: 5 mm..... 65

Figura 22. Ossos do membro pelvino de *T. torquatus*. Fêmur em vista dorsal (A), ventral (B), anterior (C) e posterior (D). Tíbia em vista lateral (E) e medial (F). Fíbula em vista medial (G) e lateral (H). Escala: 5 mm..... 67

Figura 23. Pé e estruturas tarsais de *T. torquatus* em vista dorsal (A), (B) e ventral (C), (D). Abreviaturas: dI-dV, dedos; dtIII, distal do tarso III; dtIV, distal do tarso IV; f, falanges; fi, fíbula; MT, metatarsos; mtI-mtV, metatarsos; mtV, metatarso V; pt, proximal do tarso; t, tíbia. Escala: A, C 5 mm; B, D 3 mm..... 69

Figura 24. Desenvolvimento do condrocânio e osteocânio de *Tropidurus torquatus*. A – estágio 33; B,C – estágio 34; D – estágio 36; E – estágio 37; F,G – início do estágio 38; H,I – metade do estágio 38; J,K – fim do estágio 38; L – estágio 39; M – início do estágio 40; N – estágio 41; O – estágio 42. Abreviaturas: ah, aparato hióide; ao, arco occipital; apo, arco pré-occipital ar, articular; av, arco vertebral; boc, basioccipital; ca, cartilagem acrocordal; ce, comissura esfenetmóide; cm, cartilagem de Meckel; cn, cápsula nasal; co, cápsula ótica; col, columela; cp, cartilagem parietotectal; cr, coronóide; de, dentário; epp, epipterigóide; es, esquamosal; esp, esplênica; exc, extra columela; exo, exooccipital; f, frontal; fh, forames hipoglossos; j, jugal; m, maxila; me, massa estatolítica; n, nasal; nt, notocorda; op, opistótico; ot, otólito; oto, otooccipital; pa, parietal; pac, pila acessória; pan, pila antótica; pb, placa

basal; pc, primeiro ceratobranquial; pl, palatino; pm, pré-maxila; pma, pila metoptica; pme, pila medial po, pró-ótico; porb, pós-orbital; posf, pós-frontal; pra, pré-articular; prb, parabasisfenóide; pref, pré-frontal; pt, pterigóide; q, quadrado; rn, região nasal; sa, supra-angular; si, septo interorbital; sn, septo nasal; soc, supraoccipital; sut, supratemporal; t, trabéculas; tm, ténias mediais; tma, ténia marginal. Escala: 1mm..... 74

Figura 25. Desenvolvimento pós-natal do crânio de *Tropidurus torquatus* em vista posterodorsal (A), posterotemporal (B) e posteroventral (C). 1 – Indivíduo de 0 semanas. 2 – indivíduo de 7 semanas. 3 – espécime de 16 semanas. A – Fechamento da fontanela parietal. B – ossificações pós-natais dos ossos dorsolaterais da caixa craniana. C – ossificações pós-natais dos ossos da base da caixa craniana. Abreviaturas: boc, baseoccipital; fp, fontanela parietal; oto, otoccipital; po, pró-ótico; prb, parabasisfenóide; soc, supraoccipital. Escala: 1mm..... 82

Figura 26. Condrogênese e osteogênese das vértebras dorsais de *Tropidurus torquatus*. Estágio 33: primeiros elementos vertebrais a se formarem são os arcos vertebrais que se dispõem verticalmente ao lado da notocorda (A); logo em seguida, neste mesmo estágio, se desenvolvem os focos cartilagíneos pares do corpo vertebral (B). Estágio 34 (C): as costelas surgem como focos independentes. Estágio 35 (D): arcos vertebrais começam a se aproximar, com maior proximidade na região que antecede as vértebras sacrais. Estágio 36 (E): elementos pares dos arcos vertebrais ficam adjacentes um ao outro dorsalmente. Estágio 37 (F): arcos vertebrais cartilagíneos em contato dorsalmente. Estágio 38 (G): início de ossificação do corpo vertebral das vértebras. Estágio 39 (H): início de ossificação dos arcos vertebrais e das costelas. Estágio 42 (I): completa ossificação das vértebras e costelas dorsais, permanecendo ainda não fusionadas os arcos vertebrais no seu encontro mediodorsal e na sutura neurocentral. Escala: 1mm..... 85

Figura 27. Condrogênese e osteogênese das costelas torácicas e cintura escapular de *Tropidurus torquatus*. Estágio 34 (A): porção distal das costelas esternais se desenvolvem por condensações independentes. Estágio 36 (B): elementos distais das costelas esternais fusionam-se aos elementos proximais que articulam-se com as vértebras. Estágio 37 (C): costelas esternais contactam as projeções posterolaterais do esterno e o bastão xifisternal se projeta posteriormente. Estágio 38 (D): bastão xifisternal se funde à segunda costela xifisternal. Estágio 39 (E): início da ossificação da porção proximal das costelas esternais e variação no número de costelas esternais e xifisternais (padrão 4:2). Estágio 42 (F): padrão 3:2 e anexo estendido posteriormente do bastão xifisternal (cabeça de seta). bx, bastão xifisternal; c, clavícula; cc, costelas cervicais; cc4, costela cervical 4; cc5, costela cervical 5; cdp, costela dorsal pós-torácica; ce, costelas esternais; cex, costelas esternais e xifisternais; co, costela ossificada; cr, coracóide; cx, costela xifisternal; ec, escápula; es, esterno; fe, fontanela esternal; in, interclavícula; se, supraescápula. Escala: 1mm..... 86

Figura 28. Condrogênese e osteogênese das vértebras cervicais de *Tropidurus torquatus*. Estágio 34 (A): corpo e arco vertebral condricificados, com desenvolvimento das pós-zigapófises por centros cartilágneos distintos do arco vertebral. Estágio 38 (B): pré e pós-zigapófises bem desenvolvidas e corpo vertebral ossificado. Início do estágio 39 (C): arco vertebral inicia a sua ossificação. Final do estágio 39 (D): avanço da ossificação do arco vertebral. Estágio 40 (E): espinha neural ainda cartilágnea e hipapófise ossificada. Juvenil com 1 dia pós-eclosão (F): costelas cervicais articuladas com vértebras cervicais na altura da sutura neurocentral, a qual ainda é evidente. ao, arco occipital; at, atlas; av, arco vertebral; c, costela cervical; cv, corpo vertebral; en, espinha neural; h, hipapófise; i, intercentro; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; sn, sutura neurocentral. Escala: 1mm..... 88

Figura 29. Condrogênese e osteogênese das vértebras sacrais de *T. torquatus*. Estágio 34 (A): vista laterodorsal evidenciando o desenvolvimento lateral e contínuo do processo transversal da segunda vértebra sacral. Estágio 35 (B): o processo transversal da primeira vértebra sacral se torna maior que o da segunda sacral. Estágio 37 (C): vista dorsal mostrando processos transversos sacrais mais desenvolvidos. Estágio 39 (D): ossificação do corpo vertebral e do arco vertebral, sendo que neste último a ossificação se estende de forma contínua em direção aos processos transversos. Estágio 40 (E): avanço da ossificação dos arcos vertebrais e processos transversos sacrais; Estágio 42 (F): arcos vertebrais permanecem não fusionados na linha mediodorsal da coluna vertebral. av, arco vertebral; cv, corpo vertebral; cd, costelas dorsais; i, ílio; ptc, processo transversal caudal; pts, processo transversal sacral; s1, vértebra sacral 1; s2, vértebra sacral 2. Escala: 1 mm..... 89

Figura 30. Condrogênese e osteogênese das vértebras caudais de *Tropidurus torquatus*. Porção proximal da cauda - Estágio 35 (A): início de condricificação das pré-zigapófises e dos processos hemais. Estágio 38 (B): início de ossificação das vértebras caudais pelo corpo vertebral. Estágio 41 (C): vértebras praticamente toda ossificadas, mas com a região entre os seus côndilos e cótilos ainda cartilágneas. Porção média da cauda - Estágio 39 (D): início de ossificação do corpo vertebral e presença da sutura autossômica no arco vertebral cartilágneo. Estágio 40 (E): início de ossificação dos processos hemais e arco vertebral ossificado, com apenas as zigapófises cartilágneas. Estágio 42 (F): vértebras completamente ossificadas. Porção terminal da cauda - Estágio (39): desenvolvimento cartilágneo do arco vertebral. Estágio (40): ossificação do corpo e arco vertebral. Estágio (41): ossificação completa das vértebras e processos hemais. Escala: 1mm..... 91

Figura 31. Sequência de condrogênese dos membros anteriores de *T. torquatus*. Estágio 32 (A): eixo cartilágneo contínuo em forma de “Y” com o úmero se ramificando e originando a ulna e o rádio. Início do estágio 33 (B): o eixo primário está formado o qual é constituído sequencialmente pelo ulnar, distal do carpo IV e metacarpo IV.

Meio do estágio 33 (C): surgimento do dcIII e discreto foco do dcV. Final do estágio 33 (D): foco do dcII e foco fusionado do intermédio e central lateral. Início do estágio 34 (E): foco da primeira falange do dedo IV nitidamente presente. Final do estágio 34 (F): surge o radial e o metacarpo I, entretanto não é possível definir com certeza o foco individual do distal do carpo I. dcI-V, distal do carpo I-V; f1 e f2, falanges 1 e 2; i-c, intermédio e central lateral; mcI-V, metacarpo I-V; r, rádio; ra, radial; U, úmero; ul, ulna; ur, ulnar. Escala: 0,5mm..... 95

Figura 32. Sequência de osteogênese dos membros anteriores de *T. torquatus*. Estágio 37 (A): início de ossificação pericondral da diáfise da ulna e do rádio. Estágio 38 (B): ossificação dos metacarpos V, III e II e da primeira falange de todos os dedos (cabeça de seta). Estágio 39 (C): neste estágio todos os metacarpos (incluindo o metacarpo V) e falanges (inclusive as ungueais) estão em processo de ossificação (cabeças de seta). Estágio 40 (D): avanço da ossificação dos metacarpos e falanges. Início do estágio 41 (E): epífises dos ossos longos como as falanges, metacarpos, rádio, ulna e úmero permanecem cartilagíneos. Final do estágio 41 evidenciando autopódio corado com dupla coloração (F) e apenas com alizarina (G): ausência de ossificação dos elementos do carpo. Estágio 42 (H): focos avançados de ossificação do distal do carpo IV e V, e focos iniciais do distal do carpo III e ulnar. dcII-V, distal do carpo II-V; e, epífise; i-c, intermédio e central lateral; mcI-V, metacarpo I-V; pi, pisiforme; r, rádio; ra, radial; ul, ulna; ur, ulnar. Escala: 1mm..... 96

Figura 33. Sequência condrogênica e osteogênica de desenvolvimento da cintura pélvica de *T. torquatus*. Estágio 34 (A): ísquio ainda sem contato com púbis e ílio. Estágio 35 (B): o par de elementos do ísquio e púbis permanecem afastados medialmente. Estágio 37 (C): ocorre a aproximação dos elementos do ísquio e púbis formando, respectivamente, a sínfise isquiática e púbica. Início do estágio 39 (D): inicia-se a ossificação do púbis e ílio. Final do estágio 39 (E): inicia-se a ossificação do ísquio pela a sua borda anterior. Estágio 42 (F): elementos intensificam sua ossificação, mantendo-se cartilagíneas em suas sínfises. fo, forame obturado; feo, fenestra obturada; i, ílio; is, ísquio; pei, processo epiísqio; ph, processo hipoísqio; pep, processo epipúbis; o, ossificação. Escala: 1mm..... 99

Figura 34. Sequência de condrogênese dos membros posteriores de *T. torquatus*. Estágio 32 (A): eixo cartilagíneo em “Y” que representa o primórdio do fêmur, fíbula e tíbia. Estágio 33 “C” (B): diferenciação do intermédio-central e do eixo primário com o surgimento do distal do tarso IV e metatarso IV. Meio do estágio 33 (C): surgimento do distal do tarso III e do foco cartilagíneo transitório do dcV; um feixe de conexão embrionária se forma entre o dtIV e o dtV, assim como também é visível uma área conectando a tíbia e o elemento composto formado pelo tibial e o intermédio-central (cabeça de seta). Final do estágio 33 (D): tibial e intermédio-central completamente fusionados, e foco transitório do dtV ainda visível. Início do estágio 34 (E): formação de uma área de conexão entre o tibial-intermédio-central e o fibular. Final do estágio 34 (F): proximal do tarso se forma e o dtIV assume um formato retangular. dtIII-V, distal do tarso III-V; F, fêmur; f1, falange 1; fi, fíbula; fr,

fibular; i-c, intermédio central; mtI-V, metatarso I-V; pt, proximal do tarso; t, tibia; ti, tibial; ti-i-c, tibial-intermédio-central. Escala: 0,5mm..... 100

Figura 35. Sequência de osteogênese dos membros posteriores de *T. torquatus*. Estágio 35 (A): observa-se a formação tardia e individualizada do distal do tarso II. Estágio 37 (B): começo de ossificação do metatarso IV e fusão do distal do tarso II ao seu respectivo metatarso. Estágio 38 (C): dentre os metatarsos apenas o quinto ainda não iniciou a sua ossificação; primeira falange de todos os dedos em processo de ossificação e dedo IV com ossificação avançada em sua segunda falange. Estágio 39 (D): falanges ungueais iniciam sua ossificação. Estágio 40 (E): início de ossificação do metatarso V. Estágio 41 (F): surgimento do foco de ossificação do astragalus no proximal do tarso. Início do estágio 42 (G): foco de ossificação do calcâneo se desenvolve. Final do estágio 42 (H): o distal do tarso IV se ossifica e surge o foco inicial de ossificação do distal do tarso III. Cabeças de seta indicam início de ossificação. as, astragalus; ca, calcâneo; dtII-IV, distal do tarso II-IV; mtV, metatarso V; mtg, metatarso ganchiforme; pt, proximal do tarso. Escala: 1mm..... 102

Figura 36. Sequência de ossificação pós-embrionária dos membros e vértebras de *T. torquatus*. Juvenil de 7 semanas (A): mão com dcV-II e ulnar ossificados. Indivíduo com 16 semanas (B): todos os elementos do carpo ossificados, exceto o intermédio-central. Segundo centro de ossificação do radial presente. Jovem de 10 semanas (C): cotovelo com três centros de ossificação da epífise distal do úmero presentes. Exemplar de 10 semanas (D): pé com todos os elementos do autopódio ossificados, exceto a epífise distal do metatarso I. Indivíduo com 16 semanas (E): todos os elementos do autopódio ossificados e bem desenvolvidos. Exemplar de 15 semanas (F): joelho mostrando o centro de ossificação da epífise proximal da fíbula e tibia, do sesamóide lúnula-tibial e da epífise distal do fêmur. Indivíduo de 2 semanas (G) sutura do arco neural praticamente retilínea. Indivíduo de 11 semanas (H): sutura do arco neural com interdigitações. Exemplar de 16 semanas (I): sutura neurocentral em processo de fusão. a, apófise; as, astragalus; ca, calcâneo; dcI-V, distais do carpo I-V; dmcII e V, epífises proximais dos metacarpos II e V; dmtI-V, epífises proximais dos matatarsos I-V; dtII-IV, distais do tarso II-IV; edf, epífise distal da fíbula; edF, epífise distal do fêmur; edr, epífise distal do rádio; edt, epífise distal da tibia; edu, epífise distal da ulna, edU, epífise distal do úmero; epf, epífise proximal da fíbula; ept, epífise proximal da tibia; epu, epífise proximal da ulna; f, fíbula; F, fêmur; os, ossificação secundária do radial; pi, pisiforme; ra, radial; san, sutura do arco neural; snc, sutura neurocentral; t, tibia; tl, tibial-lunular U, úmero; ul, ulna. Escala: 1mm..... 107

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Relação de dias aproximados de desenvolvimento <i>in ovo</i> por estágio, número de embriões analisados e características chaves de <i>T. torquatus</i> na condição de 30°C.....	147
Tabela 2. Padrão de desenvolvimento do condrocânio de <i>T. torquatus</i>	148
Tabela 3. Sequência osteogênica de formação do crânio de <i>T. torquatus</i>	149
Tabela 4. Espécimes eclodidos diafanizados. Abreviaturas: CRC, comprimento rostrorocloacal; AFP, área da fontanela parietal.....	150
Tabela 5. Sequência de condrogênese e osteogênese das vértebras e costelas.....	151
Tabela 6. Sequência de condrogênese e osteogênese dos membros anteriores.....	152
Tabela 7. Sequência de condrogênese e osteogênese dos membros posteriores.....	153

1. INTRODUÇÃO

Desenvolvimento embrionário

O desvendar de mudanças de desenvolvimento responsáveis pela diversidade morfológica continua sendo um dos mais antigos desafios da biologia (Kusumi et al., 2013). Uma das razões disto é que a biologia do desenvolvimento comumente utiliza um pequeno número de espécies como sistemas modelo, desconhecendo assim, a diversidade de formas embrionárias existentes entre os vertebrados (Richardson et al., 1997). Os organismos mais utilizados em manipulações embriológicas e genéticas, e que se tornaram verdadeiras modelos, são o camundongo (*Mus musculus*), a galinha (*Gallus gallus*), o sapo africano de unha (*Xenopus laevis*) e o peixe-zebra (*Danio rerio*). Apesar de terem sido muito importantes para os avanços na área de desenvolvimento, eles não são representativos da diversidade de espécies conhecidas, impossibilitando estudos filogenéticos de padrões de desenvolvimento.

Um dos conceitos que podem ter incentivado o estudo de algumas poucas espécies modelo é aquela defendida por uma vertente na área de desenvolvimento que acredita que os vertebrados passam por um estágio embriológico particularmente idêntico ou conservado, chamado de “estágio filotípico” (Butler e Juurlink 1987; Wolpert 1991; Alberts et al. 1994; Collins 1995). Tais autores afirmam que características específicas que diferenciam os vertebrados são devido a modificações que transcorrem em estágios tardios de desenvolvimento, próximos ao período de nascimento (Slack et al., 1993; Alberts et al., 1994; Duboule, 1994; Ricklefs e Starck, 1998). Outros estudos também reconhecem que os estágios iniciais de desenvolvimento como a clivagem e a gastrulação podem variar entre espécies próximas (Balfour, 1875; Elinson, 1987; Wray 1995). Formulou-se então, o modelo de “ampulheta” aonde estágios iniciais e tardios sofrem maior divergência embriológica entre espécies, enquanto fenótipos de estágios intermediários são conservados entre diferentes espécies, particularmente o período de broto de membros (Raff, 1996).

Outros estudos levantaram evidências contra este conceito tipológico (Richardson, 1995; Richardson et al., 1997; Smith, 1997; Lilja e Blom, 1999; Richardson, 1999; Lilja et al., 2001; Smith, 2001; Smith, 2002) ao demonstrar que os embriões de vertebrados apresentavam significativa variação entre seus estágios, como

número de somitos, número de arcos faríngeos, mudanças no padrão de crescimento (alometria) e mudanças no tempo de desenvolvimento (heterocronia). Todavia nem todas as características diferenciais de adultos são distinguíveis em estágios intermediários, levando a uma aparente semelhança entre embriões de algumas espécies. Richardson (1999) propõe duas razões para explicar como a seleção natural poderia atuar nestes casos. A primeira é “que geralmente há um atraso entre as mudanças nos mecanismos de desenvolvimento e a sua expressão fenotípica”, a qual é expressa em estágios mais tardios. A segunda é que “pequenas alterações iniciais podem ser amplificadas para produzir efeitos maiores em estágios posteriores”.

Richardson et al. (1997) comenta que a seleção natural não está limitada aos estágios finais de desenvolvimento ou estágios pós-natais, e que a sua ação em indivíduos adultos pode motivar mudanças nas características iniciais do embrião (Richardson, 1999). Variações de indivíduos adultos podem se originar em inúmeros estágios embrionários como demonstrado por Bloom e Lilja (2005). Para exemplificar podemos citar os gimnofionas cujo corpo serpentiforme e inúmeras vértebras refletem mudanças iniciais de desenvolvimento como taxa de somitogênese e taxa de alongação do eixo primário (Richardson 1998, 1999). Mudanças temporais na origem da crista neural também demonstram como marsupiais são distinguidos dos outros vertebrados por significativas heterocronias nos estágios mais iniciais de desenvolvimento do crânio (Smith, 2003)

O conceito de heterocronia surgiu da observação de que diferenças morfológicas de algumas espécies podiam ser explicadas por mudanças em sua ontogenia (Vitt e Caldwell, 2009). Heterocronia é definida como uma mudança temporal de desenvolvimento que ocorre durante a evolução (Gould 1977; McKinney e McNamara 1991; Jeffery et al 2002). Mudanças temporais na sequência em que os elementos constituintes do embrião se desenvolvem, ou seja, heterocronias na sequência de desenvolvimento são conhecidas desde a época de Haeckel, 1866 (*apud* Smith, 2003), o qual as consideravam como exceções ou empecilhos ao entendimento dos padrões evolutivos. No entanto, estudos recentes reconciliaram a evolução e desenvolvimento ao demonstrar o valor das heterocronias como fonte de informação (Raff et al.,1999; Mabee e Trendler 1996, Jeffery et al., 2002).

Com a criação do método de evento pareado (Mabee e Trendler 1996; Smith 1997, Velhagen 1997) foi possível realizar análises comparativas de dados de desenvolvimento morfológicos e genéticos, e superar o problema de ausência de

estágios comuns a diferentes espécies (Jeffery et al., 2002). As incertezas inerentes da falta de independência dos caracteres de evento pareado foram eliminadas após a associação destes caracteres a filogenias pré-estabelecidas, o que possibilitou levantar hipóteses de sequências de desenvolvimento ancestral (Velhagen 1997). Dados de ontogenia também têm despertado cada vez mais interesse no que diz respeito à determinação de polaridade de caracteres em filogenias (de Queiroz, 1985; Rieppel, 1990; Patterson, 1996).

Nos últimos anos houve um significativo aumento no número de estudos que avaliam heterocronia nos níveis genéticos, moleculares e celular (Smith, 2003). Verificou-se que heterocronias genéticas, ou seja, alterações no tempo relativo de início e término de genes podem produzir mudanças fenotípicas consideráveis, provendo um elo claro entre processos microevolutivos e mudanças macroevolutivas (Raff, 1996; Mathis e Nicolas, 2002; Smith 2003). Por exemplo, mudanças no tempo de expressão de genes podem produzir mudanças morfológicas como alongação do membro, diferenciação de elementos adicionais e alterações na identidade de elementos (Smith 2003).

Outra questão que também aproxima evolução ao desenvolvimento é a discussão acerca da natureza do desenvolvimento ser um sistema integrado ou divisível em módulos (Gould, 1977). Trabalhos recentes comentam que é esperado um determinado grau de integração no desenvolvimento, todavia somente a dissociação de módulos específicos do restante da sequência de formação permitiria seleção diferencial e uma evolução independente (Raff e Raff, 2000; Raff, 1996; Smith, 2001). É sugerido que os elementos de desenvolvimento que não podem ser dissociados possam estar relacionados ao estágio filotípico (Raff, 1996). Segundo Raff e Raff (2000), estes módulos podem ser estudados em qualquer nível do desenvolvimento hierárquico, mas não necessariamente o módulo de um nível (*e.g.*: anatômico) é congruente com de outro nível (*e.g.*: molecular).

Informações de desenvolvimento são fundamentais para a compreensão dos mecanismos evolutivos responsáveis por novos fenótipos (Riesch et al., 2011). Estágios embrionários podem ser alvos-chaves para mudanças macroevolutivas (Richardson et al., 1997) e embriões podem ser considerados fontes de homologias verdadeiras, dando suporte para estudos evolutivos com reptilianos e amniotas (Boughner et al., 2007). Dados de tabelas de desenvolvimento são, portanto, importantes para estudos de origem

e evolução de mudanças morfológicas nos grandes grupos filogenéticos (Wise et al., 2009).

Apesar de mudanças no tempo de desenvolvimento (heterocronia) serem em grande parte responsáveis pela diversidade conhecida (Gould, 1977; Raff, 1996), hipóteses filogenéticas baseadas em sequências de desenvolvimento ainda são escassas. Recentemente, Andrews et al. (2013) demonstraram que sequências de eventos de desenvolvimento são clado específicos, e refletem filogenias de squamatas bem estabelecidas. Os autores também concluíram que uma ampla amostragem de taxa é necessária para representar variações de desenvolvimento entre linhagens uma vez que o grau de resolução esta correlacionada ao número de espécies analisadas em cada clado.

O estudo do desenvolvimento morfológico de répteis teve um papel fundamental no estabelecimento dos padrões de relacionamento entre os tetrapodas e na identificação de estruturas homologas (Billett et al., 1985). Répteis viventes são representados pelo clado Archosauria (tartarugas, crocodilianos e aves) e Lepidosauria (tuataras e squamatas), o grupo mais diverso. Os squamatas, que incluem os lagartos, serpentes e anfisbenas, são o segundo grupo de tetrápodas mais especioso, abrangendo mais de 10,078 espécies (Uetz e Hošek, 2016), as quais apresentam alta variabilidade de formas e ecologias (Vitt e Caldwell, 2009). Apesar disso, o grau de informações sobre desenvolvimento de espécies de squamatas está longe de ser condizente com a sua diversidade. Dentre estas espécies, o grupo que mais recebeu atenção foi o dos lagartos (Dufaure e Hubert, 1961; Muthukkaruppan et al., 1970; Mouden et al., 2000; Sanger et al., 2008; Noro et al., 2009 Wise et al., 2009), seguido de um crescente interesse em serpentes (Zehr 1962; Cohn e Tickle, 1999; Boughner *et al.*, 2007; Buchtová *et al.*, 2007, Boback et al., 2012). Para anfibenídeos a situação é bem precária, com apenas uma tabela de desenvolvimento incompleto de *Amphisbaena darwini heterozonata* (Montero et al., 1999). Esta escassez de dados de anfisbenas provavelmente se deve seus aos hábitos fossoriais, que diminuem probabilidades de encontro e estudo (Andrade et al., 2006).

Abordagens experimentais em embriologia têm como guia tabelas de estágios de desenvolvimento embrionário (Noro et al., 2009). O uso de tabelas de desenvolvimento tem uma longa trajetória, sempre com uma relação de reciprocidade com a biologia do desenvolvimento (Hopwood, 2007). Por questões práticas, o processo contínuo de desenvolvimento é dividido em uma série de estágios caracterizados pelo aparecimento

de características morfológicas distintas, que permitem a organização e comparação de embriões. É importante salientar que uma tabela de estagiamento de uma espécie não devia ser usada para espécies distantes, uma vez que o tempo de desenvolvimento de eventos pode variar de acordo com o grupo estudado (Andrews et al., 2013). Portanto, a solução ideal para investigações embriológicas é usar tabelas de desenvolvimento de espécies próximas, ou se possível, tabelas criadas para a espécie em questão.

O conhecimento das variações morfológicas e de outras peculiaridades de desenvolvimento podem contribuir para a formulação de hipóteses sobre mudanças genéticas, morfológicas e evolutivas (Boughner et al., 2007). No entanto, a documentação dos estágios de desenvolvimento é uma tarefa árdua devido as dificuldades de obtenção e manejo dos embriões, o que explica a escassez de relatos de desenvolvimento embrionário.

Dentre as tabelas de lagartos existem registros completos que incluem o período de segmentação até eclosão, como o do lacertídeo vivíparo *Zootoca (Lacerta) vivipara* (Dufaure e Hubert, 1961), a do agamídeo ovíparo *Agama impalearis* (Mouden et al, 2000) e o do iguano ovíparo *Liolaemus gravenhorstii* (Lemus, 1967). Também há tabelas de pós-oviposição como a do agamídeo *Calotes versicolor* (Muthukkaruppan et al., 1970), do iguano *Anolis sagrei* (Sanger et al. 2008) e dos geconídeos *Paroedura picta* (Noro et al., 2009) e *Eublepharis macularius* (Wise et al., 2009). Muitos estudos não descrevem as primeiras fases de desenvolvimento por estas ocorrerem dentro do útero da fêmea, a qual necessita ser sacrificada ou sofrer cirurgias. É dada maior preferência, portanto, a manipulação de ovos de posturas, que permitem fácil acesso aos embriões (Wise et al., 2009). Além disso, foi observada uma semelhança geral no desenvolvimento inicial dos Lepidosauria (Hubert, 1985).

Tabelas normais de desenvolvimento servem de base para estudos experimentais e possibilitam comparar embriões de estágios aproximados entre linhagens próximas ou distantes (Andrews et al., 2013). Estas tabelas também permitem acompanhar padrões e taxas de desenvolvimento de diferentes sistemas anatômicos.

Desenvolvimento do esqueleto

O formação do esqueleto tem sido particularmente estudado em vista do seu elevado potencial em estudos filogenéticos. O sistema esquelético é único no reino animal e caracteriza os Vertebrata. A facilidade com que o tecido ósseo fossiliza torna a

sua distribuição ampla em registros fossilíferos, permitindo identificar homologies e traçar a história evolutiva de grandes linhagens (Pough et al., 2005). Além de ser conservado, o esqueleto também apresenta plasticidade que reflete hábitos particulares, e confere confiabilidade quanto a adaptações específicas das espécies (Hildebrand & Goslow, 2006). Um exemplo no qual a demanda funcional influencia a sequência de ossificação é visto na tartaruga *Chelydra serpentina*, cuja ossificação precoce das costelas em relação ao crânio e vértebras (Rieppel, 1993d), aparentemente se deve a importante função protetora da carapaça, a qual esta associada as costelas.

A ontogenia costuma ser uma grande fonte de homologia primária, o que a torna uma peça chave para elucidar o significado de padrões filogenéticos complexos (Hilton e Johnson, 2007). O desenvolvimento do esqueleto tem sido particularmente estudado em vista do seu elevado potencial em estudos filogenéticos. Dados embriológicos do esqueleto têm sido empregados tanto como novas fontes de informação comparativas, como na polarização de caracteres, permitindo a distinção entre caracteres primitivos e derivados (Patterson, 1983; Nelson, 1978).

Estudos de osteogênese permitem a identificação do número de elementos que podem contribuir na formação de uma mesma estrutura e determinação de homologies entre diferentes grupos (Hilton e Johnson, 2007). Um exemplo disso foi a descrição de um eixo primário de condensações cartilagíneas que surgem durante estágios precoces de formação do membro tetrápoda, e que permite interpretar a homologia entre elementos do autopódio e dígitos (Shubin e Alberch, 1986).

O esqueleto pode ser dividido em esqueleto axial e apendicular. O esqueleto axial inclui os elementos do crânio, vértebras e costelas. O esqueleto apendicular engloba as cinturas pélvica e torácica e os ossos dos membros. O sistema esquelético é composto por cartilagens e ossos que podem originar-se de três linhagens embrionárias distintas: as células da crista neural cranial que originam o esqueleto craniofacial, o mesoderma paraxial (somitos) que forma o esqueleto axial e células mesodermais da placa lateral que dão origem aos componentes esqueléticos dos membros (Olsen et al, 2000). Uma vez no local aonde originarão um elemento esquelético estas células podem se diferenciar em condrócitos ou osteoblastos. Os condrócitos formam um arcabouço de cartilagem que é posteriormente substituída por osso pelo processo de ossificação endocondral (Olsen et al, 2000; Kawakami et al., 2006). Na ossificação intramembranosa o tecido mesenquimal se transforma diretamente em osteoblastos sem

a presença de um molde cartilágneo. Histologicamente, o osso originado por estes dois processos é estruturalmente idêntico (Wagner e Karsenty 2001)

A maioria dos componentes esqueléticos, exceto os ossos chatos do crânio e a clavícula, são formados por ossificação endocondral (Olsen et al, 2000; Kawakami et al., 2006). A condrogênese ou processo de formação da cartilagem consiste em inúmeros eventos aonde células mesenquimais não diferenciadas se condensam, se diferenciam em condroblastos, e por fim se diferenciam em condrócitos (Kawakami et al., 2006). A ação conjunta de sinais intracelulares e extracelulares são responsáveis pela regulação destas etapas. Surgem os condrócitos hipertróficos, a matrix cartilágnea começa a se degradar e por fim os condrócitos hipertróficos morrem. A invasão de vasos sanguíneos trazem consigo os osteoblastos que depositam matrix óssea, a qual acaba por substituir toda a cartilagem por osso. Condrócitos ainda podem ser encontrados nas placas de crescimento que são responsáveis pelo crescimento longitudinal do osso (Wagner e Karsenty 2001).

O crânio, apesar de estrutural e funcionalmente diverso, tem sido descrito como altamente conservado do ponto de vista embriológico (Francis-West et al. 1998; Hall 1999). Pequenas mudanças neste sistema integrado, contudo, geram grandes variações morfológicas. A compreensão dos mecanismos responsáveis por novos rearranjos nas rotas de desenvolvimento encontrados nos vertebrados são importantes para o entendimento dos processos evolutivos geradores de diversidade (Schoch 2006). Já é conhecido, por exemplo, que demandas funcionais, como a alimentação no período larval, são grandes norteadores do padrão de desenvolvimento encontrado no crânio (Adriaens e Verraes 1998; Schoch 2006).

Um estudo envolvendo heterocrônias no crânio de mamíferos demonstrou que a ossificação de ossos dermais ocorre antes que a de ossos endocondrais e que ambos os tipos de ossificação formam módulos distintos (Koyabu et al., 2014). Foi constatado também que enquanto sinais de *Hedgehog* são importantes para o controle dos osteoblastos e osteoclastos que formam os ossos endocondrais, a ação destes sinais tem efeitos mínimos no desenvolvimento de ossos dermais (Hammond e Schulte-Merker, 2009). Este fato levou a hipótese de que a rede regulatória dos genes envolvidos nestes dois processos de ossificação possuem uma certa independência, a qual também está relacionado a diferenças no tempo de ossificação dos dois processos (Koyabu et al., 2014). Análises filogenéticas utilizando sequências heterocrônicas do crânio de diferentes tetrapodas também demonstraram similaridades e cinco agrupamentos

“modulares” de ossos, aonde cada conjunto de elementos compartilham uma mesma escala temporal de desenvolvimento: 1) ossos mandibulares; 2) elementos do palato marginal; 3) ossos circumorbitais; 4) constituintes do teto craniano e 5) ossificações neurocraniais. A existência destes módulos pode ser devido a mecanismos compartilhados de desenvolvimento ou a unidades funcionalmente integradas que acabam por implicar em restrições evolutivas (Schoch, 2006).

A embriogênese dos membros é um importante modelo para o estudo de padrões de formação (DeLise et al., 2000). Eles são considerados módulos quase autônomos, cujos princípios básicos de origem são em grande parte conservados entre os tetrápodos. O membro é caracterizado por apresentar três eixos de desenvolvimento: o eixo próximo-distal que é regulado por fatores de crescimento do fibroblasto de células epiteliais da crista ectodérmica apical; o eixo anteroposterior que é formado por proteínas *sonic hedge* da zona de atividade polarizadora; e o eixo dorso-ventral que depende do *Wnt7a* e de fatores de transcrição contendo *homeobox* (Olsen et al, 2000; Gilbert, 2006).

Os membros se desenvolvem em uma sequência proximodistal, aonde o úmero/fêmur da origem aos elementos mais distais por uma série de eventos de bifurcação e segmentação (Shubin e Alberch, 1986). Esta série de eventos resulta em um padrão de desenvolvimento extremamente conservado entre os tetrápodos que consiste na formação do molde cartilágneo do eixo primário ao longo do lado posterior do membro, mostrando uma dominância do padrão pós-axial que tem como constituintes a ulna/fíbula, ulnar/fibular, distal do carpo/tarso IV e dígito IV. Em seguida desenvolve-se o arco digital que segue anteriormente formando os dígitos III, II e I. Um padrão conservado também é visto inclusive na ordem de perda de dígitos, o que provavelmente se deve a restrições compartilhadas de desenvolvimento e/ ou convergência devido a importância funcional de alguns dígitos (III e IV) em relação a outros, priorizando a sua retenção (Greer, 1991; Shapiro, 2002).

Os anfíbios urodeles, que incluem as salamandras e branchiosaurídeos extintos, são os únicos que não seguem o padrão encontrado nos demais tetrápodos, havendo a dominância no desenvolvimento pré-axial (Fröbisch, 2008). Neste padrão, o zeugopódio pré-axial tibia/rádio se forma antes que a ulna/fíbula, e o arco digital se desenvolve na sequência II-I-III-IV-(V). Com base nesta variação, Holmgren (1933) e Jarvik (1965) sugeriram uma origem difilética ou polifilética para o membro tetrápoda. Contudo, inúmeras frentes de investigação que abordam dados morfológicos, paleontológicos e

moleculares suportam o monofiletismo dos tetrápodos (Ahlberg e Milner, 1994; Ruta et al., 2003a,b). A hipótese mais aceita atualmente é de que os padrões de dígitos de todos os tetrápodos são homólogos, no entanto mudanças no caminho morfogenético dos urodeles se sucederam devido a uma adaptação larval para escalar e aderir a vegetação, levando a uma sequência de desenvolvimento distinta (Wagner et al., 1999; Shubin e Wake, 2003).

A homologia entre os elementos que compõem o membro dos vertebrados ainda é uma questão de debate. O mapeamento do desenvolvimento do membro é fundamental para elucidar as estruturas que o constituem, principalmente no que diz respeito aos elementos do autopódio. Algumas estruturas são de existência transitória e podem fusionar-se a outras, tornando a determinação de homologias difícil entre o membro adulto de vertebrados. Dentre os tetrápodos, os lagartos são o grupo que mais necessita de uma fundamentação embriológica para solucionar questões como: 1) a presença do intermédio no carpo; 2) número de centrais no carpo; 3) condensações cartilaginosa que compõem o proximal do tarso; e 4) confirmação da participação ou não do dedo V na formação do arco digital (Fabrezi et al., 2007).

O conhecimento dos padrões de formação de cartilagens e do esqueleto de squamatas tem progredido ao longo dos anos através dos estudos de Bellairs e Kamal (1981); Romer (1956); el Toubi e Kamal (1961); Rieppel (1992a,b, 1993a,b, 1994); Rieppel e Zaher (2001); Hanken e Hall (1993); Abdala et al. (1997); Maisano (2001); Shapiro (2002); Shapiro et al. (2003); Fabrezi et al. (2007); entre outros. Todavia, este grupo ainda não teve a sua real diversidade contemplada, com muitas espécies sem informação sobre o seu desenvolvimento esquelético.

Apesar dos esforços recentes que abordaram a embriologia e o padrão de formação do esqueleto de lagartos, este grupo ainda permanece pouco representado. Juntamente com muitas outras famílias, Tropicuridae sofre com a falta de informações básicas de desenvolvimento, com apenas uma descrição incompleta disponível sobre o desenvolvimento esquelético de *Tropicurus etheridgei* (Lions e Alvarez, 1998). Com a intenção de suprir esta lacuna, nos aqui documentamos a série completa de desenvolvimento *in ovo* de *Tropicurus torquatus*, a primeira para um lagarto tropicurídeo, assim como a sua esquelotogênese.

Tropicurus torquatus (Wied, 1820) é a espécie de maior distribuição do seu gênero, ocorrendo na Argentina, Paraguai, Uruguai e no Brasil, no qual se estende desde o bioma de Cerrado e até a Floresta Atlântica do Brasil (Rodrigues, 1987; Carvalho,

2013). É extremamente abundante em formações abertas e é comumente encontrado em ambientes perturbados, como áreas de concreto de cidade e muros de residências (Rodrigues, 1987; Wiederhecker et al., 2002). São lagartos sexualmente dimórficos (Pinto et al., 2005), de porte médio, com um comprimento rostro-cloacal de 82 mm para fêmeas (Wiederhecker et al., 2002) e 101 mm para machos (Pinto et al., 2005).

Esta espécie é um modelo conhecido em estudos ecológicos, com muitos aspectos explorados como dieta (Rocha e Bergallo 1994; Fialho et al., 2000, Siqueira et al., 2013), demografia (Wiederhecker et al., 2003), biologia termal (Bergallo e Rocha, 1993; Kiefer et al., 2005), performance locomotora (Kohlsdorf e Navas, 2007) e reprodução (Vieira et al., 2001; Wiederhecker et al., 2002; Ortiz et al., 2014). No entanto não existe nenhuma informação sobre o seu desenvolvimento embriológico. Além de abundante no perímetro urbano, *T. torquatus* é fácil de obter por laço e manter em cativeiro. Fêmeas podem produzir até três desovas por período reprodutivo, cada ninhada com 2-10 ovos (Wiederhecker et al., 2002; Ortiz et al., 2014) de tamanho manuseável. Estes fatores combinados tornam *T. torquatus* uma espécie promissora para estudos de desenvolvimento e investigações evolutivas.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo Geral

Descrever a serie de desenvolvimento *in ovo* de *Tropidurus torquatus*, assim como a formação do seu esqueleto pré e pós-embriónico.

2.2. Objetivos específicos

- Descrever os estágios embrionários de desenvolvimento de *T. torquatus*;
- Descrever os componentes esqueléticos do adulto;
- Determinar a ordem de aparecimento de cartilagens que formam o primório do esqueleto ;
- Determinar a ordem de aparecimento dos centros de ossificação dos elementos esqueléticos;
- Comparar a ordem de aparecimento da cartilagem com os centros de ossificação dos elementos esqueléticos
- Comparar e reportar diferenças em relação a outras espécies na literatura;

3. MATERIAIS E MÉTODOS

Coletas e manutenção dos lagartos e ovos

Fêmeas grávidas de *T. torquatus* foram coletadas no campus Darcy Ribeiro da Universidade de Brasília, por meio de laço durante a época reprodutiva, a qual coincidiu com os meses de chuva (outubro a janeiro). As coletas foram realizadas durante duas estações reprodutivas (Out/2013 a Jan/2014 e Out/2014 a Dec/2014), nas quais foram coletadas um total de cinquenta e seis fêmeas. As coletas foram realizadas sob a licença do ICMBIO/IBAMA n. 42478-1 e os procedimentos de manutenção dos lagartos foram aprovados pelo Comitê de Ética no Uso Animal da Universidade de Brasília (UnBDOC n° 166980/2013).

As fêmeas foram acomodadas até o momento da ovipostura na sala de Répteis do Biotério da UnB, onde foram distribuídas em oito terrários, com uma média de 4 por terrário. Estes consistiram em aquários de 40 x 60 com substrato de 10 cm de vermiculita de grão médio, na proporção de 1:1 com água. Para a termoregulação dos lagartos foram colocadas lâmpadas incandescentes de 60 W e pedaços de concreto no terrário. Um timer manteve a luz ligada das 7 às 19 horas de modo a manter um ciclo de dia/noite. Os lagartos foram alimentados, pelo menos cinco vezes por semana, com baratas, tenébrios e cupins *ad libitum*. Foi mantido sempre um pote de água limpa em cada terrário. Todos os dias a vermiculita dos terrários foi vistoriada pela presença de ovos. Após a desova, as fêmeas foram devolvidas para o seu local de origem.

O número de ovos por desova variou entre 2 -10, os quais foram retirados do terrário logo após a postura e cada ninhada individualizada em um pote de plástico com 1:1 de vermiculita e água. Cada pote foi transferido para uma incubadora da marca Premium Ecológica, a qual foi programada para manter uma temperatura constante de 30°C ($\pm 0,1^\circ\text{C}$) e adicionada água pra manter a umidade saturada.

Coleta dos embriões e juvenis

Um mínimo de três embriões por dia foram coletados ao longo do período de incubação, com exceção da última semana pré-eclosão em que apenas dois embriões foram coletados por dia. Das coletas realizadas durante duas estações reprodutivas obteve-se um total de 209 embriões. Um corte oval na casca permitiu visualizar e retirar o embrião, o qual foi imediatamente eutanasiado com uma solução 1:1 de 0,5% de cloridrato de bupivacaína e 2% de cloridrato de lidocaína, e o seu vitelo e envoltórios

removidos. Os embriões foram dissecados em solução tampão salina fosfato (pH 7.2) e fotografados *a fresco* com uma câmera Sony Cyber-shot DSC-H20 10.1 acoplado a um estereoscópio Olympus SZ40. Em seguida os embriões foram fixados em formol tamponado 10% e preservados em álcool 70%.

Vinte e seis embriões eclodiram, dos quais dois foram eutanasiados com Nembutal 50ml/mg logo após o momento de eclosão. Em relação aos demais indivíduos, estes foram mantidos em cativeiro, com um sendo eutanasiado a cada sete dias com Nembutal 50ml/MG para acompanhar o seu desenvolvimeto pós-natal. Enquanto foram mantidos em cativeiros, estes juvenis foram alimentados com baratas, tenébrios e cupins *ad libitum*. O último indivíduo mantido em cativeiro completou 112 dias (dezesseis semanas). Oito indivíduos faleceram antes da data prevista de eutanásia por causas desconhecidas. Todos os exemplares foram fixados em formol 10%, depois lavados com água destilada e preservados em álcool 70%. Dezoito exemplares, incluindo dois recém-eclodidos, foram processados pelo método de diafanização e dupla coloração.

Os métodos de coleta e eutanásia dos embriões e juvenis foram submetidos e aprovados pelo Comitê de Ética no Uso Animal da Universidade de Brasília (UnBDOC n° 166980/2013).

Microscopia eletrônica de varredura

Dois embriões do estágio 28 também foram fixados em solução de glutaraldeído 2% e paraformaldeído 2% diluída em solução tampão cacodilato de sódio 0,1M para sua visualização em microscópio eletrônico de varredura (MEV). Após fixados os embriões, estes foram submergidos em solução de tetróxido de ósmio 1% por 30 minutos. Depois foram realizadas desidratações em concentrações crescentes de acetona (30, 50, 70 e 90%) e três banhos em acetona pura, por 15 minutos cada. O material foi então secado ao ponto crítico com CO₂ e metalizado com ouro em um *sputter coater*. Análise e documentação foi conduzida em um microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM-71001F.

Descrição dos estágios de desenvolvimento

Os estágios embrionários foram determinados a partir de características morfológicas externas comumente descritas na literatura (Dufaure e Hubert, 1961;

Sanger et al., 2008; Noro et al., 2009; Werneburg, 2009; Wise et al., 2009). Um comparativo com estes trabalhos foi feito para apontar diferenças inerentes de cada espécie e discutir variações.

A classificação dos embriões por estágios foi realizada com base em estruturas-chaves como a presença de arcos faríngeos, somitos, fissura coróide, depósitos de cálcio, proeminência fronto-nasal, desenvolvimento dos membros, surgimento das garras, padrão de escamação, pigmentação e aparecimento do dente de ovo. Todas estas estruturas foram documentadas com microscópio estereoscópico e câmera digital citados acima.

Descrição do esqueleto adulto e do desenvolvimento cartilágneo e ósseo

A análise do sistema esquelético de adultos de *T. torquatus* foi realizada a partir de cinco machos e seis fêmeas que foram eutanasiados com Nembutal 50ml/MG. Estes foram submetidos ao método de descarte pelos besouros *Dermestides maculatus* e à técnica de diafanização e coloração de ossos e cartilagens (Dingerkus e Uhler, 1977; Davis et al, 1936). Embriões representativos de cada estágio de desenvolvimento de *T. torquatus* também foram submetidos e à técnica de diafanização e coloração de ossos e cartilagens para as análises de desenvolvimento do esqueleto.

O método de diafanização consiste em lavar em água destilada por 72 horas o embrião previamente fixado em formaldeído tamponado (10%), e posterior eviceração e remoção da pele. Em seguida as cartilagens são coradas em solução de Alcian blue por 48 horas. São feitas hidratações em séries decrescentes de solução de etanol (95%, 90%, 80%, 70%, 40%, 15%), lavagens por 24 horas em água destilada e transferência para solução saturada de borato de sódio por 72 horas (três trocas em intervalos de 24 horas). Posteriormente é realizado clareamento por hidróxido de potássio (KOH 2%, 1% e 0,5%), coloração dos ossos por Alizarina red S durante 30 minutos e imersão do material em soluções crescentes de glicerina (15%, 30%, 50%, 90% e conservação em glicerina pura. Para análise do material foi utilizado um microscópio estereoscópico Olympus SZ40 acoplado a câmera digital Canon PowerShot SX270 HS para a documentação fotográfica.

4. RESULTADOS

4.1. DESCRIÇÃO DE ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO *IN OVO*

Quinze estágios de desenvolvimento pós-oviposição foram descritos para *Tropidurus torquatus*. Durante os estágios anteriores a oviposição, transcorrem no oviduto desta espécie as fases de blástula, gástrula e início da organogênese. No momento da oviposição, portanto, os embriões apresentaram caracteres de desenvolvimento avançados equivalente ao estágio 28 de *Zootoca vivípara* (Dufaure e Hubert, 1961). Em vista da possibilidade de retenção dos ovos na fêmea por estresse, embriões do primeiro dia de oviposição foram obtidas de cinco desovas diferentes. Observou-se uma constância morfológica no momento da oviposição, indicando que não houve retenção significativa dos ovos pelas fêmeas. O período de incubação durou 75 ± 5 dias pós-oviposição (dpo), com juvenis eclodindo no estágio 42. Vinte e seis indivíduos eclodiram (CRC médio de 25.74mm) em fevereiro, coincidindo com o mesmo período que juvenis foram encontrados na natureza.

Cada estágio embrionário após oviposição foi descrito com base em características morfológicas chaves que podem ser relacionadas comparativamente com estágios de desenvolvimento de outros estudos. Como em outras tabelas de estagiamento, mais da metade dos estágios de pós-oviposicionais é baseada principalmente na morfogênese dos membros. Outras características que também auxiliaram a definir estes estágios foram os arcos faríngeos, olho e estruturas acessórias, desenvolvimento das vesículas cefálicas e genitália. Estágios finais foram caracterizados pelo desenvolvimento de escamas e pigmentação, dente de ovo e consumo do vitelo. Um resumo das principais características de cada estágio e o número de embriões analisados encontra-se na Tabela 1 do Apêndice.

Estágio 28 (1-2dpo) - Brotos pelvins (Fig. 2e-h)

Membros: brotos dos membros pelvins são protuberâncias arredondadas (Fig 1a, Fig. 2 a,c). Broto de membro torácico distinguível como um sutil espessamento do mesoderma do flanco (Fig. 1a,d) que ao final do estágio assume a forma de crista com largura antero-posterior maior do que o comprimento próximo-distal; uma assimetria dos membros é visto ocasionalmente

Olho: cápsula óptica com formato de ferradura, espaço intraretinal visível; fissura coróide aberta (Fig. 2a) e lente em desenvolvimento.

Arcos faríngeos: quatro (Fig. 1b) ou cinco arcos faríngeos presentes (Fig. 2a); quatro fendas faríngeas distintamente visíveis. Início de fusão medial entre o 1° e 2° arco. Processo maxilar ainda não discernível. Processo mandibular posterior ao olho.

Vesículas encefálicas: vesícula mesencefálica proeminente com o aqueduto visível por transparência; rombencéfalo com quatro rombomeros visíveis entre a vesícula óptica e o mesencéfalo; fissura meso-metencefálica evidente; flexura cranial aguda a flexura cervical ampla; tubo neural aberto dorsalmente ao longo do rombencéfalo até o nível do terceiro arco faríngeo primórdio da glândula pineal presente como um disco na mesoderme do diencéfalo.

Fossa olfatória: distinta, rostrolateral.

Vesícula ótica: visível, justaposta ao saco endolinfático em desenvolvimento, o qual

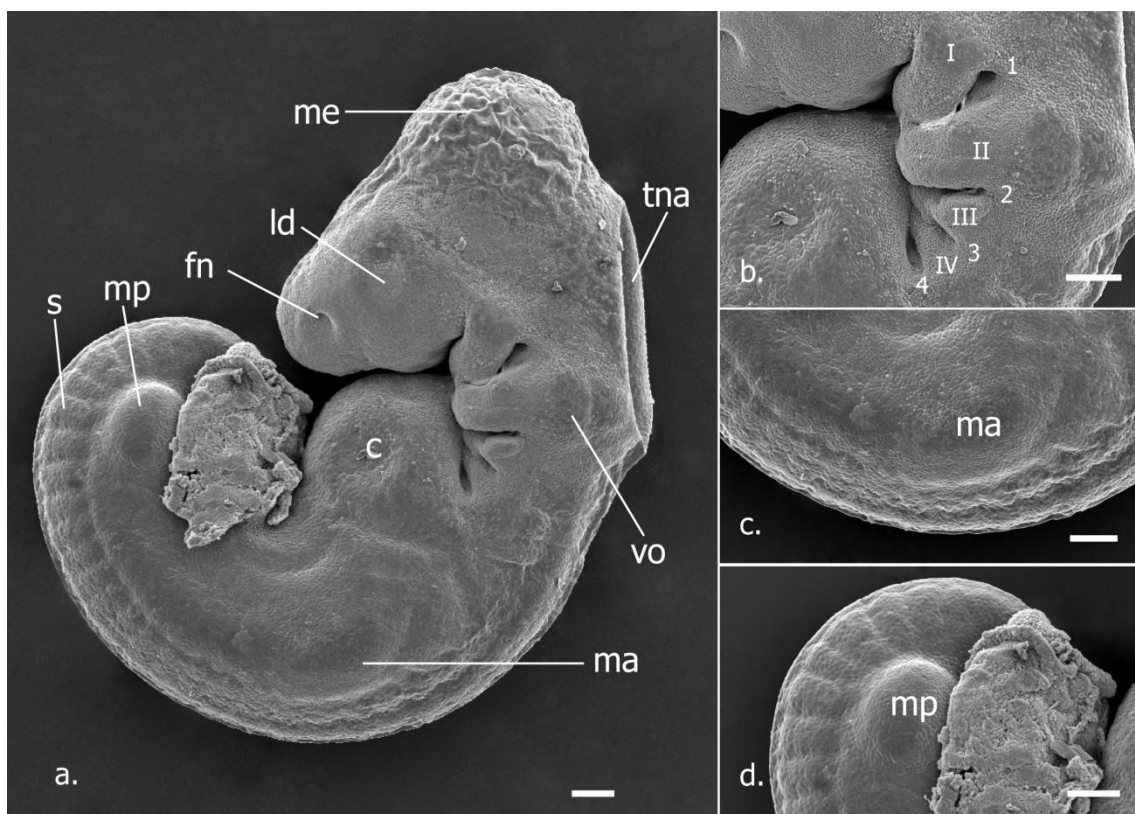


Figura 1. Microscopia eletrônica de varredura de *T. torquatus*, cedo no estágio 28 (a-d). Visão geral do embrião mostrando principais estruturas e tubo neural aberto (a); visão mais próxima dos arcos faríngeos I-IV e fendas 1-4 (b), entumescimento incipiente do membro anterior (c) e broto do membro posterior distinto (d). c, coração; fn, fossa nasal; ld, lente em desenvolvimento; ma, membro anterior; me, mesencéfalo; mp, membro posterior; s, somitos; tna, tubo neural aberto; vo, vesícula ótica. Escala: 100 μm .

ainda não apresenta sinais de depósitos de cálcio.

Orgãos: tubo cardíaco curvado; fígado mesonéfrico fracamente visível (Fig. 2a).

Somitos: 33-36 pares evidentes; extremidade da cauda ligeiramente curvada e sem sinal de somitos nítidos.

Estágio 29 (3-5 dpo) – Crista apical ectodérmica incipiente (Fig. 2i-1)

Membros: membros maiores; membros posteriores maiores e mais largos que os membros anteriores, desenvolvimento inicial da crista ectodérmica apical em ambos os membros (Fig. 2f).

Olho: fissura óptica estreita; espaço intraretinal justaposto e ligeiramente visível; lente distinta (Fig. 2e).

Arcos faríngeos: maior fusão ventromedial do arco mandibular e segundo arco faríngeo, deixando apenas a fenda hiomandibular lateral; quatro fendas faríngeas presentes, a quarta fracamente visível; o broto do processo maxilar surge no final deste estágio (Fig. 2h).

Vesículas encefálicas: diencéfalo ligeiramente mais expandido (Fig. 2e); vesículas telencefálicas mais distintas; lúmen mesencefálico e suas intercomunicações com o diencéfalo e o metencéfalo/ mielencéfalo visíveis por transparência.

Vesícula ótica: no final do estágio observamos os primeiros sinais de deposição de cálcio no saco endolinfático (Fig. 2e).

Somitos: 36 -38 pares. Cauda enovelada e segmentada.

Genitalia: primórdio da genitália externa é vista como um inchaço ventro-proximal no broto do membro posterior (Fig. 2g).

Estágio 30 (6-8 dpo) - Crista ectodérmica apical distinta (Fig. 2i-1)

Membros: crista ectodérmica apical distinta na extremidade distal dos brotos pelvicos e torácicos (Fig. 2j); ambos os membros maiores, membros pelvicos ligeiramente maiores que os torácicos.

Olho: fissura coróide fechada; início de pigmentação dos olhos com pigmentos concentrados na porção anterior e posterior do olho; olhos menores que o diâmetro da vesícula mesencefálica (Fig. 2i).

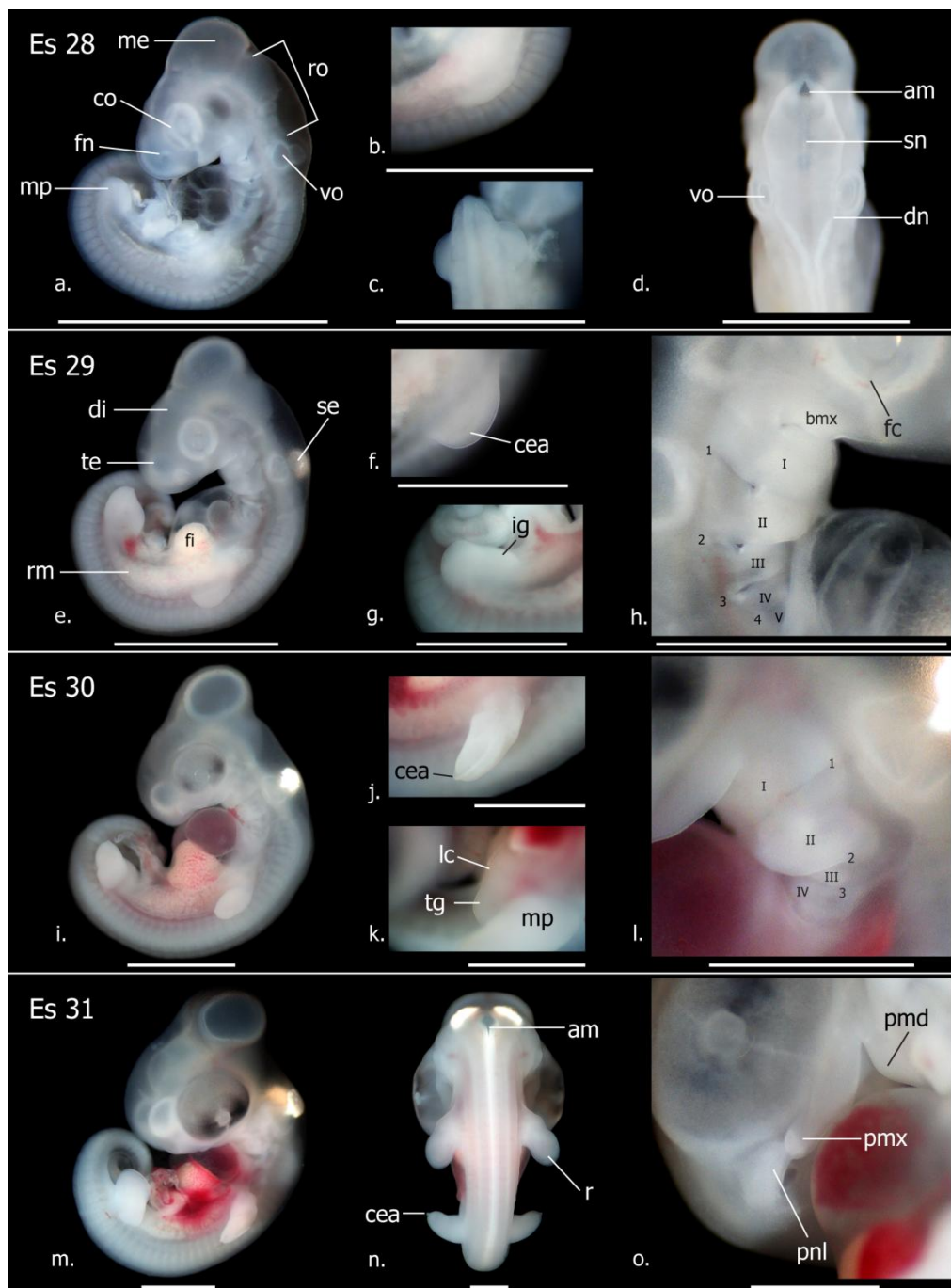


Figura 2. Desenvolvimento pós-oviposicional de *Tropidurus torquatus*, estágios 28-31. Cada estágio está separado por fileira. Barra de escala para embrião inteiro (primeira figura de cada fileira) = 2 mm. Barra de escala para detalhes de cada estágio = 1 mm. Estágio 28 (a-d): detalhe do broto do membro anterior (b), broto posterior (c), tubo neura aberto (d). Estágio 29 (e-h) detalhe do membro anterior, inchaço genital (g), e arcos faríngeos I-IV e fendas 1-4 (h). Estágio 30 (i-l): crista ectodérmica apical do membro anterior (j), tubérculo genital (k) e arcos I-IV e fendas I-III. Estágio 31 (m-o): vista dorsal do embrião mostrando membro anterior em forma de remo (n), e vista ventral do primórdio facial (o). am, aqueduto mesencefálico; bmx, broto maxilar; cea, crista ectodérmica apical; co, cápsula óptica; di, diencéfalo; dn, dobra neural; fc, fissura coroide; fn, fossa nasal; ig, inchaço genital; lc, lábio cranial da cloaca; me, mesencéfalo; mp, membro posterior; pmd, processo mandibular; pmx, processo maxilar; pml, processo nasolateral; r, remo do membro anterior; rm, rim mesonéfrico; ro, rombencéfalo; se, saco endolinfático; sn, sulco neural; te, telencéfalo; tg, tubérculo genital; vo, vesícula ótica.

Arcos faríngeos: segundo arco começa a sobrepor o terceiro arco; quinto arco é discreto no início deste estágio, mas não é mais visível no final (Fig. 2l), restando quatro arcos e três fendas faríngeas; processo maxilar se estende rostralmente até o nível da margem anterior das lentes; processo mandibular no mesmo nível que as lentes; massa frontonasal começa a sua divisão medial.

Vesículas encefálicas: telencéfalo se divide em um par de lóbulos arredondados; diencéfalo expandido; flexura cervical mais pronunciada.

Fossa nasal: ventralmente direcionada agora.

Vesícula ótica: maior deposição de depósitos de cálcio no saco endolinfático e tubos endolinfáticos (Fig 2i).

Órgãos: átrios e ventrículo presentes; fígado mais desenvolvido.

Somitos: 39-48 pares.

Genitália: região entre os membros pelvins com um par de inchaços anteriores, os lábios craniais da cloaca, e um par de inchaços posteriores, os brotos fálcos; ambos os inchaços são separados por um sulco; os brotos fálcos são mais pronunciados que os brotos dos lábios craniais (Fig. 2k).

Estágio 31 (8-11 dpo) – Membros em forma de remo (Fig. 2m-o)

Membros: membros mais prolongados, membros torácicos ligeiramente maiores que os pelvins; constrição dos membros se inicia com os membros maiores distalmente do que proximalmente; remos mais evidentes nos membros torácicos que pelvins (Fig. 2n).

Olho: íris com formato de um anel com delimitação difusa; esclera mais escura devido a pigmentação; diâmetro do olho maior que vesícula mesencefálica (Fig. 2m).

Arcos faríngeos: segundo arco faríngeo recobre praticamente todo o terceiro e quarto arco; fenda hiomandibular é fracamente visível adjacente a vesícula ótica; terceira fenda faríngea difícil de ver; processos maxilares localizados no nível da margem anterior da íris e em contato ventrolateral com o processo nasal lateral (Fig. 2o); ponta dos processos mandibulares ainda no nível das lentes.

Vesículas encefálicas: mesencéfalo e telencéfalo expandidos; flexura cervical forma um ângulo agudo de 90°.

Ouvido: camada de depósitos de cálcio mais densa no saco endolinfático (Fig. 2m).

Somitoss: 56 ou mais pares; contagem de somitos na região do dorso torna-se difícil para a maioria dos embriões daqui em diante; cauda curvada em duas curvas.

Órgãos: bile visível por sua coloração escura.

Genitália: brotos fálicos são agora elevações claramente distinguíveis dos lábios craniais da cloaca que permanecem mais achatados; inchaços dos lábios caudais da cloaca são discretamente visíveis no final deste estágio.

Estágio 32 (11-14 dpo) – Placa digital (Fig. 3a-d)

Membros: maior achatamento do autopódio formando a placa digital; autopódio e zeugopódio são claramente distinguíveis; condensações digitais não perceptíveis ainda (Fig. 3b,c).

Olho: esclera mais escura; íris bem definida.

Arcos faríngeos: terceiro e quarto arco faríngeos não são mais visíveis; processo maxilar no nível da margem anterior da íris; processo mandibular localizado posteriormente ao centro do olho.

Vesículas encefálicas: tubo neural ainda aberto.

Ouvindo: fenda hiomandibular, que se desenvolve no meato auditivo externo, ainda é fracamente visível (Fig. 3d); sacos endolinfáticos crescem mais próximos um do outro ao longo da linha mediana.

Genitália: brotos fálicos ligeiramente mais desenvolvidos.

Estágio 33 (13-17 dpo) – Primeiras condensações digitais (Fig. 3e-h)

Membros: condensações dos dígitos mediais são fracamente visíveis em ambos os membros (Fig. 3g); flexuras dos membros pelvins e torácicos distintos, permitindo clara delimitação dos segmentos dos membros: stilopódio, zeugopódio e autopódio (Fig. 3f).

Olho: contorno da íris bem definida.

Arcos faríngeos: processos maxilares mais próximos mas ainda não em contato com a proeminência frontonasal (Fig. 3h).

Vesículas encefálicas: telencéfalo se estende e posiciona-se dorsolateralmente ao olho (Fig. 3e); mesencéfalo inicia a sua subdivisão dorsal; órgão pineal se torna escuro; tubo neural ainda aberto.

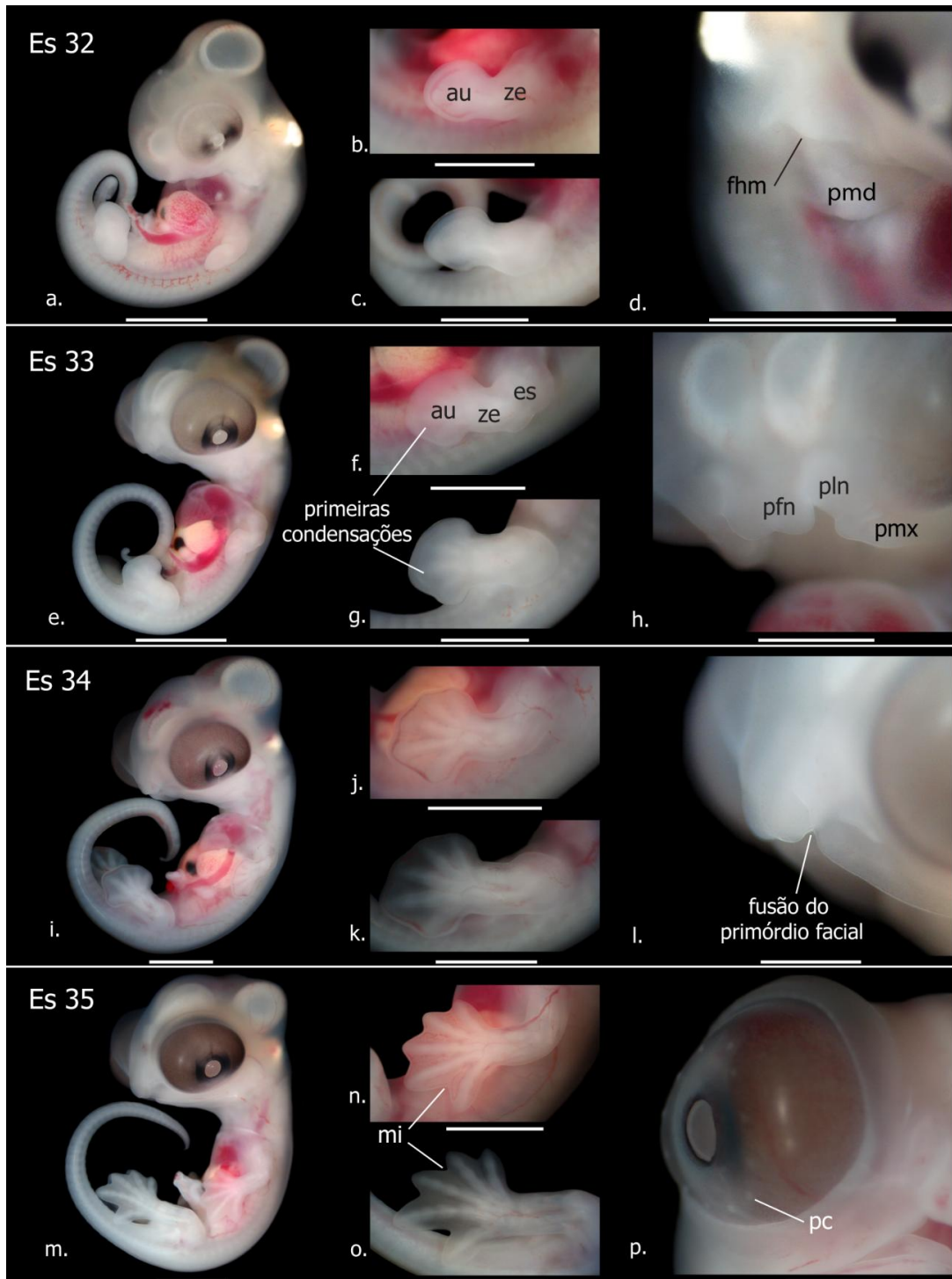


Figura 3. Desenvolvimento pós-oviposicional de *Tropidurus torquatus*, estágios 32-35. Barra de escala para embrião inteiro (primeira figura de cada fileira) = 2 mm. Barra de escala para detalhes de cada estágio = 1 mm. Estágio 32 (a-d): subdivisão do membro anterior (b) e posterior (c) em autopódio e zeugopódio, e fenda hiomandibular (d). Estágio 33 (e-h): detalhe dos segmentos dos membros anteriores (f), primeiras condensações digitais do membro posterior (g) e primórdios faciais (h). Estágio 34 (i-l): detalhe das condensações digitais distintas no membro anterior (j) e posterior (k), e início de fusão dos primórdios faciais. Estágio 35 (m-p): detalhe da regressão da membrana interdigital no membro anterior (n) e membro posterior (o), e olho com as papilas conjuntivais (p). au, autopódio; es, estilopódio; fhn, fenda hiomandibular; mi, membrana interdigital; pc, papilas conjuntivais; pfn, processo frontonasal; pln, processo lateronasal; pmd, processo mandibular; pmx, processo maxilar; ze, zeugopódio.

Ouvido: um meato auditivo externo curvado pode ser visto.

Genitalia: brotos fálcos em forma de clava no final deste estágio, projetando-se para fora dos lábios craniais e caudais da cloaca; componentes pares dos lábios cloacais completamente fusionados.

Estágio 34 (18- 20 dpo) – Condesações digitais em todos os dedos (Fig. 3i-l)

Membros: condensações de todos os dígitos visíveis; membrana interdigital distinta (Fig. 3j,k).

Olho: doze papilas conjuntivais formam um círculo de pequenos pontos na esclera; primeiros sinais de pálpebra inferior.

Arcos faríngeos: processo maxilar funde dorsalmente com o processo frontonasal, deixando uma rasa fenda acima do ponto de fusão, que se tornará a narina externa (Fig. 3l); processos mandibulares localizados posteriormente a linha média do olho, próxima ao nível da margem anterior da pupila.

Vesículas encefálicas: tubo neural quase completamente fechado, aberto apenas no nível dos sacos endolinfáticos; lúmen mesencefálico não é mais visível por transparência no final deste estágio.

Ouvido: sacos endolinfáticos em contato (ou quase) um com o outro.

Órgãos: corpo do embrião mais opaco devido a maior espessamento, tornando o coração menos visível (Fig. 3i).

Genitalia: broto fálco mais alongado que no estágio anterior.

Estágio 35 (21-23 dpo) – Regressão inicial da membrana interdigital (Fig. 3m-p)

Membros: regressão distal da membrana interdigital inicialmente, com maior incisura entre os dígitos V e IV tardiamente neste estágio (Fig. 3n,o); dígitos maiores e com mais condensações; membros pelvins consideravelmente maiores que os torácicos.

Olho: papilas conjuntivais ainda presentes (Fig. 3p); pálpebra superior visível em vista lateral; pálpebra inferior ainda não sobrepõe a íris.

Arcos faríngeos: completa fusão do processo maxilar ao processo frontonasal; processos mandibulares próximos do nível anterior do olho.

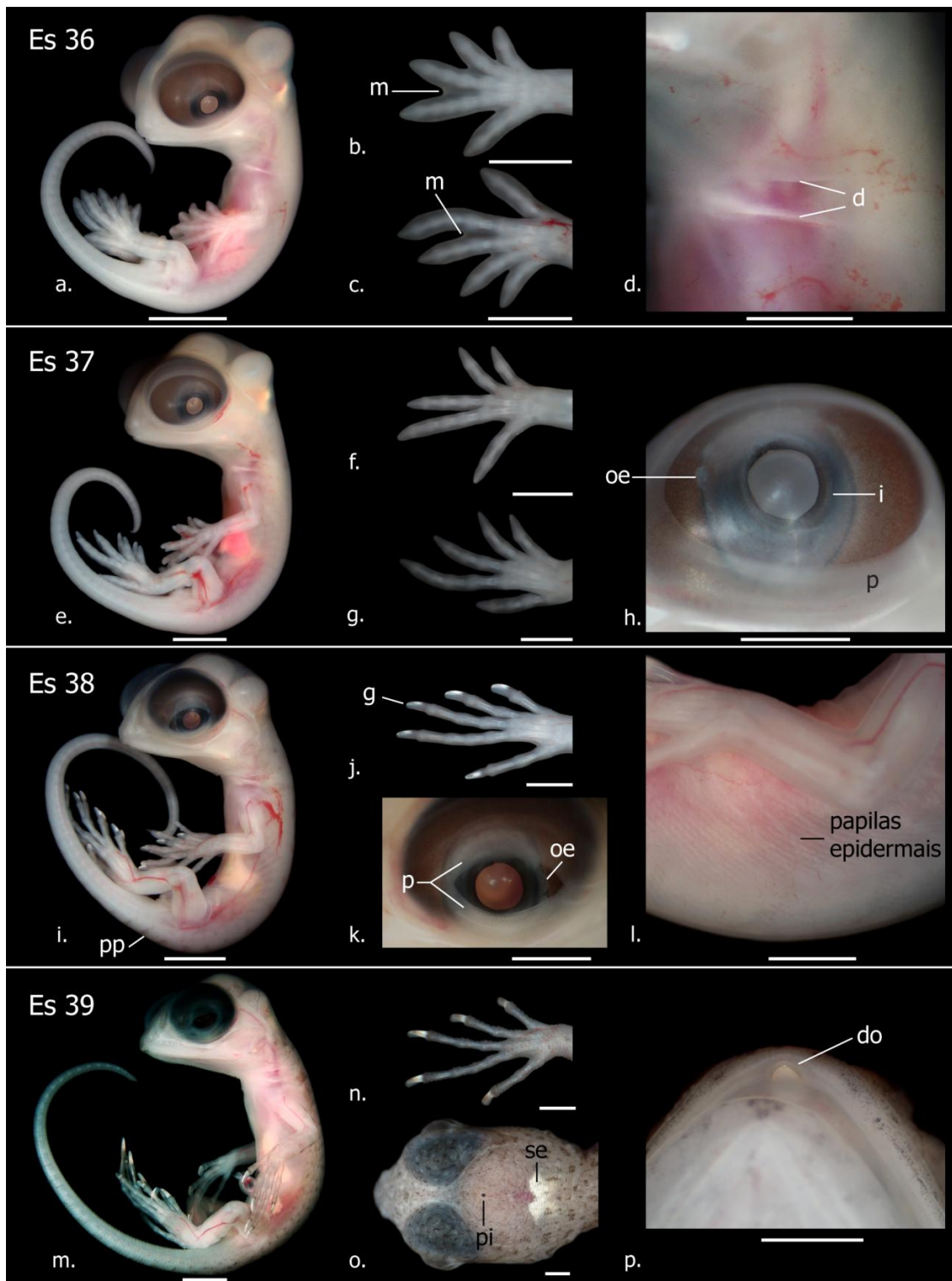


Figura 4. Desenvolvimento pós-oviposicional de *Tropidurus torquatus*, estágios 36-39. Barra de escala para embrião inteiro (primeira figura de cada fileira) = 2 mm. Barra de escala para detalhes de cada estágio = 1 mm. Estágio 36 (a-d): detalhamento das membranas interdigitais fortemente regredidas nas mãos (b) e pés (c), e dobras no pescoço (d). Estágio 37 (e-h): mãos (f) e pés (g) livres de membranas, ossículos da esclera (h). Estágio 38 (i-l): detalhe das garras das mãos (j), pálpebras (k), e papilas epidermais no flanco (l). Estágio 39 (m-p): detalhe das escamas e pigmentação das mãos (n), visão dorsal da cabeça mostrando o órgão pineal (o) e vista ventral da maxila com dente de ovo (p). d, dobras; do, dente de ovo; g, garra; i, íris; m, membrana interdigital; oe, ossículos da esclera; p, pálpebra; pi, pineal; pp, padrão de pigmentação; se, saco endolinfático.

Vesículas encefálicas: tubo neural fechado; telencéfalo projetado mais acima do olho e mais próximo do mesencéfalo.

Genitália: dimorfismo sexual da genitália externa evidente, com a extremidade distal do hemipenis expandido lateralmente, mas ainda não bifurcado; hemiclitéris menor com a extremidade distal apenas ligeiramente expandido lateralmente em fêmeas.

Corpo: duas discretas dobras no pescoço, que se tornarão as bolsas de ácaros, são vista neste estágio.

Estágio 36 (24 – 26 dpo) – Membrana interdigital fortemente reduzida (Fig. 4a-d)

Membros: membrana interdigital fortemente regredida, ausente entre os dígitos V e IV; quarto dígito maior que outros (Fig. 4 b,c).

Olho: papilas conjuntivais não mais distinguíveis ou vistos com dificuldade; pálpebra inferior sobrepõe a íris ventralmente.

Arcos faríngeos: mandíbula e maxila de comprimento igual.

Rostr: narina externa ainda uma fenda estreita.

Vesículas encefálicas: telencéfalo e mesencéfalo no mesmo nível horizontal (Fig. 4a).

Órgãos: coração não mais visível (Fig. 4a).

Genitália: porção distal de cada hemipenis começa a dividir, se tornando bifurcado em machos; hemiclitéris das fêmeas permanece igual.

Corpo: dobras do pescoço (Fig. 4d) e pré-femorais claramente visíveis.

Estágio 37 (27–29 dpo) - Completa regressão da membrana interdigital (Fig. 4e-h)

Membros: membrana interdigital completamente regredida em todos os dedos (Fig. 4f, g); desenvolvimento inicial das garras indicada por discretos melanophoros visíveis como pontos escuros e uma sutil coloração esbranquiçada na metade distal dos dígitos.

Olho: ossículos da esclera fracamente visíveis neste estágio; pálpebra inferior ultrapassa o limite da íris; pálpebra superior não sobrepõe a íris ainda (Fig. 4h).

Rostr: narina externa redonda e ligeiramente elevada.

Vesículas encefálicas: telencéfalo e mesencéfalo se aproximam; região posterior da cabeça se torna ligeiramente inclinada devido a uma vesícula mesencefálica que esta menos inflada (Fig. 4e).

Genitália: hemipenis com lobos apicais maiores mas ainda ligeiramente menores ou do mesmo comprimento que a base; sulco espermático do hemipenis visível; expansões laterais do hemiclitoris feminino começam a regressar.

Estágio 38 (30–38 dpo) – Primeiras escamas e pigmentação (Fig. 4 i-l)

Membros: garras distintamente brancas e diferenciadas do resto dos dígitos (Fig. 4j).

Olho: ossículos esclerais distintamente visíveis; pálpebra superior sobrepõe os ossículos da esclera; tarde neste estágio ambas as pálpebras alcançam o nível das pupilas (Fig. 4k).

Vesículas encefálicas: mesencéfalo e telencéfalo se aproximam mais; cabeça mais inclinada posteriormente (Fig. 4i).

Pigmentação: pigmentos esparsos dispersos pela cabeça; pigmentação evidente ao longo do corpo, formando padrões de manchas no dorso e cauda (Fig 4i).

Escamas: papilas epidermais presentes no pescoço até a base da cauda (Fig 4l), mas também no limite autopódio-zegopódio dos membros torácicos; sem escamas primordiais no topo da cabeça ainda.

Genitália: hemipenis com lobos maiores que a base; hemiclitoris começam a adentrar a cloaca na maioria dos embriões.

Estágio 39 (39–50 dpo) – Dente de ovo (Fig. 4m-p)

Membros: garras completamente formadas (Fig. 4n).

Olho: pálpebras ultrapassam as pupilas; pálpebra superior com dobras.

Dente de ovo: um dente de ovo triangular emerge rostromedialmente da maxila (Fig. 4p).

Vesículas encefálicas: vesículas e ossos craniais se tornam fracamente visíveis no final deste estágio devido ao avanço da escamação e pigmentação (Fig. 4o); mesencéfalo e telencéfalo achatados e em contato um com o outro.

Pigmentação: padrões de pigmentação se tornam mais distintos ao longo do corpo; embrião tardio se torna marrom claro; maior pigmentação das pálpebras e membrana timpânica.

Escamas: papilas epidermais ainda recobrem a superfície ventral do corpo, incluindo a mandíbula; escamas pigmentadas com formato de disco aparecem na superfície dorsal da cabeça, corpo e cauda (Fig. 4o); superfície ventral da mandíbula e tronco

desenvolvem escamas em forma de disco tardiamente neste estágio; escamas palpebrais iniciam o seu desenvolvimento.

Genitália: lobos do hemipenis mais alongados e afilados que no estágio anterior; hemiclitéris permanece o mesmo.

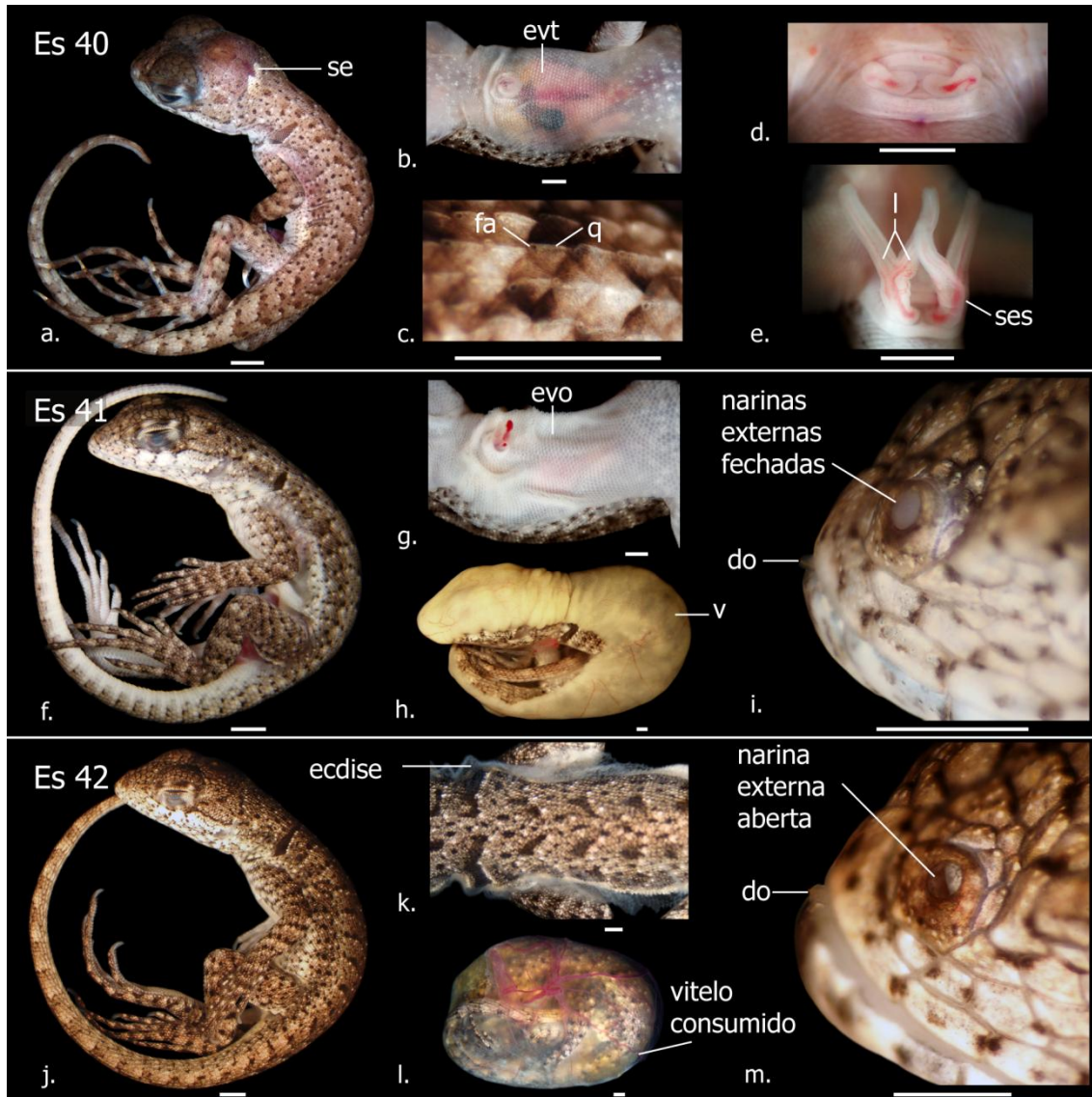


Figura 5. Desenvolvimento pós-oviposicional de *Tropidurus torquatus*, estágios 40-42. Barra de escala para embrião inteiro (primeira figura de cada fileira) = 2 mm. Barra de escala para detalhes de cada estágio = 1 mm. Estágio 40 (a-e): vista ventral mostrando escamas transparentes (b), escamas do corpo com quilha e fossa apical (c), hemiclitéris começando a entrar a cloaca (d) e hemipenis projetado para fora da cloaca (e). Estágio 41 (f-i): vista ventral mostrando escamas abdominais opacas (g), vitelo (h) e narina externa fechada (i). Estágio 42 (j-m): visão mais próxima mostrando troca de pele (k), vitelo completamente consumido (l) e narina externa aberta (m). do, dente de ovo; evo, escamas ventrais opacas; evt, escamas ventrais transparentes; fa, fossa apical; l, lóbulos; q, quilha; se, saco endolinfático; ses, sulco espermático; v, vitelo.

Estágio 40 (51–59 dpo) – **Maior pigmentação e desenvolvimento das escamas** (Fig. 5a-e)

Olho: quase completamente fechados (Fig. 5a).

Vesículas encefálicas: não são mais visíveis.

Região ótica: depósitos de cálcio ainda visíveis (Fig. 5a).

Pigmentação: embrião tardio se torna marrom escuro com distinto padrão de manchas de cor preta e branca ao longo do corpo (Fig. 5a).

Escamas: escamas completamente desenvolvidas (imbricadas) presentes no corpo; quilha medial com fossas apicais nas escamas do corpo visíveis sob magnificação (Fig. 5c); escamas da cabeça em forma de placas, com inúmeros órgãos lenticulares de escama presentes; escamas abdominais permanecem transparentes permitindo clara visualização dos órgãos (Fig. 5b).

Genitália: lobos do hemipenis permanecem iguais (Fig. 5e); hemiclitoris adentra metade ou mais de sua extensão na cloaca (Fig. 5d).

Estágio 41 - (60-67 dpo) – **Escamas abdominais completamente desenvolvidas** (Fig. 5f-i)

Olhos: completamente fechados; pálpebra inferior transparente permitindo visualização do olho (Fig. 5f).

Pigmentação: ligeiramente mais clara que a pigmentação de juvenis (Fig. 5f).

Escamas: escamas completamente desenvolvidas, todas as escamas do corpo imbricadas; escamas abdominais completamente desenvolvidas e opacas, não mais permitindo clara visualização dos órgãos abdominais (Fig. 5g); depósitos de cálcio não são mais visíveis.

Rostro: narina externa fechada por uma massa de tecido opaco (Fig. 5i).

Genitália: hemipenis ainda sobressai da cloaca; hemiclitoris retraído para dentro da cloaca.

Vitelo: consiste em uma fina camada que envolve o corpo (Fig. 5h).

Estágio 42 - (68-75 dpo) – **Pré-eclosão** (Fig. 5j-m).

Pigmentação: mais escura, similar ao de juvenis (Fig. 5j).

Escamas: primeira troca de pele ocorre neste estágio (Fig. 5k).

Rostro: narina externa aberta, não mais obstruída por tecido (Fig. 5m).

Genitália: hemipenis adentra completamente a cloaca.

Vitelo: completamente consumido no final deste estágio (Fig. 5l).

4.2 DESCRIÇÃO DO ESQUELETO ADULTO

ESQUELETO AXIAL

CRÂNIO

Dermatocrânio

Pré-maxila (pm) – par de pré-maxilas fusionadas em um único osso, o qual delimita a região mais rostromedial do crânio. Apresenta um processo nasal triangular com o ápice projetado dorsocaudalmente, formando o limite medial entre as fenestras nasais externas, e adentrando mais caudalmente entre os nasais em cerca de metade de sua extensão. Na região mais rostral existem processos laterais curtos que se direcionam posterolateralmente até o encontro das maxilas, as quais sobrepõem-os em sua extremidade lateral. Ventralmente, esta região apresenta uma face alveolar que sustenta cerca de sete dentes monocuspídes, cônicos e homodontos. Posteroventralmente à esta face existe um processo incisivo abaulado, projetado anteroventralmente, com um delgado sulco medial. Na base deste processo existem extensões posterolaterais, acima dos quais se encontram um forame de cada lado para as artérias maxilares. Posteromedialmente o processo incisivo está em contato com o vômer (Figs. 6 e 7).

Septomaxila (sm) – par de ossos achatados dorsoventralmente e semi translúcidos. Localiza-se anteromedialmente no interior das cápsulas nasais, lateral ao septo nasal. Sua porção rostral é mais ventral que a porção caudal e côncava dorsoventralmente. Já a sua porção caudal tem a forma de um U, com suas laterais curvando-se dorsalmente. Forma o assoalho da porção anteromedial da cavidade nasal e recobre o órgão vomeronasal. Anterolateralmente contatam a maxila e ventralmente repousa sobre os vômeres (Figs. 6 e 7).

Maxila (m) – ocupa a margem anterolateral do crânio com seu comprimento longitudinal correspondendo a cerca de metade do comprimento total do crânio. Em cada maxila estão ancorados 18 a 19 dentes no assoalho alveolar o qual compõe a margem medial da maxila. Os dentes mais anteriores são monocúspides e os mais posteriores tricúspides. A metade posteroventral da maxila forma o assoalho da órbita e apresenta uma projeção anterior que é sobreposta pelo palatino formando o forame maxilopalatino. A extremidade posterior da maxila é sobreposta pelo ectopterigóide. Em vista lateral a margem dorsal da maxila sutura-se com os ossos pré-maxilar, septomaxila, nasal, pré-frontal, lacrimal e jugal, respectivamente, em sequência antero-caudal. Tal margem é irregular, com a extremidade anterior bifurcada, e côncava dando maior profundidade a cápsula nasal. No contato com os ossos nasal e pré-frontal, a margem apresenta-se projetada dorsalmente, afinando-se progressivamente no contato com o osso jugal.

Estão presentes oito forames supra-labiais orientados longitudinalmente na superfície lateral do osso, sendo os dois mais caudais distintos e os demais de difícil visibilidade. Outros dois forames, de visibilidade também difícil são encontrados na porção da margem dorsal próximo a sutura com o pré-frontal (Figs. 6 e 7).

Nasal (n) – recobre parte da cápsula nasal. É um par de ossos alongados de forma retangular. Sua margem mais rostral é curvada e delimita o bordo posterior da fenestra exonarina. Apresenta um corno anteromedial que contacta o ápice do processo nasal da pré-maxila e um corno anterolateral que articula-se com o processo nasal da maxila. A sua margem posterolateral sutura-se com o pré-frontal e o seu terço posterior sobrepõe o frontal. Na superfície dorsal existem três ou quatro pequenos forames no nasal esquerdo e quatro no nasal direito, os quais acompanham o bordo lateral do osso. Caudalmente esta superfície apresenta ornamentações em forma de ranhuras (Figs. 6 e 7).

Pré-frontal (pref) – é um componente par localizado anterolateralmente no crânio, que delimita o bordo anteromedial das órbitas e ventralmente o canto posterolateral da cápsula nasal. Rostralmente é mais larga e sutura-se com o processo nasal da maxila e anterolateralmente com o nasal. Caudalmente estreita-se e articula posterolateralmente com o frontal. Em vista caudal, articula-se ventralmente com o palatino e lateralmente com o lacrimal, formando assim a margem medial do forame lacrimal por onde passa o ducto lacrimal (Figs. 6 e 7).

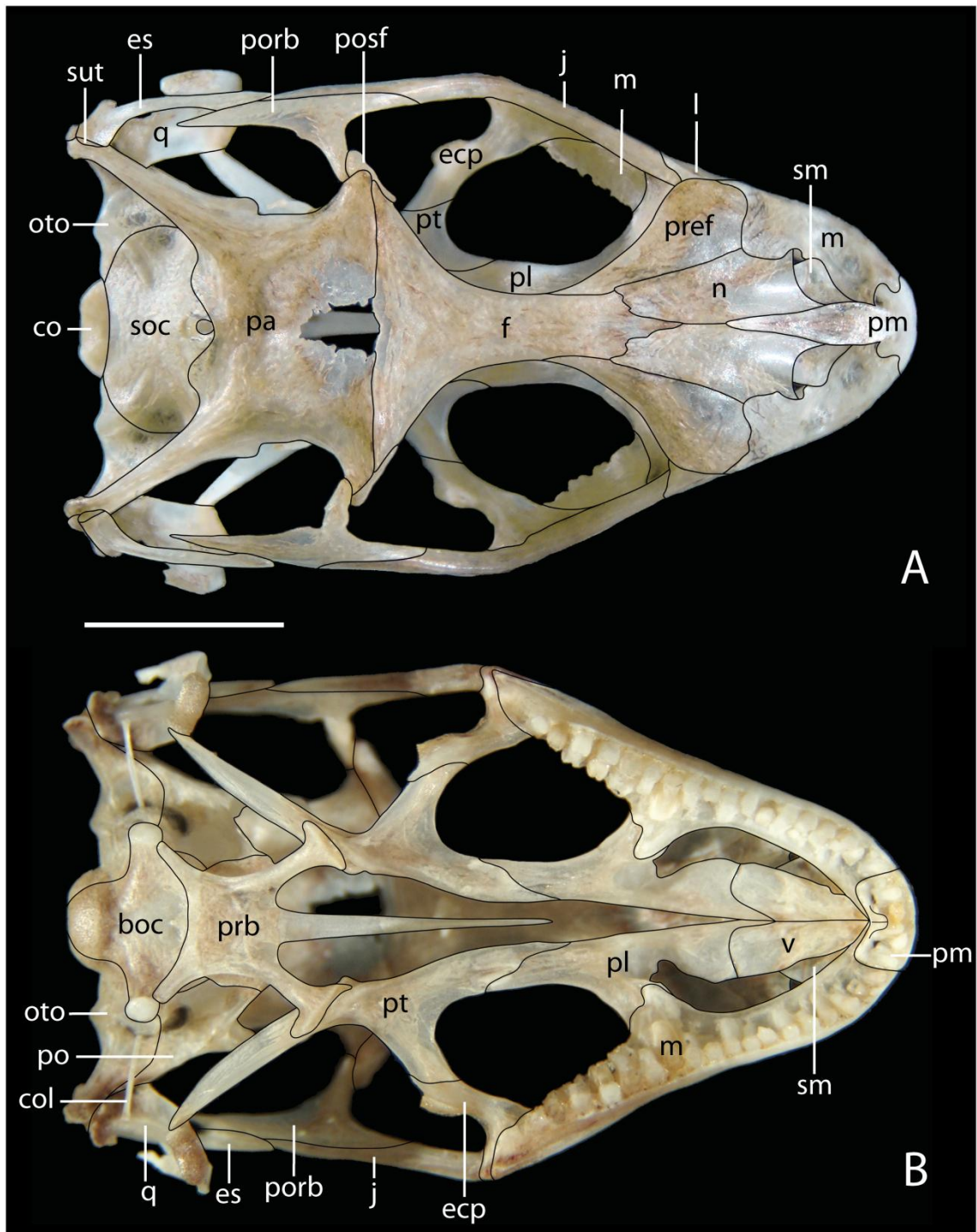


Figura 6. Crânio de *T. torquatus* em vista dorsal (A) e ventral (B). Abreviaturas: boc, basioccipital; co, condilo occipital; col, columela; ecp, ectopterigóide; es, esquamosal; f, frontal; j, jugal; l, lacrimal; m, maxila; n, nasal; oto, otooccipital; pa, Parietal; pl, Palatino; pm, pré-maxila; po, pró-ótico; porb, pós-orbital; posf, pós-frontal; prb, parabasisfenóide; pref, pré-frontal; pt, pterigóide; q, quadrado; sm, septomaxila; soc, supraoccipital; sut, supratemporal; v, vômer. Escala: 5 mm.

Lacrimal (l) – é um par de ossos pequenos, com formato triangular, o ápice curvando-se caudalmente. É visível em vista dorsal e lateral. Sua metade anterodorsal contacta o pré-frontal e a metade posterodorsal contribui com a margem anteroventral da órbita. Anteriormente articula com o processo nasal da maxila e ventrolateralmente com o jugal. O lacrimal compõe a parede lateral do forame lacrimal e possui um comprimento vertical similar a este (Figs. 6 e 7).

Frontal (f) – é um osso impar, de posição central no crânio, e que constitui as margens dorsais das órbitas. É extenso longitudinalmente, levemente expandido lateralmente em sua margem rostral e bastante expandindo lateralmente em sua margem caudal, assemelhando-se a uma ampulheta. A largura desta margem caudal é de tamanho similar ao do comprimento craniocaudal do osso. Anteriormente apresenta um processo anteromedial pontiagudo que adentra medialmente entre os nasais, e contacta anterolateralmente o nasal por uma sutura irregular, podendo ou não ter estreitos processos laterais. Ventralmente, a extremidade anterior do frontal é côncava e é sobreposta pelos nasais. Um terço do bordo anterolateral do frontal é margeado pelos pré-frontais. Posteriormente apresenta uma sutura retilínea com o parietal, a qual é medialmente interrompida pelo forame pineal. Sua extremidade caudolateral articula-se com a porção anterior do pós-frontal (Figs. 6 e 7).

Parietal (pa) – compõe grande parte da porção posterior do teto craniano. É largo e expandido, emitindo um par de curtos processos craniolaterais e um par de longos processos supratemporais. O corpo é retangular e devido aos processos, apresenta três margens côncavas e uma retilínea.

A margem anterior é retilínea em quase sua totalidade e sutura-se com a margem posterior do osso frontal. Nas extremidades dos processos craniolaterais articulam-se os ossos pós-frontal e pós-orbital. Ao centro, o forame pineal adentra o corpo do osso, deixando a porção medial dessa margem livre de contato com o osso frontal. Esse forame possui forma ligeiramente circular e margens de ossificação irregular. As margens laterais são côncavas e compridas. São delimitadas da extremidade do processo anterolateral até a extremidade do processo supratemporal e não estão em contato com outros ossos. A margem posterior, também côncava, estende-se de uma extremidade a outra dos processos supratemporais. A borda posterior dessa margem apresenta uma depressão em seu terço medial, estando em contato com o osso supraoccipital nessa

região. Em seu ponto médio, na superfície ventral, encontra-se o processo ascendente o qual é ligeiramente comprido e curvado dorsalmente, não chegando a romper a sutura entre o parietal e o supraoccipital.

O processo supratemporal tem aspecto afilado dorsoventralmente. Em sua base, na face posterior, apresenta uma concavidade ligeiramente profunda e contínua com a depressão da margem posterior do corpo do osso. Em sua extremidade contatam-se, por meio de cartilagens, o processo paraoccipital do osso occipital, a margem posterodorsal do osso supratemporal e a extremidade posterior do osso esquamosal (Figs. 6 e 7).

Supratemporal (sut) – são ossos longitudinais, dispostos posterolateralmente no crânio. Sua extremidade anterior é alongada e aguda, com uma face lateral convexa e uma medial côncava, e é recoberta pelo processo supratemporal do parietal. É de porte reduzido e possui quatro margens, cada uma suturada a um osso diferente. As margens lateral e medial são as mais compridas, estando a margem lateral conectada a extremidade caudal do osso esquamosal e a margem medial conectada ao processo paraoccipital do osso occipital. As margens ventral e dorsal são curtas, estando a margem dorsal em contato com o processo supratemporal do osso parietal e a margem ventral conectada ao côndilo neural do osso quadrado e a cartilagem intercalar (Figs. 6 e 7).

Pós-frontal (posf) – são ossos pequenos, em forma de bastão com a extremidade anterior afilada. Cada pós-frontal está disposto de forma oblíqua, e é responsável por delimitar a região mais dorsocaudal da órbita. Craniomedialmente contacta com a extremidade lateral do frontal e sua margem medial é ligeiramente sobreposta pelo processo anterolateral do parietal. Caudomedialmente articula-se com o processo dorsal do pós-orbital (Figs. 6 e 7).

Pós-orbital (porb) – são trirradiados, suas extremidades afiladas e situados dorsolateralmente na metade caudal do crânio. Cada pós-orbital possui três processos: parietal, jugal e esquamosal. O processo parietal é orientado dorsomedialmente e articula-se em sua face anterior com margem caudomedial do pós-frontal e, por um pequeno ponto de contato, com a margem caudal do processo anterolateral do parietal. O processo jugal direciona-se cranioventralmente e sua face ventral contacta por

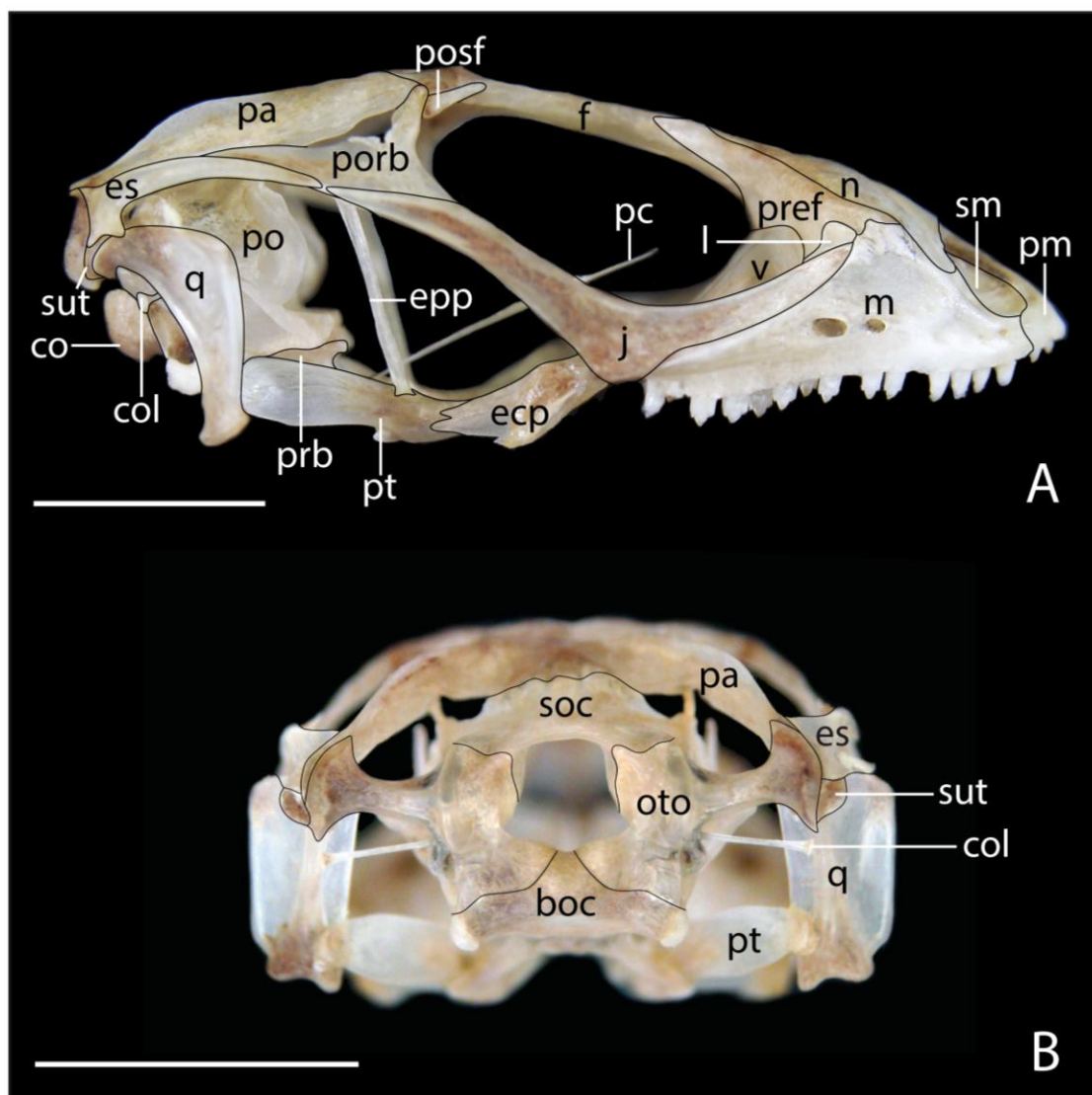


Figura 7. Crânio de *T. torquatus* em vista lateral (A) e caudal (B). Abreviaturas: boc, basioccipital; co, condilo occipital; col, columela; ecp, ectoptergóide; epp, epiptergóide; es, esquamosal; j, jugal; l, lacrimal; m, maxilar; n, nasal; pa, parietal; pc, processo cutrimiforme; pm, pré-maxilar; porb, pós-orbital; posf, pós-frontal; prb, parabasisfenóide; pref, pré-frontal; pt, pterigóide; q, quadrado; soc, supra-occipital; sut, supra-temporal; v, vômer. Escala: 5 mm.

completo a margem posterodorsal do jugal. Estes dois últimos processos juntos formam o bordo posterior da órbita. O processo esquamosal está dorsocaudalmente orientado e é o maior dos processos. Anteriormente a face ventral deste processo sutura-se com a porção anterior da margem medial do esquamosal. Os processos esquamosal e o parietal formam, juntamente, o bordo lateral e anterior da fenestra supratemporal (Figs. 6 e 7).

Esquamosal (es) – consiste em um par de ossos alongados, afilados e côncavos ventralmente. Em vista dorsal, cada esquamosal posiciona-se caudolateralmente, delimitando boa parte da fossa supratemporal. Em vista lateral compõe um terço do arco supratemporal. A porção anterior contata, em sua margem dorsal, o processo esquamosal do osso pós-orbital e sua extremidade está em contato com o processo posterior do osso jugal. A porção caudal expande-se de tal forma a assemelhar-se a cabeça de uma seta, sendo distinguíveis duas margens retilíneas na extremidade caudal. A margem dorsocaudal está em contato com o osso supratemporal e a margem ventrocaudal contata o côndilo neural do osso quadrado. Na região expandida da porção caudal, a margem óssea dorsal mostra-se translúcida e de aspecto membranoso. Toda a margem ventral do osso está livre de contato com qualquer outra estrutura (Figs. 6 e 7).

Jugal (j) – é um osso par que apresenta o formato de uma lâmina côncava e delimita as margens ventrais da órbita ocular. Cada jugal possui formato de “V” cuja abertura é ampla e formada por dois processos em um ângulo 125°.

O processo anterior, ou processo maxilar, contata medialmente a margem do processo anterolateral do ectopterigóide e lateroventralmente está conectado a porção caudal da maxila. A extremidade desse processo é afilada e pontiaguda, estando sua margem dorsal suturada ao osso lacrimal. O processo posterior, ou processo temporal, é tão comprido quanto o anterior e suas margens estão livres em sua maior parte. Afila-se caudalmente à medida que sua margem dorsal sutura-se ao osso pós-orbital. Sua extremidade, a qual é ligeiramente curvada caudalmente, adentra ventralmente o osso pós-orbital (Figs. 6 e 7).

Vômer (v) – visível em vista ventral, é o elemento mais anterior do palato. Consiste em um par de ossos posteriores à premaxila com a qual suturam-se pela sua borda anterior, e anteriores ao palatino. A borda medial de cada vômer é suturada entre si no plano sagital e ao longo de dois terços de sua extensão. Sua borda lateral limita, anteriormente o bordo medial da fenestra vomeronasal, e posteriormente a margem medial da fenestra exocoanal, ambas a quais são separadas uma da outra por uma parede que se estende da superfície dorsal do vômer e ancora-se ventralmente na septomaxila. A metade anterior de cada vômer é côncavo ventralmente e apresenta um sulco em sua sutura medial. Sua metade posterior é mais retilínea e sua sutura medial é investida pelo processo

vomeriano do palatino, o qual separa cada vômer um do outro medialmente, e sobrepõe suas bordas mediais (Figs. 6 e 7)

Palatino (pl) – são posteriores aos vômeres e posicionados na porção média do palato. Apresenta três processos: o processo vomeriano, o processo maxilar e o processo pterigóide. O processo vomeriano direciona-se craniomedialmente, é ligeiramente côncavo dorsalmente e é o mais dorsal dos processos palatinos; sobrepõe a margem caudomedialmente do vômer e craniolateralmente desconecta-se do vômer, apenas acompanhando sua margem caudal. A margem posteromedial deste processo é investida pelo ápice do espaço piriforme, o qual tem a forma de uma lança que distancia cada par de processos do palatino um do outro. Já a sua margem lateral forma, juntamente com a margem anterior do processo maxilar, o limite caudal da fenestra exocoanal, o qual apresenta uma extensão dorsal similar à uma concha com concavidade para cima. O processo maxilar é orientado anterolateralmente, sua margem posterior limita o bordo anteroventral da fenestra orbital e sua margem anterodorsal contacta o pré-frontal. Este processo sobrepõe parte da margem medial da maxila formando a superfície dorsal do forame maxilopalatino. O processo pterigóide direciona-se caudoventralmente e sobrepõe dorsalmente o processo palatino do pterigóide por meio de suas margens laterais e mediais. Ventralmente este processo apresenta pequenos forames dispostos irregularmente (Fig. 6).

Ectopterigóide (ecp) – são diminutos e de margens irregulares. Cada epipterigóide une, através de três processos, o palato a margem lateral do crânio. O processo anterior é expandido lateralmente e sutura-se em sua margem lateral com metade do processo maxilar do osso jugal e, na extremidade de sua margem medial, sutura-se com a porção caudal da maxila. O processo posterior é afilado e subposto ao processo transversal do osso pterigóide. O processo medial possui a margem anterior convexa e a margem caudal retilínea. Esse processo encontra-se cunhado no processo transversal do osso pterigóide (Figs. 6 e 7).

Pterigóide (pt)– estendem-se da porção média do crânio até próximo de sua extremidade caudal compondo a porção posterior do palato. Cada pterigóide possui forma de “Y” com três longos processos, os quais são laminares: o processo palatino, o

processo transverso e o processo quadrado do osso pterigóide. O corpo do pterigóide apresenta ventralmente a fossa columelar onde se ancora o epipterigóide.

O processo palatino possui tal nome devido ao seu contato com o processo pterigóide do osso palatino. Esse processo ocupa a porção anterior do osso, é afilado craniomedialmente e em sua base, próximo ao início do processo transverso, encontram-se os dentes pterigóideos. O número de dentes pterigóideos é variável compreendendo entre oito à dois, os quais são cilíndricos, de tamanho variável, contendo de uma a três cúspides. O processo transverso projeta-se anterolateralmente e é mais largo e curto que os demais. Em sua extremidade, a qual é ligeiramente retangular, ele é sobreposto pelo ectopterigóide. O processo quadrado do pterigóide possui esse nome devido ao contato com a margem ventromedial do osso quadrado. É o mais longo dos três processos e orienta-se caudolateralmente. (Figs. 6 e 7).

Ossículos da esclera (oe) – são placas ósseas achatadas de tamanho similar que se sobrepõem formando um anel no interior da esclera, no lado corneal do olho. Cada ossículo possui uma base retangular, enquanto que a porção mais próxima da íris apresenta as laterais expandidas de tal forma que sobrepõem os ossículos adjacentes. Existe um total de 14 ossículos em cada olho, que quando vistas pelo lado corneal do olho apresentam o seguinte padrão de sobreposição: os ossículos 1, 6 e 8 são (+) por sobreporem a margem anterolateral dos ossículos adjacentes; os ossículos 4, 7 e 10 são (-) por serem sobrepostas em ambos os lados por ossículos adjacentes; e os demais são imbricados. O ossículo positivo do canto temporoventral do olho é indicado como o ossículo 1, seguindo-se dorsalmente para numerar os ossículos consecutivos até completar o anel. Este padrão de sobreposição corresponde ao padrão A (de Queiroz, 1982), e é considerado comum em lagartos iguanídeos (Fig. 8).

Dentário (de) – são os ossos mais compridos da mandíbula estendendo-se desde sua extremidade anterior até um pouco mais de sua metade, quando em vista medial. Já em vista lateral, ocupa cerca de três quartos do comprimento da mandíbula. Cada dentário apresenta 20-22 dentes cilíndricos e ocos, os cinco primeiros são monocúspides e do sexto em diante o aspecto tricúspide é facilmente distinto.

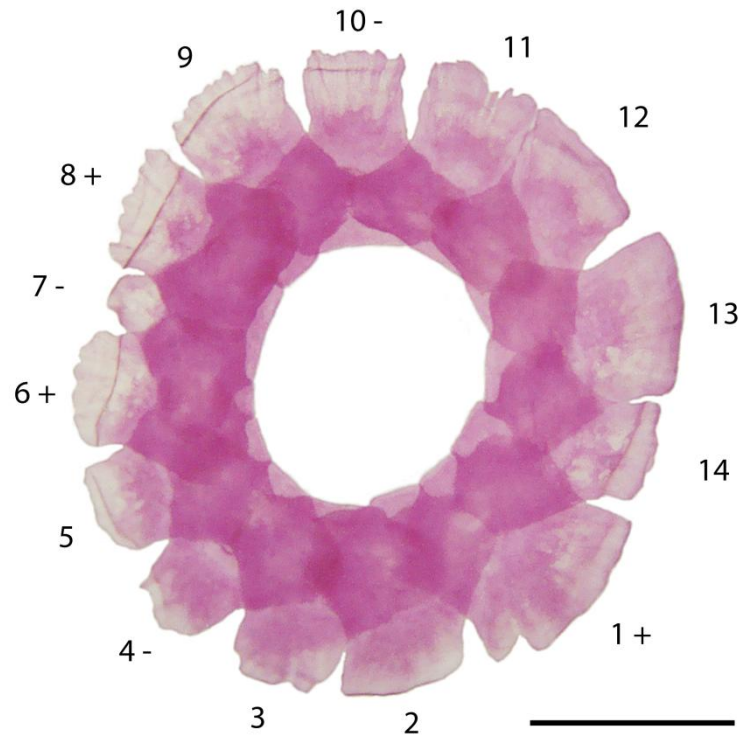


Figura 8. Vista lateral dos ossículos da esclera do olho esquerdo de *T. torquatus*. Ossículos marcados com “+” sobrepõem os ossículos imediatamente ao lado enquanto ossículos marcados com “-” são sobrepostos. Escala: 2 mm.

Em vista medial, a extremidade posterior do dentário é bifurcada, originando dois processos: o processo coronóide, o qual é dorsal e sutura-se, em sequência ventrodorsal, aos ossos esplenial, pré-articular e coronóide e o processo esplenial, o qual é ventral e suturado a margem anteroventral do osso esplenial. Na base desses processos, onde se origina a bifurcação, encontra-se o forame alveolar anterior inferior. A face lateral do dentário é lisa e extensa. A margem dorsal é acidentada desde sua extremidade anterior até o contato com o processo labial do osso coronóide o está sobreposto ao dentário. A extremidade posterior é irregular e sutura-se, em sequência dorsoventral, aos ossos coronóide, pré-articular, articular e angular já em sua margem posteroventral. Na borda anteroventral encontram-se 4-6 forames mentonianos parcialmente alinhados. Os ossos dentários estão unidos em suas extremidades anteriores pela sínfise mandibular. Anteroventralmente encontra-se a terminação anterior do canal Meckeliano do qual sai o segmento anterior da cartilagem de Meckel, a qual envolve ventralmente a sínfise mandibular (Figs. 9 e 10).

Coronóide (cr) - é o osso mais dorsal da mandíbula, disposto posteriormente à fileira de dentes do dentário. Apresenta um longo processo dorsal, o qual é mais da metade do maior comprimento vertical da mandíbula. Este processo possui o ápice curvado posteriormente e é ligeiramente côncavo posterolateralmente. Sua base é larga e apresenta um pequeno forame. Em vista lateral, a margem ventral do coronóide possui um processo labial discreto que sobrepõe dorsalmente o dentário. Posteriormente ao processo labial, o coronóide sutura-se ao supra-angular ao longo da extensão do forame anterolateral do supra-angular, segue em contacto ao dentário e termina posteriormente em sutura com o supra-angular. Em vista medial, o coronóide apresenta dois processos: o lingual anterior e lingual posterior. O processo lingual anterior contacta anteriormente com o dentário, ventroposteriormente o pré-articular e posteriormente com o supra-angular. O processo lingual posterior articula-se ventralmente com o pré-articular e posteriormente com o supra-angular, e apresenta uma crista vertical que se estende até o processo dorsal do coronóide. Entre estes dois processos, o coronóide sutura-se anterior e obliquamente com o supra-angular e posteriormente com o pré-articular (Figs. 9 e 10)

Supra-angular (sa) – é um osso dorsal, posterior ao coronóide, e que está posicionado anteriormente no terço posterior da mandíbula. Em vista lateral apresenta um processo anterolateral que se articula anterodorsalmente com a margem posteroventral do coronóide. A sua metade anterior é recoberta pelo dentário, expondo dorsalmente apenas o forame anterolateral do supra-angular e a porção mais anterodorsal do supra-angular que segue ao coronóide. Ainda nesta vista sutura-se posteroventralmente com o pré-articular e posterodorsalmente contacta o articular. Posterolateralmente o supra-angular possui um forame de posição central entre o limite do dentário e do pré-articular, e posterodorsalmente possui outro forame, ambos forames do nervo auriculo-temporal.

Em vista medial, a porção anterior do supra-angular é sobreposta pelos processos linguais do coronóide, expondo apenas uma porção do supra-angular com formato triangular, localizada entre os processos linguais. A margem ventrolateral do supra-angular sutura-se com o bordo dorsolateral do pré-articular, contato este que é em parte sobreposto anteromedialmente pelo processo lingual posterior do coronóide. A parede lateral da fossa adutora é formada pelo supra-angular, enquanto que o assoalho pertence ao pré-articular. O teto da fossa adutora é limitado por uma crista que contacta a pequena cartilagem dorsal do articular. Paralelamente a esta crista se encontram

dispostos três forames pequenos posteriores e um grande anterior localizado na altura do bordo posterior do processo lingual posterior. Em vista ventral, a porção anterior do supra-angular sutura-se medialmente com o angular e sua porção posterior articula-se pela sua margem medial e posterior ao pré-articular (Figs. 9 e 10).

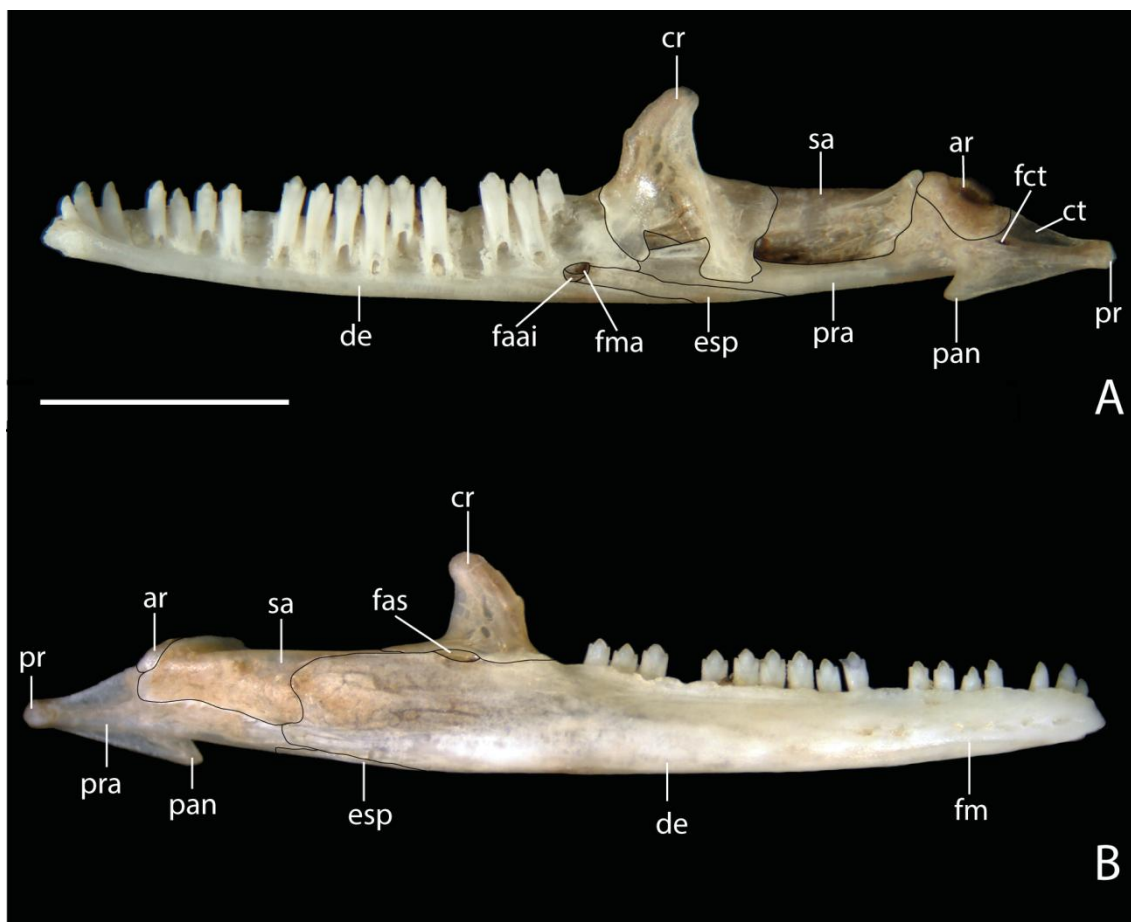


Figura 9. Hemi-mandíbula de *T. torquatus* em vista medial (A) e lateral (B). Abreviaturas: ar, articular; cr, coronóide; ct, crista timpânica; de, dentário; esp, esplenial; faai, forame alveolar anterior inferior; fas, forame anterior do supra-angular; fct, forame da corda timpânica; fm, forames mentonianos; fma, forame milohióide anterior; pan, processo angular; pr, processo articular; pra, pré-articular; sa, supra-angular. Escala: 5 mm.

Pré-articular (pra) – é um osso irregular e alongado, localizado na extremidade posterior da mandíbula. Em vista medial sutura-se anteriormente com uma pequena porção do dentário, dorsalmente com o supra-angular, ventralmente com o esplenial e posterodorsalmente com o articular. O coronóide sobrepõe o pré-articular anterodorsalmente através do seu processo lingual anterior e medialmente pelo seu processo lingual posterior. O assolho da fossa adutora é formada pelo pré-articular. Em

vista lateral, contacta brevemente o articular posterodorsalmente, o supra-angular anterodorsalmente e o angular anteroventralmente.

Posteriormente o pré-articular possui dois processos: o processo retroarticular e o processo angular. O processo retroarticular projeta-se posteriormente e tem formato trapezóide quando em vista dorsal, sendo sua borda lateral formada pela crista timpânica e sua borda medial pela crista medial. Justaposto a terminação anterior da crista medial existe o distinto forame da corda timpânica. O processo angular do pré-articular possui uma projeção medial afilada e obliquamente projetada anteroventralmente, apresentando dimorfismo em sua extremidade, a qual é reta em fêmeas e levemente curvada dorsalmente em machos. Este processo possui dois forames, um forame angular anterior localizado no terço anterior do processo angular e um forame angular posterior disposto posteriormente próximo a margem da crista medial (Figs. 9 e 10).

Esplénial (es) – são ossos finos, compridos e rotacionados ao longo da metade posteroventral da mandíbula, sendo uma extremidade medial e outra posteroventral. A extremidade anterior de cada esplénial forma a margem posterior do forame alveolar anterior inferior e posteroventralmente a este forame, encontra-se o forame milohióide anterior, o qual é menor. Em sequência anteroposterior sutura-se ao processo coronóide e ao processo esplénial, ambos do osso dentário e com a margem ventral do osso pré-articular, quando em vista medial da mandíbula. Lateralmente na mandíbula, sutura-se a margem posteroventral do osso dentário e a extremidade anteroventral do osso pré-articular (Figs. 9 e 10).

Neurocrânio

Basioccipital (boc) – é um elemento único que compõe a região mais ventrocaudal do assoalho do crânio. Contacta, pela sua margem anterior, com o parabasisfenóide, e é ventrolateralmente investido pelos processos posterolaterais do parabasisfenóide, os quais se estendem até cada par de tubérculos eseno-occipitais do basioccipital. Dorsalmente a estes tubérculos, o basioccipital contribui com a cavidade aonde fica o

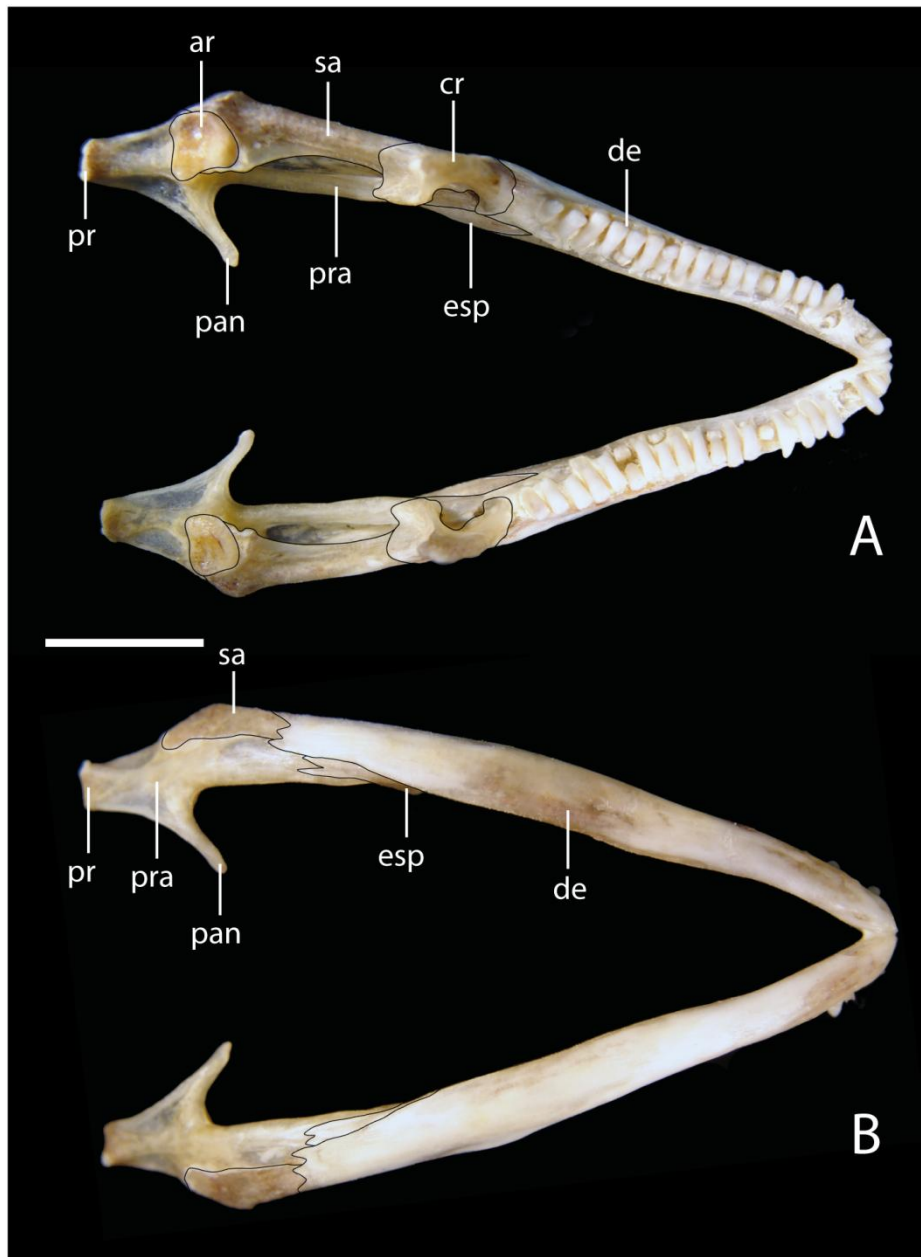


Figura 10. Mandíbula de *T. torquatus* em vista dorsal (A) e ventral (B). Abreviaturas: ar, articular; cr, coronóide; de, dentário; esp, esplênico; pan, processo angular; pr, processo retroarticular; pra, pré-articular; sa, supra-angular. Escala: 5 mm.

forãme rotundo, juntamente com o otoccipital. Lateralmente articula com o processo inferior do proótico e caudolateralmente com o otoccipital. A margem posterior do basioccipital forma a porção medioventral do cômulo occipital (Figs. 6B; 7B).

Supraoccipital (soc) – é um osso impar posicionado posteroventralmente ao parietal, que forma posteriormente o teto da caixa craniana e parte da bula auditiva. Em vista posterior apresenta forma de sela, o que torna sua superfície dorsal convexa. Sua

margem anterodorsal apresenta uma lacuna de tecido conjuntivo que pode ser circular ou retangular. Da porção anteromedial estende-se o processo cartilaginoso ascendente o qual adentra a caixa craniana por baixo do parietal. Posteriormente a esta margem, a superfície dorsal do supraoccipital é levemente côncava. O seu bordo posterior é mais ventral e forma medialmente a margem dorsal do forame magno. Ventrolateralmente, contacta anteriormente o processo alar do proótico, e posteriormente a margem dorsomedial do otooccipital. Dorsolateralmente apresenta um par de cristas supraoccipitais elevadas que se estendem posteriormente (Figs. 6 e 7).

Parabasisfenóide (prb) – forma a porção anteroventral da caixa craniana e, em vista ventral, o parabasisfenóide aparenta forma de estrela. Seu corpo é de aparência quadrangular e apresenta uma rasa concavidade ao centro. Sutura-se caudalmente ao osso basioccipital, sendo a sutura de difícil visibilidade. Possui dois processos posterolaterais e dois processos parabasisfenóides, orientados anterolateralmente e maiores em comprimento.

O processo posterolateral é laminar dorsoventralmente, ligeiramente afilado posteriormente e sua extremidade repousa na base anteroventral do tubérculo esfeno-occipital do osso basioccipital. As bordas da base do processo parabasisfenóide são formadas por duas cristas: a crista ventrolateral e a crista anterodorsal, a qual se mostra mais expandida. Dorsalmente a essas cristas, o processo alar sutura-se ao osso proótico. Tal processo é expandido anteriormente e nele encontra-se o canal vidiano na base do processo parabasisfenóide. As extremidades dos processos parabasisfenóides são abruptamente expandidas e articulam-se, por meio de cartilagens, ao início do processo quadrado do osso pterigóide. Emite na margem anteromedial do corpo o processo cultriforme, o qual é pontiagudo e maior em comprimento que os demais. Esse processo é direcionado anterodorsalmente e se estende até a porção anterior do espaço piriforme, quando em vista ventral, sendo percebido também em vista lateral, com sua extremidade ao centro da fossa orbital. Sobrepondo a terminação proximal do processo cultriforme há dois pequenos processos anteromediais (Figs. 6 e 7).

Otooccipital (oto) – possuem margens irregulares e formam a parede posterolateral da caixa craniana. A margem posteromedial de cada otooccipital contribui com um quarto do forame magno, formando as margens laterais deste e também as margens laterais do côndilo occipital. Abaixo do côndilo, lateroventralmente, possuem uma profunda

concavidade cuja margem ventral sutura-se ao osso basioccipital e a margem lateral compõe metade do forame rotundo.

Da porção central de seu corpo projeta-se posterolateralmente o processo paraoccipital, o qual é de aparência cúbica, possuindo quatro faces, cuja face anterior sutura-se ao processo posterodorsal do osso proótico. A extremidade desse processo é achatada e abruptamente expandida e nela articulam-se o processo supratemporal do osso parietal, a margem posterior do osso supratemporal e o côndilo neural do osso quadrado.

Na base do processo paraoccipital encontra-se a crista tuberal, a qual é robusta e estendida dorsalmente até a porção lateral do osso supraoccipital. Na porção ventrolateral que delimita o espaço entre o forame rotundo e a fenestra oval, encontra-se uma pequena crista interfenestral. Anterolateralmente, a margem do otooccipital corresponde a cerca de três quartos da fenestra oval. Seguindo a margem posterior da crista tuberal estão quatro forames parcialmente alinhados em sequencia ventrodorsal, sendo os três primeiros os forames hipoglossais e o quarto, o forame vagal (Figs. 6 e 7).

Proótico (po) – disposto transversalmente ao parietal, o osso proótico forma a parede lateral do neurocrânio. É um osso irregular que apresenta três processos: o alar, anteroventral (ou inferior) e posterodorsal (ou posterior). O processo alar é orientado anterodorsalmente e articula posterodorsalmente com a margem ventrolateral do supraoccipital. A margem anterior deste processo é côncava, livre e apresenta a crista alar, a qual apresenta uma reentrância ventral que contribui para o entalhe trigeminal. O processo anteroventral do proótico sutura-se com o parabasisfenóide anteroventralmente, com o basioccipital posteroventralmente e lateroventralmente apresenta uma longa fenda oblíqua e côncava ventralmente, o recesso da veia jugular. Posterior a esta fenda e medialmente no corpo do proótico, existe o recesso acústico que apresenta um forame facial ventral e dois forames auditivos dorsais. A parede lateral do recesso da veia jugular forma a crista proótica que une o processo anteroventral ao processo posterodorsal do proótico. A margem dorsal do processo anteroventral forma o assoalho do entalhe trigeminal. O processo posterodorsal do proótico tem uma expansão posterodorsal triangular que sobrepõe laterodorsalmente o corpo do processo paraoccipital. Mais ventralmente forma a parede anterior do forame oval e depois sutura-se com o otooccipital, próximo e paralelamente, ao maior comprimento da cavidade do forame rotundo (Figs. 6).

Orbitoesfenóide (orb) – o par de ossos orbitoesfenóide, localizados na região orbital, consiste em uma ossificação de parte das cartilagens orbitais. Cada orbitoesfenóide encontra-se dentro das membranas que separam a cavidade do cérebro das órbitas. São ossos trirradiados, que se comunicam as cartilagens orbitais, e cujo eixo craniocaudal é diagonalmente disposto. O processo anterodorsal do orbitoesfenóide consiste na completa ossificação da pila medial e contacta o plano suprasedal. Já o processo posterodorsal do orbitoesfenóide é curto e consiste na ossificação da extremidade ventral da pila acessória. O processo posteroventral é extenso e caracteriza a ossificação de quase toda a extensão da pila metóptica (fig. 11).

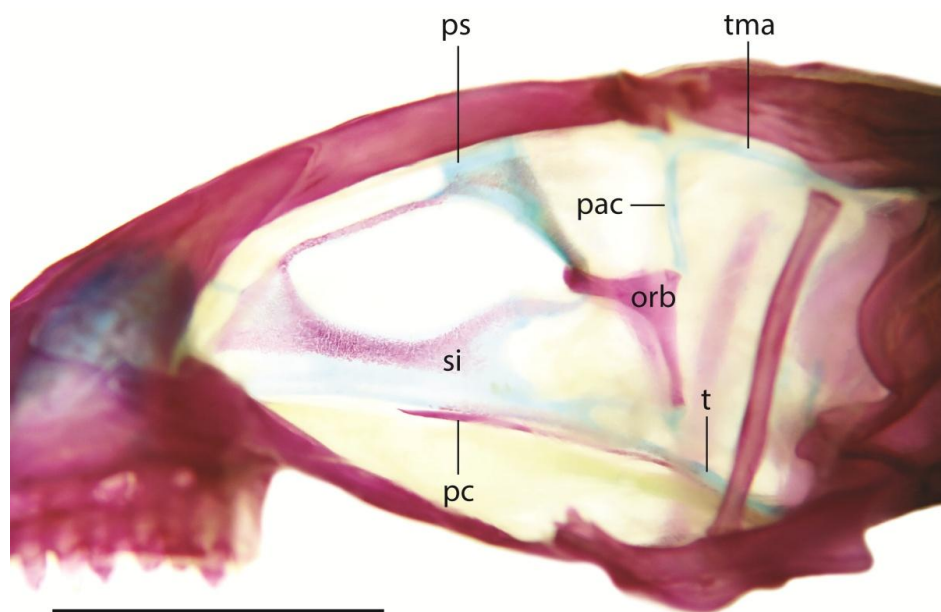


Figura 11. Hemi-crânio de *T. torquatus* evidenciando as estruturas interorbitales. Abreviaturas: orb, orbitoesfenóide; pac, pila acessória; pc, processo cutriforme; ps, plano suprasedal; si, septo interorbital; t, trabécula; tma, tênias marginais. Escala: 5 mm.

Esplanocrânio

Quadrado (q) – ocupam a extremidade caudolateral do crânio, são côncavos posteriormente e em seu côndilo transversal articula-se o osso articular formando o sínocrânio. Apesar do nome, o osso quadrado é de forma retangular e possui uma face cranial e outra caudal. A face anterior é marcada com uma concavidade em sua porção medial, mas mostra-se ligeiramente plana. Já a face caudal é marcada por uma crista proeminente que delimita duas grandes fossas: uma medial e outra lateral a qual é mais larga. Essa crista se estende desde o côndilo transversal até o côndilo neural o qual é

maior e posicionado dorsalmente. Na porção dorsomedial dessa crista, ancora-se a extremidade caudal do processo quadrado do pterigóide.

No côndilo neural articulam-se, por meio de cartilagens, o processo paraoccipital do osso occipital, a extremidade caudal do osso esquelomossal, a margem dorsal do osso supratemporal e o processo supratemporal do osso parietal (Figs. 6 e 7).

Epipterigóide (ep) – é um osso par em formato de bastão extremamente delgado, ligeiramente tortuoso e de diâmetro circular. Cada epipterigóide orienta-se ventrodorsalmente e é ligeiramente inclinado dorsocaudalmente. A extremidade ventral possui o diâmetro maior que o diâmetro do corpo e encontra-se ancorada sobre o corpo do palatino na fossa columelar. A extremidade dorsal segue o diâmetro do corpo do epipterigóide e encontra-se livre de contato com qualquer outro osso (Figs. 7).

Articular (ar) – é um osso pareado que se situa na margem dorsal do terço posterior da mandíbula ao nível do processo angular do osso pré-articular. Possui o corpo côncavo onde se articula o côndilo transversal do osso quadrado, formando o sínclônio. Cada articular possui aspecto trirradiado emitindo três processos: anterodorsal, posteromedial e posterolateral. Ventralmente, da extremidade do processo anterodorsal, incluindo todo o processo posteromedial, à extremidade do processo posterolateral, encontra-se suturado ao osso pré-articular e dorsalmente, da extremidade do processo anterodorsal à extremidade do processo posterolateral, sutura-se ao supra-angular. Um pequeno forame encontra-se na extremidade do processo posterolateral (Figs. 9 e 10).

Columela (col) – consiste no par de ossos mais delgados do crânio. Cada columela está posicionada na extremidade posterolateral do crânio e orienta-se transversalmente. Sua epífise proximal é de diâmetro maior com relação ao corpo do osso e está ancorada na margem caudal da fenestra oval. O corpo é cilíndrico e a epífise distal de aspecto cônico devido sua extremidade ser ligeiramente plana (Figs. 6 e 7).

Aparato hióide (ah) – ocupa a região do arco mandibular e é composto por diversas estruturas de simetria bilateral. O corpo do aparato hióide é formado pelo baseial, disposto ao nível da metade da mandíbula. O baseial emite anteriormente o processo glossohial, o qual é comprido e pontiagudo. Sua extremidade encontra-se ao nível do terço anterior da mandíbula e possui ossificação incompleta, com as bordas

permanecendo cartilagíneas. Posteriormente, o basehial emite um par de processos ceratobranquiais II cujo comprimento ultrapassa o nível do processo retroarticular. Tais processos são finos e possuem as extremidades cartilagíneas.

Na margem posterolateral do basehial encontra-se articulado o ceratobranquial I, o qual é arqueado, quase tão comprido quanto o ceratobranquial II e orienta-se posterolateralmente. Sua extremidade anterior é circular e distinta do corpo e em sua extremidade posterior encontra-se o curto e cartilagíneo epibranquial I. No corpo do epibranquial I distingue-se uma pequena porção ossificada e em sua extremidade, distingue-se uma pequena massa óssea ligeiramente esférica. Já na margem anterolateral do basehial encontra-se articulado o hipohial, o qual se orienta anterolateralmente e é curto, se comparado aos demais. Sua extremidade medial apresenta duas margens, sendo uma medial articulada ao basehial e outra posterior articulada à extremidade anterior do ceratobranquial II. Já sua extremidade anterolateral encontra-se conectada ao processo anteromedial do ceratohial. O ceratohial é comprido, encontra-se na porção mais lateral do aparato hióide e orienta-se longitudinalmente. Sua extremidade posterior é cartilagínea e encontra-se ao nível do processo retroarticular. Em sua extremidade anterior encontra-se o processo anteromedial, o qual possui forma ligeiramente circular e projeta-se a partir da margem medial dessa extremidade. Tal processo possui as bordas cartilagíneas e está conectado a extremidade anterolateral do hipohial. Próximo a extremidade posterolateral do ceratobranquial I encontra-se o epibranquial II, o qual é curto, extremamente afilado e cartilagíneo apresentando pequenas porções ossificadas (Fig. 12).

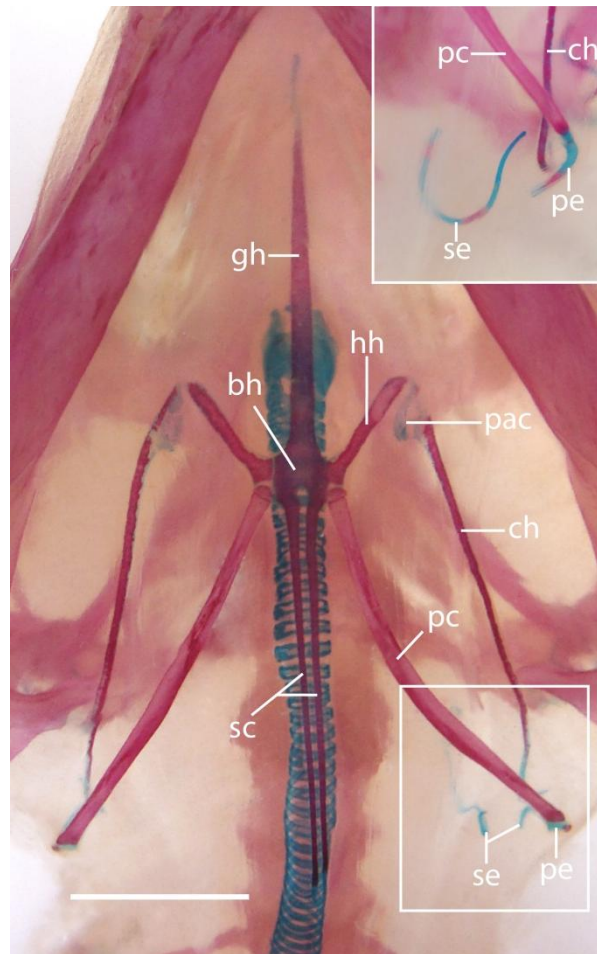


Figura 12. Aparato hióide de *T. torquatus* em vista ventral. Abreviauras: bh, baseial; ch, ceratohial; gh, glossohial; hh, hipohial; pac, processo anteromedial do ceratohial; pc, primeiro ceratobranquial; pe, primeiro epibranchial; sc, segundo ceratobranquial; se, segundo epibranchial. Escala: 5 mm.

VÉRTEBRAS E COSTELAS

A coluna vertebral de *T. torquatus* é composta por cerca de 60 vértebras, que incluem 24 vértebras pré-sacrais, duas vértebras sacrais e entre 40 e 44 vértebras caudais. As vértebras pré-sacrais podem ser diferenciadas em: cervicais, dorsais pós-torácicas e dorsais pós-torácicas. *T. torquatus* não possui vértebras lombares uma vez que todas as vértebras entre a região dorsal e sacral possuem associação com costelas.

Vértebras cervicais

T. torquatus apresenta um total de oito vértebras cervicais, as quais são similares, com exceção do atlas e axis. Estas duas, que são as primeiras vértebras cervicais, apresentam uma morfologia distinta das demais e são responsáveis pela articulação da coluna ao crânio.

Atlas

É a primeira vertebra da coluna vertebral, e distingue-se consideravelmente das demais pela ausência de processo espinhoso e corpo vertebral. Constitui-se de um par de arcos neurais e um intercentro. Os arcos neurais formam as margens dorsolaterais do atlas. Dorsalmente elas são laminares e adjacentes umas a outra na sua porção anterodorsal, sem se fusionarem, de modo que não se forma uma espinha neural. Possui um processo transversal direcionado lateralmente, mas que não articula com um par de costelas. O intercentro é o elemento ventral desta vertebra e possui uma expansão ventral laminar, a hipapófise. Cranialmente o intercentro e o arco neural possuem faces articulares côncavas para articulação com o côndilo occipital, conferindo movimentação da cabeça. Caudalmente o intercentro e o par de arcos neurais também possuem superfícies articulares para contato com o processo odontóide da axis (Fig. 13).

Áxis

O áxis é a segunda vertebra cervical, e apresenta algumas características que a diferenciam das demais. É caracterizada por uma grande espinha neural que serve de ancora para músculos da cabeça. Esta espinha neural da áxis é alongada, mais comprida que as demais vertebradas, e também ligeiramente mais alta. Sua altura corresponde aproximadamente a altura do corpo vertebral. O arco vertebral é alongado e não apresenta sutura com o corpo vertebral. Possui processo articular cranial (pré-zigapófise) que articula com a face articular caudal da atlas, assim como processo articular caudal (pós-zigapófise). Apresenta processos transversos relativamente curtos, direcionados ventrolateralmente e o seu forame vertebral é oval. Anteriormente possui o processo odontóide que articula com o atlas e cuja sutura com o corpo vertebral é distinta. Ventralmente a áxis possui uma hipapófise que sutura-se posterodorsalmente com o centro vertebral e anterodorsalmente com o processo odontóide. Esta hipapófise é

ligeiramente inclinada posteriormente e sua porção mais ventral se alarga caudalmente (Fig. 13).

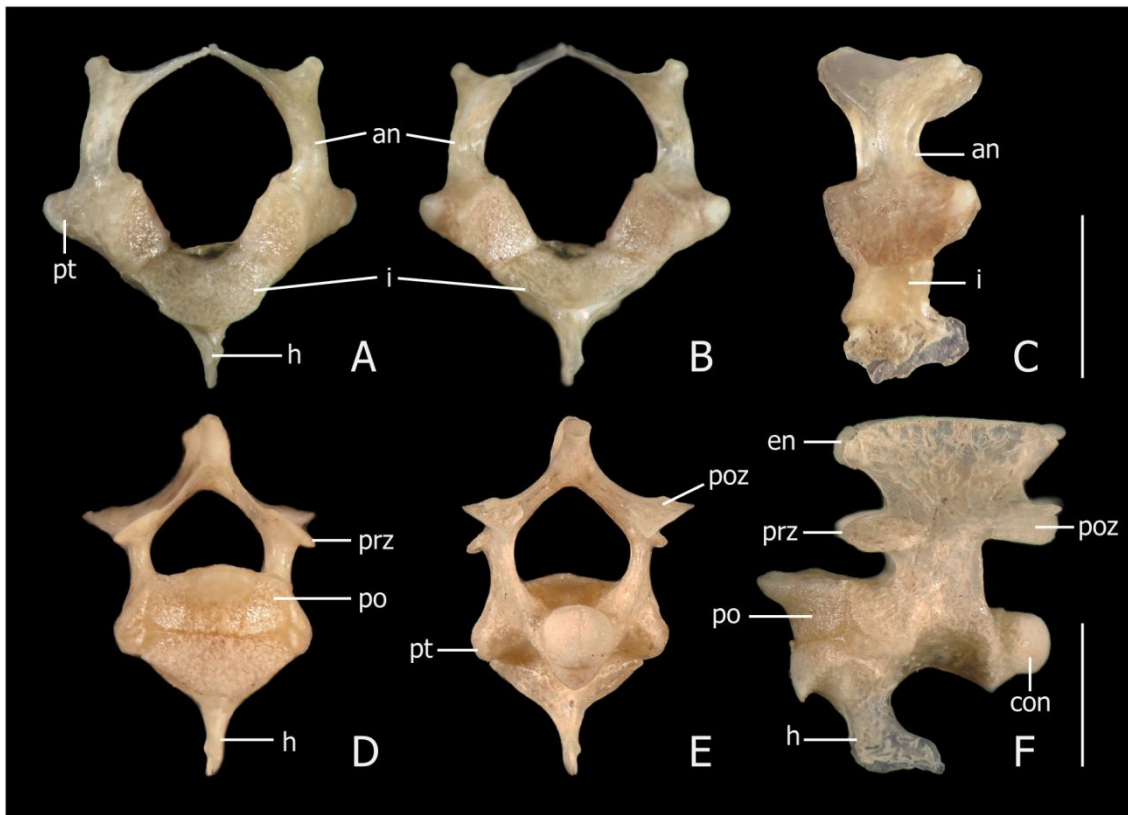


Figura 13. Atlas e áxis de *T. torquatus*. Atlas, vista cranial (A), caudal (B) e lateral (C). Áxis, vista cranial (D), caudal (E) e lateral (F). Abreviaturas: na, arco neural; con, côndilo; en, espinha neural; h, hipapófise; i, intercentro; po, processo odontóide; poz, póz-zigapófise; prz, pré-zigapófise; pt, processo transverso. Escala: 2mm.

Vértebras e costelas cervicais

As vértebras cervicais c3-c8 são similares entre si, mas algumas características permitem diferenciá-las. A c3 é menor em largura do que as demais cervicais e possui processos transversos mais extensos e orientados lateroventralmente, enquanto as demais cervicais possuem processos transversos menos extensos e orientados lateralmente, assemelhando-se as vértebras dorsas torácicas. As cervicais c3, c4 e c5 possuem uma extensão ventral (hipapófise) que diminui de largura da c3 para a c5, e cuja sutura ao centro vertebral é perceptível. O processo espinhoso destas vértebras é ligeiramente inclinado posteriormente, mais largo crânio-caudalmente na c3, diminuindo gradativamente em largura nas vértebras seguintes. O processo espinhoso das cervicais c3-c5 são mais inclinadas posteriormente do que as demais vértebras

cervicais. A face articular da pré-zigapófise tem uma concavidade voltada dorsalmente, em forma de “U”. A pós-zigapófise consiste em uma face articular plana voltada ventrolateralmente. O corpo vertebral possui sua extremidade cranial côncava e a caudal convexa. O forame vertebral é grande e arredondado (Fig. 14).

As últimas cinco (c4-c8) vértebras cervicais articulam-se com as costelas cervicais. As costelas possuem uma única cabeça para articulação com o processo transversal do arco neural. As costelas da c4, c5 e c6 são curtas, entretanto as da c5 e c6 são mais calibrosas que todas as demais costelas vertebrais. As costelas da c5 e c6 também possuem suas extremidades mais expandidas que as demais. As costelas das vértebras c7 e c8 são mais extensas, curvadas ventralmente e com sua extremidade proximal ligeiramente rotacionado formando um “s”. Como em todas as costelas, a extremidade proximal possui apenas um ponto de articulação com as vértebras. A extremidade distal de todas as costelas finaliza com uma projeção calcificada, afilada e não bifurcada.

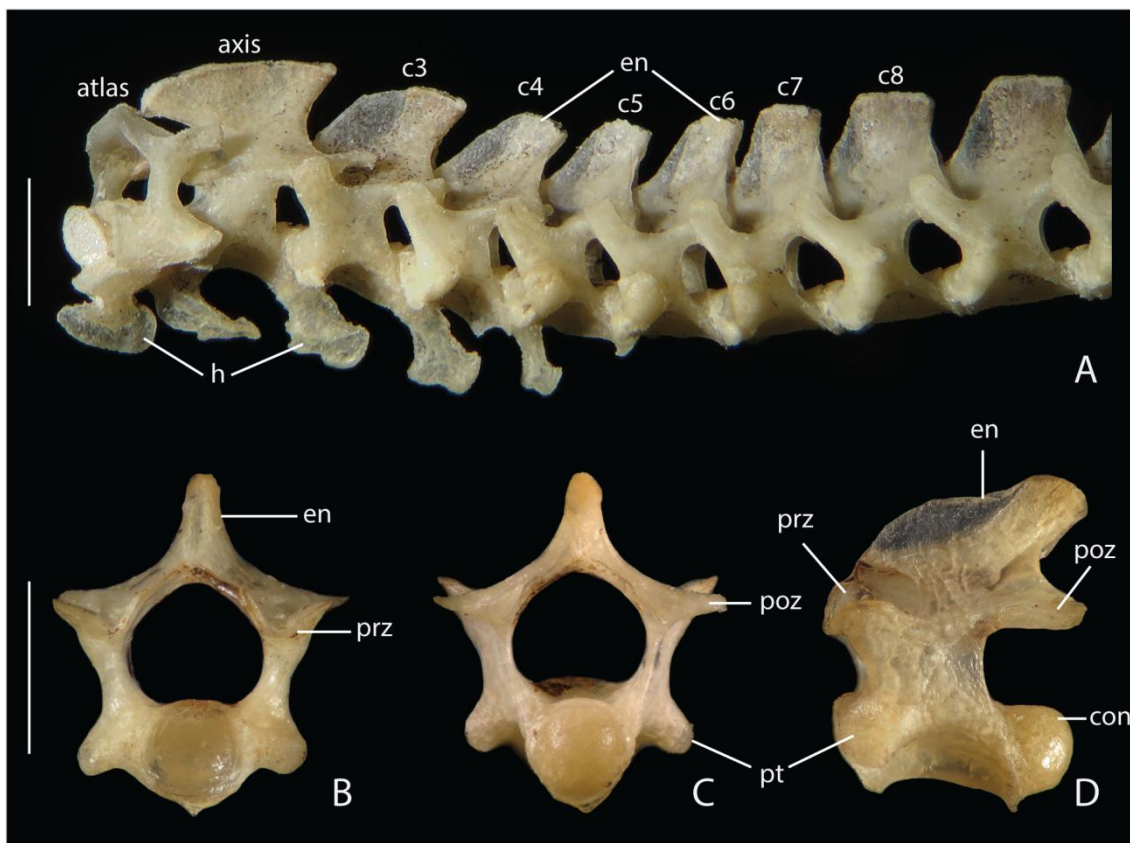


Figura 14. Vértebras da região cervical de *T. torquatus* em vista lateral (A). Terceira vértebra cervical em vista cranial (A), caudal (B) e lateral (D). Abreviaturas: c3-c8, cervicais 3-8; con, côndilo; en, espinha neural; h, hipapófise; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; pt, processo transversal. Escala: 2mm.

Vértebras e costelas dorsais

Consistem em um total de 16 vértebras, que juntamente com as vértebras cervicais compõem a região pré-sacral. As vértebras dorsais podem ser divididas em torácicas e pós-torácicas.

Região dorsal torácica: inclui cinco vértebras similares entre si que se articulam com as costelas do esterno. Sua aparência é muito semelhante com as últimas cervicais. O seu forame vertebral é grande e arredondado. A altura da espinha neural se mantém constante entre as vértebras desta região e é metade da altura dorsoventral das vértebras. A face articular da pré-zigapófise tem uma concavidade dorsal em forma de “V”. A pós-zigapófise tem sua face articular plana e fortemente inclinada lateralmente (Fig. 15). A parapófise e diapófise estão fusionadas formando um largo processo transversal chamado sinapófise para articulação com as costelas, processos estes que são maiores nesta região do que na região pós-torácica. A extremidade proximal das costelas dorsais torácicas é larga e o ponto de articulação das costelas com as vértebras se dá próximo da sutura neurocentral (visível apenas em juvenis). As costelas esternais possuem a sua metade proximal ossificada e a metade distal cartilaginosa, mas calcificada. As costelas das três primeiras vértebras dorsais se unem à borda caudolateral do esterno, enquanto que as costelas da quarta e quinta vértebra dorsal se unem ao bastão xifisternal, formando o padrão 3:2, o mais comum em lagartos (Fig 18). Alguns casos de variação intra-específica também foram vistos aonde a quarta costela da região dorsal encontra-se aderida ao esterno e não ao xifisterno (Fig 27E).

Região dorsal pós-torácica: apresenta 11 vértebras que se articulam com costelas livres. A pré-zigapófise consiste em uma superfície articular com concavidade dorsal em forma de “U”. A pós-zigapófise consiste em uma face articular ventrolateral e inclinada, mas menos inclinada que a a pós-zigapófise das vértebras torácicas. A sinapófise é uma curta saliência lateral, consideravelmente menor do que a sinapófise das vértebras dorsais torácicas (Fig. 15). O ponto de articulação da costela no arco neural migra dorsalmente até a sutura neurocentral conforme se segue caudalmente na coluna vertebral. Os processos neurais das vértebras dorsais pós-torácicas são mais inclinados posteriormente que o das vértebras dorsais torácicas. Os três primeiros pares de costelas são longos, aproximadamente do tamanho das últimas costelas xifisternais, a primeira pós-xifisternal apresentando uma cartilagem calcificada alongada que se estende ventromedialmente. As demais costelas são menores, decrescendo em tamanho

ao seguir caudalmente. A extremidade distal de todas as costelas é cartilaginosa e não bifurcada, podendo apresentar graus variados de calcificação endocondral. Nas sete primeiras costelas dorsais pós-torácicas a porção cartilaginosa é alongada, enquanto que nas quatro últimas a cartilagem distal é curta e arredondada.

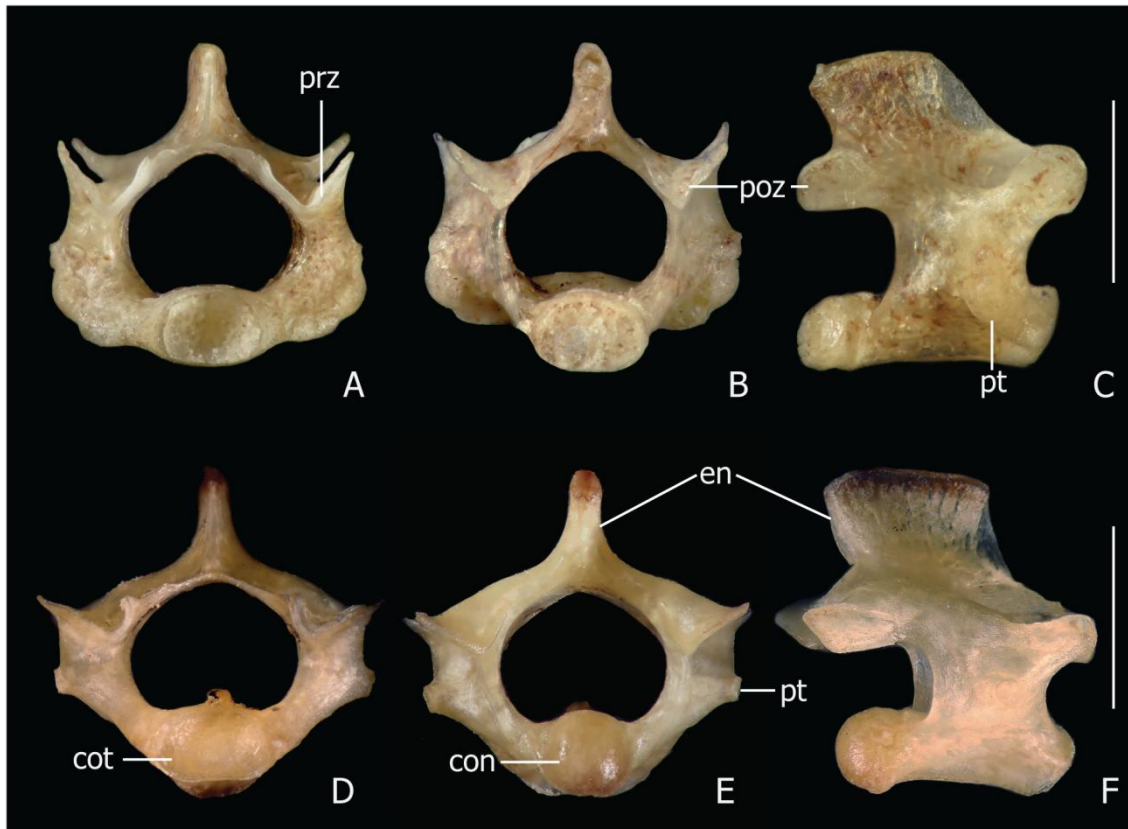


Figura 15. Vértex da região dorsal torácica e dorsal pós-torácica de *T. torquatus*. Vértex dorsal torácica em vista cranial (A), caudal (B) e lateral (C). Vértex dorsal pós-torácica em vista cranial (D), caudal (E) e lateral (F). Abreviaturas: con, cõndilo; cot, cõtulo; en, espinha neural; poz, póz-zigapófise; prz, pré-zigapófise; pt, processo transverso. Escala: 2mm.

Vértex sacrais

Consistem em duas vértex modificadas que formam uma estrutura rígida para a sustentação da cintura pélvica. Estas vértex estão aderidas pelos seus centros vertebrais, zigapófises e extremidade distal dos processos transversos. Não ocorre fusão entre estes elementos uma vez que é possível individualizar as duas vértex. Os processos transversos são muitas vezes denominados costelas sacrais ou pleurapófises, em referencia a fusão dos processos transversos à costela, entretanto não visualizamos suturas nos processos transversos e os dados de condrogênese e osteogênese levantados

até o momento demonstram continuidade com o centro vértebra. A haste dos processos transversos é cilíndrica, e sua extremidade distal é expandida, a primeira vertebral sacral sendo consideravelmente mais expandida distalmente que a segunda (Fig 16).

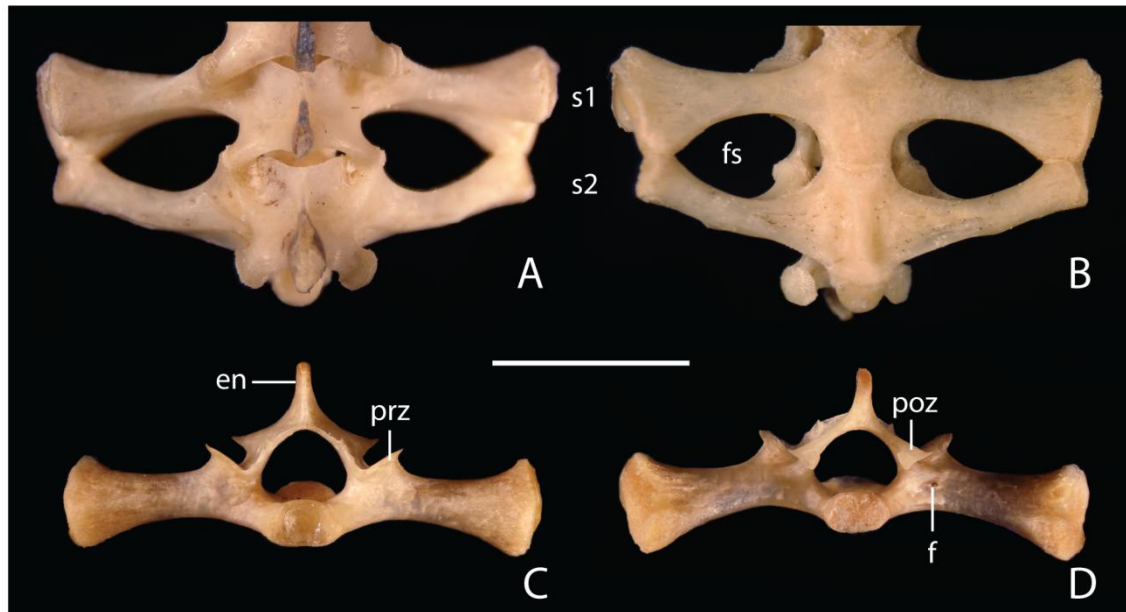


Figura 16. Vértebras sacrais de *T. torquatus*. Região sacral em vista dorsal (A) e vista ventral (B). Primeira vértebra sacral em vista cranial (C) e vista caudal (D). Abreviaturas: en, espinha neural; f, forame caudal; fs, forame sacral; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; s1, primeira vértebra sacral; s2, segunda vértebra sacral. Escala: 4 mm.

As extremidades distais dos processos transversos das duas vértebras sacrais articulam-se uma com a outra formando um largo forame sacral. A primeira vértebra sacral possui sua extremidade distal mais larga e com um formato em “L” aonde o eixo mais longo está direcionado posteroventralmente e o eixo mais curto anterodorsalmente, formando-se uma reentrância curvada na superfície posterior desta extremidade. A pré-zigapófise da primeira vértebra sacral é uma ampla concavidade dorsal em forma de um “V” aberto, consideravelmente maior que a pré-zigapófise da segunda sacral. A pós-zigapófise da primeira sacral possui sua face articular ventrolateralmente direcionada e é menor do que a pós-zigapófise da segunda sacral, a qual é ampla e arredondada em vista dorsal. A espinha neural das duas sacrais é menos larga craniocaudalmente e mais inclinada posteriormente que a espinha neural das vértebras dorsais, mas a altura é igual. Em vista caudal, a primeira sacral possui um forame de tamanho médio localizado na porção proximal do seu processo transversos e em vista cranial mais dois forames pequenos proximais também no seu processo transversos, um dorsal e outro

mais ventral. Em vista ventral, a segunda vértebra sacral possui dois pequenos forames localizados proximalmente no seu processo transversos, um cranial e outro caudal. Além disto, apresenta, nessa mesma vista, uma região escavada extensa que ocupa a região mediana do processo transversos e aonde se encontra um grande forame oval que transpassa o osso até a sua face caudal. Esta vértebra também possui três pequenos forames em vista caudal, posicionados em um eixo dorsoventral, e dois pequenos forames visualizados na face cranial do seu processo transversos.

Vértebras caudais

Entre 40 e 44 vértebras caudais são encontradas em *T. torquatus*. Elas sofrem modificações conforme seguem em sentido caudal, alterando no seu tamanho, altura, na presença de suturas, tamanho e presença de seus processos hemais e transversos. As vértebras caudais podem ser divididas em porção proximal, média e distal.

As vértebras caudais da porção proximal são as mais similares às vértebras sacrais. Os seus processos transversos são alongados, mas ao contrário do que é visto nas vértebras sacrais, são delgados e afilados. Os processos transversos das três primeiras vértebras são direcionados laterocaudalmente, enquanto as demais são direcionadas lateralmente. O corpo vertebral é arredondado e a espinha neural é mais inclinada e mais estreita que a espinha neural das vértebras sacrais. Ventralmente, no côndilo do corpo vertebral, articula-se o processo hemal, estruturas finas em forma de V. Dentre as vértebras proximais apenas a primeira não possui um processo hemal. O primeiro processo hemal é fortemente inclinado caudalmente, enquanto nas demais vértebras sua inclinação é menor. A partir da sétima vértebra caudal encontramos a divisão autotômica transversa (ou sutura autotômica) que percorre o corpo vertebral ventrodorsalmente, logo após o processo transversos (tipo 4 de septo autotômico de Etheridge). Também a partir da sétima vértebra caudal forma-se uma projeção com formato de nadadeira dorsal em sua metade anterodorsal, a apofise paraseptal dorsal (também chamada de espinha neural secundária), a qual é menos densa e mais baixa que a espinha neural, sendo em sua base que finda o septo transversos autotômico dorsalmente.

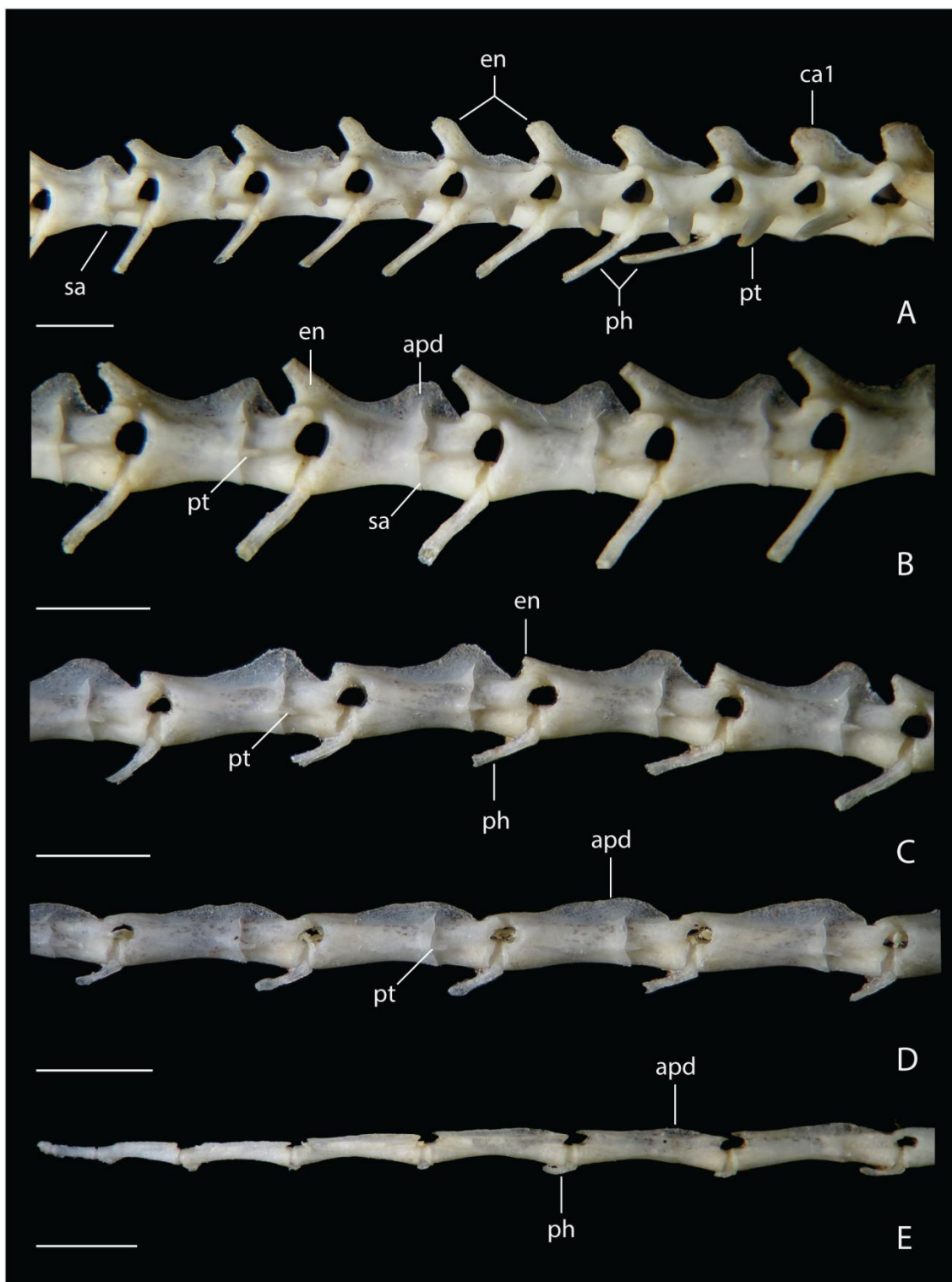


Figura 17. Vértex caudais de *T. torquatus*. Vista lateral da porção proximal (A), porções médias (B e C) e porção terminal (D e E). Abreviaturas: apd, apófise paraseptal dorsal; ca1, primeira caudal; en, espinha neural; ph, processo hemal; pt, processo transverso; sa, sutura autotômica. Escala: 2mm.

As vértebras da porção média da cauda são mais alongadas e de altura menor que as vértebras caudais proximais. A espinha neural é mais curta e mais inclinada

posteriormente, o mesmo ocorrendo também com os processos hemais. As primeiras vértebras deste segmento da cauda, que se inicia na 13^o vértebra caudal, passam a ter a apófise paraseptal dorsal na mesma altura que a espinha neural. Esta última continua a decrescer de tamanho conforme se segue mais posteriormente na cauda até que a espinha neural passa a ser menor que a apófise paraseptal dorsal, tornando-se apenas uma pequena protuberância acima da pós-zigapófise. Nesta porção os processos transversos também diminuem consideravelmente de tamanho (Fig 17).

As vértebras da porção distal diminuem gradativamente em comprimento e altura. As primeiras vértebras deste segmento, que se inicia a partir da vértebra caudal 23, não possuem espinha neural discernível e a apófise paraseptal dorsal regride em sua altura, assumindo um formato arredondado. Os processos transversos diminuem de tamanho até tornarem-se diminutas saliências laterais, deixando de existir nas cinco últimas vértebras caudais. Os processos hemais também regridem gradativamente de comprimento até assumirem uma forma vestigial arredondada nas cinco últimas vértebras. No conjunto de vértebras caudais mais terminais a apófise paraseptal dorsal passa a ser uma lamina dorsal baixa que percorre quase toda a extensão longitudinal da vértebra. As pré e pós-zigapófises destas vértebras não estão em contato uma com a outra, permanecendo as vértebras unidas apenas pelo corpo vertebral. O septo autotômico transversal não é mais visto nas oito últimas vértebras. As seis últimas caudais não apresentam processos transversos. As sete últimas vértebras caudais não possuem contato entre suas pré e pós-zigapófises. As duas últimas vértebras caudais têm um aspecto vestigial, sem a aparência típica das demais vertebrais (Fig 17).

ESQUELETO APENDICULAR

CINTURA ESCAPULAR

A cintura escapular ou cintura peitoral une o membro torácico ao corpo do animal. É composta por sete ossos de tamanhos e formas variadas dispostos envolta da maior parte da região cervical e parte da região torácica.

Clavícula (c) – a clavícula é formada por dois ossos simétricos os quais se estendem lateralmente, formando o limite mais cranial da cintura escapular. Caracterizam-se por serem ossos delgados, arqueados, e achatados com aspecto laminar. A curvatura

abrange o osso de forma tênue na maior parte de sua extensão, acentuando-se abruptamente (em um ângulo obtuso) apenas no seu terço distal, o qual se direciona dorsalmente. Seu terço proximal é aderido à projeção lateral da interclavícula e seu terço distal aderido a uma das projeções dorsais do escápulo-coracóide, com sua extremidade ancorada sobre a fusão entre o escápulo-coracóide e a supra-escápula. Entre as duas porções, o terço medial encontra-se livre, ou seja, não aderido a outros ossos (Fig. 18).

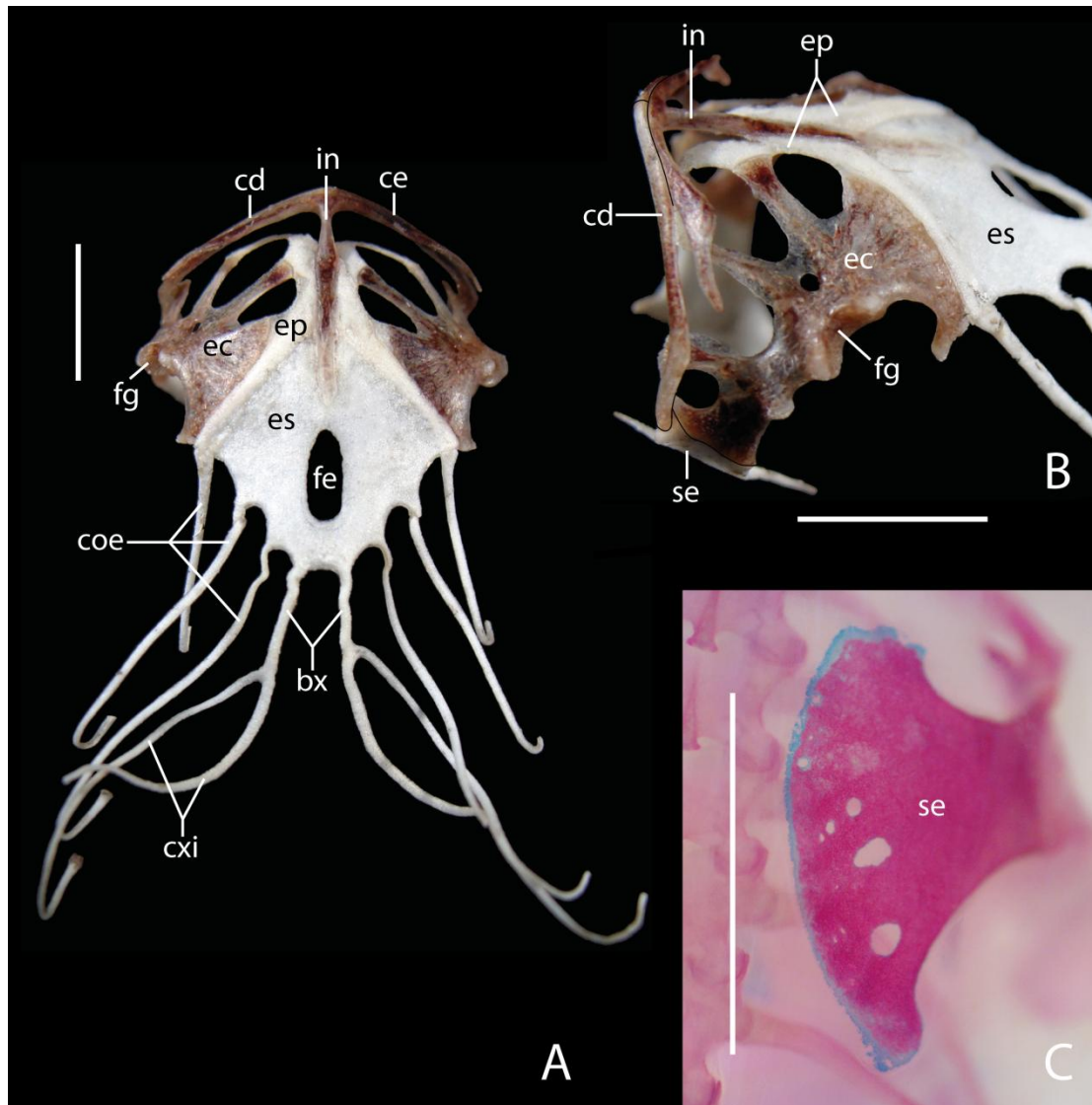


Figura 18. Cintura escapular de *T. torquatus* em vista ventral (A), lateral (B) e dorsal (C) evidenciando a supra-escápula. Abreviaturas: bx, bastões xifisternais; cd, clavícula direita; ce, clavícula esquerda; coe, costelas esternais; cxi, costelas xifisternais inscricionais; ec, escápulo-coracóide; ep, epicoracóide; es, esterno; fe, forame esternal; fg, fossa glenóidea; in, interclavícula; se, supra-escápula. Escalas: 5 mm.

Interclavícula (in) – é um osso em forma de “T” formado por três projeções, ou seja, duas projeções orientadas lateralmente e uma orientada posteriormente, acompanhando o eixo anteroposterior, formando, assim, dois ângulos de 90°.

As projeções laterais estão em contato com as clavículas desde sua extremidade medial, até cerca de 2/3 de sua extensão, separando-se na sua porção lateral. Estas projeções são arqueadas em vista ventral, com suas extremidades laterais projetadas dorsalmente. A porção dessas projeções aderida à clavícula é levemente curvada caudalmente. Já a porção não aderida, inicia-se dilatada e laminar afinando-se cada vez mais. A margem cranial dessas estruturas inicia-se retilínea, curvando-se à medida que se aproxima da porção distal. Isso dá a essas projeções uma aparência ondulada quando vistas lateralmente.

A projeção craniocaudal lembra a forma de uma espada, com sua porção inicial fina, ligeiramente larga na sua porção medial e afinando-se novamente na sua extremidade caudal. As margens laterais estão em contato com o epicoracóide em quase sua totalidade, exceto na porção proximal. Essa projeção adentra o esterno podendo até atingir, às vezes, o interior da fontanela externa (Fig. 18).

Esterno (es) – é laminar no plano frontal com uma ampla fontanela, a fontanela esternal. Possui forma de losango, apresentando duas margens anteriores e duas posteriores.

As margens anteriores são retilíneas, porém não unidas em suas extremidades craniais devido à projeção caudal da interclavícula que adentra o esterno. Tais margens encontram-se fusionadas ao epicoracóide. As margens caudais possuem ondulações pontiagudas onde se contatam dois pares de costelas esternais e um terceiro par encontra-se fusionado. Nas extremidades caudais dessas margens estão os bastões xifisternais os quais são compridos e com as extensões posteriores curvadas lateralmente. Cada bastão contém em sua extremidade caudal um par de longas costelas xifisternais inscricionais (Fig. 18). A extremidade mais posterior dos bastões xifisternais pode apresentar, em cada bastão, uma curta e pontiaguda extensão.

Epicoracóide (ep) – orienta-se longitudinalmente e é um osso estreito, laminar e arqueado. Sua extremidade cranial é curvada lateralmente e contata o processo procoracóide. Os epicoracóides são separados na sua linha medioventral pela projeção caudal da interclavícula estando fusionados no terço medial da mesma. Sua porção

caudal é curvada lateralmente e acompanha a margem cranial do esterno. A margem medial é retilínea, o que não ocorre com a margem lateral a qual se apresenta côncava no contato com os processos meta e mesocoracóide (Fig. 18).

Escápulo-coracóide (ec) – a sutura entre os ossos coracóide e escápula é dificilmente vista, sendo esses ossos descritos aqui como um só. O corpo do escápulo-coracóide é retangular o qual emite três processos craniais: o metacoracóide, o mesocoracóide e o procoracóide. Portanto, é um osso de margens irregulares e laminar no plano frontal. Além disso, é curvado dorsalmente.

O metacoracóide é o mais largo dos processos e compõe a margem medial do escápulo-coracóide, a qual é convexa quando em vistas ventral e dorsal e justaposta ao epicoracóide. O mesocoracóide e o procoracóide são compridos e delgados, sendo o mesocoracóide ligeiramente maior em comprimento. Esses processos formam duas grandes fenestras ovais quando em contato com o epicoracóide. Logo abaixo, próximo a margem cranial do osso, encontra-se o forame coracoideano o qual é circular e pequeno em relação ao tamanho do escápulo-coracóide.

Na porção craniolateral encontra-se o forame escapular que é circular e consideravelmente maior que o forame coracoideano. A margem caudal possui uma silhueta irregular. O processo metacoracóide apresenta em sua porção caudal uma projeção afilada orientada dorsalmente. Dois tubérculos formam a cavidade glenoidal onde se articula o úmero. A margem da extremidade lateral é convexa, ligeiramente ondulada e fusionada a supra-escápula (Fig. 18).

Supra-escápula (se) – é um osso laminar no plano frontal aparentando-se menos ossificado na sua porção medial. Sua margem lateral é estreita, alargando-se medialmente e projetando-se cranial e caudalmente, sendo esta última mais comprida e afilada. Isso dá ao osso um aspecto trapezóide. Na porção cranial da margem lateral, a qual contata completamente o escápulo-coracóide, encontra-se o processo acrômio onde se ancora a clavícula. As margens cranial e caudal são côncavas, sendo a cranial ligeiramente mais profunda. Na sua metade medial encontram-se forames dispostos de maneira e tamanho irregulares. Aproximando-se da borda, o osso torna-se menos mineralizado até chegar ao seu limite mais medial o qual é estritamente cartilaginoso (Fig. 18).

MEMBROS TORÁDICOS

Úmero (U) – é o maior e mais robusto osso do membro torácico. Apresenta-se como um osso longo com extremidades expandidas e rotacionados em aproximadamente 45°. A diáfise é reta e lisa, sem a tuberosidade deltóide distinguível.

A epífise proximal tem diâmetro maior que a distal e apresenta a cabeça como o maior elemento, ocupando a maior parte da epífise. O tubérculo maior possui uma crista consideravelmente mais elevada que o tubérculo menor. Estes estão separados por um largo e profundo sulco intertubercular. Em vista posterior a epífise distal é lisa, deixando sua superfície contínua à diáfise. Desta forma, não apresenta fossa do olécrano, assim como não está presente o forame supratrocLEAR. Em sua face posterior encontra-se um sesamóide conspícuo que se articula também com a epífise distal da ulna. A fossa radial é profunda e localiza-se logo abaixo do côndilo, destacando-o. O capítulo é pronunciado, formando um cume que se eleva abruptamente num ângulo de 90° com a tróclea, quando em vista lateral (Fig. 19).

Rádio (r)– é um osso cilíndrico, delgado, levemente rotacionado e arqueado na sua metade distal. Ambas as epífises são expandidas, sendo a distal mais reduzida que a proximal. A epífise proximal é plana e estreita com uma concavidade na sua face posterior, a qual se articula com o capítulo do úmero. A face lateral desta epífise contata-se lateralmente com a epífise proximal da ulna. A superfície anterior da epífise distal é côncava diferenciando-se em processo estilóide medial, uma tróclea escavada e processo estilóide lateral, o qual ocupa a posição mais distal destas. Esta epífise articula-se com o ulnar (Figs. 19).

Ulna (ul) – é um osso longo e robusto, mais comprido que o rádio, os quais juntos compõem o esqueleto do antebraço. Sua diáfise é laminar, larga e curvada proximalmente, acompanhando a largura da epífise proximal, e mais estreita e reta distalmente.

A epífise proximal é nitidamente destacada da diáfise pela linha epifisária e nela encontra-se um olécrano curto e liso, cuja extremidade mais proximal posiciona-se na altura do processo ancôneo que é indistinto. A incisura troclear, que se articula com a tróclea do úmero, é côncava e termina lateromedialmente em um único processo coronóide, o qual possui uma face articular dorsal com o rádio. A epífise distal é

esférica articulando-se com o carpo ulnar e em sua face ventral situa-se o pisiforme. Nesta epífise não há articulação com o rádio, o que torna o espaço interósseo largo (Figs. 19).

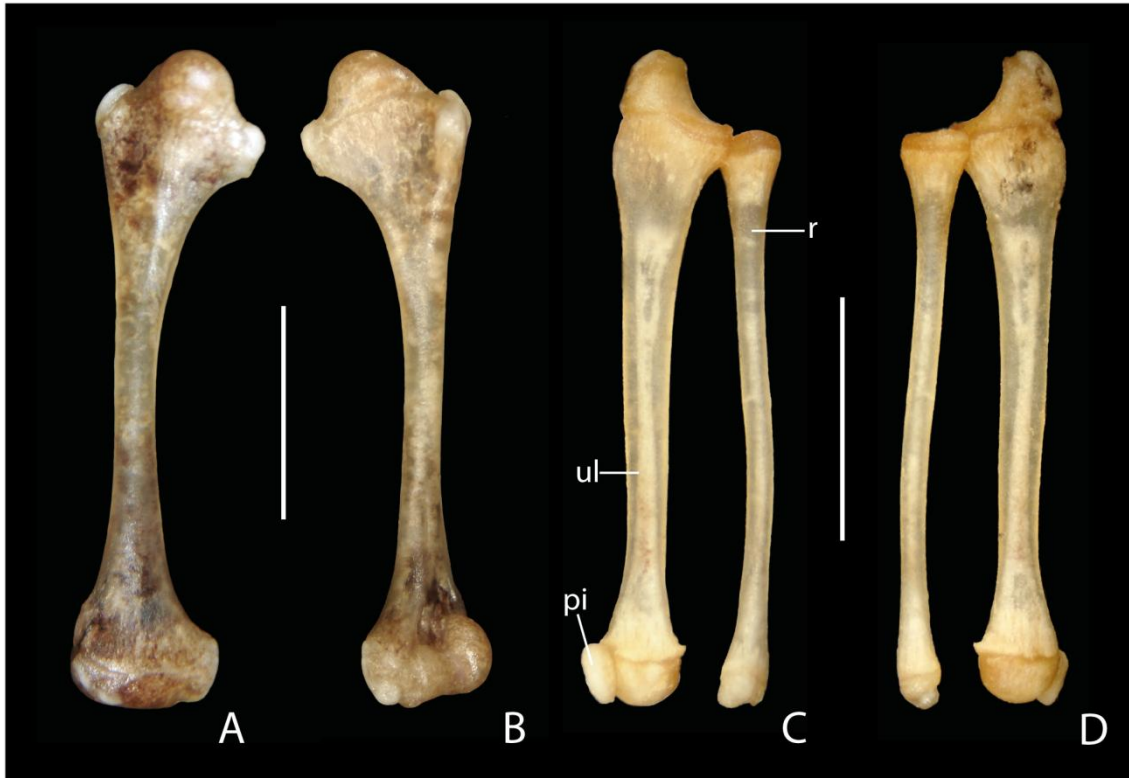


Figura 19. Ossos do membro torácico de *T. torquatus*. Úmero em vista caudal (A) e cranial (B). Rádio-ulna em vista ventral (C) e dorsal (D). Abreviaturas: pi, pisiforme; r, rádio; ul, ulna. Escala: 5 mm.

Ossos do carpo – apesar de diminutas, as estruturas carpais de *T. torquatus* são facilmente distinguidas quando em vista dorsal. Em vista ventral, são percebidos apenas os distais do carpo IV e V, o pisiforme e o sesamóide palmar. Cada carpo é composto por oito estruturas ósseas distintas, cuja característica mais geral é a pluralidade de faces. São eles: um radial, um ulnar, quatro distais do carpo, um central do carpo e um pisiforme (Fig. 20).

Radial (ra) – é o segundo maior elemento carpal e possui formato de um pequeno cilindro achatado. Tanto a face de articulação com o rádio quanto a que se articula com o metacarpo I são côncavas e de ampla superfície. Medialmente está em contato com o central (Fig. 20).

Ulnar (ul) – é o maior elemento carpal e de aparência triangular em vista dorsal. A face de articulação com a ulna é a mais ampla, além de ser côncava. Medialmente encontra-se em contato com o central e distalmente com o distal do carpo IV (Fig. 20).

Distais do carpo (dc) – são quatro ossos dispostos em série sobre os quais estão ancorados os metacarpos e dorsalmente todos possuem o mesmo aspecto cúbico de arestas tênues. Os distais do carpo não se articulam ventral ou dorsalmente com qualquer outra estrutura óssea. O distal do carpo II possui forma de trapézio e sua face lateral, que se articula ao metacarpal I, é côncava; a face que se articula ao carpal II é ligeiramente ondulada; as demais faces são de superfície plana sendo que uma delas está em contato com o central e a outra, com o distal do carpo. O distal do carpo III é de aparência triangular em vista ventral estando a menor de suas faces articulada ao metacarpo III e suas faces laterais em contato com os distais do carpo II e IV. O distal do carpo IV encontra-se lateralmente em contato com os distais do carpo III e V, estando suas outras duas faces uma em contato com o metacarpo IV e outra, que é ligeiramente pontiaguda, contata o ulnar. O distal do carpo V ocupa a porção mais lateral do punho, articulando-se com o distal do carpo IV e com os metacarpos IV e V. Os distais do carpo IV e V são maiores que os demais, sendo o distal do carpo IV ligeiramente maior e ambos possuem uma protuberância ventralmente (Fig. 20).

Intermédio-central (i-c) – encontra-se comprimido no centro do carpo estando em contato com o ulnar e o radial em suas laterais e com o distal do carpo II em sua face posterior (acompanhando a orientação proximal-distal do membro como um todo). Possui forma cúbica e suas faces laterais são achatadas o que dá ao mesmo uma aparência achatada (Fig. 20).

Pisiforme (pi) – posiciona-se diretamente sobre a face ventral da epífise distal da ulna estando em contato com essa e com o ulnar do carpo. Possui o formato de um cilindro achatado e sua circunferência é ligeiramente elíptica (Fig. 20).

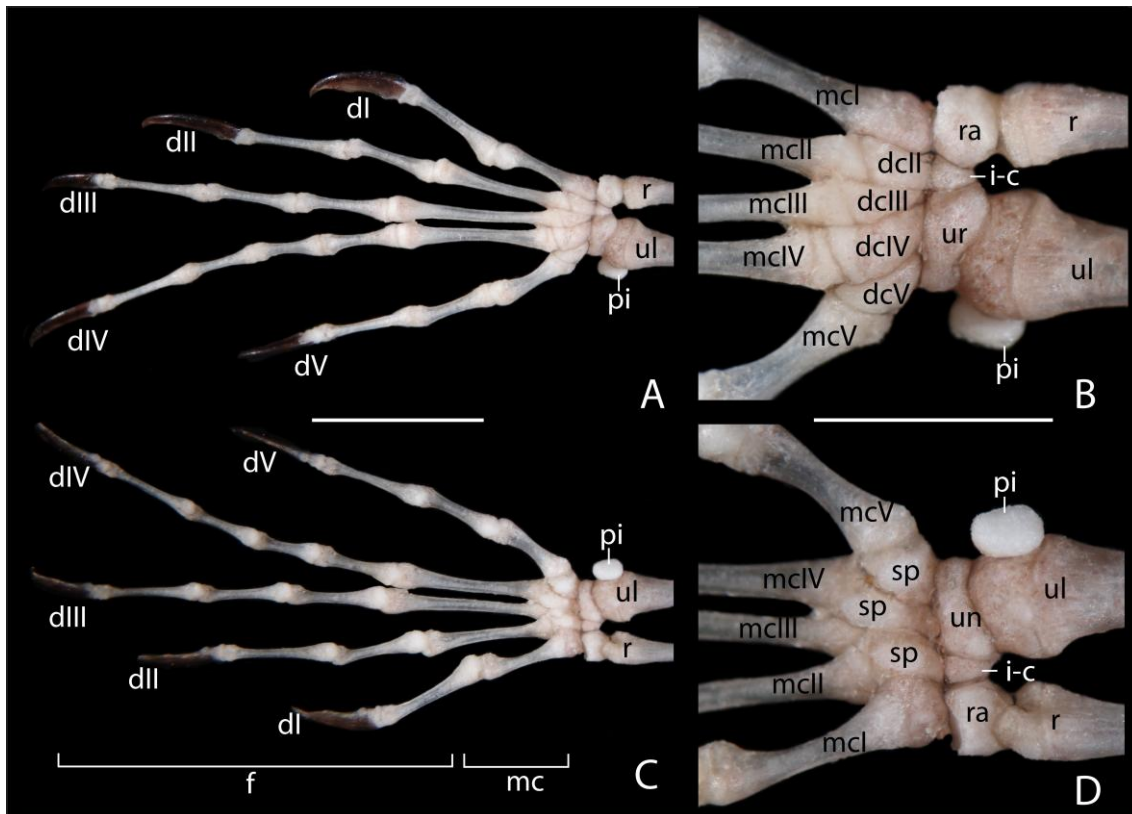


Figura 20. Mão e estruturas carpais de *T. torquatus* em vista dorsal (A), (B) e dorsal (C), (D). Abreviaturas: c-i, central-intermédio; dcII-dcV, distais do carpo; dI-dV, dedos; f, falanges; mc, metacarpos; mclI-mcV, metacarpos; pi, pisiforme; r, rádio; ra, radial; sp, sesamóides palmares; ur, ulnar; ul, ulna. Escala: A, C: 5 mm; B, D: 3 mm.

Metacarpos (mc) – são as maiores estruturas das mãos dianteiras e conectam as estruturas do punho as falanges. São ossos cilíndricos e alongados cujo tamanho varia entre cada dígito e suas epífises são de circunferência maior que a diáfise. A epífise proximal dos metacarpos II, III, IV e V é côncava e encontra-se conectada aos distais do carpo correspondentes. Apenas o metacarpo I não possui uma epífise proximal associada a um distal do carpo, estando em contato com o radial e o distal do carpo II. Tal epífise aparenta ser resultado da fusão do metacarpo I com um distal do carpo I. A epífise distal de cada metacarpo é esférica e está diretamente associado à falange proximal de cada dígito. A região de articulação dos metacarpos com as falanges é envolta por cartilagem. Os metacarpos II e III possuem o mesmo tamanho e são os maiores metacarpos. Já os metacarpos I e V, que também possuem o mesmo tamanho, são os menores metacarpos e seus comprimentos equivalem a cerca de metade do comprimento dos metacarpos II e III. O metacarpo IV possui comprimento intermediário entre os maiores e os menores metacarpos citados (Fig. 20).

Falanges (f) – são ossos cilíndricos, cumpridos e de tamanho variável, mas sem grandes diferenças entre si, cuja fórmula falangeal é 2:3:4:5:3. A extremidade proximal de cada falange é maior e côncava, sendo a distal menor e ligeiramente convexa, o que favorece o movimento das articulações. As falanges distais são modificadas e possuem aspecto de garras, sendo chamadas falanges ungueais. Cada falange ungueal é achatada lateralmente e possui a face ventral côncava e a dorsal convexa. Além disso, possuem uma extremidade proximal ampla, com cerca de duas vezes o tamanho da epífise das falanges distais, e a epífise distal é pontiaguda, o que dá um aspecto triangular (Fig. 20).

CINTURA PELVICA

A cintura pélvica une o membro pelvino ao corpo do animal. É composta por três ossos e está disposta ventral e lateralmente na região sacral e em parte da região lombar. Os três ossos são conectados na fossa do acetábulo a qual é côncava e profunda e nela se articula o fêmur. Em vistas dorsal e ventral observa-se a fenestra obturada que é ampla, cordiforme e formada pelo encontro dos ossos púbis e ísquio.

Púbis (pu)– de aparência trapezóide quando visto dorsal e ventralmente, o osso do púbis delimita a região cranial da pelve. Sua extremidade posterior é côncava e corresponde a cerca de um quarto da fossa do acetábulo.

Próximo a margem medial encontra-se o forame obturado o qual é circular e pequeno. Esta margem é comprida, ligeiramente côncava e contínua com a margem cranial do ísquio. A margem lateral apresenta um processo comprido e achatado: o processo pré-púbico. Esse processo é interligado com a extremidade medial do púbis por uma membrana óssea translúcida e plana. Essa interligação torna o osso de aparência laminar dorsoventralmente.

Os ossos do púbis estão unidos medialmente pela sínfise púbica. Nela encontra-se o processo epipúbis em forma de losango, com sua extremidade cranial mais extensa que as demais (Fig. 21).

Ísquio (is) – possui margens irregulares e por ser plano lateromedialmente e ligeiramente curvado. É posicionado dorsoventralmente sendo a porção dorsal cerca de duas vezes mais estreita que a porção ventral. Distinguem-se quatro margens: a mais dorsal é côncava e corresponde a um quarto da fossa do acetábulo; a margem cranial é comprida,

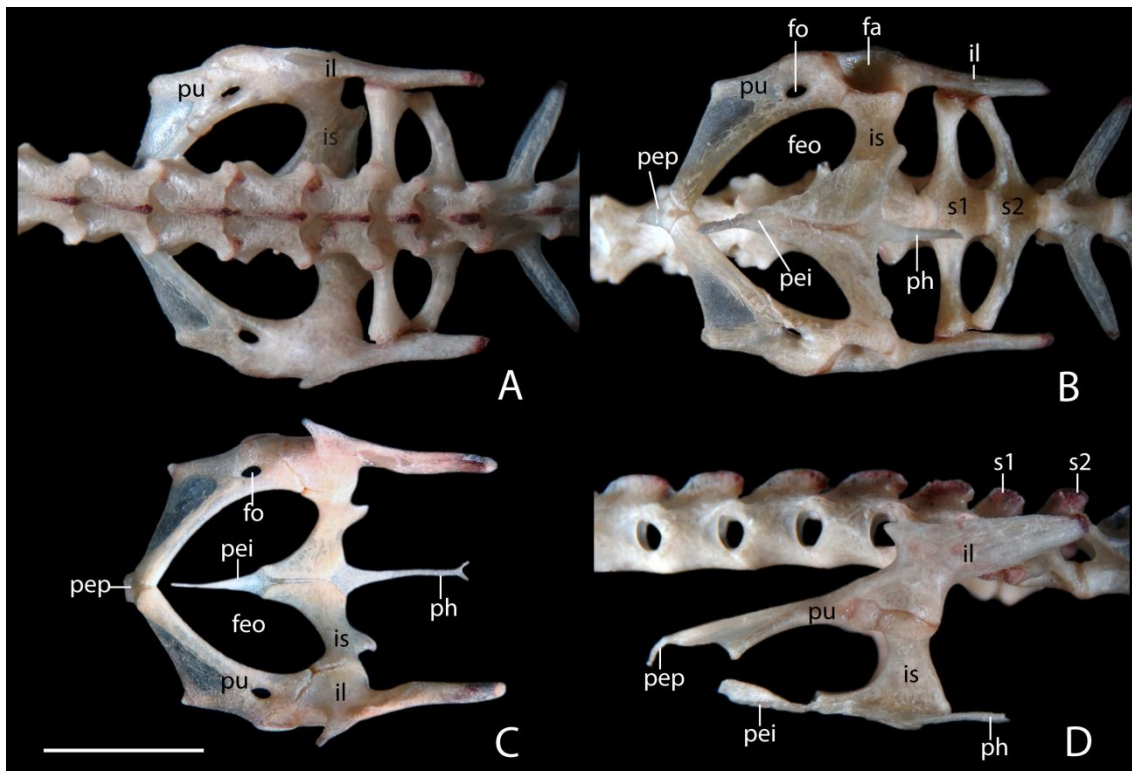


Figura 21. Cintura pélvica de *T. torquatus* em vista dorsal (A) e (C), ventral (B) e lateral (D). Posição anatômica da cintura pélvica em relação às vértebras sacrais representada em (A), (B) e (D). Abreviaturas: fa, fossa acetabular; feo, fenestra obturada; fo, forame obturado; il, ílio; is, ísquio; pei, processo epiísquio; pep, processo epipúbis; ph, processo hipoísquio; pu, púbis; s1, primeira vertebra sacral; s2, segunda vertebra sacral. Escala: 5 mm.

côncava e contínua com a margem medial do púbis; a margem ventral é convexa e larga; já a margem caudal é irregular devido a presença do processo isquiático, o qual é projetado ventralmente.

Os ísquios são unidos ventromedialmente pela sínfise isquiática a qual apresenta dois processos: o epiísquio e o hipoísquio. O processo epiísquio é longo, delgado e projetado cranialmente. Sua metade caudal é achatada dorsoventralmente e sua metade cranial achatada lateromedialmente. Já o processo hipoísquio é cilíndrico, extenso e projetado caudalmente. Sua extremidade apresenta-se bifurcada e com as margens cartilagueas (Fig. 21).

Ílio (il) – É um osso pontiagudo posicionado laterodorsalmente na pelve. Apresenta a asa do ílio projetada caudalmente, laminar e articulada lateralmente com o sacro. A porção cranioventral do ílio é côncava, de aparência semilunar e compõe cerca de

metade da fossa do acetábulo. Craniodorsalmente tem-se a espinha íliaca ântero-superior que é triangular e ligeiramente descontínua com a asa do ílio por meio de uma depressão. A margem mais caudal da fossa do acetábulo é projetada em tamanho devido à presença de um tubérculo (Fig. 21).

MEMBROS PELVINOS

Fêmur (F) – o fêmur é o maior osso do esqueleto de *T. torquatus*. Suas características mais distintas são o tamanho, a circunferência da cabeça e rotação. Dorsal e ventralmente é curvado em “s”, enquanto que em vista caudal é reto. O fêmur apresenta também uma rotação longitudinal no sentido anti-horário que acompanha a curvatura da extremidade distal. Tal rotação deixa o côndilo medial perpendicular, ou seja, em ângulo de 90° com relação à cabeça do fêmur e alinha o trocânter maior com o côndilo lateral, quando em vista posterior.

A cabeça é circular com diâmetro ligeiramente maior que o diâmetro do colo do fêmur, o qual é curto, correspondendo à metade do tamanho da cabeça. A fossa intertrocantária é rasa, o que torna o trocânter menos robusto. A extremidade do trocânter maior possui uma aparência ligeiramente achatada quando em vista dorsal e ventral, e arredondado em vista caudal. O trocânter menor não é evidente, sendo percebido apenas como uma pequena elevação na silhueta da epífise proximal enquanto o terceiro trocânter é uma crista delgada longitudinal à diáfise, posterior ao trocânter maior.

A epífise distal é discreta em tamanho com relação à sua descontinuidade com a diáfise quando em vista dorsal e ventral, apresentando-se maior quando em vista caudal. Apresenta os côndilos lateral e medial unidos em quase sua totalidade, deixando tênue a visibilidade da linha intercondilar e sendo o côndilo lateral maior que o côndilo medial. São separados nas bases pela fossa intercondilar, a qual é visivelmente rasa e convexa ao invés de côncava, como de costume. Os epicôndilos dão a epífise distal uma forma expandida quando em vista caudal (Fig. 22).

Tíbia (t) – é um osso longo com ambas as epífises expandidas, sendo a proximal mais larga que a distal. A epífise proximal é composta pelos côndilos lateral e medial e pela tuberosidade da tíbia. A face articular do côndilo lateral é maior em superfície que a face articular do côndilo medial e é nela observa-se a articulação com os meniscos. A

tuberosidade da tíbia localiza-se na margem cranial da diáfise. Apresenta-se como uma elevação estreita e alongada no seu eixo longitudinal. A face articular fibular é proximal e é definida como duas pequenas protuberâncias as quais partem da margem do côndilo lateral. A epífise distal é oblíqua, sendo o maléolo medial contínuo a face articular inferior. Não apresenta face articular com a fíbula, estando esses dois ossos ligados ao proximal do tarso (fibular+intermédio) separadamente (Fig. 17).



Figura 22. Ossos do membro pelvino de *T. torquatus*. Fêmur em vista dorsal (A), ventral (B), anterior (C) e posterior (D). Tíbia em vista lateral (E) e medial (F). Fíbula em vista medial (G) e lateral (H). Escala: 5 mm.

Fíbula (fl)– é um osso delgado, ligeiramente mais comprido que a tíbia. Sua diáfise é retilínea, exceto próximo à epífise proximal que, em vista dorsal e ventral, é levemente curvada. Apresenta-se, também, achatada dorsoventralmente.

A epífise proximal é triangular com faces de articulação tanto com o côndilo lateral da tíbia quanto com a porção lateral do côndilo lateral do fêmur. A epífise distal

mostra-se visivelmente maior que a proximal apresentando, também, sua descontinuidade com a diáfise mais pronunciada, quando comparada com a epífise proximal, a qual é menos expandida. Na porção distal, o maléolo lateral não apresenta face de articulação com a tíbia, sendo articulado diretamente ao proximal do tarso (fibular+intermediário) (Fig. 22).

Ossos do tarso – o tarso tem um número menor de ossos que o carpo, resumindo-se a três: o proximal do tarso que consiste na fusão do fibular e do intermédio, o distal do tarso III e o distal do tarso IV. Apesar deste padrão ser comum para reptéis, elementos adicionais já foram descritos para algumas espécies o torna importante obter confirmação com estudos de desenvolvimento (Fig. 23).

Proximal do tarso (fibular+tibial-intermédio-central) – é o maior elemento e o mais proximal do tarso. Tem formato irregular, sua metade medial mais extensa proximalmente que a sua metade lateral. Na metade medial de sua face proximal, existe uma face articular para a fíbula e na metade lateral existe uma para a tíbia. Sua face distal apresenta uma concavidade em sua porção lateral que articula com o distal do tarso IV. A superfície medial do proximal do tarso também é notavelmente côncava. Sua face dorsal articula através de uma cartilagem articular com metatarso I, ocorrendo também um breve contato com o distal do tarso III e metatarso II por meio desta cartilagem articular (Fig. 23).

Distal do tarso III (dtIII) – é um osso pequeno, oval que contacta distalmente o metatarso III e medio-distalmente o metatarso II. Latero-proximalmente tem uma ampla face articular para o distal do tarso IV (Fig. 23).

Distal do tarso IV (dtIV) – é maior que o distal do tarso III, irregular apresentando forma elíptica quando em vista dorsal, e triangular e sulcada quando em vista plantar. Articula-se distalmente com o metatarso IV e sua face medial apresenta uma face côncava que contacta o distal do tarso III. Ventrolateralmente possui uma face articular extensa e reta com o metatarso V, e proximalmente articula-se com o proximal do tarso (Fig. 23).

Metatarsos (mt)- todos os metatarsos, com exceção do metatarso V, são ossos cilíndricos alongados que decrescem em tamanho na seguinte ordem: $IV \geq III > II > I$. A terminação proximal da diáfise e a epífise proximal destes metatarsos são alargadas

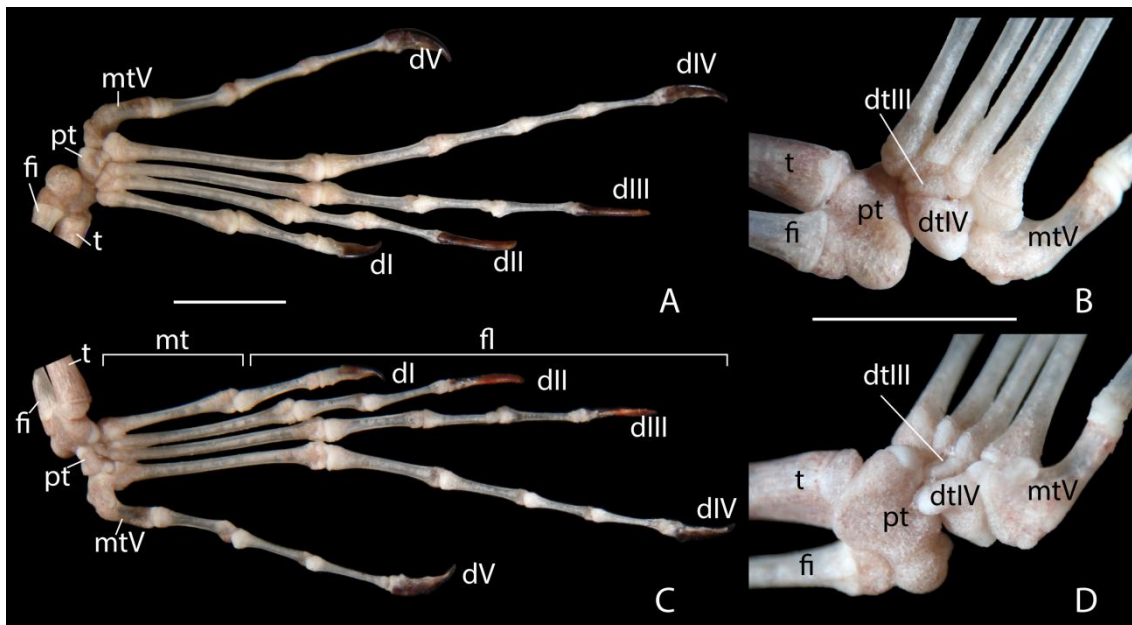


Figura 23. Pé e estruturas tarsais de *T. torquatus* em vista dorsal (A), (B) e ventral (C), (D). Abreviaturas: dI-dV, dedos; dtIII, distal do tarso III; dtIV, distal do tarso IV; fl, falanges; fi, fíbula; mt, metatarsos; mtI-mtV, metatarsos; mtV, metatarso V; pt, proximal do tarso; t, tibia. Escala: A, C 5 mm; B, D 3 mm.

dorsoventralmente, e nos metatarsos I, II, III também são achatados lateromedialmente. O osso metatarsal IV possui um sulco profundo na face lateral da epífise proximal que termina em um par de tubérculos. A terminação distal da diáfise é levemente expandida e é contínua a arredondada epífise distal dos metatarsos IV – I. A face plantar da epífise distal é levemente sulcada e sua face distal possui uma ampla superfície de articulação para as falanges.

O metatarso V possui aspecto muito distinto dos demais. É um osso de tamanho reduzido, metade do tamanho do metatarso I, o segundo menor metatarso. Possui uma face medial de extensão ampla e reta que articula com o distal do tarso IV. O metatarso IV sobrepõe a margem mediodistal do metatarso V. Lateralmente ele se estreita, depois se curva e estende-se distalmente, formando uma incisura em sua face medial. Ao lado desta incisura existe um processo robusto, palmarmente projetado, que se curva lateralmente formando um gancho. Na margem lateral, oposta a este processo, existe uma tuberosidade elevada de formato triangular (Fig. 23).

Falanges (f)– a morfologia das falanges do membro pelvino é muito similar a das falanges do membro torácico. Portanto, para maiores informações sobre suas características vide a descrição das falanges do membro torácico. A fórmula falangeal é 2:3:4:4:4 (Fig. 23), a qual difere da fórmula do membro torácico.

4.3 ONTOGENIA DO ESQUELETO

CRÂNIO

Condrocrânio

O desenvolvimento do condrocrânio inicia-se no estágio 32 com o desenvolvimento do primórdio da placa basal (ou paracordal), na qual esta embebida, ao longo do seu eixo anteroposterior, a notocorda. Também há retenção de corante azul de alcian em regiões internas do placódio ótico, indicando os primeiros centros de condrificação da cápsula ótica.

No início do estágio 33, a região posterior da placa basal passa a incorporar elementos vertebrais, um mais posterior e maior, o arco occipital, e outro mais anterior e menor, o arco pré-occipital. O arco occipital e o arco pré-occipital são distinguíveis como curtas hastes que se projetam da região posterolateral da placa basal e se estendem dorsalmente (Fig 24A). Neste momento podemos ver o primeiro foco de condensação da cartilagem de Meckel. A placa basal é mais estreita posteriormente que anteriormente, e sua margem anterior apresenta uma reentrância profunda que formará a fenestra basicranial. Na metade deste mesmo estágio, se desenvolve, anteriormente à placa basal, os primeiros focos de condensação do par de hastes das trabéculas e um foco posteromedialmente localizado entre elas, que representa o primórdio da cartilagem acrocordal. No final do estágio 33 a condrificação da placa basal avança assim como o arco occipital, o qual se une com a extremidade dorsal do arco preoccipital formando o primeiro forame hipoglossal. As trabéculas desenvolvem-se e passam a ter a forma de forquilha caudalmente direcionada, e que agora esta unida uma a outra pela barra da cartilagem acrocordal. Anteriormente as trabéculas se unem em uma condensação procartilaginosa formando uma superfície laminar, a placa trabecular, cuja extremidade anterior possui uma concavidade profunda. Na região interorbital são

visíveis mínimos focos de precondrogênicos, que darão origem as estruturas interorbitales. Também há pequenos focos de condensações precondrogênicas na região nasal.

O avanço da condrificação na região da capsula ótica permite distinguir os primórdios dos canais semicirculares. Uma larga fissura metótica separa a cápsula ótica do arco occipital posteriormente e da placa basal ventralmente. Neste momento a cartilagem de Meckel possui um terço do seu futuro comprimento total até a extremidade craniorostral. Ambas as cartilagens são onduladas e ainda não se encontram fusionadas em suas extremidades anteriores. Acima da extremidade posterior da cartilagem de Meckel, e separada da mesma, está formado o primórdio da cartilagem quadrada, a qual é curta e também está separado do complexo pterigoquadrado. Ocorre o início da condrificação do epipterigóide (ou processo ascendente do pterigoquadrado), a qual se dá da base dessa cartilagem em direção ao ápice.

No estágio 34, o avanço da condrificação na região posterior da placa basal permite diferenciar o segundo forame hipoglossos, e até o final deste estágio 4 forames hipoglossos são distinguíveis (Fig. 24C). Anterior a estes, está formado o forame do nervo facial. Há um considerável avanço na condrificação da cartilagem de Meckel: a mesma aumenta em comprimento; suas extremidades estão mais próximas, porém ainda não fusionadas, e seu comprimento é retilíneo e não mais ondulado como anteriormente (Fig 24B). A cartilagem quadrada aumenta em tamanho e tem forma ligeiramente cilíndrica, estando sua extremidade ventral bem próxima a cartilagem de Meckel. A cartilagem da columela começa a se formar a partir da base, assim como a cartilagem da extracolumela. A cartilagem do epipterigóide duplica de tamanho e começam a formarem-se os primórdios do aparato hióide, sendo discerníveis os primórdios dos maiores elementos: glossohial, basehial, hipohial, ceratohial, ceratobranquial I e II (Fig 24B).

Os primórdios das cartilagens orbitotemporais estão formados, sendo distinguíveis quatro estruturas: a pila metóptica, a qual ocupa a porção mais ventral e bifurca-se anteriormente originando a tênia medial, e posteriormente origina a pila acessória e a pila antótica, orientadas, respectivamente, posterodorsalmente e posteroventralmente (Fig 24B). Um par de pequenas projeções ventrais, os processos basipterigóides, passam a ser distintamente visíveis nas extremidades da cartilagem acrocordal. A margem anterior da placa se desenvolve e se funde ao processo trabecular da cartilagem acrocordal. O primórdio do plano suprasedal surge como um par de

delgados filamentos que se projetam dorsalmente entre a região ocular, e depois se alargam formando estruturas alares. A trabécula comum se forma e continua anteriormente como o septo interorbital. Rostrodorsalmente a este se dá início à formação da comissura esfenetmóide. Na região da capsula nasal, se forma o septo nasal. Dentro da cápsula ótica, na cavidade que dará origem ao vestíbulo, é distinguível um pequeno otolito calcificado (Fig. 24C).

No início do estágio 35, a cartilagem quadrada começa a emitir uma projeção lateral curta próxima à base, começando a ter formato de “Y”. São distinguíveis três pequenos otolitos na cavidade da cápsula ótica. As demais regiões e estruturas já formadas não sofrem alterações. No fim do estágio 35, a pila antótica começa a degenerar-se na extremidade próxima à pila acessória, ocorrendo aí mais fortemente e distribuindo-se por toda a estrutura. Ocorre a condrificação do primórdio da tênia marginal a partir da pila acessória, na região dorsolateral do condrocânio. A extremidade posterior da tênia marginal ainda não se encontra fundida à região occipital. Na placa basal é possível discernir cinco forames hipoglossos. Na margem rostral da placa são perceptíveis discretos forames do nervo abducente e as extremidades anteromediais da placa ainda não se fundiram completamente formando um foco medial de interrupção. O septo interorbital aumenta dorsoventralmente e começa a possuir formato laminar. Quanto aos elementos da cápsula nasal, a cartilagem parietotectal se projeta dorsocaudalmente e se inicia a formação independente do plano anteorbital que delimita a cápsula caudalmente e uma cartilagem triangular posicionada lateralmente indica o início de formação da cartilagem paranasal. As extremidades anteriores da cartilagem de Meckel ficam adjacentes uma a outra.

No estágio 36 a cartilagem parietotectal torna-se evidente, delimitando capsula nasal anterodorsalmente. O septo interorbital aumenta mais dorsoventralmente. A extremidade posterior da tênia marginal se funde à região occipital. Quatro forames hipoglossos passam a ser distinguíveis. As extremidades anteriores do par de cartilagens de Meckel começam a se fundir (Fig. 24D).

No estágio 37 as margens dorsais da cartilagem parietotectais estão formadas, dando a forma geral da capsula nasal. As margens da fenestra narina estão em início de delimitação (Fig. 24E). A fusão do plano suprasedal avança posteriormente, e o seu ápice possui forma côncava lateralmente. No limite entre a comissura esfenetmóide e a cartilagem parietotectal forma-se o forame epifânial. A degeneração da pila antótica avança, porém ainda são remanescentes fragmentos da mesma ventralmente. A

extremidade posterior da tênia marginal se funde à região occipital. A fenestra interorbital forma-se. Neste estágio a fenestra óptica está aberta por causa da pila metóptica que é incompleta ventralmente. A fenestra epióptica permanece aberta dorsalmente devido à ausência da porção anterior da tênia marginal. As fenestras proótica e metóptica não estão individualizadas devido a degeneração da pila antótica. Três forames hipoglossos são visíveis e a fissura metóptica é mais estreita, mas ainda visível. A margem rostral da placa esta completamente fundida. O primórdio do processo maxilar posterior da cápsula nasal inicia a sua formação.

No início do estágio 38 a cartilagem do epipterigóide está em estágio avançado de condificação, assim como a cartilagem da columela (Fig 24J). Desenvolvem-se o processo alar inferior e processo alar superior da cápsula nasal. Pila antótica regride por completo. No meio deste estágio, a cartilagem do epipterigóide aumenta de tamanho e se aproxima da altura da tênia marginal. No fim do estágio 38, a tênia marginal desenvolve uma diminuta projeção anterior após o contato desta com a pila acessória. Essa projeção é aqui considerada como uma estrutura vestigial remanescente da porção anterior da tênia marginal que, caso se desenvolvesse, contactaria o plano suprasedal (Fig 24I).

No estágio 39 o par de pilas metópticas laterais e o *subiculum infundibuli*, projeção pósteromedial do septo interorbital, convergem suas extremidades na cartilagem hipoquiasmática, a qual projeta ventralmente um par de finos elementos cartilagíneos que lateralizam o septo interorbital. Com isto a fenestra óptica se fecha. A extremidade mais anterodorsal do plano suprasedal desenvolve o curto processo anterior do plano suprasedal. O par de cartilagens de Meckel passam a se degenerar em suas porções mediais, permanecendo em suas extremidades anteriores e terços posteriores. O processo maxilar posterior desenvolve-se como um contorno posterolateral da capsula nasal que se projeta anteriormente de forma breve. A projeção mais anterodorsal do septo interorbital se une a margem caudal do plano suprasedal. A fenestra superior não foi observada perforando a cartilagem parietotectal (Fig 24N). A partir daqui o condrocânio sofre poucas modificações as quais consistiram basicamente com as ossificações do neurocânio e esplanocânio. A sequência de desenvolvimento do condrocânio está resumido na tabela 2 do apêndice.

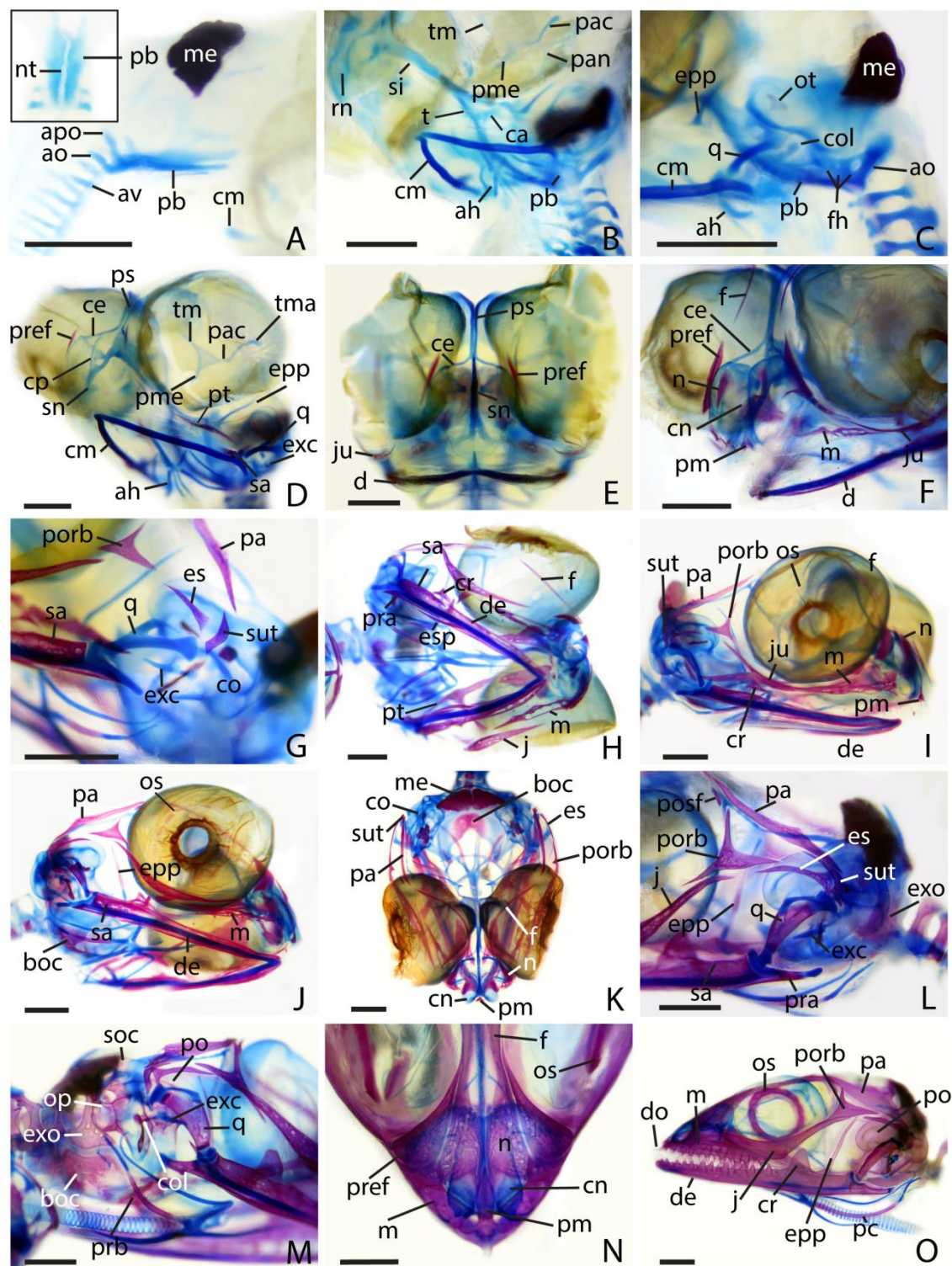


Figura 24. Desenvolvimento do condrocrânio e osteocrânio de *Tropidurus torquatus*. A – estágio 33; B,C – estágio 34; D – início do estágio 37; E – fim do estágio 37; F,G – início do estágio 38; H,I – metade do estágio 38; J,K – fim do estágio 38; L – estágio 39; M – início do estágio 40; N – estágio 41; O – estágio 42. Abreviaturas: ah, aparato hióide; ao, arco occipital; apo, arco pré-occipital; ar, articular; av, arco vertebral; boc, basioccipital; ca, cartilagem acrocordal; ce, comissura esfenetmóide; cm, cartilagem de Meckel; cn, cápsula nasal; co, cápsula ótica; col, columela; cp, cartilagem parietotectal;

cr, coronóide; de, dentário; epp, epipterigóide; es, esquamosal; esp, esplenial; exc, extra columela; exo, exooccipital; f, frontal; fh, forames hipoglossos; j, jugal; m, maxila; me, massa estatolítica; n, nasal; nt, notocorda; op, opistótico; ot, otólito; oto, otooccipital; pa, parietal; pac, pila acessória; pan, pila antótica; pb, placa basal; pc, primeiro ceratobranquial; pl, palatino; pm, pré-maxila; pma, pila metoptica; pme, pila medial po, pró-ótico; porb, pós-orbital; posf, pós-frontal; pra, pré-articular; prb, parabasisfenóide; pref, pré-frontal; pt, pterigóide; q, quadrado; rn, região nasal; sa, supra-angular; si, septo interorbital; sn, septo nasal; soc, supraoccipital; sut, supratemporal; t, trabéculas; tm, tênias mediais; tma, tênia marginal. Escala: 1mm.

Osteocrânio

Dermatocrânio

Pterigóide - o primeiro osso do dermatocrânio, assim como do crânio em si a sofrer ossificação é o pterigoide. O centro de ossificação de cada pterigoide ocorre no processo palatino no estágio 35, avançando discretamente pelo processo quadrado do pterigóide no estágio 36 (Fig. 24D). Avanços na ossificação do pterigóide e palatino os coloca em contato no estágio 40.

Pré-frontal - os centros de ossificação do pré-frontal surgem no estágio 37 juntamente com inúmeros outros elementos do dermatocrânio. Os pré-frontais são visualizados como elementos afilados, orientados dorsoventralmente e localizam-se lateralmente a cápsula nasal (Fig. 24D). No final do estágio 40 este osso entra em contato lateralmente com o lacrimal, formando assim a margem medial do forame lacrimal.

Supratemporal – é primeiramente visualizada na extremidade posterolateral do crânio, acima da cartilagem quadrada, no estágio 37. No estágio 39 mostra-se comprimido entre o esquamosal e o processo supratemporal do parietal (Fig. 24G e L).

Palatino – surgem, no estágio 37, posteriormente à cápsula nasal como afilados centros de ossificação. No estágio 38 há uma expansão considerável da ossificação dando ao osso uma forma quadrangular, formando uma placa delgada. Estão formados os forames que acompanham a borda medial de cada palatino.

Jugal – surge como um delgado centro de ossificação que ocorre posteroventralmente ao olho, no estágio 37. A ossificação avança nas extremidades do osso, aumentando-o consideravelmente em comprimento com relação aos outros ossos, no estágio 38 (Fig. 24F, I e O).

Pós-orbital - é triangular, com sua extremidade dorsal bastante afilada, surgindo posterodorsalmente ao jugal e no mesmo estágio que este (estágio 37). No estágio seguinte sua extremidade posterior se alonga, ainda permanecendo sem contato com os circundantes no estágio 39. No estágio 42 sua extremidade anterior está em contato com a extensão dorsal do jugal, enquanto suas outras extremidades permanecem sem contato com os demais ossos circundantes (Fig. 24G, I, L e O).

Parietal – surge como um elemento afilado, diagonalmente disposto na região posterolateral do crânio, que acompanha aproximadamente à tênia marginal desde o encontro deste último com a pila antótica até próximo ao centro de ossificação do supratemporal, no estágio 37 (Fig. 24I, L). No final do estágio 40, a extremidade posterior do centro de ossificação do parietal começa a avançar medialmente. Surge o terceiro centro de ossificação desse osso na extremidade anterior do processo ascendente. Os centros de ossificação do parietal fusionam-se no estágio 41 e a ossificação passa a ocorrer da borda lateral em direção ao centro e postero-anteriormente de forma lenta, até a formação da pequena fontanela parietal que é vista apenas nos adultos. No momento de eclosão fontanela parietal é larga, mantendo o teto craniano praticamente todo aberto.

Frontal – no estágio 38 surge o delgado e arqueado centro de ossificação de cada frontal, o qual acompanha a porção anterodorsal de cada olho, logo acima dos centros de ossificação dos pré-frontais (Fig. 24F). No fim do estágio 40 o par de frontais agora estão adjacentes um ao outro na porção posteromedial do osso. O par de frontais começam a se fundir um ao outro na porção posteromedial do osso, logo acima da altura anterior do plano anteorbital, no estágio 41 (Fig. 24N). Até o final do desenvolvimento embrionário os frontais ainda não se encontram completamente fusionados na sua região anterior e posterior.

Pré-maxila – surge no início do estágio 38 juntamente com outros ossos rostrais como a maxila e o nasal (Fig. 24F). É visualizada como uma estrutura bem delimitada, com aparência triangular. Os processos incisivos da pré-maxila se formam no estágio 39.

Maxila – a maxila encontra-se bastante ossificada desde seu limite posterior, expandindo-se anteriormente, no estágio 38 (Fig. 24F). Neste estágio inicia-se a calcificação de 5 dentes maxilares pela cúspide (Fig. 24I), calcificação esta que posteriormente se estende até a base. Dentes com três cúspides começam a ser distinguíveis no estágio 39.

Nasal – os centros de ossificação de cada nasal surgem no centro do corpo ósseo no estágio 38 e são anteriores aos pré-frontais (Fig. 24F). Aumentam gradativamente de tamanho até assumir a forma similar ao do adulto no estágio 41 (Fig. 24N).

Ossículos da esclera – são distinguíveis os centros de ossificação de dois ossículos que ocupam a porção posterodorsal do olho direito, no início do estágio 38. O início de condensação dos ossículos é fracamente visível no embrião não diafanizado no estágio 37, apesar de não ter tido retenção de alizarina em exemplares diafanizados. Cada centro de ossificação surge na borda externa do ossículo. No meio do estágio 38 há um aumento de 5 para 7 ossículos distinguíveis em processo de ossificação (Fig. 24I, J). Próximo ao final deste estágio todos os ossículos já mostram seus respectivos centros de ossificação, com os anteroventrais retendo corante em menor quantidade que os posterodorsais, devido a sequencia de ossificação. No estágio 40 inicia-se a sobreposição dos ossículos.

Esquamosal – surge no estágio 38, e possui forma ligeiramente comprida, localizando-se próximo a extremidade ventral do supratemporal e se estendendo anteriormente até o pós-orbital (Fig. 24G). No estágio 40, a extremidade posterior desse osso apresenta agora duas margens: a margem posterodorsal que já se encontra em contato com o supratemporal e a margem posteroventral que se encontra em contato com o quadrado.

Ectopterigóide – visível próximo ao processo transversal do pterigóide, com formato ligeiramente arqueado no início do estágio 38. No final deste estágio este osso se mostra mais desenvolvido e largo, possuindo um discreto contato anterior com o maxilar. O ectopterigóide contata-se medialmente com o pterigóide e lateralmente com o jugal no estágio 40.

Septomaxila – o centro de ossificação de cada septomaxila é vista no final do estágio 38 e está dentro da cápsula nasal. Têm forma ligeiramente triangular, avançando medialmente em direção ao septo nasal. No estágio 40 está em estado avançado de ossificação, assemelhando-se a sua forma característica.

Pós-frontal – consistem em diminutos e afilados centros de ossificação no final do estágio 38 que surgem posterior a margem posterodorsal de cada olho, próximo ao ápice anterior do centro de ossificação do parietal (Fig. 24L).

Vômer – no final do estágio 38, os centros de ossificação de cada vômer surgem no centro do corpo ósseo como um par de meia-luas. Ele aumenta de tamanho assumindo a forma similar ao do adulto no estágio 39.

Lacrimal – o centro de ossificação de cada lacrimal surge como um elemento curto e afilado no estágio 39, localizado anteroventralmente ao olho, na região entre a maxila, o pré-frontal e o processo maxilar do jugal. No estágio 41 o osso lacrimal se alarga anteriormente enquanto sua porção posterior se mantém afilada (Fig. 24 G e J).

Supra-angular - no estágio 36 surge o discreto centro de ossificação do supra-angular, localizado anteriormente ao processo articular da cartilagem de Meckel. No estágio 38 este osso ocupa parte considerável da face posterolateral da mandíbula. O avanço da ossificação na extremidade anterodorsal do osso delimita a borda superior do forame anterodorsal (Fig. 24G e J).

Pré-articular – surgem no estágio 37 na região posteromedial da cartilagem de Meckel, ao mesmo nível que o centro de ossificação do supra-angular. O forame da corda timpânica visível no início do estágio 38 e no final deste estágio se desenvolve processo angular.

Esplénial – surge no estágio 37 como um discreto e afilado centro de ossificação. No estágio 38 o forame milohióide é visível. A ossificação desse osso, assim como na sua forma adulta, passa a ser rotacionado e localiza-se desde a porção média da face medial até próximo ao centro de ossificação do pré-articular (Fig. 24H).

Dentário – em cada dentário surgem, no estágio 38, dois centros de ossificação afilados que se estendem da porção anterior até a região posterior do osso. Um dos centros está na face medial da mandíbula, enquanto o outro, mais extenso, está na face lateral. No meio do estágio 38 os forames mentonianos começam a se formar e a expansão dos centros de ossificação entram em contato. A cúspide de 7 dentes mandibulares e do dente de ovo são visualizadas. No final do estágio 38 aumenta de 7 para 9 o número de dentes em processo de calcificação no dentário. No estágio 39 os ossos dentários estão fusionados na extremidade anterior da mandíbula, formando a sínfise mandibular. Os forames mentonianos estão completamente formados e a cartilagem de Meckel começa a sofrer ossificação. No estágio 40, dentes com três cúspides passam a ser distinguíveis (Fig 24H, I e J).

Coronóide – é primeiramente visualizado como um centro de ossificação triangular logo acima da borda superior do forame anterodorsal do osso supra-angular, no estágio 38 (Fig. 24I e O).

Neurocrânio

Parabasisfenóide – ossifica-se por meio de dois centros de ossificação os quais são afilados e curtos, e localizam-se na base de cada processo parabasisfenóide no início do estágio 38. No estágio 39 a ossificação avança anteriormente até cerca de dois terços do comprimento de cada processo parabasisfenóide e lateralmente, fusionando os dois centros de ossificação posteriormente a fossa pituitária. No estágio 40 a ossificação do parabasisfenóide avança anteromedialmente preenchendo o espaço da fenestra pituitária. Inicia-se a mineralização da trabécula comum, formando o futuro processo cutriforme desse osso (Fig. 24M)

Exooccipital (otooccipital) – no início do estágio 38 surge o centro de ossificação do osso exooccipital o qual no adulto é fusionado ao opistótico formando um único osso, o osso otooccipital. Os centros de ossificação de cada exooccipital ocorrem posteriormente ao forame hipoglosso mais caudal, delimitando a borda lateral do arco occipital. No final do estágio 38 a ossificação avança anterodorsalmente, alcançando a borda posterior do segundo forame hipoglosso. A ossificação avança delimitando o forame hipoglosso anterior assim como as margens laterais do arco occipital, no estágio 39 (Fig. 24 L e M).

Basioccipital – o centro de ossificação desse osso surge na placa basal no final do estágio 38, posteromedialmente a fenestra basal, e passa a expandir-se lateralmente. No estágio 39 a ossificação avança tanto lateralmente quanto medialmente, reduzindo o tamanho da fenestra basicranial. A região onde ocorrerá a sutura entre o basioccipital e o otooccipital torna-se visível no estágio 40 (Fig. 24 J, K e M).

Supraoccipital – no estágio 39 surge o centro de ossificação desse osso que ocupa a extremidade posterodorsal do crânio e sua expansão ocorre lateralmente. No final do estágio 40 é distinguível a região onde ocorrerá a sutura entre os ossos supraoccipital, proótico, e basioccipital (Fig. 24 M).

Opistótico (Otooccipital) – o centro de ossificação de cada opistótico surge na porção posteroventral de cada cápsula ótica, entre o canal semicircular posterior e o canal semicircular lateral, no estágio 39. A ossificação avança em direção aos forames hipoglosso, e no estágio 40 se inicia a fusão entre o opistótico e o exooccipital, que culminará com a formação do osso otooccipital (Fig. 24 M).

Proótico – o centro de ossificação de cada proótico surge no estágio 39, na porção anteroventral da cápsula ótica, ventralmente ao canal semicircular anterior, na borda dorsal do forame do ducto perilinfático (Fig. 24 M e O).

Orbitoesfenóide – no estágio 42, o último estágio de desenvolvimento pré-natal, ocorre a primeira retenção de corante alizarina do osso orbitoesfenóide, que consiste na ossificação das seguintes cartilagens orbiculares: pila metoptica, teania medialis e a parte ventral da pila acessória. Apesar de a primeira retenção de corante vermelho de alizarina ocorrer apenas neste estágio, no estágio 40 já observamos o início de degradação da matriz cartilaginosa, permanecendo translúcida até a primeira retenção de corante alizarina no estágio 42. Esse processo é típico da ossificação endocondral, a qual é mais lenta que a ossificação membranosa.

Esplanocrânio

Aparato hióide – ocorre a ossificação do ceratobranquial I no estágio 38. Esta ossificação ocorre no centro do corpo do osso, acompanhando toda a circunferência do mesmo e avançando anterior e posteriormente. No final do estágio 40 esta ossificação atinge quase toda a extensão do ceratobranquial I, exceto as suas extremidades (Fig. 24 H e J). Demais estruturas que compõem o aparato hióide são de ossificação pós natal.

Quadrado – o discreto centro de ossificação de cada quadrado ocorre circundando a região entre o côndilo neural e o côndilo transversal, no final do estágio 38. No estágio 39 ocorre um avanço da sua ossificação em direção aos côndilos assim como lateralmente dando ao osso sua aparência côncava. A cartilagem intercalar é distinguível posteriormente ao côndilo neural do quadrado.

Epipterigóide – o centro de ossificação de cada epipterigóide surge no final do estágio 38, ligeiramente abaixo do centro do corpo ósseo, acompanhando toda a circunferência do mesmo nesta região. A ossificação do epipterigóide avança, permanecendo cartilaginosa apenas as suas extremidades no final do estágio 40 (Fig. 24 J e O).

Columela – inicia-se a sua ossificação pela base do osso no início do estágio 40 (Fig. 24 M).

A sequência de desenvolvimento dos ossos do crânio está resumido na tabela 3 do apêndice.

Desenvolvimento pós-embrionário do crânio

Ao eclodir, o crânio possui a forma similar ao adulto, restando poucas ossificações a ocorrerem no dermatocrânio, neurocrânio e esplanocrânio.

No dermatocrânio, o fechamento da fontanela parietal corresponde a modificação mais notável. O estado inicial de ossificação do osso parietal nos neonatos compreende o limite posterior e lateral do osso formado pelo encontro dos três centros de ossificação desse osso no estágio 41 da embriogênese. Este arco é estreito e forma o bordo posterior e as margens laterais do osso que se estendem até contactarem a margem posterior dos frontais. Já o osso frontal, que formará a borda anteromedial da fontanela parietal está em estágio avançado de desenvolvimento, mas ainda não está completamente fusionado posterior e anteriormente (Fig. 25 1A). Encontramos uma variação no fechamento da fontanela parietal: em 10 indivíduos analisados o avanço da ossificação na borda posterior do frontal ocorreu em concordância com o crescimento desse osso, enquanto em 7 indivíduos não houve relação entre o avanço da ossificação e o crescimento do osso. No momento de eclosão, a fontanela do indivíduo com CRC=26,5mm possui uma área de $6,3\text{mm}^2$ (Fig. 25 1A) a qual regride para $4,3\text{mm}^2$ a CRC=33,5mm (7 semanas; Fig. 25 2B) e para $3,8\text{mm}^2$ a CRC=42,8mm (14 semanas), sendo esse o menor valor aferido. Apesar de se esperar uma redução da fontanela conforme o crescimento do indivíduo, a área da fontanela parietal do indivíduo de 14 semanas foi proporcionalmente menor do que nos indivíduos de 15 e 16 semanas. Portanto, nesses indivíduos o avanço da ossificação na borda posterior do frontal não compensou o crescimento do osso. A relação entre os eclodidos analisados, o seu comprimento rostro-cloacal e a área da fontanela parietal encontra-se na tabela 4 do Apêndice. Em adultos, a fontanela possui um tamanho muito reduzido, o qual corresponde a $1,3\text{mm}^2$ em machos e $1,8\text{mm}^2$ em fêmeas.

Os ossos da base e do teto da caixa craniana apresentam espaços cartilagíneos entre si, remanescentes do neurocrânio embrionário. O avanço da ossificação na borda desses ossos ocorre de maneira lenta quando comparado as ossificações do dermatocrânio e correspondem as principais modificações nos ossos do neurocrânio. Na porção temporal da caixa craniana, na capsula ótica, as bordas dos ossos supraoccipital, proótico e otooccipital apresentam um amplo espaço cartilagíneo o qual se mostra bastante reduzido com CRC=33,5mm (7 semanas; Fig 25 2B), estando tais ossos em

contato apenas no indivíduo de CRC=33,8mm (9 semanas). Na base do crânio a primeira sutura ocorre no indivíduo de CRC=29,0mm (5 semanas) quando as bordas dos

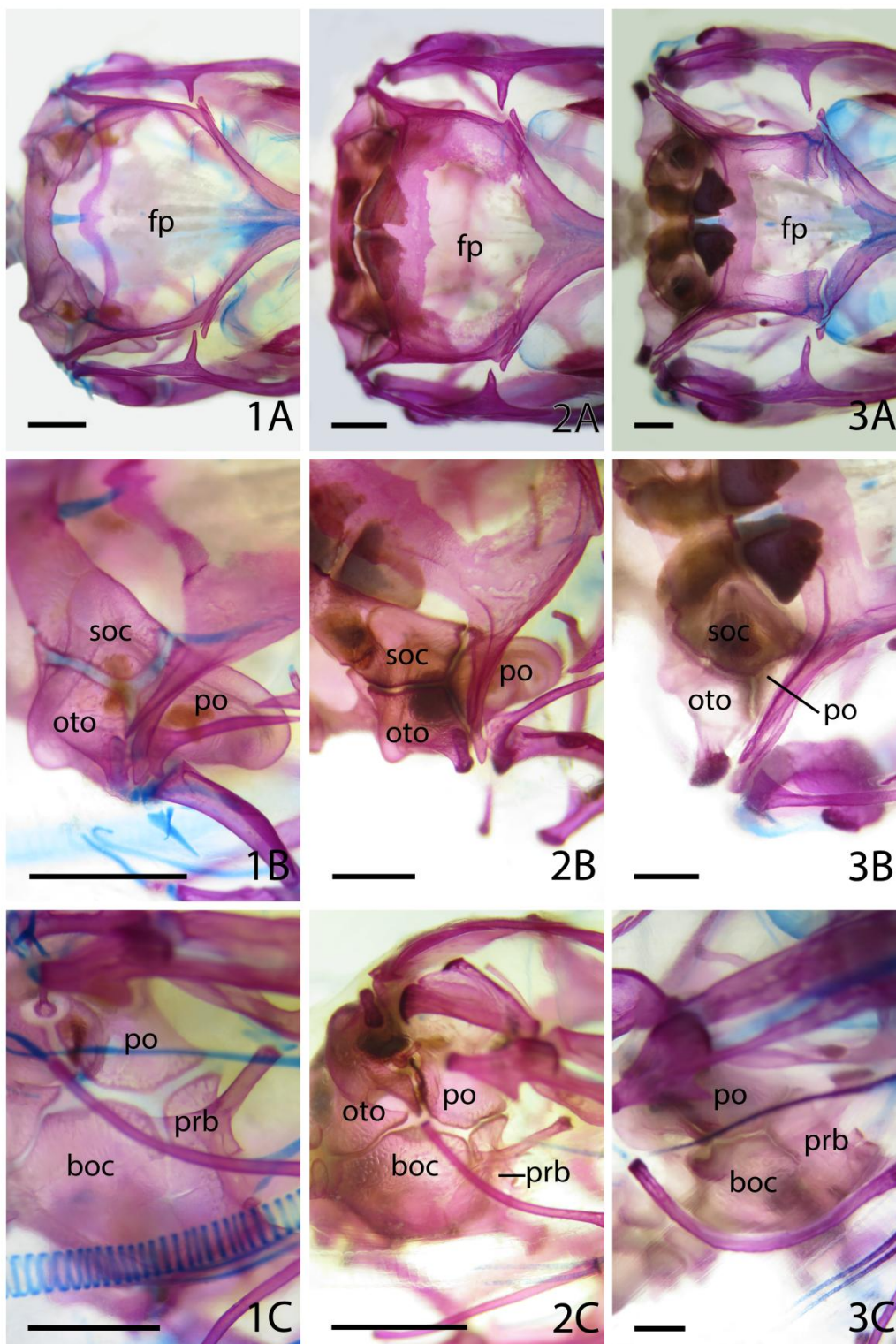


Figura 25. Desenvolvimento pós-natal do crânio de *Tropidurus torquatus* em vista posterodorsal (A), posterotemporal (B) e posteroventral (C). 1 – Indivíduo de 0 semanas. 2 – indivíduo de 7 semanas. 3 – espécime de 16 semanas. A – Fechamento da fontanela parietal. B – ossificações pós-natais dos ossos dorsolaterais da caixa craniana.

C – ossificações pós-natais dos ossos da base da caixa craniana. Abreviaturas: boc, baseoccipital; fp, fontanela parietal; oto, otooccipital; po, pró-ótico; prb, parabasisfenóide; soc, supraoccipital. Escala: 1mm.

ossos basioccipital e otooccipital se contactam próximo ao côndilo occipital (Fig. 25 2C). No espécime de CRC=40,5mm (10 semanas) os ossos parabasisfenóide e prótico entram em contato na borda lateral do processo alar do parabasisfenóide, deixando uma área cartilágnea entre os ossos basioccipital e o prótico a qual regride no espécime de CRC=42,8mm (14 semanas). Com essa diminuição, o primeiro contato entre os ossos basioccipital e prótico ocorre no indivíduo de CRC=43,9mm (15 semanas). No espécime de CRC=53,0mm (16 semanas) as suturas da base do crânio mostram-se firmemente aderidas na maior parte, restando diminutas frestas em alguns pontos das margens dos ossos (Fig. 25 3C). O osso parabasisfenóide sofre modificações no processo parabasisfenóide e na sutura com o osso basioccipital: no nascimento, as cristas da extremidade distal do processo parabasisfenóide são cartilágneas e a sutura entre esse osso e o basioccipital encontra-se aberta. A ossificação avança mais em direção ao ápice desse processo no indivíduo de CRC=26,8mm (6 semanas), cujo bordo ainda é constituída de cartilagem no espécime de CRC=53,0mm (16 semanas), situação esta que também é vista em adultos. A sutura com o osso basioccipital encontra-se aberta nas laterais, cujo fechamento ocorre no indivíduo de CRC=40,5mm (10 semanas) e na porção medial formando uma fenestra com formato cruciforme. Com o desenvolvimento, tal fenestra passa a ter formato triangular no indivíduo de CRC=26,5mm (3 semanas) e no indivíduo de CRC=33,8mm (9 semanas) passa a ter o tamanho bastante reduzido. Entretanto, no indivíduo de CRC=53,0mm (16 semanas) permanece aberta. O processo cutriforme do parabasisfenóide apresenta uma ligeira mineralização na sua base a partir do indivíduo de CRC=40,5mm (10 semanas), mas continua cartilágneo no indivíduo de CRC=53,0mm (16 semanas).

As principais modificações nos elementos do esplanocrânio ocorrem com as ossificações dos elementos do aparato hióide, do osso articular e da extracolumela. Em neonatos, o ceratobranquial I é o único elemento do aparato hióide em avançado estado de ossificação, permanecendo os demais elementos cartilágneos. No indivíduo de CRC=40,5mm (10 semanas) ocorre o início da calcificação dos demais elementos longos desse aparato. O hipohial é o elemento cuja calcificação ocorre de maneira mais avançada estando distribuída por toda a matriz cartilágnea. Outras calcificações ocorrem: na porção média do ceratohial e no basehial, avançando pelo glossohial

posteriormente e pela metade anterior de cada ceratobranquial II. Tais elementos só mostram-se em avançado estágio de calcificação endocondral no indivíduo de CRC=53,0mm (16 semanas), permanecendo os epibrânquiais I e II sem focos de mineralização até então. O osso articular permanece cartilágneo no indivíduo de CRC=53,0mm (16 semanas) e a extracolumela tem início de ossificação no indivíduo de CRC=33,8mm (9 semanas).

PÓS-CRÂNIO

VERTEBRAS E COSTELAS

Condrogênese

Regiões pré-sacral e sacral

No estágio 32 surgem pequenos, curvados e afilados centros de condriificação posicionados lateralmente à notocorda, correspondentes ao início de formação das metades que compõem o arco vertebral. É perceptível a diferença na retenção de corante, a qual diminui em sentido anteroposterior, estando os centros de condriificação da região dorsal pós-torácica e sacral, quase indistintos. Devido as diferentes características que se formam em um mesmo estágio, este foi subdividido em estados A-F (vide tabela 4). No estágio 33 “A” há onze pares de centros de condriificação bem distintos, os quais aumentam o seu comprimento e permanecem afilados (Fig. 26A). A diferença na retenção de corante e tamanho dos centros de condriificação permanece crescente em sentido anteroposterior, evidenciando que a formação da coluna vertebral segue tal orientação. No estágio 33 “B” aumenta o número de focos de arcos neurais na região dorsal pós-torácica e se inicia a formação dos arcos neurais na região sacral. No estágio 33 “C” surge, nas vértebras cervicais, dorsais e sacrais, um par de focos de condriificação independentes entre os segmentos de cada arco, que consiste no início de formação do corpo vertebral (Fig. 26B).

No estágio 33 “D” a extremidade dorsal dos arcos vertebrais encontra-se expandida. Esta expansão se refere ao início de desenvolvimento das pré-zigapófises e pós-zigapófise. Este último apresenta uma linha de interrupção com o arco vertebral indicando que sua formação se dá por um foco condrogênico separado (Fig. 28A). No estágio 33 “D” também estão formadas, por meio de condensações independentes,

pequenas projeções laterais aos arcos vertebrais as quais correspondem ao início de formação das costelas. Com exceção das três primeiras vértebras cervicais, tais costelas estão presentes nas demais vértebras cervicais e dorsais, cuja retenção de corante diminui em sentido anteroposterior. No estágio 34 “A” surge um par de expansões

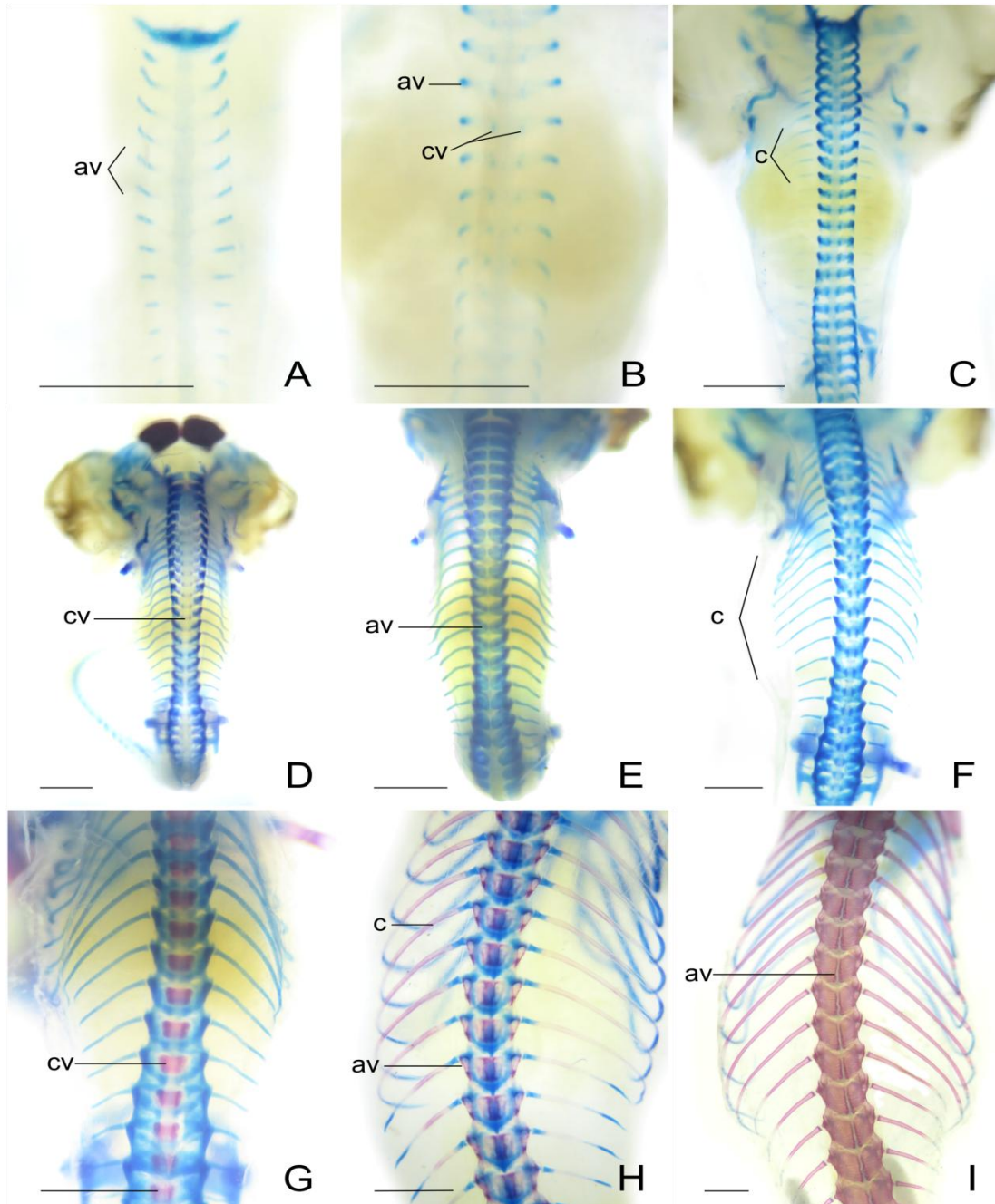


Figura 26. Condrogênese e osteogênese das vértebras dorsais de *Tropidurus torquatus*. Estágio 33: primeiros elementos vertebrais a se formarem são os arcos vertebrais que se dispõem verticalmente ao lado da notocorda (A); logo em seguida, neste mesmo estágio, se desenvolvem os focos cartilágneos pares do corpo vertebral (B). Estágio 34 (C): as costelas surgem como focos independentes. Estágio 35 (D): arcos vertebrais começam a se aproximar, com maior proximidade na região que antecede as vértebras sacrais. Estágio 36 (E): elementos pares dos arcos vertebrais ficam adjacentes um ao outro dorsalmente. Estágio 37 (F): arcos vertebrais

cartilagíneos em contato dorsalmente. Estágio 38 (G): início de ossificação do corpo vertebral das vértebras. Estágio 39 (H): início de ossificação dos arcos vertebrais e das costelas. Estágio 42 (I): completa ossificação das vértebras e costelas dorsais, permanecendo ainda não fusionadas os arcos vertebrais no seu encontro mediodorsal e na sutura neurocentral. av, arco vertebral; c, costelas; cv, corpo vertebral. Escala: 1mm.

laterais contínuas ao arco vertebral das vértebras sacrais que consistem nos processos transversos (Fig. 29A). No estágio 34 também se forma o centro de condrificação independente do processo ventral do atlas. No estágio 35 “A” formam-se os centros de condrificação dos processos ventrais da axis, C1 e C2. A fusão dessas estruturas com suas respectivas vértebras no período pós-embrionário forma a hipapófise nas mesmas. No estágio 36 as expansões dos arcos vertebrais cartilagíneos promove uma aproximação dos mesmos na linha médio-dorsal das vértebras, cuja fusão ocorre no estágio seguinte (Fig 26F).

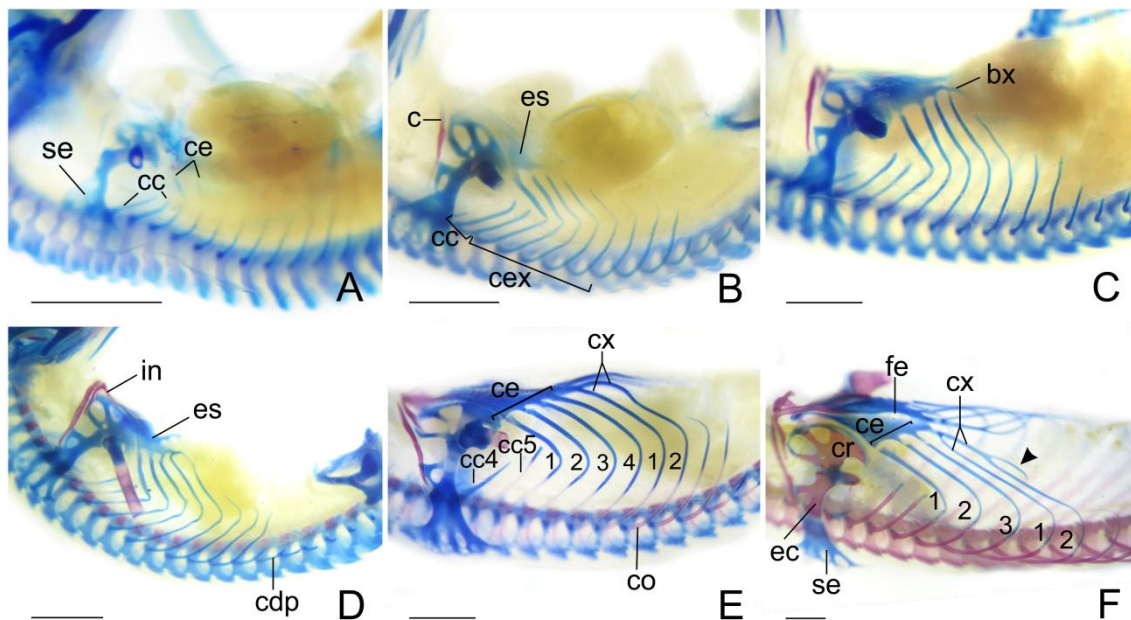


Figura 27. Condrogênese e osteogênese das costelas torácicas e cintura escapular de *Tropidurus torquatus*. Estágio 34 (A): porção distal das costelas esternais se desenvolvem por condensações independentes. Estágio 36 (B): elementos distais das costelas esternais fusionam-se aos elementos proximais que se articulam com as vértebras. Estágio 37 (C): costelas esternais contactam as projeções posterolaterais do esterno e o bastão xifisternal se projeta posteriormente. Estágio 38 (D): bastão xifisternal se funde à segunda costela xifisternal. Estágio 39 (E): início da ossificação da porção proximal das costelas esternais e variação no número de costelas esternais e xifisternais (padrão 4:2). Estágio 42 (F): padrão 3:2 e anexo posterior do bastão xifisternal (cabeça de seta). bx, bastão xifisternal; c, clavícula; cc, costelas cervicais; cc4, costela cervical 4; cc5, costela cervical 5; cdp, costela dorsal pós-torácica; ce, costelas esternais; cex, costelas esternais e xifisternais; co, costela ossificada; cr, coracóide; cx, costela xifisternal; ec, escápula; es, esterno; fe, fontanela esternal; in, interclavícula; se, supraescápula. Escala: 1mm.

No estágio 34 “B” surgem os dois primeiros focos de condrição independentes das costelas esternais (Fig. 27A). Tais centros de condrição aumentam em comprimento e suas extremidades dorsais entram em contato com as costelas proximais articuladas com as vértebras dorsais torácicas correspondentes no estágio 35 “B”, estando visivelmente fusionados no estágio 36. No estágio 37, a extremidade distal das costelas esternais ficam em contato com o externo (Fig. 27C). Neste estágio a primeira costela xifisternal se une ao bastão xifisternal e no estágio 38 “A” o mesmo ocorre com a segunda costela xifisternal. Um embrião tardio demonstrou variação em relação as costelas esternais uma vez que quatro costelas esternais estavam presentes (Fig. 28E), sendo que a condição mais comum são três costelas esternais e duas costelas xifisternais inscricionais.

Região caudal

O centro de condrição dos arcos vertebrais e do corpo vertebral das primeiras vértebras caudais ocorre no estágio 33 “C”. Até o final do estágio 33 apenas sete vértebras caudais iniciaram sua formação. As zigapófises começam a se desenvolver nas vértebras caudais proximais no estágio 34. No estágio 35 “A” a região caudal possui centros de condrição dos arcos vertebrais e corpos vertebrais de aproximadamente dois terços das vértebras. No estágio 37 “A” apenas as quatro ultimas vértebras caudais não apresentam os arcos vertebrais condriados. No estágio 38 a sutura autossômica é distintamente visível no molde cartilágneo (Fig. 30D). O desenvolvimento das vértebras caudais claramente segue um gradiente anteroposterior.

No estágio 34 “B” surgem os centros de condrição dos primeiros processos hemais que consistem inicialmente em duas pequenas barras separadas, localizadas ventrolateralmente às primeiras vértebras caudais. Tais processos aumentam em tamanho em direção a linha mediana ventral das vértebras, e entram em contato no estágio 37 “A”, fusionando-se um ao outro no estágio seguinte e formando os processos hemais. Um resumo da formação condrogênicas das vértebras e costelas é encontrado na tabela 4 do apêndice.

Ossificação

Regiões pré-sacral e sacral

Assim como na condricificação, o gradiente anteroposterior de quantidade de corante vermelho de alizarina retido nos centros de ossificação das vértebras evidencia uma orientação antero-posterior de surgimentos. A ossificação dos elementos vertebrais inicia-se no estágio 37 “B” com o surgimento do centro de ossificação do corpo vertebral. Nesse estágio todas as vértebras da região pré-sacral possuem centros de ossificação no corpo vertebral. Tal centro de ossificação é visualizado na região sacral no estágio 38 “A”. A ossificação dos arcos vertebrais está iniciada apenas no estágio 39 “A”, e é vista inicialmente nas margens laterais de cada arco, e depois se expande para o centro do arco. A ossificação das duas primeiras vértebras cervicais é mais acelerada que as demais. Os processos ventrais das vértebras cervicais iniciam sua ossificação no estágio 39 “C” não ocorrendo fusão desses elementos com suas respectivas vértebras até o fim da embriogênese. Na região sacral a ossificação do arco vertebral se estende em

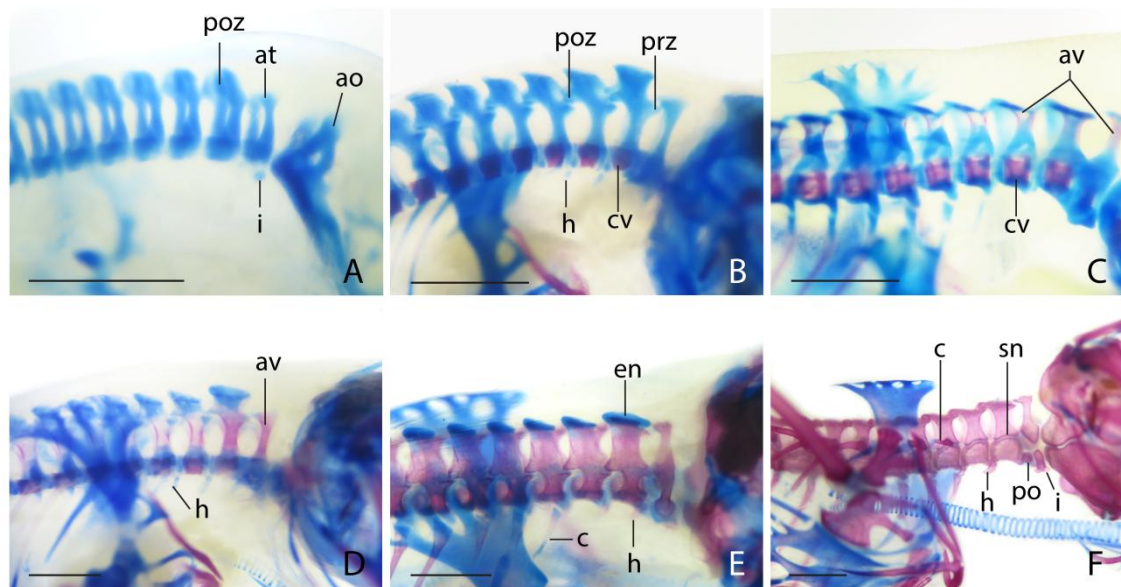


Figura 28. Condrogênese e osteogênese das vértebras cervicais de *Tropidurus torquatus*. Estágio 34 (A): corpo e arco vertebral condricificados, com desenvolvimento das pós-zigapófises por centros cartilágineos distintos do arco vertebral. Estágio 38 (B): pré e pós-zigapófises bem desenvolvidas e corpo vertebral ossificado. Início do estágio 39 (C): arco vertebral inicia a sua ossificação. Final do estágio 39 (D): avanço da ossificação do arco vertebral. Estágio 40 (E): espinha neural ainda cartiláginea e hipapófise ossificada. Juvenil de 1 dia pós-eclosão (F): sutura neurocentral permanece e é em sua proximidade que as costelas cervicais articulam-se com vértebras cervicais. ao, arco occipital; at, atlas; av, arco vertebral; c, costela cervical; cv, corpo vertebral; en,

espinha neural; h, hipapófise; i, intercentro; po, processo odontóide; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; sn, sutura neurocentral. Escala: 1mm.

direção ao processo transversal das vértebras sacrais. Os processos transversos das vértebras sacrais (também chamado de costelas por alguns autores) se ossificam antes que as últimas costelas dorsais, demonstrando uma interrupção no gradiente antero-posterior de desenvolvimento.

No estágio 40 a ossificação dos arcos avança dorsalmente, mas ainda não contacta um ao outro dorsomedialmente. A fusão dos centros de ossificação desses elementos, tanto nas extremidades dorsais (Fig. 29F), quanto ventralmente com o corpo vertebral (sutura neurocentral), ocorre no período pós-natal. Um resumo da sequência de ossificação das vértebras é encontrado na tabela 5 do apêndice.

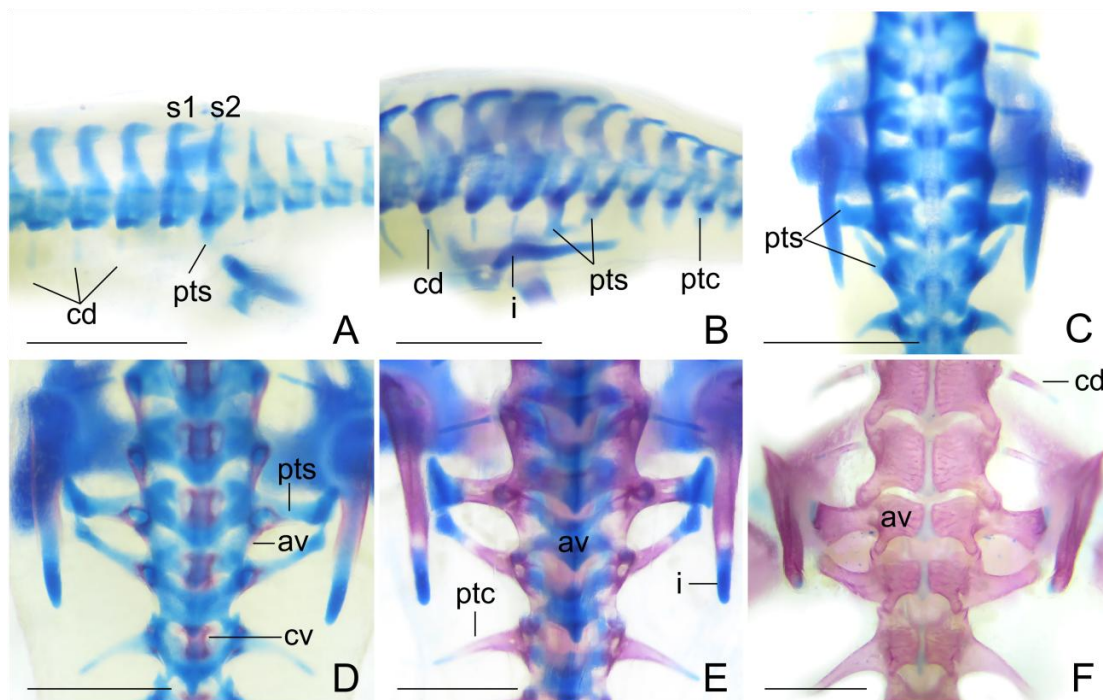


Figura 29. Condrogênese e osteogênese das vértebras sacrais de *T. torquatus*. Estágio 34 (A): vista laterodorsal evidenciando o desenvolvimento lateral e contínuo do processo transversal da segunda vértebra sacral. Estágio 35 (B): o processo transversal da primeira vértebra sacral e se torna maior que o da segunda sacral. Estágio 37 (C): vista dorsal dos processos transversos sacrais mais desenvolvidos. Estágio 39 (D): ossificação do corpo vertebral das vértebras e do arco vertebral, sendo que neste último a ossificação se estende de forma em direção aos processos transversos. Estágio 40 (E): avanço da ossificação dos arcos vertebrais e processos transversos sacrais; Estágio 42 (F): arcos vertebrais permanecem não fusionados na linha mediodorsal da coluna vertebral. av, arco vertebral; cv, corpo vertebral; cd, costelas dorsais; i, ílio; ptc, processo transversal caudal; pts, processo transversal sacral; s1, vértebra sacral 1; s2, vértebra sacral 2. Escala: 1 mm.

Costelas

A ossificação das costelas cervicais inicia-se pela sua porção média no estágio 38 “B” e inicia-se pela última costela cervical (Fig. 27E). Desta forma a sequência de ossificação é diferente das demais costelas uma vez que se dá em sentido pósterio-anterior, estando a quarta, terceira e segunda costelas cervicais ossificadas no estágio 39 “C” e a primeira apenas no estágio 40. O início do processo de ossificação das costelas dorsais torácicas e pós-torácicas é visto no estágio 38 “B” (Fig. 27E). No estágio 39 “A” todas as costelas dorsais torácicas estão ossificadas na sua porção média o mesmo ocorrendo com as cinco costelas pós-torácicas. No estágio 39 B as cinco últimas costelas pós-torácicas ainda não estão ossificadas, mas as “costelas” (ou processos transversos) sacrais já iniciaram sua ossificação demonstrando que a sequência de ossificação das “costelas” pós-torácicas e sacrais não segue uma sequência anteroposterior. Os surgimentos dos centros de ossificação das duas últimas costelas dorsais pós-torácicas ocorre apenas no estágio 40 “B”. Até o fim do desenvolvimento embrionário, as costelas torácicas apresentam-se ossificadas apenas da sua extremidade proximal até sua porção média. As costelas esternais e bastões xifisternais permanecem cartilagíneos até o término da embriogênese. Um resumo da formação osteogênica das costelas é encontrado na tabela 5 do apêndice.

Região caudal

As primeiras seis vértebras caudais iniciam a sua ossificação pelo corpo vertebral no estágio 38 “A” (Fig. 30B). No estágio 39 “A”, metade das vértebras caudais estão ossificadas no seu corpo vertebral. Neste estágio, o arco vertebral da primeira vértebra caudal começa a ossificar pelas suas margens laterais. No estágio 39 “C” metade das vértebras caudais já iniciaram a ossificação dos seus arcos vertebrais. No final do estágio 40, o corpo vertebral das vértebras caudais restantes iniciam sua ossificação (Fig 30H).

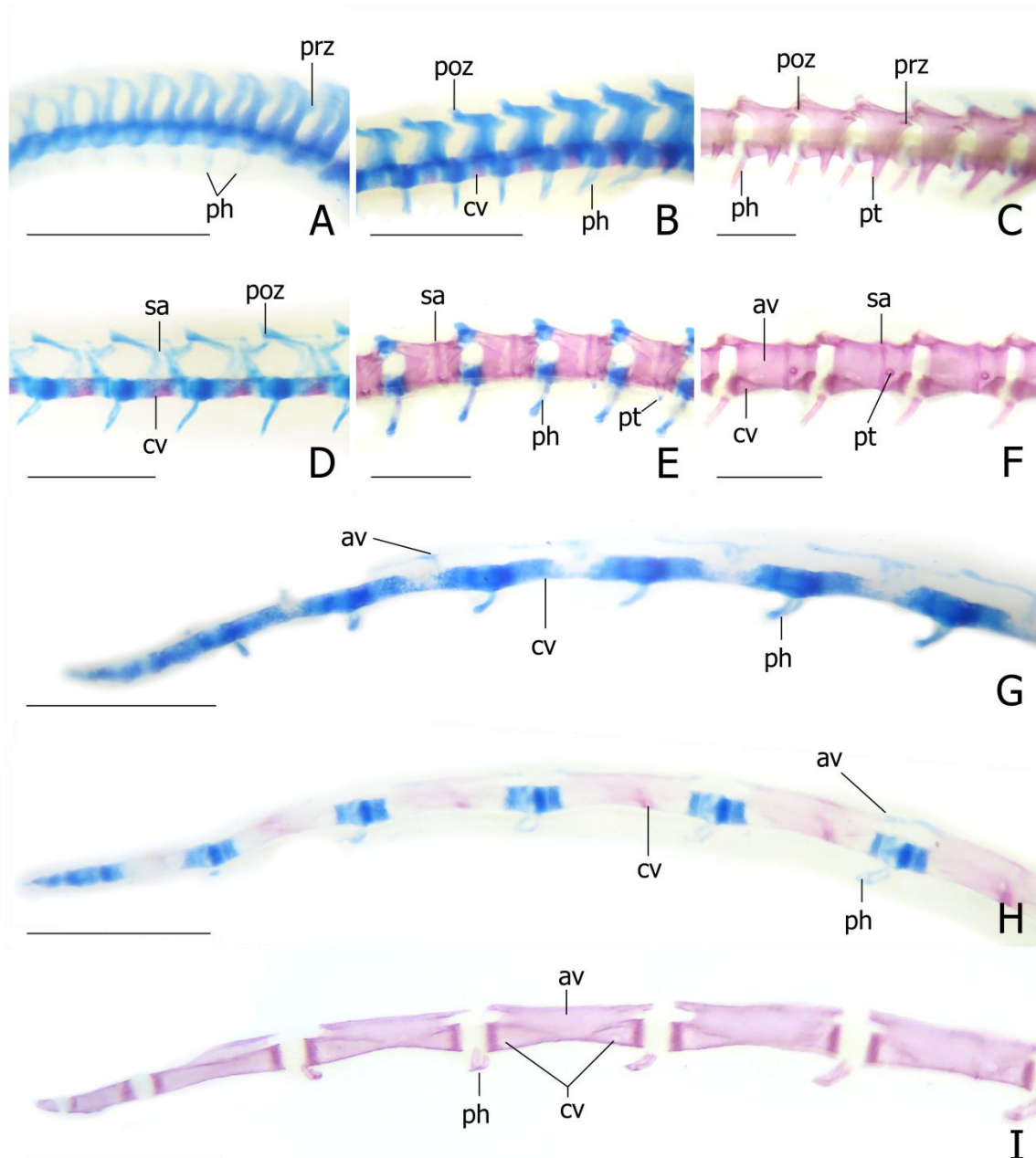


Figura 30. Condrogênese e osteogênese das vértebras caudais de *Tropidurus torquatus*. Porção proximal da cauda - Estágio 35 (A): início de condrição das pré-zigapófises e dos processos hemais. Estágio 38 (B): início de ossificação das vértebras caudais pelo corpo vertebral. Estágio 41 (C): vértebras praticamente toda ossificadas, mas com a região entre os seus côneilos e côneilos ainda cartilágineos. Porção média da cauda - Estágio 39 (D): início de ossificação do corpo vertebral e presença da sutura autossômica no arco vertebral cartilaginoso. Estágio 40 (E): início de ossificação dos processos hemais e arco vertebral ossificado, com apenas as zigapófises cartilágneas. Estágio 42 (F): vértebras completamente ossificadas. Porção terminal da cauda - Estágio (39): desenvolvimento cartilágineo do arco vertebral. Estágio (40): ossificação do corpo e arco vertebral. Estágio (41): ossificação completa das vértebras e processos hemais. Escala: 1mm.

O início de ossificação dos processos transversos das sete primeiras vértebras caudais se dá como uma extensão da ossificação do arco neural no estágio 39 “A”. Ossificações independentes dos processos transversos, portanto, não foram observados.

No estágio 40, a ossificação dos arcos neurais se estende até os processos transversos nas demais vértebras caudais. A ossificação dos processos hemais das primeiras vértebras caudais inicia-se no estágio 40 “B” e segue em sentido anteroposterior, com os processos hemais das últimas vértebras caudais ossificando no estágio 41. No estágio 42 as pré-zigapófises e pós-zigapofises estão em contato, exceto nas últimas vértebras caudais que permanecem separadas também no adulto, entretanto o côndilo e cótilo das vértebras ainda permanecem separados um do outro. Ao final do desenvolvimento apenas as duas primeiras vértebras caudais não estão fusionadas na sua linha mediodorsal.

ESQUELETO APENDICULAR

Cintura escapular

Condrogênese

O desenvolvimento cartilágneo da cintura escapular inicia-se no estágio 33 “A”, com a formação do centro de condrificação do coracóide. Com pouca diferença temporal, no estágio 33 “B” está formado o centro de ossificação da escápula, lateralmente ao coracóide. Ainda nesse estágio, no estado 33 “D”, encontram-se fusionados os centros de condrificação originados anteriormente. Além disso, está formada a cartilagem da supraescápula a qual está diretamente ligada a porção lateral da escápula. Nesse mesmo estado, modificações nas extremidades da porção correspondente ao coracóide levam à formação do forame coracoideano e de pequenas projeções orientadas medialmente correspondentes aos processos procoracóide e mesocoracóide. Distalmente ao coracóide, o esterno é outra estrutura cujo centro de condrificação inicia-se no estágio 33 “D”.

Uma pequena projeção iniciada na borda anterior da escápula no estágio 33 “F” leva a formação do forame escapular no estágio 34 “B”. Também no estágio 34 “B” encontra-se formado o epicoracóide, resultante do encontro das projeções cartilágneas formadas previamente a partir do coracóide. Na supraescápula, pequenos forames de

tamanhos variados formam-se a partir do estágio 35 “A” na borda laterodorsal da estrutura.

No estágio 37 o esterno se desenvolve mais e fica adjacente as costelas esternais. Medialmente ela ainda esta bastante afastada uma da outra. Com exceção do crescimento dos elementos que formam o molde cartilágneo da cintura escapular, são poucas as modificações sofridas pelos mesmos. As porções mediais dos centros de condrificação do esterno entram em contato no estágio 38 “B”, estando fusionadas no estágio 38 “C”, formando o forame esternal.

Ossificação

A ossificação dos elementos da cintura escapular inicia-se com os centros de ossificação dos ossos dérmicos que a compõe. Tais elementos são: a clavícula, que surge no estágio 35 (Fig. 27B) e a interclavícula, cujos centros de ossificação surgem no estágio 37 “A” (Fig. 27C). Os centros de ossificação da interclavícula desenvolvem-se em sentido lateromedial, onde, no estágio 38 “A”, começam a se fusionar formando o processo posterior da mesma.

Ambos os centros de ossificação dos ossos escápula e coracóide surgem no estágio 39 “C”. O centro de ossificação da escápula surge na base do forame escapular e se estende medialmente, enquanto o centro de ossificação do coracóide ocupa a porção lateromedial do forame coracoideano, assim como a porção posterior do processo mesocoracóide e metacoracóide. Os centros de ossificação desses ossos avançam, estando os mesmos similares a morfologia do adulto no fim da embriogênese. A ossificação da escápula começa a se estender dorsalmente no estagio 40 “A” e no estagio 42 apenas a sua extremidade mais anterior que forma o limite do forame escapular ainda está cartilágneo.

O esterno e a supraescápula encontram-se completamente cartilágneos até o fim da embriogênese. O epicoracóide, formado pela porção não ossificada do coracóide também permanece cartilágneo até o fim da embriogênese.

Membros torácicos

Condrogênese

O desenvolvimento cartilágneo do membro torácico inicia-se no estágio 32 (Fig. 31A). Nesse estágio é visualizada uma estrutura cartilágnea contínua em forma de “Y” que nos estágios seguintes se diferenciará nas cartilagens precursoras dos ossos úmero, originado pela porção proximal dessa condensação (estilopódio), ulna e rádio originadas a partir da porção distal (zeugopódio). Nesse estágio, o segmento medial do zeugopódio é mais robusto que o segmento lateral.

O estágio 33 é o mais significativo para a formação de elementos do autopódio e metapódio. No início desse estágio (estado “A”) a cartilagem previamente contínua, agora se encontra segmentada em três focos cartilágneos individuais, equivalentes aos ossos úmero, ulna e rádio. Os segmentos do zeugopódio passam a ser de tamanho equivalente. No estágio 33 “C”, os elementos cartilágneos do zeugopódio estão bem definidos e, inversamente ao que ocorre no estágio 32, o segmento correspondente a ulna passa a ter mais robustez e é mais extenso. Nesse estágio surgem os primeiros elementos do autopódio. Distalmente a ulna, na sequencia linear formada pelo eixo primário, estão formados os primeiros elementos do autopódio e metapódio, os quais são o ulnar, o distal do carpo IV e o metacarpo IV, percebido como uma pequena condensação cartilágnea que retém pouca quantidade de corante (Fig. 31B).

Posteriormente, no estágio 33 “E”, o distal carpal III e seu metacarpal correspondente estão em início de formação cartilágnea, assim como o distal do carpo V e seu respectivo metacarpo, os quais retêm uma pequena quantidade de corante (Fig. 31C). No fim do estágio 33 (estado “F”), o distal carpal III e seu metacarpal ficam mais evidentes por uma maior retenção de corante. Os elementos distal carpal II, metacarpal II, intermédio-central lateral, metacarpal I e uma falange distal ao metacarpal IV estão em início de formação (Fig. 31D). A fórmula falangeal cartilágnea passa a ser 0.0.0.1.0.

No estágio 34 “B” o radial é nitidamente visualizado, e apresenta tamanho maior que o intermédio-central lateral (Fig. 31F). O metacarpal I está bem marcado neste estágio e possui a sua extremidade distal fracamente corada e alongada, adentrando na região carpal, e formando um contato estreito e não completamente segmentado com o foco discreto do distal do carpo I. A segunda falange cartilágnea do dedo IV e a primeira do dedo III apresentam-se bem coradas e visualizam-se fracas condensações das primeiras falanges do dedo II e V. A fórmula falangeal encontra-se 0.1.1.2.1.

No estágio 35 observa-se, lateralmente ao ulnar, um pequeno foco de condensação cartilágneo, o qual fundiona-se ao ulnar no estágio seguinte. A fórmula falangeal no final deste estágio é 1.2.3.4.2.

No estágio 36 ocorre o fusionamento do elemento visualizado lateralmente ao ulnar no estágio anterior, dando ao ulnar uma forma triangular. Os distais do carpo IV, III e II aumentam de tamanho, e forma-se o pisiforme, lateralmente a porção distal do úmero. Estão formados os primórdios de todas as falanges, inclusive as ungueais,

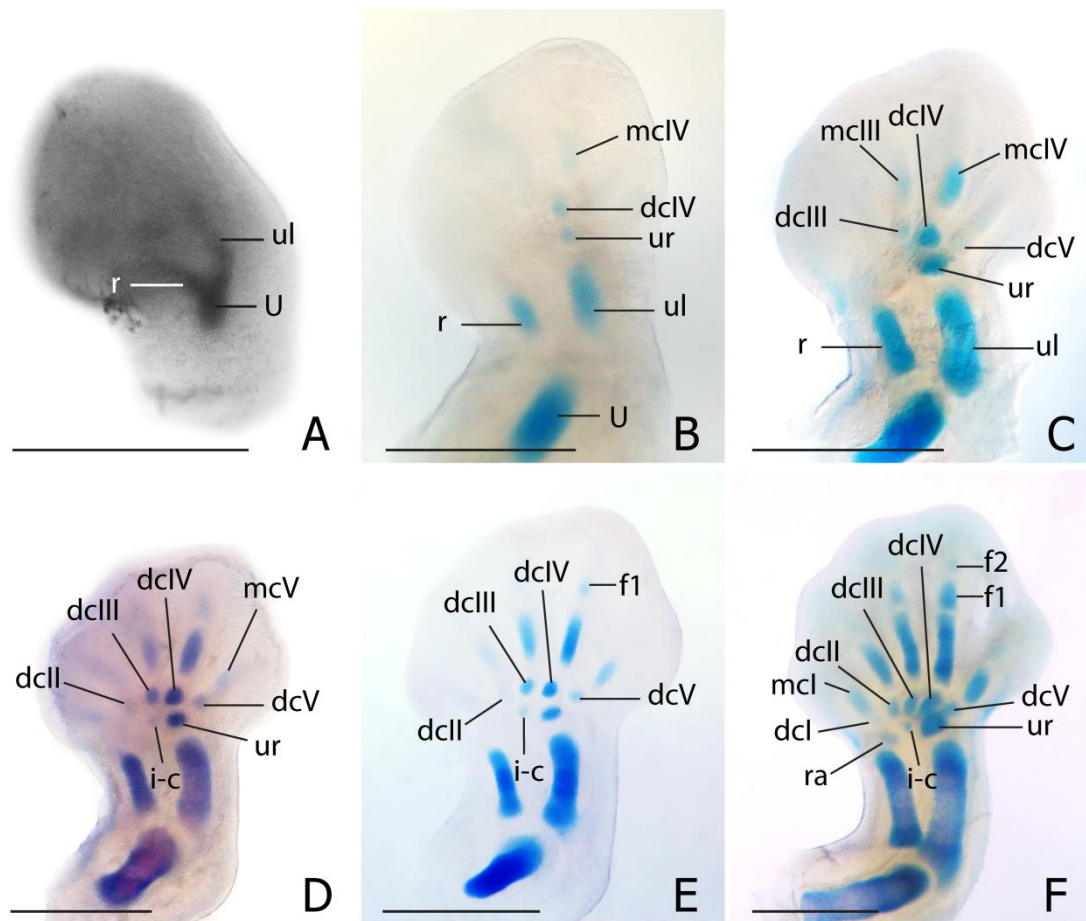


Figura 31. Sequência de condrogênese dos membros torácicos de *T. torquatus*. Estágio 32 (A): eixo cartilágneo contínuo em forma de “Y” com o úmero se ramificando e originando a ulna e o rádio. Início do estágio 33 (B): o eixo primário está formado o qual é constituído sequencialmente pelo ulnar, distal do carpo IV e metacarpo IV. Meio do estágio 33 (C): surgimento do dcIII e discreto foco do dcV. Final do estágio 33 (D): foco do dcII e foco fusionado do intermédio e central lateral. Início do estágio 34 (E): foco da primeira falange do dedo IV nitidamente presente. Final do estágio 34 (F): surge o radial e o metacarpo I, entretanto não é possível definir com certeza o foco individual do distal do carpo I. dcI-V, distal do carpo I-V; f1 e f2, falanges 1 e 2; i-c, intermédio e central lateral; mcI-V, metacarpo I-V; r, rádio; ra, radial; U, úmero; ul, ulna; ur, ulnar. Escala: 0,5mm.

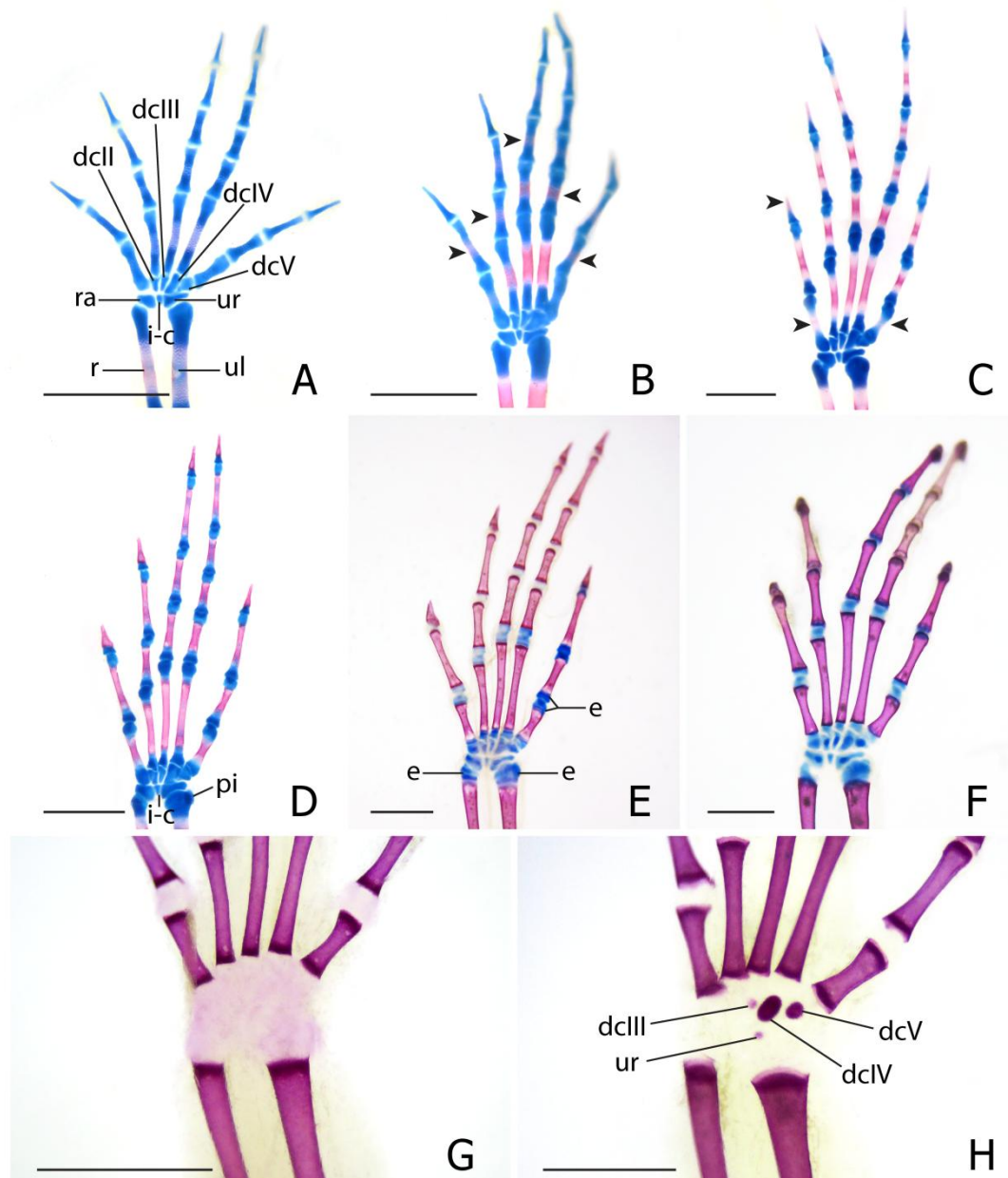


Figura 32. Sequência de osteogênese dos membros torácicos de *T. torquatus*. Estágio 37 (A): início de ossificação pericondral da diáfise da ulna e do rádio. Estágio 38 (B): ossificação dos metacarpos IV, III e II e da primeira falange de todos os dedos (cabeça de seta). Estágio 39 (C): neste estágio todos os metacarpos (incluindo o metacarpo V) e falanges (inclusive as ungueais) estão em processo de ossificação (cabeças de seta). Estágio 40 (D): avanço da ossificação dos metacarpos e falanges. Início do estágio 41 (E): epífises dos ossos longos como as falanges, metacarpos, rádio, ulna e úmero permanecem cartilagueos. Final do estágio 41 com autopódio corado com dupla coloração (F) e apenas com alizarina (G): ausência de ossificação dos elementos do carpo. Estágio 42 (H): focos avançados de ossificação do distal do carpo IV e V, e focos iniciais do distal do carpo III e ulnar. dcII-V, distal do carpo II-V; e, epífise; i-c, intermédio e central lateral; mcI-V, metacarpo I-V; pi, pisiforme; r, rádio; ra, radial; ul, ulna; ur, ulnar. Escala: 1mm.

menores que as demais e ligeiramente triangulares. Assim, a fórmula falangeal encontra-se igual ao do adulto 2.3.4.5.3. A sequência de formação condrogênica da cintura escapular e membro anterior é encontrada na tabela 6 do apêndice.

Osteogênese

O estilopódio inicia a sua ossificação pericondral pela diáfise do úmero no estágio 35. Já a ossificação das diáfises do rádio e ulna, que constituem o zeugopódio, ocorre no estágio 37 (Fig. 32A). Ao longo do desenvolvimento, estes elementos avançam a sua ossificação pela diáfise, a qual está quase toda ossificada no estágio 40, e finalizam a sua ossificação no estágio 42. As epífises destes elementos ossificam-se por centros de ossificação secundários no período pós-embrionário.

A partir do estágio 36, uma coloração rosa claro é visualizada medialmente na diáfise dos metacarpos IV e III, no entanto o processo de ossificação do metacarpo IV inicia-se apenas no estágio 37. Há um considerável avanço na ossificação dos metacarpos IV, III e II no estágio 38 “A”, e inicia-se a ossificação do metacarpo I. Neste mesmo estágio, as primeiras falanges de todos os dedos possuem centros de ossificação, assim como a segunda falange dos dedos V, IV e III.

No estágio 38 “B” as falanges de todos os dedos, exceto as ungueais, apresentam centros de ossificação (Fig. 32B). As falanges ungueais iniciam a sua ossificação no estágio 39, apresentando a fórmula falangeal do adulto: 2.3.4.5.3. Nesse estágio também se surge o centro de ossificação do metacarpo V (Fig. 32C). No estágio 40 a ossificação das diáfises dos metapódio avança e no estágio 42 as diáfises estão completamente ossificadas, permanecendo cartilaginosas apenas as suas epífises, as quais ossificam por centros de ossificação secundários após o nascimento. No final desse estágio inicia-se a ossificação da epífise distal do úmero. Também surgem no autopódio os centros de ossificação do ulnar e distais do carpo V, IV e III (Fig 32H). O centro de ossificação do distal do carpo IV é bem maior que os demais indicando que ele provavelmente surge antes. A sequência de formação osteogênica da cintura escapular e do membro anterior é encontrada na tabela 6 do apêndice.

Cintura pélvica

Condrogênese

O desenvolvimento da cintura pélvica inicia-se no estágio 33 “C” com o surgimento de três pequenos focos de condrificação, que consistem no ílio, ísquio e púbis, os quais retêm uma mínima quantidade de corante. Ainda nesse mesmo estágio ocorre um aumento de tamanho dos elementos, os quais progressivamente assumem formato de bastões, exceto o púbis que é mais curto. Próximo ao fim do estágio 33 (estado “D”) está formado o forame obturado do osso púbico. O progressivo aumento do tamanho dos elementos promove uma aproximação dos mesmos na região onde futuramente estará formada a fossa acetabular.

No início do estágio 34 (“A”), o ísquio ainda está separado do ílio e do púbis (Fig. 33A), e no fim do estágio 34 (“B”) ocorre o início de fusão desses elementos, até a completa fusão no estágio 37, estando, portanto, formadas duas hemibacias. Há uma expansão na extremidade ventral de cada ísquio iniciada no fim do estágio 35 (Fig. 33B), que ficam próximas no estágio 36 e começam a entrar em contato no início do estágio 37, formando a sínfise isquiática (Fig. 33C). Similarmente, no estágio 36, as extremidades do púbis ficam muito próximas, e no estágio 37 inicia-se a fusão das extremidades do púbis, formando a sínfise púbica. Ainda no início do estágio 37 formam-se pequenas projeções nas extremidades cranial e caudal da sínfise isquiática. Neste estágio, a projeção caudal é bifurcada na região de contato com o ísquio, continuando como uma estrutura única posteriormente. Essas projeções estão completamente formadas no estágio 39 “B” formando os processos epískuio e hipóskuio. Nesse mesmo estágio também está formado o processo epipúbis (Fig. 33E). No estágio 40 o hipóskuio forma um pequeno orifício na região de contato com o ísquio, e posteriormente se condrifica.

Ossificação

A ossificação dos ossos da cintura pélvica inicia-se no estágio 39 “A” (Fig. 33D), com o surgimento dos centros de ossificação simultaneamente para os ossos púbis e ílio. Com certo atraso, o centro de ossificação do ísquio inicia-se no fim desse estágio

(Fig. 33E) como uma ossificação estreita na borda anterior deste osso e avança por grande parte do seu corpo no estágio 40. Os centros de ossificação progridem pelo corpo dos ossos, estando cartilagíneas apenas suas extremidades na região da fossa do acetábulo e sínfises até o último estágio embrionário (Fig. 33F).

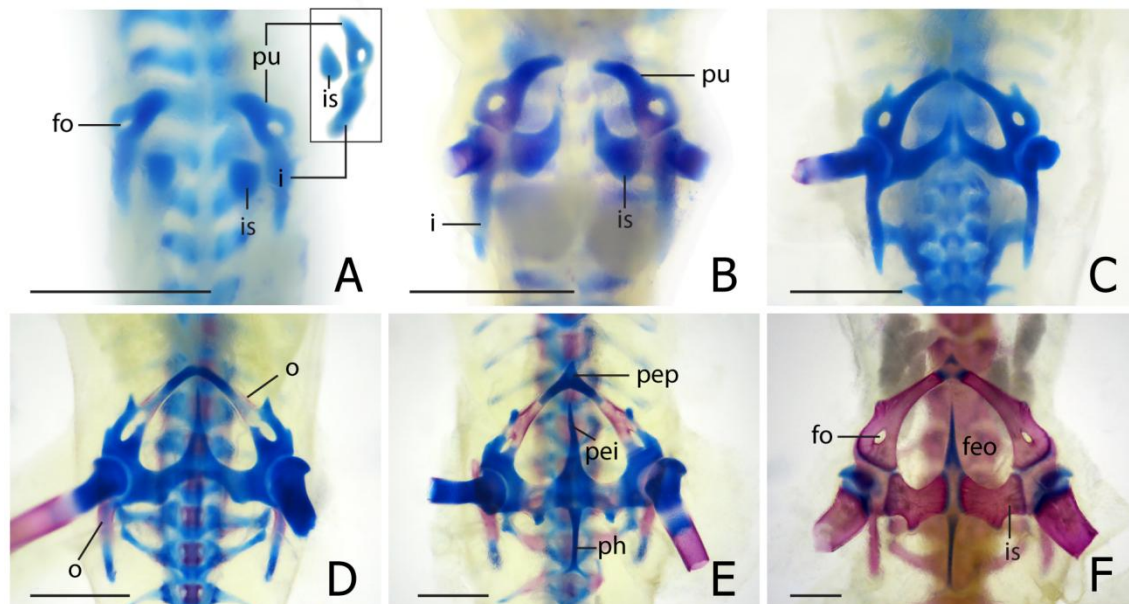


Figura 33. Sequência condrogênica e osteogênica de desenvolvimento da cintura pélvica de *T. torquatus*. Estágio 34 (A): ísquio ainda sem contato com púbis e ílio. Estágio 35 (B): o par de elementos do ísquio e púbis permanecem afastados medialmente. Estágio 37 (C): ocorre a aproximação dos elementos do ísquio e púbis formando, respectivamente, a sínfise isquiática e púbica. Início do estágio 39 (D): inicia-se a ossificação do púbis e ílio. Final do estágio 39 (E): inicia-se a ossificação do ísquio pela a sua borda anterior. Estágio 42 (F): elementos intensificam sua ossificação, mantendo-se cartilagíneas em suas sínfises. fo, forame obturado; feo, fenestra obturada; i, ílio; is, ísquio; pei, processo epiísqio; ph, processo hipóisqio; pep, processo epipúbis; o, ossificação. Escala: 1mm.

Membro pelvino

Condrogênese

Como no membro escapular, o desenvolvimento cartilagíneo do membro pelvino inicia-se com um segmento cartilagíneo contínuo em forma de “Y” no estágio 32. Apesar de relativamente curto, o estágio 33 é o mais significativo para a formação dos elementos do membro posterior, pois é aonde ocorre o surgimento de um grande

número de elementos. Assim, tal estágio pode ser subdividido em seis estados (A-F) para uma completa descrição dos eventos.

No estágio 33 “A” ocorre segmentação do filamento visualizado no estágio anterior, em três focos cartilágneos que originarão os elementos individualizados do estilopódio (fêmur) e do zeugopódio (tíbia e fíbula). Pequenas retenções de corante são

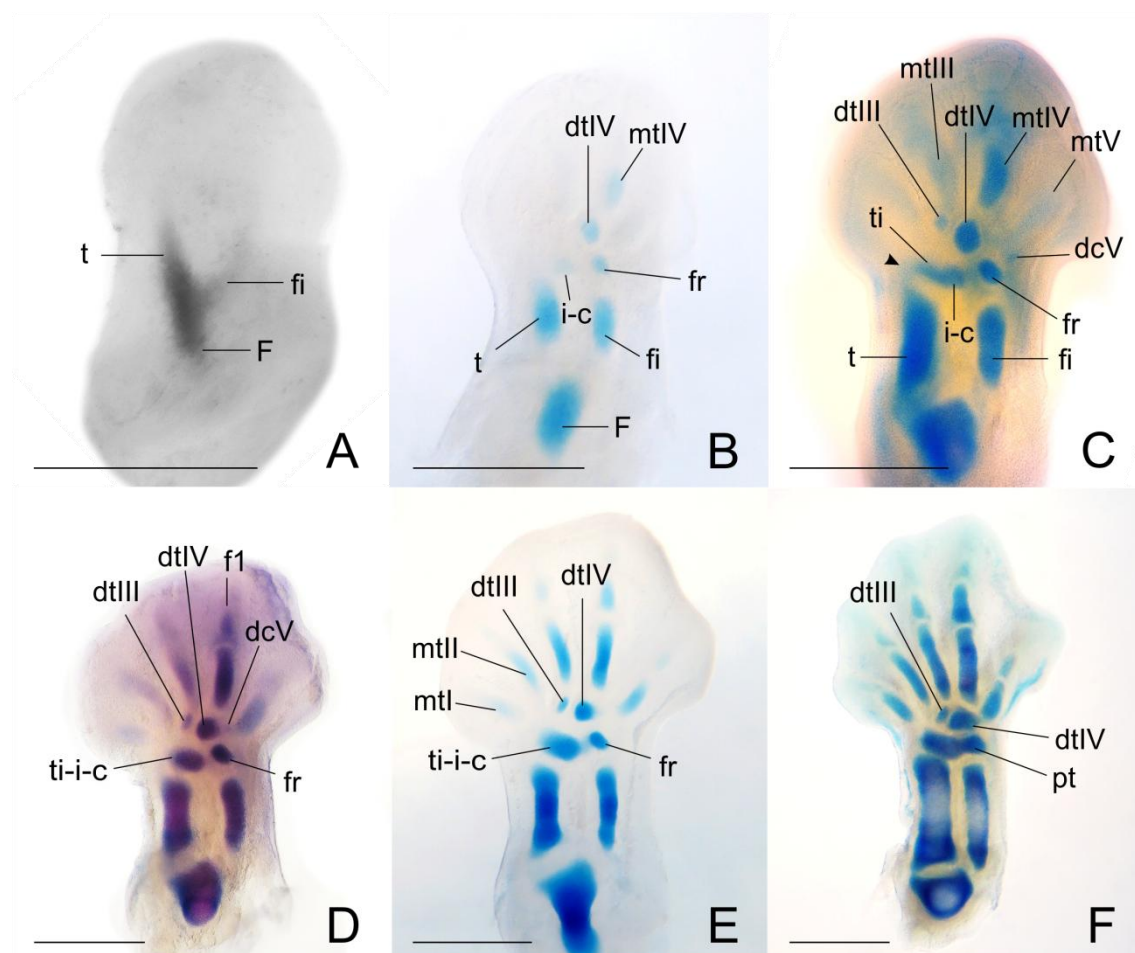


Figura 34. Sequência de condrogênese dos membros posteriores de *T. torquatus*. Estágio 32 (A): eixo cartilágneo em “Y” que representa o primórdio do fêmur, fíbula e tíbia. Estágio 33 “C” (B): diferenciação do intermédio-central e do eixo primário com o surgimento do distal do tarso IV e metatarso IV. Meio do estágio 33 (C): surgimento do distal do tarso III e do foco cartilágneo transitório do dcV; um feixe de conexão embrionária se forma entre o dtIV e o dtV, assim como também é visível uma área conectando a tíbia e o elemento composto formado pelo tibial e o intermédio-central (cabeça de seta). Final do estágio 33 (D): tibial e intermédio-central completamente fusionados, e foco transitório do dtV ainda visível. Início do estágio 34 (E): formação de uma área de conexão entre o tibial-intermédio-central e o fibular. Final do estágio 34 (F): proximal do tarso se forma e o dtIV assume um formato retangular. dtIII-V, distal do tarso III-V; F, fêmur; f1, falange 1; fi, fíbula; fr, fibular; i-c, intermédio central; mtI-V, metatarso I-V; pt, proximal do tarso; t, tíbia; ti, tibial; ti-i-c, tibial-intermédio-central. Escala: 0,5mm

registradas também no autopódio, correspondendo aos centros de condrição do fibular e distal tarsal IV. No estágio 33 “B” o centro de condrição do estilopódio encontra-se bem definido, enquanto os elementos do zeugopódio e autopódio permanecem fracamente distintos e com pouca retenção de corante. Nesse estado ocorre a retenção de corante em um foco cartilágneo lateral ao fibular, aqui interpretado como sendo o intermédio-central.

No estágio 33 “C”, completa-se a formação do arco primário com a diferenciação do distal do tarso IV e do metatarsal IV. O intermédio-central permanece individualizado e fracamente distinto. No estágio 33 “D” este último encontra-se mais distinto, com formato arredondado e parcialmente fusionado ao tibial, o qual tem formato de uma barra alongada horizontalmente. A presença de uma região de coloração mais fraca interligando a tibia ao elemento que se adere ao intermédio-central sugere que este elemento seja o tibial (Fig. 34 C). Também observamos a presença transitória do distal do tarso V e um feixe de conexão deste com o distal do tarso IV, sugerindo uma relação entre o distal do tarso V e o arco digital. O metatarso V também é fracamente distinguível. O distal do tarsal III e seu respectivo metatarso diferenciam-se, assim como o metatarso II.

No estágio 33 “F” (Fig. 34D) o metatarsal V encontra-se bem formado e com margens bem delimitadas, com exceção de sua extremidade proximal que é difusa devido ao início de fusão com o distal do tarso V, o qual ainda é visto como um foco cartilágneo pequeno e pouco distinto. O astragalus (tibial+intermédio-central) encontra-se formado e com margens claramente definidas. Surgem os focos de condrição do metatarsal I e da primeira falange do dedo IV. No início do estágio 34 ocorre a completa fusão do metatarsal V com o distal tarsal V, e os metatarsais I e II estão mais distintos. Forma-se uma área de conexão entre o astragalus e o calcâneo (fibular) indicando o início de fusão dessas estruturas (Fig. 34E). No fim desse estágio novas falanges estão segmentadas, sendo a fórmula falangeal: 0-1-1-2-1. O astragalus e calcâneo estão completamente fusionados, formando o proximal tarsal. O distal do tarso II é fracamente distinguível nesse estágio.

No estágio 35 o metatarsal I encontra-se mais longo, ocupando a área onde estaria o distal tarsal I, o qual não é visualizado na série ontogenética. O distal tarsal II é claramente distinguível e com margens distintas (Fig 35A). A fórmula falangeal no final deste estágio é 1-2-3-4-3. No estágio 36 é perceptível o aumento em tamanho do distal carpal IV, o qual possui formato triangular, bem como uma expansão lateral no

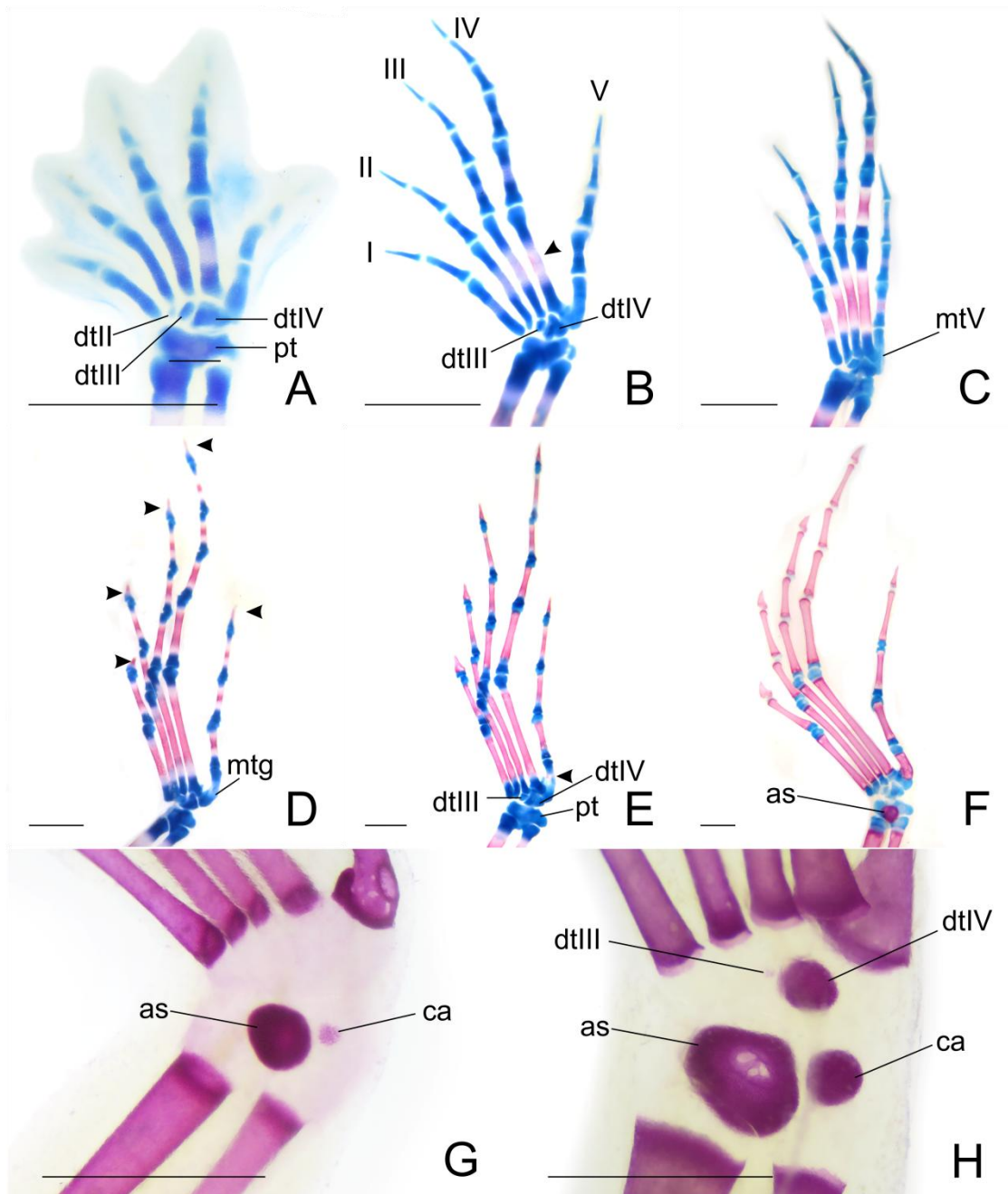


Figura 35. Sequência de osteogênese dos membros pelvino de *T. torquatus*. Estágio 35 (A): observa-se a formação tardia e individualizada do distal do tarso II. Estágio 37 (B): começo de ossificação do metatarso IV e fusão do distal do tarso II ao seu respectivo metatarso. Estágio 38 (C): dentre os metatarsos apenas o quinto ainda não iniciou a sua ossificação; primeira falange de todos os dedos em processo de ossificação e dedo IV com ossificação mais avançada em sua segunda falange em relação aos outros dedos. Estágio 39 (D): falanges ungueais iniciam sua ossificação. Estágio 40 (E): início de ossificação do metatarso V. Estágio 41 (F): surgimento do foco de ossificação do astragalus no proximal do tarso. Início do estágio 42 (G): foco de ossificação do calcâneo surge. Final do estágio 42 (H): o distal do tarso IV se ossifica e surge o pequeno foco de ossificação do distal do tarso III. Cabeças de seta indicam início de ossificação. as, astragalus; ca, calcâneo; dtII-IV, distal do tarso II-IV; mtV, metatarso V; mtg, metatarso ganchiforme; pt, proximal do tarso. Escala: 1mm.

proximal tarsal. Surgem os focos cartilagíneos das falanges ungueais, cuja fórmula falangeal é 2-3-4-5-4, como no adulto.

No estágio 37 começa a desenvolver-se uma pequena projeção lateral no metatarsal V. Ocorre a fusão do distal tarsal II ao metatarsal II. Todas as falanges ungueais estão bem formadas e possuem formato de um triângulo alongado. No estágio 38 a expansão da projeção surgida anteriormente no metatarsal V o torna com formato ganchiforme, como nos adultos. Dessa forma, encontra-se completa a sequência de desenvolvimento cartilagíneo do membro pelvino. Suscetíveis modificações ocorrerão apenas no aumento do tamanho dos elementos. A sequência de formação condrogênica da cintura pelvina e do membro pelvino é encontrada na tabela 7 do apêndice.

Ossificação

Os primeiros elementos do membro posterior a ossificarem-se são os do estilopódio (fêmur) e zeugopódio (tíbia e fíbula), os quais ossificam-se simultaneamente no fim do estágio 35. O metapódio começa a ossificar-se em seguida pela diáfise do metatarso IV no estágio 37 “A” (Fig. 35B) e pela diáfise do metatarso III no estágio 37 “B”. No início do estágio 38 os metatarsos II e I iniciam a sua ossificação, assim como as primeiras falanges de todos os dedos, com um grau maior de ossificação nas falanges dos dedos IV e III. A segunda falange de cada dedo também começa a ossificar, a do dedo IV com uma ossificação mais avançada que os demais (Fig. 35C), resultando na fórmula falangeal 1-2-2-2-2. No final do estágio 38 as falanges de todos os dedos, exceto as ungueais, estão em processo de ossificação, mudando a fórmula falangeal para 1-2-3-4-3.

No estágio 39 “B” as falanges ungueais começam a ossificar, e a fórmula falangeal reflete a de indivíduos adultos: 2-3-4-5-4 (Fig. 35D). No final deste estágio (estado “C”) a ossificação tardia do metatarso V se inicia, sua diáfise estando quase toda ossificada no final estágio 40, assim como os demais elementos do metapódio e acropódio. O astragalus é visto no estágio 41 como um elemento ossificado robusto e no início do estágio 42 surge o pequeno foco de ossificação do calcâneo. No final do estágio 42 o calcâneo aumenta consideravelmente de tamanho, o distal do tarso IV se ossifica e um discreto foco de ossificação do distal do tarso III é visível. As epífises dos ossos longos do membro pelvino tem sua ossificação no período pós-natal. A sequência

de desenvolvimento osteogênico da cintura pelvina e do membro posterior é encontrada na tabela 7 do apêndice.

DESENVOLVIMENTO PÓS-EMBRIONÁRIO DO PÓS-CRÂNIO

Membros anteriores

Estilopódio e zeugopódio: epífise proximal do úmero inicia a sua ossificação por um centro de ossificação secundário ainda no último estágio de desenvolvimento embrionário, no entanto, estes centros de ossificação foram vistos novamente apenas em eclodidos com CRC=26,5mm (3 semanas). Com CRC=29mm (5 semanas) surgem dois centros de ossificação secundários na cartilagem da epífise distal do úmero, iniciando-se a conexão entre eles através de uma estreita faixa óssea, e surge o centro de ossificação secundário na epífise proximal da ulna. No indivíduo com CRC=33,5 mm (7 semanas) inicia-se a ossificação de um terceiro centro de ossificação pré-axial na cartilagem epifisária distal do úmero, enquanto os outros dois centros estão unidos por uma faixa de conexão óssea. O centro de ossificação secundário da epífise distal da ulna surge no exemplar com CRC=33,5mm (9 semanas; Fig. 36C). O terceiro centro de ossificação da epífise distal do úmero começa a se fundir aos outros dois já fusionados no indivíduo com CRC=42,8mm (14 semanas). O centro de ossificação da epífise distal do rádio surge no exemplar com CRC=43,9mm (15 semanas). No exemplar de CRC=53,0mm (16 semanas) o sesamóide patela-ulnar ainda é cartilágneo e nenhuma das epífises dos ossos longos estão fusionadas com as suas diáfises ainda, apesar de alguns estarem adjacentes um ao outro, como no caso da epífise proximal do úmero e sua diáfise. A epífise proximal do rádio não se ossifica até este exemplar.

Autopódio: no estágio de pré-eclosão, o distal do carpo 4 e 5 estão em avançado estado de ossificação, enquanto que o ulnar e o distal do carpo 3 apresentam-se como focos em início de ossificação. Esses elementos, juntamente com o dc2, foram avistados como estruturas ossificações novamente apenas em juvenis com CRC=29mm (5 semanas). Esta ausência de ossificação nos elementos carpais de juvenis com até 4 semanas pode ter sido devido a uma descalcificação durante o processo de fixação e diafanização com dupla coloração, ou devido a uma variação intra-específica. No eclodido de CRC=33,5mm (7 semanas), o dc4, dc5, dc3, dc2 e ulnar estão claramente

ossificados e bem desenvolvidos (Fig. 36A). No indivíduo com o CRC=34,1mm (8 semanas) o radial se ossifica, assim como a epífise distal dos metacarpos e a epífise distal da última falange dos dedos, e no exemplar de CRC=33,8mm (9 semanas) visualizamos a retenção do corante vermelho de alizarina no último distal restante, o dc1. No espécime de CRC=40,5mm (10 semanas) surge um segundo centro de ossificação discreto no radial, entretanto esta ossificação é visualizada de forma concreta novamente apenas no exemplar de CRC=53,0mm (16 semanas). As epífises proximais das demais falanges começam a apresentar centros de ossificação a partir do exemplar de CRC=40,5mm (10 semanas). Com CRC=43,9mm (15 semanas), surge uma apófise distalmente localizada em relação ao distal do carpo II e outra distal em relação ao distal ao carpo V (Fig. 36B). Estas apófises consistem em ossificações independentes que caracterizam a inserção de um músculo ou tecido conjuntivo. No exemplar de CRC=53,0mm (16 semanas) o pisiforme inicia a sua ossificação, assim como a epífise proximal do metacarpo V e II. Também surge um pequeno centro de ossificação adjacente ao distal do carpo II e outro adjacente ao dcV; as epífises proximais dos metacarpos I, III e IV permanecem cartilaginárias; nenhum sesamóide palmar é visualizado e o intermédio-central ainda não iniciou sua ossificação neste indivíduo.

Membros posteriores

Estilopódio e zeugopódio: no juvenil com CRC=26mm (2 semanas) inicia-se a ossificação secundária da epífise proximal do fêmur, enquanto que a ossificação da epífise distal do fêmur ocorre no indivíduo com CRC=29,0mm (5 semanas). O centro de ossificação da epífise distal da fíbula surge no exemplar com CRC=33,5mm (7 semanas) e o centro de ossificação da epífise distal da tíbia no exemplar de CRC=40,5mm (10 semanas). No indivíduo com CRC=43,9mm (15 semanas) é visualizado um pequeno centro de ossificação secundário na cartilagem epifisial proximal da fíbula e um centro na epífise proximal da tíbia, além da ossificação do sesamóide tibial-lunular (Fig. 36F).

Autopódio: Os elementos tarsais iniciam a sua ossificação ainda no período embrionário pela ossificação do astragalus, calcâneo, distal do tarso IV e um foco inicial do distal do tarso III. Alguns juvenis demonstraram variar dos demais, como o de CRC=24,3mm (1 semana) em que apenas o astragalus e o distal do tarso IV estavam ossificados, e os de CRC=26,0mm (2 semanas) e CRC=26,3mm (4 semanas) que

apresentaram apenas o astragalus bem ossificado. Isto pode ser devido à uma descalcificação ou variação intra-específica. Com CRC=29,0mm (5 semanas), os quatro elementos ossificados vistos no período embrionário estão bem mais desenvolvidos e registrados de forma concreta daqui em diante. No indivíduo de CRC=33,5 (9 semanas) surgem os centros de ossificação secundários das epífises distais dos metatarsos e da epífise proximal do metatarso II. No exemplar de CRC=40,5mm (10 semanas) a epífise proximal do metatarso IV está bem ossificada, enquanto as epífises proximais do metatarso III e V estão iniciando a sua ossificação; ossificam-se também as epífises das falanges (Fig. 36D). A ossificação da epífise proximal do metatarso I variou, ossificando-se com CRC=39,0mm (12 semanas) e novamente apenas com CRC=43,9mm (15 semanas; Fig. 36E). A ordem de ossificação da epífise proximal dos metatarsos foi: II > IV > III, V > I.

Vértebras e costelas

No indivíduo com CRC=26,5mm (primeiro dia pós-eclosão), todas as vértebras pré-sacrais, sacrais e as duas primeiras caudais apresentam as metades dos seus arcos vertebrais separados um do outro pela sutura do arco neural (Fig. 36G). Nestas vértebras, cada metade dos arcos neurais está também separada do centro vertebral pela sutura neurocentral. As costelas estão todas ossificadas, exceto as suas extremidades distais e as costelas externas que permanecem cartilagíneas. No juvenil de CRC=29,0mm (5 semanas), algumas vértebras começam a apresentar a sutura do arco neural em uma linha em zig-zag devido ao início da sua fusão. A segunda vértebra caudal inicia a fusão da sutura do arco neural, sutura esta que não é mais vista com 6 semanas. A sutura neurocentral continua evidente desde a primeira vértebra cervical até a primeira vértebra caudal. No indivíduo com CRC=40,3mm (11 semanas), a fusão da sutura do arco neural se intensifica pelo aumento de interdigitação entre as metades do arco neural das vértebras (Fig. 36H). A fusão dorsal dos arcos neurais da primeira vértebra caudal ocorre no indivíduo com CRC=42,9mm (15 semanas), e até o CRC=53,0mm (16 semanas), os arcos neurais de nenhuma outra vértebra se fusionam. Neste último indivíduo também começa a ocorrer a fusão da sutura neurocentral, a qual ocorre em um gradiente caudocranial ao longo da coluna (Fig. 36I).

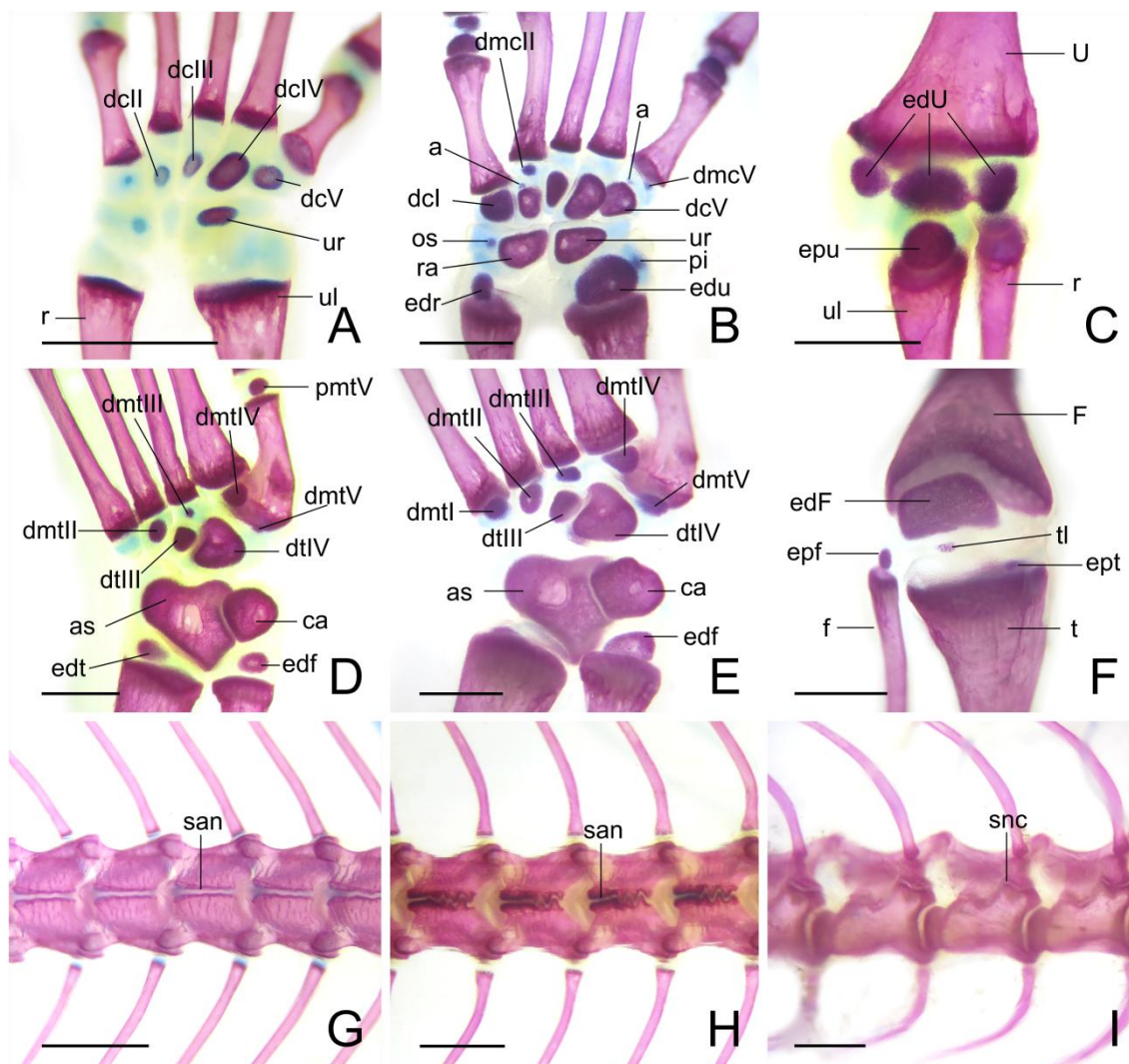


Figura 36. Sequência de ossificação pós-embriônica dos membros e vértebras de *T. torquatus*. Juvenil de 7 semanas (A): mão com dcV-II e ulnar ossificados. Indivíduo com 16 semanas (B): todos os elementos do carpo ossificados, exceto o intermédio-central. Segundo centro de ossificação do radial presente. Jovem de 10 semanas (C): cotovelo com três centros de ossificação da epífise distal do úmero presentes. Exemplar de 10 semanas (D): pé com todos os elementos do autopódio ossificados, exceto a epífise distal do metatarso I. Indivíduo com 16 semanas (E): todos os elementos do autopódio ossificados e bem desenvolvidos. Exemplar de 15 semanas (F): joelho mostrando o centro de ossificação da epífise proximal da fíbula e tíbia, do sesamóide lúnula-tibial e da epífise distal do fêmur. Indivíduo de 2 semanas (G) sutura do arco neural praticamente retilínea. Indivíduo de 11 semanas (H): sutura do arco neural com interdigitações. Exemplar de 16 semanas (I): sutura neurocentral em processo de fusão. a, apófise; as, astragalus; ca, calcâneo; dcI-V, distais do carpo I-V; dmcII e V, epífises proximais dos metacarpos II e V; dmtI-V, epífises proximais dos matatarsos I-V; dtII-IV, distais do tarso II-IV; edf, epífise distal da fíbula; edF, epífise distal do fêmur; edr, epífise distal do rádio; edt, epífise distal da tíbia; edu, epífise distal da ulna, edU, epífise distal do úmero; epf, epífise proximal da fíbula; ept, epífise proximal da tíbia; epu, epífise proximal da ulna; f, fíbula; F, fêmur; os, ossificação secundária do radial; pi,

pisiforme; ra, radial; san, sutura do arco neural; snc, sutura neurocentral; t, tibia; tl, tibial-lunular U, úmero; ul, ulna. Escala: 1mm.

As costelas esternais começam a calcificar no indivíduo com CRC=40,5mm (10 semanas), e estão consideravelmente mais calcificadas no exemplar com CRC=53,0mm (16 semanas). Neste, o processo odontóide da axis e as hipapófises das cervicais ainda não se fusionaram ao corpo vertebral. As extremidades dos processos transversos das vértebras sacrais estão próximas, mas ainda sem contato entre si. Os centros das vértebras caudais mais proximais estão em contato, aumentando o grau de distanciamento conforme se segue posteriormente na cauda.

Cintura escapular

No recém-nascido, a escápula e o coracóide estão ossificados mas separados um do outro por uma faixa cartilaginosa. A supraescápula permanece completamente cartilaginosa, assim como o epicoracóide. A supraescápula e o esterno iniciam a sua calcificação no juvenil com CRC=33,5mm (9 semanas), assim como a porção cranial dos bastões xifisternais. Com CRC=40,5mm (10 semanas) o esterno esta mais calcificado e surge um pequeno foco de calcificação endocondral na região do epicoracóide anterolateral ao esterno. No exemplar com CRC=42,8mm (14 semanas) a calcificação do epicoracóide assume um formato de meia lua e a do esterno se intensifica em toda a sua extensão.

No indivíduo com CRC=53,0mm (16 semanas), a fusão entre a escápula e o coracóide ainda não ocorreu. O epicoracóide avança a sua calcificação anteriormente, entretanto ainda não está fusionado ao coracóide. A supraescápula também esta mais calcificada mais ainda não esta fusionada à escápula.

Cintura pélvica

No indivíduo recém-eclodido o púbis, ílio e ísquio estão ossificados, mas separados um do outro por cartilagem. As sínfises púbica e isquiática são largas e sem sinais de calcificação.

A calcificação dos processos epiísquio, hipóísquio e epipúbis inicia-se no indivíduo de CRC=40,5mm (10 semanas), e é vista novamente com CRC=39,0mm (12 semanas), em que ocorre a calcificação da metade caudal do epiísquio, e da porção

cranial do hipoísquio e do epipúbis. As sínfises ainda estão distantes e sem mineralizações até o exemplar com CRC=53,0mm (16 semanas), enquanto que o epiísquio, hipoísquio e epipúbis estão completamente calcificados.

5. DISCUSSÃO

5.1 ESTÁGIOS EMBRIONÁRIOS

No presente estudo descrevemos a serie de desenvolvimento pós-oviposicional de *T. torquatus*, o primeiro para um tropidurídeo. Um total de 15 estágios de desenvolvimento *in ovo* foram descritos a partir de características morfológicas comumente utilizadas em séries de desenvolvimento embriológico. Os embriões do primeiro dia de oviposição de *T. torquatus* apresentaram caracteres avançados que se aproximam do estágio 28 de Dufaure e Hubert (1961), a referencia de desenvolvimento de lagartos mais amplamente utilizada. Portanto, parte considerável do desenvolvimento dos embriões ocorre ainda dentro das fêmeas, uma condição conhecida como oviparidade (ou ovoviparidade), aonde etapas de desenvolvimento como segmentação, gastrulação, neurulação e desenvolvimento somítico inicial se dão dentro do trato reprodutivo (Lemus et al., 1981).

Shine (1983) dividiu os répteis de acordo com o seu grau de retenção de ovos. Em um extremo há as tartarugas, crocodilianos e alguns poucos squamatas que ovipõem pouco depois da ovulação, e no outro os squamatas vivíparos que retêm os ovos durante praticamente todo o período de desenvolvimento dos embriões. Entre estes dois grupos se encontram a maioria dos squamatas ovíparos, cujos ovos se desenvolvem no útero por cerca de metade do seu desenvolvimento. Na maioria dos squamatas ovíparos, oviposição costuma ocorrer entre os estágios 26 e 33, que inclui a formação dos brotos de membros e desenvolvimento dos membros até a condensação dos dígitos no membro em forma de remos (Shine, 1983; Andrews e Mathies, 2000). Por volta do estágio 30 o volume e o peso dos ovos aumentam bruscamente devido a um grande aporte de água (Thompson, 1981), o que pode reduzir a mobilidade da fêmea e tornar desvantajosa a retenção dos ovos no útero (Shine 1980, 1983). Durante esta segunda metade do desenvolvimento os embriões também sofrem um crescimento exponencial que leva a uma grande demanda de oxigênio metabólico que os ovidutos de espécies ovíparas talvez não consigam suprir (Guillette, 1982; Shine 1983). Dentre os lagartos, o que

ovipõe mais cedo é *Chamaeleo lateralis* cuja deposição dos ovos se dá no estágio de gastrulação (Blanc, 1974) (equivalente ao estágio 8 de Dufaure e Hubert, 1961). Outros dois lagartos que ovipõem em estágios mais iniciais, aonde ainda não há sinais de broto de membro, são o teiúdeo partenogenético *Cnemidophorus uniparens* (Cuellar, 1971), no estágio 22, e o geconídeo *Paroedura pictus* (Noro et al., 2009), entre os estágios 22-24 de Dufaure e Hubert (1961). *T. torquatus* ovipõe no estágio 28 e é assim um típico squamata em relação a esta característica.

Apesar de necessário, comparar tabelas de desenvolvimento nem sempre é uma tarefa simples. A numeração dada a um estágio pode variar segundo o autor como ocorre, por exemplo, em Sanger et al. (2008) que indicaram o estágio de pré-broto de membro como estágio 1, o qual equivale ao estágio 26 de Dufaure e Hubert (1961). Noro et al. (2009), por sua vez, descreveram as mudanças morfológicas de *P. pictus* por dia, ao invés de por estágios. O número de estágios descritos também pode variar de acordo com o grau de minuciosidade com que se descreve o desenvolvimento de uma característica, sendo possível que diferentes estágios de um autor sejam equivalentes a um único estágio de outro autor. No entanto, peculiaridades de cada espécie também podem gerar diferenças no número de estágios. Dentre os lagartos, por exemplo, *Zootoca (L.) vivipara* (Dufaure e Hubert, 1961) possui 40 estágios; *T. torquatus*, *C. versicolor* (Muthukkaruppan et al., 1970), *A. impalearis* (Mouden et al., 2000), *E. macularis* (Wise et al., 2009) eclodem no estágio 42 e *A. sagrei* (Sanger et al., 2008) possui 44 estágios. Apesar do grau de arbitrariedade a que estão sujeitas as tabelas de estágios, estas são um ponto de partida fundamental para estudos comparativos e experimentais (Sanger et al., 2009).

Werneburg (2009) buscou uma linguagem comum para definir os caracteres de desenvolvimento ao introduzir o Sistema de Evento Padrão como uma ferramenta para comparação do desenvolvimento embriológico de espécies. Tabelas e um conjunto de caracteres de desenvolvimento comuns a diferentes grupos tais como vesícula óptica, vesícula ótica, arcos faríngeos, coração, número de somitos, membros, órgãos sexuais, entre outros, foram sugeridos para facilitar comparações interespecíficas entre vertebrados. Andrews e Greene (2011), por sua vez, observaram uma alta variabilidade em determinados caracteres como o número de fendas faríngeas, o desenvolvimento da cápsula óptica, a pigmentação do olho e o tamanho do corpo de *Uta stamburiana*. Tais autores apontaram que, de acordo com a espécie, alguns caracteres podem ser mais informativos que outros para indicar um determinado estágio.

Classificações baseadas em idade cronológica são pouco confiáveis devido a grande probabilidade que os embriões têm de apresentarem variações morfológicas não condizentes com a sua idade. Diferenças genéticas na taxa de desenvolvimento, na viabilidade e vigor sazonal dos embriões, no estágio de desenvolvimento no início de incubação, na temperatura dos ovos quando incubados e no tipo de incubadora, são possíveis causadores de disparidade morfológica de embriões da mesma idade cronológica (Hamburger e Hamilton, 1951). Retenção de ovos por estresse, estiagens, climas frios ou imprevisibilidade do ambiente também podem alterar o estágio do embrião durante oviposição (Shine 1983; Andrews, 2004). Experimentos com *Gallus gallus domesticus*, por exemplo, demonstram que um embrião de 6 dias pode variar entre os estágios 27 ao 31 (Hamburger e Hamilton, 1951). *Tropidurus torquatus* não foi exceção neste quesito pois embriões da mesma idade cronológica puderam ser incluídos em diferentes estágios. Resumidamente, portanto, diferenças no grau de desenvolvimento de indivíduos da mesma idade cronológica podem ser devido a variações intraespecíficas e/ou fatores externos (Wise et al., 2009). Tabelas de desenvolvimento visam justamente solucionar este problema permitindo avaliação de embriões segundo dados morfológicos e não cronológicos.

Squamatas de regiões tropicais precisam ser incubados a temperaturas próximas da que é encontrada quando se desenvolvem na natureza (Hubert, 1985). Incubações a 30°C, com variações de no máximo um ou dois graus, têm se mostrado ideal para squamatas tropicais (Licht e Moberly, 1965; Vinegar, 1973). Regiões temperadas, por sua vez, têm maior amplitude de variação de temperatura, e conseqüentemente embriões destas regiões podem ser incubados artificialmente entre 20 e 30°C (Hubert, 1985). Incubações a temperaturas mais elevadas podem acelerar o desenvolvimento dos embriões modificando o tempo de desenvolvimento. No entanto, a duração do desenvolvimento também é espécie-específica, pois uma vez incubadas duas espécies a uma mesma temperatura estas costumam diferir na duração do desenvolvimento (Hubert, 1985).

A temperatura também é conhecida por determinar a razão sexual de muitas tartarugas e crocodilianos (Yntema, 1976; Ferguson e Joanen, 1982; Deeming e Ferguson, 1989; Hubert, 1985). Alguns lagartos também apresentam sexo determinado pela temperatura como, por exemplo, *Agama agama* (Charnier, 1966) e *Eublepharia macularis* (Bull, 1980). De maneira similar a maioria das espécies de lagartos, *T. torquatus* não demonstrou uma tendência de razão sexual ao ser incubado a temperatura

constante de 30°C, indicando que fatores genéticos parecem ser os determinadores do sexo desta espécie (Bull, 1980).

A sequência de desenvolvimento morfológico *in ovo* de *T. torquatus* apresentou uma correspondência geral com os eventos embriológicos de outros lagartos, entretanto diferenças interessantes foram notadas no tempo de desenvolvimento de características como o olho e estruturas acessórias, arcos faríngeos, sacos endolinfáticos, primórdio do falo, membros, pigmentação e escamas. Para avaliar o desenvolvimento em um contexto filogenético, as comparações a seguir foram feitas com espécies próximas quando houveram informações disponíveis e com espécies mais distantes quando houve uma grande disparidade entre as espécies que vale a pena mencionar. As espécies próximas incluem os iguanios pleurodotes *A. sagrei* (Sanger et al., 2008), *Liolaemus gravenhorstii* (Lemus, 1967) e *Liolaemus tenuis* (Lemus et al., 1981). Inclusive, o gênero *Liolaemus* já foi considerado como parte de Tropicoduridae no passado. Estas espécies são ovíparas, exceto *L. gravenhorstii* que é vivípara. Oviposição em *T. torquatus* e *L. tenuis* ocorre no estágio 27-28 de Dufaure e Hubert (DH), isto é, quando os brotos de membros surgem. Oviposição em *A. sagrei* se dá no estágio 30 de DH, quando os brotos de membros apresentam uma crista apical distinta. A designação da numeração do estágio de *T. torquatus* e do vivíparo *L. gravenhorstii* é equivalente ao número de estágio de DH (± 1 estágio), pelo menos até o estágio 37 (*T. torquatus*) e 34 (*L. gravenhorstii*). Por exemplo, os membros se formam no estágio 27 e 28 e a mandíbula atinge a ponta da maxila no estágio 34-36 nestas espécies. Por sua vez, o número dos estágios de *L. tenuis* e *A. sagrei* são convertidos ao estágio equivalente de Dufaure e Hubert para facilitar as comparações.

Desenvolvimento dos membros e primórdio do falo

A tendência entre os amniotas é o aparecimento do membro torácico antes do membro pelvino, uma condição provavelmente primitiva uma vez que ocorre em Chondrichthyes e Osteichthyes (Richardson, 1999). Este padrão de surgimento dos membros é encontrado nos Testudines, com exceção das tartarugas marinhas cujos membros se desenvolvem ao mesmo tempo (Miller, 1985). Nos Crocodylia também é comum o aparecimento do membro torácico primeiro ou simultaneamente ao membro pelvino, como acontece em *Caiman latirostris* (Iungmam et al., 2008) e *Crocodylus porosus* (Magnusson e Taylor, 1980). Diferentemente, no entanto, os membros pelvins

se desenvolvem antes em *Alligator mississippiensis* (Ferguson, 1985 e 1987). Vieira et al. (2011) não conseguiram determinar a ordem de aparecimento dos membros do crocodiliano *Melanosuchus niger* apesar de coletas diárias terem sido realizadas. Como sugestão estes autores sugerem coletas de embriões de *M. niger* em intervalos menores que 24 horas para observação de detalhes de desenvolvimento tão acelerado como o do surgimento dos membros.

Entre os Squamatas é muito comum o membro torácico preceder o pelvino como acontece com *A. sagrei* (Sanger et al., 2008), *P. pictus* (Noro et al., 2009) e *E. macularis* (Wise et al., 2009), ou ambos os membros surgirem concomitantemente como em *A. impalearis* (Mouden et al., 2000), *C. versicolor* (Muthukkaruppan et al., 1970) e *Z. vivipara* (Dufaure e Hubert, 1961). *Tropidurus torquatus*, todavia, parece diferir da maioria dos lagartos uma vez que no estágio 28 o broto do membro pelvino esta bem desenvolvido, enquanto que o broto torácico consiste em um sutil inchaço mesodermal. Uma vez que embriões mais precoces não foram observados, não é possível confirmar com segurança se os membros posteriores se desenvolvem antes, isto é meramente sugerido devido ao seu estado mais avançado em relação aos membros anteriores. Uma outra possibilidade é que ambos os membros se desenvolvem ao mesmo tempo mas crescem em taxas diferentes. Apenas no lagarto gimnoftalmídeo fossorial *Calyptommatius sinebrachiatus* o membro pelvino é confirmado com um desenvolvimento que precede a do membro torácico, o que é apenas sugerido para o gimnoftalmídeo *Nothobachia ablephara* (Roscito e Rodrigues, 2012). Quanto ao desenvolvimento dos membros em outros pleurodontídeos, os membros torácico se desenvolvem no estágio 27 em *L. gravenhorstii* (Lemus, 1967) e *A. sagrei* (estágio 27 de DH; Sanger et al., 2008), e os membros pelvino no estágio 28. Já em *L. tenuis* ambos os membros surgem ao mesmo tempo no estágio 27 de DH (Lemus e Duvauchelle, 1966).

Os anfíbios são caracterizados por não terem uma tendência geral definido para a ordem de aparecimento dos membros. Em *Xenopus* (Nieuwkoop e Faber, 1967) e *Eleutherodactylus coqui* os membros pelvinos surgem antes (Richardson et al., 1998), enquanto que em *Rana temporaria* os membros se desenvolvem aproximadamente em sincronia. Entre os anfíbios urodelos, *Triturus vulgaris* peculiarmente apresenta um membro torácico tão acelerado que ele está condricado antes do aparecimento do broto do membro pelvino (Duellman e Trueb, 1994), enquanto que em *Salamandrella*

keyserlingii (Sitina, 1987) e *Onychodactylus japônica* (Kuzmin, 1995) a diferença entre os membros é praticamente insignificante.

Dentre os mamíferos encontramos uma propensão dos membros torácicos surgirem antes dos pelvianos (Bininda-Emonds et al., 2007), entretanto também há exceções como no caso do musaranho *Suncus murinus* (Yasui, 1993) cujos membros pelvianos surgem antes. É possível que diferenças no tempo de desenvolvimento dos membros possam ter um significado funcional. Em gambás, a formação dos brotos torácicos é mais acelerada que nos demais mamíferos, o que pode ser um reflexo da necessidade dos recém-nascidos de empregar os membros torácicos para subir até o marsúpio (McCrary, 1938). Variações nos mecanismos de desenvolvimento também podem espelhar uma alometria, ou seja, mudanças de forma devido a um crescimento diferencial (Richardson, 1999). Segundo Bininda-Emonds et al (2007) não houve uma correlação entre adaptações do membro tetrapoda adulto e heterocronia de sequência do membro torácico/pelviano durante condrogênese. Tais autores comentam que heterocronias alométricas, ou seja, diferenças na taxa de crescimento parecem ter um papel decisivo no formato final do membro adulto. Os marsupiais exemplificam isto bem uma vez que os adultos exibem um membro pelviano muito extenso apesar da extrema aceleração do desenvolvimento do membro torácico nos embriões. Outro caso intrigante que estes autores descrevem é o dos morcegos que, apesar de terem um dos menores graus de aceleração do membro torácico entre os eutérios, possuem um membro torácico consideravelmente alongado nos adultos.

Após surgimento do broto de membro, este aumenta de tamanho e desenvolve em sua margem distal a crista ectodérmica apical, a qual é responsável, juntamente com a zona de atividade polarizadora, pelo crescimento inicial dos membros em amniotas (Sun et al., 2002; Thewissen et al., 2006). Experimentos clássicos com embriões *G. gallus domesticus* demonstram que a remoção desta crista em estágios cada vez mais tardios causa a perda dos elementos distais dos membros (e.g.: Summerbell, 1974). Todavia a presença da crista ectodérmica apical não é universal entre os vertebrados, estando ausente no anuro *E. coqui* (Richardson et al., 1998), urodelos (Sturdee & Connock, 1975) e nos lagartos fossoriais *C. sinebrachiatus* e *N. ablephara* (Roscito e Rodrigues, 2012). Apesar disso o desenvolvimento dos membros progride normalmente nestas espécies (Richardson et al., 1998; Roscito e Rodrigues, 2012). Apesar de alguns autores não fazerem referência a crista apical em suas tabelas de desenvolvimento (ex.: Sanger et al., 2008; Muthukkaruppan et al., 1970), outros como Andrews e Green (2011)

apontam-na como um importante caráter diferencial e inclusive sugerem-no como um indicador mais confiável para delimitação de um embrião ao estágio 30 que outros caracteres mais sujeitos a variação, como pigmentação do olho e número de fendas faríngeas. Uma crista apical bem desenvolvida parece ser uma condição conservada, que caracteriza o estágio 30 de lagartos, como podemos ver pelas tabelas de desenvolvimento de *Z. vivípara* (Dufaure e Hubert, 1961), *A. impalearis* (Mouden et al, 2000), *P. pictus* (Noro et al., 2009), *E. macularis* (Wise et al., 2009), *A. sagrei* (Gredler et al., 2015) e também de *T. torquatus*. Vale ressaltar, contudo, que uma crista apical ectodérmica incipiente é vista primeiramente no estágio 29 em *T. torquatus*.

A morfogênese dos membros é um dos mais importantes critérios para determinar aproximadamente dois terços dos estágios *in ovo*. Em *T. torquatus* os membros apresentam formato de remo no estágio 31 e a segmentação de ambos os membros em autopódio e zeugopódio no estágio 32. As primeiras condensações digitais são vistas no estágio 33 com membranas digitais fortemente regredidas no estágio 36. A membrana interdigital então regride completamente no estágio 37 e garras aparecem no estágio 38. Em *Anolis*, condensações digitais aparecem no mesmo estágio que a placa digital (Sanger et al., 2008), diferindo de *T. torquatus* onde as duas características ocorrem em estágios diferentes. A sequência de desenvolvimento dos membros é bem mais acelerada no geconídeo *Tarentola annularis* (Khannoon, 2015), cuja membrana interdigital regride completamente e garras se desenvolvem no estágio 35, seguido de um evento diferenciado que é a regressão das garras nos dígitos I, II e V no estágio 37. Em *C. versicolor* (Muthukkaruppan et al., 1970), *A. impalearis* (Mouden et al, 2000), *E. macularis* (Wise et al., 2009) e *A. sagrei* (Sanger et al., 2008) a membrana interdigital também está ausente relativamente mais cedo, no estágio 36.

Estudos recentes usando linhagens celulares e análises de transcriptoma demonstram que a genitália de squamatas se desenvolve diretamente do lado ventral dos brotos de membros posteriores (Tschopp et al., 2014; Gredler et al., 2015). Estudos com *Anolis carolinensis* sugerem que devido a localização posterior do primórdio do tubérculo genital, este provavelmente se desenvolve no falo primordial e o inchaço do lábio cranial surge independentemente (Gredler et al., 2015). Uma protuberância próximo-ventral também é visto no membro posterior de *T. torquatus* no estágio 29, suportando estes achados recentes. No estágio 30, elevações do falo e lábio cranial são visíveis e separadas por um sulco discreto. Como o falo é mais pronunciado que o lábio cranial no momento em que são primeiramente vistos em *T. torquatus*, é plausível que o

falo inicia o seu desenvolvimento antes que o lábio cranial da cloaca. Em *Lacerta viridis* e na serpente *Natrix tessellate* é descrito que o hemifalo surge antes que o lábio cranial da cloaca (Raynaud e Pieau, 1985). Um cenário diferenciado é visto para o lagarto gimnoftalmídeo *Nothobachia ablephara* no qual o lábio cranial da cloaca se desenvolve antes que o broto do falo. Por sua vez ambos os primórdios são vistos simultaneamente no gimnoftalmídeo *Calyptommatus sinebrachiatus* (Roscito e Rodrigues, 2012). Contudo, mais estudos como mapeamento de destino celular ainda são necessários para confirmar se estas estruturas têm a mesma origem ou desenvolvem-se separadamente.

Características craniofaciais

O desenvolvimento craniofacial também é informativo para estagiamento e apresentam variações entre os lagartos. A pálpebra inferior surge no estágio 34 em *T. torquatus*, e mais cedo no estágio 32-33 de DH em *A. sagrei* (Sanger et al., 2008). Outra característica variável é o fechamento da fissura coroide que ocorre no estágio 30 em *T. torquatus* e *L. gravenhorstii*, e mais cedo, aproximadamente no estágio 28 de DH em *A. sagrei* (Sanger et al., 2008) e *L. tenuis* (Lemus e Duvauchelle, 1966). O número de arcos faríngeos presentes no momento que a pigmentação do olho começa também variou entre lagartos pleurodontídeos. Neste momento, cinco a quatro arcos são visíveis em *T. torquatus*, cinco são claramente distinguíveis em *L. tenuis* (Lemus et al., 1981), e os arcos 2, 3 e 4 estão parcialmente fusionados em *A. sagrei* (Sanger et al., 2008). Cinco arcos são ainda claramente reconhecidos com o avançar da pigmentação do olho em *L. tenuis*, sugerindo que os arcos faríngeos permanecem visíveis por mais tempo em *L. tenuis* do que nas outras espécies mencionadas. A completa fusão do primórdio facial ocorre aproximadamente ao mesmo tempo nestes pleurodontes, mas variou em relação aos gekonídeos, aonde esta característica ocorreu mais cedo no estágio 32 em *E. macularius* (Wise et al., 2009) e *T. annularis* (Khannoon, 2015).

Uma estrutura interessante é o dente de ovo, o qual é utilizado para rompimento da casca no momento da eclosão. O clado Unidentada é uma referencia a presença de um único dente de ovo e inclui todos os squamatas exceto em dibamidídeos e gekonídeos, que possuem dentes pares (Greer, 1985; Underwood e Lee, 2000; Vidal e Hedges, 2005). Apesar de sua importância como um caráter filogenético ele é raramente comentado em series de desenvolvimento de lagartos. Diferenças existem no tempo

relativo de desenvolvimento do dente de ovo, que é primeiramente visível no estágio 39 em *T. torquatus*, quando as garras já estão bem desenvolvidas, e são vistas mais cedo em *A. sagrei* (estágio 37 de DH) quando as garras começam a refletir a luz. Curiosamente, o dente de ovo de *Liolaemus tenuis* é reportado como ausente (Pandha e Thapliyal, 1967; Lemus et al., 1981), no entanto, estudos histológicos não foram conduzidos para confirmar se o primórdio do dente existe mas tem o seu desenvolvimento cesado. Lemus et al. (1981) sugerem que como a casca de ovo de *L. tenuis* é coriácea e não calcária, não necessita do dente de ovo para rasgá-la. Entretanto, outros lagartos com casca de ovo coriácea, como *T. torquatus*, possuem dente de ovo (Sanger et al., 2008; Wise et al., 2009, presente estudo), e utilizam-no para rasgar a casca. O dente de ovo não é mencionado no pleurodonte vivíparo *L. gravenhorstii* (Lemus, 1967), o que pode ser devido a sua ausência uma vez que o dente de ovo de squamatas vivíparos é comumente descrito como rudimentar ou ausente (Savage, 2002). Mais informações sobre esta estrutura certamente esclarecerá mais sobre a sua função e ocorrência entre os lagartos, podendo vir a ser útil em estudos evolutivos.

Os sacos endolinfáticos são massas brancas pareadas de depósito de carbonato de cálcio, os quais são visíveis pela pele na região ótica durante o desenvolvimento. Esta massa de cálcio persiste em adultos, mas não é detectada em todas as espécies de squamatas (Mangione e Monteiro, 2001). Em *T. torquatus*, os primeiros sinais de depósitos de cálcio no saco endolinfático são vistos no estágio 29, com deposição de cálcio distinta no estágio 30. Em *A. sagrei* a deposição de cálcio também ocorre aproximadamente neste período (estágio 30 de DH; Sanger et al., 2008). Por sua vez, depósitos de cálcio não são descritos nas séries de desenvolvimento de *L. gravenhorstii* e *L. tenuis* (Lemus, 1967; Lemus et al., 1981). Uma diferença considerável no tempo de desenvolvimento desta estrutura é visto no geconídeo *T. annularis*, no qual depósitos de cálcio são primeiramente vistos apenas no estágio 32, quando o autopódio apresenta condensações digitais.

Pigmentação e escamas

As escamas são elementos-chaves para a determinação dos últimos estágios de desenvolvimento dos lagartos e é considerado um importante delimitador de estágio pelo Sistema Padrão de Eventos proposto por Werneburg (2009). Todavia, há inúmeras disparidades no período e local onde se inicia o desenvolvimento dos primórdios de

escamas. As primeiras escamas de *T. torquatus* são vistas ao longo do dorso, cauda e membros anteriores no estágio 38, com escamas na cabeça surgindo no estágio 39. Em *Anolis sagrei* os primórdios de escamas surgem nos membros no estágio 37 de DH, enquanto que as escamas da cabeça surgem no estágio seguinte (Sanger et al., 2008). Em *L. tenuis* escamas surgem aproximadamente no mesmo estágio (estágio 37 de DH), mas em diversas regiões do corpo como flancos, abdome, membros e cabeça. Algumas espécies de lagartos não pleurodontes desenvolvem suas escamas bem mais cedo como *E. macularius* (Wise et al., 2009) e *Z. vivipira* (Dufaure e Hubert (1961) cujas primeiras escamas aparecem nos estágios 35 e 36, respectivamente, na metade caudal do embrião. Quanto as escamas da região cefálica, estas tornam-se evidente ao longo da cabeça de *E. macularius* (Wise et al., 2009), no focinho e mandíbula em *Z. vivipira* (Dufaure e Hubert (1961) no estágio 39.

O padrão de pigmentação também é outra característica típica dos estágios finais de desenvolvimento. Apesar disto, ele é conhecido pelo seu caráter subjetivo visto que pigmentos iniciais são geralmente vistos apenas no microscópio, e podem, portanto, passar despercebidas em fotografias (Werneburg, 2009). Mesmo assim, diferenças interessantes podem ser apontadas em relação a essa característica entre pleurodontes e não pleurodontes. Pigmentação e padrão de coloração são ambos vistos em *T. torquatus* no estágio 38 que é quando as garras são distinguíveis. Em *L. tenuis*, pigmentação se desenvolve mais cedo quando membranas interdigitais ainda estão presentes (estágio DH 36; Lemus et al., 1981), enquanto que em *L. gravenhorstii* pigmentação e desenvolvimento das escamas não é descrito (Lemus, 1967). Em *A. sagrei* a pigmentação também se desenvolve quando as garras estão distintas, mas o padrão de coloração é apenas visto dois estágios depois (Sanger et al., 2008), diferindo de *T. torquatus*. Em relação a espécies mais distantes também observamos variações no tempo de desenvolvimento da pigmentação. Os primeiros sinais de pigmentação ocorrem mais cedo em *Z. vivipira* (Dufaure e Hubert, 1961), cujo autopódio torácico e cabeça ficam recobertas de pigmentos no estágio 35. Em *E. macularius* (Wise et al., 2009), apesar do desenvolvimento acelerado das escamas no estágio 35, o seu padrão de pigmentação inicia-se tardiamente no estágio 40.

Pleurodontes e outros lagartos

Aqui serão resumidas as principais diferenças e similaridades observadas entre os lagartos pleurodontes e não-pleurodontes. Pleurodontes aparentemente compartilham com lacertídeos um diâmetro de pupila relativamente pequeno ao longo do desenvolvimento (Guerra-Fuentes et al., 2014), enquanto gekonídeos apresentam um diâmetro de pupila proporcionalmente grande (Noro et al., 2009; Wise et al., 2009; Khannoon, 2015). Pleurodontes também aparentam compartilhar uma fusão tardia do primórdio facial (estagio 35 em *T. torquatus*) comparado com gekonídeos (estagio 32; Wise et al., 2009; Khannoon, 2015), assim como um desenvolvimento tardio no desenvolvimento das escamas (estagio 38 em *T. torquatus*) comparado com lacertídeos (estagio 36; Dufaure e Hubert, 1961) e geckos (estagio 35; Wise et al., 2009; Khannoon, 2015). Em lagartos pleurodontes, o broto do falo aparenta se desenvolver antes que o lábio cranial da cloaca, enquanto que no lagarto não-pleurodonte *Nothobachia ablephara* o lábio cranial da cloaca se desenvolve antes, suportando a hipótese de uma origem distinta para estes dois primórdios. A sequência de desenvolvimento dos membros de *T. torquatus* mostra que os membros pelvicos desenvolvem antes, ou de forma mais acelerada, que os brotos torácicos, uma característica que difere de outros pleurodontes. Os únicos lagartos que apresentam uma situação similar são os gimnoftalmídeos *C. sinebrachiatus* e *N. ablephara* (Roscito e Rodrigues, 2012).

É possível que parte da variação na taxa de desenvolvimento dos lagartos possa estar relacionada à temperatura de incubação, umidade, mudanças sazonais durante o período reprodutivo e a diferenças inerentes de zonas biogeográficas distintas (Crastz, 1982; Packard et al., 1982; Shine 1983). Incubação simultânea de diferentes espécies a uma mesma temperatura ajudaria a diminuir o possível efeito de variáveis externas que podem dificultar comparações (Boback et al. 2012). Todavia, taxas de desenvolvimento diferenciado entre os lagartos também podem ser características espécie-específicas esclarecedoras de tendências e processos evolutivos.

5.2 ONTOGENIA DO ESQUELETO

CRÂNIO

Condrocrânio

O condrocrânio consiste em um arcabouço de estruturas cartilaginosas que formam o crânio embrionário e que são em sua maioria substituídas por elementos ósseos ao longo do desenvolvimento. Algumas regiões, contudo, ainda permanecem cartilaginosas como a cápsula nasal e parte da região orbitotemporal. Apesar de existirem estudos que exploraram o condrocrânio de lagartos, muitos táxons ainda não foram representados e a maioria das descrições não relata a série completa de desenvolvimento. O condrocrânio pode ser dividido em quatro regiões: região occipital (ou neurocrânio), região etimóide (ou nasal), região orbitotemporal e viscerocrânio (ou esplanocrânio).

A ordem de desenvolvimento destas regiões é variável entre lagartos. O neurocrânio se desenvolve antes que o viscerocrânio em *T. torquatus*, assim como no lacertídeo *Acanthodactylus boskiana* (Kamal e Abdeen, 1972), nos gymnoftalmídeos *Calyptommatius sinebrachiatus* e *Nothobachia ablephara* (Roscito e Rodrigues, 2012) e nos geckonídeos *Stenodactylus sthenodactylus* (Kamal, 1964b), *Ptyodactylus hasselquistii* (El-Toubi e Kamal, 1961), *Tropicolotes steudneri* (Kamal, 1964a), e *Tarentola mauritanica* (Kamal, 1965a), enquanto que no lacertídeo *Lacerta agilis* e no agamídeo *Calotes versicolor* (Beer, 1930; Ramaswami, 1946) a primeira estrutura do condrocrânio a condrificar é a cartilagem de Meckel do viscerocrânio. Outro padrão é visto no gymnoftalmídeo *Ptychoglossus bicolor* (Hernández-Jaimes et al., 2012) e nos scincídeos *Chalcides ocellatus* (El-Toubi e Kamal, 1959) e *Chalcides sepoides* (Kamal, 1969), nos quais os elementos do viscerocrânio se formam ao mesmo tempo que elementos do neurocrânio. Ainda não há consenso se essas variações na ordem de desenvolvimento de diferentes regiões do condrocrânio é informativo uma vez que espécies de uma mesma família apresentam padrões diferenciados de formação destas regiões. Investigações que incluam mais táxons dentro e entre famílias poderia esclarecer melhor esta questão.

O neurocrânio parece ter um desenvolvimento conservado entre répteis, no entanto ainda existem controvérsias quanto a conformação de seus constituintes procartilaginosa: a placa basal, as trabéculas, a placa trabecular e a cartilagem orbital

posterior. O primórdio da placa basal é dito como de origem pareada desde os gnastostomadas (Goodrich, 1930) e tetrapodas em geral (de Beer, 1937). De beer (1930) descreve a placa basal de *Lacerta agilis* como um fino filme cartilaginoso (os paracordais) que se forma em cada lado da notocorda. No estágio mais inicial de desenvolvimento da placa basal observado em *T. torquatus*, a placa basal aparentemente é única com a notocorda embebida nela sagitalmente. De acordo com Kamal e Abdeen (1972) não há uma origem dupla da placa basal, cujo seu primórdio foi visto como uma massa única na qual a notocorda está embebida em espécies de lagartos e cobras.

A formação de um par de trabéculas (*trabeculae cranii*) separadas uma da outra é considerada uma característica comum do condrocrânio inicial na maioria dos répteis. São poucos, contudo, os relatos destas estruturas uma vez que ocorrem muito cedo no desenvolvimento do condrocrânio. Estes elementos foram visualizados em *T. torquatus*, assim como em *T. fascicularis* (Sewertzoff, 1900), *C. ocellatus* (El-Toubi e Kamal, 1959), *P. hasselquistii* (El-Toubi e Kamal, 1961), *T. steudneri* (Kamal, 1964a), *S. sthenodactylus* (Kamal, 1964b), *T. mauritanica* (Kamal, 1965a), *C. sepoides* (Kamal, 1969) e *A. boskiana* (Kamal e Abdeen, 1972). Contudo, de Beer (1930) não relata as trabéculas como separadas nos estágio mais iniciais de *Lacerta agilis*, e sim fusionadas, ao contrário de Parker (1880) que menciona que nesta espécie, as trabéculas estão inicialmente separadas. Em *T. torquatus*, a primeira estrutura do condrocrânio visualizada foi a placa basal seguida pelo primórdio das trabéculas que consistem em duas hastes delgadas e o foco inicial da cartilagem acrocordal. Em seguida, o par de trabéculas se une em uma condensação procartilaginosa formando uma superfície laminar, a placa trabecular. Os trabalhos de Kamal acima citados são os únicos que relatam a presença desta placa trabecular, o que provavelmente se deve a análise de embriões em estágios mais precoces do que outros estudos que não o mencionam como, por exemplo, o de Beer (1930).

Outro elemento pró-cartilaginoso do neurocrânio é a cartilagem orbital posterior que foi descrita para *Ptyodactylus hasselquistii* (El-Toubi e Kamal, 1961) *Tropicolotes steudneri* (Kamal, 1964a) *S. sthenodactylus* (Kamal, 1964b) *Tarentola mauritanica* (Kamal, 1965a), *Chalcides sepoides* (Kamal, 1969) e *A. boskiana* (Kamal e Abdeen, 1972). Ele é definido como uma placa crescética completamente separado dos outros elementos do neurocrânio, ocupando a posição mais dorsal destes e perfurada pelo nervo óculo-motor em cada uma de suas extremidades. Entretanto nenhum outro autor além de Kamal reporta este elemento, e esta estrutura também não foi visualizada em *T.*

torquatus. Hernández-Jaimes et al. (2012) consideraram a cartilagem orbital posterior e a cartilagem acrocordal como a mesma estrutura, entretanto Kamal e Abdeen (1972) discutem que a crista selar (ou cartilagem acrocordal) não tem nenhuma relação com as cartilagens orbitais posteriores.

Segundo Bellairs e Kamal (1981) e Kamal e Abdeen (1972), a cartilagem acrocordal representa a margem anterior da placa basal, a qual após sofrer re-absorção é transformada na barra transversa que separa fenestra basicranial da fenestra pituitária, e depois ossifica virando a sela dorsal. Rieppel (1978) descreveu a crista selar como um elemento básico constituinte do condrocânio, assim como Hernández-Jaimes et al. (2012) que descreveram esta estrutura como uma barra transversal separada e localizada em frente à placa basal no gymnoftalmídeo *P. bicolor*. Em *T. torquatus* também observamos este elemento como um foco condrogênico inicialmente separado, que em seguida se estende em direção as trabéculas craniais.

O modo de origem do processo basipterigóide também varia entre lagartos. Em *T. torquatus* e nos gymnoftalmídeos *P. bicolor*, *C. sinebrachiatus* e *N. ablephara* o processo basipterigóide se forma a partir das extremidades da cartilagem acrocordal (Hernández-Jaimes et al., 2012; Roscito e Rodrigues, 2012). Outro modo de desenvolvimento ocorre em *Lacerta agilis* e *A. boskiana* cujos processos basipterigóides se originam das terminações posteriores das trabéculas (de Beer, 1930; Kamal e Abdeen, 1972), enquanto que em *Trachylepis capensis* estes processos se desenvolvem a partir dos processos pterigóides do complexo pterygoquadrado (Skinner, 1973).

O complexo pterigoquadrado está separado do quadrado desde o primeiro estágio em que foi analisado em *T. torquatus*, *Lacerta agilis*, *Chalcides ocellatus* e *P. bicolor* (de Beer, 1930; El-Toubi e Kamal, 1959; Hernández-Jaimes et al., 2012). Já em *Ptyodactylus hasselquistii*, *A. boskiana* e *Trachylepis capensis*, o processo ascendente, o processo pterigóide e a cartilagem quadrada formam um complexo fusionado durante o início do desenvolvimento (El-Toubi e Kamal, 1961; Kamal e Abdeen, 1972; Skinner, 1973). Outro ponto que vale resaltar é que a cartilagem Meckel e o quadrado não estão conectados um ao outro desde o início em *T. torquatus* e *Lacerta* (de Beer, 1930), enquanto que em *Ptyodactylus* e *A. boskiana* os componentes do arco mandibular encontram-se fusionados a partir de sua formação (El toubi e kamal, 1961; Kamal e Abdeen, 1972).

Skinner (1973) sugere que a cartilagem paranasal seja inicialmente um elemento separado da cartilagem parietotectal, a qual forma o teto e parte da lateral de cada

cápsula nasal. Isto também foi observado por Bellairs e Kamal (1981) para *Zootoca vivipara* e no presente estudo em *T. torquatus*, aonde a cartilagem paranasal surge como um foco separado da cartilagem parietotectal, assim como em *Hemidactylus turcicus* (Kamal, 1961a). Já Kamal e Abdeen (1972) viram estas estruturas sempre contínuas na maioria dos lagartos.

A fenestra superior é uma estrutura que pode ou não estar presente em lagartos. Ela não transpassa a cartilagem parietotectal de *T. torquatus* da mesma forma que em *Acanthodactylus boskiana* (Kamal e Abdeen, 1972), *Calotes versicolor* (Ramaswami, 1946), *Varanus* (Bellairs, 1949), *Tropicolotes tripolitanus* (Kamal, 1960), *Stenodactylus sthenodactylus* (Kamal, 1964b) e *Tarentola mauritanica* (Kamal, 1965a). De outro modo, a fenestra superior esta presente em *Lacerta agilis* (de Beer 1930), *Mabuya carinata* (Rao e Ramaswami, 1952), *Mabuya* sp., *Mabuya caissara* e *Mabuya macrorhycha* (Jerez et al., 2015), *Chalcides ocellatus* (El-Toubi e Kamal, 1959), *Eumeces schneideri* (Kamal, 1965b). Esta fenestra também ocorre em *Sphenodon punctatus* (Howes e Swinnerton, 1901), mostrando este ser o padrão ancestral de Lepidosauros, mas não está presente em Ophidia, Crocodilia ou Chelonia (Kamal e Abdeen, 1972)

Quanto às cartilagens orbitais, há diferentes formas de desenvolvimento da tênia marginal descritos na literatura. De Beer (1930) relata que em *Lacerta agilis*, a tênia marginal se origina da cápsula ótica e se projeta anteriormente até o plano suprasedal. Já Bellairs e Kamal (1981) comentam que, nos lagartos em geral, este elemento surge da porção posterior do plano suprasedal, e se alonga caudalmente em direção à cápsula ótica. Outro modo completamente diferente foi descrito para o gimnoftalmídeo *P. bicolor* no qual a tênia marginal origina-se sem conexão, mas próximo, do plano suprasedal e depois se estende caudalmente até cápsula ótica e rostralmente até contactar o plano suprasedal (Hernández-Jaime et al., 2012). Em *T. torquatus* observamos mais um padrão de desenvolvimento aonde a tênia marginal se origina da pila acessória e se estende posteriormente até alcançar a cápsula ótica. A tênia marginal também é reduzida em *T. torquatus* uma vez que não há a formação da porção anterior da tênia marginal (exceto por uma curta projeção), permanecendo aberta a fenestra epióptica. Esta mesma ausência da porção anterior da tênia marginal é encontrada em *Tropidurus etheridgei* (Lions e Alvarez, 1998) e *Polychrus acutirostris* (Guerra-Fuentes, 2006). Lobo et al. (1995) encontraram variação em *L. scapularis* cuja tênia marginal pode fechar ou não a fenestra epióptica. Em *Bachia bicolor* há inúmeras

reduções das cartilagens orbitotemporais, inclusive da tênia marginal que, por sua vez, se estende posteriormente a partir do plano suprasetal, mas finaliza muito antes de atingir a região occipital.

A pila antótica é outra estrutura que sofre redução em *T. torquatus*. Ela aparece durante o início do desenvolvimento embrionário, mas depois regride, o que faz com que as fenestras proótica e metóptica se tornem uma fenestra única. Condição similar a esta é encontrado em *T. etheridgei* (Lions e Alvarez, 1998), *L. scapularis* (Lobo et al., 1995) e *Polychrus acutirostris* (Guerra-Fuentes, 2006), entretanto não foi descrita a formação inicial da pila antótica nestas espécies, possivelmente por ausência de exemplares de estágios mais iniciais. Em *Plestiodon latiscutatus* foi descrito o desenvolvimento da pila antótica em estágio iniciais e seu posterior desaparecimento em estágios posteriores (Rice, 1920). Entre os gimnofthalmídeos a pila antótica é bastante variável, estando ela sempre separada da placa basal, seu comprimento podendo ser longo ou curto. Ela também pode estar ausente desde estágios mais iniciais como em *Bachia bicolor* e *Ptychoglossus bicolor* (Hernández-Jaime et al., 2012).

Osteocrânio

Os ossos do crânio são divididos em três componentes estruturais principais: o dermatocrânio que se desenvolve superficialmente recobrando o condrocrânio e o esqueleto visceral; o viscerocrânio (ou esplanctocrânio) derivado dos arcos faríngeos e o neurocrânio que abriga o cérebro e principais órgãos sensoriais. Na maioria dos lagartos, os elementos do neurocrânio e viscerocrânio costumam aparecer após o surgimento da maioria dos ossos dermais (Evans, 2008). Esta sequência é vista em *T. torquatus*, entretanto é atípica em *T. etheridgei* uma vez que o epipterigóide, um elemento do esplanctocrânio, se desenvolve ao mesmo tempo que a maioria dos elementos do dermatocrânio (Lions e Álvarez, 1998). O mesmo acontece com *Liolaemus quilmes* (Abdala et al., 1997) em relação ao quadrado (esplanctocrânio) e o exoccipital (neurocrânio) e com *Tupinambis merianae* (Arias e Lobo, 2006) em relação ao quadrado e epipterigóide, os quais surgem no mesmo estágio que a grande maioria dos ossos dermais.

Apesar de haverem algumas variações estruturais e temporais no desenvolvimento osteológico do crânio de lagartos, a maioria das suas características são conservadas. O primeiro osso do crânio a ossificar é invariavelmente o pterigóide, o

qual pertence ao dermatocrânio, seguido por ossos da mandíbula (Evans, 2008). *T. torquatus* segue esta tendência com o pterigóide surgindo primeiro, seguido pelo supra-angular da mandíbula. Em *T. etheridgei* o pterigóide também é o primeiro osso craniano a ossificar, enquanto que em *L. quilmes*, o pterigóide, o supra-angular e o dentário ossificam-se ao mesmo tempo. O scincídeo *Mabuya macrorhyncha* também desenvolve o dentário juntamente com o pterigóide (Jerez et al., 2015) e em *Lacerta agilis* o supra-angular da mandíbula também esta dentre os primeiros a ossificar (Rieppel 1994).

Nos lagartos, o lacrimal esta sempre dentre os últimos ossos dérmicos a surgir. Os últimos ossos a surgirem são geralmente os primeiros a estarem ausentes ou reduzidos em muitos lagartos como em algumas espécies de Scincidae, Lacertidae, Iguania e Gymnophthalmidae (Estes et al., 1988; Roscito e Rodrigues, 2012). Em *T. torquatus* o lacrimal é último elemento dérmico a se ossificar no estágio 39. Em *T. etheridgei*, os últimos ossos dermais que surgem nesta espécie são o lacrimal, nasal, pós-orbital e pós-frontal, em estágio de pré-eclosão (Lions e Álvarez, 1998). Estes dois tropidurídeos diferem bastante, portanto, no padrão de ossificação destes ossos uma vez que em *T. torquatus* o pós-orbital ossifica-se bem mais cedo no estágio 37 e o pós-frontal e nasal no estágio 38. O pós-orbital também esta dentre os últimos ossos dermais a surgir em espécies mais distantes como *Tupinambis* ssp., *Lacerta* (Rieppel, 1992a, 1994; Arias e Lobo, 2006) e *P. bicolor* (Hernández-Jaimes et al., 2012). Os últimos ossos dérmicos a surgir em *L. quilmes* são o pós-frontal, vômer, e lacrimal no estágio de pré-eclosão (Abdala et al., 1997). Em *L. scapularis*, estes mesmos ossos e o nasal são os últimos elementos do dermatocrânio a se ossificar (Lobo et al., 1995). As espécies de Liolaemidae citadas compartilham, portanto, o vômer como um dos últimos elementos dérmicos a se formar, o que não ocorre em *T. torquatus* e *T. etheridgei*.

Já a ossificação do teto craniano em *T. torquatus* e *T. etheridgei* (Lions e Álvarez, 1998) ocorre da forma similar aonde a ossificação do parietal antecede a do frontal, o que também acontece no anguidae *Elgaria coerulea* (Good, 1995). Já em *Liolaemus*, o frontal e parietal se desenvolvem simultaneamente (Lobo et al., 1995; Abdala et al., 1997), o que aparentemente é a sequência de ossificação mais comum em squamatas (Arias e Lobo, 2006). Também há uma terceira sequência onde o frontal surge antes que o parietal, que ocorre em *Lacerta agilis exigua* (Rieppel, 1994a). O nasal costuma aparecer depois do frontal e parietal em squamatas (Arias e Lobo, 2006), no entanto em *T. torquatus* o frontal e nasal surgem ao mesmo tempo, ambos depois do aparecimento do parietal, apresentando a sequência parietal > frontal-nasal. Em *T.*

etheridgei a sequência vista é parietal > frontal > nasal (Lions y Álvarez, 1998), e em *L. scapularis* encontramos a série frontal-parietal > nasal (Lobo et al., 1995), assim como em espécies mais distantes como *Tupinambis* (Arias e Lobo, 2006). Em *L. quilmes*, contudo, os ossos frontal, parietal e nasal surgem ao mesmo tempo (Abdala et al., 1997).

Os primeiros ossos do neurocrânio a ossificarem em *T. torquatus* são o parabasisfenóide, o exoccipital, enquanto que em *T. etheridgei* é o basioccipital. Já em *L. scapularis* a maioria dos elementos do neurocrânio surgem ao mesmo tempo, exceto o supraoccipital e o orbitoesfenóide. Em *L. quilmes* o exoccipital é o primeiro assim como em *T. torquatus*. Em relação aos demais ossos condrais que constituem o esplanctocrânio também há divergências quanto ao primeiro elemento que se forma, os quais são o: ceratobraquial I em *T. torquatus*, o epipterigóide em *T. etheridgei*, o quadrado, epipterigóide e a columela em *L. scapularis*, e o quadrado em *L. quilmes*.

As espécies de *Liolaemus* compartilham o orbitoesfenóide e o articular como os últimos elementos condrais a se ossificar, sendo que o supraoccipital também se ossifica junto com estes em *L. scapularis* no período pré-natal. Em *T. etheridgei*, o orbitoesfenóide e a columela se ossificam somente no período pós-natal. Já em *T. torquatus* a columela é o último a se elemento a se ossificar ainda no período pré-natal, enquanto que os ossos articular e a extracolumela ossificam no período pós-natal. No tropidurídeo *Stenocercus guentheri*, a ossificação do articular também é pós-embriônica. Isto difere consideravelmente de *T. etheridgei* aonde o articular ossifica bem mais cedo, no estágio 34 (equivalente ao estágio 38 de *T. torquatus*), e de *L. quilmes* e *L. scapularis* cuja ossificação do articular ocorre em estágios pré-eclosão.

A ossificação do orbitoesfenóide em *T. torquatus* se dá a partir da pila metóptica, tênia medial e pila acessória, formando um elemento trirradiado. Nos tropidurídeos *T. etheridgei* e *S. guentheri*, assim como no liolaemídeo *L. scapularis*, apenas a pila metóptica se ossifica. Em *S. guentheri*, para o qual há uma série do desenvolvimento pós-natal, não houve variação ontogenética no grau de ossificação deste elemento (Torres-Carvajal, 2003). A ossificação apenas da pila metóptica também é encontrado em espécies mais distantes como *Trachylepis capensis* e *Mabuya* sp. (Skinner, 1973). Já a formação de um orbitoesfenóide trirradiado, como em *T. torquatus* também é descrito para outras espécies de lagartos mais distantemente relacionados como os Gymnophthalmidae (e.g.: *P. bicolor*, *P. festae*, *Anadia ocellata*, *A. bogotensis* e *Cercosaura argulus*) e Teiidae (e.g.: *Cnemidophorus lemniscatus*; Hernández-Jaimes

et al., 2012). Contudo, o modo de ossificação nestas espécies se dá de modo diferente do que ocorre em *T. torquatus*. Nelas o orbitoesfenóide inicia sua ossificação no último estágio de desenvolvimento pós-natal pela porção anterior da pila metóptica, e apenas no neonato se torna um elemento tripartido, enquanto que em *T. torquatus* esta condição já é vista desde o primeiro momento que a observamos no período pré-natal. *T. torquatus* também não apresentou avanços no desenvolvimento desta estrutura durante o período pós-natal, diferindo do que é visto em iguanios de grande porte aonde os orbitoesfenóides expandem a sua ossificação ao longo do desenvolvimento, até tornarem-se elementos tetraradiados, que podem inclusive fundir-se um ao outro (de Queiroz, 1987).

O supraoccipital apresenta variação quanto ao número de centros que participam na sua ossificação. Em *T. torquatus* este osso ossifica por meio de um único centro, enquanto que em *L. quilmes* é descrito que o supraoccipital surge por meio de dois centros de ossificação (Abdala et al., 1997). O mesmo é relatado para *L. scapularis*, com base na presença de uma sutura na linha médio dorsal (Lobo et al., 1995), a qual não foi visualizada em *T. torquatus*. Em *T. etheridgei*, não são descritos quantos centros de ossificação formam o supraoccipital, apenas é descrito que a sutura médio-dorsal foi observada em um estágio posterior ao de início de formação deste osso (Lions y Álvarez, 1998). Jolie (1960) relata que em lagartos, o supraoccipital surge de um único centro do teto sinótico ou teto posterior, e se funde rapidamente com centro epiópticos bilaterais da cápsula ótica. No ofídio *Naja h. haje* este osso se desenvolve por meio de centros de ossificação epiópticos separados (Khannon e Evans, 2015).

Informações sobre a ossificação do aparato hioide são escassas. Em *T. torquatus*, o ceratobraquial I ossifica cedo no período pré-natal, a partir de um centro de ossificação em sua porção medial. Em *C. ocellatus* também ocorre a ossificação do ceratobraquial I pela sua porção media, contudo no momento de sua eclosão (Mohammed, 1988). No lacertídeo *Gallotia simonyi* são descritos três centros de ossificação para o ceratobraquial I (Siebenrock, 1894 *apud* Mohammed, 1988), enquanto que para *Zootoca (Lacerta) vivipara* a ossificação deste osso também é a partir de um único centro medial (Rieppel, 1992a).

Desenvolvimento pós-embrionário do crânio

Uma das principais características que caracterizam o desenvolvimento craniano no período pós-natal é fechamento do teto craniano através do frontal e parietal. Neonatos de iguania são caracterizados por apresentarem o fechamento da fontanela parietal com um grande atraso em relação a outros lagartos, com esta fontanela geralmente permanecendo aberta até mesmo após atingirem a maturidade sexual (Maisano, 2001). *T. torquatus* nasce com o teto craniano muito pouco ossificado uma vez que apresenta os frontais incompletamente fusionados posteromedialmente e o parietal consiste em uma ossificação estreita que ocorre apenas ao longo do seu bordo posterior e lateral, permanecendo aberta uma larga fontanela parietal. Para *T. etheridgei* também é relatado que o teto da abóbada craniana permanece praticamente todo aberto em juvenis, assim como em *L. scapularis* (Lobo et al., 1995). Outras espécies não incluídas no clado iguania também nascem com uma larga fontanela parietal como, por exemplo, o anguídeo *Elgaria coerulea*, o lacertídeo *Lacerta vivipara* e o geckonídeo *Gonatodes albogularis* (Rieppel, 1992b; Maisano, 2001).

A fusão dos frontais costuma iniciar no período pré-natal em lagartos, entretanto nas espécies *Coleonyx variegatus*, *Cnemidophorus tigris* e *Elgaria coerulea* isto ocorre inteiramente durante o desenvolvimento pós-natal (Maisano, 2001). A condição oposta é vista em neonatos de outras espécies, com a completa fusão dos frontais e ossificação de praticamente toda a superfície parietal, exceto por uma pequena fontanela parietal, no gimnoftalmídeo *Potamites eupleopus*, no scincídeo *Chalcides ocellatus* (Maisano, 2001) e no geckonídeo *Hemidactylus homoeolepis* (Mohammed, 1989). Lagartos fossoriais possuem um dos mais elevados graus de ossificação do crânio ao eclodirem. Isto é visto nos eclodidos dos anfisbenídeos *Bipes biporus* (Maisano 2001) e *Amphisbaena darwini* (Montero et al 1999) e é deduzido nos juvenis dos lagartos fossoriais *Acontias leagris* (Scincidae; Brock 1941) e *Anniella sp* (Anguidae; Bellairs 1950), cujos parietais apresentam-se completamente fusionados. Segundo Bellairs e Kamal (1981) a ossificação acelerada do dermatocrânio em escavadores especializados reflete uma associação entre desenvolvimento e uso de microhabitat.

O fechamento da fontanela parietal apresenta padrões diferentes tanto na direção de ossificação quanto na fenestra pineal remanescente. Nos iguanídeos é comum a ocorrência de duas orientações de ossificação, sendo elas lateral-medial e posterior-anterior. Similarmente ao que ocorre em *T. torquatus*, em *Stenocercus guentheri*, ambos

Tropiduridae, a ossificação dos ossos frontal e parietal resulta numa fenestra pineal de tamanho arredondado em neonatos, localizando na sutura frontoparietal (Torres-Carvajal 2003). De outro modo, em geckos como *Cyrtodactylus pubisulcus* (Gekkonidae), a ossificação dos parietais gera uma fontanela de formato cruciforme e os parietais ossificam-se separadamente na direção lateral-medial, formando uma sutura longitudinal (Rieppel 1992b).

VÉRTEBRAS E COSTELAS

As vértebras dos répteis podem ser separadas em distintos segmentos ao longo da coluna vertebral que são denominadas região pré-sacral, sacral e caudal (Romer, 1956). A região pré-sacral, por sua vez, pode ser subdividida nos segmentos cervical, dorsal torácica, dorsal pós-torácica e lombar (Krause, 1978). O esqueleto axial de *T. torquatus* apresenta todas estas regiões, exceto a lombar que é caracterizada por ser desprovida de costelas. Outros exemplos de espécies que também não possuem região lombar são *Liolaemus arambarensis* (Silva e Verrastro, 2007) e *A. mississippiensis* (Rieppel, 1993c).

A coluna vertebral dos vertebrados demonstra ter uma sequência de desenvolvimento predominantemente crânio-caudal. Em *T. torquatus*, observamos este gradiente na condrogênese dos elementos vertebrais, uma vez que foi vista inicialmente nas regiões cervical e dorsal, seguida pelas regiões sacral e caudal. O primeiro elemento que se desenvolve é o par de arcos neurais, seguido pelos focos cartilagíneos pares do corpo vertebral. A presença de dois focos iniciais na condrogênese do corpo vertebral também é relatado para *Aplone spinifera* (Sheil 2003). Para *Liolaemus scapularis* também é relatado que o arco neural inicialmente está mais desenvolvido que o corpo vertebral, sugerindo que o arco neural se forma primeiro (Lobo et al., 1995). Um padrão de desenvolvimento diferente foi relatado para scincídeos, aonde a condrogênese se inicia pelo centro vertebral e subsequentemente pelos arcos neurais (Hugi et al., 2010), seguindo a mesma ordem de ossificação das suas vértebras.

O processo de ossificação das vértebras nos répteis parece ser conservado, com o corpo vertebral ossificando antes que os arcos neurais, ao contrário do que ocorre comumente durante a condrogênese. A ossificação das vértebras também segue uma sequência anteroposterior típica em lagartos (Rieppel, 1992a). A ossificação das costelas, por sua vez, apresenta uma dissociação em relação a ossificação das vértebras

em lagartos. Em *T. torquatus*, assim como em *Zootoca vivipara* (Rieppel, 1994a), as costelas cervicais não seguem um gradiente anteroposterior, uma vez que as vértebras cervicais mais posteriores ossificam antes que as anteriores. As costelas dorsais destas duas espécies mantêm um desenvolvimento anteroposterior, no entanto este gradiente não é contínuo com os processos transversos das vértebras sacrais (denominados costelas por alguns autores) e vértebras sacrais, pois estes se ossificam antes que as últimas costelas dorsais. Em *Lacerta agilis* nenhuma das costelas se desenvolve em um gradiente anteroposterior, ocorrendo primeiro a ossificação das costelas esternais, seguido por ossificações das demais costelas tanto no sentido anterior quanto posterior (Rieppel, 1994a). No testudine *Aplone spinifera* a ossificação das vértebras cervicais posteriores e dorsais anteriores, assim como das vértebras dorsais-sacrais posteriores, são mais acelerada que as demais, mantendo-se um gradiente anteroposterior apenas nas vértebras caudais (Sheil 2003). Em *T. torquatus* e lacertídeos, os processos transversos sacrais e caudais seguem uma sequencia anteroposterior (presente estudo; Rieppel, 1994a).

Os répteis são comunmente conhecidos por possuírem costelas sacrais. Moodie (1907), entretanto, propôs que os lagartos são únicos entre os répteis, pois não possuem costelas sacrais, diferenciando-os inclusive do lepidosauro basal *Sphenodon*, o qual possui centro de ossificação independente para as costelas sacrais. O desenvolvimento da região sacral de *T. torquatus* aparenta seguir, até o momento, essa condição diferenciada dos lagartos, uma vez que o precursor cartilágneo do processo transversal sacral é contínuo com o seu corpo vertebral desde o estágio mais inicial em que é avistado. Outros autores, contudo, relatam malformações em que a região sacral possui costelas com a mesma aparência que as costelas das vértebras pré-sacrais em *Stellagama stellio* (Agamidae), e que isto seria indicativo de que as costelas destas regiões são estruturas homologas (El-Toubi, 1947a; Kamel, 1951). Uma anomalia similar também foi vista em um exemplar adulto de *T. torquatus* no presente estudo. Kamel (1952) descreve que em *Chalcides* (Scincidae) só há uma vértebra sacral, ou primária, que se conecta com o ílio e que se origina de dois rudimentos mesenquimais, um ventral e outro dorsal. A segunda vértebra sacral desta espécie possui, segundo Kamel (1952), processos transversos iguais aos das vértebras caudais e que assim, esta vértebra sacral poderia ser chamada de primeira caudal ou sacral secundária. Siebenrock (1894; *apud* Kamel, 1952) também descreveu que a primeira vértebra sacral de lagartos possui costelas e não processos transversos. Malashichev (2001) discorda e afirma que

ambas as vértebras sacrais de lagartos possuem costelas, apesar de cada vértebra sacral poder apresentar diferenças entre si. Apesar de terem visto condensações mesenquimais das costelas separados do arco neural, Malashichev (2001) comenta que estas não formam um elemento cartilágneo separado, do mesmo modo que em *T. torquatus* (presente estudo). Já Werner (1971) notou um elemento cartilágneo discreto entre os processos transversos sacrais e o ílio de *Ptyodactylus* (Gekkota), sugerindo a presença de costelas sacrais.

Durante a ossificação do processo transversal (ou costela) sacral de *T. torquatus*, observamos que ele se forma como uma expansão da ossificação pericondral do corpo vertebral. Estes dados são condizentes com Rieppel (1992a) que afirma que as vértebras sacrais e caudais apresentam processos transversos uma vez que a ossificação destes é contínua com a ossificação do arco neural em lagartos. Por sua vez, Holder (1960) relata a presença de suturas próximas ao corpo da vértebra indicativas de sua conexão com costelas sacrais. Malashichev (2001) observou centros separados de ossificação pericondral no primeiro par de costelas sacrais em alguns indivíduos de pré-eclosão de *L. agilis*. O autor comenta que a razão de não haver centros de ossificação separados em outros espécimes pode ser devido a um atraso na ossificação das costelas sacrais, cujo centro de ossificação não seria visualizada devido ao avanço da ossificação pericondral do arco neural. Centros de ossificação separados que caracterizam as costelas sacrais já foram reportados para *Uromastix* (Agamidae) e *Tropidurus* sp. (Siebenrock, 1894, *apud* Kamel, 1952).

Tetrapodas ancestrais, assim como *Sphenodon*, caracterizam-se pela presença de costelas na região caudal, enquanto as vértebras caudais de lagartos são conhecidas por serem desprovidas de costelas (Romer, 1956). É sugerido que o processo transversal das vértebras caudais é basicamente de origem vertebral nos lagartos devido à regressão das costelas (Hoffsteter e Gasc, 1969). No entanto, algumas exceções são relatadas. El-Toubi e Khalil (1950) observaram vestígios de costelas articuladas com a porção distal dos processos transversos nas quatro primeiras vértebras caudais dos gekkonídeos *Tarentola* e *Ptyodactylus*. No entanto estas costelas estavam presentes em apenas um dos lados do corpo. Nos gekkonídeos da Nova Zelândia *Hoplodactylus* e *Naultinus*, quatro ou mais costelas caudais foram encontrados dos dois lados (Stephenson e Stephenson, 1956). Holder (1960) comenta a presença de suturas entre os processos transversos e o arco neural das vértebras caudais de alguns espécimes de gekkonídeos, sugerindo a presença de costelas na formação dos processos transversos, os quais a

autora preferiu denominar pleurapófises. *T. torquatus*, por sua vez, não apresentou nenhum sinal de foco condrogênico ou osteogênico independente ao lado dos processos transversos das vértebras caudais que pudesse caracterizar uma costela caudal. Situação similar também foi encontrada em *Lacerta agilis* e *Zootoca vivipara* (Rieppel, 1994a).

ESQUELETO APENDICULAR

Cíngulo torácico e pélvico

O padrão de ossificação da cintura escapular parece ser conservado, com o primeiro osso a ossificar-se sendo a clavícula, seguido da interclavícula. Encontramos diferenças na sequência de ossificação quando comparamos a cintura escapular com o desenvolvimento do crânio. Em *T. torquatus*, a clavícula precede ligeiramente a ossificação do pterigóide, apesar de ambos ossificarem no mesmo estágio. Já em *T. etheridgei* e *L. quilmes*, os primeiros elementos ósseos do crânio surgem concomitantemente com a clavícula e todos os elementos do estilopódio e zeugopódio ossificam sincrônicamente ao pterigóide e palatino. Inclusive em *L. quilmes*, a ossificação da maioria dos elementos do crânio ocorre depois que as do pós-cranio. É possível que em ambas estas espécies, uma maior amostragem esclarecesse se os elementos cranianos surgem antes ou não que os pós-cranianos. Em *L. scapulares*, o pterigóide se desenvolve primeiro, seguindo pelo úmero e depois pela clavícula. Já em *Zootoca vivipara* as primeiras estruturas a ossificarem-se são as do palato e mandíbula, seguida pela clavícula, estilopódio e zeugopódio (Rieppel, 1992a).

Mais próximo do final do desenvolvimento embrionário a escápula e coracóide se ossificam simultaneamente em *T. torquatus*, *T. etheridgei*, *L. scapulares* e *L. quilmes*. Já em outras espécies mais distantes como *Z. vivipara* (Rieppel, 1992a), *Tubinambis* (Arias e Lobo, 2006), scincídeos (Hugi et al., 2012) e gymnoftalmídeos (Roscito e Rodrigues, 2012) a escápula se ossifica antes que o coracóide. Em *Tubinambis meriana*, vale ressaltar, a escápula se ossifica bem mais cedo, ao mesmo tempo que a clavícula e interclavícula, enquanto que em *Tubinambis rufescens* a escápula ossifica-se depois da clavícula e interclavícula (Arias e Lobo, 2006).

Rieppel (1992a) descreve que em squamatas, o ílio é o primeiro elemento a se ossificar, seguido do púbis e ísquio. A ordem de aparecimento dos ossos parece ter uma relação com a ordem de redução dos mesmos, fato que é facilmente observado na

cintura pélvica. Os primeiros ossos a sofrerem reduções são aqueles que ossificam por último, o que parece ser um padrão geral para todos os ossos do esqueleto. Inclusive, ossos rudimentares da pelve de lagartos fossoriais são muito semelhantes a estágios iniciais de desenvolvimento destes ossos em outras espécies. Fürbringer (1870) *apud* Rieppel (1992a) é o único que relata que o púbis se reduz antes que o ísquio. Trabalhos mais recentes demonstraram diferenças na sequência de desenvolvimento da pélvis proposta por Rieppel (1992a), entretanto em quase todos o ílio esta dentre os primeiros a se ossificar. Apenas no scincídeo *H. peronii* o púbis se desenvolve antes que os demais elementos da cintura pélvica. Em *T. torquatus* a sequência de ossificação da cintura pélvica é ílio-púbis > ísquio, enquanto que em *T. etheridgei* é ílio-ísquio > púbis. Já em *L. scapularis* e *L. quilmes* o início de ossificação é sincrônica. Em *Tupinambis merianae* a sequência é ílio > púbis > ísquio, diferindo de *Tupinambis rufescens* em que a ossificação é sincrônica (Arias e Lobo, 2006). Desta forma, podemos observar que há uma considerável variação na sequência de ossificação da cintura pélvica, até mesmo em espécies de um mesmo gênero.

Membros

Eixo primário e arco digital dos membros

Shubin e Alberch (1986) propuseram um sistema conceitual de interpretação de homologias entre o membro dos tetrápodes baseado em sequências de conectividade de condensações que dão origem ao eixo primário e ao arco digital. Na formação do eixo primário, condensações proximais geram novas condensações por eventos de segmentação e bifurcação. O eixo primário é sempre constituído pelo dedo IV o que permite traçar homologias, inclusive entre táxons com redução de membros uma vez que o eixo se mantém conservado (Shapiro, 2002; Fabrezi et al., 2007). No desenvolvimento dos membros uma condensação independente do úmero/fêmur bifurca-se formando a ulna/fíbula e radio/tíbia. Segundo Shubin e Alberch (1986) o eixo primário consiste em uma sequência de segmentações proximodistais que segue a seguinte ordem: ulna/fíbula > ulnar/fibular > o distal do carpo IV > metacarpo/metatarso IV. O arco digital, por sua vez, se forma a partir do dedo IV, gerando sequencialmente os dedos III, II e I. Neste modelo, o dedo V seria uma condensação nova que não é gerada a partir do arco digital. Conectividades entre o

distal V e o distal IV, no entanto foram observadas em um exemplar mal-formado (Fabrezi et al., 2007). O desenvolvimento do membro reptiliano é caracterizado por ser assimétrico, com o rádio apenas segmentando e dando origem ao radial/tibial enquanto a ulna/fíbula bifurca dando origem a um conjunto de centrais e ao arco digital. Fabrezi et al. (2007) também observou conexões entre a ulna e o ulnar e entre o ulnar e o distal em *Liolaemus quilmes*, corroborando as sugestões de Shubin e Alberch (1986).

Tetrápodos costumam apresentar um padrão de ramificação em “Y” para a condrogênese inicial dos membros, onde o estilopódio (fêmur/úmero) se ramifica dando origem aos elementos do zeugopódio (rádio/tíbia e ulna/fíbula; Burke e Alberch, 1985; Shubin e Alberch, 1986). O desenvolvimento de um eixo cartilágneo em forma de “Y” foi observado em *T. torquatus* no estágio 32. No estágio seguinte, este filamento sofre segmentação, originando três elementos alongados, o do estilopódio e dois do zeugopódio. Shapiro (2002), contudo, relata que espécies do gênero *Hemiergus* não seguem este padrão, uma vez que os elementos do zeugopódio não foram vistos como um elemento contínuo ao estilopódio, e sim como condensações separadas, no final do estágio 32.

Condrogênese do membro torácico

Centrais e o distal do carpo 1

O número de centrais é variável entre os reptilianos, com três centrais descritos para quelônios (Burke e Alberch, 1985; Sheil, 2003, 2005), um para crocodilianos (Müller e Alberch, 1990), e nenhum para aves (Hinchliffe e Hecht, 1984; Müller, 1991). Alguns autores sugerem que lagartos possuem dois centrais do carpo: um central lateral localizado distalmente ao ulnar e o radial e um central medial próximo ao metacarpo I (Maisano, 2002a, 2002b). Por sua vez, Renous-Lécuru (1973), Gauthier et al. (1988) e Carroll e Currie (1991), afirmaram que o medial central é o distal do carpo 1, por se basearem no fato de que Lepidosauromorfos basais não possuem o medial central. Mathur e Goel (1976) encontraram o distal do carpo 1 próximo ao metacarpo I, mas não detectaram o medial central em *C. versicolor*. Fabrezi et al. (2007) observaram o distal do carpo 1 originar-se do distal do carpo 2 em *Tupinambis merianae* e *Liolaemus* spp. O distal do carpo 1 também foi reportado para *L. quilmes* (Abdala et al., 1997) e *L. scapularis* (Lobo et al., 1995). O medial central não foi visualizado em *T. merianae* e

Liolaemus spp, mas uma condensação distal ao ulnar e radial foi identificada como um central lateral, o que levou Fabrezi et al. (2007) a sugerir que lagartos têm apenas um central.

Em *T. torquatus* e *T. etheridgei* (Lions e Álvarez, 1998) o central lateral também se desenvolve e em ambas o medial central não foi observado. Conforme proposto por Leal et al., (2010), o fato do central lateral ser uma barra vertical alongada que se estende entre o radial e o ulnar em algumas espécies sugere que ele possa estar fusionado ao intermédio. Esta conformação foi encontrada em *T. torquatus* o que levou-nos a denominar este elemento de como intermédio-central. Quanto ao distal do carpo 1, observamos uma sutil condensação transitória não completamente segmentada do metacarpo I, que acreditamos que seja o distal do carpo 1. Este elemento foi reportado como ausente em *T. etheridgei* (Lions e Álvarez, 1998) e *Callisaurus draconoides* (Maisano, 2002a).

Holmgren (1933), por sua vez, reporta a presença tanto do distal do carpo 1, como de uma condensação do medial central, em *Agama*. Leal et al. (2010) também observaram a condensação do distal do carpo 1 que posteriormente se funde ao metacarpo I e um central medial abaixo deste em *Mabuya* sp. e *G. albogularis*. Além disto, estes autores também observaram um central lateral nestas espécies evidenciando a presença de dois centrais no carpo. Estas espécies parecem reter, portanto, o padrão ancestral de Lepidosauros uma vez que compartilham com *Sphenodon* a presença de dois centrais (Carroll, 1988). Entretanto, Leal et al. (2010) não excluem a possibilidade que o central medial seja um osso sesamóide como no caso do distal do tarso anterior e distal do tarso 2 no pé.

Intermédio

O intermédio é um componente do carpo que está presente em diferentes grupos de répteis, entretanto a sua detecção não é uma regra. Ele é comum em tartarugas como uma condensação cartilaginosa e óssea (Burke e Alberch, 1985; Sheil, 2003, 2005), enquanto que em crocodilianos e aves o foco de condensação condrogênica do intermédio se funde ao radial durante a embriogênese (Hinchliffe e Hecht, 1984; Müller e Alberch, 1990; Burke e Feduccia, 1997; Vieira, 2011). No Lepidossauro *Sphenodon* o intermédio é um elemento ósseo individualizado, enquanto que nos lagartos ele apresenta maior variação, uma vez que ele pode ser: 1) individualizado; 2) fusionado ao central; 3) transitório; ou 4) não visualizado durante o desenvolvimento.

Existem relatos de um intermédio ossificado em Anguidae (Renous-Lécuru, 1973), Iguanidae (Avery e Tanner, 1964; Lima, 2015), Lacertidae (Rieppel, 1992b; Maisano, 2001), Teiidae (Fischer e Tanner, 1979), Varanidae (Rieppel, 1992c), Xantusiidae (Maisano, 2002b), Scincidae (Fabrezi et al., 2007) e Gerrhosauridae (Fabrezi et al., 2007).

O intermédio foi descrito como uma condensação embrionária transitória que aparentemente sofre necrose ao decorrer do desenvolvimento do lacertídeo *Calotes versicolor* (Mathur e Goel, 1976). Em *Mabuya* sp., uma fraca condensação transitória identificada como o intermédio, localizado proximalmente entre o ulnar e o radial, também é notada no estágio 32 e desaparece no estágio 34 (Leal et al., 2010).

Em *G. albogularis*, Leal et al. (2010) afirmaram ver uma condensação pouco definida ao lado do ulnar, no estágio 30, que depois se estende do limite distal do central medial até a altura proximal do ulnar e radial no estágio 37. Devido a sua posição, tais autores acreditam que esta condensação seja uma fusão do intermédio e do central lateral de Lepidossauros ancestrais (Carroll, 1988). Em *T. torquatus*, a condensação única do intermédio-central é nitidamente distinguível cedo durante a embriogênese do autopódio, localizado pré-axialmente ao ulnar, posteriormente aumentando de tamanho e posicionando-se entre o radial e ulnar.

A condensação cartilaginosa do intermédio carpal não foi encontrada em *Tupinambis merianae* e *Liolaemus* spp., contudo Fabrezi et al. (2007) não descartam a possibilidade que o intermédio seja uma condensação mesenquimal que funde rapidamente ao central lateral nas espécies em que ele não é visualizado como estrutura cartilaginosa ou óssea. Holmgren (1933) também sugeriu que o intermédio sofre fusão durante o desenvolvimento, só que ao ulnar, em *Agama*. Em *Hemiergis* ssp., uma condensação condrificada surge na posição relativa ao intermédio, a partir do estágio 38, podendo ossificar em alguns adultos (Shapiro 2002). O seu surgimento tardio faz sugerir que ele seja um sesamóide, contudo não foi descrito se ele realmente se encontra entre um tendão (Shapiro 2002). É possível que esta alta variabilidade tenha um potencial filogenético que possa ser resgatado com mais estudos do desenvolvimento condrogênico dos carpos em lagartos.

Pisiforme e distal do carpo V

O pisiforme foi relatado por Shubin e Alberch (1986) como não pertencente ao plano de desenvolvimento do autopódio uma vez que ele não é visto com conexões

espaciais embrionárias a nenhum elemento do autopódio. Estes autores propuseram que este elemento era uma condensação *de novo*, entretanto Haines (1969) descreveram-no como um sesamóide por desenvolver-se dentro de um tendão. Conexões do pisiforme com os elementos do arco digital do carpo também não foram constatadas em *T. torquatus*.

Shubin e Alberch (1986) propuseram que o dígito V também surge a partir de uma condensação nova, sem relação com o plano de desenvolvimento do arco digital. Um nítido desenvolvimento do distal do carpo 5 a partir do distal do carpo IV não foi observado em *T. torquatus*. Fabrezi et al. (2007), contudo, viram o distal do carpo V se desenvolver do arco digital, especificamente do distal do carpo IV. No entanto, esta observação foi feita de um único indivíduo mal formado de *L. quilmes*, necessitando-se de mais estudos para confirmar este evento. Em Neobatrachia o distal do carpo 5 foi descrito como parte da sequência de eventos de desenvolvimento do autopódio, com conexões com o ulnar e distal do carpo 4 e 5 fusionados (Fabrezi e Barg, 2001).

Condrogênese do membro pelvino

Astragalus

O proximal do tarso dos répteis é formado pela fusão de dois elementos: o calcâneo (fibular) e o astragalus. Este último elemento é, por sua vez, inicialmente formado por diferentes condensações condrogênicas cujas identidades ainda são debatidas. Há três vertentes de discussão para a homologia dos componentes do astragalus dos amniotas, as quais buscam fazer a ligação entre os taxons atuais e evidências fósseis. A primeira hipótese foi proposta por Rieppel (1993e), o qual sugere que o astragalus dos amniotas é formado de um único centro de ossificação, apesar de inúmeras condensações cartilaginosas contribuírem para a sua formação, e que este padrão seria ancestral porque também era encontrado em mesosauros, répteis aquáticos extintos. Para este autor, o astragalus dos amniotas seria um neomorfo, uma vez que a presença de um único centro de ossificação torna o astragalus não homólogo aos diferentes elementos tarsais ossificados de tetrapodas anamniotas. No entanto a descoberta de novos fósseis parecem refutar este modelo de um único centro. Outra hipótese foi proposta por Berman e Henrici (2003), a partir de material fóssil de um amniota basal, o qual apontava que o astragalus seria composto por um intermédio, tibial e um central, sugerindo um astragalus tripartido. Já O'Keefe et al. (2006)

encontraram novas evidências que sugerem um modelo de quatro centros aonde o astragalus de amniotas é homólogo ao intermédio, tibial, c3 e c4 de tetrapodas basais.

Análises da condrogênese do astragalus indicam que este elemento é formado pelo intermédio e diferentes centrais em tartarugas (Burke e Alberch, 1985; Sheil, 2005), enquanto que em crocodilos apenas o intermédio e um central participam (Müller e Alberch, 1990). O intermédio e elementos centrais são considerados como elementos consenso constituintes do astragalus. A participação do tibial ainda é debatida, uma vez que a origem do tibial a partir da segmentação distal da tíbia não foi encontrada em tartarugas, crocodilianos e lagartos (Howes e Swinnerton, 1901; Holmgren, 1933; Burke e Alberch, 1985; Müller e Alberch, 1990; Fabrezi et al., 2007). No entanto, em *Sphenodon*, o tibial, juntamente com o intermédio e central, são relatados como elementos do astragalus (Howes e Swinnerton, 1901).

Em *T. torquatus*, observamos um elemento condrogênico ao lado do fibular que pela sua posição, é equivalente ao intermédio-central. Em seguida observamos o processo de fusão deste elemento a outro que os dados indicam ser o tibial, uma vez que ele apresentou uma área de conexão com a tíbia. Apesar do tibial já ter iniciado a sua fusão com o intermédio-central desde o primeiro momento em que é avistado, é possível diferenciar estes elementos, uma vez que o tibial é um foco alongado horizontalmente e o intermédio-central um foco arredondado. Em *G. albogularis* e *Mabuya* sp. os focos de cartilagem relatados para o astragalus são o intermédio-central 4, um central distal (c3/c2) e o tibial (Leal et al., 2010). Entretanto, a segmentação da tíbia para formar o tibial não foi vista por estes autores. A participação de centrais distais para a formação do astragalus também foi reportada para *C. versicolor* e *Chalcides ocellatus* (Holmgren, 1933; Mohammed, 1991). Contudo, Fabrezi et al. (2007) considerou os centrais distais ausentes em squamatas, o que se assemelha ao que foi visualizado para *T. torquatus*. Fabrezi et al. (2007) consideram apenas o intermédio-central como constituinte do astragalus, uma vez que não visualizaram o tibial, diferindo do observado para *T. torquatus* e *G. albogularis* (Leal et al., 2010).

Homologia dos distais do tarso

Em *Sphenodon*, os distais do tarso 1, 2, 3 e 4 foram observados durante o seu desenvolvimento (Howes e Swinnerton, 1901), com distal do tarso 5 aparentemente fusionado ao metatarso V (Russell e Bauer, 2008). Em lagartos, costumam serem

descritos apenas a condensação condrogênica dos distais do tarso 3 e 4, os quais se ossificam e permanecem nos adultos. Este padrão é reportado para *T. etheridgei* (Lions e Álvarez, 1998), *L. quilmes* (Abdala et al., 1997), *L. scapularis* (Lobo et al., 1995) e *Zootoca vivipara* (Rieppel, 1992a). Apesar disso, no presente estudo foi observada a condensação do distal do tarso 5 e do distal do tarso 2 em *T. torquatus*. O primeiro foi visualizado ao mesmo tempo em que se observou o seu metatarso, enquanto que distal do tarso 2 apresentou um desenvolvimento mais tardio, surgindo quando o seu metatarso já estava bem formado. O distal do tarso 5 apresentou um conexão embrionária transitória com o dt4, sugerindo que o dt5 faça parte do arco digital, com origem a partir do dt5. Em *G. albogularis* e *Mabuya* sp. o distal do tarso 2 também é claramente distinguível como um elemento individualizado desde cedo na embriogênese, assim como o distal do tarso 5 (Leal et al., 2010). Nestas espécies, assim como em *T. torquatus*, o distal do tarso 2 posteriormente se funde ao seu metatarso e o distal do tarso 5 ao metatarso V, o qual assume um formato de gancho típico de muitos lagartos. O distal do tarso 1 aparentemente não se desenvolve em lagartos. Um elemento anterior do tarso, localizado próximo aos metatarsais I e II, também foi encontrado no adulto de *G. albogularis* (Leal et al., 2010). A hipótese de que este elemento seria o distal do tarso 2 foi descartada uma vez que o distal do tarso 2 se funde ao seu metatarso, enquanto que o elemento anterior do tarso se desenvolve como uma cartilagem com formato de um menisco tardiamente no desenvolvimento, o que levou estes autores a identificá-lo como um sesamóide.

Ossificação dos membros torácicos e pelvins

Existem consideráveis diferenças no padrão de ossificação dos membros de lagartos. Apesar disto, Fabrezi et al.(2007) afirma que identidade dos elementos dos membros ainda permanece, indicando que a sequência de ossificação dos membros não difere do padrão de sequência cartilaginosa. Maisano (2002a, 2002b), relata contudo, que a ossificação nem sempre segue a formação do eixo primário e arco digital, mostrando um despareamento destes dois processos, que a autora argumenta que sejam eventos independentes.

A não recaptulação do desenvolvimento morfogenético na sequência de ossificação também já havia sido sugerida por Rieppel (1992a), uma vez que o autor afirma que a sequência de ossificação possui diferenças importantes em relação ao padrão de formação cartilaginosa. A principal diferença em relação aos membros é que

os metacarpos/metatarsos e falanges se ossificam antes que os carpais/tarsais, diferindo do desenvolvimento do eixo primário durante a condrogênese. Nos membros anteriores a ossificação pode seguir o padrão de condrogênese com o ulnar ossificando antes que o radial (ou intermédio), seguindo pelo distal do carpo IV (Rieppel, 1992a; 1992b; 1994). No entanto, em *T. torquatus* e aparentemente em *Uta stansburiana*, o distal do carpo IV é o primeiro elemento carpal a se ossificar, diferindo do padrão de desenvolvimento condrogênico. Já nos membros posteriores, o astragalus ossifica sempre antes que o calcâneo, enquanto que o contrário era esperado segundo o modelo de formação condrogênica (Rieppel, 1992a). Evidências de sequências de redução de ossos em diferentes taxa também apontam que a condrogênese e osteogênese sejam eventos separados. Estas reduções podem seguir o inverso do padrão de formação cartilágnea aonde a não formação de um elemento é devido a sua não-condrificação e elementos que condrificaram por último são os primeiros a sofrerem reduções. A sequência de redução também pode seguir o padrão de ossificação aonde a não formação de um elemento se deve a sua não-ossificação e elementos que ossificam por último são os primeiros a sofrerem reduções (Rieppel, 1992a).

No membro torácico, o úmero se ossifica antes que a ulna e o rádio em *T. torquatus* e *L. scapularis*, enquanto que em *T. etheridgei* e *L. quilmes* todos os ossos longos do membro torácico se desenvolvem ao mesmo tempo (Abdala et al., 1997; Lions e Álvarez, 1998). Em relação aos metacarpos, o metacarpo do dedo IV inicia a sua ossificação primeiro, seguido pelos metacarpos dos dedos III-II-I, e depois pelo dedo V em *T. torquatus*. Já em *T. etheridgei* todos os metacarpos, incluindo o V se ossificam ao mesmo tempo (Lions e Álvarez, 1998). Já em *Zootoca (Lacerta) vivipara* e *Lacerta agilis* houve a dominância do terceiro dígito na ossificação da mão, seguindo a sequência: III > IV > II > I > V (Rieppel, 1994a). *Z. vivipara* difere de outras espécies, incluindo *T. torquatus*, por apresentar uma formação tardia do metacarpo V, o qual se ossifica no período pós-natal (Rieppel, 1992b).

Descrições sobre o início de ossificação dos elementos do carpo demonstram uma alta variabilidade, inclusive entre espécies de um mesmo gênero. Em *T. torquatus*, quatro elementos se ossificam no carpo um estágio antes da eclosão, enquanto que em *L. quilmes* todos os elementos do carpo iniciam ossificação no período pré-natal. Já em *T. etheridgei* e *L. scapularis* a ossificação dos elementos carpais é mais tardia, uma vez que nenhum elemento sofre ossificação antes da eclosão. Também ocorre variação dentre espécies do gênero *Tupinambis* aonde em *T. merianae* a ossificação destes

elementos é pós-natal, enquanto que em *Tupinambis rufescens*, todos os elementos do carpo se ossificam no período pré-natal na seguinte ordem: ulnar > dc4 > dc5 > dc3 > dc2 > central. Rieppel (1994) sugere que estudos mais detalhados quanto a variabilidade intra-específica do tempo de ossificação são fundamentais para dar confiabilidade às comparações inter-específicas de ossificação. A análise de variações intra-específica também devem levar em conta a sua possível influencia por fatores externos como temperatura e umidade.

No membro pelvino, a ossificação do estilopódio (fêmur) e zeugopódio (tíbia e fíbula) é sincrônica em *T. torquatus*, *T. etheridgei* (Lions e Álvarez, 1998), *L. quilmes* (Abdala et al., 1997), *Tubinambis* sp. (Arias e Lobo, 2006) e *L. vivipara* (Rieppel, 1992b), enquanto que em *L. scapularis* o estilopódio se ossifica antes do que o zeugopódio (Lobo et al., 1995). Essas ossificações ocorreram no estágio 35 em *T. torquatus*, mas relativamente mais cedo, no estágio 33, em *T. etheridgei* (Lions e Álvarez, 1998) e *L. quilmes* (Abdala et al., 1997).

A formação do proximal do tarso a partir de duas ossificações, a do astragalus e a do calcâneo, é comum a maioria dos lagartos até agora estudados, exceto *Chamaleo* spp., aonde apenas o astragalus se ossifica (Rieppel, 1992a; Fabrezi et al., 2007). O astragalus é o primeiro osso tarsal a ossificar, antecedendo inclusive a ossificação dos elementos do carpo. Os quatro elementos autopódio, que consistem no astragalus, calcâneo, distal do tarso IV e III, iniciam suas ossificações no período pré-eclosão em *T. torquatus* e *L. quilmes* (Abdala et al., 1997), enquanto que em *T. etheridgei* e *L. scapularis*, o astragalus é o único elemento do tarso que ossifica no período pré-natal (Lions e Álvarez, 1998; Lobo et al., 1995).

Em *T. torquatus* a sequência de ossificação dos metatarsos foi IV>III>II-I>V. Esta sequência é similar ao de *Lacerta agilis* (IV>III>II>I>V), entretanto difere de *Lacerta vivipara* aonde o terceiro dígito domina, seguindo a mesma sequencia de formação de sua mão III > IV > II > I > V (Rieppel, 1994a). Em *T. etheridgei* os metatarsos II, III e IV ossificam ao mesmo tempo, seguido pelo primeiro e depois quinto metatarso. Já em *L. scapularis* os metatarsais I - IV se ossificam sincronicamente e o metatarsal V um estágio depois (Lobo et al., 1995). O estudo de mais táxons utilizando séries de desenvolvimento abrangentes ainda se faz necessário para averiguar se estas sequências de ossificação têm um sinal filogenético e/ou variam intra-especificamente.

Desenvolvimento pós-embrionário dos membros

Os primeiros elementos carpais a iniciarem a sua ossificação em *T. torquatus* são o distal do carpo (dc) IV e V, o ulnar e o distal do carpo III no final do desenvolvimento embrionário. Quando primeiramente visualizados, os distais do carpo IV e V são elementos ósseos bem desenvolvidos, enquanto o ulnar e distal do carpo III apresentam-se como focos iniciais de ossificação, sugerindo que os distais do carpo IV e V se desenvolvem antes que o ulnar e distal do carpo III. Deste modo, a sequência ossificação dos carpos de *T. torquatus* segue o seguinte gradiente: distal do carpo IV, distais do carpo V > ulnar, distais do carpo III > distais do carpo II > radial > distais do carpo I > pisiforme > intermédio. Esta sequência difere da avistada em *Cyrtodactylus pubisulcus* (Gekkota) e *Lacerta vivipara* (Lacertidae) aonde o ulnar é o primeiro elemento carpal a se ossificar (Rieppel, 1992a, 1992b; Rieppel, 1994a). Ao contrário do que comumente encontramos na literatura, estas duas espécies possuem uma sequência de desenvolvimento carpal bem resolvida aonde é descrita a ordem sequencial de ossificação de todos os elementos carpais.

A sequência ossificação dos carpos de *Cyrtodactylus pubisulcus* é descrita como: ulnar > dc IV > radial > dc III > medial central, dc V > dc II, lateral central > pisiform. A de *Lacerta vivipara* segue o seguinte gradiente: ulnar > dc IV > dc III, lateral central > dc II > radial > dc V > pisiform > medial central > intermedio. Podemos observar que apenas o ulnar e distal carpal IV se desenvolvem na mesma sequência em ambas as espécies, ocorrendo variação em todos os demais elementos. Apesar da maioria dos elementos carpais estarem ossificados quando primeiro avistados em juvenis do iguaní pleurodonte *Uta stansburiana*, o tamanho relativo dos seus centros de ossificação sugerem que o distal do carpo IV provavelmente é o primeiro elemento carpal a se ossificar, assemelhando-se ao que ocorre em *T. torquatus*. A sequência de formação restante de *U. stansburiana* difere de *T. torquatus*, seguindo a seguinte ordem: distal carpal IV > ulnar > distal carpal V > radial, distal carpais II e III > lateral centrale.

Em relação aos elementos tarsais, o astragalus é sempre o primeiro a aparecer, além de estar sempre presente nos neonatos de lagartos. O segundo elemento tarsal a se ossificar pode ser o calcâneo, como ocorre em *T. torquatus* (presente estudo), *Calotes versicolor* (Agamidae; Mathur e Goel, 1976) e *Cyrtodactylus pubisulcus* (Gekkota; Rieppel, 1992b), ou o distal do tarso IV, como em *Lacerta vivipara* (Lacertidae)

(Rieppel, 1992a), *Gehyra oceanica* (Gekkota; Rieppel, 1994b) e *Lepidodactylus lugubris* (Gekkota; Rieppel, 1994b). Em espécies mais próximas de *T. torquatus* como *Liolaemus scapularis* (Lobo et al., 1995) e *Liolaemus quilmes* (Abdala et al., 1997), todos os elementos que surgem após o astragalus se desenvolveram ao mesmo tempo, impossibilitando comparações.

O tempo de desenvolvimento de centros secundários ossificados também é variável entre lagartos. Em *Callisaurus draconoides* e *Uta stansburiana*, as cartilagens epifisárias distais do metapódio e algumas das cartilagens epifisárias dos dígitos já apresentam centros em neonatos (Maisano, 2002), enquanto isto ocorre tardiamente no desenvolvimento pós-embriônico de *T. torquatus*. A presença de três centros de ossificação na cartilagem epifisária distal do úmero ocorre em *T. torquatus*, *Callisaurus* e *Uta*, mas é raramente reportado em outros estudos. *T. torquatus* não demonstrou concordância em relação ao desenvolvimento dos centros de ossificação das cartilagens epifisárias dos metacarpos proximais de *Callisaurus draconoides*, *Uta stansburiana*, *Cyrtodactylus pubisulcus* e *Lacerta vivipara* (Rieppel, 1992a, 1992b; Rieppel, 1994a; Maisano, 2002). Nestas espécies, a ossificação das epífises metacarpais proximais ocorre primeiro no lado pré-axial e por último no lado pós-axial da mão. Já em *T. torquatus* a epífise proximal do metacarpo II (pré-axial) e V (pós-axial) ossificaram-se ao mesmo tempo. Em relação aos metatarsos também há variações. Em *T. torquatus* a sequência de ossificação da epífise proximal dos metatarsos é II > IV > III, V > I, diferindo da sequência de *Callisaurus draconoides* e *Uta stansburiana* que é IV > II > I, III > V, e de *Lacerta vivipara* cuja ordem é I > II > III > IV > V.

Em relação ao padrão de formação condrogênico e o desenvolvimento de centros de ossificação secundários no período pós-natal, observamos equivalências e discordâncias entre os dois processos. Os centros secundários de ossificação surgem primeiramente no estilopódio e depois no zeugopódio, seguindo uma sequência craniocaudal de desenvolvimento em *T. torquatus*, *Callisaurus draconoides* e *Uta stansburiana* (Maisano, 2002). Já quanto ao zeugopódio e o metapódio, os centros de ossificação secundários das cartilagens epifisárias distais costumam surgir antes que os centros proximais, ocorrendo no sentido caudocranial nestas espécies. Apesar disto, houve uma correspondência entre a condrificação e a osteogênese no membro anterior em *T. torquatus*, uma vez que os centros de ossificação secundários das epífises aparecem primeiro na ulna e depois do rádio, e no membro posterior com a cartilagem da epífise da fíbula ossificando antes que a da tíbia. No membro anterior de *T. torquatus*

a cartilagem epifisária proximal da ulna ossificou antes que a distal. Em *Uta stansburiana*, congruência entre os centros de ossificação secundária e o eixo primário ocorre nos membros anteriores, mas não nos membros posteriores, aonde a epífise da tíbia se ossifica antes que a fíbula. Em *Callisaurus draconoides*, a sequência de formação não pôde ser averiguada. O surgimento de centros de ossificação secundários do metapódio também não seguiu a mesma sequência cartilágnea de formação do arco digital nestas espécies. Conforme sugerido por Maisano (2002), esta divergência entre o padrão condrogênico e o osteogênico indica uma aparente independência entre os processos, e possibilita que padrões de ossificação sejam futuramente utilizados como fonte de dados em investigações evolutivas.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo apresentou uma descrição embrionária de *T. torquatus* que foi organizada em 15 estágios de pós-oviposição. Comparações com outros lagartos sugerem possíveis características únicas e outras compartilhadas no desenvolvimento de *T. torquatus*. O desenvolvimento do membro pelvino antes do torácico foi uma característica desta espécie que diferiu da maioria dos lagartos. Os padrões embriológicos observados no presente estudo podem ser promissores em futuras investigações evolutivas e servir de base para futuros estudos de desenvolvimento.

O condrocânio é um arcabouço de cartilagens conservadas, mas que também apresenta particularidades que diferem entre as espécies. Iguanios pleurodontes aparentam compartilhar reduções de estruturas condrocraniais como a ausência ou redução da pila antótica e da porção anterior da *teania marginalis*, mantendo aberta a fenestra epióptica. Estas e outras características do condrocânio merecem ser exploradas em outros táxons para termos uma base de dados comparativos mais ampla.

A ossificação do crânio costuma seguir um padrão comum em lagartos, havendo sempre uma concordância entre o primeiro (pterigoide) e um dos últimos (lacrimal) elementos que se ossifica. A ossificação precoce do pterigóide e ossos mandibulares nos vertebrados aparentemente reflete a demanda funcional dos mesmos, os quais costumam priorizar a alimentação. Os ossos responsáveis pelo fechamento do teto craniano são os de desenvolvimento mais lento, mantendo-se aberta a fontanela parietal durante grande parte do desenvolvimento do neonato. As sequências de ossificação de outros ossos dermais e condrais apresentaram maiores variações e similaridades entre espécies, podendo demonstrar sinal filogenético em estudos futuros.

As vértebras dos répteis aparentemente possui a predominância de um gradiente de ossificação crânio-caudal. As costelas, contudo, nem sempre seguem esta ordem, situação esta que também foi vista em *T. torquatus* cujas costelas cervicais nitidamente seguiram um gradiente caudo-cranial. Em *T. torquatus*, a condrogênese iniciou-se pelo arco vertebral, seguido pelo corpo vertebral, o inverso ocorrendo na osteogênese, padrão este que é o mais comum em lagartos. O molde cartilágneo e a ossificação dos processos transversos das vértebras sacrais e caudais demonstraram-se contínuos ao arco vertebral, sem uma ossificação independente, sugerindo ausência de costelas nestas regiões em *T. torquatus*.

A formação do eixo primário e arco digital como arcabouço para o desenvolvimento do autopódio foi presenciada em ambos os membros torácicos e pelvins, corroborando o padrão ontogenético encontrado nos demais tetrapodas. A formação do eixo primário do membro pelvino, no que diz respeito ao desenvolvimento dos elementos do autopódio, antecedeu de forma breve a do membro torácico, indicando uma formação ligeiramente mais acelerada do membro pelvino.

O padrão de desenvolvimento dos membros demonstrou congruência com outros estudos de formação dos membros em répteis. Contudo, algumas variações são apontadas e determinadas questões complementadas. No membro torácico de *T. torquatus*, todos os distais do carpo formam condensações cartilagíneas distintas, exceto o distal do carpo I cujo foco pouco distinto aparenta não se segmentar completamente do metacarpo I. Um único foco cartilagíneo foi identificado para o intermédio-central, entretanto a posição deste elemento entre o radial e ulnar posteriormente no desenvolvimento, sugere que ele consista na fusão do intermédio com o central lateral. O central medial não detectando como condensação cartilagínea ou ósea.

Os elementos identificados como constituintes do astragalus foram: o fibular, o intermédio-central e o tibial. A conexão embrionária da tibia com o tibial foi identificada, ao contrário de alguns estudos que sugerem a ausência do tibial em répteis. Outros centrais não foram encontrados no autopódio do membro posterior de *T. torquatus*. Todos os distais do tarso, exceto o distal do tarso dtI, são visualizados na série condrogênica do membro pelvino. O distal do tarso V e II são elementos transitórios que logo se fusionam com seus respectivos metatarsos durante a condrogênese. O distal do tarso V demonstrou uma conexão embrionária com o dtIV, indicando sua provável origem a partir deste último.

Como é comumente observado em outros lagartos, a sequência de ossificação dos membros torácicos e pelvins de *T. torquatus* não reflete o desenvolvimento do eixo primário condrogênico, o qual é conservado. Isto demonstra a independência dos dados osteogênicos, os quais também apresentam variações inter-específicas que podem vir a auxiliar análises comparativas com o grupo.

7. APÊNDICE

Tabela 1. Relação de dias aproximados de desenvolvimento *in ovo* por estágio, número de embriões analisados e características chaves de *T. torquatus* na condição de 30°C.

Estágio	Dias	N. de embriões	Características chaves
28	1-2	13	Broto de membros presentes, os pelvinos mais desenvolvidos que os torácicos. Fissura óptica e lente visíveis. Sem sinal de depósitos de cálcio nos sacos endolinfáticos.
29	3-5	13	Membros mais alongados; desenvolvimento inicial da crista ectodérmica. Surge o processo maxilar. Primeiros sinais de depósitos de cálcio nos sacos endolinfáticos no final do estágio.
30	6-8	8	Membros com crista ectodérmica apical distinta. Início de pigmentação dos olhos. Fissura óptica fechada. Maior concentração de depósitos de cálcio no saco endolinfático.
31	8-11	6	Membros em forma de remo. 2° arco faríngeo recobre quase todo o 3° e 4° arco. Flexura cervical em ângulo de 90°.
32	11-14	11	Membros com placa digital. Intensificação da pigmentação da esclera e íris. Terceiro e quarto arco totalmente recobertos pelo segundo arco. Tubo neural ainda aberto.
33	13-17	10	Condensações dos dígitos mediais visíveis. Flexura nos membros. Processo maxilar ainda sem contato com a massa frontonasal.
34	18-20	11	Condensações em todos os dígitos visíveis. Papilas conjuntivais visíveis. Início de fusão do processo maxilar e processo frontonasal. Processo mandibular ultrapassa a linha mediana do olho.
35	21-23	14	Membrana interdigital regride na ponta dos dedos. Completa fusão dos processos maxilar e frontonasal. Tudo neural fechado. Primeiros sinais de dobras do pescoço.
36	24-26	16	Intensa retração da membrana interdigital. Mandíbula e maxila do mesmo tamanho. Coração não mais visível.
37	27-29	11	Completa regressão da membrana interdigital. Primeiros sinais de ossículos de esclera.
38	30-38	20	Primeiras escamas e pigmentação. Garras visíveis. Palpebras atingem as pupilas neste estágio.
39	39-50	17	Surgimento do dente de ovo. Garras bem formadas. Primeiras escamas pigmentadas e com formato de disco.
40	51-59	16	Olhos quase fechados. Vesículas cerebrais não mais visíveis. Coloração escuras e escamas completamente desenvolvidas presentes.
41	60-67	16	Olhos completamente fechados. Escamas abdominais opacas. Vitelo ainda presente.
42	68-75	10	Pigmentação de juvenis. Consumo total do vitelo e primeira troca de pele.

Tabela 2. Padrão de desenvolvimento do condrocrânio de *T. torquatus*.

Segmento	Estágios						
	32	33	34	35	36	37	38
Crânio							
Placa basal	■	■	■	■	■	■	■
Arco occipital		■	■	■	■	■	■
Arcos preoccipitais		■	■	■	■	■	■
Trabéculas		■	■	■	■	■	■
Cartilagem acrocordal		■	■	■	■	■	■
Canais semicirculares		■	■	■	■	■	■
Cartilagem quadrada		■	■	■	■	■	■
Pterigoquadrado		■	■	■	■	■	■
Columela			■	■	■	■	■
Pila metóptica			■	■	■	■	■
Tênias mediais			■	■	■	■	■
Pila acessória			■	■	■	■	■
Pila antótica			■	■	■	■	■
Aparato hióide			■	■	■	■	■
Processo basipterigóide			■	■	■	■	■
Plano suprasedal			■	■	■	■	■
Trabécula comum			■	■	■	■	■
Comissura esfenetmóide			■	■	■	■	■
Septo nasal			■	■	■	■	■
Tênias marginais				■	■	■	■
Cartilagem parietotectal				■	■	■	■
Plano antorbital				■	■	■	■
Cartilagem paranasal				■	■	■	■
Forame epifanial						■	■
Processo maxilar posterior						■	■
Processo alares da cap. nasal							■
Mandíbula							
Cartilagem de Meckel		■	■	■	■	■	■

Tabela 3. Sequência osteogênica de formação do crânio de *T. torquatus*.

Ossos	Estágios									
	35 A	36	37	38 A	38 B	39	40 A	40 B	41	42
Dermatocrânio										
<i>Crânio</i>										
Pterigóide	█									
Pré-frontal		█								
Supratemporal		█								
Palatino		█								
Jugal		█								
Pos-orbital		█								
Parietal		█								
Frontal			█							
Pré-maxila			█							
Maxila			█							
Nasal			█							
Ossículos da esclera			█							
Esquamosal			█							
Ectopterigóide			█							
Septomaxila				█						
Pos-frontal				█						
Vomer				█						
Lacrimonal					█					
<i>Mandíbula</i>										
Supra-angular		█								
Pré-articular		█								
Esplênica			█							
Dentário			█							
Coronóide			█							
Neurocrânio										
Parabasisfenóide			█							
Otooccipital	Exooccipital		█							
	Opistótico			█						
Basioccipital			█							
Supraoccipital				█						
Proótico				█						
Orbitoesfenóide				█						
Esplancocrânio										
Hióide	Ceratobranquial I		█							
Quadrado			█							
Epipterigóide			█							
Ouvido médio	Columela			█						
	Extracolumela			█						
Articular				█						
					Ossificação pós-natal					
					Ossificação pós-natal					

Tabela 4. Espécimes eclodidos diafanizados. Abreviaturas: CRC, comprimento rostrocloacal; AFP, área da fontanela parietal.

ESPÉCIME	SEXO	IDADE	CRC(mm)	AFP(mm ²)	CRC/AFP(mm)
EC0_A	Fêmea	0 semanas	26,5	6,3	4,2
EC1	Fêmea	1 semana	24,3	6,6	3,7
EC2	Fêmea	2 semanas	26,0	5,7	4,5
EC3	Macho	3 semanas	26,5	5,2	5,0
EC4	Fêmea	4 semanas	26,3	5,2	5,0
EC5	Fêmea	5 semanas	29,0	4,4	6,5
EC6	Fêmea	6 semanas	26,8	5,2	5,1
EC7	Macho	7 semanas	33,5	4,3	7,7
EC8	Fêmea	8 semanas	34,1	5,2	6,5
EC9	Macho	9 semanas	33,5	5,4	6,2
EC10	Fêmea	10 semanas	40,5	5,8	6,9
EC11	Macho	11 semanas	40,3	5,5	7,3
EC12	Fêmea	12 semanas	39,0	5,8	6,7
EC13	Macho	13 semanas	41,4	5,5	7,5
EC14	Fêmea	14 semanas	42,8	3,8	11,2
EC15	Fêmea	15 semanas	43,9	5,4	8,1
EC16	Macho	16 semanas	53,0	6,3	8,4

Tabela 5. Sequência de condrogênese e osteogênese das vértebras e costelas.

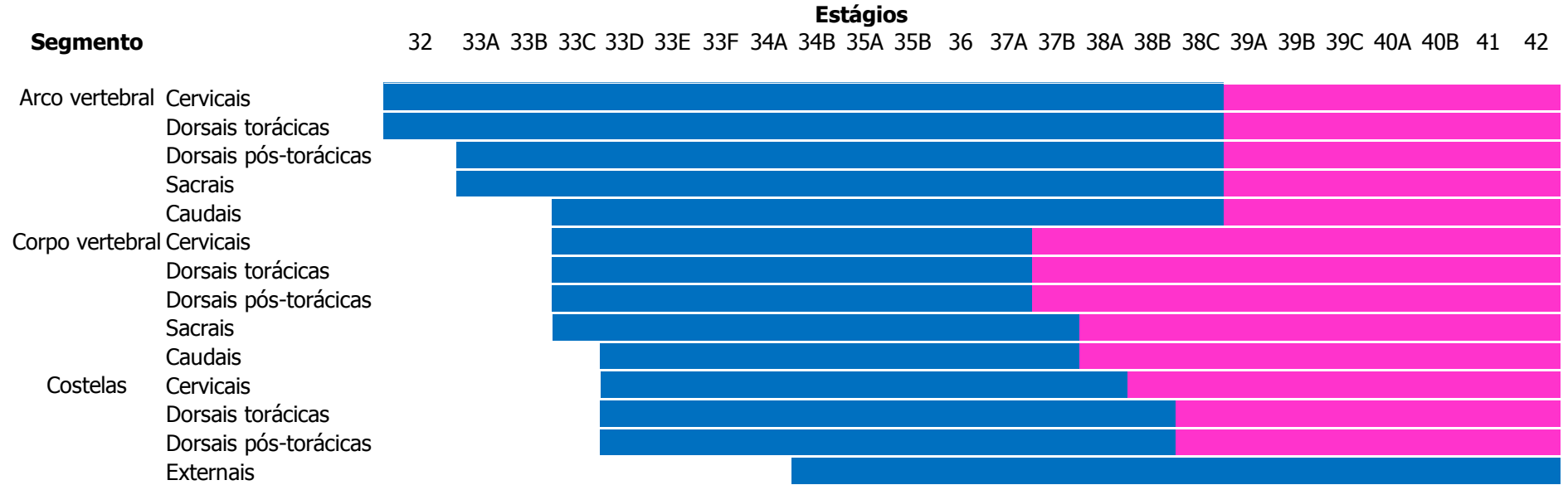


Tabela 6. Sequência de condrôgenese e osteogênese dos membros anteriores. Abreviaturas: f = fusão; s =segmentação.

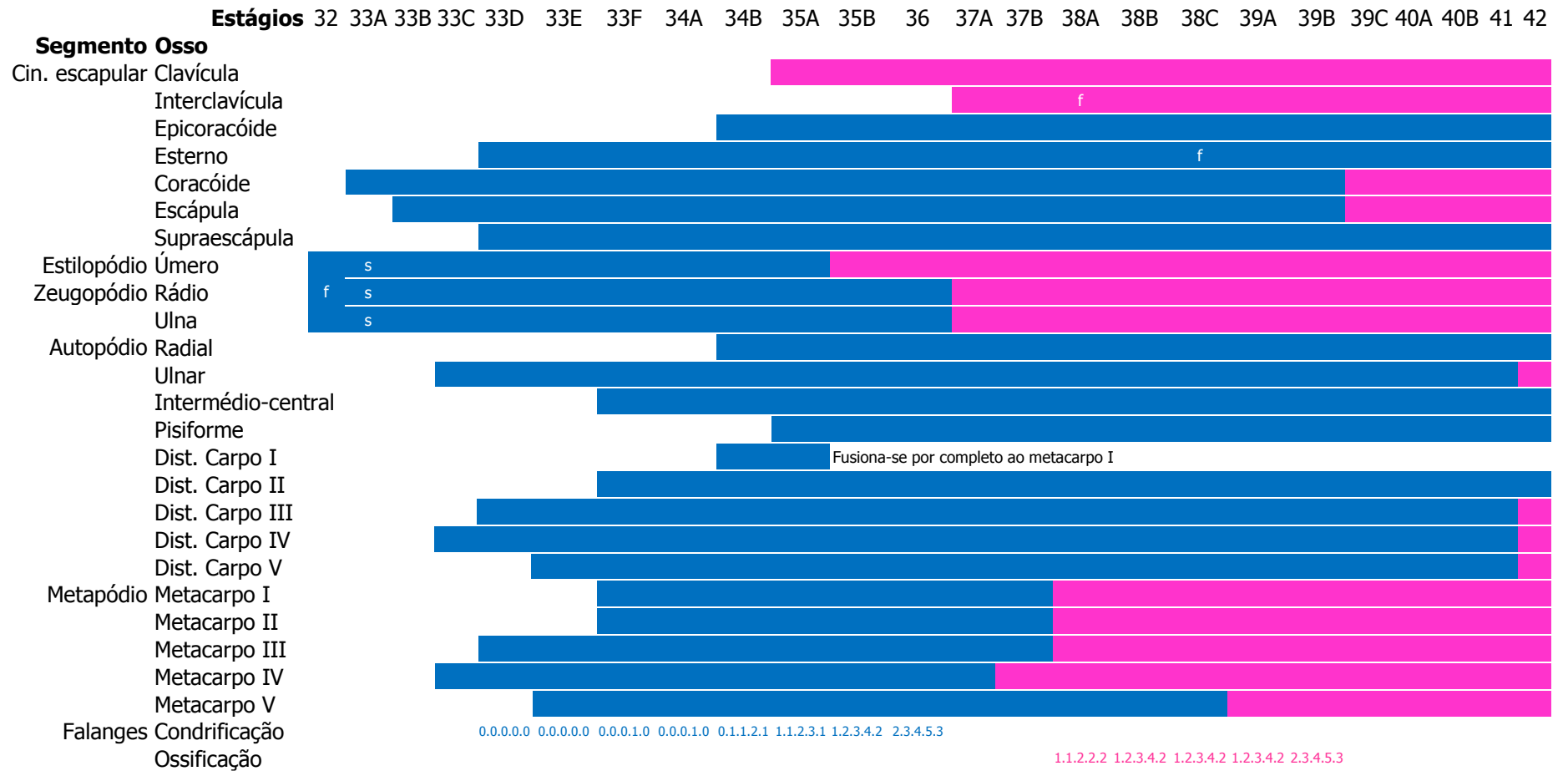
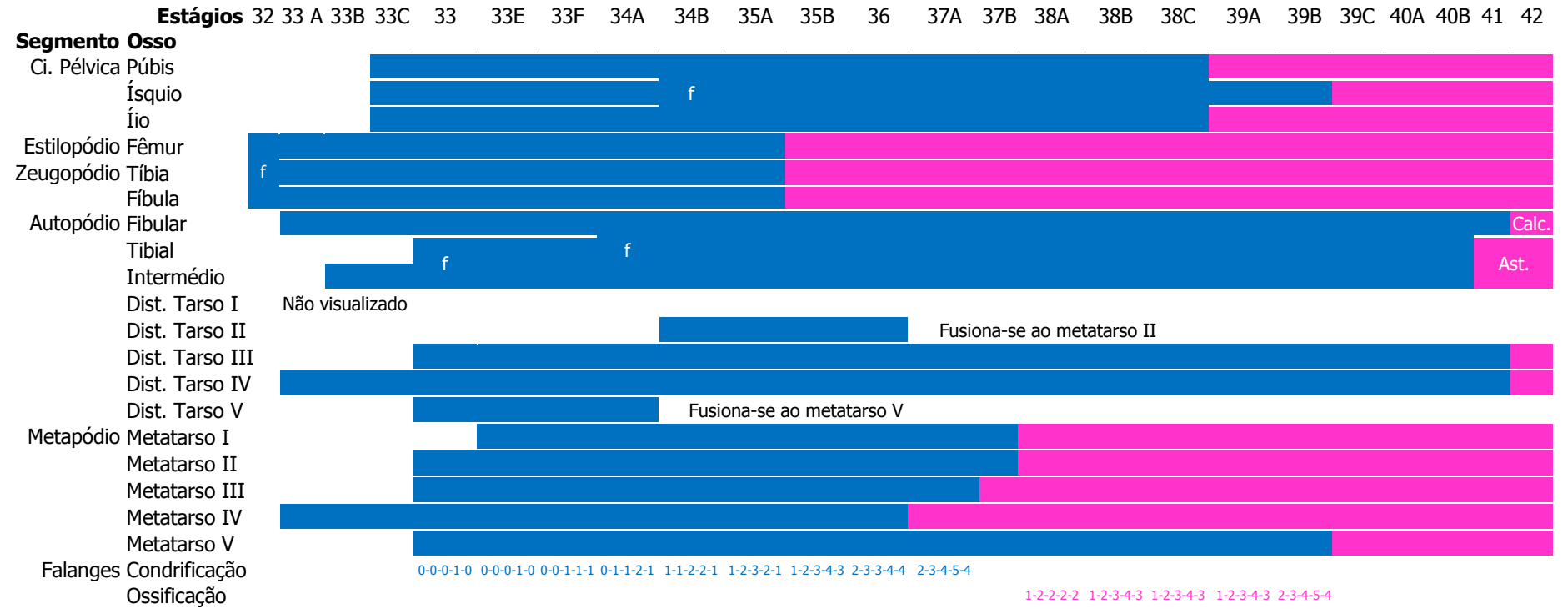


Tabela 7. Sequência de condrôgenese e osteogênese dos membros posteriores. Abreviaturas: f = fusão; calc= calcâneo; ast= astragalus.



8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdala, F., Lobo, F., Scrocchi, G. Patterns of ossification in the skeleton of *Liolaemus quilmes* (Iguania: Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia*, 18, 75–83, 1997.
- Adriaens, D., Verraes, W. Ontogeny of the Osteocranium in the African Catfish, *Clarias gariepinus* Burchell (1822) (Siluriformes: Clariidae): Ossification sequence as a response to functional demands. *J. Morphol.* 235:183-237, 1998.
- Ahlberg, P. E., Milner, A. R. The origin and early diversification of tetrapods. *Nature* 368, 507–513, 1994.
- Alberts B, Bray D, Lewis J, Raff M, Roberts K, Watson JD. Molecular biology of the cell, 3rd edn. Garland, New York, p 33, 1994.
- Andrade, D. V., Nascimento, L. B., Abe, A. S. Habits hidden underground: a review on the reproduction of the *Amphisbaenia* with notes on four neotropical species. *Amphibia-Reptilia*, 27(2), 207-217, 2006.
- Andrews, R. M. Patterns of embryonic development. *Reptilian Incubation. Environment, Evolution and Behaviour*. 75-102, 2004.
- Andrews, R.M., Mathies, T. Natural history of reptilian development: constraints on the evolution of viviparity. *Bioscience* 50: 227–238, 2000.
- Andrews, R.M., Greene, V.W. Character variation in embryonic development of the lizard *Uta stansburiana*. *Journal of Herpetology*, 45: 451-454, 2011.
- Andrews, R. M., Brandley, M. C., & Greene, V. W. Developmental sequences of squamate reptiles are taxon specific. *Evolution & development*, 15(5), 326-343, 2013.
- Arias, F., Lobo, F. Patrones de osificación en *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* (Squamata: Teiidae) y patrones generales en Squamata. *Cuadernos de Herpetología*, 20, 2006
- Avery D.F, Tanner W.W. The osteology and myology of the head and thorax regions of the obesus group of the genus *Sauromalus* Dumeril (Iguanidae). *Brigham Young Univ Sci Bull Biol Ser* 5:1–30, 1964.
- Balfour, F.M. A comparison of the early stages in the development of vertebrates. *Q J Microsc Sci.*, 15:207–226, 1875.
- de Beer GR. The early development of the chondrocranium of the lizard. *Q J Microsc Sci.* 73:707–739, 1930.

- de Beer. The Development of the Vertebrate Skull. Clarendon Press, Oxford, 1937.
- Bellairs, A. d'A. Observations on the snout of *Varanus* and a comparison with that of other lizards and snakes. *J. Anat.* London, 83: 116- 146, 1949.
- Bellairs Ad'A. Observations on the cranial anatomy of *Anniella*, and a comparison with that of other burrowing lizards. *Proc Zool Soc Lond* 119:887–904, 1950.
- Bellairs, A.d'A., Kamal, A.M. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. In: Gans, C., Parsons, T.S. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 11. Academic Press, New York, pp. 1–263, 1981.
- Bergallo, H. G., C. F. D. Rocha. Activity patterns and body temperatures of two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorusocellifer*) with different foraging tactics in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 14:312–315, 1993.
- Berman D.S., Henrici A.C. Homology of the astragalus and structure and function of the tarsus of Diadectidae. *J Paleont* 77:172–188, 2003.
- Billett, F., C. Gans, P. F. A. Maderson. Why study reptilian development? Pp. 1-39 in *Biology of the Reptilia*, Volume 14, Development A (C. Gans, F. Billett, and P. F. A. Maderson, eds.). John Wiley & Sons, New York, New York, 1985.
- Bininda-Emonds, O.R.P.; Jeffery, J.E.; Sánchez-Villagra, M.R.; Hanken, J.; Colbert, M.; Pieau, C.; Selwood, L.; ten Cate, C.; Raynaud, A.; Osabutey, C.K. & Richardson, M.K. Forelimb-hindlimb developmental timing changes across tetrapod phylogeny. *BMC Evolutionay Biology* 7: 182-188, 2007.
- Blanc, F. Table de développement de *Chamaeleo lateralis* Gray, 1831. *Annales d'Embryologie et de Morphogenese* 7:99–115, 1974.
- Blom, J. , Lilja, C. A comparative study of embryonic development of some bird species with different patterns of postnatal growth. *Zoology* 108 (2) 81-95, 2005
- Boback, S. M., Dichter, E. K., Mistry, H. L. A developmental staging series for the African house snake, *Boaedon (Lamprophis) fuliginosus*. *Zoology*, 115(1), 38-46, 2012.
- Burke A.C, Feduccia A. Developmental patterns and the identification of the homologies of the avian hand. *Science* 278:666–669, 1997.
- Boughner, J.C.; Buchtová, M.; Fu, K.; Dewert, V.; Hallgrímsson, B., Richman, J.M. Embryonic development in *Python sebae* – I: Staging criteria and macroscopic skeletal morphogenesis of the head and limbs. *Zoology*, 110: 212-230, 2007.

- Brock, G.T.. Some developmental stages in the skulls of the geckos, *Lygodactylus capensis* and *Pachydactylus maculosa*, and their bearing on certain important problems in lacertilian craniology. *S Afr J Sci* 29:508–532, 1932.
- Buchtová, M., Boughner, J.C., Fu, K., Diewert, V.M., Richman, J.M.,. Embryonic development of *Python sebae*. II. Craniofacial microscopic anatomy, cell proliferation and apoptosis. *Zoology*, 110(3):231-51, 2007.
- Bull, J.J. Sex determination in reptiles. *The Quarterly Review of Biology*. 55, 3-21, 1980.
- Burke A.C., Alberch P. The development and homologies of the chelonian carpus and tarsus. *J Morphol* 186:119–131,1985.
- Butler H, Juurlink, B.H.J. An atlas for staging mammalian and chick embryos. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1987.
- Carroll RL. Vertebrate Paleontology and Evolution. New York: W. H. Freeman and Company, 1988.
- Carroll RL, Currie PJ. The early radiation of diapsid reptiles. In: Schultze H-P, Trueb T, editors. Origin of the higher groups of tetrapods: controversy and consensus. New York: Cornell University Press. p 354–424, 1991.
- Carvalho, A. L. G., de Britto, M. R. & Fernandes, D. S. Biogeography of the Lizard Genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae): Distribution, Endemism, and Area Relationships in South America. *PloS one* 8.3: e59736, 2013.
- Charnier, M. Action de la température sur le sex-ratio chez l'embryon d'*Agama agama*. *C. r. Soc. Biol. Paris* 160, 620-622, 1966.
- Cohn, M.J., Tickle, C. Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature*, 399, 474–479, 1999.
- Collins, P. Embryology and development. In: Collins P (ed) Gray's anatomy, 38th edn. Churchill Livingstone, London, pp 91–341, 1995.
- Concistré, M. Filogeografia de *Tropidurus torquatus* Wied, 1820 (Squamata: Tropiduridae) com base em marcadores mitocondriais e nucleares (Dissertação de doutorado), Universidade de São Paulo, 2012.
- Cuellar, O. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens*. *J. Morphol.* 133:139-166, 1971.
- Crastz, F. Embryological stages of the marine turtle *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz). *Revista de Biologia Tropical*, 30:113–120, 1982.

- Deeming, D. C., Ferguson, M. W. J. Effects of incubation temperature on growth and development of embryos of *Alligator mississippiensis*. *Journal of Comparative Physiology B*, 159(2), 183-193, 1989.
- DeLise, A. M., Fischer, L., Tuan, R. S. Cellular interactions and signaling in cartilage development. *Osteoarthritis Cartilage*. 8:309–334, 2000.
- Davis, D. D., Gore, U. R., Osgood, W. H. Clearing and staining skeletons of small vertebrates. *Field Museum of Natural History*, 4:3-15, 1936.
- Dingerkus, G., Uhler, L. D. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain technology*, 52(4), 229-232, 1977.
- Duboule, D. Temporal colinearity and the phylotypic period: a basis for the stability of a vertebrate bauplan and the evolution of morphogenesis through heterochrony. *Development (Suppl.)*, 135–142, 1994.
- Duellman WE, Trueb L: *Biology of Amphibians* Baltimore, Johns Hopkins University Press; 1994.
- Dufaure, JP., Hubert, J. Table de développement du lézard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin. *Archives Anatomy, Microscopy and Morphology Experimental*, 50:309-328, 1961.
- El-Toubi M. R., Sacral ribs of Lacertilia, *Nature*, 159, 342, 1947.
- El-Toubi, M. H., Khalil, A. Caudal ribs in geckos. *Nature, Lond.*, 166 ; 1120, 1960.
- el-Toubi, M. R., Kamal, A.M. The development of the skull of *Chalcides ocellatus*. 1. The development of the chondrocranium. *J. Morph.*, 104: 269-306, 1959
- el Toubi, M.R., Kamal, A.M. The development of *Ptyodactylus hasselquistii*. I. The development of the chondrocranium. *Journal of Morphology*, 108, 63–94, 1961.
- Elinson RP. Changes in developmental patterns: embryos of amphibians with large eggs. In: Raff RA, Raff EC, editors. *Development as an evolutionary process*. New York: Alan R. Liss; 1987.
- Estes, R., de Queiroz, K., Gauthier, J. Phylogenetic relationships within Squamata. In: Estes, R., Pregill, G. (Eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford University Press, Stanford, pp. 199–281. 1988.

- Evans S. The skull of lizards and tuatara. In: Gans C, Gaunt AS, Adler K, editors. *Biology of the Reptilia*, Vol. 20. Morphology H: The Skull of Lepidosauria. New York: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. pp 1–344, 2008.
- Fabrezi M, Barg M. Patterns of carpal development among anuran amphibians. *J Morphol* 249:210–220, 2001.
- Fabrezi, M., Abdala, V., & Oliver, M. I. M. Developmental basis of limb homology in lizards. *The Anatomical Record*, 290(7), 900-912, 2007.
- Ferguson, M.W.J. Post-laying stages of embryonic development in crocodylians. In: Gans, C.; Billet, F. & Maderson, P.F.A. (Eds). *Biology of the reptilia*. New York: John Wiley and Sons, p. 329-491, 1985.
- Ferguson, M.W.J. Post-laying stages of embryonic development in crocodylians: In: Webb, G.J.W.; Manolis, S.C. & Whitehead, P.J. (Eds). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons. p. 427-444, 1987.
- Ferguson, M. W., Joanen, T. Temperature of egg incubation determines sex in Alligator mississippiensis, 850-853, 1982.
- Fialho RF, Rocha CFD, Vrcibradic D. Feeding ecology of *Tropidurus torquatus*: ontogenetic shift in plant consumption and seasonal trends in diet. *J Herpetol* 325–330, 2000.
- Fisher D.L, Tanner W.W. Osteological and myological comparisons of the head and thorax regions of *Cnemidophorus tigris septentrionalis* Burger and *Ameiva undulata parva* Barbour and Noble (Family Teiidae). *Brigham Young Univ Sci Bull Biol Ser* 11:1–39, 1970.
- Francis-West, P.; Ladher, R.; Barlow, A.; Graveson, A. Signalling interactions during facial development. *Mech. Dev.* 75:3–28, 1998.
- Fröbisch, N. B.; Neil, H. Shubin. Salamander limb development: Integrating genes, morphology, and fossils. *Dev. Dynam.* 240:1087-1099, 2011.
- Frost, D. R., Rodrigues, M. T., Grant, T., & Titus, T. A. 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, 2001.

- Gauthier, J.A., Estes, R., de Querioz, K. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In: Estes R, Pregill G, editors. Phylogenetic relationships of the lizard families. Stanford, CA: Standford University Press. p 15–98, 1988.
- Giaretta, A. A. Lacertilia: *Tropidurus torquatus* (NCN). Home range. *Herpetological Review*, 27:80–81, 1996.
- Gilbert, S. F. Developmental Biology. Sunderland: Mass. Sinauer Associates. 2006.
- Good, D. A. Cranial ossification in the northern alligator lizard, *Elgaria coerulea* (Squamata, Anguillidae). *Amphibia-Reptilia* 16: 157-166, 1995.
- Goodrich, E. S. Studies on the Structure and Development of Vertebrates. London. 1930
- Gould SJ. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, MA: Jeffery WR, Swalla BJ. 1992. Evolution of alternate modes Belknap Press of Harvard University Press, 1977.
- Guerra-Fuentes, R. O desenvolvimento embriológico do crânio no clado Iguania e sua contribuição para a filogenia do grupo (Reptilia, Squamata). Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, 2007.
- Guillette, L. J. J. The evolution of viviparity and placentation in the high elevation Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica* 38:94-103, 1982.
- Guo, Q., Loomis, C. & Joyner, A. L. Fate map of mouse ventral limb ectoderm and the apical ectodermal ridge. *Developmental biology*. 264, 166-178, 2003.
- Greer, A.E. The relationships of the lizard genera *Anelytropsis* and *Dibamus*. *J Herpetol* 116–156, 1985.
- Greer, A.E. Limb reduction in squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *J Herpetol* 25:166–173, 1991.
- Haeckel, E. *General Morphologie der Organismen*. Georg Reimer, Berlin, 1866.
- Haines, R.W. Epiphysis and sesamoids. In: Gans C, Parsons TS, editors. Biology of the reptilia, vol. 1. London: Academic Press. p 81–115, 1969.
- Hall, B. K. 1999. The Neural Crest in Development and Evolution. New York: Springer.
- Hamburger, V., Hamilton, H.L. A series of normal stages in the development of the chick embryo. *Developmental Dynamics* 195: 231-272, 1992.
- Hammond C. L., Schulte-Merker S. Two populations of endochondral osteoblasts with differential sensitivity to Hedgehog signalling. *Development* 136 3991–4000, 2009.

- Harvey, M. B. A phylogenetic analysis of the tropidurine lizards (Squamata: Tropiduridae), including new characters of squamation and epidermal microstructure. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128(2), 189-233, 2000.
- Harrison, L. & Larsson, H. Estimating evolution of temporal sequence changes: a practical approach to inferring ancestral developmental sequences and sequence heterochrony. *Systematic Biology*, 57: 378–387, 2008.
- Hernández-Jaimes, C., Jerez, A., Ramírez-Pinilla, M. P. Embryonic development of the skull of the Andean lizard *Ptychoglossus bicolor* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Anatomy*, 221(4), 285–302, 2012.
- Hildebrand, M. & Goslow, GE. Análise da estrutura dos vertebrados. São Paulo: Atheneu. 2006. 637 p.
- Hilton, E. J., Johnson, G. D. When two equals three: developmental osteology and homology of the caudal skeleton in carangid fishes (Perciformes: Carangidae). *Evolution & development*, 9(2), 178-189, 2007.
- Hinchliffe J.R, Hecht M.K. Homology of the bird wing skeleton: embryological versus paleontological evidence. *Evol Biol* 18:21–29, 1984.
- Hoffstetter R., Gasc J.-P. Vertebrae and ribs of modern reptiles. Em: C. Gans (ed.), *Biology of the Reptilia. Vol. 1. Morphology A*, Acad. Press, London – New York, pp. 201 – 310, 1969
- Holder L. A. The comparative morphology of the axial skeleton in the Australian Gekkonidae, *Zool. J. Linn. Soc. (Lond.)*, 44, 300 – 335, 1960.
- Holmgren, N. On the origin of the tetrapod limb. *Acta Zoologica* 14, 185–295, 1933.
- Hopwood, N. A history of normal tables and stages in vertebrate embryology. *International Journal of Developmental Biology* 51:1–26, 2007.
- Howes, G. B., Swinnerton, H. H. On the development of the skeleton of the tuatara, *Sphenodon punctatus*. *Trans. Zool. Soc.*, 16:1-86, 1901.
- Hubert, J. Embryology of the Squamata. In: Gans, C.; Billet, F. (Eds). *Biology of the Reptilia*. Vol. 15, Development B. New York: John Wiley and Sons. p. 1-34, 1985.
- Hugi, J., Mitgutsh, C., Sánchez-Villagra, M. Chondrogenic and ossification patterns and sequences in White's skink *Liopholis whitii* (Scincidae, Reptilia), *Zoosyst. Evol.* 86:21–32, 2010.

- Iungman, J., Piña, C.I. & Siroski, P. Embryological development of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Genesis* 46: 401-417, 2008.
- Jarvik, E. On the origin of girdles and paired fins. *Israel. Journal of Zoology* 14, 141–172, 1965.
- Jeffery J.E.; Bininda-Emonds, O.R.P.; Coates, M.I. & Richardson, M.K. A new technique for identifying sequence heterochrony. *Systematic Biology* 54: 230–240, 2005.
- Jeffery, J.E.; Bininda-Emonds, O.R.P.; Coates, M.I. & Richardson, M.K. Analyzing evolutionary patterns in amniote embryonic development. *Evolution & Development* 4: 292–302, 2002.
- Jerez, A., Sánchez-Martínez, P. M., Guerra-Fuentes, R. A. Embryonic Skull Development in the Neotropical Viviparous Skink *Mabuya* (Squamata: Scincidae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 31(3), 391-402, 2015.
- Jolie, M. T. 1960. The head skeleton of the lizard. *Acta Zool.* 41:1-64.
- Kamel A. E. Sacral ribs of Lacertilia, *Nature*, 168, 660 – 661, 1951.
- Kamel A. E. On the development of the ribs in the sacral region of a reptile *Chalcides ocellatus* (Forskäl), *Publ. l'Inst. Fouad Ier du Desert*, 1, 1 – 77, 1952.
- Kamal, A. M. The chondrocranium of *Tropicolotes tripolitanus*. *Acta Zool.*, 41 : 297-312, 1960.
- Kamal, A.M. The chondrocranium of *Hemidactylus turcica*. *Anat. Anz.*, 109: 89-108, 1961.
- Kamal, A.M. Notes on the chondrocranium of the gecko, *Tropicolotes steudneri*. *Bull. Zool. Soc. Egypt*, 19: 73-83, 1964a.
- Kamal, A.M. The chondrocranium of the gecko, *Stenodactylus sthenodactylus*. *Proc. Egyptian Acad. Sci.*, 18: 59-69, 1964b.
- Kamal, A.M. Observations on the chondrocranium of *Tarentola mauritanica*. *Proc. Egyptian Acad. Sci.*, 19: 1-9, 1965a.
- Kamal, A.M. The fully formed chondrocranium of *Eumeces schneideri*. *Proc. Egyptian Acad. Sci.*, 19: 13-20, 1965b.
- Kamal, A.M. The development and morphology of the chondrocranium of *Chalcides sepoides*. *Proc. Egyptian Acad. Sci.*, 22: 37-48, 1969.
- Kamal A.M, Abdeen A.M. The development of the chondrocranium of the lacertid lizard, *Acanthodactylus boskiana*. *J Morphol.*, 137:289–334, 1972.

- Kawakami, Y.; Rodriguez-León, J.; Belmonte, J. C. I. The role of TGFbs and Sox9 during limb chondrogenesis. *Curr. Opin. Cell Biol.* 18:723-729, 2006
- Khannoon, E. R., & Evans, S. E. The development of the skull of the egyptian cobra *Naja h. haje* (Squamata: Serpentes: Elapidae). *PLoS one*, 10(4), e0122185, 2015.
- Kiefer M.C, Van Sluys M., Rocha C.F. Body temperatures of *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropicuridae) from coastal populations: Do body temperatures vary along their geographic Range? *J Therm Biol* 30:449–456, 2005.
- Kohlsdorf T., Navas C.A. Evolution of jumping capacity in Tropidurinae lizards: does habitat complexity influence obstacle crossing ability? *Biol J Linn Soc* 91:393–402, 2007.
- Koyabu, D., Werneburg, I., Morimoto, N., Zollikofer, C. P., Forasiepi, A. M., Endo, H., Kimura, J., Ohdachi, S.D., Son, N. T., Sánchez-Villagra, M. R. Mammalian skull heterochrony reveals modular evolution and a link between cranial development and brain size. *Nature communications*, 5, 2014
- Krause L. Osteologia pós-craniana de *Tupinambis teguxin* (L., 1758) sensu Boulenger, Parte I: Esqueleto axial (vértebras e costela) (Lacertilia, Scincomorpha, Telidae). *Rev. Bras. Biol.* 46: 481-499, 1978.
- Kusumi K., May C. M. & Eckalbar W. L. A large-scale view of the evolution of amniote development: insights from somitogenesis in reptiles. *Current Opinion in Genetics & Development* 23: 492-497, 2013.
- Kuzmin, S.L. *The clawed salamanders of Asia* Westarp Wissenschaften, 1995.
- Leal, F., Tarazona, O. A., & Ramírez-Pinilla, M. P. Limb development in the gekkonid lizard *Gonatodes albogularis*: a reconsideration of homology in the lizard carpus and tarsus. *Journal of morphology*, 271(11), 1328-1341, 2010.
- Lemus, A.D. Contribucion al studio de la embriologia de reptiles chilenos II. Tabla de desarrollo de la lagatija vivípara *Liolaemus gravenhorsti*. *Biology* 40: 39-61, 1967.
- Lemus, D., Duvauchelle, R.. Desarrollo intrauterino de *Liolaemus tenuis tenuis*. Contribucion al estudio del desarrollo embriologico de reptiles chilenos. *Biol* 39:80–98, 1966.
- Lemus, D., Illanes, J., Fuezalida, M., De La Vega, Y.P., Garcia, M. Comparative analysis of the development of the lizard *Liolaemus tenuis tenuis*. II. A series of

- normal postlaying stages in embryonic development. *Journal of Morphology* 169:337-349, 1981.
- Licht, P., Moberly, W. R. Thermal requirements for embryonic development in the tropical lizard *Iguana iguana*. *Copeia*, 515-517, 1965.
- Lilja, C., Blom, J. Comparative studies of early embryonic development in Quail *Coturnix coturnix japônica* with different patterns of postnatal growth. *Acta Ornith.* 34, 159–164, 1999.
- Lilja, C., Blom, J., Marks, H.L. A comparative study of embryonic development of Japanese quail selected for different patterns of postnatal growth. *Zoology* 104,115–122, 2001.
- Lima, F. C. Ontogenia de *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758): estágios embrionários e desenvolvimento do esqueleto. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Universidade de Brasília, 2015.
- Lions M, Alvarez B. Desarrollo del esqueleto de *Tropidurus etheridgei* (Iguania: Tropiduridae). *Revi Esp Herpetol* 12:7–18, 1998.
- Lobo, f., Abdala, F., Scrocchi, G. J. Desarrollo del esqueleto de *Liolaemus scapularis* (Iguania: Tropiduridae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*. 13(1) 76-104, 1995.
- Mabee, P. M., Trendler, T. A. Development of the cranium and paired fins in *Betta splendens* (Teleosti: Percomporpha): intraspecific variation and interspecific comparisons. *J. Morphol.* 227: 249–287, 1996.
- Maisano, J.A. A survey of state of ossification in neonatal squamates. *Herpetol. Monogr.* 15, 135–157, 2001.
- Maisano J.A. Postnatal ontogeny in *Callisaurus draconoides* and *Uta stansburiana* (Iguania: Phrynosomatidae). *J Morphol* 251:114–139, 2002a.
- Maisano J.A. Postnatal skeletal ontogeny in five xantusiids (Squamata: Scleroglossa). *J Morphol* 254:1–38, 2002b.
- Magnusson, W.E. & Taylor, J.A. A description of developmental stages in *Crocodylus porosus*, for use in adding eggs in the field. *Australian Wildlife Research* 7: 479-485, 1980.
- Malashichev, Y. B. Sacrum and pelvic girdle development in Lacertidae. *Russian Journal of Herpetology*, 8(1), 1-16, 2001

- Mangione S, Montero R. The endolymphatic sacs in embryos of *Amphisbaena darwini*. *J Herpetol* 524–529, 2001.
- Mathur, J.K., Goel, S.C. Patterns chondrogenesis and calcification in the developing limbs of the lizard *Calotes versicolor*. *J Morphol* 149:401–420, 1976
- Matsuda, Y., Nishida-Umehara, C., Tarui, H., Kuroiwa, A., Yamada, K., Isobe, T., Ando, J., Fujiwara, A., Hirao, Y., Nishimura, O., Ishijima, J., Hayashi, A., Saito, T., Murakami, T., Murakami, Y., Kuratani, S., Agata, K. Highly conserved linkage homology between birds and turtles: bird and turtle chromosomes are precise counterparts of each other. *Chromosome Res.* 13, 601–615, 2005.
- McCrary, E. *The Embryology of the Opossum*. Philadelphia: Wistar Institute of Anatomy and Biology. 1938.
- McKinney, M. L., e McNamara, K. J. *Heterochrony, the Evolution of Ontogeny*. Plenum, New York. 1991.
- Miller, J.D. Embryology of marine turtles. In: Gans, C.; Billet, F. & Maderson, PFA. *Biology of the Reptilia*. New York: John Wiley and Sons. 1985, p.269-328.
- Mohammed, M. B. H. Sequence of ossification in the skeleton of growing lizard *Chalcides ocellatus* Forscal (Scincidae, Reptilia). *Qatar Univ. Sci. Bull.* 8:117-136, 1988
- Mohammed, M. B. H.. Some observations on the cartilaginous structures of the head skeleton in some geckos (Reptilia: Gekkonidae). *Zoologischer Anzeiger* 222:3-11, 1989.
- Mohammed ,M.B.H. Morphogenesis of the carpus and tarsus in the skink *Chalcides ocellatus* (Scincidae, Reptilia). *J. Egyptian-German Soc. Zool* 4:357–373, 1991.
- Montero, R., Gans, C., Luisa Lions, M. Embryonic development of the skeleton of *Amphisbaena darwini heterozonata* (Squamata: Amphisbaenidae). *Journal of Morphology*, 239(1), 1-25, 1999.
- Moodie, R. L. The sacrum of Lacertilia. *Biol. Bull.*, 13, 84 – 93, 1907.
- Müller, G.B. Evolutionary transformation of limb pattern: heterochrony and secondary fusion. In: Hinchliffe JR, Hurlé JM, Summerbell D, editors. *Developmental patterning of the vertebrate limb*. New York: Plenum Press. p 395–405, 1991.
- Müller, G.B, Alberch, P. Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississippiensis*: developmental invariance and change in the evolution of the archosaur limbs. *J Morphol* 203:151–164, 1990.

- Mouden, E.E.; Bons, J.; Pieau, C.; Renous, S.; Znari, M., Boumezough, A. Table de développement embryonnaire d'un agamidé, *Agama impaleraris* Borttger, 1874. *Annals of Scientific Natural Zoology* 21:93-115, 2000.
- Muthukkarruppan, V.R.; Kanakambika, P.; Manickavel, V., Veeraraghavan, K. Analysis of the development of the lizard, *Calotes versicolor*, I. a series of normal stages in the embryonic development. *Journal of Morphology* 130: 479-490, 1970.
- Nelson, G. Ontogeny, phylogeny and paleontology and the biogenetic law, *Syst. Zool.* 27:324-345, 1978.
- Nieuwkoop, P. D., Faber, J. Normal table of *Xenopus laevis* (Daudin). North-Holland, Amsterdam, 1967.
- Noro, M.; Uejima, A.; Gembu, A.; Manabe, M. & Tamura, K. Normal developmental stages of the Madagascar Ground Gecko *Paroedura pictus* with special reference to limb morphogenesis. *Dev Dyn* 238: 100-109, 2009.
- O'Keefe, F.R., Sidor, C.A., Larsson, H.C.E., Maga, A., Ide, O. Evolution and homology of the astragalus in early amniotes: New fossils, new perspectives. *J Morphol* 267:415–425, 2006.
- Olsen, B. R.; Reginato, A. M.; Wang, W. Annual Review of Cell Developmental Biology 16:191–220. 2000.
- Ortiz, M.A, Boretto, J.M, Piantoni, C., Alvarez, B.B., Ibarguengoytía, N. R. Reproductive biology of the Amazon Lava Lizard (*Tropidurus torquatus*) from the Wet Chaco of Corrientes (Argentina): congeneric comparisons of ecotypic and interspecific variations. *Can J Zoolog* 92:643–655, 2014.
- Packard, G. C., Tracy, C. R., Roth, J. J. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class Reptilia. *Biological Reviews*, 52:71-105, 1977.
- Pandha, S.K, Thapliyal, J.P. Egg laying and development in the garden lizard, *Calotes versicolor*. *Copeia* 121–125, 1967.
- Parker, W. K. On the structure and development of the skull in the Lacertilia. *Philos. Trans. Roy. Soc.*,170: 595-640, 1880.
- Patterson, C. How does phylogeny differ from ontogeny? Em: *Development and Evolution* (B. Goodwin, N. Holder, e C. Wylie, eds.), pp. 1-31. Cambridge University Press, Cambridge. 1983.

- Patterson, C. Comments on Mabee's "empirical rejection of the ontogenetic polarity criterion". *Cladistics* 12: 147–167, 1996.
- Pinto, A.C, Wiederhecker, H.C, Colli, G.R.. Sexual dimorphism in the Neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia* 26:127–137, 2005.
- Pough, F. H., Janis, C. M., & Heiser, J. B. *Vertebrate life*. Pearson/Prentice Hall, 2005.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 93, 2013.
- de Queiroz, K. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. *Systematic Zoology* 34: 280–299, 1985.
- Rao, M. K. M., Ramaswami L. S. The fully formed chondrocranium of *Mabuyu* with an account of the adult osteocranium. *Acta Zool.*, 33: 209-275, 1952.
- Raff, R.A. *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form*. University of Chicago Press, Chicago, 1996.
- Raff, R. A., Arthur, W., Carroll, S. B., Coates, M. I., Wray, G. Chronicling the birth of a discipline. *Evol. Dev.* 1: 1–2, 1999.
- Raff, E.C., Raff, R.A. Dissociability, modularity, evolvability. *Evolution and Development* 2: 235–237, 2000.
- Ramaswami, L. S. The chondrocranium of *Calotes versicolor* (Daud.) with a description of the osteocranium of a just-hatched young. *Quart. J. Micr. Sci.*, 87: 237-297, 1946.
- Raynaud A, Pieau C. Embryonic development of the genital system. Em: Gans C, 20 Billett F, editores. *Biology of the Reptilia. Development B Vol. 15*. New York: 21 Wiley. pp. 149–300, 1985.
- Renous-Lécuru S. Morphologie comparée du carpe chez lês Lepidosauriens actuels (Rynchocéphales, Lacertiliens, Amphisbénieniens). *Gegenbaurs Morph Jahrb Leipzig* 119:727–766, 1973.
- Rice E.L. The development of the skull in the skink *Eumeces quinquelineatus*. *J Morphol.* 34:120–243, 1920.

- Richardson, MK. Heterochrony and the Phylotypic Period. *Developmental Biology* 172: 412–421, 1995.
- Richardson, M. K., Carl, T. F., Hanken, J., Elinson, R. P., Cope, C., & Bagley, P. Limb development and evolution: a frog embryo with no apical ectodermal ridge (AER). *Journal of anatomy*, 192(03), 379-390, 1998.
- Richardson, M. K. Vertebrate evolution: The developmental origins of adult variation. *Bioessays*, 21: 604–613, 1999
- Richardson, M.K.; Hanken, J.; Gooneratne, M.L.; Pieau, C. & Raynaud, A. There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development. *Anatomy & Embryology* 196: 91–106, 1997.
- Riesch, R., Schlupp, I., Langerhans, R. B., Plath, M. Shared and unique patterns of embryo development in extremophile poeciliids. *PLoS One*,6(11), e27377, 2011.
- Rieppel, O. the phylogeny of cranial kinesis in lower vertebrates, with special reference to the Lacertilia. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 156, 353-370, 1978.
- Rieppel O. Ontogeny – a way forward for systematics, a way backward for phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society* 39: 177–191, 1990
- Rieppel, O. Studies on skeleton formation in reptiles. III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptilia, Squamata). *Fieldiana (Zoology)* 68, 1–25, 1992a.
- Rieppel, O. Studies on skeleton formation in reptiles. I. The postembryonic development of the skeleton in *Cyrtodactylus pubisculus* (Reptilia: Gekkonidae). *Journal of Zoology. Lond.* 227, 87–100, 1992b.
- Rieppel O. The skeleton of a juvenile Lanthanotus (Varanoidea). *Amphibia-Reptilia* 13:27–34,1992c
- Rieppel, O. Patterns of diversity in the reptilian skull. In: Hanken, J., Hall, B.K. (Eds.), *The Skull*, vol. 2. Patterns of Structural, Systematic Diversity. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 344–389, 1993a.
- Rieppel, O. Studies on skeleton formation in reptiles. II. *Chamaeleo hoehnelii* (Squamata: Chamaeleoninae), with comments on the homology of carpal and tarsal bones. *Herpetologica* 49, 66–78, 1993b.

- Rieppel, O. Studies on skeleton formation in reptiles. V. patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* Daudin (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Zoology* 09: 301-3251, 1993c.
- Rieppel, O. Studies on skeleton formation in reptiles - patterns of ossification in the skeleton of *Chelydra serpentina* (Reptilia, Testudines). *Journal of Zoology*, London 231, 487–509, 1993d.
- Rieppel O. Studies on skeleton formation in reptiles. IV. The homology of the reptilian (Amniote) astragalus revisited. *J Vert Paleontol* 13:31–47, 1993e.
- Rieppel, O. Studies on skeleton formation in reptiles. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta agilis exigua* Eichwald (Reptilia, Squamata). *Journal of Herpetology* 28, 145–153, 1994a.
- Rieppel O. Studies on skeleton formation in reptiles. Patterns of ossification in the limb skeleton of *Gehyra oceanic* (Lesson) and *Lepidodactylus lugubris* (Duméril and Bibron). *Ann Sci Nat Zool Paris Ser* 13 15:83–91, 1994b.
- Rieppel, O., Zaher, H. The development of the skull in *Acrochordus granulatus* (Schneider) (Reptilia: Serpentes), with special consideration of the otico-occipital complex. *Journal of Morphology* 249, 252–266, 2001.
- Ricklefs, R.E., Starck, J.M. Embryonic growth and development. In: Starck, J.M., Ricklefs, R.E. (Eds.), *Avian Growth and Development. Evolution Within the Altricial–Precocial Spectrum*. Oxford University Press, Oxford, pp. 31–58, 1998.
- Rocha, C.F.D., Bergallo, H.G.. *Tropidurus torquatus* (collared lizard): diet. *Herpetological Review* 25:69, 1994.
- Rodrigues, M.T. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia* 31: 105–230, 1987.
- Romer, A.S. *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago, 1956.
- Roscito, J.G., Rodrigues, M.T. Embryonic development of the fossorial gymnophthalmid lizards *Nothobachia ablephara* and *Calyptommatus sinebrachiatus*. *Zoology*, 115(5), 302-318, 2012.
- Russell AP, Bauer AM. 2008. The appendicular locomotor apparatus of *Sphenodon* and normal-limbed squamates. In: Gans C, Gaunt AS, Adler K, editors. *Biology of the Reptilia*, Vol. 21. Morphology I. New Jersey: Society for the study of Amphibians and Reptiles. pp 1–466.

- Ruta, M., Coates, M. I., Quicke, D. L. J. Early tetrapod relationships revisited. *Biological Reviews* 78, 251–345, 2003a.
- Ruta, M., Jeffrey, J. E., Coates, M. I. A supertree of early tetrapods. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 2507–2516, 2003b.
- Sanger, T.J.; Losos, J.B., Gibson-Brown, J.J. A developmental staging series for the lizard Genus *Anolis*: A new system for the integration of evolution, development, and ecology. *Journal of Morphology* 269: 129-137, 2008.
- Savage, J.M. The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas. Chicago: University of Chicago Press. p 934, 2002.
- Schoch, R. R. Skull ontogeny: developmental patterns of fishes conserved across major tetrapod clades. *Evolution & development*, 8(6), 524-536, 2006
- Sewertzoff, A.N. Zur Entwicklungsgeschichte von *Ascalabotes fascicularis*. *Anat. Anz.*, 18: 33-40, 1900.
- Shapiro, M.D. Developmental morphology of limb reduction in *Hemiergis* (Squamata: Scincidae): chondrogenesis, osteogenesis, and heterochrony. *Journal of Morphology* 254, 211–231, 2002.
- Shapiro, M.D., Hanken, J., Rosenthal, N. Developmental basis of evolutionary digit loss in the Australian lizard *Hemiergis*. *Journal of Experimental Zoology* (Mol. Dev. Evol.) 297B, 48–56, 2003.
- Sheil, C. A. 2003. Osteology and skeletal development of *Apalone spinifera* (Reptilia: Testudines: Trionychidae). *J. Morphol.* 256:42–78.
- Sheil, CA. Skeletal development of *Macrochelys temminckii* (Reptilia: Testudines: Chelydridae). *Journal of Morphology*, 263: 71–106, 2005.
- Shine, R. “Costs” of reproduction in reptiles. *Oecologia*, 46(1), 92-100, 1980.
- Shine, R. Reptilian reproductive modes: the oviparity- viviparity continuum. *Herpetologica*, 39:1–8, 1983.
- Shubin, N.H. & Alberch, P. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. *Evolutionary Biology*, 20: 318-390, 1986.
- Shubin, N. H., Wake, D. B. Morphological variation, development, and evolution of the limb skeleton of salamanders. In *Amphibian biology*, vol. 5. *Amphibian biology* (ed. H. Heatwole and M. Davies), pp. 1782–1808. Surrey Beatty & Sons PTY limited, Chipping Norton, 2003.

- Siebenrock, F. Das Skelett der *Lacerta simonyi* Stained. und der Lacertilien- familie uberhaupt. Sber. K. Akad. Wiss, 1894.
- Silva, C. M.; Verrastro L. Descrição do esqueleto axial de *Liolaemus arambarensis* Verrastro, Veronese, Bujes & dias Filho (Iguania, Liolaemidae): regiões pré-sacral e sacral. Rev. Bras. Zool. 24:1-11, 2007.
- Sitina, L.A, Medvedeva, I.M, Godina, P.V. Development of *Hynobius keyserlingii* (in Russian). *Akademia Nauka U.S.S.R, Nauka, Moscow*, 1987.
- Siqueira, C.C., Kiefer, M.C., Sluys, M.V., Rocha, C.F.D. Variation in the diet of the lizard *Tropidurus torquatus* along its coastal range in Brazil. *Biot Neotrop* 13:93–101, 2013.
- Skinner MM. Ontogeny and adult morphology of the skull of the South African skink, *Mabuya capensis*(Gray) *Ann Univ Stellenbosch*. 48:1–116, 1973.
- Slack, J.M.W., Holland, P., Graham, C.F. The zootype and the phylotypic stage. *Nature* 361, 490–492, 1993
- Smith, KK. Comparative patterns of craniofacial development in eutherian and metatherian mammals. *Evolution* 51: 1663–1678, 1997.
- Smith, K. K. Comparative patterns of craniofacial development in eutherian and metatherian mammals. *Evolution* 51: 1663–1678, 1997
- Smith, K.K. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 73, 169–186, 2001
- Smith, K.K. Sequence heterochrony and the evolution of development. *Journal of Morphology* 252, 82–97, 2002.
- Smith, K. K. Time's arrow: heterochrony and the evolution of development. *International Journal of Developmental Biology*, 47(7/8), 613-622, 2003.
- Stephenson, N., G., Stephenson, E. M. The osteology of the New Zealand geckos and its bearing on their morphological status. *Trans R. . Soc. N. .Z. ,* 84 (2); 341-358, 1966.
- Sturdee, A.P. & Connock, M. The embryonic limb bud of the urodele: morphological studies of the apex. *Differentiation* 3(1-3), 43-49, 1975.
- Summerbell, D. A quantitative analysis of the effect of excision of the AER from the chick limb bud. *J. Embryol. Exp. Morphol.* 32, 651-660, 1974.

- Sun, X., Mariani, F.V., Martin, G.R. Functions of FGF signalling from the apical ectodermal ridge in limb development. *Nature* 418, 501–508, 2002.
- Thewissen, J.G.M., Cohn, M.J., Stevens, L.S., Bajpal, S., Heyning, J., Horton, W.E. Developmental basis for hind-limb loss in dolphins and origin of the cetacean bodyplan. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 8414–8418, 2006.
- Thompson, J. A study of the sources of nutrients for embryonic development in a viviparous lizard, *Sphenomorphus quoyii*. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 70A:509-518, 1981.
- Torres-Carvajal O. Cranial osteology of the Andean lizard *Stenocercus guentheri* (Squamata: Tropicuridae) and its postembryonic development. *J Morphol* 255, 94–113, 2003.
- Uetz P, Hošek J. The reptile database: <http://www.reptile-database.org>. acessado 28 novembro 2016.
- Underwood G, Lee M. The egg teeth of Dibamus and their bearing on possible relationships with gekkotan lizards. *Amphibia-Reptilia* 21:507–511, 2000.
- Velhagen, W. A. Analyzing developmental sequences using sequence units. *Systematic Biology* 46: 204–210, 1997.
- Vidal, N., Hedges, S.B. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *C R Biol* 328:1000–1008, 2005.
- Vieira GH, Wiederhecker HC, Colli GR, Bao SN. Spermiogenesis and testicular cycle of the lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropicuridae) in the Cerrado of central Brazil. *Amphibia-Reptilia* 22:217–233, 2001.
- Vieira, L.G. Desenvolvimento embrionário de *Melanosuchus niger* (Crocodylia, Alligatoridae): Descrição de estágios e ontogenia do esqueleto. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Universidade de Brasília, 2011.
- Vieira, L.G.; Lima, F.C.; Santos, A.L.Q.; Mendonça, S.H.S.T.; Moura, LR.; Iasbeck, JR., Sebben, A. Description of the embryonic stages in *Melanosuchus niger* (Spix, 1825) (Crocodylia: Alligatoridae). *Journal of Morphological Science* 28: 11-22, 2011.
- Vinegar, A. The effects of temperature on the growth and development of embryos of the Indian python, *Python molurus* (Reptilia: Serpentes: Boidae). *Copeia*, 171-173, 1973.

- Vitt, L. J. e Caldwell, J. P. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Third Edition. Burlington, Massachusetts, U.S.A.: Academic Press, 2009.
- Wagner, G. P., Khan, P. A., Blanco, M. J., Misof, B., Liversgæ, R. A. Evolution of Hoxa-11 expression in amphibians: Is the urodele autopodium an innovation? *American Zoologist* 39, 686–694, 1999.
- Wagner, E. F., Karsenty, G. Genetic control of skeletal development. *Genet. Dev.* 11:527–532, 2001.
- Werneburg, I., Sánchez-Villagra, MR. Time of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. *Evolutionary Biology*, 9:82, 2009.
- Werner Y. L. The ontogenetic development of the vertebrae in some gekkonoid lizards. *J. Morphol.*, 133, 41 – 92, 1971.
- Wiederhecker, H. C., Pinto, A. C., Colli, G. R. Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in the highly seasonal Cerrado biome of central Brazil. *Journal of Herpetology*, 36(1), 82-91, 2002.
- Wiederhecker, H. C., Pinto, A. C., Paiva, M. S., & Colli, G. R. The demography of the lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) in a highly seasonal Neotropical savanna. *Phyllomedusa*, 2(1), 9-19, 2003.
- Wise, P.A.D.; Vickaryous, M.K., Russel, A.P. An embryonic staging table for in ovo development of *Eublepharis macularius*, the leopardo gecko. *The Anatomical Record*, 292: 1198-1212, 2009.
- Wolpert L. The triumph of the embryo. Oxford University Press, Oxford, 1991.
- Wray, G.A. Causes and consequences of heterochrony in early echinoderm development. In *Evolutionary Change and Heterochrony*. (Ed K. J. McNamara.) John Wiley & Sons: New York, pp. 197-223, 1995.
- Yasui, K. Embryonic development of the house shrew (*Suncus murinus*). *Anatomy and embryology*, 186(1), 49-65, 1992.
- Yntema, C. L. Effects of incubation temperatures on sexual differentiation in the turtle, *Chelydra serpentina*. *J Morphol*, 150(2), 453-461, 1976.
- Zehr, DR. Stages in the normal development of the common garter snake, *Thamnophis sirtalis sirtalis*. *Copeia* 1962: 322–329, 1962.