UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Instituto de Geociências e Ciências Exatas *Campus* Rio Claro

JOÃO PAULO DE ALMEIDA BENITES

ESTUDO COMPARATIVO DE RESTOS FÓSSEIS E RECENTES DE AMPHISBAENIA ABORDAGENS FILOGENÉTICAS, PALEOECOLÓGICAS, PALEOBIOGEOGRÁFICAS

Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Geociências e Ciências Exatas do Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Geociências e Meio Ambiente.

Orientador: Prof. Dr. Reinaldo José Bertini

Rio Claro - SP 2015

566 B467e	 Benites, João Paulo de Almeida Estudo comparativo de restos fósseis e recentes de amphisbaenia : abordagens filogenéticas, paleoecológicas, paleobiogeográficas / João Paulo de Almeida Benites Rio Claro, 2015 248 f. : il., figs., quadros, mapas
	Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas Orientador: Reinaldo José Bertini
	1. Vertebrado fóssil. 2. Anfisbena. 3. Filogenia. 4. Paleoecologia. 5. Paleobiogeografia. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP Campus de Rio Claro/SP JOÃO PAULO DE ALMEIDA BENITES

ESTUDO COMPARATIVO DE RESTOS FÓSSEIS E RECENTES DE AMPHISBAENIA ABORDAGENS FILOGENÉTICAS, PALEOECOLÓGICAS, PALEOBIOGEOGRÁFICAS

Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Geociências e Ciências Exatas do Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Geociências e Meio Ambiente.

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Reinaldo José Bertini

Profa. Dra. Maria Eliana Carvalho Navega Gonçalves

Profa. Dra. Silvia Regina Gobbo Rodrigues

Rio Claro, SP 17 de Abril de 2015.

Dedico esta Dissertação aos meus pais, Paulo Roberto Benites e Rosa Maria Gomes de Almeida Benites, responsáveis por minha educação, disciplina e caráter, os quais são responsáveis por eu ter chegado até aqui, sempre acreditando e incentivando meu potencial. Também minha querida e amada noiva Giovana Correa Novello que com muito amor e paciência me apoiou em todos os momentos, demonstrando verdadeiro companheirismo. Ao meu grande e melhor amigo Pietro Borges Bringhuenti. Também em memória de duas pessoas muito queridas, as quais considerava como irmãos, Giana Benati Falcim e Ricardo Matheus Iacoop Vidal.

Agradecimentos

Primeiramente agradeço a Deus pela minha vida e por oportunidades concedidas, que através da fé fui capaz de encontrar a paz e vencer grandes obstáculos.

Agradeço meus pais e noiva que sempre me apoiaram nesta jornada, com amor e carinho, sempre torcendo por minha vitória.

Agradeço ao meu estimado amigo e tutor Prof. Dr. Reinaldo José Bertini, a quem confio minha capacidade como Pesquisador, o qual muito bem me recebeu na Universidade, bastante atencioso, presente, paciente e prestativo, ajudando sempre que necessário.

A minha querida amiga Profa. Dra. Eliana Navega Gonçalves, que ainda na graduação me abriu as portas para a área acadêmica, me orientando em Projeto de Iniciação Científica com ênfase em Zoologia, bastante dedicada e paciente para comigo.

A minha querida amiga Profa. Dra. Silvia Regina Gobbo Rodrigues, sempre incentivando e ajudando na área de Paleontologia, uma pessoa bastante atenciosa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela Bolsa de estudos de Mestrado, que possibilitou dedicação integral a esta Dissertação.

A todos os professores das disciplinas cursadas no Programa de Pós-Graduação em Geociências e Meio Ambiente, os quais agregaram inestimável conhecimento para minha formação.

Aos amigos e colegas pós-graduandos, em especial ao Caio Fabricio Cezar Geroto, o qual sempre se demonstrou prestativo em ajudar com cladística.

A amiga Lília M. Dietrich Bertini sempre solícita em relação ao amparo burocrático que envolveu esta Dissertação.

A Rosangela Vacello, sempre orientando e ajudando na parte burocrática em relação a Pós-Graduação, bastante atenciosa.

RESUMO

Amphisbaenia é um importante grupo de amniotas reptilianos, providos de corpo cilíndrico e alongado, usualmente desprovidos de membros, com a exceção da Família Bipedidae, que apresentam os anteriores desenvolvidos. Esta anatomia facilita a vida fossorial. São alocados aos Squamata, por possuírem hemipênis, dente para romper e sair do ovo, cloaca transversal e tegumento coberto de escamas. Por assemelharem-se a lacertílios e ofídios, seu posicionamento filogenético tem sido amplamente discutido e sua ancestralidade é ainda controversa. São limitados às regiões subtropicais e tropicais, constituindo importante informação para abordagens paleoecológicas e paleobiogeográficas. Confeccionam profundos túneis compactando o solo, o que implica em grandes modificações morfológicas, tais como crânio robusto, formado por placas ósseas rígidas, e ligações interdigitais na região frontal, podendo ser sobrepostas, o que lhes confere maior resistência contra impactos na escavação. Sua anatomia é bastante convergente com aquela dos fósseis de lacertiformes mesozóicos, demonstrando um provável ancestral em comum com estes diápsidos. Um espécimen de Cryptolacerta, oriundo da Alemanha, compartilha características com Amphisbaenia. Entretanto sua filogenia ainda é incerta. De todo modo, junto com Sineoamphisbaena, pode indicar características convergentes entre "lagartos" laurasianos, possivelmente com aqueles que originaram Amphisbaenia. Os fósseis de anfisbênios são geograficamente restritos, predominantemente encontrados nos Estados Unidos, em quantidade relativamente escassa. A maior parte está relacionada à Família Rhineuridae, que poderia ser considerada primitiva. No entanto Bipedidae, um grupo recente, também é considerado como primitivo, devido à presença de cintura escapular e membros anteriores. Entretanto não há registros fósseis seguros, pois até então não foram encontrados restos fossilizados atribuídos a Bipedidae. Ocorre convergência morfológica em Rhineuridae, detalhada nas análises filogenéticas, colocando-o como agrupamento derivado. De qualquer maneira está claro que a origem dos anfisbênios permanece obscura. É observado que não ocorre a presença de material fóssil bem preservado antes do início do Eoceno. Mas com base na morfologia, os Amphisbaenia eram escavadores especializados logo ao início da Era Cenozóica, não diferindo muito dos morfótipos recentes. Portanto supõe-se que a origem do grupo seria anterior, provavelmente durante o Cretáceo. Com o acréscimo de *Blanus mendezi*, e correções envolvendo Trogonophidae, permitiram obter uma topologia diferente entre Trogonophidae e Amphisbaenidae. Nos trabalhos anteriores estes grupos eram considerados próximos, entretanto na presente análise Blanidae mostra afinidades com Trogonophidae, tornando-o basal em relação a Amphisbaenidae. Esta nova abordagem permite inferir que morfótipos africanos teriam se originado na Laurásia, dispersando-se através da Península Ibérica, possivelmente durante a Era Cenozóica. Blanidae possui características primitivas, fortalecendo esta hipótese. A dispersão de Rhineuridae pode ter relação com mudanças climáticas cenozóicas norte-americanas. O único morfótipo recente dos rineuridos existe na Flórida, que se manteve quente durante a Era Cenozóica.

Palavras chave:

Amphisbaenia; Filogenia; Paleoecologia; Paleobiogeografia.

ABSTRACT

Amphisbaenia is an important group of reptilian amniotes, provided with cylindrical and elongated body, usually limbless, with the exception of the Family Bipedidae, which presents limbs. This anatomy facilitates fossorial life. They are allocated to Squamata, by having hemipenis, tooth to break the egg, cross cloacal vent and integument covered with scales. Resembling lacertilians and snakes, their phylogenetic position has been widely discussed and their ancestry is still controversial. They are limited to subtropical and tropical regions, providing important paleoecological and paleobiogeographical informations to the group. They cave deep tunnels, compacting soil, which implies major morphological changes, such as robust skull bones, with rigid plates, and strong osteological connections in the frontal region, with superimposed bones, giving them greater resistance to impacts during excavation. Their anatomy is quite convergent with Mesozoic lacertiform fossils, showing a probable common ancestor with these diapsids. A specimen of

Cryptolacerta, from Germany, shares features with Amphisbaenia. However its phylogeny is still uncertain. But Sineoamphisbaena may indicate convergent features between Laurasian "lizards", possibly with those originated Amphisbaenia. The fossil records are geographically restricted, predominantly from USA, in relatively small quantity. Most are related to the Family Rhineuridae, which could be considered primitive. However the Family Bipedidae, a recent group, is classified also as primitive, due to the presence of shoulder girdle and forelimbs. But Bipedidae does not present fossils, because until now there are not fossilized remains assigned to them. Morphological convergence occurs in Rhineuridae, detailed in phylogenetic analyses, placing it as a apomorphic group. Anyway it is clear that the origin of Amphisbaenia remains obscure. There are not well preserved fossil materials before beginning of Eocene. But based on the morphology, Amphisbaenia were skilled diggers just the beginning of the Cenozoic Era, not differing much from recent morphotypes. Therefore it is possible to believe this group would rise earlier, probably during Cretaceous. The addition of blanus mendezi and corrections involving trogonophidae, got a different topology between trogonophidae and Amphisbaenidae. In earlier analysis, these groups was considered nearly. present analysis shows However the Blanidae more affinities with Trogonophidae than Amphisbaenidae, allocating Trogonophidae as basal group. This new approach allows us to infer that morphotypes Africans have originated in Laurasia, dispersing through the Iberian Peninsula, possibly during the Cenozoic Era. Blanidae has primitive features, contribuing this hypothesis. The dispersion of Rhineuridae may be related to North American Cenozoic climate changes. The only recent morphotype of rineurids exists in Florida, which remained hot during the Cenozoic Era.

Key words:

Amphisbaenia; Phylogeny; Paleoecology; Paleobiogeography.

Lista de Figuras

Figura 1. Representação dos três tipos de região cefálica	21
Figura 2. Representação da região cefálica em forma de espátula de	
Agamodon anguliceps (Trogonophidae)	22
Figura 3. Consenso estrito de 100 árvores parcimoniosas incluindo todos os	3
Rhineuridae	156
Figura 4. Consenso estrito de 100 árvores parcimoniosas (Rhineura amblyc	eps,
R. attenuatus e R. wilsoni removidos)	157
Figura 5. Topologia de Amphisbaenia, demonstrando os principais clados	
(Rhineura amblyceps, R. attenuatus e R. wilsoni removidos)	158
Figura 6. Consenso estrito de Amphisbaenia, com ramos numerados para	
Parcimônia de Brooks	172
Figura 7. Consenso estrito de áreas onde ocorrem Amphisbaenia (Análise o	le
Brooks Primária)	174
Figura 8. Consenso estrito de áreas onde ocorrem Amphisbaenia (Análise o	le
Brooks Secundária)	175
Figura 9. Vista dorsal do crânio de Amphisbaena braestrupi	205
Figura 10. Vista lateral do crânio de Amphisbaena braestrupi	205
Figura 11. Vista ventral do crânio de Amphisbaena braestrupi	206
Figura 12. Vista dorsal do crânio de Amphisbaena laurenti	206
Figura 13. Vista lateral do crânio de Amphisbaena laurenti	207
Figura 14. Vista ventral do crânio de Amphisbaena laurenti	207
Figura 15. Vista dorsal do crânio de Blanus mendezi	208
Figura 16. Vista lateral do crânio de <i>Blanus mendezi</i>	208
Figura 17. Vista ventral do crânio de Blanus mendezi	209
Figura 18. Vista dorsal do crânio de Cryptolacerta hassiaca	209
Figura 19. Vista ventral do crânio de Cryptolacerta hassiaca	210
Figura 20. Vista dorsal do crânio de Dyticonastis rensbergeri	210
Figura 21. Vista lateral do crânio de Dyticonastis rensbergeri	211
Figura 22. Vista ventral do crânio de Dyticonastis rensbergeri	211
Figura 23. Vista dorsal do crânio de Hyporhina antiqua	212
Figura 24. Vista lateral do crânio de Hyporhina antiqua	212
Figura 25. Vista ventral do crânio de Hyporhina antiqua	213

Figura	26.	Vista	dorsal do crânio de Hyporhina galbreathi	213
Figura	27.	Vista	lateral do crânio de Hyporhina galbreathi	214
Figura	28.	Vista	ventral do crânio de Hyporhina galbreathi	214
Figura	29.	Vista	dorsal do crânio de Jepsibaenia minor	215
Figura	30.	Vista	lateral do crânio de Jepsibaenia minor	215
Figura	31.	Vista	ventral do crânio de <i>Jepsibaenia minor</i>	216
Figura	32.	Vista	dorsal do crânio de Listromycter leakeyi	216
Figura	33.	Vista	lateral do crânio de Listromycter leakeyi	217
Figura	34.	Vista	ventral do crânio de Listromycter leakeyi	217
Figura	35.	Vista	labial da mandíbula de Oligodontosaurus wyomingensis	218
Figura	36.	Vista	lingual da mandíbula de Oligodontosaurus wyomingensis	218
Figura	37.	Vista	dorsal do crânio de Ototriton solidus	219
Figura	38.	Vista	ventral do crânio de Ototriton solidus	219
Figura	39.	Vista	dorsal do crânio de Rhineura amblyceps	220
Figura	40.	Vista	lateral do crânio de Rhineura amblyceps	220
Figura	41.	Vista	ventral do crânio de Rhineura amblyceps	221
Figura	42.	Vista	dorsal do crânio de Rhineura hatcherii	221
Figura	43.	Vista	lateral do crânio de Rhineura hatcherii	222
Figura	44.	Vista	ventral do crânio de <i>Rhineura hatcherii</i>	222
Figura	45.	Vista	dorsal do crânio de Rhineura hibbardi	223
Figura	46.	Vista	lateral do crânio de Rhineura hibbardi	223
Figura	47.	Vista	ventral do crânio de Rhineura hibbardi	224
Figura	48.	Vista	dorsal do crânio de Rhineura wilsoni	224
Figura	49.	Vista	lateral do crânio de Rhineura wilsoni	225
Figura	50.	Vista	ventral do crânio de Rhineura wilsoni	225
Figura	51.	Vista	dorsal do crânio de Sineoamphisbaena hexatabularis	226
Figura	52.	Vista	lateral do crânio de Sineoamphisbaena hexatabularis	226
Figura	53.	Vista	ventral do crânio de Sineoamphisbaena hexatabularis	227
Figura	54.	Vista	dorsal do crânio de Spathorhynchus fossorium	227
Figura	55.	Vista	lateral do crânio de Spathorhynchus fossorium	228
Figura	56.	Vista	ventral do crânio de Spathorhynchus fossorium	228
Figura	57.	Vista	dorsal do crânio de Spathorhynchus natronicus	229
Figura	58.	Vista	lateral do crânio de Spathorhynchus natronicus	229
Figura	59.	Vista	ventral do crânio de Spathorhynchus natronicus	230

Figura	60.	Vista	dorsal do crânio de Amphisbaena alba	231
Figura	61.	Vista	lateral do crânio de Amphisbaena alba	231
Figura	62.	Vista	ventral do crânio de Amphisbaena alba	232
Figura	63.	Vista	dorsal do crânio de Amphisbaena cubana	232
Figura	64.	Vista	lateral do crânio de Amphisbaena cubana	233
Figura	65.	Vista	ventral do crânio de Amphisbaena cubana	233
Figura	66.	Vista	dorsal do crânio de Agamodon anguliceps	234
Figura	67.	Vista	lateral do crânio de Agamodon anguliceps	234
Figura	68.	Vista	ventral do crânio de Agamodon anguliceps	235
Figura	69.	Vista	dorsal do crânio de Bipes biporus	235
Figura	70.	Vista	lateral do crânio de Bipes biporus	236
Figura	71.	Vista	ventral do crânio de <i>Bipes biporus</i>	236
Figura	72.	Vista	dorsal do crânio de Cadea blanoides	237
Figura	73.	Vista	lateral do crânio de Cadea blanoides	237
Figura	74.	Vista	ventral do crânio de Cadea blanoides	238
Figura	75.	Vista	dorsal do crânio de Diplometopon zarudnyi	238
Figura	76.	Vista	lateral do crânio de Diplometopon zarudnyi	239
Figura	77.	Vista	ventral do crânio de Diplometopon zarudnyi	239
Figura	78.	Vista	dorsal do crânio de <i>Geocalamus acutus</i>	240
Figura	79.	Vista	lateral do crânio de <i>Geocalamus acutus</i>	240
Figura	80.	Vista	ventral do crânio de <i>Geocalamus acutus</i>	241
Figura	81.	Vista	dorsal do crânio de Leposternon microcephalum	241
Figura	82.	Vista	lateral do crânio de Leposternon microcephalum	242
Figura	83.	Vista	ventral do crânio de <i>Leposternon microcephalum</i>	242
Figura	84.	Vista	dorsal do crânio de <i>Monopeltis capensis</i>	243
Figura	85.	Vista	lateral do crânio de <i>Monopeltis capensis</i>	243
Figura	86.	Vista	ventral do crânio de <i>Monopeltis capensis</i>	244
Figura	87.	Vista	dorsal do crânio de Pachycalamus brevis	244
Figura	88.	Vista	lateral do crânio de Pachycalamus brevis	245
Figura	89.	Vista	ventral do crânio de <i>Pachycalamus brevis</i>	245
Figura	90.	Vista	dorsal do crânio de Rhineura floridana	246
Figura	91.	Vista	lateral do crânio de Rhineura floridana	246
Figura	92.	Vista	ventral do crânio de Rhineura floridana	247
Figura	93.	Vista	dorsal do crânio de Trogonophis wiegmanni	247

Figura 94.	Vista lateral de	o crânio de	Trogonophis wiegmanni	248
Figura 95.	Vista ventral c	lo crânio de	Trogonophis wiegmanni	. 248

Lista de Mapas

Mapa 1. Distribuição de Rhineuridae nos Estados Unidos	29
Mapa 2. Distribuição dos morfótipos recentes de Amphisbaenia	30
Mapa 3. Bacias sedimentares do Estado de Wyoming, Wind River ao	
centro	32
Mapa 4. Localização de Messel, proximidades de Frankfurt	34
Mapa 5. Formação White River, distribuída entre Eoceno e Oligoceno, Log	an
County - Colorado	37
Mapa 6. Distribuição da Formação John Day	38
Mapa 7. Vista geral em torno do Vulcão Kisingiri, Grupo Rusinga	40
Mapa 8. Margens do Mar Mediterrâneo, mostrando a Bacia Vallès-Penedè	s42
Mapa 9. Ocorrências do Grupo Ocala, Estado da Flórida	44
Mapa 10. Localização de Lagoa Santa	46
Mapa 11. Geologia e Geomorfologia de Lagoa Santa	47
Mapa 12. Reconstituição paleogeográfica do Cretáceo Inferior	177
Mapa 13. Reconstituição paleogeográfica do Cretáceo Superior	178
Mapa 14. Reconstituição paleogeográfica do Pleistoceno	178

Lista de Quadros

Quadro 1. Relação entre morfótipos fósseis, suas idades e locais de	
ocorrência2	6
Quadro 2. Áreas de ocorrência e táxons utilizados na análise de Parcimônia de	3
Brooks	3
Quadro 3.1.1. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007),	
com base na literatura, táxons de A até G (<i>Sphenodon punctatus</i> basal),	
caracteres de 1 até 40 19	5

Quadro 3.1.2. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de H até V, caracteres de 1 até 40 196 Quadro 3.2.1. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de A até G (Sphenodon punctatus basal), caracteres de 41 até 80..... 197 Quadro 3.2.2. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de H até V, caracteres de 41 até 80. 198 Quadro 3.3.1. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de A até G (Sphenodon punctatus basal), caracteres de 81 até 120..... 199 Quadro 3.3.2. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de H até V, caracteres de 81 até 120 200 Quadro 3.4.1. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de A até G (Sphenodon punctatus basal), caracteres de 121 até 162..... 201 Quadro 3.4.2. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de H até V, caracteres de 121 até 162 202 Quadro 4. Matriz binária modificada para Parcimônia de Brooks Primária 203 Quadro 5. Matriz binária modificada para Parcimônia de Brooks Secundária. Áreas com táxons pertencentes a grupos não monofiléticos e politomizados

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	. 17
1.1. CARACTERIZAÇÃO DE AMPHISBAENIA	. 17
1.2. ADAPTAÇÔES PARA VIDA FOSSORIAL	. 17
1.2.1. Características para a escavação presente nos morfótipos recentes	. 18
1.2.2. Características para a locomoção dos morfótipos recentes de anfisbênias	. 22
1.3. FILOGENIA DO GRUPO	. 23
1.3.1. Origem do grupo Amphisbaenia e sua problemática filogenética	. 23
1.3.2. Posicionamento filogenético dos morfótipos fósseis	. 24
1.3.3. Posicionamento filogenético dos morfótipos fósseis recentes	. 27
1.4. BIOGEOGRAFIA	. 28
1.4.1. Distribuição paleobiogeografica dos morfótipos fósseis de Amphisbaenia	. 28
1.4.2. Distribuição biogeografica dos morfótipos recentes de Amphisbaenia	. 29
1.5. ASPECTOS GEOLÓGICOS	. 31
1.5.1. Grupo Wind River	. 31
1.5.2. Messel	. 33
1.5.3. Grupo White River	. 34
1.5.4. Formação John Day	. 37
1.5.5. Grupo Rusinga	. 39
1.5.6. Vallès-Penedès	. 41
1.5.7. Grupo Ocala	. 43
1.5.8. Lagoa Santa	. 45
2. OBJETIVOS	. 48
3. METERIAIS E MÉTODOS	. 48

3.1. CARACTERÍSTICAS GERAIS E DESCRIÇÃO DO GRUPO AMPHISBAENIA	48
3.2. LISTA DE CARACTERES	48
3.3. ANÁLISE FILOGENÉTICA	49
3.3.1. ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE BROOKS	50
4. REVISÃO DE LITERATURA	52
4.1. LISTA DE CARACTERES	52
4.1.1. ANATOMIA DOS TECIDOS NÃO RESISTENTES	52
4.1.2. OSTEOLOGIA DO CRÂNIO	67
4.1.3. DENTIÇÃO E MANDÍBULA	. 126
4.1.4. ELEMENTOS PÓS-CRANIANOS	. 140
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	. 155
5.1. FILOGENIA DE AMPHISBAENIA	. 155
5.1.1. Clado Amphisbaenia	. 159
5.1.2. Clado Bipedidae	. 159
5.1.3. Clado I	. 160
5.1.4. Clado Blanidae	. 160
5.1.5. Clado II	. 161
5.1.5.1. Blanus mendezi	. 161
5.1.6. Clado III	. 162
5.1.7. Clado Trogonophidae	. 163
5.1.8. Clado IV	. 164
5.1.9. Clado Amphisbaenidae	. 164
5.1.9.1. Amphisbaena braestrupi e A. laurenti	. 165
5.1.9.2. Cadea blanoides	. 166

5.1.10. Clado Rhineuroidea	67
5.1.11. Clado Rhineuridae	67
5.1.12. Táxon não-anfisbênio16	69
5.1.12.1. Cryptolacerta hassiaca16	69
5.2. PALEOECOLOGIA	71
5.3. PALEOBIOGEOGRAFIA17	71
5.3.1. Análise de Parcimônia de Brooks17	72
5.3.1.1. Possível dispersão de Amphisbaenidae de crânio generalizado17	76
5.3.1.2. Possível dispersão de Rhineuridae17	78
6. CONCLUSÕES 18	80
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 18	83
8. APÊNDICES	95

1. INTRODUÇÃO

1.1. CARACTERIZAÇÃO DE AMPHISBAENIA

Amphisbaenia é um importante grupo de amniotas reptilianos, providos de corpo cilíndrico e alongado, desprovidos de membros, com a exceção da Família Bipedidae, que possuem os anteriores desenvolvidos (GANS 1968, 1978).

Conforme Gans (1975), redução ou perda total dos membros em Amphisbaenia está intrinsecamente associada com alongamento do corpo e redução de seu diâmetro, em relação ao comprimento total, o que facilita sua passagem por locais estreitos.

O nome é de origem grega *("amphi"*, duplo; *"baen"*, caminhar), que significa "caminhar em ambas as direções", devido à mobilidade de o animal deslocar-se para frente e para trás dentro de suas galerias (CAMERON & GANS, 1977).

São ainda pouco estudados modernamente, devido à dificuldade de coleta e observação em seu habitat natural. Muitos aspectos de seus comportamentos são desconhecidos (NAVEGA-GONÇALVES & SOUZA, 2003).

1.2. ADAPTAÇÕES PARA VIDA FOSSORIAL

O estudo de locomoção e escavação dos morfótipos recentes de anfisbênios é importante para inferir a Paleoecologia dos equivalentes fósseis, uma vez que compartilham inúmeras características morfológicas com os recentes.

1.2.1. Características para a escavação presentes nos morfótipos recentes

Amphisbaenia são totalmente subterrâneos e alguns dos poucos répteis verdadeiramente escavadores / fossoriais. Vivem em sistemas de túneis construídos por eles mesmos, o que os diferencia dos demais amniotas reptilianos, que se aproveitam de pré-existentes (GANS 1969, 1974).

Seus túneis são confeccionados através da compactação de solo, o que também os diferencia dos demais escavadores / fossoriais, que constroem galerias, transportando para fora o material pedológico escavado (GANS 1968, 1969). Para o uso deste método requerem grandes modificações morfológicas, tais como crânio, articulações, musculatura, tegumento e escamas especializadas para o hábito escavador (GANS, 1974; 1978).

O crânio é robusto, formado por placas ósseas rígidas com ligações interdigitais na região frontal, podendo ser sobrepostas, o que lhes dá maior adesão e resistência contra impactos. Sobre o crânio há escudos (escamas modificadas) fortemente aderidos a ele (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; GANS, 1974; 1978).

O mecanismo de escavação está intrinsecamente associado à morfologia da região rostral (focinho). Em geral existem três tipos (Figura 1): arredondado, em forma de quilha vertical e lembrando uma pá horizontal (GANS 1969, 1974) No entanto, alguns autores consideram a presença de um quarto tipo, denominado de "espada" ou "espátula", atribuído à Família Trogonophidae (Figura 2) (GANS 1960).

Os morfótipos com focinho arredondado escavam forçando a cabeça contra o substrato, compactando-o (GANS 1969, 1974). São considerados menos especializados, e vivem próximos à superfície, porém sua distribuição geográfica é bastante ampla em comparação às espécies mais especializadas (ver Mapa 2 em 1.4. Biogeografia) (GANS, 1990; VIDAL *et al.*, 2008).

As espécies com focinho em forma de quilha escavam penetrando a cabeça no substrato, e forçando-a lateralmente, de forma a compactar o solo nas laterais com as regiões cefálica e cervical. São amniotas reptilianos considerados bastante especializados para escavação, e por suas adaptações vivem em significativa profundidade (GANS 1969, 1974, 1990).

Um exemplo de morfótipo com focinho em forma de quilha é Anops kingii, espécie de ocorrência no Sul do Brasil. Sua escama rostral é bastante desenvolvida,

de forma arqueada, com a extremidade cortante, que segue até a altura dos olhos do animal, constituindo um focinho semelhante a uma quilha. As escamas que sucedem à escama rostral possuem formato poligonal, ocasionalmente sendo fundidas, diminuindo o atrito contra o substrato (VANZOLINI, 1999).

Espécies com focinho em forma de pá escavam penetrando a cabeça no substrato, e compactando-o contra o teto do túnel. Possuem escudos cranianos modificados, dispostos seguindo um padrão triangular, o que garante melhor penetração e deslocamento do substrato com menor atrito (GANS 1969, 1974; 1978; KEARNEY, 2003). Estes morfótipos também são considerados bastante especializados, e vivem em maiores profundidades (VIDAL *et al.*, 2008).

Um exemplo de focinho em forma de pá é *Leposternon microcephalum*, espécie de ocorrência no Brasil, principalmente na região Sudeste. Seu crânio é compacto, devido aos ossos nasais serem reduzidos. Ocorre fusão dos elementos ósseos cefálicos, sendo assim seu focinho é semelhante a uma "pá", suas narinas são ventrais, e sua boca reduzida (GANS, 1971).

Em Trogonophidae ocorrem modificações da cabeça, que variam desde uma forma mais ou menos arredondada até mais especializada, que escavam com movimentos giratórios da região cefálica (GANS 1960; 1974; KEARNEY, 2003).

Outra modificação associada à escavação pode ser vista no tegumento dos morfótipos recentes. A pele é arranjada em uma série de anéis ao longo do corpo, formados por escamas retangulares e menores na face dorsal (GANS 1969, 1974).

Ocorre afrouxamento entre o tegumento e a musculatura, permitindo que a pele deslize com maior facilidade pelo corpo do animal, diminuindo o atrito com o solo durante a locomoção dentro do túnel (GANS 1974, 1978). Outra característica marcante é a capacidade de prolongar seu corpo, semelhante a uma "sanfona", pois entre seus anéis existem suturas flexíveis, com a atuação de músculos tegumentares (GANS, 1978). A disposição das escamas ao longo dos anéis é invariavelmente lisa, de forma que o animal se locomova para ambos os lados, sem que haja atrito com o substrato (GANS, 1974).

Para se enterrar é necessário perfurar o solo, e para isto existem vários métodos aplicados pelas anfisbênias, como procurar a borda de uma rocha, servindo como ponto de apoio para tracionar a força necessária para a penetração no solo (GANS, 1974).

Alguns morfótipos aproveitam fissuras no substrato, fazendo movimentos alternados, resultando na penetração. Espécies do gênero *Bipes* utilizam os membros anteriores para penetrar no solo, e quando dentro do substrato utilizam o crânio para escavação do túnel (GANS, 1969).

Seria esperado encontrar icnofósseis de túneis elaborados por Amphisbaenia, uma vez que são animais exclusivamente fossoriais, porém ainda não há registros na literatura até o momento. Esta ausência poderia estar relacionada com processos erosivos, o que não se sustenta, uma vez que existem icnofósseis de outros vertebrados fossoriais. Provavelmente não foi dada maior atenção para o grupo em questão, ou mesmo desconhecimento para diagnosticar icnofósseis de Amphisbaenia. O que seria uma sugestão para trabalhos futuros.



Figura 1. Representação dos três tipos de região cefálica. (A) vista dorsal, (B) vista lateral, (C) vista ventral. (1) Região cefálica arredondada (*Amphisbaena mertensi*). (2) Região cefálica em forma de pá (*Leposternon microcephalum*). (3) Região cefálica em forma de quilha (*Anops kingii*) (modificado de Navega-Gonçalves, 2004).



Figura 2. Representação da região cefálica em forma de espátula de *Agamodon anguliceps* (Trogonophidae). (A) vista dorsal. (B) vista lateral. (C) vista ventral (modificado de Gans, 1960).

1.2.2. Características para a locomoção dos morfótipos recentes de anfisbênias

As anfisbenas possuem três maneiras descritas para locomoção. A primeira é conhecida como "locomoção retilínea", forçando a musculatura para baixo e atrás, fazendo com que suas escamas ventrais se aglomerem e fiquem sobrepostas, criando uma região de apoio. Desta maneira cria várias regiões de apoio alternando-as, avançando seu corpo para frente (GANS 1962 b, 1974).

A segunda é conhecida como "locomoção em concertina", a mais utilizada para o deslocamento em túneis. O animal contrai o corpo na extremidade posterior, fazendo com que o substrato seja forçado para baixo e atrás, aumentando a tração devido ao atrito, assim sustentando seu corpo na região estacionária. O animal avança a cabeça sem tocar no substrato, porém antes de perder a estabilidade a parte anterior toca no substrato, formando uma nova região estacionária, dando suporte para que a porção posterior seja deslocada para frente, assim mantendo um ciclo semelhante a uma "sanfona" (GANS 1962b, 1974, 1978).

A terceira é conhecida como "locomoção por ondulação lateral", ou "serpentiforme", utilizada quando o animal está sobre a superfície. Às vezes é associada com a locomoção em concertina. Dá-se através de impulsos alternados para esquerda e direita, posicionando partes de seu corpo alongado sobre objetos no substrato, fazendo-os como "ponto de apoio", como galhos, rochas, de forma que se desloque para frente. Para manter um movimento contínuo necessita de no mínimo três objetos de lados opostos ao animal, pois é considerado impossível o animal deslizar apoiando-se em apenas um objeto (GANS 1962 b, 1974).

1.3. FILOGENIA DO GRUPO

1.3.1. Origem do grupo Amphisbaenia e sua problemática filogenética

Sua origem tem sido consideravelmente discutida. Para Gans (1990), Amphisbaenia poderia ter surgido na região do Mediterrâneo durante o Jurássico, e se disperso por Arábia, América do Norte, África e por fim América do Sul, quando ainda ligada com África. Kearney (2003) concordou em parte com esta proposta, e inferiu que a ausência de fósseis em África e América do Sul poderia ter sido causada por algum evento paleobiogeográfico durante Jurássico e Cretáceo, mas imaginou uma origem durante o Neo-Triássico.

Esta última hipótese pode ser fortalecida com a análise molecular de Macey *et al.* (2004), os quais consideraram os grupos laurasianos de Amphisbaenia como basais, e os gondwânicos como derivados. Bem como o trabalho de Paleobiogeografia de Hembree (2006), o que implicaria em uma origem para o grupo antes da separação da Pangea.

Berman (1973) faz um comentário sobre um fóssil de Oligodontosauridae (Figura 36 em Apêndices), representado pela região anterior da mandíbula, do Paleoceno, sendo este o mais antigo registro para o grupo. Observa que não ocorre a presença de material fóssil bem preservado antes do início do Eoceno. Entretanto afirma que no início da Era Cenozóica os Amphisbaenia Rhineuridae eram escavadores especializados, não diferindo muito dos morfótipos recentes (Figura 54 em Apêndices). Supõe ainda que a origem dos Amphisbaenia seria anterior à Era Cenozóica, provavelmente durante o Cretáceo, embora a princípio não se conheçam fósseis deste período.

Esta mesma hipótese é fortalecida no trabalho de Vidal *et al.* (2008), o qual abordou a dispersão paleobiogeográfica do grupo com base em análise de filogenia molecular. Conclui que uma cladogênese teria ocorrido durante o Neo-Cretáceo.

Berman (1973) considera a Família Rhineuridae como primitiva, em vista destes possuírem o mais antigo registro fóssil. No entanto Bipedidae, um grupo recente, é usualmente classificado como primitivo, devido às importantes evidências morfológicas, tais como presença de cintura escapular e membros anteriores. Entretanto não há registros fósseis seguros, pois até o momento não foram encontrados fósseis atribuídos a Bipedidae (ESTES, 1983).

Nas análises filogenéticas de Kearney (2003) e Hembree (2007), Rhineuridae está no ramo mais derivado, o que é incongruente com o registro fóssil. De outro modo, as análises filogenéticas moleculares de Macey *et al.* (2004), Vidal & Hedges (2005) e Vidal *et al.* (2008), apontaram Rhineuridae como grupo basal. Assim o crânio dos rineuridos, com marcantes modificações, é tido como uma convergência adaptativa.

Kearney (2003) afirma que, se for encontrado um exemplar fóssil de Rhineuridae, com presença de cintura pélvica / escapular, este seria considerado o mais basal entre os Amphisbaenia. De qualquer maneira a origem dos anfisbênios permanece obscura.

1.3.2. Posicionamento filogenético dos morfótipos fósseis

Duas famílias foram reconhecidas por Estes (1983), apenas com registros fósseis: Oligodontosauridae do Paleoceno, Hyporhinidae do Oligoceno. Esta última família é associada aos demais morfótipos de Rhineuridae extintos, todos encontrados na América do Norte (Quadro 1). Os rineuridos apresentam apenas um representante moderno, encontrado na Flórida (TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN, 1973, ESTES, 1975).

O holótipo de *Crythiosaurus mongoliensis* inicialmente foi considerado por Gilmore (1943) como Amphisbaenia. No entanto a análise de Kearney (2003) confirma a hipótese de Estes (1983), que considerou este morfótipo pertencente ao grupo dos ofídios.

Wu *et al.* (1993) descrevem dois materiais, nomeados *Sineoamphisbaena hexatabularis* (figuras 51, 52 e 53 em Apêndices), táxon considerado por eles como Amphisbaenia, datados do Neo-Cretáceo da Mongólia, os quais compartilham características de anfisbênios estabelecidas por Gans (1978). Entretanto Kearney

(2003b) considera esta proposta inválida, inferindo uma relação mais próxima destes espécimens com Macrocephalosauridae, um grupo de lacertiformes próximo de Teiidae.

No quadro 1 podem ser observados todos os fósseis de Amphisbaenia abordados nesta Dissertação de Mestrado, organizados pela Idade a partir do Paleoceno (mais antigo).

Idade	Andar	Fóssil	Estratigrafia	Localização Geológica	Referências
Pleistoceno	neo-Pleistoceno	Amphisbaena braestrupi Amphisbaena laurenti	Lagoa Santa	Minas Gerais - Brasil	Gans & Montero (1998)
		Rhineura floridana	Crystal River Formation	Levy County - Flórida	Holman (1959)
Plioceno		Sem regis	stro fóssil conhecido ate	o momento.	
	neo-Mioceno	Blanus mendezi	Bacia Vallès- Penedès	Hostalets de Pierola - Península Ibérica	Bolet <i>et al.</i> (2014)
Mioceno	eo-Mioceno	Listromycter leakeyi	Formação Kulu	Ilha Rusinga, Lago Victória - Kênia	Charig & Gans (1990)
		Dyticonastis rensbergeri	Formação John Day	Crescent quadrangle - Oregon	Berman (1976)
	neo-Oligoceno meso-Oligoceno	Hyporhina antiqua	Formação White River	Shannon County - Dakota do Sul	- Taylor (1951)
Oligoceno		Rhineura hatcherii		Logan County - Colorado Sioux County - Nebraska	
		Hyporhina galbreathi		Logan County - Colorado	
		Rhineura amblyceps			
		Rhineura hibbardi			
		Rhineura wilsoni			
	eo-Oligoceno	Hyporhina tertia		Freemont County - Wyoming	Berman (1972)
		Spathorhyncus natronicus		Natrona County - Wyoming	Berman (1977)
Eoceno		Cryptolacerta hassiaca	Formação Messel	Messel Pit, Hesse - Alemanha	Müller <i>et al.</i> (2011)
	meso-Foceno	Ototriton solidus	Formação Wind River	Big horn County - Wyoming	Gilmore (1928)
		Jepsibaenia minor		Natrona County - Wyoming	Gilmore & Jepsen (1945)
		Spathorhyncus fossorium			Berman (1973)
Paleoceno	neo-Paleoceno	Oligodontosaurus wyomingensis	Formação Fort Union	Park County - Wyoming	Estes (1975)

Quadro 1. Relação entre morfótipos fósseis, suas idades e locais de ocorrência.

1.3.3. Posicionamento filogenético dos morfótipos recentes

O posicionamento filogenético de Amphisbaenia tem sido amplamente discutido através de duas abordagens. A primeira é morfológica / anatômica (ESTES *et al.*, 1988; LEE, 1998; KEARNEY, 2003), a segunda através de Biologia Molecular (MACEY *et al.*, 2004; KEARNEY & STUART, 2004; VIDAL *et al.*, 2008).

Segundo Gans (2005) há 190 espécies recentes conhecidas, divididas em 4 famílias:

1) Amphisbaenidae com 18 gêneros e cerca de 178 espécies;

2) Bipedidae com 1 gênero e 3 espécies;

3) Rhineuridae com uma espécie recente;

4) Trogonophidae com 4 gêneros e 8 espécies.

Porém Kearney (2003) e Vidal *et al.* (2008) propõem duas outras famílias: Blanidae com 6 espécies; Cadeidae com duas espécies. Estes morfótipos previamente pertenciam à Família Amphisbaenidae.

Mott & Vieites (2009) propuseram *Leposternon* (Figura 82 em Apêndices) como sinônimo de *Amphisbaena* (Figura 61 em Apêndices). Para Ribeiro *et al.* (2011) o gênero foi revalidado em um grupo parafilético a *Amphisbaena*, agrupando novamente todos os morfótipos de *Leposternon*, incluindo o novo morfótipo descrito em seu trabalho.

Amphisbaenia é alocada à Ordem Squamata, por possuírem hemipênis, dente para romper e sair do ovo, cloaca transversal e tegumento coberto de escamas (GANS, 1978).

Por assemelharem-se a ofídios e lacertiformes, seu posicionamento sistemático foi amplamente discutido. Rage (1982) classifica-as como serpentes; Bonaparte (1845), Cope (1864) e Vanzolini (1951) como lacertiformes; Gray (1944), Taylor (1951) e Gans (1978) classificaram as anfisbênias no âmbito de uma subordem separada, na qual ainda são mantidas.

Os Amphisbaenia possuem características peculiares como, por exemplo, presença de um dente radiano pré-maxilar largo, crânio extremamente reforçado e acinético, com alargamento do estribo e extra-columela alongada, a qual percorre por um sulco lateral do osso quadrado até a mandíbula. Estas e outras características dão suporte para uma subordem separada, mas sua ancestralidade é incerta (ZANGERL, 1944; GANS 1960, 1978).

Segundo Carroll (1988) não foi estabelecida uma relação concreta entre anfisbênios com lacertiformes. Entretanto sua anatomia converge com fósseis mesozóicos, o que demonstra um provável ancestral em comum acima do nível eolacertiformes, o que presente Trabalho concorda.

1.4. BIOGEOGRAFIA

1.4.1. Distribuição paleobiogeografica dos morfótipos fósseis de Amphisbaenia

Segundo Estes (1983), os fósseis de anfisbênios são geograficamente restritos, predominantemente encontrados nos Estados Unidos, em quantidade relativamente escassa. A maior parte está relacionada à Família Rhineuridae (Mapa 1).

No entanto novas descobertas paleontológicas têm sido realizadas na Europa, América do Sul e África (CHARIG & GANS, 1990; SCANFERLA, 2006; AGNOLIN & JOFRÉ, 2011; AUGÉ, 2012; BOLET *et al.*, 2014). Isto colabora para estudos referentes à origem do grupo, bem como à sua Paleobiogeografia, incluindo padrões de geodispersão e vicariância entre os continentes (HEMBREE, 2006). Mas o grande problema é que alguns morfótipos estão muito pouco preservados, o que dificulta uma análise filogenética apropriada, por conta dos "missing data", portanto não enfocadas nesta Dissertação de Mestrado.

Hembree (2006) propôs duas abordagens paleobiogeográficas. A primeira com base na análise morfológica de Kearney (2003), onde a dispersão paleobiogeográfica teria ocorrido em vários momentos no âmbito de áreas biogeográficas dentro da Pangea. A segunda abordagem está pautada na análise molecular de Kearney & Stuart (2004) e Macey *et al.* (2004) onde, por sua vez, teriam ocorrido genericamente duas grandes regiões biogeográficas para anfisbênias, sendo a primeira delas composta pela África, Oeste Asiático e América do Norte, a segunda constituída pela América do Sul.



Mapa 1. Distribuição de Rhineuridae nos Estados Unidos (modificado de Hembree, 2007).

1.4.2. Distribuição biogeografica dos morfótipos recentes de Amphisbaenia

Segundo Gans (2005), a distribuição das 4 famílias conhecidas de Amphisbaenia ocorre da seguinte maneira:

1) Amphisbaenidae distribuídos na África, Caribe, Américas Central e do Sul;

2) Bipedidae distribuídos no México;

3) Rhineuridae restritos aos Estados Unidos;

4) Trogonophidae ocorrem no Oriente Médio e África.

Considerando a nova abordagem de duas outras famílias, propostas por Kearney (2003) e Vidal *et al.* (2008), a distribuição de Blanidae seria em Portugal e Noroeste da África. Cadeidae por sua vez ocorre no Caribe (Mapa 2).

Aparentemente os Amphisbaenia são limitados às regiões subtropicais e tropicais, o que constitui importante informação para abordagens paleoecológicas

(Mapa 2). No entanto umidade parece não influenciar na distribuição das espécies, de modo que podem ser encontradas em regiões semiáridas como Somália, República Sul-Africana, bem como Norte do Peru, o que é importante para uma abordagem paleobiogeográfica (GANS, 1990).



Mapa 2. Distribuição dos morfótipos recentes de Amphisbaenia. Cada letra representa o tipo de crânio: A) arredondado; B) pá; C) quilha; D) espátula (modificado de Kearney, 2003).

1.5. ASPECTOS GEOLÓGICOS

Os aspectos geológicos foram abordados a partir das informações contidas nos trabalhos de descrição dos morfótipos fósseis, os quais em sua maioria não possuem maiores detalhes dos locais. Abaixo foram subdivididos por unidade geológica em que ocorrem, organizados de acordo com a idade.

1.5.1. Grupo Wind River

Idade: neo-Paleoceno. Formação: Fort Union. Local: Park County - Wyoming. Fóssil: *Oligodontosaurus wyomingensis.*

Idade: meso-Eoceno. Formação: Wind River Local 1: Natrona County - Wyoming. Fósseis: *Jepsibaenia minor* e *Spathorhyncus fossorium.* Local 2: Big Horn County - Wyoming. Fóssil: *Ototriton solidus*

Características

Segundo Seeland (1978), durante a Era Cenozóica o Grupo Wind River (Mapa 3) era predominantemente formado por depósitos lacustres, aluvionares e vulcânicos. É subdividido nas formações Fort Union (Paleoceno), Indian Meadows (eo-Eoceno) e Wind River (meso-Eoceno).

De acordo com Seeland (1978), a parte inferior da Formação Fort Union caracteriza-se por depósitos clásticos transportados das planícies adjacentes. Sua porção superior é composta por folhelhos, siltitos, argilitos e arenitos, oriundos do Grande Lago Waltman, durante o neo-Paleoceno.

A Formação Indian Meadows é composta por conglomerados erodidos de depósitos mesozóicos, níveis de argilitos e siltitos com tonalidades avermelhadas cinzas (SEELAND, 1978).

Durante o eo-Eoceno ocorreu um grande soerguimento ao longo das margens desta bacia, com grande acúmulo de conglomerados na Formação Indian Meadows. As drenagens internas da bacia seriam resultado de uma falha tectônica ao longo do Arco Casper, ao Sul das montanhas Big Horn e Owl Creek, bloqueando então o fluxo fluvial da parte Oeste.

A erosão das montanhas Big Horn e Owl Creek resultou na Formação Wind River, por meio de deposições lacustres e aluvionares. Sua litologia é bastante semelhante à Formação Indian Meadows, com conglomerados, siltitos e argilitos (SEELAND, 1978).

De acordo com Love (1970) e Seeland (1978), o processo de soerguimento se estabilizou durante o Eoceno. Em Oligoceno, Mioceno e Plioceno ocorreu predominantemente deposição vulcânica, e posteriormente a bacia foi sepultada. À partir das glaciações, até o presente, esta bacia tem sido erodida.



Mapa 3. Bacias sedimentares do Estado de Wyoming, Wind River ao centro (retirado de Seeland, 1978).

1.5.2. Messel

Idade: meso-Eoceno. Formação: Messel. Local: Messel Pit, Hesse - Alemanha Fóssil: *Cryptolacerta hassiaca.*

Características

De acordo com Gunnell (2001), Messel é um dos mais importantes sítios paleontológicos do mundo, declarado Patrimônio Natural do Mundo pela UNESCO em 1995. O local era explorado através de uma mina de folhelho betuminoso, situada próxima de Frankfurt, na Alemanha (Mapa 4).

Na Formação Messel é bastante comum encontrar fósseis articulados de peixes, anuros, testudinos, lacertiformes, ofídios, crocodylomorfos, aves e mamíferos, os quais viviam em ambiente florestal. Os fósseis são normalmente encontrados em meio aos folhelhos, formados a partir de deposição de um antigo lago, durante o meso-Eoceno (GUNNELL, 2001).

Segundo Gunnell (2001), o lago teria menos de 1 km² de diâmetro, com mais de 10 m de profundidade. Esta metragem foi considerada devido à tafonomia dos fósseis, pois seria necessária pelo menos esta profundidade da coluna de água para que o animal afogado não fosse capaz de inflar e voltar à superfície.

Gunnell (2001) afirma que sua origem ainda não é clara. Uma das hipóteses é que o Lago Messel teria surgido a partir de uma ruptura tectônica no rifteamento do Vale Oberrheingraben, ou mesmo formado pela atividade vulcânica, devido a presença de rochas ígneas nas proximidades.

O clima era subtropical, devido à presença de palmeiras e crocodylomorfos (GUNNELL, 2001).

Müller *et al.* (2011) descreveram o holótipo de *Cryptolacerta hassiaca* (figuras 18 e 19 em Apêndices), um lacertiforme oriundo da Formação Messel. Este animal possui morfologia para vida fossorial, possivelmente vivendo em meio às raízes na floresta que existia durante o meso-Eoceno. No entanto seu esqueleto se apresenta bastante fragmentado.



Mapa 4. Localização de Messel, proximidades de Frankfurt (retirado de Gunnell 2001).

1.5.3. Grupo White River

Idade: eo-Oligoceno.

Formação: White River.

Local 1: Natrona County - Wyoming.

Fósseis: Spathorhyncus natronicus.

Local 2: Freemont County - Wyoming.

Fóssil: Hyporhina tertia.

Idade: meso-Oligoceno.

Formação: White River.

Local 1: Logan County - Colorado.

Fósseis: Rhineura wilsoni, Rhineura amblyceps, Rhineura hatcherii e Hyporhina galbreathi.

Local 2: Sioux County - Nebraska.

Fóssil: Rhineura hatcherii.

Idade: neo-Oligoceno. Formação: White River. Local 1: Logan County - Colorado. Fóssil: *Rhineura hatcherii*. Local 2: Shannon County - Dakota do Sul. Fóssil: *Hyporhina antigua*.

Características

O Grupo White River se expõe em uma área de 400.000 km², se estendendo pelos estados do Wyoming, Nebraska, Dakota do Sul e Colorado. Sua litologia é caracterizada por depósitos aluvionares, arenitos e conglomerados de origem erosiva, além de clastos vulcânicos finos, causados por forte atividade vulcânica entre neo-Eoceno e eo-Oligoceno no Colorado (Mapa 5) (EVANOFF *et al.*, 1992; LARSON & EVANOFF, 1998; HEMBREE & HASIOTIS, 2007).

A deposição de material vulcânico é maior de Leste para Oeste, e estima-se ter mais de 25.000 km³. Larson & Evanoff (1998) identificaram 25 unidades de tufos vulcânicos, com uma amplitude de 36 até 30 ma.

A área Nordeste do Colorado foi dividida em três membros (GALBREATH, 1953):

 em Cedar Creek ocorrem arenitos de granulação fina, de cores rosa ao vermelho, seguidos de siltitos rosas intercalados com siltitos maciços e longas lentes de arenitos de granulação grossa, em seguida siltitos e arenitos avermelhados, seguidos por siltitos maciços;

 2) o Membro Vista apresenta uma base de calcários, seguidos de siltitos erodidos;

 Horsetail Creek compõe-se de siltitos maciços, que fazem contato com rochas do Cretáceo através de um hiato deposicional. Segundo Evanoff *et al.* (1992), em Douglas o Grupo White River foi dividido em 2 formações:

 Chadron = sua base é constituída principalmente por lamitos de cores verde para marrom, seguidos de siltitos argilosos e lamitos de coloração marrom, sucedidos de finas camadas de arenitos e folhelhos;

 Brule = possui a base composta por lamitos nodulares de coloração marrom, seguidos por uma extensa camada de siltitos arenosos, sucedida por uma pequena faixa de arenitos e conglomerados.

De acordo com Larson & Evanoff (1998) ocorrem camadas com inconformidades de siltitos, lamitos ricos em clastos vulcânicos e tufos vulcânicos no Grupo White River, o que dificultou correlações estratigráficas entre diferentes sessões.

Prothero (1985) utilizou o Método de Magnetoestratigrafia na tentativa de fazer tais correlações. Sua abordagem também foi importante para datar as formações, e concluiu que o limite Eoceno / Oligoceno situa-se em 36.5 ma. O limite Oligoceno / Mioceno ocorre em 24 ma.

O Grupo White River possui a mais rica assembleia fóssil de vertebrados do limite Eoceno / Oligoceno da América do Norte (EVANOFF *et al.*, 1992), e torna-se fundamental para o estudo de morfótipos fósseis de Amphisbaenia.


Mapa 5. Formação White River, distribuída entre Eoceno e Oligoceno, Logan County - Colorado (retirado de Hembree & Hasiotis, 2007).

1.5.4. Formação John Day

Idade: neo-Oligoceno e eo-Mioceno. Formação: John Day. Membro: Turtle Cove. Local: Crescent Quadrangle - Oregon. Fóssil: *Dyticonastis rensbergeri*.

Características

Segundo Albright *et al.* (2008) e Dillhoff *et al.* (2009), o Vale John Day (Mapa 6) possui sequência estratigráfica completa entre meso-Eoceno até neo-Mioceno, com idades entre 47 até 7 ma, constituídos por andesíticas, dacíticas, tufos, cinzas vulcânicas (HUNT & STEPLETON, 2004).

De acordo com Hunt & Stepleton (2004) ocorrem zeólitos e deposição de grânulos finos a partir de tufos, geralmente de coloração amarelada, podendo ser intercalada com cinza.

Fisher & Rensberger (1972) dividiram a Formação John Day em quarto membros: Big Basin, Turtle Cove, Kimberly, Haystack.

O clima era subtropical para temperado quente, a chuva seria responsável por transporte e deposição de cinza vulcânica (HUNT & STEPLETON, 2004).

De acordo com Berman (1976), *Dyticonastis rensbergeri* (Figura 21 em Apêndices) foi encontrado em Turtle Cove. Este membro por sua vez é predominantemente formada por paleo-solos, tufos vulcânicos e argilitos de coloração verde acinzentada (HUNT & STEPLETON, 2004; ALBRIGHT *et al.*, 2008; DILLHOFF *et al.*,2009).



Mapa 6. Distribuição da Formação John Day (retirado de Coombs et al., 2001).

1.5.5. Grupo Rusinga

Idade: eo-Mioceno. Formação: Kulu. Local: Ilha Rusinga, Lago Victória - Kênya. Fóssil: *Listromycter leakeyi*.

Características

Segundo Bestland (1991), o Grupo Rusinga é dividido nas formações Hiwegi e Kulu (Mapa 7). A primeira é rica em tufos vulcânicos de cor avermelhada, e Biotita.

Ocorriam planícies com rios anastomosados em torno do Vulcão Kisingiri, responsáveis pela sedimentação de material erodido (BESTLAND, 1991).

De acordo com Peppe *et al.* (2009), a Formação Kulu se formou durante o eo-Mioceno, durante inatividade vulcânica responsável pela formação dos grupos Rusinga e Kisigiri.

Para Bestland (1991), Kulu consiste em depósitos lacustres e deltáicos, subdivididos em 3 seções litoestratigráficas. A primeira é composta por tufos vulcânicos, siltitos laminados e conglomerados, a segunda por brechas constituídas por conglomerados e arenitos vulcanoclásticos, e a terceira por arenitos.

A Formação Kulu foi depositada em duas bacias lacustres de forma alongada (BESTLAND, 1991). De acordo com Peppe *et al.* (2009), as primeiras camadas de siltitos são de colorações amarela castanha para marrom alaranjada, podendo ocorrer estratificações cruzadas. Ocorrem "bone beds", podendo ser predominantemente formados por matrizes de Calcita ou Feldspato. Peppe *et al.* (*op. cit.*) associam esta composição com saturação alcalina de lagoas em deserto. Os folhelhos são interrompidos por conglomerados com seixos de forma bastante arredondada, o que indica grande transporte.

Mais acima ocorrem clastos com até 5 metros de diâmetro, seguidos por conglomerados de seixos. Os clastos aqui presentes possuem imbricações que indicam o sentido do fluxo de lava, de Sudeste para Noroeste. Estes clastos são comumente encontrados na Formação Hiwegi (PEPPE *et al.*, 2009).



Mapa 7. Vista geral em torno do Vulcão Kisingiri, Grupo Rusinga em preto (retirado de Bestland 1991).

1.5.6. Vallès-Penedès

Idade: neo-Mioceno. Bacia: Vallès-Penedès. Local: Abocador de Can Mata, Hostalets de Pierola - Península Ibérica. Fóssil: *Blanus mendezi*.

Características

Segundo Garcés *et al.* (1996), a Bacia Vallès-Penedès consiste em depósitos marinhos progradantes para aluviais, com amplitude cronológica entre Oligoceno e Plioceno (Mapa 8).

Durante o neo-Mioceno, esta bacia recebia sedimentos principalmente a Noroeste, através de Olesa-Les, criando depósitos com mais de 300 km² de estensão. Sua composição é principalmente formada por rochas metamórficas paleozóicas, "red beds" mesozóicos e calcários marinhos (GARCÉS *et al.*, 1996). Haviam também leques de conglomerados.

Junto de Olesa-Les formaram-se falhas tectônicas ao longo da margem, expondo rochas metamórficas e vulcânicas do Paleozóico. Terrassa-Viladecavalls alimentava esta bacia com lamitos (GARCÉS *et al.*, 1996).

Segundo Krijgsman *et al.* (1996), estes depósitos estão associados à evolução tectônica do Platô Ibérico, resultando em falhas extensionais, transcorrentes e compressionais.

Tanto Krijgsman *et al.* (1996) quanto Garcés *et al.* (1996) se utilizaram de Magnetoestratigrafia e Bioestratigrafia para datar Vallès-Penedès.

De acordo com Krijgsman *et al.* (1996) seções espanholas apresentam uma dos mais completos registros estratigráficos, datados entre 18 a 6 ma.

Segundo Garcés *et al.* (1996), o neo-Mioceno é compreendido entre 11.1 até 8.7 ma.

O holótipo de *Blanus mendezi* (figuras 15, 16 e 17 em Apêndices) foi encontrado entre as idades meso e neo-Mioceno (Bolet *et al.*, 2014).



Mapa 8. Margens do Mar Mediterrâneo, mostrando a Bacia Vallès-Penedès (retirado de Garcés *et al.*, 1996).

1.5.7. Grupo Ocala

Idade: neo-Pleistoceno. Formação: Crystal River. Local: Levy County - Flórida. Fóssil: *Rhineura floridana*.

Características

De acordo com Puri (1957), o Grupo Ocala (Flórida / USA) consiste em depósitos carbonáticos tipicamente cársticos, ricos em fósseis marinhos, subdivididos nas formações Inglis, Williston e Crystal River (Mapa 9).

A Formação Inglis possui em sua base dolomitas com tons de cinza e marrom, seguidas de depósitos calcários de colorações creme e cinza. Na sua porção superior ocorrem calcários com cores de creme para castanho. Uma inconformidade separa estes depósitos, o que pode indicar ambiente transicional (PURI, 1957).

Segundo Puri (1957) a Formação Williston possui em sua base calcários granulares de coloração creme, seguidos por calcários porosos também de coloração cremosa, que por vezes podem ser cristalinos. Mais acima os calcários são maciços e nodulares. No topo desta unidade geológica os calcários são de colorações creme para castanho.

A base da Formação Crystal River é constituída de calcários de coloração creme, seguidos de calcários mais maciços. Mais acima ocorrem calcários de colorações creme para branca, com nódulos cristalinos, seguidos de materiais detríticos cimentados com calcários mais densos (PURI, 1957).

De acordo com Puri (1957), acima desta faixa ocorre inconformidade, seguida de argila cinza esverdeada. Acima torna a ocorrer deposição carbonática de coloração marrom clara. A camada superior intercala entre calcários cinza claros e cremes. Acima desta ocorrem calcários de colorações branca para cinza clara, seguidos de calcários mais porosos e nodulares de colorações creme para castanha (PURI, 1957).

No topo desta unidade geológica ocorrem depósitos de calcários porosos de coloração creme (PURI, 1957).

Com base na Bioestratigrafia, Puri (1957) considerou este grupo datado do neo-Eoceno.

Holman (1959) descreveu restos de vértebras de *Rhineura floridana* na Formação Crystal River, datado por ele do Pleistoceno.

Isto ocorreu devido ao retrabalhamento destes fósseis. A passagem de água constrói tubos nos depósitos carbonáticos, e os restos fósseis são transportados por eles, depositando-se em argila mais recente (HOLMAN, 1959).



Mapa 9. Ocorrências do Grupo Ocala, Estado da Flórida (retirado de Puri, 1957).

1.5.8. Lagoa Santa

Idade: neo-Pleistoceno. Bacia: São Francisco. Grupo: Bambuí. Formação: Sete Lagoas. Local: Minas Gerais - Brasil. Fósseis: *Amphisbaena braestrupi* e *Amphisbaena laurenti*.

Características

De acordo com Piló (2000) e Auler *et al.* (2009) Lagoa Santa se localiza no Estado de Minas Gerais (Mapa 10). A Formação Sete Lagoas é essencialmente formada por dissolução carbonática do Criptozóico, configurada em um sistema cárstico. As sequências possuem variações características, podendo ocorrer calcários bastante maciços. Sua granulometria é bastante fina, geralmente com crescimento de Calcita no interior dos poros.

Segundo Parizzi *et al.* (1998), o sistema cárstico de Lagoa Santa é coberto por metapelito de até 100 metros de espessura.

Na base ocorrem calcários ricos em Calcita, predominantemente de colorações amarela para vermelha. Auler *et al.* (2009) observaram ciclicidade na deposição em Lagoa Santa, com espeleotemas intercalados por fácies ricas em clastos e matriz síltica argilosa com fragmentos fósseis. Entre os espeleotemas é observada uma matriz de coloração marrom escura, caracterizada por vários estágios de Calcita cimentada com silte, Quartzo e calcários. No topo apresenta novamente argila discretamente laminar, de coloração amarela avermelhada.

Segundo Parizzi *et al.* (1998), Lagoa Santa consistia em um vale por onde passava o Córrego Bebedouro. Após deslizamentos o fluxo foi bloqueado, configurando um lago raso (Mapa 11).

De acordo com Piló (2000), Lagoa Santa possui um rico registro fóssil do Pleistoceno. Os holótipos de *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* (figuras 10 e 13 respectivamente em Apêndices) foram encontrados em matriz calcária, com a respectiva idade (GANS & MONTERO, 1998).



Mapa 10. Localização de Lagoa Santa (retirado de Auler et al., 2009).



Mapa 11. Geologia e Geomorfologia de Lagoa Santa (retirado de Parizzi *et al.*, 2008).

2. OBJETIVOS

A presente Dissertação de Mestrado tem por finalidade realizar um estudo comparativo entre morfótipos fósseis e recentes de anfisbênios, com base especificamente na osteologia dos crânios. O objetivo final é buscar a formalização de uma proposta filogenética para a evolução do grupo, bem como abordar sua dispersão paleogeográfica e paleoecológica.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. CARACTERISTICAS GERAIS E DESCRIÇÃO DO GRUPO AMPHISBAENIA

Inicialmente foi realizado um amplo levantamento bibliográfico, tratando de morfótipos fósseis e recentes de Amphisbaenia, principalmente com teor descritivo anatômico / morfológico. Dados como a relação de sua morfologia com a vida fossorial foram significativamente considerados, importante para uma abordagem introdutória, bem como para inferências paleoecológicas deste importante grupo de amniotas reptilianos. A localização geográfica, bem como a idade, foram levantadas de acordo com os trabalhos de descrição dos morfótipos fósseis.

Posteriormente foi realizado um levantamento sobre a taxonomia do grupo. O objetivo era uma compreensão das abordagens filogenéticas, bem como útil para definir quais táxons seriam utilizados na presente análise.

Não foi possível a utilização direta de observações dos espécimens fósseis. Todos encontram-se em coleções fora do país.

3.2. LISTA DE CARACTERES

De modo geral a lista de caracteres foi compilada à partir de Estes *et al.* (1988), Kearney (2003) e Hembree (2007), bem como em respectivos trabalhos de descrição dos espécimens fósseis e suas ilustrações osteológicas. A classificação

considerada segue a "checklist" de Gans (2005), incluindo *Leposternon*, que foi anteriormente sinonimizado como *Amphisbaena* por Mott & Vieites (2009), mas revalidado por Ribeiro *et al.* (2011) em um grupo parafilético ao Gênero *Amphisbaena*.

No presente Trabalho, o Gênero *Blanus* foi considerado na Família Blanidae, proposta por Kearney (2003). E o Gênero *Cadea* é associado à Família Cadeidae, proposta por Vidal *et al.* (2008).

Outra questão é a presença de caracteres da anatomia dos tecidos não resistentes, não observáveis em fósseis, tais como forma da seção transversal do corpo, escamas, formato da língua, entre outros. Entretanto auxiliam na análise filogenética dos morfótipos recentes.

Os caracteres encontram-se no sistema de estado binário, os quais foram revistos priorizando preservá-los segundo os trabalhos de referência (KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007). No entanto em alguns casos sofreram reorganização na sequência de estados, e eventual possível deleção em caracteres não compartilhados nos grupos de interesse (ESTES *et al.*,1988).

Os estados foram organizados para cada caracter de acordo com seu grau de desenvolvimento ou presença, sendo assim codificados como:

(0) por sua ausência ou simplicidade (plesiomorfia);

(1) por sua presença ou complexidade (apomorfia);

(2) e (3) quando eventualmente ocorriam níveis de maior complexidade.

A partir dos caracteres foi construída uma matriz (Quadros 3.1.1, 3.1.2, 3.2.1, 3.2.2, 3.3.1, 3.3.2, 3.4.1 e 3.4.2) representando todos os táxons e seus respectivos estados de caracter, estes de maneira binária, fundamentais para a realização da análise filogenética.

3.3. ANÁLISE FILOGENÉTICA

Foi utilizado, para esta análise, o Programa TNT 1.1 (GOLOBOFF *et al.*, 2008), versão Windows. Inicialmente a matriz foi adaptada de acordo com o modelo necessário para seu correto funcionamento no âmbito de um arquivo do Bloco de Notas (Windows 7), com extensão .tnt. Este por sua vez foi carregado no Programa

TNT 1.1, e utilizado o protocolo que incluiu "traditional search", o qual consiste no cálculo de árvores de Wagner, seguido de permutação de ramos.

Foram determinadas 1000 replicatas com adição, "random seed" = 0, o qual determina a aleatoriedade em que os táxons serão adicionados na árvore. O algoritmo Swapping, "Tree Bisection Reconnection" (TBR), cria árvores não enraizadas por quebra de nó interno, e cada enraizamento resultante é testado em cada nó de outra árvore.

As opções "replace existing trees", bem como "collapse trees after the search", foram ativadas. Desta maneira as topologias = 0 foram colapsadas. Posteriormente foi calculado o consenso estrito das árvores obtidas, através do comando de Nelsen. Este procedimento é importante para abordagens biogeográficas do grupo, através dos métodos de Brooks (1981; 1990) e Brooks *et al.* (2001).

3.3.1. ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE BROOKS

Brooks (1981) propôs uma metodologia que inicialmente foi utilizada para analisar a relação entre parasitas e hospedeiros. Este método entretanto pode ser utilizado também para o estudo da relação de táxons e sua ocorrência geográfica (BROOKS 1981, 1990).

De acordo com Brooks *et al.* (2001), esta análise é dividida em duas etapas. A "Primária" consiste em verificar um padrão no qual membros de diferentes táxons possuem história em comum de especiação para as áreas de ocorrência. Segundo Brooks *et al.* (*op. cit.*) podem ocorrer táxons redundantes como mais de um táxon em uma mesma área, outros que indicam relação entre áreas; alguns com mais de um clado indicando diferentes relações entre as áreas; táxons amplamente distribuídos. Deste modo se utiliza a análise chamada "Secundária".

Para realizar a Parcimonia de Brooks Primária foi necessária inicialmente a elaboração do cladograma de consenso estrito de Amphisbaenia (Figura 4 em Resultados e Discussão). Depois de obtidos os táxons, e os ramos numerados, permitiu-se compreender, de forma lógica, os passos para cada táxon (Figura 5 Resultados e Discussão).

Com base na numeração estabelecida acima foi elaborado um Quadro mostrando as áreas de ocorrências e seus respectivos táxons (Quadro 2 em Resultados e Discussão). A partir desta tabela foi elaborada uma matriz binária (Quadro 4 em Apêndices), a qual representa cada área e o número de cada táxon correspondente a ela. Para esta análise foi utilizado novamente o software TNT 1.1 (GOLOBOFF *et al.*, 2008).

A partir do cladograma obtido (Figura 6 em Resultados e Discussão) foi realizada a análise secundária, a qual subdividiu táxons iguais que ocorrem em diferentes áreas, e / ou sofreram politomia na análise primária (Quadro 5 em Apêndices. Deste modo se obteve o padrão de geodispersão dos morfótipos de Amphisbaenia, pautada na presente análise morfológica (Figura 7 em Resultados e Discussão).

4. REVISÃO DE LITERATURA

4.1. LISTA DE CARACTERES

As ilustrações citadas na Lista de Caracter podem ser consultadas em Apêndices, no final da Dissertação.

4.1.1. ANATOMIA DOS TECIDOS NÃO RESISTENTES

001) Forma da margem do rostro

- (0) Arredondado
- (1) Pontiagudo
- (2) Quadrado

A forma do rostro de Amphisbaenia está intrinsecamente associada ao modo de vida fossorial (GANS, 1974). Este caracter é especificamente o formato do contorno da margem do rostro.

De acordo com Kearney (2003), os estados (0) e (1) ocorrem também em vários outros grupos de Lacertiformes. Todos os estados (0, 1, 2) ocorrem entre os ofídios.

O estado arredondado (0) é considerado como plesiomórfico por Kearney (2003), o que este Trabalho concorda. Ocorre principalmente nos crânios generalizados de Amphisbaenia, considerados morfótipos basais (Figura 1). É sinapomorfico para *Dibamus argenteus* (Dibamidae), considerado como grupo externo de Amphisbaenia, bem como em *Sphenodon punctatus*, por sua vez grupo externo de Squamata (KEARNEY, 2003).

O estado (0) ocorre em todos os Bipedidae, bem como em parte de Amphisbaenidae e Blanidae.

Blanus mendezi possui o rostro projetado anteriormente de forma levemente pontiaguda (Figura 15), ou estado (1), diferindo-o dos demais (BOLET *et al.*, 2014).

De acordo com a reconstituição de Müller *et al.* (2011), *Cryptolacerta hassiaca* possui a borda do rostro arredondada, no entanto esta porção está relativamente

desarticulada (Figura 18). Todavia esta Dissertação de Mestrado considera o tema de acordo com os autores mencionados, ou estado (0).

É importante ressaltar a presença do mesmo estado (0) em Hyporhinidae (*Hyporhina antiqua* e *H. galbreathi*) (figuras 23 e 26) e Rhineuridae (*Ototriton solidus*) (Figura 37) (GILMORE, 1928; TAYLOR, 1951), uma vez que estes morfótipos possuem crânios derivados.

O estado pontiagudo (1) é presente em grande parte dos Amphisbaenidae recentes, tanto em crânios generalizados, tais como *Amphisbaena alba* e *A. cubana* (figuras 60 e 63), bem como em crânios mais derivados, como *Anops kingi* e *Leposternon microcephalum* (Figura 1) (GANS,1971; VANZOLINI, 1999). O mesmo estado (1) também ocorre em Trogonophidae, mas apenas em *Trogonophis wiegmanni* (Figura 93), este diferindo dos demais morfótipos de sua respectiva família, cujo estado é na maioria quadrado (2) (figuras 2, 75 e 87) (GANS, 1960). A maior parte dos Rhineuridae da mesma maneira possui o estado (2) (figuras 43, 54, 57 e 90).

Em Amphisbaenidae o estado (2) ocorre apenas em *Listromycter leakeyi* (Figura 32). Isto parece contrastar com os demais morfótipos deste grupo, os quais possuem genericamente os estados (0) e (1). No entanto os caracteres de *L. leakeyi*, bem como a análise de Kearney (2003), mostram afinidades maiores deste morfótipo com Trogonophidae (figuras 2, 75 e 87).

Em Amphisbaena braestrupi e A. laurenti não foi preservada a região do rostro (?) (figuras 9 e 12) (GANS & MONTERO, 1998).

002) Forma da seção transversal do corpo

- (0) Cilíndrico
- (1) Comprimido lateralmente
- (2) Abatido
- (3) Invertido em forma de "U"

Este caracter consiste no formato obtido em um corte transversal do corpo dos morfótipos recentes.

Sphenodon punctatus, cuja posição é como grupo externo de Squamata, possui o corpo comprimido lateralmente, ou estado (1) (KEARNEY, 2003). No

entanto considera-se a presença do estado cilíndrico (0) plesiomórfico, por se tratar de uma estrutura menos complexa de um ponto de vista ontogenético.

Amphisbaenidae, Bipedidae, Blanidae, Cadeidae e Rhineuridae (apenas *Rhineura floridana*, devido a impossibilidade de aferir este caracter em fósseis) possuem a seção transversal do corpo com formato cilíndrico, ou estado (0). O mesmo ocorre em morfótipos recentes de lacertiformes e ofídios.

De acordo com Kearney (2003), o estado (3) é presente apenas entre os Trogonophidae. Gans (1974) correlaciona esta forma peculiar de alguns trogonofidos com o comprimento das costelas, o que está relacionado com a estabilidade durante a mecânica da escavação desta família de Amphisbaenia. No entanto Gans (1960) aponta que este estado ocorre em morfótipos não utilizados por Kearney (2003), e estes por sua vez mostram-se cilíndricos, ou estado (0).

003) Forma de arranjo do tegumento

- (0) Não segmentado
- (1) Segmentado em forma de anéis

O tegumento entre os Squamata varia. Na proposta de Kearney (2003) o estado (1) foi considerado plesiomórfico, o que este Trabalho não concorda. A configuração em anéis, estado (1), está relacionada ao modo de vida fossorial (GANS, 1974), ausente na maioria dos Squamata (0).

O estado (1) ocorre em todos os Amphisbaenia recentes (Amphisbaenidae, Bipedidae, Blanidae, Cadeidae, Rhineuridae e Trogonophidae), bem como em Gymnophthalmidae (*Gymnophthalmus underwoodi*). Kearney (2003) apontou uma possível aproximação entre este morfótipo e os anfisbênidos. Mas uma pequena diferença entre eles é a forma em que os anéis estão ligados. Nas anfisbênias ocorre através de um sulco bem definido, e não estão sobrepostos entre si, o que inexiste em gymnoftálmidos. No entanto estas considerações apontam a necessidade de estudos mais aprofundados.

Gans (1974) correlaciona a forma em anéis com a mecânica de locomoção e escavação, de modo que diminui o atrito. Bem como permite que o animal se desloque para frente e para trás.

004) Escamas peitorais ampliadas

(0) Ausentes

(1) Presentes

Escamas peitorais são ausentes, ou estado (0), em todos os Squamata, com exceção de algumas espécies de Amphisbaenia. Por esta razão considera-se a ausência de escamas peitorais um estado plesiomórfico.

Escamas peitorais são presentes, ou estado (1), exclusivamente em alguns Amphisbaenidae (*Aulura anomala, Dalophia longicauda, Leposternon microcephalum, Monopeltis capensis*) (GANS, 1971) e em Rhineuridae (apenas *Rhineura floridana*, devido à impossibilidade de aferir este caracter em fósseis) (VANZOLINI, 1951).

Esta modificação na região peitoral está intrinsecamente associada à mecânica da escavação de *Rhineura floridana*. Especificamente aqueles que se utilizam de movimentos verticais da cabeça com forma de pá (GANS, 1974).

005) Fusão das escamas cefálicas

(0) Não fusionadas

(1) Fusionadas

A maioria dos Squamata não possui escamas cefálicas fusionadas, ou seja, estado (0).

De acordo com Müller *et al.* (2011), *Cryptolacerta hassiaca* possui escamas cefálicas fusionadas, ou estado (1).

Entre os Amphisbaenia ocorre principalmente em morfótipos com cabeça de forma generalizada, como em alguns Amphisbaenidae. A mesma situação também é presente em alguns morfótipos com cabeça em forma de espada, os Trogonophidae *Pachycalamus brevis* e *Trogonophis wiegmanni*.

Devido a fusão das escamas cefálicas, ou estado (1), diminuir o atrito contra o sedimento, Vanzolini (1951) e Gans (1974) consideram uma adaptação para o modo de vida fossorial. Alguns Squamata possuem este estado, como por exemplo *Dibamus argenteus* (Dibamidae).

A maioria dos morfótipos de Amphisbaenia com cabeças em formas de pá e quilha, e alguns poucos com forma generalizada, possuem as escamas cefálicas fusionadas, ou estado (1). Como exemplo as famílias Blanidae, Bipedidae, Rhineuridae, demais Trogonophidae e Amphisbaenidae.

006) Queratinização de escamas cefálicas

- (0) Ausente
- (1) Presente

Na maioria dos Squamata, a queratinização de escamas cefálicas é ausente, ou estado (0). O mesmo ocorre em morfótipos de Amphisbaenia com cabeça em forma generalizada, tais como Bipedidae, Blanidae, Cadeidae e alguns Amphisbaenidae. Em Trogonophidae (cabeça em forma de espada) também é ausente, ou estado (0).

Para Gans (1978) a queratinizarão participa na fusão das escamas do rostro com as adjacentes. Isto aumenta significativamente a resistência do conjunto.

De acordo com Kearney (2003), em alguns morfótipos de cabeças em formas de pá ou quilha, a queratinização é presente, ou estado (1), na porção anterior do rostro, e estende-se posteriormente na região cefálica, tais como em Rhineuridae e Amphisbaenidae, que apresentam crânios derivados.

Pela maneira como este caracter é distribuído entre os morfótipos comprende-se que a queratinização está associada a crânios bastante modificados para o fossorialismo. No entanto Trogonophidae compartilha o estado (0) com os Amphisbaenidae generalizados o que, em conjunto com outros caracteres, pode indicar proximidade entre os dois grupos.

007) Fusão de escamas gulares

(0) Ausente

(1) Presente

Compreende-se como plesiomórfica a ausência da fusão de escamas gulares, ou estado (0), uma vez que estas não ocorrem na maioria dos Squamata, bem como na maior parte dos Amphisbaenia.

Kearney (2003) menciona que o estado (1) ocorre em alguns Amphisbaenidae, bem como Trogonophidae.

Com base em Gans (1960), apenas *Trogonophis wiegmanni* não possui escamas gulares, ou estado (0), entre os Trogonophidae.

008) Padrão de escamas cloacais

(0) Indistinguível das demais escamas ventrais

(1) Distinguível das demais escamas ventrais

Este caracter trata do padrão de escamas cloacais, estas podendo se diferenciar das presentes na porção ventral dos espécimens. O estado indistinguível (0) é tido como plesiomórfico, o qual ocorre na maioria dos Squamata (ESTES *et al.*, 1988; KEARNEY, 2003).

Em Amphisbaenia as escamas cloacais são diferenciadas, ou estado (1), as quais em conjunto formam uma placa larga e levemente curvada, que recobre a abertura cloacal. O número de escamas associadas à placa pode variar entre espécies.

Esta estrutura pode estar associada ao modo de vida fossorial, protegendo a cloaca de sedimento durante a locomoção no interior dos túneis. Por esta razão esta Dissertação considera o estado "distinguível" (1) como apomórfico.

009) Osteodermos

(0) Ausentes

(1) Presentes

O presente caracter refere-se à presença de osteodermos, ou seja, estruturas ossificadas, genericamente associadas às escamas, que compõem parte do tegumento.

Alguns Squamata possuem osteodermos, ou estado (1), por exemplo *Teius teyou.* No entanto em Amphisbaenia é ausente, ou estado (0) (GANS, 1978).

De modo geral os anfisbênios possuem o tegumento modificado, com escamas dispostas lateralmente em forma de anéis. Desta maneira diminuem o atrito, bem como permitem ao animal deslocar-se para frente e para trás no interior da galeria, o que auxilia na mecânica da escavação (GANS, 1974). Portanto imagina-se que a presença de osteodermos seria prejudicial para o modo de vida fossorial. De acordo com Kearney (2003), o estado (0) é compartilhado com ofídios e dibamidos.

010) Olhos

- (0) Bem desenvolvidos
- (1) Cobertos com escamas
- (2) Sem evidência externa de olhos

A maioria dos Squamata não fossoriais possuem olhos bem desenvolvidos, ou estado (0), principalmente aqueles com hábito arborícola.

No entanto Kearney (2003) considerou este estado (0) como presente para a Família Bipedidae, justificando que seus representantes apresentam olhos relativamente bem desenvolvidos em relação a morfótipos de outras famílias de anfisbênios, que são recobertos por escamas, exibindo o estado (1). O presente Trabalho discorda em parte de Kearney (*op. cit.*), compreendendo *Bipes* como uma transição entre os caracteres (0) e (1). Mesmo que esta estrutura seja mais desenvolvida em *Bipes*, em relação a outros Amphisbaenia, não é correto comparála a outros Squamata, os quais verdadeiramente possuem olhos bem desenvolvidos.

Os morfótipos de Bipedidae não possuem órbitas bem definidas, uma sinapomorfia entre todos os morfótipos de Amphisbaenia recentes. Isto difere dos fósseis de Rhineuridae, cuja órbita é bem desenvolvida. Porém este estado (1) está relacionado a tecidos não resistentes, portanto não poderia ser considerado na matriz.

A maior parte dos Amphisbaenia possuem os olhos cobertos por escamas, ou estado (1). De acordo com Foureaux *et al.* (2010), as escamas que recobrem os olhos não diferem em aparência das demais ao longo do corpo. No entanto, em sua análise histológica, observaram que a região recobrindo a cavidade óptica é significativamente fina.

Segundo Gans (1978), apesar de os olhos de Amphisbaenia serem significativamente reduzidos, são capazes de distinguir a luminosidade do ambiente (sem projeção de imagem), bem como são translúcidos em vista da face interna.

Alguns Amphisbaenidae com cabeça em forma de pá (*Aulura anomala*, *Dalophia longicauda* e *Monopeltis capensis*) não apresentam evidências externas de olhos, ou estado (2), considerados apomórficos (KEARNEY, 2003). Este último estado poderia ser interpretado como uma relação forte entre adaptação do rostro e redução dos olhos. No entanto, a presença de órbita bem definida em morfótipos fósseis de Rhineuridae, com rostro bastante modificado, sugere que ambos os caracteres ocorrem de maneira independente.

011) Pálpebras

(0) Móveis

(1) Fusionadas

A maior parte dos Squamata, tais como *Sphenodon punctatus* (considerado basal), bem como *Teius teyou*, possuem as pálpebras móveis, ou estado (0). Os Amphisbaenia não apresentam pálpebras móveis, ou estado (1), com base na literatura.

Kearney (2003) considerou que anfisbênios possuem as pálpebras superiores fusionadas com as inferiores, ou estado (1), formando uma película, que reveste completamente os olhos. Walls (1942), Gans (1978) e Foureaux *et al.* (2010) mencionaram em seus respectivos trabalhos uma estrutura dérmica translúcida

denominada "óculos", a qual reveste completamente a superfície dos olhos, sendo separada da córnea por um saco conjuntivo.

Esta Dissertação de Mestrado compreende que a estrutura dérmica citada pelos autores seja complexa, de modo que a pálpebra tenha evoluído em conjunto com as escamas que revestem os olhos. Assim sendo seria considerada uma estrutura apomórfica complexa para o modo de vida fossorial, ou estado (1).

012) Anel esclerótico

(0) Ausente

(1) Presente

Alguns vertebrados possuem, no interior da cavidade óptica, uma estrutura chamada "arco esclerótico", composta por ossículos esclerais.

Alguns Squamata não possuem tais estruturas, ou estado (0), como por exemplo *Dibamus argenteus*, *Boa constrictor* e *Python regius* (KEARNEY, 2003).

De acordo com Underwood (1970) *Rhineura floridana* não apresenta arco esclerótico. Kearney (2003) considerou a presença de anel esclerótico, ou estado (1), em quase todos os Amphisbaenia, incluindo aqueles que não possuem evidências externas de olhos.

O trabalho de Foureaux *et al.* (2010) mostra que os ossículos são cartilaginosos. Esperava-se que esta estrutura seria encontrada apenas em espécimens juvenis, pois a ossificação teria origem ontogenética, o que não ocorre. Por esta razão, a presença de ossículo esclerótico cartilaginoso em indivíduos adultos poderia ser considerada apomórfica em relação ao encontrado nos demais Squamata. Porém Foureaux *et al.* (*op. cit.*) usaram poucas espécies em seu trabalho (*Amphisbaena alba, A. mertensi e Leposternon infraorbitale*), portanto inviabiliza criar um estado de caracter para distinguir a presença de ossículos ósseo e cartilaginoso.

Esta Dissertação faz a sugestão para futuros trabalhos sobre o arco esclerótico em Amphisbaenia, visando comparar composição, número de ossículos e sua forma. Poderão auxiliar em uma futura abordagem filogenética do grupo.

013) Meato auditivo externo

(0) Presente

(1) Ausente

O meato auditivo externo consiste em uma abertura lateral, por onde o animal capta os sons do ambiente.

Uma considerável parte dos Squamata possui o meato auditivo externo, ou estado (0). Por exemplo grupos externos de Amphisbaenia, tais como *Sphenodon punctatus* e *Teius teyou*.

Todos os Amphisbaenia (Amphisbaenidae, Bipedidae, Blanidae, Cadeidae, Rhineuridae e Trogonophidae) não apresentam meato auditivo externo, ou estado (1). Sua audição se dá através de um prolongamento cartilaginoso denominado extracolumela, o qual faz contato com a columela, situada na fenestra oval, e se estende pelo osso quadrado até a mandíbula, capaz de captar a vibração do solo, importante para localizar e capturar suas presas (ZANGERL, 1944; GANS, 1969).

Kearney (2003) considerou o estado de caracter ausente (1) como plesiomórfico. Esta Dissertação de Mestrado discorda, pois Amphisbaenia possui um aparato derivado para a audição (GANS, 1978). A ausência do meato auditivo deve ser considerada apomórfica, ou estado (1), em vista da adaptação para seu modo de vida. Outra possível evidência pode ser vista na ausência do estado (1) em *Dibamus argenteus*, que é fossorial).

014) Sulco lateral do corpo

(0) Ausente

(1) Presente

Alguns Squamata apresentam um sulco lateral ao longo do corpo.

Gans (1978) considerou a presença do sulco lateral, ou estado (1), em todos os Amphisbaenia, com exceção da maioria dos Trogonophidae, que apresentariam o estado (0), exceto *Trogonophis wiegmanni*, onde Gans (1960) apontou estar presente, ou estado (1). No entanto Kearney (2003) considerou toda a Família Trogonophidae como possuindo o estado ausente (0).

Este Trabalho concorda com a observação de Gans (1978), pois *Trogonophis wiegmanni* apresenta claramente sulco lateral, ou estado (1). Por outro lado os demais Trogonophidae não são os únicos em exceção. Em *Cadea blanoides* (Cadeidae) o sulco também é ausente, portanto exibe estado (0), como apontou Kearney (2003).

015) Comprimento de cauda

- (0) Mais que 36 % do comprimento rostro / cloacal
- (1) Menos que 30 % do comprimento rostro / cloacal

Este caracter trata-se do comprimento da cauda em relação à medida da longitude da ponta do rostro até a abertura da cloaca. Este tipo de medida é relativamente comum no estudo de Squamata.

O estado (0) não ocorre entre os Amphisbaenia, uma vez que estes possuem caudas significativamente curtas. De acordo com Gans (1978) e Kearney (2003), as espécies africanas *Dalophia longicauda* e *Cynisca leucura* diferem neste aspecto, possuindo uma cauda razoavelmente maior em relação às demais, com até 30 vértebras. No entanto, como apontou Kearney (2003), estes morfótipos ainda apresentam a cauda curta em relação aos demais lacertiformes.

Deste modo, todos os Amphisbaenia possuem a cauda curta, ou estado (1), de grande calibre, o que facilita o deslocamento dentro da galeria (GANS, 1974). Sua morfologia se assemelha com a cabeça do animal, motivo de ser chamado popularmente "cobra-de-duas-cabeças" (NAVEGA-GONÇALVES, 2004).

016) Autotomia caudal via septo intervertebral

- (0) Ausente
- (1) Presente

Alguns Squamata possuem autotomia da cauda, de modo que sejam capazes de remover parte da cauda de forma arbitrária. Este processo está relacionado com defesa e fuga de predadores em potencial. O fóssil de *Cryptolacerta hassiaca*, descrito por Müller *et al.* (2011), apresenta a cauda autotomizada, indicando que este morfótipo possui estado (1).

Alexander & Gans (1966) observaram que a autotomia em Amphisbaenia ocorre entre os 10 primeiros anéis pós-cloacais. Sheppard & Bellairs (1972) noticiam um considerável tecido adiposo no segmento onde ocorre autotomia, e sugerem que pode auxiliar no processo. Para Gans (1978) o diâmetro na região do segmento não difere do corpo do animal, porém desconsiderou a participação do mesmo no processo de transmissão de força durante o movimento ondulatório.

Segundo Gans (1978) os Trogonophidae não possuem autotomia caudal, ou estado (0). De acordo com Kearney (2003), com a exceção de Trogonophidae e Rhineuridae, que também possuem o estado (0), todos os Amphisbaenia apresentam autotomia via septo intervertebral (1).

No entanto a presente Dissertação discorda de Kearney (2003), pois segundo Gans (1962), Hoffstetter & Gasc (1969), Gans (1978) e Montero & Gans (1999), *Leposternon microcephalum* e *Amphisbaena alba* (Amphisbaenidae) não possuem autotomia caudal, pois suas quarta e quinta vértebras caudais são fundidas. *A. alba* se utiliza de outra estratégia de defesa, o "display" de cauda, levantando simultaneamente cabeça e cauda, confundindo o predador, e *Leposternon* possui cauda significativamente curta.

017) Regeneração pós-autotomia

(0) Ausente

(1) Presente

Entre os Squamata capazes de realizar autotomia, algumas espécies podem regenerar a cauda.

Este caracter é ausente, ou estado (0), em todas as Amphisbaenia, de modo que uma vez fraturada (nas espécies com esta capacidade), a cauda cicatriza, porém não regenera por completo (ALEXANDER & GANS, 1966; HOFFSTETTER & GASC, 1969).

De acordo com Kearney (2003) alguns lacertiformes, por exemplo *Gekko gekko* e *Teius teyou*, possuem a capacidade de regeneração, ou estado (1).

018) Superfície da cauda

(0) Dorsalmente lisa

(1) Com presença de pequenos tubérculos situados dorsalmente

Kearney (2003) observou que *Rhineura floridana* e *Agamodon anguliceps* possuem tubérculos na porção dorsal da cauda, ou estado (1). Este mesmo estado de caracter foi observado por Vanzolini (1951).

Todos os demais Amphisbaenia possuem a superfície dorsal da cauda lisa, ou estado (0).

019) Morfologia da seção transversal da cauda

(0) Cilíndrica

(1) Achatada dorsoventralmente

(2) Achatada lateralmente

Este caracter consiste no formato obtido em um corte transversal da cauda nos morfótipos recentes.

Kearney (2003) considerou o estado "achatado dorsoventralmente" como plesiomórfico, seguido de "cilíndrico" e "achatado lateralmente" como apomórficos, respectivamente estados (0), (1), (2).

Porém no presente Trabalho foi considerado o estado "cilíndrico" plesiomórfico (0), seguido de "achatado dorsoventralmente" (1), e "achatado lateralmente" (2). Justifica-se pois o estado (0) é morfologicamente menos complexo, e presente em *Sphenodon punctatus*, como grupo externo de Squamata.

Segundo Kearney (2003), a maior parte dos Amphisbaenia, bem como considerável número de Squamata, possuem a cauda cilíndrica, ou estado (0). Apenas *Rhineura floridana* (VANZOLINI, 1951), *Leposternon microcephalum* (GANS, 1971) e *Monopeltis capensis* possuem a seção transversal da cauda achatada dorsoventralmente, ou estado (1). *Agamodon anguliceps* é o único entre os esquamados que possui o estado (2) (GANS, 1960).

020) Poros pré-cloacais

(0) Ausente

(1) Presente

Poros pré-cloacais ocorrem, ou estado (1), entre diversos Squamata, entre eles grande parte dos anfisbênios. Gans (1978) considerou este caracter como sinapomorfia entre Amphisbaenia e Teiidae.

De acordo com Jared *et al.* (1999) e Antoniazzi *et al.* (1993, 1994), os poros possuem glândulas secretoras, e ao deslocar-se dentro do túnel o espécimen cria um rastro no sedimento, secreção possivelmente envolvida no processo reprodutivo. Gans (1978) destacou que os poros pré-cloacais são mais expressivos em espécimens machos.

Kearney (2003) observou a ausência, ou estado (0), em *Rhineura floridana*, *Leposternon microcephalum*, *Monopeltis capensis*, *Dalophia longicauda* e *Trogonophis wiegmanni*. No entanto observa-se uma contradição, pois neste último morfótipo, no âmbito da matriz em Kearney (*op. cit.*), poros pré-cloacais foram considerados presentes. De acordo com Gans (1960), *Trogonophis wiegmanni* não possui poros pré-cloacais (0). Gans (1978), Estes *et al.* (1988), bem como Kearney (2003), destacam que este caracter não ocorre, ou estado (0), em *Sphenodon punctatus* e serpentes.

O número de poros pré-cloacais varia entre espécies. E pode variar mesmo entre indivíduos no âmbito de uma mesma espécie.

021) Língua escamosa

- (0) Ausente
- (1) Presente

A maioria dos Squamata possui língua escamosa, ou estado (1), incluindo todas as Amphisbaenia, cuja língua é coberta por estruturas papilares queratinizadas (GANS, 1978; ESTES *et al.*, 1988). Kearney (2003) considerou o estado ausente (0) como plesiomórfico, ocorrendo em *Sphenodon punctatus, Dibamus argenteus*, bem como em *Boa constrictor*.

022) Língua

(0) Lisa

(1) Plicada

A língua pode apresentar imbricrações transversais, caracterizando em uma superficie "plicada".

O estado de caracter "língua lisa" (0) é uma sinapomorfia em Amphisbaenia, ocorrendo também em *Boa constrictor* e *Sphenodon punctatus*. No entanto *Teius teyou*, bem como *Tupinambis nigropunctatus*, possuem a língua plicada, ou estado (1) (KEARNEY, 2003).

Para Kearney (2003), *Dibamus argenteus* foi considerado estado "desconhecido" (?), por este morfótipo apresentar um estado transicional entre (0) e (1), mas que também poderia ser um homólogo ao estado (1).

No entanto Estes *et al.* (1988) questionaram esta possibilidade. Um estado intermediário poderia ser utilizado no presente trabalho, mas o presente Trabalho considera desnecessário, uma vez que somente esta espécie possui tal característica transicional. Por esta razão, seguindo Kearney (2003), prefere-se manter o estado como (?) para este morfótipo.

023) Bifurcação da língua

- (0) Não distal
- (1) Distal

A língua de alguns Squamata possui uma bifurcação. Esta pode ocorrer mais próxima de sua base, ou estado (0) (não distal), ou próxima do ápice, ou estado (1) (distal).

De acordo com Kearney (2003), alguns amniotas, bem como *Sphenodon punctatus*, não possuem bifurcação distal, ou estado (0). Para Gans (1978) e Estes *et al.* (1988), todos os Amphisbaenia possuem a língua com bifurcação distal, ou estado (1).

4.1.2. OSTEOLOGIA DO CRÂNIO

024) Angulação crânio-facial

(0) Ausente (180°)

(1) Leve (180° até 160°)

(2) Forte (160° até 125°)

Este caracter consiste no grau de angulação da porção frontal, à partir da sutura entre frontais e parietal.

Hembree (2007) utilizou estados de caracter 0, 1 e 2, representados por ângulos de 0°, 30° e 60° respectivamente. Difere de Kearney (2003), que utilizou ângulos de 180°, 160° e 125°. Devido a esta diferença ambos apresentaram valores diferentes para o mesmo morfótipo.

No presente Estudo foram mantidos os estados utilizados por Kearney (2003). São considerados mais adequados aos trabalhos de descrição dos morfótipos fósseis, tais como considerados por Berman (1977), que utilizou os ângulos 120º e 130º em seu trabalho.

De acordo com Kearney (2003) *Sineoamphisbaena hexatabularis* (Figura 52), *Sphenodon punctatus* e *Dibamus argenteus* não possuem angulação crânio-facial, ou estado (0). Entre os Amphisbaenia, as famílias Bipedidae e Blanidae também não possuem angulação crânio-facial, ou estado (0) (figuras 70 e 16 respectivamente).

Os morfótipos de *Cryptolacerta hassiaca*, *Amphisbaena braestrupi*, *A. laurenti* e *Blanus mendezi* não possuem angulação crânio-facial (180°), ou estado (0) (figuras 10, 13 e 16 respectivamente) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

Os demais morfótipos com crânio generalizado possuem uma leve angulação crânio-facial, ou estado (1) (ZANGERL, 1944). Na Família Trogonophidae, apenas *Trogonophis wiegmani* apresenta angulação leve (Figura 94), ou estado (1), os demais apresentando forte angulação, ou estado (2) (figuras 67, 76 e 88) (GANS, 1960).

Todos os Rhineuridae (Figura 91), bem como Hyporhinidae (figuras 24 e 27), apresentam forte angulação, ou estado (2) (GILMORE, 1928; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1972; 1973; 1977). Deste modo pode-se considerar que os morfótipos com crânio mais derivado tendem a possuir maior angulação crânio-facial, o que pode favorecer na mecânica da escavação.

025) Formato do rostro

- (0) Arredondado (convexo na superfície dorsal)
- (1) Deprimido
- (2) Comprimido lateralmente
- (3) Comprimido lateralmente (com quilha dorsal proeminente)

Este caracter foi utilizado por Kearney (2003) e Hembree (2007), ambos utilizando os mesmos estados de caracter. Hembree (*op. cit.*) analisou essencialmente as famílias Rhineuridae e Hyporhinidae, restritos aos estados (0) e (1). Ambos os autores estão de acordo, em suas respectivas matrizes, quanto a estas famílias. No entanto Kearney (*op. cit.*) possui uma abordagem mais ampla, considerando mais táxons.

Cryptolacerta hassiaca (Figura 18) foi considerado com focinho arredondado, ou estado (0), por Müller *et al.* (2011). O mesmo estado (0) ocorre em *Blanus mendezi* (BOLET *et al.*, 2014).

Os morfótipos de *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* (figuras 9 e 12), por sua vez, não apresentam a porção do focinho preservada (?) (GANS & MONTEIRO, 1998).

Todos os Bipedidae, Blanidae e Cadeidae (figuras 15, 69, e 72 respectivamente), bem como considerável parte dos Amphisbaenidae de crânio generalizado (Figura 60), apresentam-no arredondado, ou estado (0). Os morfótipos dos anfisbênidos com crânio em "forma de pá", por exemplo *Leposternon microcephalum* (Figura 81), possuem o rostro deprimido, ou estado (1) (GANS, 1971). No âmbito dos morfótipos fósseis, apenas *Spathorhynchus fossorium*, *Spathorhynchus natronicus* e *Dyticonastis rensbergeri* possuem o rostro arredondado, ou estado (0) (figuras 54, 57 e 20 respectivamente).

Todos os demais Rhineuridae, bem como a totalidade dos Hyporhinidae, apresentam o rostro deprimido, ou estado (1) (figuras 42, 45, 90, 23 e 26 respectivamente) (GILMORE, 1928; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1972, 1973, 1976, 1977; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007). O mesmo ocorre na

Família Trogonophidae, na qual apenas *Trogonophis wiegmani* apresenta o rostro arredondado, ou estado (0) (Figura 93), os demais apresentando rostro deprimido, ou estado (1) (GANS, 1960; KEARNEY, 2003).

Alguns morfótipos possuem o crânio derivado em forma de quilha, por exemplo *Anops kingi*, no qual ocorre o estado de rostro comprimido lateralmente, ou (2) (VANZOLINI, 1999).

Kearney (2003) considerou ainda outro estado plesiomórfico, o qual também possui o formato do rostro comprimido lateralmente, mas apresentando também uma quilha dorsal proeminente, ou estado (3). Por exemplo *Ancylocranium ionidesi* e *Baikia africana*.

026) Comprimento pós-orbital do crânio em relação à sua longitude total

(0) 50% ou menos

(1) 62% ou mais

Este caracter trata-se da medida obtida entre a região orbital até o côndilo occipital, posteriormente comparada com o tamanho total do crânio do morfótipo.

De acordo com Kearney (2003), a maioria dos Squamata escavadores possuem a região posterior do crânio consideravelmente alongada em relação à anterior, ou estado (1). Para Kearney (*op. cit.*), *Sphenodon punctatus* e *Sineoamphisbaena hexatabularis* (Figura 52) foram considerados como estado plesiomórfico. Entre os Amphisbaenia apenas *Cadea blanoides* (Figura 73) foi considerado com 50 % ou menos, ou estado (0).

Hembree (2007) não difere de Kearney (2003), ambos considerando a maioria dos Rhineuridae e Hyporhinidae com estado (1) (figuras 43, 45, 91, 24 e 27 respectivamente). Para esta Dissertação de Mestrado é valido, pois corrobora aos trabalhos de descrição dos morfótipos fósseis (GILMORE, 1928; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN, 1972; 1973; 1977).

Com base em Gans (1960), todos os morfótipos de Trogonophidae também possuem estado (1) (figuras 67, 76, 88 e 94). Esta configuração do crânio favorece a transmissão de força durante o processo de escavação (GANS, 1974).

O morfótipo de *Blanus mendezi* possui claramente a porção posterior do crânio bem desenvolvida, ou estado (1) (Figura 16) (BOLET *et al.*, 2014).

De acordo com as ilustrações de Müller *et al.* (2011), *Cryptolacerta hassiaca* possui órbita reduzida posteriormente, o que indica maior comprimento pós-orbital, ou estado (1) (Figura 18).

Amphisbaena braestrupi e *A. laurenti*, apesar de não possuírem a porção anterior preservada, o frontal possui forma e tamanho bastante semelhante a *A. alba*, e sua leve curvatura dorsal indica indiretamente que o crânio não é muito anterior a partir deste ponto. Assim podemos inferir que este morfótipo possui significativo comprimento pós-orbital, ou estado (1) (figuras 10 e 13).

027) Septo interorbital

(0) Ausente

(1) Presente

Este caracter não ocorre em morfótipos de Amphisbaenia, ou estado (0) (KEARNEY, 2003). Hembree (2007) deletou-o em sua análise. O presente Trabalho o mantém, para discriminar morfótipos externos.

028) Maxila superior

- (0) Se encontra com a mandíbula sem se sobrepor
- (1) Prognata

A maxila superior consiste na junção dos elementos pré-maxilares com os maxilares. Sua disposição ocorre em arco, com as extremidades laterais voltadas posteriormente. No entanto o encontro com a mandíbula em sua face ventral pode variar.

Em Amphisbaenia com crânio generalizado não ocorre prognatismo, ou seja, estado (0). No entanto em morfótipos com crânio derivado ocorre o estado (1), tais como *Leposternon microcephalum* e *Anops kingi* (GANS, 1971; VANZOLINI, 1999), bem como em todos os Trogonophidae (figuras 67, 76, 88 e 94) (GANS, 1960).

Kearney (2003), bem como Hembree (2007), consideraram a maioria dos Rhineuridae e Hyporhinidae como estado (1) (figuras 30, 43, 46, 55 e 24 respectivamente). Pode ser confirmado nos respectivos trabalhos de descrição (GILMORE, 1928; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1972; 1973).

Apenas para *Spathorhyncus natronicus* Kearney (2003) considerou estado "desconhecido" (?). De outro modo Hembree (2007) considerou, para este mesmo morfótipo, o estado apomórfico (1). O presente Estudo concorda com Hembre (*op. cit.*), pois de acordo com a descrição, bem como a figura do holótipo no trabalho de Berman (1977), ele é claramente prognata, ou estado (1) (Figura 58).

Cryptolacerta hassiaca e *Blanus mendezi* não possuem prognatismo, ou estado (0) (figuras 19 e 16 respectivamente) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

Amphisbaena braestrupi e *A. laurenti*, por sua vez, não apresentam elementos maxilares preservados (?) (figuras 10 e 13) (GANS & MONTERO, 1998).

029) Parede lateral da caixa craniana

(0) Lateral da caixa craniana não delimitada por osso

(1) Lateral da caixa craniana delimitada apenas pelo crescimento inferior do parietal

 (2) Lateral da caixa craniana completamente fechada pelo crescimento inferior do parietal, e participa da extensão anterior do proótico

Este caracter trata-se da forma em que a caixa craniana é fechada nos Squamata. Podem apresentar a lateral aberta, estado (0), ou fechada, tendo ou não a participação da extensão do proótico, estados (1) e (2).

Todos os morfótipos de Amphisbaenia possuem a lateral da caixa craniana completamente fechada pelo parietal, com a participação da extensão anterior do proótico, ou estado (2) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; GANS 1960, 1971, 1978; BERMAN 1972, 1973, 1977; ESTES *et al.*, 1988; CHARIG & GANS, 1990; VANZOLINI, 1999; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

Esta condição morfológica foi considerada, por Wu *et al.* (1993), como uma possível relação entre *Sineoamphisbaena hexatabularis* com Amphisbaenia (Figura 52).

De acordo com Kearney (2003) e Hembree (2007), em *Sphenodon punctatus* ocorre o estado (0).

Blanus mendezi, *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* possuem o crânio claramente fechado, com a participação do proótico, ou estado (2) (figuras 16, 10 e 13 respectivamente) (GANS & MONTERO, 1998; BOLET *et al.*, 2014).

Quanto ao morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca* não está claro. Müller *et al.* (2011) consideraram que poderia ter havido uma extensão com o proótico, com base no tamanho da crista interna do parietal. Desta maneira poderia ocorre aproximação ou ossificação com este elemento. No entanto esta Dissertação de Mestrado considera o tema controverso, pois o crânio esta severamente fragmentado e dificulta qualquer tipo de diagnóstico. Deste modo considera-se indefinido (?).

030) Extensão anterior do pré-maxilar, formando um processo rostral em espátula

(0) Ausente

(1) Presente

O pré-maxilar de alguns morfótipos pode possuir uma extensão voltada anteriormente, formando uma estrutura em espátula.

Todos morfótipos com crânio generalizado não possuem a porção anterior do pré-maxilar em forma de espátula, ou estado (0) (figuras 60, 63, 69, 72 e 78).

Todos os Trogonophidae, com exceção de *Trogonophis wiegmanni*, possuem o estado (1) (figuras 66, 75, 87 e 93) (GANS, 1960; KEARNEY, 2003). Entre os Rhineuridae, apenas *Dyconastis rensbergeri*, *Spathorhyncus natronicus* e *S. fossorium* apresentam o estado (1) (figuras 20, 57 e 54 respectivamente) (MACDONALD, 1970; BERMAN 1973, 1977; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

Kearney (2003) considerou o morfótipo pertencente à Família Amphisbaenidae, *Listromycter leakeyi*, como estado (1). Este Trabalho o concorda, pois a figura do holótipo no trabalho de Charig & Gans (1990) representa muito bem este estado (Figura 32).

Este caracter, bem como o 001, indica afinidade entre *Listromycter leakeyi* com a Família Trogonophidae. Isto também corrobora o resultado de Kearney (2003).
Cryptolacerta hassiaca e *Blanus mendezi* não possuem processo rostral em forma de espátula, ou estado (0) (figuras 18 e 15 respectivamente) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

031) Foramens pré-maxilares dorsais

- (0) Ausentes
- (1) Presentes, com um par
- (2) Presentes, com dois pares

Segundo Kearney (2003), a maioria dos morfótipos de Amphisbaenia possuem o pré-maxilar com um par de foramens que percorrem longitudinalmente o elemento, ou estado (1). Kearney (*op. cit.*), bem como Hembree (2007), consideraram Bipedidae como estado (0).

Entre os morfótipos pertencentes à Família Trogonophidae, apenas *Trogonophis wiegmanni* possui estado (1), os demais estado (2) (GANS, 1960; KEARNEY, 2003). Kearney (*op. cit.*) e Hembree (2007) consideraram todos os Hyporhinidae, bem como a maior parte dos Rhineuridae, como estado (1).

Rhineura hibbardi e *R. amblyceps* foram considerados como estado desconhecido (?). Esta Dissertação concorda, pois as porções anteriores dos prémaxilares dos respectivos holótipos estão severamente danificadas (figuras 46 e 40 respectivamente) (TAYLOR, 1951).

Kearney (2003) também considerou estado (?) para *Rhineura hatcherii* (Figura 43), mas Hembree (2007) considera estado (1). Esta Dissertação de Mestrado está de acordo com Hembree (*op. cit.*), pois Kearney *et al.* (2005) descreveram a presença de foramens pré-maxilares.

Este mesmo estado (1) ocorre em *Blanus mendezi* (Figura 16) (BOLET *et al.*, 2014). No entanto *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* não possuem pré-maxilar bem preservado (figuras 10 e 13 respectivamente) (GANS & MONTERO, 1998).

Müller *et al.* (2011) não descreveram se este estado (1) ocorre ou não em *Cryptolacerta hassiaca*, e suas ilustrações não permitem um diagnóstico (Figura 18). Portanto é considerado indefinido em ambos os morfótipos (?).

032) Exposição / extensão do processo nasal do pré-maxilar

(0) Restrito a uma pequena exposição superficial triangular, não separando os nasais

(1) Parcialmente exposta superficialmente, separando os nasais

(2) Separa nasais e parte dos frontais

(3) Separa nasais, frontais e contatos parietais

O elemento pré-maxilar possui um processo ânterodorsal denominado nasal, o qual percorre a face frontal, em direção à região dorsal do rostro pelo eixo sagital. Este processo pode ser restrito a uma pequena exposição superficial triangular, sem deslocar-se entre elementos dispostos posteriormente, ou estado (0), ou mesmo separá-los em diferentes graus, estados (1), (2) e (3).

Com base na descrição, bem como ilustração no trabalho de Zangerl (1944), pode-se considerar *Bipes biporus* como estado (2) (Figura 69). Kearney (2003) considerou este estado (2) para todos os morfótipos da Família Bipedidae.

Em todos os morfótipos de Rhineuridae e Hyporhinidae, o processo nasal é restrito à porção ânterodorsal em forma triangular, ou estado (0) (figuras 20, 37, 42, 54, 57, 90, 23 e 26 respectivamente) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1972 1973, 1977). Considerável parte da Família Amphisbaenidae possui o estado (1) (figuras 60 e 63) (MONTERO & GANS, 1999; ZANGERL, 1944).

No âmbito da Família Trogonophidae, apenas nos morfótipos *Agamodon anguliceps* e *Diplometopon zarudnyi* o processo nasal do pré-maxilar separa os elementos nasais, frontais e faz contato com os parietais, ou estado (3) (figuras 66 e 75 respectivamente). Nos demais Trogonophidae separam-se apenas os nasais e parte dos frontais, ou estado (2) (figuras 87 e 93) (GANS, 1960; KEARNEY, 2003).

O morfótipo *Blanus mendezi* possui uma extenção do processo nasal bastante largo, que se projeta pôstero-dorsalmente até a metade dos frontais, ou estado (2) (Figura 15) (BOLET *et al.*, 2014).

Em *Cryptolacerta hassiaca* o processo nasal se restringe a uma pequena exposição superficial triangular, não separando os nasais, ou estado (0) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011).

Os morfótipos de *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* por sua vez não podem ser diagnosticados, devido ao estado de preservação do material (?) (figuras 9 e 12 respectivamente).

033) Superfície dos ossos faciais

(0) Lisa

(1) Rugosa

Como bem apontou Kearney (2003), o estado de caracter rugoso (1) ocorre apenas nos morfótipos fósseis de Rhineuridae, bem como nos Hyporhinidae, e não está presente nos anfisbênios recentes, ou estado (0). Kearney (*op. cit.*) também destaca que em *Dyconastis rensbergeri*, *Spathorhyncus natronicus* e *S. fossorium* o estado (1) ocorre de forma mais severa (figuras 21, 58 e 55 respectivamente).

Kearney (2003) considerou o estado (?) para os morfótipos de *Rhineura amblyceps*, *R. hatcherii*, *R. hibbardi*, *R. wilsoni*. No entanto HEMBREE (2007) considerou para todos estes morfótipos o estado (1) (figuras 39, 43 e 48). O presente Estudo concorda com Hembree (*op. cit.*), em vista das descrições e ilustrações realizadas por Taylor (1951), que considera este estado de rugosidade (1) como uma característica típica de Rhineuridae.

O morfótipo de *Blanus mendezi* possui superfície facial lisa, ou estado (0) (Figura 15) (BOLET *et al.*, 2014).

De acordo com a ilustração de Müller *et al.* (2011), *Cryptolacerta hassiaca* apresenta, na porção dorsal do crânio, impressões dérmicas oriundas de suas escamas, o que dificulta um diagnóstico fidedigno (?) (Figura 18).

034) Nasais

(0) Alongados anteriormente, com as margens anteriores se estendendo até pré-maxilar e maxilar

(1) Truncados anteriormente, com margens côncavas

Os elementos nasais estão dispostos em par, situados na região facial, e constituem o teto da cavidade nasal. Estes elementos podem ser alongados, se estendendo até as bordas de pré-maxilar e maxilar, ou estado (0), ou para alguns morfótipos com as margens anteriores côncavas, ou estado (1).

O morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca* possui nasais alongados anteriormente, com a margem anterior se estendendo até pré-maxilar e maxilar, ou estado (0) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011).

De outro modo *Blanus mendezi* possui nasais truncados anteriormente e sua margem é côncava, ou estado (1) (Figura 15) (BOLET *et al.*, 2014).

Entre os morfótipos de Trogonophidae, apenas *Trogonophis wiegmanni* possui estado (1) (Figura 93), os demais estado (0) (figuras 66, 75 e 87) (GANS, 1960; KEARNEY, 2003). Tanto Kearney (*op. cit.*) quanto Hembree (2007) consideraram o estado (0) para todos os integrantes da Família Hyporhinidae, o que está de acordo com Taylor (1951), bem como Gilmore (1928) (figuras 23 e 26).

Porém entre os Rhineuridae, Kearney (2003) considerou o estado (?) para os morfótipos de *Rhineura amblyceps* e *R. wilsoni*. No entanto Hembree (2007) considerou ambos estado (0), bem como os demais membros desta família. Mas o material descrito por Taylor (1951) não permite observar este caracter para *R. amblyceps* (Figura 39). Por outro lado demonstra coerência com Hembree (*op. cit.*) sobre *R. wilsoni* (Figura 48). Os demais Rhineuridae foram considerados como estado (0), com base em descrição e ilustração de cada morfótipo (figuras 37, 42, 45, 54, 57 e 90) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1973; 1977).

A maior parte dos membros de Amphisbaenidae com crânio generalizado possui o estado (1), com característica concavidade na borda do elemento nasal (ZANGERL, 1944; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999) (figuras 60, 63 e 78). No entanto os morfótipos apresentando crânio em forma de pá possuem estado (1), como apontou Kearney (2003) (figuras 81 e 84).

035) Contato entre nasal e maxilar

(0) Presente

(1) Ausente

Bem como Hembree (2007), este Trabalho considera a presença de contato nasal / maxilar como estado plesiomórfico, porque em *Sphenodon punctatus* este caracter ocorre, ou estado (0), e em *Boa constrictor* no estado (1). Kearney (2003) por sua vez considerou a ausência como estado plesiomórfico.

Segundo Kearney (2003), todos os Amphisbaenia possuem o contato entre nasal e maxilar. Isto é muito claro, em vista de todas as ilustrações, bem como descrições, disponíveis na literatura (figuras 21, 26, 43, 55, 61, 85, 87 e 91) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; GANS, 1960; BERMAN 1972, 1973, 1977; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999).

De outro modo Hembree (2007), com base em novos espécimens, considerou *Rhineura hibbardi* com estado ausente (1) (Figura 46). Sua proposta é importante, porém difícil de ser inferida com base apenas na imagem disponível em seu trabalho.

Os morfótipos de *Blanus mendezi* e *Cryptolacerta hassiaca* possuem nasais contactando maxilares, ou estado (0) (figuras 16 e 18 respectivamente) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

036) Contato de pré-maxilares, nasais e frontais em um único ponto

(0) Ausente

(1) Presente com a extensão anterior medial dos frontais se estendendo até encontrar com pré-maxilares entre nasais

Na maior parte das famílias de Amphisbaenia não ocorre este caracter, ou estado (0). É exclusivo da Família Hyporhinidae, na qual frontais, nasais e prémaxilares se unem em um único ponto (figuras 23 e 26) (GILMORE, 1928; TAYLOR, 1951; BERMAN, 1972; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

De acordo com as ilustrações de Müller *et al.* (2011) e Bolet *et al.* (2014), respectivamente *Cryptolacerta hassiaca* e *Blanus mendezi*, não ocorre contato

destes elementos em um único ponto, ou estado (0) (figuras 18 e 15 respectivamente).

037) Posição das narinas

- (0) Ânterolateral
- (1) Ventrolateral
- (2) Ventral

A posição das narinas varia no âmbito dos Amphisbaenia. Amphisbaenidae de crânio generalizado apresentam narinas em posição ânterolateral, ou estado (0) (figuras 61, 64 e 79) (ZANGERL, 1944; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, 2003). No entanto alguns morfótipos desta mesma família, mas com o crânio derivado, mostram as narinas dispostas ventralmente, ou estado (2), tais como *Monopeltis capensis* e *Leposternon microcephalum* (figuras 86 e 83 respectivamente) (ZANGERL, 1944).

Entre Trogonophidae, apenas *Trogonophis wiegmanni* possui narina ânterolateral, ou estado (0) (Figura 94). Os demais morfótipos desta família possuem narinas em posição ventrolateral, ou estado (1), mesmo que estes possuam crânio extremamente angulado (figuras 67, 68, 76, 77, 88 e 89) (GANS, 1960; KEARNEY, 2003).

Todos os Hyporhinidae possuem narinas ventrais, ou estado (2) (figuras 25 e 28) (TAYLOR, 1951; BERMAN, 1972; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007). Morfótipos de Rhineuridae também possuem narinas ventrais, ou estado (2) (figuras 22, 38, 44 e 92) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1973, 1977). No entanto Kearney (2003) considerou o estado (?) para *Rhineura wilsoni*, enquanto Hembree (*op. cit.*) considerou-o ventral, ou estado (2), como esperado para Rhineuridae (Figura 50). Este tipo de abordagem ocorre principalmente devido ao estado de preservação dos morfótipos.

Blanus mendezi, bem como *Cryptolacerta hassiaca*, possuem narinas dispostas ânterolateralmente, ou estado (0) (figura 15, 16 e 18) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

038) Margem das narinas

(0) Fechada apenas por nasal e maxilar

- (1) Fechada por pré-maxilar, nasal e maxilar
- (2) Fechada por nasal e septomaxilar

A margem das narinas é composta por diferentes elementos ósseos, os quais podem variar em sua participação.

De acordo com Kearney (2003), o processo rostral do maxilar se estende em sentido ânteromedial, pela margem da abertura nasal, excluindo a participação do pré-maxilar, ou estado (0). A maior parte dos morfótipos de Amphisbaenia possui a margem das narinas fechada por pré-maxilar, nasal e maxilar, ou estado (1).

Entre os Amphisbaenidae, Kearney (2003) considerou apenas Aulura anomala, Dalophia longicauda, Leposternon microcephalum e Monopeltis capensis como estado (0) (figuras 83 e 86). Esta abordagem está de acordo com Zangerl (1944).

Todos os membros de Trogonophidae possuem o estado (1) (figuras 67, 76, 88 e 94) (GANS, 1960). A totalidade dos Hyporhinidae possui estado (Figura 25) (1) (GILMORE, 1928; TAYLOR, 1951; BERMAN, 1972).

Entre os morfótipos de Rhineuridae, Kearney (2003) e Hembree (2007) consideraram *Rhineura floridana* como estado (0) (Figura 92), o que corrobora os trabalhos de Vanzolini (1951) e Zangerl (1944). No entanto Hembree (*op. cit.*) contribui com o estado (0) para *R. wilsoni* (Figura 50), considerado anteriormente como (?) por Kearney (2003). Os demais Rhineuridae possuem o estado (1) (figuras 22, 38, 44, 56 e 59) (GILMORE, 1928; TAYLOR, 1951; BERMAN, 1973; 1976, 1977).

O estado (2) ocorre em ofídios. Em *Sineoamphisbaena hexatabularis* existe o estado (0) (Figura 52) (KEARNEY, 2003).

De acordo com BOLET *et al.* (2014), *Blanus mendezi* possui a margem das narinas fechadas por pré-maxilar, maxilar e nasal, ou estado (1) (Figura 16).

039) Pré-frontal

(0) Ausente

(1) Presente

O pré-frontal é um elemento ósseo posicionado na porção dorsolateral da face, presente na maioria dos Amphisbaenia, ou estado (1) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1972, 1973, 1977; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999). Há exceção na Família Trogonophidae, na qual apenas *Trogonophis wiegmanni* possui este elemento, ou estado (1) (figuras 93 e 94). Nos demais morfótipos deste grupo o pré-frontal é ausente, ou estado (0) (figuras 66, 67, 75, 76, 87 e 88) (GANS, 1960; KEARNEY, 2003).

O pré-frontal é presente, ou estado (1), em *Blanus mendezi* e *Cryptolacerta hassiaca* (figuras 15, 16 e 18 respectivamente) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

Os morfótipos de *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* não apresentam préfrontal preservado (figuras 9 e 12). No entanto seus frontais possuem uma fissura dorsolateral similar àquela encontrada em *Amphisbaena alba*, a qual faz contato com o processo pôsteromedial do pré-frontal (Figura 60). Portanto pode-se inferir sua presença para estes morfótipos, ou estado (1) (GANS & MONTERO, 1998; MONTERO & GANS, 1999).

040) Pré-frontal

- (0) Contribui com superfície facial e parede interna da órbita
- (1) Reduzido e restrito à área facial
- (2) Reduzido e confinado à parede interna da órbita

Na maior parte dos morfótipos de Amphisbaenia, o pré-frontal participa da superfície facial, bem como com a parede interna da região ocular, ou estado (0). Mesmo que grande parte não tenha órbita definida (figuras 55, 61, 64, 70, 73 e 91) (ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN, 1973; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999).

De acordo com Gans (1960), *Trogonophis wiegmanni* possui o estado (0) (Figura 94), sendo o único Trogonophidae que apresenta este elemento.

De acordo com Kearney (2003), em Hyporhinidae o pré-frontal é reduzido, e não participa na órbita. Esta abordagem está de acordo com Taylor (1951) (figuras 26 e 27).

Por outro lado Kearney (2003) considerou *Dibamus argenteus* como estado (2) em sua matriz. Com base em Estes *et al.* (1988), a matriz de Kearney (*op. cit.*) está correta, pois o pré-frontal está restrito apenas à parede interna da órbita. O mesmo ocorre em *Monopeltis capensis* (figuras 84 e 85) (ZANGERLS, 1944).

O pré-frontal de *Blanus mendezi* contribui com superfície facial e parede interna da órbita, ou estado (0) (figuras 15 e 16) (BOLET *et al.*, 2014).

O morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca* está bastante fragmentado (Figura 18), o que dificulta a clareza do diagnóstico. Apenas com base na reconstituição de Müller *et al.* (2011) pode-se inferir que a posição do pré-frontal contribui com superfície facial e parede interna da órbita, ou estado (0).

041) Complexo pré-frontal / lacrimal profundo, contatando jugal e excluindo maxilar da órbita

(0) Ausente

(1) Presente

De acordo com Kearney (2003), este caracter é inaplicável na maioria dos morfótipos de Amphisbaenia, uma vez que estes não possuem jugal (?).

Nos morfótipos fósseis de Amphisbaenia, cujo jugal é presente, ocorre estado (0).

Com base na reconstituição de *Cryptolacerta hassiaca*, o maxilar não faz contato com a órbita, portanto estado presente (1) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011). Kearney (2003) considerou *Sineoamphisbaena hexatabularis* como estado (1) (Figura 52), o que difere do encontrado em Amphisbaenia (Figura 27).

Hembree (2007) deletou o caracter em sua análise. Mas este Estudo, no entanto, o mantém para discriminar morfótipos externos.

42. Contato entre pré-frontal e nasal

(0) Presente e separa maxilar de frontal

 (1) Ausente com nasal e pré-frontal separados por um processo ânterolateral, e frontal contatando maxilar

De acordo com Kearney (2003), o estado (0) ocorre apenas em lacertiformes primitivos, incluindo *Sineoamphisbaena hexatabularis* (Figura 51).

O estado (1) ocorre em todos os morfótipos de Amphisbaenia. Hembree (2007) contribuiu com o estado (1) para *Rhineura amblyceps*, *R. wilsoni* e *Ototriton solidus* (figuras 39, 48 e 37) em sua análise de um novo parátipo, previamente considerada (?) por Kearney (2003), uma vez que os elementos nasais do holótipo de *R. amblyceps* descrito por Taylor (1951) não se preservaram (Figura 39).

No morfótipos de *Blanus mendezi* e *Cryptolacerta hassiaca* não ocorre contato entre pré-frontais e nasais, ou estado (1) (figuras 15 e 18). Separam-se através do processo frontal do maxilar (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

043) Pré-frontal

(0) Inteiramente suavizado

(1) Com tubérculos ocorrendo proximos à margem orbital

Este caracter não ocorre em morfótipos de Amphisbaenia, ou estado (0) (Figura 21) (KEARNEY, 2003). Hembree (2007) deletou-o em sua análise.

Esta Dissertação de Mestrado o mantém, para discriminar morfótipos externos.

Os morfótipos *Blanus mendezi* e *Cryptolacerta hassiaca* não possuem tubérculos nos pré-frontais, ou estado (0) (figuras 15 e 18) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

044) Fusão dos frontais

(0) Não fusionados

(1) Fusionados

Entre os Amphisbaenia de modo geral não ocorre fusão entre frontais em um único elemento, ou estado (0) (figuras 23, 54, 57, 60, 63, 66, 72, 78, 81 e 90) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; GANS 1960; BERMAN 1972, 1973, 1977; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007). Apenas Bipedidae possui fusão dos elementos frontais, ou estado (1) (Figura 69) (ZANGERL, 1944; KEARNEY, 2003).

Os morfótipos de *Blanus mendezi*, *Cryptolacerta hassiaca*, *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* não possuem frontais fundidos, ou estado (0) (figuras 15, 18, 9 e 12 respectivamente). Ocorre uma sutura medial entre estes elementos pares (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014)

045) Sutura entre os frontais

- (0) Em linha reta
- (1) Levemente sinuosa
- (2) Interdigitalmente

Os elementos frontais, que estão dispostos em par, como na maioria dos Amphisbaenia, podem suturar superficialmente em diferentes graus. Este tipo de arranjo favorece na mecânica da escavação (ZANGERL, 1944; GANS, 1974).

O estado (0) ocorre em todos os morfótipos de Rhineuridae, Hyporhinidae (figuras 23, 26, 39, 42, 48, 54, 57 e 90) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1972, 1973, 1977; HEMBREE, 2007), bem como em quase todos os Trogonophidae (figuras 66, 75 e 87). A exceção é *Trogonophis wiegmanni* (Figura 93), no qual não ocorre sutura, pois estes elementos são pouco expostos, e são interrompidos pelas ligações interdigitais da porção anterior dos parietais (GANS, 1960; KEARNEY, 2003). De acordo com ZANGERL (1944), o estado (0) também ocorre em *Leposternon microcephalum* e *Monopeltis capensis* (figuras 81 e 84).

O estado (1) ocorre em Blanidae. Bem como no Amphisbaenidae *Listromycter leakeyi* (Figura 32) (CHARIG & GANS, 1990).

O estado (2) por sua vez ocorre em Cadeidae (Figura 72), bem como na maioria dos Amphisbaenidae com crânio generalizado, tais como *Amphisbaena alba* (Figura 60) (ZANGERL, 1944; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999).

O morfótipo de *Blanus mendezi* possui sutura em linha reta, ou estado (0) (Figura 15), o que o difere de *B. cinereus*, ou estado (1) (KEARNEY, 2003; BOLET *et al.*, 2014).

Amphisbaena braestrupi e *A. laurenti* possuem sutura interdigital, ou estado (2) (figuras 9 e 12) (GANS & MONTERO, 1998).

O holótipo de *Cryptolacerta hassiaca* possui sutura levemente interdigital, ou estado (2) (Figura 18), em relação à Amphisbaenia (figuras 12, 32 e 72). Uma das ilustrações de Müller *et al.* (2011) demonstrou uma sobreposição óssea entre estes elementos. Desta maneira Müller *et al.* (*op. cit.*) inferiram que esta característica teria originado a forte sutura interdigital em Amphisbaenia. Apesar da marcante diferença deste morfótipo com Amphisbaenia, este Trabalho considera como estado (2).

Este caracter pode ser uma homoplasia, em resposta evolutiva para habito fossorial, não indicando necessariamente uma correlação entre *Cryptolacerta* e Amphisbaenia.

046) Sutura naso-frontal

- (0) Linha reta
- (1) Contínua e interdigitalmente
- (2) Em forma de "U"
- (3) Em forma de "W"

Este caracter consiste no formato da sutura entre os elementos ósseos nasais e frontais. O estado (0) ocorre em ofídios.

Todos os morfótipos de Trogonophidae possuem a sutura naso-frontal contínua e interdigital, ou estado (1) (figuras 66, 75, 87 e 93) (GANS, 1960). Entre Rhineuridae e Hyporhinidae todos apresentam a sutura em forma de "U", ou estado (2) (figuras 23, 26, 42, 48, 54, 57 e 90) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1972, 1973, 1977). Este mesmo

estado ocorre também em morfótipos com crânio em forma de quilha, por exemplo *Anops kingi* (VANZOLINI, 1999).

O estado (3) ocorre em Bipedidae (Figura 69), bem como no Amphisbaenidae *Monopeltis capensis* (Figura 84) (ZANGERL, 1944).

A sutura naso-frontal de Amphisbaenia está associada à adaptação ao modo de vida fossorial. Aumenta a resistência ao impacto contra o sedimento (ZANGERL, 1944; GANS, 1974).

Os morfótipo de *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti*, descritos por Gans & Montero (1998), não apresentam nasais bem preservados. No entanto as bordas anteriores dos frontais indicam que A. *braestrupi* possui sutura em linha reta, ou estado (0), e A. *laurenti* sutura contínua e interdigital, ou estado (1) (figuras 9 e 12).

Esta marcante diferença do holótipo de *Amphisbaena braestrupi*, em relação a morfótipos do gênero com crânio generalizado, pode ser uma condição ontogenética individual do espécimen, havendo necessidade de parátipos. De qualquer maneira é mantido na matriz como estado (0).

Blanus mendezi possui sutura discretamente curvada (Figura 15). No entanto não se pode considerar em forma de "U", sendo mais adequado considerá-la reta, ou estado (0) (BOLET *et al.*, 2014).

O morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca*, por sua vez, possui sutura direita assimétrica em relação à esquerda (Figura 18). A reconstituição de Müller *et al.* (2011) indica sutura serreada. No entanto não há indícios para ser considerada interdigital, deste modo foi considerado indefinido (?).

047) Sutura fronto-parietal em vista superficial

- (0) Formando uma linha transversal e reta
- (1) Fortemente interdigital e contínua até a sutura
- (2) Em forma de "U"
- (3) Em forma de "W"

Este estado consiste no formato da sutura entre os frontais com o parietal, uma estrutura fusionada em Amphisbaenia (ZANGERL, 1944).

De acordo com Kearney (2003), o estado (0) ocorre em alguns ofídios e grande parte dos lacertiformes, considerado assim primitivo. Este caracter não é

válido para Bipedidae, pois este possui os frontais fusionados com o parietal (Figura 69).

O estado (1) ocorre significativamente em Amphisbaenidae com crânio generalizado (figuras 63, 60, 72 e 78) (ZANGERL, 1944; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999), bem como em *Trogonophis wiegmanni* (Figura 93), o que o diferencia dos demais Trogonophidae, que por sua vez possuem sutura em forma de "U", ou estado (2) (figuras 66, 75 e 87) (GANS, 1960).

Kearney (2003) considerou *Listromycter leakeyi* apresentando indefinição. No entanto o trabalho de Charig & Gans (1990) indica claramente sutura interdigital, ou estado (1) (Figura 32).

Todos os morfótipos de Rhineuridae e Hyporhinidae possuem a sutura em forma de "W", ou estado (3) (figuras 20, 23, 26, 39, 42, 48, 54, 57 e 90) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1972, 1973, 1976, 1977).

O holótipo de *Amphisbaena braestrupi*, descrito por Gans & Montero (1998), apresenta assimetria, a sutura direita é menos sinuosa, de outro modo a esquerda é claramente interdigital (Figura 9). Provavelmente seja uma condição ontogenética individual do espécimen, deste modo esta Dissertação de Mestrado considera estado (1).

No morfótipo de *Amphisbaenia laurenti*, por sua vez, é bastante clara a interdigitação entre frontais e parietal, ou estado (1) (Figura 12) (GANS & MONTERO, 1998). Bolet *et al.* (2014) observaram que *Blanus mendezi* possui marcante sutura interdigital fronto-parietal, ou estado (1) (Figura 15).

A reconstituição de Müller *et al.* (2011) indica que a sutura de *Cryptolacerta hassiaca* é serreada (Figura 18). No entanto é bastante diferente dos Amphisbaenia (Figura 60). Desta maneira não pode ser considerada interdigital, portanto indefinida (?).

048) Processo descendente dos frontais

(0) Ausente

(1) Presente sem contato ventral

(2) Presente em contato ventral abaixo dos tratos olfativos

De acordo com Kearney (2003), todos os Amphisbaenia possuem processo descendente dos frontais em contato ventral abaixo dos tratos olfatórios, ou estado (1) (Figura 61). Hembree (2007) por sua vez não utilizou este caracter em sua análise.

O estado (0) é tido como primitivo para Squamata, e o estado (1) ocorre em alguns grupos, tais como Gekkonidae (KEARNEY, 2003).

Os morfótipos de *Blanus mendezi*, *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* possuem este processo em contato ventral, ou estado (2) (figuras 15, 10 e 13 respectivamente) (GANS & MONTERO, 1998; BOLET *et al.*, 2014). Entretanto não é possível diagnosticar em *Cryptolacerta hassiaca*, pois o crânio se encontra bastante fragmentado, de modo que esta região se torna inacessível, portanto considerado indefinido (?) (figuras 18 e 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

049) Fusão dos parietais

- (0) Ausente
- (1) Presente

De acordo com Kearney (2003) o estado (0) é primitivo, e ocorre em *Sphenodon punctatus*. Todos os Amphisbaenia possuem os parietais fusionados, ou estado (1) (figuras 20, 23, 26, 30, 32, 37, 42, 45, 48, 54, 57, 60, 63, 66 e 69) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1972, 1973, 1977; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999).

Montero & Gans (1999) sugerem, em sua análise osteológica de *Amphisbaena alba* (Figura 60), que a fusão dos parietais é ontogenética.

Os morfótipos de *Blanus mendezi*, *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* apresentam parietais fusionados, ou estato (1) (figuras 15, 9 e 12 respectivamente) (GANS & MONTERO, 1998; BOLET *et al.*, 2014).

Müller *et al.* (2011) esquematizaram *Cryptolacerta hassiaca* com parietais fusionados, ou estado (1) (Figura 18). No entanto é importante ressaltar que este elemento ósseo está coberto com impressões das escamas, o que compromete um diagnóstico com clareza. Todavia foi mantido o estado (1), de acordo com a ilustração.

050) Contribuição do parietal para o desvio facial de porção do crânio

(0) Ausente

(1) Presente e porção anterior do parietal ocorre em um plano facial

Na maior parte dos Squamata a contribuição do parietal é ausente, ou estado (0).

Kearney (2003) e Hembree (2007) consideraram grande parte dos morfótipos recentes, tais como *Cadea blanoides*, *Amphisbaena* cubana e *A. Alba*, como indefinido (?) (figuras 73, 64 e 61 respectivamente).

No entanto, com base nos trabalhos de descrição, é observada claramente a ausência, ou estado (0), da participação da porção anterior do parietal no plano facial.

Bipes biporus por sua vez é indefinido (?), devido à fusão fronto-parietal (figuras 69 e 70) (ZANGERL, 1944; VIEIRA *et al.,* 1980; MONTERO & GANS, 1999).

De acordo com Kearney (2003), nos morfótipos com forte angulação crâniofacial, o ápice ocorre posteriormente à sutura fronto-parietal, de modo que a porção anterior do parietal ocorre em um plano facial, ou estado (1). Kearney (*op. cit.*) mencionou que este estado ocorre em alguns morfótipos de Rhineuridae, no entanto sua matriz indica o contrário, pois todos as espécies possuem estado (0).

Por sua vez Hembree (2007) considerou o estado (0) para todos os Rhineuridae (figuras 21, 40, 43, 46, 49, 55, 58 e 91). Entre a Família Hyporhinidae, apenas *Hyporhina galbreathi* apresenta o estado (1) (Figura 27) (TAYLOR, 1951).

O estado (1) também ocorre em quase todos Trogonophidae (figuras, 67, 76 e 88). A exceção é *Trogonophis wiegmanni*, considerado (?) para Kearney (2003) e Hembree (2007).

Gans (1960) esquematizou os morfótipos com grades acompanhando a curvatura dos respectivos crânios. É possível observar uma acentuada curvatura da

porção anterior do parietal, o qual pode ser considerado como ápice, mesmo que quase ausente. Por esta razão o presente Estudo considera *Trogonophis wiegmanni* como estado (1) (Figura 94), constituindo uma possível sinapomorfia para a Família Trogonophidae.

O mesmo estado (1) ocorre para *Listromycter leakeyi* (Figura 33). Contribui para caracterizá-lo próximo de Trogonophidae (CHARIG & GANS, 1990; KEARNEY, 2003).

Nos morfótipos de *Blanus mendezi*, *Amphisbaena braestrupi*, *A. laurenti* e *Cryptolacerta hassiaca* não ocorre contribuição do parietal para o desvio facial, ou estado (0) (figuras 16, 10 e 13 respectivamente) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

051) Crista sagital no parietal

(0) Ausente

(1) Presente

A fusão dos parietais pode criar uma crista sagital, que se estende pela face dorsal do parietal a qual, segundo Montero & Gans (1999), é de origem ontogenética.

Este caracter é ausente, ou estado (0), em Blanidae e Bipedidae (figuras 16 e 70). Também não é presente em Hyporhinidae (TAYLOR, 1951; KEARNEY, 2003; HEMBRE, 2007), É importante ressaltar que Bolet *et al.* (2014) observaram uma protuberância na região pôsterodorsal do parietal em Blanidae, o mesmo ocorrendo em *Blanus mendezi* (Figura 15). De todo modo, sua crista é pouco desenvolvida, ou estado (0).

A sutura sagital é presente, ou estado (1), em Amphisbaenidae de crânios generalizados tais como *Amphisbaena alba* (Figura 61) (MONTERO & GANS, 1999). Com base em Gans (1960), todos os Trogonophidae possuem crista sagital, ou estado (1) (figuras 67, 76, 88 e 94).

Kearney (2003) considerou grande parte dos Rhineuridae com estado (1), porém alguns morfótipos, tais como *Rhineura amblyceps*, *R. wilsoni*, *R. hibbardi* e *Spathorhynchus natronicus*, foram considerados (?). Por sua vez HEMBREE (2007), em sua análise, considerou *Rhineura amblyceps*, *R. wilsoni*, *R. hibbardi* e *Spathorhynchus natronicus* como estado (1). Esta Dissertação de Mestrado concorda, pois descrição e principalmente ilustrações de Taylor (1951) e Berman (1977) mostram claramente a presença de uma crista parietal nestes morfótipos (figuras 40, 49, 46 e 58 respectivamente).

Amphisbaena braestrupi (figuras 9 e 10) possui crista sagital bem desenvolvida, considerada por Gans & Montero (1998) como a maior para o gênero. Esta mesma estrutura foi descrita por estes autores em *A. laurenti* (figuras 12 e 13).

O morfótipo de Cryptolacerta hassiaca por sua vez não aparenta possuir crista sagital no parietal, ou estado (0) (Figura 18) (MÜLLER et al., 2011).

052) Saliência trirradiada no parietal

(0) Ausente

(1) Presente

De acordo com Kearney (2003), a crista sagital se alarga na metade da distância entre sutura anterior do parietal com o frontal, e sutura posterior do parietal com o supraoccipital.

Este caracter ocorre, ou estado (1), principalmente em morfótipos de crânio generalizado, tais como *Amphisbaena alba* (Figura 60) (ZANGERL, 1944; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999), o mesmo ocorre, estado (1), em *A. braestrupi*, *A. laurenti* (figuras 9 e 12) (GANS & MONTERO, 1998). Nos demais representantes não ocorre, ou estado (0) (Figura 78) (KEARNEY, 2003).

053) Foramen parietal

(0) Presente

(1) Ausente

Kearney (2003) considerou a ausência do foramen parietal como plesiomórfico. No entanto o presente Trabalho concorda com Hembree (2007), que considerou a presença, ou estado (0), como uma plesiomorfia.

Este caracter ocorre em grupos externos de lacertiformes, e é ausente em animais com algum grau de modificação para vida fossorial. Portanto está ausente, ou estado (1), em todos os morfótipos de Amphisbaenia (figuras 60, 69, 93, 48, 54 e 90), incluindo *Amphisbaena braestrupi*, *A. laurenti* e *Blanus mendezi* (figuras 9, 12 e 15) (GANS & MONTERO, 1998; BOLET *et al.*, 2014).

Cryptolacerta hassiaca, por sua vez, possui foramen parietal, ou estado (0) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011).

054) Posição do foramen parietal

(0) Ocorre inteiramente no parietal

(1) Ocorre na sutura frontoparietal

Este caracter não ocorre em morfótipos de Amphisbaenia, ou estado (0) (KEARNEY, 2003). Hembree (2007) deletou-o em sua análise. Esta Dissertação no entanto o mantém, para discriminar morfótipos externos.

O morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca* possui o foramen inteiramente no parietal, ou estado (0) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011).

055) Depressões subcirculares próximas à borda ântero-medial do parietal

- (0) Ausente
- (1) Presente

De acordo com Kearney (2003), depressões subcirculares simétricas ocorrem na borda ântero-medial do parietal, apenas de morfótipos fósseis de Hyporhinidae e Rhineuridae. Entretanto não ocorre no morfótipo recente *Rhineura floridana* (Figura 91).

Hembree (2007) aponta o mesmo em sua matriz, e considerou como estado (1) os morfótipos de *Spathorhinchus fossorium* e *S. natronicus* (figuras 55 e 58), previamente considerados (?) por Kearney (2003). Ocorre discordância entre ambos os autores quanto ao presente caracter em *Rhineura hibbardi* (Figura 46), pois

Kearney (2003) considerou presente o estado (1), enquanto Hembree (2007) considerou-o ausente, ou estado (0).

Com base em Taylor (1951) é difícil definir com precisão este caracter, devido a baixa qualidade da imagem. No entanto *Rhineura hibbardi* difere dos demais, aparentando ser suave ou mesmo ausente, ou estado (0) (Figura 46).

Nos morfótipos de *Blanus mendezi*, *Amphisbaena braestrupi*, *A. laurenti* e *Cryptolacerta hassiaca*, não ocorrem estas depressões, ou estado (0) (figuras 10, 13 e 18) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

056) Processo ânterolateral do parietal

(0) Ausente

(1) Parietais com processos ânterolaterais ao longo da margem anterior

A porção ânterolateral do parietal pode se estender ao longo da margem anterior, ou estado (1), até se encontrar com pré-frontal ou também pós-frontal.

Este caracter é ausente, ou estado (0), na maior parte dos morfótipos (Figura 61). Entre os Hyporhinidae, Kearney (2003) e Hembree (2007) consideraram apenas *Hyporhina galbreathi* como estado (1) (figuras 26 e 27), para os demais ficaria indefinido (?).

Entre os Rhineuridae, apenas *Spathorhinchus fossorium*, *S. natronicus*, *Dyticonastis rensenbergeri* e *Ototriton solidus* possuem estado (1) (figuras 54, 55, 57, 58, 20, 21 e 37 respectivamente). Pode ser confirmado pelas descrições ou ilustrações dos respectivos morfótipos (GILMORE, 1928; MACDONALD, 1970; BERMAN 1973, 1976, 1977; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

Com base nas ilustrações dos morfótipos de *Blanus mendezi*, *Amphisbaena braestrupi*, *A. laurenti* e *Cryptolacerta hassiaca*, é possível concluir que este caracter é ausente para estes morfótipos, ou estado (0) (figuras 16, 10, 13 e 18 respectivamente) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

057) Fusão parieto-frontal

- (0) Ausente
- (1) Presente

Este caracter ocorre, no estado (1), apenas em um morfótipo de Bipedidae, que possui os frontais fusionados com o parietal (Figura 69) (ZANGERL, 1944; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

058) Processo supratemporal do parietal

- (0) Ausente
- (1) Presente

De acordo com Kearney (2003), este caracter ocorre, no estado (1), apenas em lacertiformes externos à Amphisbaenia. Romer (1956) por sua vez considera que o processo supratemporal do parietal pode ocorrer em tamanho irrelevante, ou mesmo ausentar-se, constituindo o estado (0).

Em *Cryptolacerta hassiaca* este caracter é presente, ou estado (1) (Figura 18), diferindo de todos os Amphisbaenia (MÜLLER *et al.*, 2011).

059) Direção do processo supratemporal do parietal

- (0) Direcionado ventrolateralmente e um pouco anterior
- (1) Direcionado pôsterolateralmente

Como bem apontou Kearney (2003), este caracter não ocorre em morfótipos de Amphisbaenia, de modo que é inaplicável (?).

Cryptolacerta hassiaca por sua vez possui o processo supratemporal do parietal direcionado ventrolateralmente, ou estado (0) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011). O mesmo ocorre em *Sineoamphisbaena hexatabularis* (KEARNEY, 2003).

060) Processo supratemporal do parietal

(0) Longo, fino, direcionado posteriormente, entrando em contato com esquamosal

(1) Curto, largo, abruptamente arredondado na porção posterior, e sem contato com esquamosal ou outros elementos temporais

Cryptolacerta hassiaca possui o processo supratemporal do parietal longo, fino, apontado posteriormente, entrando em contato com esquamosal, ou estado (0) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011). O mesmo estado de caracter ocorre para *Sineoamphisbaena hexatabularis* (figuras 51 e 52) (KEARNEY, 2003).

061) Borda lateral do parietal

(0) Ausente

(1) Presente

A porção ânterolateral do parietal pode formar uma borda que o percorre lateralmente, podendo envolver a parte superior desta margem.

Este caracter é presente, ou estado (1), apenas entre os Amphisbaenidae de cabeça generalizada, tais como *Amphisbaena alba*, bem como Cadeidae (figuras 61 e 73) (ZANGERL, 1944; MONTERO & GANS, 1999).

De acordo com Kearney (2003), o morfótipo de *Blanus cinereus* possui borda lateral do parietal, ou estado (1). No entanto em *B. mendezi* este estado não ocorre, ou estado (0) (figuras 15 e 16) (BOLET *et al.*, 2014).

Entre Trogonophidae é presente o estado (1) apenas em *Trogonophis wiegmanni* (figuras 93 e 94) (GANS, 1960). Nos demais morfótipos não ocorre, ou estado (0) (figuras 66, 67, 75, 76, 87 e 88) (KEARNEY, 2003).

062) Pós-frontal

(0) Presente

(1) Ausente

Kearney (2003) considerou a ausência de pós-frontal como estado plesiomórfico. O que este Estudo discorda, uma vez que esta estrutura não é vista em morfótipos recentes.

Em alguns representantes fósseis pode ser observada uma barra pós-orbital relativamente preservada, a qual define o limite da porção posterior da órbita. Em *Spathorhinchus fossorium* e *S. natronicus* esta barra é formada por dois elementos ósseos, descritos como pós-orbital e pós-frontal, ou estado (0) (figuras 55 e 58), os quais podem ser identificados nas respectivas ilustrações em seus trabalhos (BERMAN 1973, 1977).

Kearney (2003) citou Gans (1978), o qual supostamente considerou *Spathorhinchus fossorium* e *S. natronicus* apresentando apenas um elemento, o pós-orbital. No entanto esta abordagem é um equívoco, pois Gans (*op. cit.*) se referiu ao morfótipo de *Dyticonastis rensenbergeri*, descrito por Berman (1976) (Figura 21), o qual realmente possui apenas o pós-orbital fechando a porção posterior da órbita, ou estado (1).

Todos os demais morfótipos de Amphisbaenia, incluindo *Blanus mendezi*, não possuem pós-frontais, ou estado (1) (figuras 16, 37, 61, 82, 85, 91 e 94) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; GANS 1960, 1978; BERMAN, 1972; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007; BOLET *et al.*, 2014).

Cryptolacerta hassiaca por sua vez possui pós-frontais bastante desenvolvidos, que se estendem por toda a porção lateral da região pós-orbital, ou estado (0) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011).

063) Pós-frontal

(0) Não bifurcado medialmente

(1) Bifurcado medialmente, constrictando o fronto-parietal

Entre os morfótipos de Amphisbaenia, este caracter ocorre apenas em *Spatorhynchus natronicus* e *S. fossorium* os quais, segundo Kearney (2003), não são bifurcados medialmente, ou estado (0) (figuras 55 e 58). *Cryptolacerta hassiaca* não possui pós-frontal bifurcado, ou estado (0) (Figura 18). No entanto sua sutura é bastante consolidada (MÜLLER *et al.*, 2011).

O estado (1) pode ser bem observado em morfótipos externos (Figura 52).

A maioria dos morfótipos de Amphisbaenia geralmente não possui este elemento, tornando-o inaplicável.

064) Jugal

- (0) Presente
- (1) Reduzido
- (2) Ausente

Taylor (1951) utilizou a nomenclatura "pós-orbital" em sua descrição de Hyporhinidae. Berman (1976) utilizou-se do mesmo termo. Porém Estes *et al.* (1988) definiu este elemento como "jugal". Kearney (2003) considerou contundente esta última abordagem, em vista que se articula ventralmente com maxilar e ectopterigóide, e sua porção ântero-ventral é bifurcada, o que para esta Dissertação de Mestrado também é válido.

Kearney (2003) considerou a ausência como estado plesiomórfico. No entanto esta Dissertação de Mestrado concorda com Hembree (2007), o qual determinou a ausência como estado apomórfico (2), uma vez que este caracter ocorre, ou estado (0), apenas em morfótipos fósseis, por vezes com grau de redução, ou estado (1).

A maior parte dos morfótipos recentes de Amphisbaenia não possui jugal, ou estado (2) (figuras 33, 61, 64, 67, 70, 73, 76, 79, 82, 85, 88 e 94) (ZANGERL, 1944; VANZOLINI, 1951; ROMER, 1956; GANS 1960; 1978; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

O morfótipo recente de Rhineuridae, *Rhineura floridana*, possui o jugal reduzido, ou estado (1) (Figura 91) (ZANGERL, 1944; VANZOLINI, 1951). Kearney (2003) prefere *R. hibbardi* como estado (?), mas Hembree (2007) por sua vez considerou-o apresentando jugal reduzido, ou estado (1) (Figura 46).

Hembree (2007) considerou *Rhineura hatcherii* com jugal ausente (Figura 43), ou estado (2), no entanto Kearney (2003) deixou-o indefinido (?). A presente Dissertação considera o jugal presente, mesmo que reduzido, ou estado (1), com base em Kearney *et al.* (2005), os quais encontraram parte de um jugal vestigial no lado direito do crânio do espécimen estudado, mesmo que este não seja possível inferir se formava completamente ou parcialmente um arco pós-orbital.

Em quase todos morfótipos de Hyporhinidae o jugal é presente, ou estado (0) (figuras 24 e 27) (KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

O morfótipo de Blanus mendezi não apresenta jugal, ou estado (2). Cryptolacerta hassiaca possui jugal bastante desenvolvido, ou estado (0) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

065) Processo pôsteroventral do jugal alargado e pontiagudo

- (0) Ausente
- (1) Presente

Entre os poucos morfótipos fósseis de Amphisbaenia com jugal presente, nenhum possui processo pôsteroventral, ou estado (0) (figuras 21, 24, 27, 28, 55 e 58). Na maioria consiste apenas em uma estreita barra, ou mesmo reduzida.

No morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca* existe este processo, ou estado (1) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011).

066) Pós-orbital

(0) Ausente

(1) Presente, quer como elemento discreto ou fundido com pós-frontal

Taylor (1951) e Berman (1973; 1976; 1977) descreveram o elemento ósseo que compõe a porção posterior da órbita como pós-orbital. No entanto Estes *et al*.

(1988) consideraram-no como sendo um jugal. Desta maneira nenhum Amphisbaenia o possui, ou estado (0) (figuras 21, 24, 27, 28, 55 e 58).

De acordo com Müller *et al.* (2011), *Cryptolacerta hassiaca* possui pós-orbital, ou estado (1) (Figura 18).

Kearney (2003) considerou *Sineoamphisbaena hexatabularis* como estado (2) em sua matriz (Figura 52). No entanto, em sua lista, bem como no presente Estudo, ocorrem apenas estados (0) e (1). De acordo com Wu *et al.* (1993) este morfótipo possui estado (1).

067) Pós-orbital

(0) Pequeno, não se estendendo posteriormente além da fenestra supratemporal

(1) Alargado posteriormente, achatado dorsoventralmente, se estendendo posteriormente além da fenestra supratemporal, aproximando-se da borda posterior do teto craniano

Este caracter não ocorre em morfótipos de Amphisbaenia, ou estado (0) (KEARNEY, 2003) (figuras 16, 21, 58, 61, 64, 70, 73 e 94). Hembree (2007), por sua vez, o desconsiderou em sua análise.

De acordo com Kearney (2003), *Sineoamphisbaena hexatabularis* possui estado (1) (figuras 51 e 52).

Müller *et al.* (2011) não detalham o pós-orbital de *Cryptolacerta hassiaca*, e seu diagnóstico é comprometido por não apresentar fenestra supratemporal (Figura 18). No entanto é curto em relação a alongada porção pós-orbital do crânio, e não se aproxima da borda posterior do teto craniano. Portanto é possível inferir como estado (0).

068) Lacrimal

(0) Presente, seja separado ou fundido com pré-frontal

(1) Ausente

De acordo com Kearney (2003), a presença do lacrimal é um estado primitivo para Squamata. Mas em sua lista de caracteres considerou a ausência como estado plesiomórfico. Hembree (2007) por sua vez excluiu este caracter. De acordo com Romer (1956), o lacrimal seria fundido com o pré-frontal, no entanto nem todos os morfótipos de Amphisbaenia possuem este elemento ósseo.

Montero *et al.* (1999) constataram que na fase embrionária de Amphisbaenia não ocorre ossificação independente do lacrimal. Portanto como apontou Kearney (2003) este elemento é ausente, ou estado (1), em todos os morfótipos deste grupo (figuras 16, 21, 58, 61, 64, 70, 73 e 94). De acordo com Müller *et al.* (2011), *Cryptolacerta hassiaca* não possui elemento lacrimal, ou estado (1) (Figura 18). Sua órbita foi descrita como reduzida.

Podemos inferir que a perda deste elemento está associada com a redução ou perda das órbitas, O que, por sua vez, está relacionada com o modo de vida fossorial.

069) Processo ântero-lateral do maxilar

(0) Ausente

(1) Presente

Em alguns morfótipos com crânio especializado, a borda ântero-lateral do maxilar se estende em uma proeminência, que faz contato com a margem posterior do nasal.

Entre Amphisbaenidae se destaca o morfótipo de *Listromycter leakeyi*, com processo ântero-lateral bem evidente, ou estado (1) (figuras 32 e 34) (CHARIG & GANS, 1990; KEARNEY, 2003). Este caracter pode contribuir para sua aproximação com Trogonophidae, este grupo por sua vez com o estado presente (1) apenas em *Trogonophis wiegmanni* (figuras 93 e 95) (GANS, 1960; KEARNEY, *op. cit.*).

Todos os morfótipos de Rhineuridae, com exceção de *Rhineura floridana*, *Ototriton solidus* e *R. hibbardi* (figuras 90, 92, 37, 38, 45 e 47 respectivamente), possuem este processo ântero-lateral do maxilar, ou estado (1).

Nos demais Amphisbaenia, incluindo os fósseis de *Hyporhina*, este caracter é ausente, ou estado (0) (figuras 23, 25, 26 e 28) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1973, 1976, 1977; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

Blanus mendezi e Cryptolacerta hassiaca não possuem processo ânterolateral do maxilar, ou estado (0) (figuras 15, 17, 18 e 19 respectivamente).

Os holótipos de *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* não apresentam maxilas preservadas, portanto estado (?) (figuras 10 e 13) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

070) Processo pôstero-lateral do maxilar

(0) Ausente

(1) Presente

A extremidade posterior da borda do maxilar de alguns morfótipos pode possuir um processo pôstero-lateral, ou estado (1). Este caracter ocorre, ou estado (1), em todos os representantes de Trogonophidae (figuras 66, 68, 75, 77, 87, 89, 93 e 95) (GANS, 1960; KEARNEY, 2003), também em quase todos os Rhineuridae (figuras 54, 56, 57 e 59) (com exceção de *Rhineura hibbardi*) (figuras 45 e 47) e Hyporhinidae (figuras 23, 25, 26 e 28) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1973, 1976, 1977; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

Entre os Amphisbaenidae apenas o morfótipo de *Listromycter leakeyi* apresenta o caracter no estado (1) (figuras 32 e 34) (CHARIG & GANS, 1990; KEARNEY, 2003). Nos demais é ausente, ou estado (0) (figuras 60, 62, 63, 65, 78 e 80) (ZANGERL, 1944; VANZOLINI, 1951; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, *op. cit.*).

Os morfótipos de *Blanus mendezi* e *Cryptolacerta hassiaca* não possuem processo pôstero-lateral do maxilar, ou estado (0) (figuras 15, 17, 18 e 19).

Amphisbaena braestrupi e *A. laurenti* não apresentam maxilas preservadas, portanto estado (?) (figuras 10 e 13) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

071) Contato do pré-frontal com o pós-frontal

- (0) Ausente
- (1) Presente

Entre os Amphisbaenia este elemento ocorre, no estado (1), apenas em *Spathorhinchus fossorium* e *S. natronicus* (figuras 54, 55, 57 e 58) (BERMAN 1973, 1977). De acordo com Kearney (2003), este estado (1) ocorre entre alguns Squamata externos. Segundo Müller *et al.* (2011) *Cryptolacerta hassiaca* possui forte contato entre pré-frontal e pós-frontal, ou estado (1) (Figura 18).

072) Esquamosal

(0) Presente

(1) Ausente

Este caracter para Amphisbaenia é relativamente controverso entre os autores. Estes *et al.* (1988) consideraram-no como presente, ou estado (0). Lee (1998) no entanto considerou-o ausente para todos os morfótipos, ou estado (1). Romer (1956) considera-o genericamente ausente.

Kearney (2003) menciona-os e acrescenta que a maior parte dos anfisbênios não possui este elemento ósseo, porém considerou-o presente em alguns morfótipos de Bipedidae, Trogonophidae, Hyporhinidae e Rhineuridae. Esta abordagem corrobora o trabalho de Zangerl (1944), que mencionou o esquamosal estar presente mais desenvolvido em *Rhineura* (figuras 21, 37, 39 e 42), e pode apresentar menor desenvolvimento em outros representantes, e se tratando do esquamosal devido sua posição homóloga ao existente em serpentes.

Hembree (2007), ao contrário de Kearney (2003), considerou a presença de esquamosal como plesiomórfica, ou estado (0). O que o presente Trabalho concorda, pois este ocorre em morfótipos basais (figuras 51 e 52).

Conforme a ilustração de Müller *et al.* (2011), *Cryptolacerta hassiaca* possui esquamosal, ou estado (0) (figuras 18 e 19). No entanto não discutiu sobre sua presença, o que seria de grande importância em vista de sua proposta sobre a origem de Amphisbaenia.

Bolet et al. (2014) não conseguiram identificar presença ou ausência do esquamosal em *Blanus mendezi* (Figura 16). Segundo *Bolet et al.* (*op. cit.*) definir sua ausência ou presença é controverso. No entanto consideram ausente, ou estado (1), em vista deste elemento não ser esperado para o grupo.

073) Processo dorsal do esquamosal

(0) Ausente

(1) Presente

Este caracter não ocorre em morfótipos de Amphisbaenia, ou estado (0) (KEARNEY, 2003). Hembree (2007) deletou-o em sua análise. O presente Trabalho no entanto o mantém, para discriminar morfótipos externos.

074) Supratemporal

- (0) Presente
- (1) Ausente

Este elemento ósseo é ausente, ou estado (1), em todos os morfótipos de Amphisbaenia. Sua presença é considerada como estado primitivo (0) entre Squamata (ESTES *et al.*, 1988; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

Kearney (2003) considerou a presença como apomórfica. Esta Dissertação de Mestrado não concorda, pois ocorre essencialmente em grupos externos.

De acordo com Müller *et al.* (2011) *Cryptolacerta hassiaca* possui o supratemporal, ou estado (0) (Figura 18).

075) Fenestra supratemporal

(0) Presente

(1) Ausente

Kearney (2003) considerou a ausência como plesiomorfia. Hembree (2007) por sua vez a considerou como apomórfia, o que esta Dissertação concorda, pois a presença, ou estado (0), ocorre principalmente em grupos basais.

Não ocorre fenestra supratemporal, ou estado (1), em morfótipos de Amphisbaenia (figuras 70, 30, 43, 46, 61, 64, 82, 85, 88 e 94) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; GANS 1960; 1978; BERMAN 1972, 1973, 1977; VIEIRA *et al.*, 1980; GANS & MONTERO, 1998; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007; KEARNEY *et al.*, 2005; BOLET *et al.*, 2014).

De acordo com a reconstituição de Müller *et al.* (2011), *Cryptolacerta hassiaca* possui elementos pós-frontais bastante desenvolvidos, de modo que a fenestra supratemporal não ocorre, ou estado (1) (Figura 18).

076) Sutura parieto-supraoccipital

(0) Sem sobreposição medial do parietal

(1) Bifurcada, ventromedial, com a extensão parietal pressionando o supraoccipital.

De acordo com Kearney (2003), entre os Amphisbaenia o estado (1) ocorre em *Spathorhynchus fossorium* e *S. natronicus*. (figuras 54 e 57) Nestes morfótipos, a porção pôstero-medial do parietal é bifurcada ventralmente, e se estende sobre o processo ascendente dos supraoccipitais.

Nos demais morfótipos dos Amphisbaenia não ocorre, ou estado (0).

O morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca* possui o supraoccipital bastante danificado, mas de acordo com a reconstituição de Müller *et al.* (2011) podemos inferir que esta sutura não ocorre, ou estado (0).

077) Supraoccipital

(0) Posicionado ventralmente ou pôstero-ventralmente em relação aos parietais, formando a fenestra pós-temporal

(1) Contatos com parietais ao longo de toda sua margem anterior, com fenestra pós-temporal ausente

Como bem apontou Kearney (2003), em Amphisbaenia o elemento supraoccipital faz contato com o parietal ao longo de toda a sua borda anterior, o que implica na ausência da fenestra pós-temporal, ou estado (1).

Em grupos externos, a posição do elemento supraoccipital pode ser ventral ou pôstero-ventral em relação aos parietais, o que implica na formação da fenestra póstemporal, ou estado (0). O estado (0) é considerado primitivo entre Squamata (ESTES *et al.*, 1988; LEE, 1998; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

O supraoccipital de *Cryptolacerta hassiaca* apresenta-se severamente danificado. Müller *et al.* (2011) por sua vez não representou fenestras em sua reconstituição. Deste modo possivelmente ocorra estado (1).

É importante ressaltar a necessidade de fóssil em melhor estado de preservação, para um diagnóstico mais preciso de *Cryptolacerta hassiaca*.

078) Processo alar do proótico

- (0) Ausente
- (1) Presente

Este processo é controverso. Kearney (2003) levantou um debate entre autores, iniciado com Zangerl (1944), que descreveu uma ossificação pleurosfenóide anterior ao proótico em *Amphisbaenia fuliginosa*. No entanto demais investigadores não encontraram uma sutura para este elemento ósseo. Estes *et al.* (1988), bem como Lee (1998), consideraram esta estrutura como o processo alar do proótico.

De outro modo, Montero & Gans (1999), em seu trabalho de descrição da osteologia de *Amphisbaena alba*, consideraram o pleurosfenóide como um elemento cartilaginoso de substituição, o qual não poderia ser homólogo ao processo alar do proótico dos lacertiformes. Esta abordagem não obteve consenso entre outros autores.

De acordo com Kearney (2003), o processo alar do proótico de morfótipos com cabeça "em forma de pá" é muito bem desenvolvido e membranoso. Sendo assim, esta Dissertação de Mestrado mantém a postura conservadora, e considera a presença do processo alar para Amphisbaenia, ou estado (1), com a justificativa de não ter sido relatada, por outros autores, a sutura descrita por Zangerl (1944). Hembree (2007) por sua vez não utilizou este caracter.

Em *Cryptolacerta hassiaca* não é bem clara a presença ou ausência deste elemento. Portanto este Trabalho o considera indefinido (?) (MÜLLER *et al.*, 2011).

079) Crista proótica

(0) Bem desenvolvida

(1) Leve

(2) Ausente

Kearney (2003) considerou a ausência como estado plesiomórfico. De outro modo, o presente Estudo o compreende como apomórfico, ou estado (2), pois a crista proótica é presente, ou seja, estados (0) e (1), apenas em morfótipos externos.

Em todos os morfótipos de Amphisbaenia é ausente, ou estado (2).

Não é possível definir este caracter para *Cryptolacerta hassiaca* (?) (MÜLLER *et al.*, 2011).

080) Posição do quadrado em vista lateral

- (0) Quase horizontal
- (1) Angulada ânteroventralmente
- (2) Quase vertical

O quadrado é um elemento alongado, localizado na porção látero-posterior do crânio, percorrendo obliquamente para frente e abaixo, onde faz contato com a mandíbula. No entanto sua posição pode ser diferente entre os morfótipos de Squamata.

Em Amphisbaenidae com crânio generalizado, tais como *Amphisbaena alba*, *A. fuliginosa*, *A. darwini*, o quadrado é quase horizontal, ou estado (0) (Figura 61). Nos morfótipos de crânio derivado dos anfisbênidos, por sua vez, possuem variações, tais como *Anops*, o qual é angulado ânteroventralmente, ou estado (1).

Leposternon microcephalum, A. kingi e Monopeltis capensis apresentam angulação quase vertical, ou estado (2) (figuras 82 e 85) (ZANGERL, 1944; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, 2003).

Blanidae e Bipedidae possuem esta angulação ânteroventralmente, ou estado (1) (ZANGERL, 1944; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

Entre os morfótipos de Trogonophidae, Kearney (2003) considerou *Trogonophis wiegmanni* como estado (0) e *Pachycalamus brevis* estado (1). No entanto *Agamodon anguliceps* e *Diplometopon zarudnyi* foram considerados incertos (?) (figuras 94, 88, 67 e 76 respectivamente).

Com base nos esquemas de Gans (1960) para *Agamodon anguliceps* e *Diplometopon zarudnyi*, o presente Trabalho os considera ambos como estado (2).

Quanto à Família Hyporhinidae, os morfótipos do trabalho de Taylor (1951) não apresentaram este elemento bem preservado, porém Kearney (2003), bem como Hembree (2007), consideraram o estado (2) para *Hyporhina galbreathi* e *H. antiqua*, este último confirmado pela ilustração de Gilmore (1928) (figuras 27 e 24 respectivamente).

Entre os Rhineuridae ocorre o estado (1). Por exemplo *Rhineura amblyceps* foi anteriormente considerado indefinido (?) por Kearney (2003). *R. floridana* (Figura 91), bem com *Spathorhynchus fossorium*, possuem estado (2) (Figura 55).

O morfótipo *Blanus mendezi* possui o quadrado achatado lateralmente e sua angulação é ânteroventral, ou estado (1) (Figura 16) (BOLET *et al.*, 2014).

Amphisbaena braestrupi e A. laurenti não apresentam o elemento quadrado preservado (?) (figuras 10 e 13) (GANS & MONTERO, 1998).

O morfótipo *Cryptolacerta hassiaca* por sua vez foi representado por Müller *et al.* (2011) com o quadrado quase vertical, ou estado (2) (figuras 18 e 19).

081) Estribo

(0) Perfurado

(1) Não perfurado

De acordo com Estes *et al.* (1988), na maioria dos Squamata a artéria estapedial passa posteriormente ao estribo, e em alguns morfótipos o estribo pode ser perfurado por esta artéria.

Em Amphisbaenia, Gans (1978) considerou a presença desta artéria no estagio embrionário, sendo que nos indivíduos adultos não ocorre, ou estado (1), passando posteriormente ao estribo. Estes *et al.* (1988) consideraram esta abordagem ambígua. Kearney (2003) por sua vez considerou todos os morfótipos como estado (1).

082) Extracolumela

(0) Ausente

(1) Presente

A extracolumela se estende anteriormente ao longo da face lateral do quadrado, até fazer contato com a mandíbula. Zangerl (1944) sugeriu que este elemento está relacionado com a transmissão de vibrações do substrato.

Entre os Amphisbaenia, a extracolumela é presente, ou estado (1), na maioria dos morfótipos recentes, com exceção de Bipedidae e Blanidae, que apresentam estado (0) (WEVER & GANS, 1972; GANS, 1978; KEARNEY, 2003).

Hembree (2007) descartou este caracter, entretanto utilizou o seguinte, referente à constituição da extracolumela. Desta maneira indiretamente considerou, para Bipedidae e Blanidae, o estado presente (1).

Mas o presente Estudo considera a extracolumela ausente, ou estado (0), de acordo com os trabalhos de Wever & Gans (1972), Gans (1978) e Kearney (2003).

Bolet *et al.* (2014) descreveram o quadrado de *Blanus mendezi* como robusto. De acordo com sua ilustração é achatado lateralmente e aparentemente não possui estrutura para percorrer a extracolumela, indicando ser ausente, ou estado (0) (Figura 16). O morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca* não possui evidências de extracolumela, ou estado (0) (figuras 18 e 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

Entre os demais Squamata, a extracolumela é ausente, ou estado (0) (KEARNEY, 2003). Assim este caracter contribui em afirmar que Bipedidae é primitivo.

Diferentemente de Rhineuridae, que possui registro fóssil, exemplificando com *Dyticonastis resembergeri* (BERMAN, 1976), *Rhineura hatcherii* (KEARNEY *et al.*, 2005), bem como o morfótipo recente *R.* floridana (GANS, 1978), possuem extracolumela, ou estado (1).

Hembree (2007) considerou a presença da extracolumela, ou estado (1), em *Spathorhynchus fossorium*. Portanto se realmente Rhineuridae for considerado basal, devido a registro fóssil e análise molecular, este caracter seria considerado como convergência adaptativa.

083) Composição da extracolumela

(0) Cartilaginosa

(1) No mínimo parcialmente ossificada

A composição da extracolumela pode ser cartilaginosa, estado (0), ou parcialmente ossificada, estado (1). Este caracter foi utilizado previamente tanto por Kearney (2003) e Hembree (2007), porém há discordância entre estes autores.

Hembree (2007) considerou cartilaginosa a suposta extracolumela de Bipedidae, Blanidae e morfótipos externos de Amphisbaenia. Esta Dissertação de Mestrado discorda, pois na verdade não ocorre.

A maior parte dos morfótipos de Amphisbaenidae possuem extracolumela cartilaginosa. Gans (1960) descreveu a extracolumela de Trogonophidae como parcialmente ossificada. O mesmo ocorre em alguns morfótipos de Rhineuridae (KEARNEY, 2003).
084) Tamanho e forma da extracolumela

(0) Curta e delgada, aderida à pele próximo ao quadrado

(1) Longa e delgada, aderida á pele próximo ao segundo infralabial

(2) Longa e larga, dividida em dois segmentos

A forma, bem como tamanho da extracolumela, varia entre os morfótipos de Amphisbaenia.

De acordo com Kearney (2003). O estado (0) ocorre em *Rhineura floridana*, bem como em alguns Amphisbaenidae.

O estado (1) estaria presente em Amphisbaenidae.

O estado (2) mostra-se em quase todos os morfótipos de Trogonophidae, com exceção de *Trogonophis wiegmanni*.

085) Placa estapedial

(0) Pequena em relação ao tamanho do crânio

(1) Relativamente grande em relação ao tamanho do crânio

De acordo com Kearney (2003), a maior parte dos Squamata possui a placa estapedial pequena em relação ao crânio, ou estado (0). No entanto em todos os morfótipos de Amphisbaenia é observada uma placa relativamente grande, ou estado (1) (figuras 64, 65, 68 e 74) (GANS & WEVER, 1972; GANS, 1978; KEARNEY, 2003).

Gans & Montero (1998) observaram a presença de placa estapedial com tamanho considerável em *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti*, ou estado (1) (figuras 11 e 14).

Müller *et al.* (2011) e Bolet *et al.* (2014) não abordaram a placa estapedial de *Cryptolacerta hassiaca* e *Blanus mendezi*, em vista do mal estado de preservação. Deste modo ambos são indefinidos (?) (figuras 19 e 17 respectivamente).

086) Epipterigóide

(0) Presente

(1) Ausente

De acordo com Gans (1960), o único morfótipo de Amphisbaenia com este elemento, ou estado (0), é *Trogonophis wiegmanni* (Figura 94). Em todos os demais este caracter é ausente, ou estado (1). Montero & Gans (1999) citaram esta peculiaridade como ausente em *Amphisbaena alba*.

Kearney (2003) considerou a ausência como plesiomorfismo. Mas o presente Trabalho não concorda, pois *Dibamus argenteus*, bem como outros Squamata, possuem este elemento (ESTES *et al.*, 1988), indicando que sua presença é primitiva para Amphisbaenia.

Amphisbaena braestrupi, A. laurenti, Blanus mendezi, bem como *Cryptolacerta hassiaca,* não possuem o epipterigóide, ou estado (1). No entanto é importante ressaltar que neste último morfótipo o crânio se encontra severamente fragmentado, o que dificulta esta análise (figuras 18 e 19). Contudo foi utilizada a reconstituição para definir o estado (1) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.,* 2011; BOLET *et al.,* 2014).

087) Pálato

- (0) Não contatando a caixa craniana
- (1) Fortemente contatado com a superfície ventral da caixa craniana

De acordo com Kearney (2003), o pálato de morfótipos escavadores, tais como Amphisbaenia, é aderido à superfície ventral da caixa craniana.

Os morfótipos de *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* não possuem a região palatal bem preservada, portanto são indefinidos (?) (figuras 11 e 14) (GANS & MONTERO, 1998).

A posição do pálato de *Blanus mendezi* é bastante semelhante aos demais Amphisbaenia, fazendo contato com a superfície ventral da caixa craniana, ou estado (1) (Figura 17) (BOLET *et al.*, 2014).

Quanto ao morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca*, este não possui região palatal bem preservada (Figura 19). Mas com base na posição das maxilas em relação ao

crânio achatado, infere-se então que ocorre contato com a superfície da caixa craniana, ou estado (1) (MÜLLER *et al.*, 2011).

Podemos inferir que isto acontece devido à adaptação do crânio para se tornar mais robusto.

088) Palatinos

- (0) Planos
- (1) Com uma extensão medial, formando um palato secundário

De acordo com Kearney (2003), todos os morfótipos de Amphisbaenia, ofídios e considerável parte de lacertiformes possuem o estado (0), incluindo o morfótipo de *Blanus mendezi* (Figura 17) (BOLET *et al.*, 2014). Este Estudo concorda com esta abordagem, pois em nenhum trabalho de descrição de Amphisbaenia consta um pálato secundário (figuras 17, 22, 25, 28, 31, 34, 44, 47, 50, 56, 59, 62, 65, 68, 71, 74, 77, 80, 83, 86, 89, 92 e 95). Os elementos palatinos podem ser longos, e suturam entre si sagitalmente (ZANGERL, 1944).

Os morfótipos de *Amphisbaena braestrupi*, *A. laurenti*, bem como *Cryptolacerta hassiaca*, não possuem elementos palatinos bem preservados, portanto indefinidos (?) (figuras 11, 14 e 19) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011). O presente caracter seria bastante importante para a análise de *Cryptolacerta hassiaca*.

089) Processo palatal do pré-maxilar

- (0) Ausente
- (1) Presente

Berman (1973) observou que o pré-maxilar de *Spathorhynchus fossorium* é relativamente inclinado ventralmente, e se estende posteriormente, formando o processo palatal, possuindo a porção distal bifurcada (Figura 56).

Kearney *et al.* (2005) observaram que este processo é bem evidente, ou estado (1), em *Rhineura hatcherii*, e que de outro modo não ocorre, ou estado (0), em *Amphisbaena alba*, comparando com Montero & Gans (1999) (Figura 62).

De acordo com Kearney (2003), o processo palatal do pré-maxilar ocorre, ou estado (1), em todos os morfótipos de Rhineuridae, Hyporhinidae e alguns Amphisbaenidae, tais como *Leposternon microcephalum* (figuras 22, 25, 28, 38, 50, 83 e 92). Hembree (2007) corroborou estes dados para Rhineuridae e Hyporhinidae.

Bolet *et al.* (2014) consideraram este elemento presente, ou estado (1), em *Blanus mendezi* (Figura 17). É importante ressaltar que este não é tão desenvolvido quanto nos morfótipos mencionados acima. Desta maneira esta Dissertação de Mestrado o considera indefinido (?).

Os morfótipos *Amphisbaena braestrupi*, *A. laurenti*, bem como *Cryptolacerta hassiaca*, não puderam ser verificados, devido ao estado dos materiais, portanto (?) (figuras 11, 14 e 19) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011).

090) Extensão do processo palatal pré-maxilar

- (0) Não se estende tanto quanto o primeiro dente maxilar
- (1) Se estende além do primeiro dente maxilar
- (2) Se estende posteriormente ao contato do ectopterigóide

A extensão do processo palatal varia, podendo ser curto, restrito ao primeiro dente maxilar, ou longo, até fazer contato posteriormente com o ectopterigóide. Este caracter só pode ser levado em consideração nos morfótipos que apresentam o processo palatal no pré-maxilar, como descrito anteriormente, nos demais é considerado (?).

Para Kearney (2003), o estado (0) ocorre em alguns morfótipos de Rhineuridae, no entanto nenhum destes apresentaram estado (0) em sua matriz, apenas estado (1). Hembree (2007) considerou quase todos os Rhineuridae como estado (1), com exceção de *Rhineura wilsoni* (Figura 50).

Com base nas ilustrações disponíveis em Gilmore (1928), Taylor (1951), Berman (1973; 1976) e Kearney *et al.* (2005), o presente Estudo constata que *Ototriton solidus*, *Hyporhina galbreathi*, *Spathorhynchus fossorium*, *Dyticonastis resembergeri* e *Rhineura hatcherii* de fato possuem o estado (1) (figuras 38, 28, 56 e 22 respectivamente). As demais ilustrações não permitiram observar este processo, ou pela baixa qualidade, ou por esta área, em vista ventral, se apresentar coberta pela mandíbula articulada ao crânio. De acordo com Kearney (2003), o estado (2) ocorre apenas em Dalophia longicauda, Leposternon microcephalum e Monopeltis capensis (figuras 83 e 86).

091) Dente palatino

- (0) Presente
- (1) Ausente

De acordo com Estes *et al.* (1988), este tipo de dentição ocorre entre ofídios, bem como em alguns lacertiformes, ou estado (0). No entanto não ocorre em Amphisbaenia, ou estado (1), incluindo *Blanus mendezi* (BOLET *et al.*, 2014) (Figura 17).

Kearney (2003) considerou a presença de dente palatino como estado plesiomórfico. No entanto este Trabalho considera-o apomórfico, em vista que *Sphenodon* possui dente palatino.

Os morfótipos *Amphisbaena braestrupi*, *A. laurenti*, bem como *Cryptolacerta hassiaca*, não possuem palatino preservado, portanto (?) (figuras 11, 14 e 19) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011).

092) Dente pterigoidal

(0) Presente;

(1) Ausente.

Kearney (2003) considerou a presença como estado plesiomórfico. No entanto este Trabalho considera o caráter apomórfico, pois de acordo com Estes *et al.* (1988) não ocorre em Amphisbaenia, ou estado (1) (Figura 62).

Ocorre apenas em grupos externos, tais como em ofídios, ou estado (0).

Os morfótipos de *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* não possuem pterigóide preservado, portanto estado (?) (figuras 11 e 14) (GANS & MONTERO, 1998).

O morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca*, apesar de apresentar pterigóide, seu estado não permite verificar a presença de dentes (Figura 19). Estes por sua vez podem ser frágeis e não terem se preservado, ocasionando possível falso

diagnóstico, portanto esta Dissertação de Mestrado o mantém indefinido (?) (MÜLLER et al., 2011).

Blanus mendezi, por sua vez, não possui dentes pterigoidais, ou estado (1) (Figura 17) (BOLET et al., 2014).

093) Borda posterior da Abertura de Jacobson

- (0) Anexa a maxilares e vômer
- (1) Anexa à pré-maxilares e vômer
- (2) Anexa à septomaxilares e vômer
- (3) Anexa à pré-maxilares, maxilares e vômer
- (4) Sem anexos posteriormente

De acordo com Kearney (2003), a maior parte dos morfótipos de Amphisbaenia possui a borda posterior da Abertura de Jacobson anexa à maxilares e vômeres, ou estado (3) (figuras 62 e 74).

Apenas em Hyporhina galbreathi, Dalophia longicauda, Leposternon microcephalum e Monopeltis capensis a borda é anexa à pré-maxilares e vômeres, ou estado (1) (figuras 83 e 86).

Hembree (2007) por sua vez não utilizou este caracter em sua análise.

Os estados (0), (2) e (4) ocorrem apenas em grupos externos de Amphisbaenia (ESTES *et al.*, 1988; KEARNEY, 2003).

Os morfótipos de *Amphisbaena braestrupi*, *A. laurenti* e *Cryptolacerta hassiaca* não possuem a região palatal preservada, o que impede sua análise, portanto (?) (figuras 11, 14 e 19) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011).

Em *Blanus mendezi*, a borda posterior da Abertura de Jacobson está anexa à pré-maxilares, maxilares e vômeres, ou estado (3) (Figura 17) (BOLET *et al.*, 2014).

094) Processo palatal do maxilar alongado

(0) Ausente

(1) Presente

Em alguns morfótipos, o processo palatal do maxilar é alongado e se estende até a região ântero-lateral do pterigóide, ou estado (1). Ocorre em Hyporhinidae, considerável parte dos Rhineuridae, como *Spathorhynchus fossorium*, *S. natronicus* e *Dyticonastis resembergeri* (figuras 25, 28, 56, 59, e 22 respectivamente) (TAYLOR, 1951; BERMAN 1973, 1976, 1977; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

Kearney (2003) considerou estado (1) para *Dalophia longicauda*, *Leposternon microcephalum* e *Monopeltis capensis* (figuras 83 e 86). Nos demais morfótipos de Amphisbaenia este caracter não ocorre, ou estado (0), incluindo o atual *Rhineura floridana* (Figura 92) (VANZOLINI, 1951).

Em *Blanus mendezi* o processo palatal do maxilar não se estende até o pterigóide, ou estado (0) (Figura 17) (BOLET *et al.*, 2014).

095) Processo cultriforme do parabasisfenóide

(0) Pequeno ou ausente

(1) Bem desenvolvido

(2) Extremamente longo, se estendendo anteriormente em contato com os vômeres

O elemento parabasisfenóide possui um prolongamento que se estende anteriormente, pela linha mediana, entre os pterigóides. No entanto seu tamanho varia entre os Squamata.

Todos os morfótipos de Amphisbaenia possuem o processo cultriforme do parabasisfenóide extremamente longo, se estendendo anteriormente em contato com os vômeres, ou estado (2) (figuras 44, 56, 59 e 62) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; GANS, 1960; BERMAN 1973, 1976, 1977; CHARIG & GANS, 1990; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY 2003; HEMBREE, 2007).

Em *Blanus mendezi* o processo cultriforme é bastante longo, e se estende anteriormente até próximo do vômer, ou estado (2) (figura 17) (BOLET *et al.*, 2014).

Em Amphisbaena braestrupi e A. laurenti observa-se que o processo cultriforme é bastante longo. No entanto os vômeres não estão preservados, portanto (?) (figuras 11 e 14). O morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca* está com a porção ventral bastante danificada, sem registro de vômeres e processo cultriforme do parabasisfenóide, portanto também indefinido (?) (Figura 19) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011).

096) Contato entre vômer e pterigóide

- (0) Presente, separando os palatinos
- (1) Ausente, com os palatinos em contato medial

Em alguns morfótipos a porção posterior do vômer faz contato com o pterigóide pela linha mediana, separando os palatinos, ou estado (1).

Kearney (2003) considerou a ausência como estado plesiomórfico. No entanto esta Dissertação considera o caracter apomórfico, pois a presença é tida, na literatura, como estado primitivo para lacertiformes, também utilizado desta forma por Hembree (2007).

Entre os morfótipos de Amphisbaenia, o estado (0) ocorre apenas em fósseis, sendo que alguns apresentam o estado (1) (Figura 56), tais como *Rhineura hatcherii* (KEARNEY *et al.*, 2005). O mesmo ocorre para todos os representantes recentes, incluindo *R. floridana* (VANZOLINI, 1951; HEMBREE, 2007), indicando que a presença deste contato é estado primitivo para Amphisbaenia.

No holótipo de *Blanus mendezi* o pterigóide não faz contato com o vômer, portanto estado (1) (BOLET *et al.*, 2014).

097) Ramo palatal do pterigóide bifurcado

(0) Ausente

(1) Presente, com o processo lateral do ramo palatal desenvolvido ao longo da borda lateral do palatino

Alguns morfótipos apresentam o pterigóide claramente bifurcado, e seu processo lateral pode se estender entre palatino e ectopterigóide.

De acordo com Kearney (2003), entre os Amphisbaenia este caracter ocorre apenas em *Spathorhynchus fossorium*, *S. natronicus* e *Dyticonastis resembergeri* (figuras 56, 59 e 22 respectivamente). Pode ser confirmado ao observar as suas respectivas ilustrações nos trabalhos de descrição destes morfótipos (BERMAN 1973, 1976, 1977).

Hembree (2007) por sua vez não utilizou este caracter em sua análise.

098) Fenestra sub-orbital

- (0) Presente e larga
- (1) Presente e pequena
- (2) Ausente (completamente fechada)

Na região palatal de Squamata observam-se fenestras sub-orbitais, podendo variar no tamanho.

De acordo com Kearney (2003), o estado (1) ocorre entre os lacertiformes.

Com base nas ilustrações dos morfótipos fósseis e recentes de Amphisbaenia, se pode concluir que a fenestra sub-orbital é ausente, ou estado (2) (figuras 22, 25, 28, 31, 38, 44, 47, 50, 56, 59, 62, 65, 68, 71, 74, 77 e 83) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; GANS, 1960; BERMAN 1973, 1976, 1977; CHARIG & GANS, 1990; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY 2003; HEMBREE, 2007).

De acordo com Kearney (2003) e Hembree (2007), a fenestra sub-orbital de *Sphenodon punctatus* é presente e larga, ou estado (0). Este morfótipo pertence a um grupo externo aos Squamata, o que indica primitivismo.

O holótipo de *Cryptolacerta hassiaca* não permite observar este caracter devido seu estado de preservação. Sendo assim é considerado indefinido (?) (Figura 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

099) Contato palatino-ectopterigóide

(0) Ausente

(1) Presente ânteromedialmente apenas

(2) Presente, contatando ao longo de toda a borda medial do ectopterigóide com a borda lateral do palatino

O ectopterigóide é localizado ântero-lateralmente ao palatino, e estes podem fazer contato ao longo de sua borda.

Kearney (2003) considerou o estado (2) para todos os morfótipos de Amphisbaenia. O presente Estudo discorda, pois nos morfótipos de *Jepsebaena minor*, *Rhineura hatcherii, Spathorhynchus fossorium*, *S. natronicus* e *Dyticonastis resembergeri* o palatino não faz contato com o ectopterigóide, sendo separados por um prolongamento posterior do maxilar, que faz contato com o pterigóide, sendo portanto estado (0) (figuras 31, 44, 56, 59 e 22 respectivamente) (BERMAN 1973, 1976, 1977; KEARNEY *et al.* 2005; HEMBREE, 2007).

Em *Blanus mendezi* o ectopterigóide faz contato ao longo de toda a borda lateral do palatino, ou estado (2) (Figura 17) (BOLET *et al.*, 2014).

100) Processo basipterigóide

(0) Ausente

(1) Presente

O basisfenóide é localizado na região pôstero-ventral do crânio. Seu formato é triangular, com um de seus vértices voltado anteriormente pelo eixo sagital. Este elemento pode possuir um processo em suas faces laterais, formando uma área retangular em relação à borda posterior do basisfenóide.

Entre os Amphisbaenia, grande parte dos morfótipos pertencentes a Família Amphisbaenidae de crânio generalizado possui estado (0), tais como *Amphisbaena alba* (Figura 62) (MONTERO & GANS, 1999).

Kearney (2003) e Hembree (2007) também consideraram Hyporhinidae e Rhineuridae como estado (0). No entanto o trabalho de Kearney *et al.* (2005) indica a presença, ou estado (1), deste processo em *Rhineura hatcherii*. Esta Dissertação concorda, com base em suas ilustrações.

Na mesma medida esta Dissertação de Mestrado considera também presente o processo basipterigóide, ou estado (1), em *Dyticonastis resembergeri*, com base na ilustração de Berman (1976) (Figura 22). O mesmo estado (1) também ocorre em Cadeidae (Figura 74) e Blanidae (incluindo *Blanus mendezi*) (Figura 17), bem como quase todos os morfótipos de Trogonophidae (figuras 68, 77 e 89), com exceção de *Trogonophis wiegmanni* (Figura 95) (GANS, 1960; KEARNEY, 2003; BOLET *et al.*, 2014).

Amphisbaena braestrupi e A. laurenti não apresentam processo basipterigóide, ou estado (0) (figuras 11 e 14) (GANS & MONTERO, 1998).

O morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca* possui parte do basisfenóide com a articulação basipterigóide relativamente preservada. No entanto um processo basipterigóide não pode ser confirmado, portanto (?) (Figura 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

101) Abertura posterior do foramen vidiano

(0) Encontra-se dentro do basiesfenóide

(1) Encontra-se na margem ântero-ventral da fenestra oval, entre elemento "X" e parabasisfenóide.

De acordo com Kearney (2003), todos os morfótipos de Amphisbaenia possuem o foramen vidiano localizado entre a margem ântero-ventral da fenestra oval, entre elemento "X" e parabasisfenóide, ou estado (1). Pode ser bem observado no trabalho de Kearney *et al.* (2005), que se utilizou de tomografia computadorizada.

Este caracter é relativamente difícil de ser verificado. Não são todos os trabalhos de descrição que atentam para este foramen.

Hembree (2007) descartou-o em sua análise.

102) Elemento "X"

(0) Ausente

(1) Presente

De cada lado do basioccipital ocorrem dois elementos ósseos. Zangerl (1944) o nomeou de "elemento X", por não possuir homólogo com outros lacertiformes, ou estado (0).

Mas o elemento X ocorre em todos os Amphisbaenia, incluindo *Blanus mendezi, Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti*, ou estado (1) (figuras 17, 11 e 14 respectivamente) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; GANS, 1960; BERMAN 1972, 1973, 1976, 1977; CHARIG & GANS, 1990; GANS & MONTERO, 1998; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY 2003; BOLET *et al.*, 2014).

O estado do holótipo de *Cryptolacerta hassiaca*, por sua vez, não permite observar este caracter (?) (Figura 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

103) Processo quadrado do pterigóide

(0) Firmemente ligado à superfície ventral do quadrado

(1) Vagamente ligado à superfície ventral do quadrado

O processo quadrado do pterigóide consiste em sua porção posterior distal. Este pode ser levemente curvado pôstero-lateralmente, fazendo contato com a superfície do quadrado.

Kearney (2003) considerou os morfótipos de *Aulura anomala*, *Leposternon microcephalum* e *Dalophia longicauda* como estado (0) (Figura 83). Os demais representantes de Amphisbaenia apresentariam estado (1). Este Trabalho concorda, pois o processo quadrado destes três morfótipos é robusto, e contacta uma área superficial maior do quadrado.

104) Placa orbitosfenóide alargada contribui para o fechamento da caixa craniana

- (0) Ausente
- (1) Presente

O orbitosfenóide é um elemento que compõe o assoalho da caixa craniana.

Na maioria dos lacertiformes este elemento é par, e de tamanho discreto, ou estado (0). De outro modo, em Amphisbaenia, este elemento é fusionado e alargado. Gans (1978) considerou esta característica sinapomórfica para Amphisbaenia.

Este elemento foi chamado como tabulosfenóide por Montero & Gans (1999), os quais descartaram a possibilidade de ser homólogo do orbitosfenóide presente nos demais Squamata. De qualquer forma contribui para o completo fechamento da caixa craniana de Amphisbaenia, ou estado (1), conforme considerou previamente Gans (1978) (figuras 21, 24, 27, 40, 43, 46, 49, 55, 58, 61, 64, 67, 73, 76, 79, 88, 91 e 94).

Os morfótipos de *Blanus mendezi*, *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* possuem orbitosfenóide bastante largo (figuras 17, 10 e 13 respectivamente). Contribui para o fechamento da caixa craniana, ou estado (1) (GANS & MONTERO, 1998; BOLET *et al.*, 2014).

Cryptolacerta hassiaca por sua vez não permite observar este caracter (?) (figuras 18 e 19) (MÜLLER et al., 2011).

105) Foramen óptico

- (0) Não anexado à ossos
- (1) Anexado aos frontais
- (2) Anexado a frontais e parietal (pela sutura)
- (3) Anexado com o orbitosfenóide

O foramen óptico é uma abertura par, pela qual passa o nervo óptico.

De acordo com Kearney (2003), o estado (0) é uma condição primitiva para Squamata, sendo que em serpentes podem ocorrer os estados (1) e (2). Em Amphisbaenia, o foramen óptico ocorre apenas anexo ao orbitosfenóide. Este caracter é relativamente difícil de ser verificado, pois nem todos os trabalhos de descrição se atentam para este foramen. Principalmente nos morfótipos fósseis, o que implicaria na necessidade de desarticular os elementos ósseos preservados para observar sua eventual ocorrência.

Trabalhos de descrição de morfótipos recentes, como Montero & Gans (1999) e Vieira *et al.* (1980), observaram a presença do foramen óptico no orbitosfenóide. De outro modo, o trabalho de descrição do morfótipo fóssil de *Rhineura hatcherii*, por Kearney *et al.* (2005), indica ausência deste forâmen. Desta maneira os Amphisbaenia podem ou não possuir foramen óptico e, entre os morfótipos que possuem, é anexado ao orbitosfenóide.

Podemos inferir que esta perda esta associada ao modo de vida fossorial. Indica a redução, até perda total, dos aparatos relacionados à visão, para este importante grupo de amniotas reptilianos.

106) Côndilo occipital

(0) Uniccipital

(1) Biccipital

(2) Barra em forma de "U"

O côndilo occipital é uma estrutura alongada, sua porção distal variando em formato, projetando-se posteriormente à partir do complexo occipital.

Segundo Kearney (2003), o côndilo occipital de configuração uniccipital, ou estado (0), é primitivo para Squamata, ocorrendo entre lacertiformes e todos os ofídios.

Para Zangerl (1944), esta estrutura em Amphisbaenia é grande e biccipital, ou estado (1). De fato pode ser observado em morfótipos de Amphisbaenidae com crânio generalizado, tais como *Amphisbaena alba* (Figura 62) (MONTERO & GANS, 1999).

Todos os morfótipos de Trogonophidae (GANS, 1960) e Bipedidae (ZANGERL, 1944) no entanto variam. Rhineuridae de modo geral possui o côndilo occipital em forma de "U", ou estado (2) (HEMBREE, 2007).

Berman (1976) considerou o côndilo de *Dyticonastis resembergeri* em forma de "U", ou estado (2). No entanto sua ilustração não permite observar o côndilo

occipital, pois este se apresenta articulado com o atlas. Kearney (2003) e Hembree (2007) o consideraram como estado (2) (figuras 20 e 22).

Com base nas ilustrações de trabalhos como Taylor (1951), Vanzolini (1951) e Berman (1973, 1977), podemos concluir que *Spathorhynchus fossorium*, *S. natronicus*, *Rhineura amblyceps*, *R. wilsoni*, *R. hatcherii*, bem como *Hyporhina galbreathi* e *R. floridana*, possuem o côndilo occipital em forma de "U", corroborando o trabalho de Hembree (2007). Kearney (2003) por sua vez considerou estado (?) para alguns Rhineuridae (figuras 56, 59, 41, 50, 44, 28 e 92 respectivamente).

Podemos inferir que este formato está relacionado ao modo de escavação. Um côndilo mais alargado possibilitaria uma mobilidade vertical maior e seria mais resistente. O mesmo pode ser visto em *Leposternon microcephalum*, o qual possui crânio em "forma de pá" (Figura 83) (ZANGERL, 1944).

Blanus mendezi, *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* possuem côndilo bicipital, ou estado (1) (figuras 17, 11 e 14 respectivamente) (GANS & MONTERO, 1998; BOLET *et al.*, 2014).

Em Cryptolacerta hassiaca, por sua vez, não é possível observar este caracter (?) (Figura 19) (MÜLLER et al., 2011).

107) Posição e tamanho do côndilo occipital

- (0) Côndilo não elevado, foramen magnum abre-se posteriormente
- (1) Côndilo elevado, robusto e largo, foramen magnum abre-se dorsalmente

O côndilo occipital de alguns morfótipos fósseis de Amphisbaenia é elevado, de modo que o foramen magnum localiza-se dorsalmente, ou estado (1). Este caracter pode ser visualizado na ilustração de *Hyporhina galbreathi*, bem como *Rhineura amblyceps*, de Taylor (1951), no qual o supra-occipital sofre um recuo anterior na linha mediana (figuras 26 e 39).

Os morfótipos de *Blanus mendezi*, *Amphisbaena braestrupi*, *A. laurenti* e *Cryptolacerta hassiaca* não possuem côndilo occipital elevado, e seu foramen magnum abre-se posteriormente, ou estado (0) (figuras 15, 9, 12 e 18 respectivamente) (GANS & MONTERO, 1998; MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

Para Kearney (2003), este caracter não teria relação com morfótipos com grande ângulo crânio-facial, pois nem todos com esta característica apresentam obrigatoriamente o côndilo elevado, bem como o foramen magnum situado dorsalmente. Este Estudo concorda, mesmo não sendo regra.

Pode ser um caracter importante para o modo de vida fossorial, pois observada a ilustração de *Dyticonastis resembergeri* de Berman (1976) nota-se um forte grau de articulação entre crânio e atlas, podendo inferir-se que o foramen situado dorsalmente permita maior mobilidade vertical da cabeça (figuras 20 e 21).

108) Exoccipitais

(0) Não se unem à linha mediana dorsalmente e o supraoccipital forma a borda dorsal do foramen magnum

(1) Unem-se à linha mediana dorsalmente, excluindo o supraoccipital do forâmen magnum.

Como bem consideraram Kearney (2003) e Hembree (2007), o estado (0) ocorre em todos os morfótipos de Amphisbaenia, de modo que os exoccipitais não se unem dorsalmente pela linha mediana, permitindo ao supraoccipital formar a borda dorsal do foramen magnum.

De acordo com Estes *et al*. (1988), o estado (1) é uma sinapomorfia para ofídios, com raras exceções.

109) A borda pôstero-dorsal do supraoccipital alargado formando uma extensa crista occipital

(0) Ausente

(1) Presente

A borda pôstero-dorsal do supraoccipital de alguns morfótipos pode sofrer um alargamento, formando uma extensa crista occipital.

Este caracter é presente, ou estado (1), principalmente nos morfótipos de Amphisbaenidae atuais de crânio generalizado, como por exemplo *Amphisbaena darwini* e *A. alba* (Figura 60) (VIEIRA *et al.,* 1980; MONTERO & GANS, 1999). O

mesmo ocorre em Trogonophidae (figuras 66, 75 e 87), com exceção de *Trogonophis wiegmanni*, que apresenta estado (0) (Figura 93) (GANS, 1960).

Nenhum morfótipo de Rhineuridae, Bipedidae, Hyporhinidae, Blanidae e Cadeidae possui este elemento, ou estado (0) (figuras 90, 69, 26, 15 e 72 respectivamente) (GILMORE, 1928; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1973, 1976, 1977; KEARNEY 2003; KEARNEY *et al.*, 2005; HEMBREE, 2007; BOLET *et al.*, 2014).

Amphisbaena braestrupi e *A. laurenti* possuem crista occipital bem desenvolvida, ou estado (1) (figuras 9 e 12) (GANS & MONTERO, 1998).

Em *Cryptolacerta hassiaca* a crista occipital é ausente, ou estado (0) (Figura 18) (MÜLLER *et al.*, 2011).

110) Epihial

(0) Presente

(1) Ausente

O epihial é a porção dorsal do hióide, geralmente ausente, ou estado (0), entre os Squamata.

De acordo com Gans (1978), em Amphisbaenia este caracter ocorre apenas em Blanidae e Bipedidae, de modo que nestes dois grupos não ocorre extracolumela (WEVER & GANS, 1972; GANS & WEVER, 1975).

É importante ressaltar que em *Blanus mendezi* não há registro de presença ou ausência deste elemento, portanto (?) (BOLET *et al.*, 2014). O epihial se estende até contactar a extremidade da columela.

Deste modo alguns autores consideram que a extracolumela teria surgido a partir do epihial. Kearney (2003) considerou necessários mais estudos para confirmar esta hipótese.

4.1.3. DENTIÇÃO E MANDIBULA

111) Substituição de dentes

(0) Ausente

(1) Presente

Entre Squamata pode ocorrer substituição de dentes, ou estado (1).

De acordo com Kearney (2003), em *Sphenodon punctatus*, grupo externo dos Squamata, substituição dentária é ausente, ou estado (0), indicativo de plesiomorfia. Este estado também ocorre em alguns lacertiformes, tais como gekonidos (ESTES *et al.*,1988). De acordo com Gans (1960) não é conhecida substituição de dente em acrodontiformes.

Entre os Amphisbaenia, este tipo de substituição dentária é encontrada em Trogonophidae (ZANGERL, 1944; GANS, 1960). Taylor (1951) identificou dentição acrodonte em *Hyporhina antiqua*.

Alguns morfótipos fósseis de Hyporhinidae e Rhineuridae não possuem substituição de dente, ou estado (0). Os demais Amphisbaenia possuem dentição pleurodontiforme, condicionando a substituição de dente, ou estado (1).

Os morfótipos de *Blanus mendezi* e *Cryptolacerta hassiaca* possuem dentição pleurodonte, portanto podemos inferir como presente, ou estado (1) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

112) Posição da substituição de dentes

- (0) Desenvolvimento lingual na base do dente
- (1) Desenvolvimento pôstero-lingual

O dente de substituição se desenvolve na face interna (lingual) da maxila. No entanto existem duas variações de desenvolvimento.

A primeira, estado (0), ocorre na base do dente substituído. A segunda, estado (1), se desenvolve posteriormente em relação à ele (ESTES *et al.*,1988).

De acordo com Gans (1978), Estes *et al.* (1988) e Kearney (2003), todos os morfótipos de Amphisbaenia com substituição de dente possui desenvolvimento pôstero-lingual.

O estado (0) pode ocorrer entre outros Squamata, tais como Iguanidae. Hembree (2007) não utilizou este caracter.

113) Contagem de dentes do pré-maxilar

(0) Entre 5 e 12

(1) Entre 0 e 3

Kearney (2003) considerou o estado "entre 0 e 3" como plesiomórfico. No entanto o presente Trabalho considera o contrário, pois o presente estado (0) ocorre significativamente entre os Squamata.

Hembree (2007) também considerou o estado "entre 0 e 3" como apomórfico. No entanto em sua matriz apresentou-o como plesiomórfico.

O número de dentes no pré-maxilar varia entre os morfótipos de Amphisbaenia.

O estado (1) ocorre em todos os representantes de Rhineuridae e Hyporhinidae, bem como Trogonophidae (figuras 92, 28 e 95) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; GANS, 1960; BERMAN 1973, 1976, 1977; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007). O mesmo ocorre em *Monopeltis capensis* (Figura 86) (ZANGERL, *op. cit.*; KEARNEY, *op. cit.*).

Nos demais Amphisbaenia ocorre o estado (0). Por exemplo Amphisbaena alba tem sete dentes pré-maxilares (Figura 62) (MONTERO & GANS, 1999). Kearney et al. (2005) observaram que A. alba apresenta grande número de dentes pré-maxilares, e menor número de dentes maxilares. De outro modo Rhineura hatcherii apresenta o contrário (Figura 44).

Para Gans (1978) existe uma tendência na redução do número de dentes em morfótipos com crânio especializado para escavação, devido sua redução facial. Esta hipótese pode ser fortalecida pelas observações de Berman (1977), pois no Eoceno a contagem de dentes pré-maxilares é 3, no Oligoceno pode ser de 3 ou mesmo 1, indicando redução.

Blanus mendezi possui claramente 7 dentes pré-maxilares, ou estado (0) (Figura 17) (BOLET *et al.*, 2014). Müller *et al.* (2011) consideraram a presença de 6

dentes preservados no holótipo de *Cryptolacerta hassiaca*, porém este número não é bastante claro, de todo modo também é cabível o estado (0) (Figura 19).

114) Dente mediano alargado no pré-maxilar

- (0) Ausente
- (1) Presente

Todos os morfótipos de Amphisbaenia possuem um dente radiano prémaxilar, que é alargado, ou estado (1) (Figura 60). Acredita-se que a posição do dente seria para romper o ovo nos Squamata (GANS 1968, 1978).

Em *Blanus mendezi* é presente, ou estado (1) (Figura 17) (BOLET *et al.*, 2014).

Em *Cryptolacerta hassiaca*, por sua vez, não é possível distinguir se este possível dente ocorre ou não, portanto (?) (Figura 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

115) Implantação do dente

(0) Pleurodonte

(1) Acrodonte

O tipo de dentição varia entre Squamata, podendo ser pleurodonte, estado (0), que cresce lateralmente; e acrodonte, que cresce sobre a base do dentário.

Entre os Amphisbaenia dentição acrodonte é encontrada em todos os morfótipos de Trogonophidae (figuras 68, 77, 89 e 95) (ZANGERL, 1944; GANS, 1960), bem como alguns representantes fósseis de Hyporhinidae, por exemplo *Hyporhina antiqua* (TAYLOR, 1951). Gans (1960; 1978) observou que a dentição acrodonte é semi-fusionada em *Trogonophis wiegmanni* (Figura 95).

Charig & Gans (1990) observaram que *Listromycter leakeyi* possui uma dentição "sub-pleurodonte" (Figura 34). Gans (1978) usou este mesmo termo para os morfótipos pleurodontes, com esta e outras características. Charig & Gans (1990) justificaram que *L. leakeyi* não faz parte da Família Trogonophidae. No entanto várias características morfológicas, bem como a análise de Kearney (2003), mostram grandes similaridades com este grupo.

Os demais Amphisbaenia possuem dentição pleurodonte. Bem como lacertiformes e ofídios (figuras 22, 31, 35, 36, 38, 44, 47, 50, 56, 59, 62, 65, 71, 74, 80, 83, 86 e 92) (ESTES *et al.*,1988; KEARNEY, 2003).

Blanus mendezi e Cryptolacerta hassiaca possuem dentição pleurodonte, ou estado (0) (figuras 17 e 19) (MÜLLER et al., 2011; BOLET et al., 2014).

116) Orientação do dente

- (0) Reta
- (1) Levemente curvada posteriormente
- (2) Fortemente curvada posteriormente

Os dentes dos Squamata podem sofrer diferentes orientações, sendo retos, levemente curvados, ou fortemente curvados (KEARNEY, 2003). No entanto Hembre (2007) considerou os presentes estados (1) e (2) como um único, denominado "curvado".

Para Kearney (2003) e Hembre (2007) morfótipos fósseis de Amphisbaenia foram considerados com orientação reta, ou estado (0). No entanto Berman (1973) descreveu *Spathorhynchus fossorium* com dentição "ligeiramente curvada posteriormente", ou estado (1) (Figura 55). O mesmo ocorre para *Dyticonastis rensenbergeri* (BERMAN, 1976) e *Rhineura hatcherii* (KEARNEY *et al.*, 2005) (figuras 21 e 43).

Morfótipos recentes de Amphisbaenia possuem de modo geral dentição levemente curvada posteriormente, ou estado (1) (figuras 64 e 73).

O estado (2) ocorre apenas em grupos externos, tais como ofídios (ESTES et al.,1988; KEARNEY, 2003).

Blanus mendezi possui dentes levemente curvados posteriormente, ou estado (1) (Figura 16).

Em *Cryptolacerta hassiaca*, por sua vez, são retos, ou estado (0) (Figura 19) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

117) Contagem de dentes do maxilar

- (0) 9 ou mais
- (1) Entre 6 e 8
- (2) Entre 2 e 5

O número de dentes no maxilar varia entre os morfótipos de Amphisbaenia.

Kearney (2003) considerou que o estado com "9 ou mais" é apomórfico. No entanto Berman (1977) observou que, durante o Eoceno, o número de dentes maxilares é de modo geral 7. Porém no Oligoceno é 6, como por exemplo *Rhineura hatcherii* (Figura 44) (TAYLOR, 1951; KEARNEY *et al.*, 2005). Assim a redução do número de dentes é uma condição derivada.

Deste modo esta Dissertação de Mestrado considera que "9 ou mais" é plesiomórfico, além de ser comum entre grupos de Squamata externos, ou estado (0) (ESTES *et al.*, 1988).

Kearney (2003) classificou o presente estado (3) como "entre 3 e 5". Porém é mais adequado "entre 2 e 5", por conta dos morfótipos de Trogonophidae. Gans (1960) apontou *Agamodon anguliceps* com apenas 2 dentes, justificando esta mudança (Figura 68).

Segundo Kearney (2003), a maioria dos morfótipos recentes de Amphisbaenia possui dentição maxilar com 4 a 5 dentes, ou estado (2), o que este Trabalho concorda. Podemos observar, no trabalho de Montero & Gans (1999), que *Amphisbaena alba* possui 5 dentes maxilares (Figura 62). Zangerl (1944) também representou *A. cubana* com mesmo número de dentes (Figura 65).

Segundo Vieira *et al.* (1980) *Amphisbaena darwini* apresenta 4 dentes, bem como *Leposternon microcephalum* (Figura 83) (ZANGERL, 1944).

Geocalamus acutus por sua vez possui 3 dentes maxilares (Figura 80), bem como *Bipes biporus* e *Blanus cinereus* (Figura 71) (ZANGERL, 1944; KEARNEY, 2003).

Blanus mendezi possui 5 dentes maxilares, ou estado (2) (Figura 17), o que o diferencia de *B. cinereus* (KEARNEY, 2003; BOLET *et al.*, 2014).

Como bem apontou Kearney (2003), morfótipos fósseis de Amphisbaenia de modo geral possuem entre 6 e 7 dentes, ou estado (1). O que este Estudo concorda, com base em seus respectivos trabalhos de descrição (figuras 22, 28, 31, 38, 44, 47, 50 e 59) (GILMORE, 1928; ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951;

BERMAN 1973, 1976, 1977; KEARNEY, 2003; KEARNEY *et al.* 2005; HEMBREE, 2007).

Cryptolacerta hassiaca possui 11 dentes maxilares preservados, ou estado (0) (Figura 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

118) Fileira de dentes do maxilar

- (0) Em linha contínua com os dentes pré-maxilares
- (1) Encontra-se fora da fileira de dentes pré-maxilares

Como bem apontou Kearney (2003), morfótipos com crânio "em forma de pá" normalmente possuem dentes do maxilar fora da fileira pré-maxilar, ou estado (1) (Figura 83). Em algumas ilustrações não é possível observar claramente este padrão, por esta região se apresentar coberta pela mandíbula articulada ao crânio. Hembree (2007) considerou estado (1) para todos os representantes de Rhineuridae, bem como Hyporhinidae, demonstrando congruência na consideração de Kearney (2003).

Blanus mendezi, bem como *Cryptolacerta hassiaca*, possuem a fileira de dentes maxilares contínua em relação aos pré-maxilares, ou estado (0) (figuras 17 e 19) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

119) Contagem de dentes do dentário

- (0) Entre 5 e 9
- (1) 12 ou mais

O dentário é um elemento par, que compõe a porção anterior da mandíbula.

Todos os morfótipos de Amphisbaenia possuem entre 5 e 9 dentes em cada dentário, ou estado (0). Se encaixam nos dentes superiores, que não ultrapassam 10 entre maxilar e metade do pré-maxilar.

De acordo com Kearney (2003), a maior parte dos anfisbênios possui entre 6 e 8 dentes no dentário. Este número é menos variado em relação àqueles de prémaxilar e maxilar. Segundo Estes (1975), *Oligodontosaurus wyomingensis* é o único morfótipo de Amphisbaenia com 9 dentes mandibulares (figuras 35 e 36).

Blanus mendezi possui 8 dentes no elemento dentário, ou estado (0) (Figura 16) (BOLET *et al.*, 2014).

Cryptolacerta hassiaca, por sua vez, possui 14 dentes no dentário, ou estado (1) (Figura 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

120) Processo coronóide do dentário

(0) Ausente

(1) Presente, estende-se dorsalmente sobre a superfície ântero-lateral do coronóide

A porção pôstero-dorsal do dentário varia entre Amphisbaenia recentes e fósseis.

Nos morfótipos recentes o dentário possui um processo coronóide, que estende-se dorsalmente sobre a superfície ântero-lateral do coronóide, ou estado (1). No entanto o morfótipo recente *Rhineura floridana* apresenta o estado (0) (HEMBREE, 2007), sendo semelhante aos fósseis de Rhineuridae, cujo elemento coronóide se estende sobre a superfície pôstero-dorsal do dentário (figuras, 21, 30, 46, 55 e 58) (TAYLOR, 1951; BERMAN 1973, 1976, 1977).

Kearney (2003) levantou uma discussão sobre diferentes considerações de autores, que definiram todos os morfótipos como estado (0) ou (1) genericamente, apontando que este caracter varia entre os Amphisbaenia.

Porém vale ressaltar que não são todos os representantes fósseis que possuem estado (0). O fóssil de *Blanus mendezi* (Figura 16) (BOLET *et al.*, 2014), bem como *Oligodontosaurus wyomingensis* (figuras 35 e 36) (ESTES, 1975), apresentam similaridade com morfótipos recentes como Cadeidae, Trogonophidae (GANS, 1960) e Amphisbaenidae (ZANGERL, 1944; VANZOLINI, 1951; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999).

ESTES (1983) considerou a morfologia da mandíbula de Oligodontosauridae bastante semelhante a Cadeidae. Possivelmente exista alguma relação entre eles. No entanto o único material fóssil de *Oligodontosaurus wyomingensis* é uma mandíbula esquerda, o que dificulta sua análise filogenética.

Cryptolacerta hassiaca possui processo coronóide no elemento dentário, ou estado (1) (Figura 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

121) Processo dentário do coronóide

(0) Ausente

(1) Presente

O elemento coronóide de alguns morfótipos pode possuir um processo ântero-lateral, que se sobrepõe à superfície dorsolateral do dentário.

Este processo é presente em Rhineuridae. Kearney (2003) considerou indefinido, portanto (?), para *Rhineura hatcherii* e *R. hibbardi*. Ambos não puderam ser observados no trabalho de Taylor (1951). Porém Hembree (2007) contribuiu confirmando sua presença, ou estado (1), nestes morfótipos.

Nos demais morfótipos de Amphisbaenia este processo não ocorre, ou estado (0), incluindo *Oligodontosaurus wyomingensis* (figuras 35 e 36) (ESTES, 1975).

Este processo é ausente, ou estado (0), em *Blanus mendezi* e *Cryptolacerta hassiaca* (figuras 16 e 19) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

122) Processo retroarticular da mandíbula

(0) Ausente

(1) Presente

Na porção pôstero-ventral da mandíbula pode ocorrer, em alguns morfótipos, um processo retroarticular. Presença e tamanho variam entre os Amphisbaenia.

Kearney (2003) e Zangerl (1944) observaram respectivamente que *Aulura anomala* e *Monopeltis capensis* possuem este processo, ou estado (1), o que os difere da maioria dos Amphisbaenidae (ZANGERL, 1944; VANZOLINI, 1951; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999).

Gans (1960) considerou processo retroarticular da mandíbula de Trogonophidae discreto ou ausente, ou estado (0), comparado com os presentes, ou estado (1), em Rhineuridae (KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

Novas contribuições da parte de Hembree (2007), tais como Rhineura amblyceps, R. hatcherii, R. hibbardi, Spathorhynchus natronicus, registram todos

com processo retroarticular presente, ou estado (1). Estes morfótipos haviam sido previamente considerados indefinidos (?) por Kearney (2003).

Mas Kearney *et al.* (2005) observaram a presença de processo retroarticular da mandíbula em *Rhineura hatcherii*. Zangerl (1944) observou este mesmo processo no morfótipo recente de *R. floridana*.

Blanus mendezi, bem como *Cryptolacerta hassiaca*, apresentam processo retroarticular, ou estado (1) (figuras 16 e 19) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

123) Processo retroarticular da mandíbula

(0) Estende-se posteriormente

(1) Estende-se pôstero-ventralmente

Entre os morfótipos com processo retroarticular da mandíbula presente, sua projeção pode se estender posteriormente ou pôstero-ventralmente. Este caracter é relativamente difícil de ser analisado, pois parte do material descrito na literatura se encontra parcialmente preservado, ou autores não citando sua ocorrência.

De todo modo é possível considerar contribuições do trabalho recente de Hembree (2007), para os morfótipos com estado indefinido (?) de Kearney (2003). Seria de grande importância para esta Dissertação de Mestrado ter acesso aos holótipos, bem como parátipos, para discriminar suas diferenças.

Zangerl (1944) observou que este processo em *Monopeltis capensis* é "exterior", o que seria equivalente ao estado (1) pôstero-ventralmente. Kearney (2003) concorda e também considerou estado (1) para este morfótipo, bem como para *Rhineura floridana* e *Spathorhynchus fossorium* (Figura 55), corroborando o trabalho de Hembree (2007). Nos demais morfótipos de Rhineuridae foram considerados indefinidos (?).

Hembree (2007) por sua vez contribuiu considerando estado (0) para *Rhineura amblyceps*, *R. hatcherii* e *Spathorhynchus natronicus*, e estado (1) para *R hibbardi*. O fóssil de *Oligodontosaurus wyomingensis* foi considerado indefinido (?), pois de acordo com Estes (1975) a estrutura não foi preservada (figuras 35 e 36).

O processo retroarticular de *Blanus mendezi* e *Cryptolacerta hassiaca* se estende posteriormente, ou estado (0) (figuras 16 e 19) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

124) Esplenial

(0) Presente

(1) Ausente

Estes (1975) observou a presença de esplenial em *Oligodontosaurus wyomingensis*, e considerou como estado primitivo (0) (Figura 36). Romer (1956) assinala o elemento esplenial ausente, ou estado (1), para Amphisbaenia. No entanto, como bem apontou Kearney (2003), o esplenial ocorre nos morfótipos fósseis.

Gilmore (1928) observou a presença do esplenial, ou estado (0). Mas Zangerl (1944) por sua vez discordou, afirmando que Gilmore (*op. cit.*) não estava hábil para distinguir os morfótipos examinados.

Com base em Montero & Gans (1999), Kearney *et al.* (2005) discutiram sobre a possibilidade do esplenial ser o elemento ósseo angular em *Rhineura hatcherii*. Este é geralmente ventral e sua porção anterior é exposta na face lingual. De outro modo, o esplenial encontra-se inteiramente na face lingual, sua porção anterior revestindo o Canal de Meckel.

Para Kearney *et al.* (2005), este elemento ósseo em *Rhineura hatcherii* compartilha ambas as características, mas devido ser essencialmente exposto na face lingual, foi mantido como esplenial, ou estado (0). Berman (1973) ressalva que possivelmente a perda do esplenial seja uma co-ossificação com o angular.

Os trabalhos de Berman (1973; 1976) descreveram a presença do esplenial, ou estado (0), em *Spathorhynchus fossorium* e *Dyticonastis rensenbergeri*. Gans (1978) também reconheceu a presença deste elemento em Rhineuridae. No entanto Bolet *et al.* (2014) observaram o esplenial em *Blanus mendezi*, assim não seria sinapomorfia para esta família, mas de fato uma condição primitiva. É importante ressaltar que *B. mendezi* difere do morfótipo atual *B. cinereus*, no qual é ausente, ou estado (1). Kearney (2003) e Hembree (2007) consideraram o caracter como indefinido (?) para a maioria dos morfótipos fósseis. Os principais problemas para contribuir com novos dados foram a falta de detalhe descritivo nos trabalhos de descrição, ausência de ilustrações que possibilitem observar este elemento ósseo, baixa preservação de material fóssil, ausência da mandíbula.

Os espleniais podem ser notados em Taylor (1951), o qual descreveu inúmeros morfótipos fósseis. Nos demais representantes de Amphisbaenia este elemento ósseo é ausente, ou estado (1), ou interpretado como o angular (ZANGERL, 1944; VANZOLINI, 1951; VIEIRA *et al.,* 1980; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007).

Devido à posição em que as mandíbulas do holótipo *Cryptolacerta hassiaca* foram preservadas não é possível verificar este caracter (?) (MÜLLER *et al.*, 2011).

125) Canal de Meckel

- (0) Aberto anteriormente
- (1) Fechado anteriormente

De acordo com Kearney (2003), pelo Canal de Meckel passa artéria e nervo alveolar inferior. Neste canal também ocorre a Cartilagem de Meckel. Montero & Gans (1999) observaram em *Amphisbaena alba* que esta cartilagem se estende posteriormente, fazendo contato lateral com o articular, até entrar na mandíbula através de um foramen.

Para Estes *et al.* (1988), Canal de Meckel com abertura na porção anterior é um estado plesiomórfico (0).

De acordo com Gans (1978), alguns morfótipos de Amphisbaenia possuem o canal fechado anteriormente, estado (1). Kearney (2003), bem com Hembre (2007), consideraram essencialmente todos os morfótipos de Amphisbaenia como estado (1), e considerável parte dos representantes fósseis foram inconclusos, denotados como (?).

Vanzolini (1951) observou que o Canal de Meckel em *Cadea blanoides* é exposto. O presente Trabalho considera-o semelhante ao morfótipo de *Blanus mendezi* descrito por Bolet *et al.* (2014).

Devido à posição em que as mandíbulas do holótipo *Cryptolacerta hassiaca* foram preservadas não é possível verificar este caracter (?) (MÜLLER *et al.*, 2011).

126) Plataforma sub-dentária

(0) Pequena ou ausente

(1) Bem desenvolvida

De acordo com Estes *et al.* (1988), a prataforma sub-dentária consiste em uma projeção lingual na base dos dentes.

Pode ser pequena ou ausente em Amphisbaenia, ou estado (0). De outro modo em morfótipos externos, tais como em *Dibamus argenteus*, é bem desenvolvida, estado (1).

Este caracter ocorre de forma discreta em *Blanus mendezi*, ou estado (0) (BOLET *et al.*, 2014).

Este caracter não é possível ser verificado no holótipo de Cryptolacerta hassiaca (?) (MÜLLER et al., 2011).

127) Elemento pós-dentário composto

- (0) Ausente
- (1) Presente

O elemento pós-dentário se encontra na porção pôstero-ventral da mandíbula. Montero *et al.* (1999) observaram que sua origem ontogenética ocorre à partir da fusão entre a região posterior da Cartilagem de Meckel com surangular e esplenial, ou também pré-articular e angular segundo Montero & Gans, 1999). Alguns autores, como Berman (1977), chamaram este elemento de "articular-surangular fusionado". Também foi observado em Trogonophidae por Gans (1960).

Kearney (2003), bem como Hembree (2007), consideraram todos os morfótipos de Amphisbaenia como estado (1). De acordo com Gans (1978), estes podem ser completa ou parcialmente fusionados. No entanto, de acordo com Vanzolini (1951), em *Dalophia longicauda* e *Monopeltis capensis* o pré-articular não é fusionado com articular e surangular.

Bolet *et al.* (2014) sugeriram que articular e surangular de *Blanus mendezi* tratam-se de um elemento composto, ou estado (1) (Figura 16).

Em *Cryptolacerta hassiaca* não é clara a fusão destes elementos (Figura 19). Os autores não atentaram para esta característica, a qual seria importante para o diagnóstico (?) (MÜLLER *et al.*, 2011).

128) Região pós-coronóide da mandíbula

- (0) Aproximadamente igual em comprimento à região pré-coronóide
- (1) Extremamente curta em relação à região pré-coronóide

A região pós-coronóide da mandíbula é definida a partir do coronóide, seguindo até a porção proximal da mandíbula. A região pré-coronóide, por sua vez, segue até a porção distal da mandíbula.

De acordo com Kearney (2003) nenhum Squamata, além dos Amphisbaenia, possui estado (1). Considerou *Sineoamphisbaena hexatabularis* como estado (1).

Com base nas ilustrações de Gans (1960) é possível notar que Trogonophidae possui região pós-coronóide curta em relação ao pré-coronóide. O mesmo ocorre, estado (1), em morfótipos recentes de Amphisbaenidae, Bipedidae e Blanidae (incluindo *Blanus mendezi*) (Figura 16) (ZANGERL, 1944; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007; BOLET *et al.*, 2014).

Kearney (2003) considerou *Dyticonastis rensenbergeri* e *Spathorhynchus fossorium* como possuindo estado (0), o que esta Dissertação concorda, com base nas ilustrações de Berman (1973; 1976) (figuras 21 e 55). No entanto os demais Rhineuridae foram considerados indefinidos, portanto (?), neste trabalho mencionado.

Hembree (2007) por sua vez contribuiu com *Rhineura amblyceps* como estado (0), enquanto *Rhineura hibbardi* e *Spathorhynchus natronicus* possuem estado (1). No entanto esta Dissertação de Mestrado discorda para estes dois últimos morfótipos, pois as ilustrações de Taylor (1951) e Berman (1976) demonstram a ocorrência do estado (0) (figuras 46 e 58). Possivelmente Hembree (*op. cit.*) considerou tal estado devido um dos lados da mandíbula estar incompleto

em ambos os holótipos. Portanto prefere-se considerar a região pós-coronóide preservada com o mesmo tamanho da região pré-coronóide, ou estado (0).

De acordo com Kearney *et al.* (2005) *Rhineura hatcherii* possui a região póscoronóide aproximadamente igual em comprimento à região pré-coronóide, ou estado (0), o que está de acordo com Kearney *et al.* (2005) e Hembree (2007).

Estes (1975) considerou a região pós-coronóide de *Oligodontosaurus wyomingensis* pequena, ou estado (0) (figuras 35 e 36). Como bem apontou Kearney (2003), morfótipos fósseis de Amphisbaenia possuem a região pós-coronóide aproximadamente igual em comprimento à região pré-coronóide, ou estado (0), o que é estado plesiomórfico para Squamata.

Em *Cryptolacerta hassiaca*, por sua vez, é do mesmo tamanho que a região pré-coronóide, ou estado (0) (Figura 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

129) Tamanho dos dentes no elemento dentário

(0) Permanecem constantes ou decrescem em tamanho de anteriores para posteriores

(1) O tamanho aumenta dos dentes anteriores para os posteriores

Os dentes mandibulares podem variar de tamanho de anteriores para posteriores em Squamata.

Entre os morfótipos de Amphisbaenia, grande parte possui dentição mandibular constante, ou dentes decrescem em tamanho de anteriores para posteriores, ou estado (0), o mesmo ocorre em *Blanus mendezi* (Figura 16) (ZANGERL, 1944; VANZOLINI, 1951; GANS, 1960; VIEIRA *et al.*, 1980; MONTERO & GANS, 1999; KEARNEY, 2003; HEMBREE, 2007; BOLET *et al.*, 2014).

No entanto a dentição mandibular de Rhineuridae aumenta ânteroposteriormente, ou estado (1). Este foi um dos critérios para considerar *Oligodontosaurus wyomingensis* como Rhineuridae (figuras 35 e 36) (ZANGERL, 1944; TAYLOR, 1951; VANZOLINI, 1951; BERMAN 1973, 1976, 1977; ESTES, 1975; KEARNEY, 2003; KEARNEY *et al.*, 2005; HEMBREE, 2007).

Em *Cryptolacerta hassiaca*, o tamanho do dente aumenta da região anterior para a posterior, ou estado (1) (Figura 19) (MÜLLER *et al.*, 2011).

4.1.4. ELEMENTOS PÓS-CRANIANOS

130) Arcos hemais caudais

(0) Não fusionados ao corpo vertebral

(1) Fusionados ao corpo vertebral

De acordo com Hoffstetter & Gasc (1969) e Gans (1978) Amphisbaenia, bem como ofídios, possuem hemapófises fundidas distalmente, com exceção de *Dalophia longicauda*, formando estruturas fusionadas ao corpo vertebral, ou estado (1).

Para Zangerl (1945), Amphisbaenia não possui hemapófises, e sim processos ventrais análogos. De acordo com Kearney (2003), o estado (0) ocorre nos demais Squamata.

O holótipo de *Blanus mendezi* não possui vértebras caudais preservadas, portanto (?) (BOLET *et al.*, 2014). A cauda de *Cryptolacerta hassiaca*, por sua vez, está posicionada de forma que impossibilita verificar a presença desta estrutura, portanto (?) (MÜLLER *et al.*, 2011).

131) Linfapófise sacral

- (0) Ausente
- (1) Presente

De acordo com Hoffstetter & Gasc (1969), morfótipos de Amphisbaenia possuem linfapófise sacral, ou estado (1).

Segundo Kearney (2003), estas estruturas teriam contato com o sistema linfático, de modo que auxiliam na drenagem de fluídos da porção posterior do corpo. Linfapófise é ausente na maioria dos Squamata. Esta estrutura ocorre principalmente em esquamados de corpo alongado, o que pode se inferir como uma resposta evolutiva para compensar possível dificuldade para o sistema linfático nesta condição morfológica.

132) Processo transverso caudal

(0) Projeção ântero-lateralmente

(1) Projeção pôstero-lateralmente

De acordo com Kearney (2003), o processo transverso caudal de Amphisbaenia projeta-se ântero-lateralmente, ou estado (0). O presente Estudo concorda, com base na ilustração de Hoffstetter & Gasc (1969).

133) Superfície dorsal dos arcos neurais

(0) Lisa

(1) Estriada longitudinalmente

De acordo com Hoffstetter & Gasc (1969) e Kearney (2003), a maioria dos morfótipos de Amphisbaenia possui arcos neurais com superfície lisa, ou estado (0).

No entanto Rhineuridae, bem como alguns Amphisbaenidae com crânio modificado, possuem arco neural estriado, ou estado (1).

Blanus mendezi possui superfície dorsal dos arcos neurais lisa, ou estado (0) (BOLET *et al.*, 2014).

Cryptolacerta hassiaca, por sua vez, aparenta possuir arco neural estriado, ou estado (1) (MÜLLER *et al.*, 2011).

134) Espinho neural

(0) Ausente

- (1) Distinto mas pequeno
- (2) Alto

Segundo Kearney (2003), a maior parte dos morfótipos de Amphisbaenia não possui espinhos neurais, ou estado (0), e suas vértebras são deprimidas dorsoventralmente (HOFFSTETTER & GASC, 1969; GANS, 1978).

No entanto alguns morfótipos podem apresentar espinho neural reduzido, estado (1), ou alto, estado (2). Como por exemplo Trogonophidae, que possui espinhos neurais bastante desenvolvidos, estado (2) (GANS, 1960).

Em *Blanus mendezi*, os espinhos neurais são ausentes, ou estado (0) (BOLET *et al.*, 2014).

No entanto o morfótipo de *Cryptolacerta hassiaca* possui espinhos neurais pequenos, ou estado (1) (MÜLLER *et al.*, 2011).

135) Desenvolvimento de zigósfeno e zigantro

- (0) Ausente
- (1) Presente, fraco
- (2) Presente, forte

De acordo com Zangerl (1945), Hoffstetter & Gasc (1969) e Gans (1978), Amphisbaenia não possui zigósfeno e zigantro, ou estado (0). Porém possuem processo zigapofiseal bastante inclinado.

De outro modo zigósfeno e zigantro são bastante desenvolvidos em ofídios, ou estado (2) (KEARNEY, 2003).

Em Blanus mendezi e Cryptolacerta hassiaca zigósfeno e zigantro são ausentes, ou estado (0) (MÜLLER et al., 2011; BOLET et al., 2014).

136) Margem posterior do tronco vertebral

(0) Liso

(1) Denticulado

De acordo com Kearney (2003), a maior parte dos morfótipos de Amphisbaenia possui, em vista dorsal, a margem posterior do tronco vertebral liso, ou estado (0). No entanto Alguns Amphisbaenidae, tais como *Aulura anomala*, *Dalophia longicauda*, *Leposternon microcephalum*, *Monopeltis capensis*, e morfótipos de Rhineuridae, possuem a margem posterior do tronco vertebral no estado denticulado, ou estado (1).

Em *Blanus mendezi* e *Cryptolacerta hassiaca* a margem posterior do tronco vertebral é lisa, ou estado (0) (MÜLLER *et al.*, 2011; BOLET *et al.*, 2014).

137) Fusão das vértebras caudais

(0) Ausente

(1) Ultimas vértebras fusionadas

Zangerl (1945), Hoffstetter & Gasc (1969) e Kearney (2003) observaram que a cauda de Amphisbaenia termina de forma abrupta, com as últimas 4 ou 5 vértebras caudais fundidas, formando um "botão terminal", ou estado (1).

Possivelmente esta estrutura esteja associada com o modo de vida fossorial, pois possuem caudas robustas e extremamente curtas, o que implica no seu nome popular "cobra-de-duas-cabeças". Diferentemente de ofídios e lacertiformes, ou estado (0), que possuem cauda longa e porção distal relativamente fina.

O Holótipo de *Cryptolacerta hassiaca* apresenta a cauda autotomizada. Portanto não é possível verificar este caracter (?) (MÜLLER *et al.*, 2011).

138) Processo pôstero-dorsal da epífise proximal da costela

- (0) Ausente
- (1) Presente

De acordo com Hoffstetter & Gasc (1969), Gans (1978), Kearney (2003), a maioria dos morfótipos de Amphisbaenia, tais como *Monopeltis capensis*, *Leposternon microcephalum*, *Trogonophis wiegmanni* e *Blanus cinereus*, possuem processo pôstero-dorsal, estado (1), com exceção de Rhineuridae, que possui estado (0). Estes representantes possuem apenas o processo ântero-ventral, ilustrado e descrito por Berman (1973).

Kearney (2003) comenta que o processo pôstero-dorsal da epífise proximal da costela é comum, e o ântero-ventral nem sempre ocorre em Amphisbaenia. Esta abordagem é equivocada, pois na realidade ocorre o oposto. O que varia é presença ou não do processo pôstero-dorsal, ausente apenas em Rhineuridae.

De acordo com Kearney (2003), os demais Squamata não possuem este processo, ou estado (0).

Em *Cryptolacerta hassiaca* o processo pôstero-dorsal da epífise proximal da costela é ausente, ou estado (0) (MÜLLER *et al.*, 2011).

139) Processo ântero-ventral da epífise proximal da costela

(0) Ausente

(1) Presente

Segundo Hoffstetter & Gasc (1969), Berman (1973) e Gans (1978) registram que o processo ântero-ventral da epífise proximal da costela ocorre em todos os morfótipos de Amphisbaenia, ou estado (1). De acordo com Kearney (2003), a maioria dos Squamata não possui este processo, ou estado (0).

Em *Cryptolacerta hassiaca* o processo ântero-ventral da epífise proximal da costela é ausente, ou estado (0) (MÜLLER *et al.*, 2011).

140) Processo xifóide

(0) Ausente

- (1) Presente e curto
- (2) Presente e estendido posteriormente

De acordo com Zangerl (1945) e Kearney (2003), *Bipes biporus* possui processo xifóide longo, ou estado (2). É delgado e sua composição sendo cartilaginosa calcificada.

Entre os Amphisbaenia é o único morfótipo com esta característica, nos demais não ocorrendo, ou estado (0).

De acordo com Kearney (2003), entre os Squamata ocorrem todos os estados, (0), (1) e (2).

O estado de preservação do holótipo de *Cryptolacerta hassiaca* impossibilita verificar a presença desta estrutura. É observado um elemento externo, no entanto é parcimonioso manter indefinido, portanto (?) (MÜLLER *et al.*, 2011).
141) Interclavícula

(0) Presente

(1) Ausente

Interclavícula não ocorre em nenhum morfótipo de Amphisbaenia, incluindo Bipedidae, ou estado (1) (ZANGERL, 1945; ESTES *et al.*, 1988; KEANEY, 2003).

Gans (1978) por outro lado considerou uma interclavícula cartilaginosa presente em Bipedidae, ou estado (0). De acordo com Kearney (2003), a presença de interclavícula é estado plesiomórfico para Squamata.

De acordo com Müller *et al.* (2011), a interclavícula é ausente, ou estado (1), em *Cryptolacerta hassiaca*.

142) Clavícula

(0) Presente

(1) Ausente

Zangerl (1945) observou em *Bipes biporus* um elemento ósseo muito pequeno em forma de barra, o qual não se articula com nenhuma outra parte da cintura peitoral. Mas na ilustração disponível por Kearney (2003), a clavícula é mais longa e parece se articular.

Com base em sua posição Zangerl (1945) considerou este elemento ósseo como clavícula, ou estado (0). Gans (1978) e Kearney (2003) concordam com a presença de clavícula neste morfótipo.

Nos demais morfótipos de Amphisbaenia a clavícula é ausente, ou estado (1).

No entanto é importante considerar *Blanus cinereus*. De acordo com Zangerl (1945) podem ocorrer ambos os estados (0) e (1). Como variação individual de espécimen, o presente Estudo o mantém como estado (?).

Müller *et al.* (2011) observaram a presença de clavícula, ou estado (0), em *Cryptolacerta hassiaca*.

143) Angulação da clavícula

(0) Clavícula curvada anteriormente, distante do escápulo-coracóide

(1) Clavícula não diverge do escápulo-coracóide

De acordo com Kearney (2003), a clavícula de *Bipes biporus* não diverge do escápulo-coracóide, ou estado (1). Pela ilustração de Zangerl (1945) consiste em uma pequena barra reta não articulada.

De outro modo, a ilustração de Kearney (2003) demonstra clavícula maior, porém ainda estreita, ou estado (1).

O holótipo de *Cryptolacerta hassiaca* está bastante desarticulado, o que impossibilita verificar este caracter, portanto (?) (MÜLLER *et al.*, 2011).

144) Escápulo-coracóide

(0) Bem desenvolvido

- (1) Osso pequeno em forma de bastonete
- (2) Ausente

De acordo com Kearney (2003), o estado (0) é plesiomórfico para Squamata. Entre Amphisbaenia, apenas *Bipes biporus* possui escápulo-coracóide bem desenvolvido, ou estado (0) (Zangerl, 1945).

Gans (1960) observou que em Trogonophidae ocorre a presença de escápulo-coracóide, no entanto pouco desenvolvido, ou estado (1), em relação a Bipedidae. Segundo Gans (1978), o mesmo estado (1) ocorre para *Blanus cinereus* e *Amphisbaena fuliginosa*.

Amphisbaenidae de modo geral, Rhineuridae e Hyporhinidae, não possuem este elemento, ou estado (2).

Müller *et al.* (2011) consideraram o escápulo-coracóide de *Cryptolacerta hassiaca* delgado. No entanto é bastante desenvolvido, ou estado (0), em relação à Amphisbaenia.

145) Escápulo-coracóide

(0) Não emarginado

(1) Emarginado anteriormente

Estes *et al.* (1988) e Kearney (2003) consideraram escápulo-coracóide de Bipedidae não emarginado, ou estado (0).

Ainda de acordo com Estes *et al.* (1988) e Kearney (2003), alguns Squamata possuem escápulo-coracóide emarginado anteriormente, ou estado (1). *Cryptolacerta hassiaca* possui escapulo-coracóide emarginado anteriormente, ou estado (1) (MÜLLER *et al.*, 2011).

146) Externo

- (0) Presente e bem desenvolvido
- (1) Presente e pequeno
- (2) Ausente

Segundo Kearney (2003), o estado (0) é primitivo para Squamata. Para Zangerl (1945), Hoffstetter & Gasc (1969) e Gans (1978), Bipedidae possui o externo bem desenvolvido, ou estado (0). De acordo com Kearney (2003) articula-se com as clavículas.

Zangerl (1945), Hoffstetter & Gasc (1969) e Gans (1960) apontaram a presença de externo pouco desenvolvido em Trogonophidae e Blanidae, ou estado (1). A maior parte dos morfótipos de Amphisbaenia não possui externo, ou estado (2).

Müller *et al.* (2011) consideraram o externo de *Cryptolacerta hassiaca* delgado. No entanto é bastante desenvolvido, ou estado (0), em relação à Amphisbaenia.

147) Forma do esterno

(0) Quadrangular

(1) Irregularmente oval e ântero-posteriormente estreito

(2) Placa ampliada de forma irregular e ântero-posteriormente larga

(3) Haste fina

De acordo com Zangerl (1945) e Kearney (2003), *Bipes biporus* possui externo com forma de barra quadrangular, ou estado (0). Isto pode ser confirmado em suas ilustrações.

De outro modo, de acordo com Gans (1960), a maioria dos morfótipos de Trogonophidae possuem o externo irregularmente largo e fino, muito próximo à pele, ou estado (2). No entanto o morfótipo de *Trogonophis wiegmanni*, bem como *Blanus cinereus*, possuem o externo irregularmente oval e estreito, ou estado (1) (ZANGERL, 1945; GANS, *op. cit.*; KEARNEY, 2003).

Kearney (2003) considerou Trogonophidae, com exceção de *Trogonophis wiegmanni*, com a placa ampliada de forma irregular e ântero-posteriormente larga, ou estado (2) na matriz. No entanto, em sua descrição, encontra-se o estado (3), que por sua vez seria efetivamente mais adequado para outros Squamata.

O esterno de *Cryptolacerta hassiaca* aparenta forma quadrangular, ou estado (0) (MÜLLER *et al.*, 2011).

148) Posição do esterno

- (0) Se encontra profundamente com a musculatura hipoaxial
- (1) Se encontra superficialmente com a musculatura hipoaxial

De acordo com Gans (1960), o externo se encontra ventralmente em relação à musculatura hipoaxial, com pouco tecido conjuntivo ligando a ela, ou estado (1).

Segundo Kearney (2003), esta condição não ocorre em *Blanus cinereus* e *Bipes biporus*, portanto teríamos estado (0).

149) Fontanela externa

(0) Ausente

(1) Presente

De acordo com Kearney (2003), fontanela externa é variavelmente presente em Bipedidae. Em Blanidae, bem como em Trogonophidae, é ausente, ou estado (0). Este caracter foi pouco abordado pelos demais autores.

O holótipo de *Cryptolacerta hassiaca* possui o esterno fragmentado. No entanto uma borda côncava ocorre na região medial, podendo inferir-se sua presença, ou estado (1) (MÜLLER *et al.*, 2011).

150) Membros anteriores

(0) Presentes e bem desenvolvidos

(1) Presentes e curtos

(2) Ausentes ou muito reduzidos

Kearney (2003) considerou a ausência de membros anteriores como estado plesiomórfico. Esta Dissertação de Mestrado discorda, pois esta característica é bem conhecida como perda em alguns grupos de Squamata, tais como Ophidia e Amphisbaenia. Estes dois grupos possuem agrupamentos basais essencialmente com membros anteriores bem desenvolvidos, ou estado (0).

De acordo com Zangerl (1945), *Bipes biporus* possui membros curtos, estado (1), enquanto Gans (1978) considerou-os relativamente bem desenvolvidos, estado (0), com presença de falanges. Kearney (2003) sugere que os membros em *B. biporus* não são simplesmente reduzidos em relação à lacertiformes, mas sim curtos, relacionados a seu tamanho e razoavelmente largos, deste modo considerando estado (1), o que esta Dissertação concorda. Zangerl (*op. cit.*) também observara a relação dos membros em relação ao corpo.

Grande parte dos Amphisbaenia não possui membros anteriores, ou estado (2).

Cryptolacerta hassiaca possui membros curtos, ou estado (1), em relação ao tamanho do corpo (MÜLLER *et al.*, 2011).

151) Posição da cintura peitoral e inserção dos membros anteriores

(0) No nível da quinta vértebra ou posteriormente

(1) No nível da terceira vértebra ou anteriormente

Hoffstetter & Gasc (1969) observaram que em *Bipes biporus* a cintura peitoral ocorre na porção anterior que, de acordo com Kearney (2003), encontra-se no nível da terceira vértebra, ou estado (1).

Na maioria dos Squamata com cintura peitoral e membros anteriores presentes ocorre na altura da quinta vértebra, ou estado (0).

De acordo com Müller *et al.* (2011), *Cryptolacerta hassiaca* possui 7 vertebras cervicais. Deste modo considera-se estado (0).

152) Foramen ectepicondilar no úmero

(0) Ausente

(1) Presente

Entre os Amphisbaenia, apenas Bipedidae possui úmero desenvolvido. Este por sua vez não apresenta o foramen ectepicondilar, ou estado (0).

O holótipo Cryptolacerta hassiaca não possibilita verificar este caracter (?) (MÜLLER et al., 2011).

153) Carpo

(0) Com intermédio

(1) Intermédio pequeno ou ausente

De acordo com Zangerl (1945), *Bipes biporus* possui 8 elementos carpais mais o pisiforme, arranjados em duas fileiras transversais, sendo proximais radial, ulnar e central. Existem 5 elementos carpais na fileira distal.

Gans (1978) considerou o carpo de *Bipes biporus* semelhante a *Sphenodon punctatus*, com intermédio presente, ou estado (0). Kearney (2003) concluiu que o

intermédio não ocorre em *B. biporus*, ou estado (1), com base em Greer & Gans (1983), os quais também discordaram.

O holótipo *Cryptolacerta hassiaca* não possibilita verificar este caracter, portanto (?) (MÜLLER *et al.*, 2011).

154) Polifalange

- (0) Primeiro dígito consiste de duas falanges
- (1) Primeiro dígito consiste de três falanges

De acordo com Zangerl (1945), Bipedidae possui falanges curtas e grossas, sua fórmula falangeal sendo 3 / 3 / 3 / 3 / 3, diferindo da mais comum em lacertiformes, com 2 / 3 / 4 / 5 / 3, É confirmado em sua ilustração, portanto estado (1).

De acordo com Müller *et al.* (2011), a fórmula falangeal de *Cryptolacerta hassiaca* é 2 / 3 / 4 / 4 ou 5 / 3. Deste modo considera-se estado (0).

155) Membros posteriores

- (0) Completos
- (1) Pequenos, externos
- (2) Rudimentares, apenas internos
- (3) Ausentes

De acordo com Zangerl (1945), vestígios da região pélvica são presentes em todos os morfótipos de Amphisbaenia.

Bipedidae e Blanidae se destacam, por apresentarem membro posterior rudimentar interno, ou estado (2), considerado como vestígio do fêmur, e Bipedidae mostra discreto vestígio das epífises (GANS, 1978).

Os demais Amphisbaenia não possuem membros posteriores, ou estado (3).

Boa constrictor por sua vez possui membros rudimentares expostos, ou estado (1).

Cryptolacerta hassiaca possui membros posteriores completos, ou estado (0) (MÜLLER *et al.*, 2011).

156) Ílio

(0) Presente e bem desenvolvido

(1) Presente e pouco desenvolvido

(2) Ausente

De acordo com Zangerl (1945) e Kearney (2003), todos os morfótipos de Amphisbaenia possuem ílio pouco desenvolvido, ou estado (1). Com base na ilustração de Zangerl (*op. cit.*), a cintura pélvica de Amphisbaenia difere em tamanho e forma.

Cryptolacerta hassiaca possui ílio bem desenvolvido, ou estado (0) (MÜLLER et al., 2011).

157) Ílio

(0) Grande, com borda e base ventral

(1) Pequeno, com forma de bastonete

(2) Expandido verticalmente, delgado e proximalmente semelhante a uma lâmina

Segundo ilustração de Zangerl (1945), Amphisbaenia possui o ílio em forma de bastonete, ou estado (1).

Segundo Kearney (2003), o estado (2) ocorre em Dibamidae e ofídios basais.

O ílio de *Cryptolacerta hassiaca* é consideravelmente grande, ou estado (0) (MÜLLER *et al.*, 2011).

158) Ílio

(0) Passa lateralmente às costelas

(1) Passa medialmente às costelas

Este caracter é inaplicável em Amphisbaenia, devido seu ílio ser reduzido (Kearney, 2003).

Em *Cryptolacerta hassiaca* o ílio passa lateralmente às costelas, ou estado (0) (MÜLLER *et al.*, 2011).

159) Ílio vestigial

(0) Reto, forma de bastonete

(1) Curvas mediais em volta da margem anterior da abertura cloacal

De acordo com Zangerl (1945) e Kearney (2003), a cintura pélvica de Amphisbaenia possui forma variada.

Alguns Amphisbaenidae, Trogonophidae, Bipedidae e Blanidae possuem forma reta, ou estado (0).

De outro modo Rhineuridae, bem como alguns Amphisbaenidae com crânio modificado, possuem o ílio curvado, ou estado (1).

Estas diferenças podem ser observadas na ilustração de Zangerl (1945).

160) Articulação da cintura pélvica

(0) Ílio articula-se com a coluna vertebral dorsalmente

(1) Ílio não articula-se com a coluna vertebral, posicionada entre costelas e abertura cloacal

(2) Ílio não articula-se com a coluna vertebral, deslocada para a posição ventral, próximo da abertura cloacal

Segundo Zangerl (1945) não foi encontrado, em *Blanus cinereus*, articulação entre ílio e coluna vertebral.

Kearney (2003) por sua vez considera que o ílio se conecta com o esqueleto axial via costela, ou estado (1). O mesmo ocorre em Bipedidae, estado (1).

Na maior parte de Amphisbaenia o ílio não se articula com a coluna vertebral, e é deslocado ventralmente, próximo da abertura cloacal, ou estado (2) (ZANGERL, 1945).

Em *Cryptolacerta hassiaca*, a cintura pélvica articula-se com a coluna vertebral dorsalmente, ou estado (0) (MÜLLER *et al.*, 2011).

161) Pubis

(0) Bem desenvolvido

(1) Presente e reduzido

(2) Ausente

De acordo com Zangerl (1945) ocorre uma placa calcificada na face ventral do ílio, considerado por ele como púbis, presente em Blanidae.

O mesmo ocorre em Bipedidae, no entanto o púbis é reduzido, ou estado (1).

Kearney (2003) aponta a maioria dos morfótipos de Amphisbaenia com púbis ausente, ou estado (2).

Squamata lacertiformes de modo geral possuem púbis bem desenvolvidos, ou estado (0).

Em *Cryptolacerta hassiaca*, o pubis é bem desenvolvido, ou estado (0) (MÜLLER *et al.*, 2011).

162) Ísquio

(0) Bem desenvolvido

(1) Presente e reduzido

(2) Ausente

De acordo com Gans (1978), Bipedidae possui ísquio reduzido, ou estado (1). Kearney (2003) aponta *Blanus cinereus* com o mesmo estado (1).

No entanto na matriz de Kearney (2003), bem como na descrição de Zangerl (1945), o ísquio não é mencionado, ou estado (2).

Morfótipos fósseis por sua vez não apresentam registros preservados deste elemento ósseo (?), o que não suporta a abordagem acima.

Em *Cryptolacerta hassiaca*, o ísquio é bem desenvolvido, ou estado (0) (MÜLLER *et al.*, 2011).

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. FILOGENIA DE AMPHISBAENIA

A análise realizada através do software TNT 1.1 resultou em 100 árvores parcimoniosas, as quais foram submetidas ao Comando de Nelsen para obter uma árvore de consenso estrito.

O resultado da presente análise corrobora aqueles obtidos por Kearney (2003) e Hembree (2007). Bipedidae foi tido como grupo basal, devido a presença de membros anteriores reduzidos, seguido de Blanidae, representado pelo morfótipo *Blanus cinereus*.

Morfótipos com crânio derivado de Rhineuridae e Oligodontosauridae, além de Hyporhinidae, estão situados em um ramo apomórfico. Este por sua vez sofreu politomia, resultado semelhante ao trabalho de Kearney (2003), que comenta os caracteres utilizados serem diagnósticos de grande clados, aos quais pertencem os respectivos táxons. Deste modo ocorre grande flutuação em relação a suas possíveis posições, causando politomia.

Seriam necessários novos caracteres mais específicos, no entanto esta Dissertação de Mestrado ficou restrita ao material disponível na literatura, devido à impossibilidade da utilização direta de observações dos espécimens fósseis. Todos se encontram em coleções fora do país.

Outro problema é a escassez de material fóssil em bom estado de preservação, a qual dificulta até mesmo a análise de caracteres básicos ("missing data"), como ocorre em *Rhineura attenuatus*, *Hyporhina tertia* e *Oligodontosaurus wyomingensis*, este último removido no trabalho de Hembree (2007).

Hembree (2007) observa a mesma dificuldade em relação ao estado de preservação do material. Este fator interfere diretamente no resultado de análises filogenéticas, causando diversidade taxonômica confusa e artificial.

Devido as dificuldades acima, Kearney (2003) removeu *Rhineura amblyceps*, *R. hibbardi*, *R. hatcheri* e *R wilsoni*, gerando uma nova árvore de consenso estrito, com menor politomia.

Portanto, o presente Estudo adotou o mesmo procedimento utilizado por Kearney (2003), com algumas ressalvas (ver Clado Rhineuridae).



Figura 3. Consenso estrito de 100 árvores parcimoniosas (599 passos), incluindo todos os Rhineuridae.



Figura 4. Consenso estrito de 100 árvores parcimoniosas (575 passos; Índice de Consistência 0,39; Índice de Retenção 0,84), com *Rhineura amblyceps, R. attenuatus* e *R. wilsoni* removidos, conforme adotado por Kearney, 2003.

A topologia de Amphisbaenia foi representada a seguir pelos seus principais clados, com base na árvore de consenso estrito.



Figura 5. Topologia de Amphisbaenia, demonstrando os principais clados, com *Rhineura attenuatus* e *R. wilsoni* removidos, conforme adotado por Kearney, 2003.

5.1.1. Clado Amphisbaenia

Diagnóstico.

Tegumento arranjado em forma de anéis; dente pré-maxilar radiano bem desenvolvido; orbitosfenóide alargado, participando do fechamento da caixa craniana; presença de extracolumela; fenestra sub-orbital fechada pelo contato de palatino e ectopterigóide; epipterigóide ausente.

Composição. Bipedidae e Clado I.

Comentários.

Assim como ocorreu no trabalho de Kearney (2003), nesta Dissertação de Mestrado Dibamidae é tido como grupo irmão de Amphisbaenia.

Na presente análise, o Clado Amphisbaenia é bem suportado como grupo monofilético, composto por todos os seus respectivos morfótipos, o que corrobora a literatura.

5.1.2. Clado Bipedidae

Diagnóstico.

Frontal fundido com parietal; cintura peitoral fina; presença de membros desenvolvidos; polifalangia diferente dos demais lacertiformes.

Composição. *Bipes biporus*.

Comentários.

Bipes é o único morfótipo de Amphisbaenia cujas patas anteriores são desenvolvidas, deste modo estão alocados como mais basais entre os Amphisbaenia.

Este grupo é uma incógnita, uma vez que se trata de morfótipos recentes com características basais, e não se conhecem fósseis. Em contrapartida, fósseis de Rhineuridae são extremamente especializados.

Bipedidae está alocado nesta análise como grupo irmão de Blanidae e todos os demais Amphisbaenia, o que corrobora Kearney (2003) e Hembree (2007).

5.1.3. Clado I

Diagnóstico.

Ausência de membros; esterno reduzido; xifisterno ausente; escapulocoracóide reduzido.

Composição. Blanidae e Clado II.

5.1.4. Clado Blanidae

Diagnóstico. Clavícula reduzida; elemento nasal truncado anteriormente.

Composição.

Blanidae.

Comentários.

Blanidae compartilha junto com Bipedidae inúmeras características basais, tanto na presente análise quanto naquela de Kearney (2003). Em ambas as análises foi alocado como grupo irmão de Amphisbaenidae e Trogonophidae. O que fortalece a hipótese sobre a origem de Amphisbaenia na Laurásia.

5.1.5. Clado II

Diagnóstico.

Borda anterior do focinho em forma pontiaguda.

Composição. *Blanus mendezi* (Blanidae) e Clado III.

5.1.5.1. Blanus mendezi

Como apontaram Bolet *et al.* (2014), *Blanus mendezi* possui características as quais os diferenciam dos demais Blanidae. Entretanto ocorre variação intraespecífica, tais como número de dentes maxilares, que variam de 3 a 5, *B. mendezi* possuindo 5, *B. cinereus* 3.

Blanus mendezi foi alocado em um ramo entre Blanidae e os demais Amphisbaenia, com exceção de Bipedidae. Este morfótipo se diferencia de *B. cinereus* apenas pelos caracteres 1, 72, 122 e 124.

O caracter 1 refere-se a forma da borda anterior do focinho, no qual *Blanus cinereus* possui forma arredonda, semelhante a *Bipes*. *Blanus mendezi* possui forma pontiaguda, projetada anteriormente (BOLET *et al.*, 2014). Semelhante a Amphisbaenidae de crânio generalizado, por exemplo *Amphisbaena alba*.

Esta diferença de estado para o caracter 1 suporta *Blanus mendezi* em um clado separado (II). No entanto, se removido, ocorre politomia com *B. cinereus*.

O acréscimo de outros morfótipos de Blanidae poderia contribuir para elucidar a real posição de *Blanus mendezi* dentro desta família.

Bolet et al. (2014) não conseguiram identificar presença ou ausência do esquamosal (caracter 72). No entanto o consideram ausente, em vista deste elemento não ser esperado para o grupo.

Este morfótipo possui processo retroarticular (caracter 122), ainda que pouco desenvolvido. *Bolet et al.* (2014) consideraram-no presente.

Blanus mendezi difere do morfótipo atual *B. cinereus* devido a presença do esplenial (caracter 124).

Sendo assim *Blanus mendezi* é um Blanidae, que por outro lado pode ser um morfótipo transicional entre esta família e Trogonophidae e Amphisbaenidae. Seria um forte indício que estes morfótipos africanos teriam se originado na Laurásia, e migrado para a África via Europa.

Esta Dissertação de Mestrado não teve acesso à observação direta de morfótipos fósseis e recentes de Blanidae, que por sua vez ainda são pouco documentados osteologicamente.

Portanto ficou restrito ao morfótipo de *Blanus cinereus* utilizado por Kearney (2003) e Hembree (2007). Assim, a presente Dissertação sugere uma análise filogenética exclusiva para estes grupos, constando todos os Blanidae conhecidos, para elucidar a interelação entre estas famílias.

Com esta proposta, possivelmente *Blanus mendezi* seja alocado dentro de Blanidae, diferente do ocorrido nesta análise, em um ramo exclusivo, suportado em um caracter.

5.1.6. Clado III

Diagnóstico.

Clavícula ausente; resquício do fêmur ausente; extracolumela bem desenvolvida; epihial ausente.

Composição.

Trogonophidae e Clado IV.

Comentários.

Diferente de Kearney (2003), no presente Estudo, Trogonophidae foi alocada como mais basal em relação a Amphisbaenidae e Rhineuroidea, e não como grupo irmão de Amphisbaenidae. Assim o clado "Amphisbaenoidea", proposto por Kearney (2003), não ocorre.

Esta topologia ocorreu devido ao acréscimo de *Blanus mendezi*, o qual compartilha caracteres com Trogonophidae basais, bem como *Trogonophis wyegmani.*

Outro fator importante para esta topologia foi a correção do equivocado caracter 2 de Kearney (2003), uma vez que os Trogonophidae, utilizados em sua análise, não possuem seção transversa do corpo invertido em forma de "U" (3) (GANS, 1960), o que seria compreendido como um estado apomórfico para Amphisbaenia, porém cilindrico (0), como ocorrido com Amphisbaenidae.

5.1.7. Clado Trogonophidae

Diagnóstico.

Cauda curta; ausência de autotomia caudal; crânio em "forma de espátula"; dentição acrodonte; processo nasal do pré-maxilar bastante alongado; escapulocoracóide voltado posteriormente; maioria dos morfótipos com forte angulação crânio-facial.

Composição.

Todos os morfótipos de Trogonophidae, incluindo aqueles menos derivados, como *Trogonophis wyegmani* e *Listromycter leakeyi*.

Comentários.

Seu crânio é similar a Rhineuridae, no entanto o grupo possui maior suporte para relacioná-lo como basal em relação a Amphisbaenidae.

Deste modo podemos observar convergência adaptativa em Amphisbaenia.

O morfótipo de *Listromycter leakeyi*, descrito por Charig & Gans (1990) como Amphisbaenidae, demonstra maior similaridade com Trogonophidae, o que também corrobora Kearney (2003).

5.1.8. Clado IV

Diagnóstico.

Esterno ausente; escapulocoracóide ausente.

Composição. Amphisbaenidae e Rhineuroidea.

Comentários.

Com Trogonophidae alocados como basais nesta análise, Amphisbaenidae foram colocados como grupo irmão de Rhineuroidea. Deste modo os Amphisbaenidae de crânio generalizado estão mais próximos daqueles cujo crânio é modificado.

5.1.9. Clado Amphisbaenidae

Diagnóstico.

Sutura interdigital entre frontais; processo palatal do maxilar curto.

Composição.

Amphisbaenidae de crânio em forma de quilha e generalizado, e Cadeidae.

Comentários.

Amphisbaenidae é a família mais abundante e heterogênea entre os Amphisbaenia. Gans (2005) aponta uma média de 178 espécies. Nesta Dissertação de Mestrado, bem como no trabalho de Kearney (2003), Amphisbaenidae possui táxons divididos em diferentes ramos.

O primeiro consiste na presença de morfótipos de crânio especializado em forma de quilha, como *Anops kingi*. O segundo corresponde aos morfótipos de Amphisbaenidae compostos apenas por aqueles cujo crânio é generalizado.

Semelhante ao ocorrido no trabalho de Kearney (2003), este ramo sofreu politomia neste Trabalho.

Isto ocorre devido estes possuírem crânio bastante semelhante, o que impossibilita análise filogenética com base osteológica.

De maneira desavisada, a osteologia indicaria sinonímia para a maioria destes morfótipos. Portanto são analisados essencialmente com filogenia molecular ou morfologia de tecidos não resistentes (MOTT & VIEITES, 2009).

Por outro lado, mesmo se utilizando destes recursos, Mott & Vieites (2009) consideraram táxons morfologicamente distintos, tais como *Leposternon*, como sinonímia de *Amphisbaena*. Esta Dissertação de Mestrado discorda, uma vez que este gênero possui características morfológicas extremamente distintas daquelas encontradas em *Amphisbaena*.

Leposternon foi revalidado, considerado um grupo parafilético de *Amphisbaena* (RIBEIRO *et al.*, 2011).

Portanto podemos observar que diferentes metodologias podem sofrer resultados distintos.

O terceiro ramo consiste de morfótipos com crânio especializado, tais como *Leposternon microcephalum*.

Este ramo é irmão de Rhineuridae, nomeado por Kearney (2003) como "Rhineuroidea", que por sua vez não deve ser considerado, em vista que Rhineuridae tem sido tratado como basal em novas abordagens filogenéticas (MACEY *et al.*, 2004; VIDAL & HEDGES, 2005; VIDAL *et al.*,2008).

5.1.9.1. Amphisbaena braestrupi e A. laurenti

O registro fóssil de Amphisbaenidae é ainda mais escasso em relação à Rhineuridae. Na América do Sul são conhecidos alguns fragmentos de crânios, maxilas e vértebras do Cenozóico, o que dificulta sua análise.

O presente Trabalho incluiu na análise os holótipos de *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* de Lagoa Santa (Minas Gerais - Brasil), datadas do neo-Pleistoceno, descritos por Gans & Montero (1998).

Ambos são compostos apenas pela caixa craniana. A análise desta Dissertação de Mestrado indicou equivalência taxonômica com Amphisbaenidae de crânio generalizado, o que corrobora o trabalho de Gans & Montero (1998), os quais consideraram-nos semelhantes ao morfótipo recente de *Amphisbaenia alba*.

Estes morfótipos possuem importante informação para Paleogeografia e dispersão do grupo no Brasil.

5.1.9.2. Cadea blanoides

Diagnóstico. Crista occipital ausente.

Composição.

Cadea blanoides (Cadeidae) e Amphisbaenidae de crânio generalizado

Comentários.

No consenso estrito de Kearney (2003), *Cadea blanoides* não está bem definido. Sofre politomia com o ramo que origina Amphisbaenidae de crânio generalizado, com aqueles em forma de quilha.

No presente Estudo foi observado que Cadeidae estaria situada entre os Amphisbaenidae. Especificamente apomórfico em relação aos morfótipos de crânio em forma de quilha, e plesiomórfico em relação aqueles de crânio generalizado.

Devido sua posição nesta análise morfológica, e considerando *Cadea blanoides* como pertencente a outra nova família (VIDAL *et al.*, 2008), pode-se inferir que Amphisbaenidae não seria monofilético.

Seria mais parcimonioso considerar *Cadea* como Amphisbaenidae de crânio generalizado, conforme Gans (2005).

Cadea pode ser considerado importante no aspecto paleobiogeográfico de Amphisbaenia, principalmente para morfótipos da América do Sul.

Estes (1983) considerou a morfologia da mandíbula de Oligodontosauridae bastante semelhante à Cadeidae. A análise filogenética não apresenta relações entre eles. Todavia Oligodontosauridae é conhecido por apenas um fragmento da parte anterior de mandíbula, associada à Rhineuridae.

A descoberta de um crânio completo deste morfótipo poderia elucidar a possível relação entre Rhineuridae com Cadeidae, ou mesmo de Rhineuridae com Amphisbaenidae.

5.1.10. Clado Rhineuroidea

Diagnóstico.

Forte angulação crânio-facial; escamas peitorais diferenciadas; processo retroarticular voltado ventralmente; arcos neurais estriados; margem posterior do tronco vertebral denticulado; ílio curvado medialmente em relação à cloaca; côndilo occipital em forma de "U".

Composição.

Amphisbaenia de crânio em "forma de pá", e Rhineuridae.

Comentários.

Esta análise, bem como Kearney (2003), apresentam Amphisbaenidae com características próximas de Rhineuridae. Entretanto o histórico de Amphisbaenia demonstra convergência adaptativa para esta família.

Se deste modo for considerado *Rhineura* como grupo irmão de Bipedidae, morfótipos de Amphisbaenidae atualmente pertencentes a Rhineuroidea seriam alocados entre os Amphisbaenidae. Todavia é mantido este clado, com base no consenso estrito desta Dissertação de Mestrado.

5.1.11. Clado Rhineuridae

Diagnóstico.

Processo nasal do pré-maxilar pouco desenvolvido, não separando nasais; narinas se abrem ventralmente; maxilar com maior número de dentes; processo dentário do coronóide sobrepõe o dentário; processo pôstero-dorsal da costela ausente; pterigóide faz contato com vômer.

Composição. Oligodontosauridae, Rhineuridae e Hyporhinidae. Comentários.

Oligodontosauidae é tido como grupo irmão em relação a todos os Rhineuridae e Hyporhinidae, sustentado pelo caracter 127 com estado (0).

Kearney (2003) removeu *Rhineura amblyceps*, *R. hibbardi*, *R. hatcheri* e *R. wilsoni* de sua análise. Hembree (2007) sugere que *Jepsibaena minor*, *R. hatcheni*, *R. wilsoni*, *R amblyceps* e *R. attenuatus* são sinonímias.

O presente Trabalho considerou as contribuições de Hembree (2007) em relação aos morfótipos previamente removidos por Kearney (2003), uma vez que o trabalho de Taylor (1951) descreve holótipos bastante fragmentados. Deste modo seria esperado obter resultado semelhante a Hembree (2007), entretanto é possível observar que *Rhineura hibbardi* possui características exclusivas, bem como outras compartilhadas com o morfótipo recente de *R. floridana*, que por sua vez é tido na presente análise, assim como Kearney (2003), como táxon plesiomórfico em relação à maioria dos Rhineuridae e Hyporhinidae.

Hembree (2007), com base em novos espécimens, considerou ausente o contato entre nasal e maxilar de *Rhineura hibbardi* (ver caracter 35), o que o diferencia dos demais rineuridos. Este mesmo morfótipo apresenta depressões subcirculares próximas à borda ântero-medial do parietal suaves ou mesmo ausentes (ver caracter 55), semelhante à *R. floridana*.

Os demais morfótipos de rineuridos, previamente removidos por Kearney (2003), compartilham os mesmos estados, fortalecendo a proposta de Hembree (2007).

Ainda que a situação do grupo ocasione uma análise confusa e artificial (Hembree, 2007), o presente Estudo não considera a sinonímia como algo esclarecedor para estes morfótipos fósseis. Esta situação ocorre em Amphisbaenidae recentes de crânio generalizado, os quais possuem osteologia bastante semelhante.

Portanto é possível considerar que haveriam espécies variadas de Rhineuridae, o que coloca em questão se devem ou não constituírem sinonímias. De todo modo, com exceção do morfótipo recente *Rhineura floridana*, não é possível realizar análise de tecido não resistente ou genético, o que impossibilita novas abordagens, utilizada para Amphisbaenidae.

A partir do ramo dos morfótipos de Rhineuridae, discutidos acima, ocorre cladogênese entre Ototriton solidus e Dyticonastis rensbergeri, Spathorynchus

fossorium e *S. natronicus*. Estes ramos corroboram a análise de Kearney (2003), no entanto não é clara a relação entre *Dyticonastis* e *Spathorynchus* na presente análise, que compartilham os caracteres 25, 30, 97 e 107.

À partir de *Ototriton* ramifica-se Hyporhinidae. Hembree (2007) considerou *Hyporhina tertia* como sinonímia de *H. galbreathi*, no entanto *H. tertia* apresenta "missing data". Deste modo podemos afirmar apenas que se trata de um Hyporhinidae, devido caracteres compartilhados com o grupo. No entanto é necessário parcimônia em afirmar se é ou não sinonímia.

Bem como apontou Kearney (2003), a forma como estes táxons estão arranjados, Rhineuridae não aparenta ser monofilético.

A descoberta de novos morfótipos fósseis em melhor estado, e caracteres mais específicos, são essenciais para a resolução da interelação de Rhineuridae e Hyporhinidae.

5.1.12. Táxon não-anfisbênio

5.1.12.1. Cryptolacerta hassiaca

O morfótipo *Cryptolacerta hassiaca*, do Eoceno, foi considerado por Müller *et al.* (2011), com características às quais deram origem àquelas compartilhadas entre os Amphisbaenia. Tais como crânio acinético, região pós-orbital mais desenvolvida em relação ao tamanho total do crânio, órbitas reduzidas, parietais possivelmente fazendo contato com o processo proótico, elementos frontais suturados interdigitalmente, entre outros.

No entanto a presente Dissertação de Mestrado considera o tema relativo.

A princípio, o morfótipo é bastante diferente de Amphisbaenidae. Não possui crista sagital, de outro modo seu parietal é transpassado por um forâmen. Na reconstituição de Müller *et al.* (2011) consideraram as fenestras como ausentes, porém a forma em que os elementos craniais estão desarticulados não permite discriminar este caracter;

Para Müller *et al.* (2011), vestígios da crista ventroparietal indicariam aproximação ou sutura com proótico. Do mesmo modo, o estado do holótipo não permite discriminações.

Vestígios das escamas cefálicas de *Cryptolacerta hassiaca* demonstram serem diferentes daquelas encontradas em Amphisbaenia, mesmo que o autor tenha considerado a presença de escamas fundidas.

Müller *et al.* (2011) observaram frontais suturados interdigitalmente, com sobreposição óssea entre estes elementos. Para este Estudo, esta característica pode ser considerada como convergência adaptativa para o modo de vida fossorial, tendo ainda importante a compreensão de como teria ocorrido o processo de interdigitalização de elementos faciais em Squamata, uma vez que em *Cryptolacerta hassiaca* são bastante leves, no entanto sem a necessidade de interrelação com Amphisbaenia.

Demais suturas cranianas não apresentam interdigitalização, mas sim serreamento.

Sua costela não apresenta processos ântero-ventral e pôstero-dorsal.

Suas cinturas pélvica e escapular são significativamente bem desenvolvidas, com membros completos. Sua fórmula falangeal é completa, e se assemelha aos demais lacertiformes.

O holótipo está severamente desarticulado e sua região palatal apresenta-se inacessível. Deste modo muitos caracteres não puderam ser observados.

Devido caracteres genéricos, esta Dissertação de Mestrado considera sua posição filogenética incerta. No consenso estrito foi alocada em um ramo basal entre lacertiformes, e nenhuma árvore demonstrou relação estreita com Amphisbaenia. Entretanto é importante ressaltar que sua posição pode sofrer mudanças com inclusão de caracteres mais específicos, bem como análise de material em melhores condições.

De modo conservador podemos considerar *Cryptolacerta hassiaca* morfologicamente semelhante à lacertiformes não-anfisbênios.

5.2. PALEOECOLOGIA

Com base em aspectos geológicos, referentes à ocorrência de Amphisbaenia fósseis, foi possível observar que estes viviam em ambiente sub-tropical.

Alguns morfótipos foram encontrados em matriz carbonática, por exemplo *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* em Lagoa Santa. Entretanto não é conhecida a ocorrência destes animais em cavernas, o mais provável é que estes tenham sido transportados e posteriormente depositados neste ambiente.

Morfótipos fósseis apresentam osteologia craniana marcantemente modificada para modo de vida fossorial, sua dentição sendo especializada para alimentação durófaga, corpo alongado. Sendo assim pode-se inferir que estes morfótipos apresentam Paleoecologia bastante similar com Amphisbaenia recentes.

5.3. PALEOBIOGEOGRAFIA

A Paleobiogeografia de Amphisbaenia ainda é pouco compreendida, devido à escassez de fósseis conhecidos. Este hiato no conhecimento de fósseis do grupo resultou em inferências na literatura especializada, tais como afirmar sua origem durante o Triássico, o que até o momento não possui provas contundentes.

Fósseis norte-americanos da Era Cenozóica apresentavam características morfológicas bastante derivadas para o hábito fossorial, o que indicaria ancestrais de Amphisbaenia ainda mais antigos, que Kearney (2003) considerou como "fantasmas". Portanto não se pode afirmar com exatidão sua origem.

Alguns morfótipos não-Amphisbaenia, tais como Sineoamphisbaena hexatabularis e Cryptolacerta hassiaca, podem contribuir com informações morfológicas de como teriam sido os ancestrais de Amphisbaenia, inferindo sua origem na Laurásia.

Através da análise de Parcimônia de Brooks foi possível abordar a Paleobiogeografia de Amphisbaenia. Esta análise permitiu inferir a dispersão do grupo com base no material fóssil disponível.

5.3.1. Análise de Parcimônia de Brooks

A partir do consenso estrito obtido anteriormente (Figura 5), os ramos que compõem Amphisbaenia foram devidamente numerados, para a realização da análise de Parcimônia de Brooks (Figura 4).



Figura 6. Consenso estrito de Amphisbaenia, com ramos numerados para Parcimônia de Brooks.

A partir dos números obtidos para os táxons na Figura 6 foi elaborado o Quadro 2, apresentando respectivamente as localidades em que estes táxons ocorrem. Esta abordagem permite a elaboração de uma matriz para análise de geodispersão biótica (Quadro 4 em Apêndices).

Estratigrafia / Localização	Códigos	Táxons
Lagoa Santa, Minas Gerais	20, 21	Amphisbaena laurenti, A. braestrupi
Formação Crystal River, Florida	28	Rhineura floridana
Bacia Vallès-Penedès, Península Ibérica	3	Blanus mendezi
Formação Kulu, Kênia	5	Listromycter leakeyi
Formação John Day, Oregon	33	Dyticonastis rensbergeri
Formação White River; Colorado, Nebraska, Wyoming, Dakota do Sul	27, 30, 31, 35, 36, 37	Rhineura hibbardi, R. hatcherii, Spathorhyncus natronicus, Hyporhina antiqua, H. tertia, H. galbreathi
Formação Wind River, Wyoming	29, 32, 34	Jepsibaenia minor, Spathorhyncus fossorium, Ototriton solidus
Formação Fort Union, Wyoming	26	Oligodontosaurus wyomingensis
Baja California, Mexico	1	Bipes biporus
Península Ibérica	2	Blanus cinereus
Marrocos, Argélia e Tunísia	4	Trogonophis wiegmanni
Irã, Iraque, Arábia Saudita, Kwait, Emirados Árabes Unidos, Oman	7	Diplometopon zarudnyi
Socotra	6	Pachycalamus brevis
Somália	8	Agamodon anguliceps
Tanzânia	10, 11	Geocalamus acutus, Ancylocranium ionidesi
Kênia	10	Geocalamus acutus
Zimbawe, Botswana	24, 25	Monopeltis capensis, Dalophia longicauda
Namíbia	25	Dalophia longicauda
Ghana, Togo, Costa do Marfím, Burkina Faso	15	Cynisca leucura
Camarões	9	Baikia africana
Nigéria	9, 15	Baikia africana, Cynisca leucura
Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Perú, Bolívia	19	Amphisbaena alba
Colômbia	12	Mesobaena huebneri
Venezuela	12, 13	Mesobaena huebneri, Anops kingi
Uruguai	13, 17	Anops kingi, Amphisbaena darwini
Cuba	14, 18	Cadea blanoides, Amphisbaena cubana
Brasil (Norte e Nordeste)	16, 19, 22	Bronia brasiliana, Amphisbaena alba, Aulura anomala
Brasil (Sudeste)	19, 23	Amphisbaena alba, Leposternon microcephalum
Brasil (Sul)	13	Anops kingi

Quadro 2. Áreas de ocorrência e táxons utilizados na análise de Parcimônia de Brooks.

Através do quadro acima é possível observar a ocorrência de um mesmo táxon em mais de uma localidade, bem como táxons que não pertencem a um grupo monofilético.



Figura 7. Consenso estrito de áreas onde ocorrem Amphisbaenia (Análise de Brooks Primária).

O Consenso Estrito das áreas onde ocorrem Amphisbaenia (Figura 7) demonstra que alguns táxons não corroboram a hipótese nula de vicariância, o que mostra uma história complexa para o grupo.

Sul do Brasil, Uruguai, Venezuela e Colombia sofreram politomia na análise primária, devido à presença de táxons os quais não formam um grupo monofilético. O mesmo ocorre em Cuba, em relação a localidades sul-americanas e africanas.

Deste modo foi elaborada uma matriz para parcimônia secundária (Quadro 5 em Apêndices) (BROOKS *et al.*, 2001).



Figura 8. Consenso estrito de áreas onde ocorrem Amphisbaenia, à partir da matriz (Figura 8 em Apendices) (Análise de Brooks Secundária).

A Figura 8, representando a Análise Secundária de Brooks, ainda apresenta politomia, devido alguns Amphisbaenidae de crânio generalizado também sofrerem politomia na análise filogenética. Portanto não foi possível analisar com exatidão sua dispersão.

O cladograma acima demonstra forte relação entre Península Ibérica e Norte da África, o que fortalece a hipótese sobre a origem dos morfótipos africanos vindos da Laurásia.

Localidades africanas, por sua vez, teriam compartilhado morfótipos inúmeras vezes com o Novo Mundo.

A análise também demonstrou relação entre localidades africanas modernas, com as bacias norte-americanas. Este resultado possivelmente sofreu interferência, devido à forte homoplasia sofrida por morfótipos de crânio modificado, correspondentes ao Clado Rhineuroidea. Portanto o acréscimo de novos morfótipos fósseis, com características primitivas, poderia elucidar sua real distribuição.

Provavelmente táxons norte-americanos teriam alguma relação com europeus. Contudo não são conhecidos fósseis laurasianos que possam dar suporte a esta hipótese (ver possível dispersão de Rhineuridae).

De modo geral, localidades sul-americanas estão relacionadas com africanas. Sendo assim, sua dispersão teria ocorrido quando ambos os continentes ainda estavam interligados, durante o Cretáceo, o que será abordado no próximo item. Vidal *et al.* (2008) sugeriram que esta dispersão poderia ter ocorrido através de balsas naturais, o que seria plausível.

5.3.1.1. Possivel dispersão de Amphisbaenidae de crânio generalizado

Esta Dissertação atenta para a correlação de Amphisbaenidae de crânio em "forma de pá" brasileiros (*Leposternon microcephalum*), com aqueles africanos (*Monopeltis capensi*, *Dalophia longicauda*). Correspondem respectivamente à região Sudeste do Brasil e Sudoeste da África.

Podemos levantar duas hipóteses para relação de tais táxons.

Na primeira teriam um ancestral comum entre América do Sul e / ou África durante a Era Mesozóica, quando estes continentes estavam unidos (Mapa 12).

Hembree (2006) ressalta que não teria sido possível enquanto o Gondwana era completo, pois não ocorre registro de Amphisbaenia na Índia e Austrália (Mapa 13).

Nesta hipótese teriam desenvolvido crânio modificado por convergência adaptativa, posteriormente à vicariância causada pelo rifteamento entre América do Sul e África.

É importante observar que ausência de fósseis mesozóicos não permite confirmar uma rota através do Atlântico.

Os únicos registros seguros de Amphisbaenia na América do Sul e África datam do Pleistoceno (Mapa 14).

A segunda hipótese prevê dispersão à partir da Laurásia, de forma independente entre Américas e África, ocorrida durante a Era Cenozóica (Mapa 14). Morfótipos derivados teriam obtido tais características através de convergência adaptativa em ambos os continentes. De acordo com Gans (1990), a morfologia destas Amphisbaenia permite viver em locais mais profundos nestas regiões semiáridas. Deste modo poderiam ter dispersado independentemente, e ainda assim compartilhar mesmas características morfológicas, na mesma latitude, em diferentes continentes.

Esta segunda hipótese corrobora a presença de *Bipes* na América Central e *Blanus* na Peninsula Ibérica, duas importantes rotas migratórias entre Laurásia com Ámerica do Sul e África. E ambos morfótipos apresentam características primitivas, tais como vestigios de cintura e membros desenvolvidos em *Bipes*.



120 Ma

Mapa 12. Reconstituição paleogeográfica do Cretáceo Inferior (Gerado através do ODSN Plate Tectonic Reconstruction Service (http://www.odsn.de/odsn/services/paleomap/paleomap.html)).



75.0 Ma

Mapa 13. Reconstituição paleogeográfica do Cretáceo Superior (Gerado através do ODSN Plate Tectonic Reconstruction Service (http://www.odsn.de/odsn/services/paleomap/paleomap.html)).



2.5 Ma

Mapa 14. Reconstituição paleogeográfica do Pleistoceno (Gerado através do ODSN Plate Tectonic Reconstruction Service (http://www.odsn.de/odsn/services/paleomap/paleomap.html)).

5.3.1.2. Possível dispersão de Rhineuridae

De acordo com a presente análise de Brooks, Rhineuridae teriam se dispersado à partir de Wyoming para Flórida, Colorado, Nebraska, Dakota do Sul e Oregon. Com base na datação destes fosseis, Flórida e Oregon teriam se isolado dos demais Rhineuridae.

Segundo Kearney (2003), Rhineuridae poderia ter se originado a partir de uma Amphisbaenia de crânio generalizado, até este momento não encontrado.

Com base na ocorrência destes morfótipos (Quadro 1) foi possível observar abundância de anfisbênias nas Grandes Planícies no Centro dos Estados Unidos, do início até metade da Era Cenozóica. Mas como bem apontou Berman (1973) desaparecem das Grandes Planícies do Centro dos Estados Unidos, durante o Plioceno.

Holman (1959) encontrou na Flórida um fóssil datado do Pleistoceno, bastante fragmentado, associado ao moderno *Rhineura floridana*.

De acordo com Webb (1977), a América do Norte era coberta por grandes florestas durante o início da Era Cenozóica. Com eventos de resfriamento este ambiente se transformou em savanas, muito bem compreendido através da evolução dos mamíferos.

A ocorrência de Amphisbaenia é bastante conhecida em savanas africanas, deste modo podemos inferir que o desaparecimento de quase todas as espécies de Rhineuridae ocorreu em decorrência destas mudanças climáticas.

O morfótipo recente *Rhineura floridana* possivelmente sobreviveu às mudanças ambientais devido sua ocorrência na Península Floridana, que permaneceu quente. Esta hipótese pode ser fortalecida se comparada com a ocorrência de crocodylomorfos, os quais também foram abundantes por grande parte da América do Norte durante a Era Cenozóica, e atualmente ocorrem predominantemente na Flórida, ou no Sudeste dos Estados Unidos.

6. CONCLUSÕES

Mesmo diante de uma extensa revisão bibliográfica, reconsideração de equívocos cometidos, bem como revisão das matrizes de Kearney (2003) e Hembree (2007), de modo geral os resultados se mostraram congruentes com aqueles anteriormente obtidos pelos autores.

Amphisbaenia trata-se de um grupo monofilético. Mas pautado nos caracteres aqui utilizados, *Cryptolacerta hassiaca* não faz parte desta ordem.

Bipes e *Blanus* são basais, entretanto *Blanus mendezi* não está claramente alocado, necessitando a comparação com os demais Blanidae conhecidos. De todo modo, este morfótipo apresenta similaridades com Trogonophidae.

Amphisbaenidae sofre problemas taxonômicos, primeiramente por conta de sua osteologia genérica, em segundo lugar devido alguns morfótipos serem bastante derivados, o que os classifica em clados diferentes, o que também influencia no resultado de dispersão paleobiogeográfica.

Deste modo, seria importante revisar todos os Amphisbaenidae recentes, com base principalmente em morfologia de tecidos não resistentes e genética.

Com base na morfologia, *Cadea* não possui suporte o bastante para uma família. É importante ressaltar que esta proposta se deu por meio de filogenia molecular.

Trogonophidae apresenta marcantes modificações para o modo de vida fossorial. *Trogonophis* compartilha características com morfótipos generalizados, colocando-se próximo à Amphisbaenidae no trabalho de Kearney (2003).

Mas com o acréscimo de *Blanus mendezi* o grupo foi alocado como basal em relação à Amphisbaenidae, podendo inferir-se estrita relação entre Blanidae e Trogonophidae. Este resultado é importante do ponto de vista da dispersão paleobiogeográfica entre Europa e África.

O mesmo padrão foi observado na análise da Parcimônia de Brooks.

É importante ressaltar que Trogonophidae pode sofrer convergência adaptativa devido seu crânio modificado. Deste modo, a real relação entre Blanidae ou Amphisbaenidae é incerta.

Rhineuridae é tido como grupo apomórfico, com a maior e mais antiga assembléia de fósseis conhecida, localizada na América do Norte. O fóssil documentado mais antigo é *Oligodontosaurus wyomingensis*, necessitando de novos
parátipos com crânio preservado, que poderiam contribuir para a compreensão da evolução dos morfótipos norte-americanos.

Fósseis cenozóicos de *Rhineura* são bastante especializados para o modo de vida fossorial. Assim é contundente a hipótese de Berman (1973), o qual considera sua origem ainda mais antiga.

Não há registros conhecidos de Amphisbaenia generalizados na América do Norte. Deste modo Rhineuridae é uma incógnita, e sua origem ainda é obscura. Se comparado ao morfótipo recente de *Bipes* é bastante clara a ocorrência de uma convergência adaptativa em Rhineuridae.

Morfótipos de *Rhineura* são tratados como sinonímia por Hembree (2007). Entretanto poderia ocorrer o mesmo que em Amphisbaenidae, cujo crânio é bastante semelhante, porém com base comparativa de tecidos não resistentes é sabida a ocorrência de várias espécies.

Infelizmente não é possível este tipo de abordagem em fósseis, mas com este histórico é difícil afirmar ou negar sinonímia. Possivelmente uma análise mais detalhada possa apurar melhor as diferenças.

As novas observações de Hembree (2007) foram bastante importantes para acréscimo na matriz desta Dissertação, porém o resultado ainda é bastante artificial. Entretanto foi observado que *Rhineura hibbardi* teria similaridades com o recente *R. floridana*.

Com base no consenso estrito, a origem de Amphisbaenia é provavelmente laurasiana, abordagem que foi explorada por meio da Parcimônia de Brooks.

Podemos considerar duas hipóteses para origem e dispersão de Amphisbaenia: Na primeira assumimos que o grupo teria origem mesozóica, mas sem registro fóssil até o momento. Nesta proposta Rhineuridae teria surgido na própria Laurásia, e os demais Amphisbaenia poderiam ter migrado da Laurásia para África e posteriormente entre África e América do Sul, ainda durante a Era Mesozóica.

No âmbito desta proposta, os Amphisbaenia sul-americanos deveriam surgir muito antes, quando Laurásia e Gondwana ainda estam unidas, o que é menos parcimonioso. O maior problema para esta hipótese é a ausência de fosseis.

Na segunda hipótese podemos considerar que Rhineuridae também teria surgido na própria Laurásia. Porém os demais Amphisbaenia teriam dispersão independente entre África e América via Laurásia durante a Era Cenozóica, o que justificaria a ocorrência de *Bipes* no México e *Blanus* na África, ambos com características primitivas.

Nesta hipótese ambos os continentes apresentariam táxons com similaridades filogenéticas entre si por convergência adaptativa para o ambiente, a qual pode ser verificada em morfótipos recentes em latitudes próximas na América do Sul e África, cujo crânio modificado permite viver em profundidade relativamente maior, onde o solo é mais umido.

Esta segunda hipótese é mais coerente com o registro fóssil disponível, entretanto o acréscimo de novos morfótipos podem ser mais incisivo para esta análise.

Amphisbaenia é um grupo ainda pouco estudado, porém bastante interessante por se tratar de um grande exemplo das adaptações sofridas para a sobrevivência em um ambiente inóspito.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGNOLIN, F.; JOFRÉ, G. Nuevos registros de Squamata (Reptilia) para el Pleistoceno superior del Norte de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. **Papéis Avulsos de Zoologia** <u>51</u> (4): 49-58, 2011.

ALBRIGHT, B. L.; WOODBURNE, M. O.; FREMD, T. J.; SWISHER, C. C.; MACFADDEN, B. J.; SCOTT, G. R. Revised Chronostratigraphy and Biostratigraphy of the John Day Formation (Turtle Cove and Kimberly members), Oregon, with implications for updated calibration of the Arikareean North American Land Mammal Age. **The Journal of Geology** <u>116</u>: 211-237, 2008.

ALEXANDER, A. A.; GANS, C. The pattern of dermal-vertebral correlation in snakes and amphisbaenians. **Zoologische Medelingen** <u>41</u> (11): 171-190, 1966.

ANTONIAZZI, M. M.; JARED, C.; PELLEGRINI, C. M. R.; MACHA, N. Epidermal glands in Squamata: morphology and histochemistry of the pre-cloacal glands in *Amphisbaena alba* (Amphisbaenia, amphisbaenidae). **Zoomorphology** <u>113</u>: 199-203, 1993.

ANTONIAZZI, M. M.; JARED, C.; JUNQUEIRA, L. C. U. Epidermal glands in Squamata: fine structure of pre-cloacal glands in *Amphisbaena alba* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). **Journal of Morphology** <u>221</u>: 101-109, 1994.

AUGÉ, M. L. Amphisbaenians from the European Eocene: a biogeographical review. **Palaeobiology Palaeoenvironment** <u>92</u>: 425-443, 2012.

AULER, A. S.; SMART, P. L.; WANG, X; PILÓ, L. B.; EDWARDS, L.; CHENG, H. Cyclic sedimentation in Brazilian caves: mechanisms and palaeoenvironmental significance. **Geomorphology** <u>106</u>: 142-153, 2009.

BERMAN, D. S. *Hiporhina terlia*, new species (Reptilia : Amphisbaenia), from the early Oligocene (Chadronian) White River Formation of Wyoming. **Annals of the Carnegie Museum** <u>44</u>: 1-10, 1972.

BERMAN, D. S. *Spathorhinchus fossorium*, a middle Eocene amphisbaenian (Reptilia) from Wyoming. **Copeia** 1973: 704-721, 1973.

BERMAN, D. S. A new amphisbaenian (Reptilia: Amphisbaenia) from the early Oligocene of Wyoming. **Journal of Paleontology** <u>50</u>: 165-174, 1976.

BERMAN, D. S. *Spathorhyncus natronicus,* a new species of rhineurid amphisbaenian (Reptilia) from the early Oligocene of Wyoming. **Journal of Paleontology** <u>51</u>: 986-991, 1977.

BESTLAND, E. A. A Miocene Gilbert-type fan-delta from a volcanically influenced lacustrine basin, Rusinga Island, Lake Victoria, Kenya. Journal of the Geological Society <u>148</u>: 1067-1078, 1991.

BOLET, A.; DELFINO, M.; FORTUNY, J.; ALMÉCIJA, S.; ROBLES, J. M.; ALBA, D. M. An amphisbaenian skull from the European Miocene and the evolution of Mediterranean worm lizards. **Plos One** <u>9</u> (6): 1-16, 2014.

BONAPARTE, C. L. Specchio generale dei Sistemi Erpetologica, Anfibiologico ed Ittiologico. Milano, Luigi di Giacomo. Pirola. 1-11, 1845.

BROOKS, D. R. Henning's parasitological method: a proposed solution. **Systematic Zoology** <u>30</u>: 229-249, 1981.

BROOKS, D. R. Parsimony analysis in Historical Biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. **Systematic Zoology** <u>39</u> (1): 13-30, 1990.

BROOKS, D. R.; VAN VELLER, M. G. P.; MCLENNAN, D. A. How to BPA, really. Journal of Biogeography <u>28</u>: 345-358, 2001.

CAMERON, H. D.; GANS, C. The *Amphisbaena* of antiquity: thoughts about the origin of the name. **British Journal of Herpetology** <u>5</u>: 603-606, 1977.

CARROLL, R. L. Vertebrate Paleontology and Evolution. New York: W. H. Freeman, 1988. 698p.

CHARIG, A. J.; GANS, C. Two new amphisbaenians from the lower Miocene of Kenia. **Bulletin British Museum Natural History (Geology)** <u>46</u> (1): 19-36, 1990.

COOMBS, M. C.; HUNT, R. M. J; STEPLETON, E.; ALBRIGHT, B. L.; FREMD, T. J. Stratigraphy, Chronology, Biogeography, and Taxonomy of early Miocene small chalicotheres in North America. **Journal of Vertebrate Paleontology** <u>21</u> (3): 607-620, 2001.

COPE, E. D. On the characters of the higher groups of Reptilia Squamata and especially of the Diploglossa. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** <u>16</u>: 224-231, 1864.

DILLHOFF, R. M.; DILLHOFF, T. A.; DUNN, R. E.; MEYERS, J. A.; STROMBERG, C. A. E. Cenozoic Paleobotany of the John Day Basin, Oregon."*In*": O'CONNOR, J.; DORSEY, R. (editors) Geologic field trips through the dynamic landscapes of the Pacific Northwest. **Portland, Geological Society of America Field Guide** <u>15</u>: 135-164., 2009.

ESTES, R. Lower vertebrates from the Fort Union Formation, late Paleocene, Big Horn Basin, Wyoming. **Herpetologica** <u>31</u> (4): 365-385, 1975.

ESTES, R. Sauria terrestria, Amphisbaenia. *In*: KUHN, O.; WELLNHOFER, P. (editores) *Handbuch der Paläoherpetologie*. New York: Fischer Verlag, Stuttgart, 1983, 249p.

ESTES, R.; QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Phylogenetic relationships within Squamata. 119-282. *In*: ESTES, R.; PREGILL, G. K. (editores) Phylogenetic relationships of the lizard familes. Essays Commemorating Charles L. Camp. **Stanford University Press**, Stanford, California, 1988. EVANOFF, E.; PROTHERO, D. R.; LANDER, R. H. Eocene-Oligocene climatic change in North America: the White River Formation near Douglas, East-Central Wyoming. "*In*": PROTHERO D. R.; BERGGREN, W. A. (editores) Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. **Princeton University Press**, Princeton. 116-130, 1992.

FISHER, R. V.; RENSBERGER, J. M. Physical Stratigraphy of the John Day Formation, Central Oregon. **University of California Publications in Geological Sciences** <u>101</u>: 1-33, 1972.

FOUREAUX, G.; EGAMI, M. I.; JARED, C. ANTONIAZZI, M. M.; GUTIERRE, R. C.; SMITH, R. L. Rudimentary eyes of squamate fossorial reptiles (Amphisbaenia and Serpentes). **The Anatomical Record** 293: 351-357, 2010.

GANS, C. Studies on amphisbaenids (Amphisbaenia: Reptilia). A taxonomic revision of the Trogonophidae and a functional interpretation of the amphisbaenid adaptative pattern. **Bulletin of the American Museum of Natural History** <u>119</u>: 129-204, 1960.

GANS, C. Notes on amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 5. A redefinition and a bibliography of *Amphisbaena alba* Linné. **American Museum of Natural History** 2105: 1-31, 1962.

GANS, C. Terrestrial locomotion without limbs. **American Zoologist** <u>2</u>: 167-182, 1962 b.

GANS, C. Relative success of divergent pathways in amphisbaenian specialization. **The American Naturalist** <u>102</u> (926): 345-362, 1968.

GANS, C. Los anfisbenios, interesante grupo de reptiles minadores. **Endeavour** <u>28</u>: 146-151, 1969.

GANS, C. Studies on amphisbaenians (Amphisbaenia: Reptilia). A review of the amphisbaenid genus *Leposternon*. Bulletin of the American Museum of Natural History <u>144</u>: 379-464, 1971.

GANS, C. Biomechanics: an approach to Vertebrate Biology. Philadelphia, Lipincott, 261p, 1974.

GANS, C. The biological roles of taxonomic characteristics utilized in amphisbaenian classification. **British Journal of Herpetology** <u>5</u>: 611-615, 1975.

GANS, C. *Amphisbaena*: definition and Phylogeny. **British Journal Herpetology** <u>5</u>: 601-602, 1977.

GANS, C. The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. **Transactions of the Zoological Society of London** <u>34</u>: 347-416, 1978.

GANS, C. Patterns in amphisbaenian biogeography: a preliminary analysis. *In*: G. Peters and R. Hutterer (editores). **Vertebrates in the tropics**. Museum Alexander Koenig, Bonn. 133-143, 1990.

GANS, C. Checklist and Bibliography of the Amphisbaenia of the world. **Bulletin of the American Museum of Natural History** <u>289</u>: 1-30, 2005.

GANS, C.; MONTERO, R. Two new fossil amphisbaenids (Reptilia: Squamata) from the Pleistocene of Lagoa Santa (Minas Gerais, Brazil). **Steenstrupia** <u>24</u>: 9-22, 1998.

GANS, C.; WEVER. E. G. The ear and hearing in Amphisbaenia (Reptilia) **Journal of Experimental Zoology** <u>179</u>: 17-34, 1972.

GANS, C.; WEVER. E. G. The amphisbaenian ear: *Blanus cinereus* and *Diplometopon zarudnyi*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of** USA <u>72</u> (4): 1487-1490, 1975.

GARCÉS, M.; AUGUSTÍ, J.; CABRERA, L.; PARÉS, J. M. Magnetostratigraphy of the Vallesian (late Miocene) in the Vallès-Penedès Basin (Northeast Spain). **Earth and Planetary Science Letters** <u>142</u>: 381-396, 1996.

GILMORE, C. W. Fossil lizards of North America. **National Academy of Sciences**, <u>Memoir 22</u>, 1928, 201p.

GILMORE, C. W. Fossil lizards of Mongolia. Bulletin of the American Museum of Natural History <u>81</u>: 361-384, 1943.

GILMORE, C. W.; JEPSEN, G. L. A new Eocene lizard from Wyoming. Journal of Paleontology <u>19</u>: 30-34, 1945.

GOLOBOFF, P.; FARRIS, J.; NIXON, K. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics** <u>24</u>: 774-786, 2008.

GRAY, J. E. Catalogue of the tortoises, crocodyles, and amphisbaenians in the collection of the British Museum. London, **British Museum** 1: 1-80, 1844.

GREER, A. E.; GANS, C. The amphisbaenian carpus: how primitive is it? **Journal of Herpetology** <u>17</u>: 406, 1983.

GUNNELL, G. F. Eocene biodiversity: unusual occurrences and rarely sampled habitats. Volume 18. **Springer**. 2001, 442p.

HEMBREE, D. I. Amphisbaenia Paleobiogeography: evidence of vicariance and geodispersal patterns. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** <u>235</u>: 340-354, 2006.

HEMBREE, D. I. Phylogenetic revision of Rhineuridae (Reptilia: Squamata: Amphisbaenia) from the Eocene to Miocene of North America. **The Paleontological Institute, The University of Kansas** <u>15</u>: 1-20, 2007.

HEMBREE, D.; HASIOTIS, S. T. Paleosoils and ichnofossils of the White River Formation of Colorado: insight into soil ecosystems of the North American midcontinent during the Eocene-Oligocene transition. **Palaios** <u>22</u>: 123-142, 2007.

HOFFSTETTER, R.; GASC, J. P. Vertebrae and ribs of modern reptiles. 201-310, 1969. *In*: GANS, C.; PARSONS, T. (editores) **Biology of the Reptilia** 1. Academic Press, New York.

HOLMAN, J. A. Amphibians and reptiles from the Pleistocene (Illinoian) of Williston, Florida. **Copeia** <u>1959</u> (2): 96-102, 1959.

HUNT, R. M. J.; STEPLETON, E. Geology and Paleontology of the Upper John Day beds, John Day River Valley, Oregon. Lithostratigraphic and Biochronologic revision in the Haystack Valley and Kimberly áreas (Kimberly and Mount Misery quadrangles). **Bulletin of the American Museum of Natural History** <u>282</u>: 1-90. 2004.

JARED, C.; ANTONIAZZI, M. M.; SILVA, J.; FREYMÜLLER, E. Epidermal glands in Squamata: microscopical examination of precloacal glands in *Amphisbaena alba* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). **Journal of Morphology** <u>241</u>: 197-206, 1999.

KEARNEY, M. Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria: Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. **Herpetological Monographs** 17: 1-74, 2003.

KEARNEY, M. The phylogenetic position of *Sineoamphisbaena hexatabularis* reexamined. **Journal of Vertebrate Paleontology** <u>23</u> (2): 394-403, 2003 b.

KEARNEY, M.; STUART, B. L. Repeated evolution of limblessness and digging heads in worms lizard revealed by DNA from old bones. **Proceedings of the Royal Society** <u>271</u>: 1677-1683, 2004.

KEARNEY, M.; MAISANO, J. A.; ROWE, T. Cranial anatomy of the extinct amphisbaenian *Rhineura hatcherii* (Squamata, Amphisbaenia) based on high-

resolution X-Ray computed tomography. **Journal of Morphology** <u>264</u> (1): 1-33, 2005.

KRIJGSMAN, W.; GARCÉS, M.; LANGEREIS, C. G.; DAAMS, R.; VAN DAM, J. VAN DER MEULEN, A. J.; AGUSTÍ, J.; CABRERA, L. A new chronology for the middle to late Miocene continental record in Spain. **Earth and Planetary Science** Letters <u>142</u>: 367-380, 1996.

LARSON, E. E.; EVANOFF, E. Tephrostratigraphy and source of the tuffs of the White River sequences, "*In*": TERRY, D. O.; LAGARRY, H. E.; HUNT, R. M. J. (editores) Depositional environments, Lithostratigraphy and Biostratigraphy of the White River and Arikaree groups (late Eocene to early Miocene, North America): **Geological Society of America Special Paper** <u>325</u>: 1-14, 1998.

LEE, M. S. Y. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: toward a resolution of squamate relationships. **Biological Journal of the Linnean Society** <u>65</u>: 396-453, 1998.

LOVE, J. D. Cenozoic Geology of the Granite Montains área, Central Wyoming, U.S. **Geological Survey Professional Paper** <u>495-C</u>, 1970. 194p.

MACDONALD, J. R. Review of the Miocene Wounded Knee faunas of Southwestern South Dakota. Bulletin of the Los Angeles County Museum of Natural History Science <u>8</u>: 1-82, 1970.

MACEY, J. R.; PAPENFUSS, T. J.; KUEHL, J. V.; FOURCADE, H. M.; BOORE, J. L. Phylogenetic relationships among amphisbaenian reptiles based on complete mitochondrial genomic sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution** <u>33</u>: 22-31, 2004.

MONTERO, R.; GANS, C. The head skeleton of *Amphisbaena alba* Linnaeus. Annals of Carnegie Museum <u>68</u>: 15-80, 1999. MONTERO, R.; GANS, C.; LIONS, M. L. Embryonic heterozonata (Squamata: Amphisbaenidae). Journal of morphology <u>239</u>: 1-25, 1999.

MOTT, T.; VIEITES, D. Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. **Molecular Phylogenetics and Evolution** <u>51</u>: 190-200, 2009.

MÜLLER, J.; HIPSLEY, C. A.; HEAD, J. J.; KARDJILOV, N.; HILGER, A. WUTTKE, M.; REISZ, R. R. Eocene lizard from Germany reveals amphisbaenian origins. **Nature** <u>473</u>: 364-367, 2011.

NAVEGA-GONÇALVES, M. E. C.; SOUZA, A. M. Morfologias externa e interna (relevo da mucosa) do canal alimentar de *Amphisbaena vermicularis* Wagler, 1824 e *Leposternon microcephalum* Wagler, 1824 (Squamata, Amphisbaenia, Amphisbaenidae). **Publicações Avulsas do Instituto Pau Brasil de História Natural** <u>7</u>: 41-52, 2003.

NAVEGA-GONÇALVES, M. E. C. Anfisbênias: quem são essas desconhecidas ?. Ciência Hoje <u>34</u> (204): 66-68, 2004.

ODSN (OCEAN DRILLING STRATIGRAPHIC NETWORK). Plate Tectonic Reconstruction Service. website disponível em http://www.odsn.de/odsn/services/paleomap/paleomap.html acesso em: Fev. 2015.

PARIZZI, M. G.; SALGADO-LABOURIAU, M. L.; KOHLER, H. C. Genesis and environmental history of Lagoa Santa, Southeastern Brazil. **The Holocene** <u>8</u> (3): 311-321, 1998.

PEPPE, D. J.; MCNULTY, K. P.; COTE, S. M.; HARCOURT-SMITH, W. E. H.; DUNSWORTH, H. M.; VAN COUVERING, J. A. Stratigraphic interpretation of the Kulu Formation (early Miocene, Rusinga Island, Kenya) and its implications for primate evolution. **Journal of Human Evolution** <u>56</u>: 447-461, 2009. PILÓ, L. B. Revisão de literatura: Geomorfologia Cárstica. **Revista Brasileira de Geomorfologia** <u>1</u> (1): 88-102, 2000.

PROTHERO, D. R. Correlation of the White River Group by Magnetostratigraphy. "*In*": MARTIN, J. E. (editor) Fossiliferous Cenozoic deposits of Western South Dakota and Northwestern Nebraska, Dakuterra. **Museum Geology S. D. School Mines** <u>2</u> (2): 265-276, 1985.

PURI, H. S. Stratigraphy and zonation of the Ocala Group. Florida Geological Survey Bulletin <u>38</u>, 1957. 248p.

RAGE, J. C. La phylogenie des Lepidosauriens (Reptilia): une approche cladistique. **Comptes Rendus de Academie des Sciences Paris** <u>284</u>: 1765-1768, 1982.

RIBEIRO, S., C.; NOGUEIRA, C. E.; CINTRA, N. J.; SILVA; ZAHER, H. Description of a new pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenidae) from Brazilian Cerrado. **South American Journal of Herpetology** <u>6</u>: 177-188, 2011.

ROMER, A. Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press,1956, 772p.

SCANFERLA, C. A.; MONTERO, R.; AGNOLIN, F. The first fossil record of *Amphisbaena heterozonata* from the late Pleistocene of Buenos Aires Province, Argentina. **South American Journal of Herpetology** <u>1</u> (2): 138-142, 2006.

SEELAND, D. Sedimentology and Stratigraphy of the lower Eocene Wind River Formation, Central Wyoming. Central Wyoming: Thirtieth Annual Field Conference, Wyoming Geological Association Guidebook, 181-198, 1978.

SHEPPARD, L.; BELLAIRS, A. A. (1972). The mechanism of autotomy in *Lacerta*. British Journal of Herpetology <u>4</u>: 276-286, 1972.

TAYLOR, E. H. Concerning Oligocene amphisbaenid reptiles. University of Kansas Science Bulletin <u>34</u>: 521-579, 1951.

UNDERWOOD, G. The eye. In: Biology of the Reptilia 2: 1-97. GANS, C.; PARSONS, T. S. (editores) London: Academic Press, 1970.

VANZOLINI, P. E. A systematic arrangement of the Family Amphisbaenidae (Sauria). **Herpetologica** <u>7</u>: 113-123, 1951.

VANZOLINI, P. E. On *Anops* (Reptilia: Amphisbaenia: Amphisbaenidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** <u>41</u> (1): 1-37, 1999.

VIDAL, N.; HEDGES, S. B. The phylogeny of squamate reptiles (lizard, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear-coding genes. **Comptes Rendus Biologies** <u>328</u>: 1000-1008, 2005.

VIDAL, N.; AZVOLINSKY, A.; CRUAUD, C.; HEDGES, S. B. Origin of tropical American burrowing reptiles by transatlantic rafting. **Biological Letters** <u>4</u>: 115-118, 2008.

VIEIRA, M. I.; ALVES, M. L. M.; BEURMANN, M. E.; BEURMANN, F. Osteologia craniana de *Amphisbaena darwini trachura* COPE, 1885 (Lacertilia - Amphisbaenidae). **Heringia, Série Zoologia, Porto Alegre** <u>55</u>: 107-120. 1980.

WALLS, G. L. The vertebrate eye and its adaptive radiation. New York: Hafner, 1942. 785p.

WEBB, S.D. A History of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America. **Annual Review of Ecology and Systematics** <u>8</u>: 355–380, 1977.

WEVER, E. G.; GANS, C. The ear and hearing in *Bipes biporus*. **Proceedings** of the National Academy of Sciences of USA <u>69</u> (9): 2714-2716, 1972.

WU, X. C., BRINKMAN, D. B.; RUSSELL, A. P.; DANG, Z.-M.; CURRIE, P. J.; HOU L. H.; CUI, G. H. Oldest known amphisbaenian from the Upper Cretaceous of Chinese Inner Mongolia. **Nature** <u>366</u>: 57-59, 1993.

ZANGERL, R. Contributions to the osteology of the skull of the Amphisbaenidae. **American Midland Naturalist** <u>31</u>: 417-454, 1944.

ZANGERL, R. Contributions to the osteology of the postcranial skeleton of the Amphisbaenidae. **American Midland Naturalist** <u>33</u>: 764-780, 1945.

8. APÊNDICES

	000000000 00000000 00000000 000000000
	000000001 111111112 222222223 3333333334
	1234567890 1234567890 1234567890 1234567890
Sphenodon punctatus	010000000 01000??000 0000001000 000000110
Acontias meleagris	1000100010 0110011000 1111011000 0100000110
Adamisaurus magnidentatus	1???????????????????????????000?000 0100000110
Agama agama	0?0000000 010000?000 0000001000 000000110
Agamodon anguliceps	2010101101 1?1010?121 1012110121 230000110?
Amphisbaena braestrupi	???????????????????????????????????????
Amphisbaena laurenti	???????????????????????????????????????
Amphisbaena alba	1010001101 1?1110?001 1011010020 1101000110
Amphisbaena cubana	1010001101 1?11110001 1011010020 1101000110
Amphisbaena darwini	1010001101 1?11110001 1011010020 1101000110
Ancylocranium ionidesi	1010111101 1?11110001 1011310120 1101000110
Anniella pulchra	1000100010 0111111000 1010011010 0100000110
Anops kingi	1010111101 1?11110001 1011210120 1101000110
Aulura anomala	0011100102 1?10110011 1012110020 1100000010
Bachia heteropa	1000100000 0100011000 1110001000 0000000
Baikia africana	1010111101 1?11110001 1011310120 1101000110
Bipes biporus	0010100101 1?11110001 1010010020 0200000110
Blanus cinereus	0010100101 1?11110001 1010010020 1101000110
Blanus mendezi	1????????????????????????????0010020 1201000110
Boa constrictor	200000000 101010?000 0010010020 0000100210
Bronia brasiliana	1010001101 1?11110001 1011010020 1101000110
Cadea blanoides	1010001101 1?10110001 1011010020 1101000110
Cryptolacerta hassiaca	0???1????? ????1???? ???001?0?0 ?0?0000?10
Crythiosaurus mongoliensis	???????????????????????????????????????
Cynisca leucura	0010001101 1?11110001 1011010020 1101000110
Dalophia longicauda	0011110102 1?11110010 1012110120 1100002012
Dibamus argenteus	0000100001 1010111001 0?00010020 0100000112
Diplometopon zarudnyi	2010101101 1?1010?001 1012110121 230000110?
Dyticonastis rensenbergeri	2??????????????????????????????????????
Eumeces obsoletus	000000010 0100011000 1110001000 0100000110
Feylinia grandisquamis	0000100010 0110011000 1110011000 0100000110
Gekko gekko	000000000 1100011001 0010001000 0100000110
Geocalamus acutus	1010111101 1?11110001 1011310120 1101000110
Gymnophthalmus underwoodi	1010100000 0100011000 1110001000 0000000

Quadro 3.1.1. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de A até G (*Sphenodon punctatus* basal), caracteres de 1 até 40.

	000000000 00000000 00000000 000000000
	000000001 111111112 222222223 3333333334
	1234567890 1234567890 1234567890 1234567890
Heloderma suspectum	120000010 010000?000 1010001000 0100000110
Hyporhina antiqua	0??????????????????????????????????????
Hyporhina galbreathi	0??????????????????????????????????????
Hyporhina tertia	???????????????????????????????????????
Jepsibaena minor	???????????????????????????????????????
Leposternon microcephalum	1011110101 1?1010?010 1012110120 1100002010
Listromycter leakeyi	2??????????????????????????????????????
Macrocephalosaurus chulsanensis	1??????????????????????????????????????
Mesobaena huebneri	1010111101 1?11110001 1011210120 1101000110
Monopeltis capensis	0011110102 1?11110010 1012110120 1100002012
Oligodontosaurus wyomingensis	???????????????????????????????????????
Ototriton solidus	0??????????????????????????????????????
Pachycalamus brevis	2010001101 1?1010?001 1012110121 220000110?
Phrynosoma douglassii	020000000 0100011000 0000001000 000000110
Polyglyphanodon sternbergi	1??????????????????????????????????????
Pygopus lepidopus	000000000 1100011001 00?0001000 0100000110
Python regius	200000000 101010?000 0010010020 0000100210
Rhineura amblyceps	???????????????????????????????????????
Rhineura attenuatus	???????????????????????????????????????
Rhineura floridana	201111010? 1?1010?110 1012110120 1010002010
Rhineura hatcherii	2??????????????????????????????????????
Rhineura hibbardi	???????????????????????????????????????
Sineoamphisbaena hexatabularis	0??????????????????????????????????????
Slavoia darevskii	1??????????????????????????????????????
Spathorhynchus fossorium	2??????????????????????????????????????
Spathorhynchus natronicus	2??????????????????????????????????????
Teius teyou	100000010 0100011000 1110001000 0100000110
Trogonophis wiegmanni	1010000101 1?1110?000 1011010120 1201000110
Tupinambis nigropunctatus	100000010 0100011000 1110001000 0100000110
Typhlosaurus bicolor	0000100010 0110011000 1111011000 0100000110
Varanus salvator	120000010 010000?000 1010001000 0100000110

Quadro 3.1.2. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de H até V, caracteres de 1 até 40.

	1234307890 1234307890 1234307890 1234307890
Spnenodon punctatus	
Acontias meleagris	010003001? 0?00000110 0010010000 1000101122
Adamisaurus magnidentatus	101003001? 0?01000110 0000011000 0011000??2
Agama agama	1011?3001? 0?01000110 01?0010000 0010000022
Agamodon anguliceps	???0012211 101?0000?? 01?2?0?101 ?0?1101122
Amphisbaena braestrupi	???0201210 111?0000?? 11???????? ?1?1101?2?
Amphisbaena laurenti	???0211210 111?0000?? 11???????? ?1?1101?2?
Amphisbaena alba	?100211210 111?0000?? 11?2?0?100 ?1?1101120
Amphisbaena cubana	?100211210 111?0000?? 11?2?0?100 ?1?1101120
Amphisbaena darwini	?100211210 111?0000?? 11?2?0?100 ?1?1101120
Ancylocranium ionidesi	?100221210 0?1?0000?? 01?2?0?100 ?1?1101121
Anniella pulchra	000003001? 0?00000110 001101?000 ?1?0100111
Anops kingi	?10022121? 0?1?0000?? 01?2?0?100 ?1?1101121
Aulura anomala	?100030210 ??1?0000?? 01?2?0?100 ?00110112?
Bachia heteropa	0101?3011? 0?1?0001?? 0010010000 001000012?
Baikia africana	?10022121? 0?1?0000?? 01?2?0?100 ?1?1101121
Bipes biporus	?101?3?21? ?01?0010?? 01?2?0?100 ?001101121
Blanus cinereus	?100131210 0?1?0000?? 11?2?0?100 ?001101121
Blanus mendezi	?100001210 0?1?0000?? 01?2?0?100 ?1?1101121
Boa constrictor	?00000021? 1?1?0000?? 01?2?10100 11?010102?
Bronia brasiliana	?10021121? 111?0000?? 01?2?0?100 ?1?1101120
Cadea blanoides	?10021121? 111?0000?? 11?2?0?100 ?1?1101120
Cryptolacerta hassiaca	11002???10 0?00000100 0000110100 10?0101??2
Crythiosaurus mongoliensis	???00?0?1? ?01?0?0??? ?1???????? ?1??1?10??
Cynisca leucura	?10011121? 111?0000?? 11?2?0?100 ?1?1101121
Dalophia longicauda	?100030210 101?0000?? 01?2?0?100 ???110112?
Dibamus argenteus	?10003021? 0?1?000111 01?2?0?100 ????101021
Diplometopon zarudnyi	???0012211 101?0000?? 01?2?0?101 ?0?1101122
Dyticonastis rensenbergeri	0100023210 101?1100?? 01?000?111 ?001101122
Eumeces obsoletus	010003001? 0?00000110 0010010000 0000110121
Feylinia grandisguamis	010003001? 0?00000110 0011?0?000 1000101121
Gekko aekko	010103020? 0?1?000110 0011?0?100 0?01100101
Geocalamus acutus	?10022121? 0?1?0000?? 01?2?0?100 ?1?1101121
Gymnophthalmus underwoodi	0101?3011? 0?1?000110 0010010000 1010000101

Quadro 3.2.1. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de A até G (*Sphenodon punctatus* basal), caracteres de 41 até 80.

	000000000 00000000 00000000 000000000
	444444445 555555556 6666666667 777777778
	1234567890 1234567890 1234567890 1234567890
Heloderma suspectum	000003021? 0?00000110 001001?000 1000000111
Hyporhina antiqua	010002?210 001?1?00?? 01?000?101 ?0011011?2
Hyporhina galbreathi	0100023211 001?1100?? 01?000?101 ?0011011?2
Hyporhina tertia	0???0????? ??????????????101 ???11?????
Jepsibaena minor	???0?2??1? 1?????00?? 01?2???111 ???1?011?1
Leposternon microcephalum	?100030210 101?0000?? 01?2?0?100 ?001101122
Listromycter leakeyi	?1001?1211 1???000??? ?1?2?0?111 ??????????
Macrocephalosaurus chulsanensis	101003001? 0?01000110 0000111000 0011000??2
Mesobaena huebneri	?10022121? 0?1?0000?? 01?2?0?100 ?1?1101121
Monopeltis capensis	?100030210 101?0000?? 01?2?0?100 ?001101122
Oligodontosaurus wyomingensis	???????????????????????????????????????
Ototriton solidus	0100023210 101?1?0??? 01???0?101 ?001101???
Pachycalamus brevis	???0012211 101?0000?? 01?2?0?101 ?0?1101121
Phrynosoma douglassii	1011?3001? 0?01000110 01?0010000 0010000022
Polyglyphanodon sternbergi	101003001? 0?01000110 0000111000 0011000??2
Pygopus lepidopus	0101?3020? 0?1?000110 0011?0?100 0001100101
Python regius	?00000021? 101?0000?? 01?2?10100 11?0101022
Rhineura amblyceps	?1?00?3?10 101?1?00?? 0????0???1 ?1?1?01??1
Rhineura attenuatus	????????10 101???00?? ?????????????????
Rhineura floridana	?100023210 101?0000?? 01?100?101 ?001101122
Rhineura hatcherii	0100023210 101?1?00?? 01?100??11 ?001101???
Rhineura hibbardi	???0023?10 101?0?00?? 01?100?100 ???11011?2
Sineoamphisbaena hexatabularis	101000020? 0?1?000100 0000111000 10?1000??0
Slavoia darevskii	1??0??021? 0?01000??? ???0010000 ???0000???
Spathorhynchus fossorium	0100023210 101?1100?? 000000?111 1001111122
Spathorhynchus natronicus	01000?3210 101?1100?? 000000?111 10?1111122
Teius teyou	0101?3001? 0?00000110 0010010000 0010000102
Trogonophis wiegmanni	?100?11211 101?0000?? 11?2?0?111 ?0?1101120
Tupinambis nigropunctatus	0101?3001? 0?01000110 0000010000 0010000112
Typhlosaurus bicolor	010003001? 0?00000110 0011010000 1000111122
Varanus salvator	000003021? 0?00000110 001001?000 1000000111

Quadro 3.2.2. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de H até V, caracteres de 41 até 80.

	1234567800 1234567800 1234567800 1234567800
	1234307890 1234307890 1234307890 1234307890
Sphenodon punctatus	10??00000? 0140100001 001000000 0?00100011
Acontias meleagris	1022100102 0000010001 0110000000 100000001
Adamisaurus magnidentatus	2022200002 0020100111 2010000002 2200200000
Agama agama	1022002002 1100110001 001000000 0210100010
Agamodon angulicens	1112111002 1130210221 1111310011 0211112001
Amphisbaena braestrupi	????11???? ????????????????????????????
Amphisbaena laurenti	????11???? ????????????????????????????
, Amphisbaena alba	110111100? 1130210220 1111310011 1101012001
, Amphisbaena cubana	110111100? 1130210220 1111310011 1101012001
, Amphisbaena darwini	110111100? 1130210220 1111310011 1101012001
Ancylocranium ionidesi	111011100? 1130210221 1111310011 110101?001
Anniella pulchra	10??00000? 0000111011 2010000000 1100010000
Anops kingi	111111100? 1130210221 1111310001 110101200?
Aulura anomala	110011100? 1110210220 11013??001 11?1012001
Bachia heteropa	10??00?00? 013001001? ?010000000 1100000010
Baikia africana	111011100? 1130210221 1111310011 110101?001
Bipes biporus	10??11100? 1130210221 1111310000 1101012001
Blanus cinereus	10??11100? 1130210221 1111310000 1101012001
Blanus mendezi	?0???110?? 1130210221 ?1?1?1000? 1?01012001
Boa constrictor	10??01?00? 002021000? 0010200100 1110020010
Bronia brasiliana	110111100? 1130210220 1111310011 1101012001
Cadea blanoides	110011100? 1130210221 1111310001 1101012001
Cryptolacerta hassiaca	?0???11??? ????????????????????????????
Crythiosaurus mongoliensis	?????1???? ???02????? ??1?????0? ???00?????
Cynisca leucura	110111100? 1130210220 1111310011 1101012001
Dalophia longicauda	1100111012 1111210220 1101321001 1111012101
Dibamus argenteus	00??11110? 1120011111 1?10?10000 1100011001
Diplometopon zarudnyi	111211100? 11?0210221 1111310011 0?11112001
Dyticonastis rensenbergeri	?11?111?11 11?1201201 ?1?132100? ??11011100
Eumeces obsoletus	10??00010? 0000011001 0110000000 1?00000010
Feylinia grandisquamis	10??00010? 0000010001 0110000000 1?00000010
Gekko gekko	10??00000? ?104010001 1001001000 0111001?01
Geocalamus acutus	111011100? 1130210221 1111310011 1101013001
Gymnophthalmus underwoodi	10??00000? 1030010011 0010000000 1100000010

Quadro 3.3.1. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de A até G (*Sphenodon punctatus* basal), caracteres de 81 até 120.

	000000000 000000001 1111111111 11111111
	888888889 9999999990 000000001 111111112
	1234567890 1234567890 1234567890 1234567890
Heloderma suspectum	10??00000? 0100111011 2010000000 1100010000
Hyporhina antiqua	?????11011 11?1200220 ???1?2100? 0?1110110?
Hyporhina galbreathi	????111011 11?1200220 ???1?2100? 0?11001100
Hyporhina tertia	???????????????????????????????????????
Jepsibaena minor	?????110?? 11?020?200 ???1?2000? ??11001100
Leposternon microcephalum	1100111012 1111210220 1101321001 1101012100
Listromycter leakeyi	???????00? 11?021?2?? ???13????? 0?010120??
Macrocephalosaurus chulsanensis	?0???0000? 1140101111 ?0000?000? ??00?00010
Mesobaena huebneri	111111100? 1130210221 1111310011 110101200?
Monopeltis capensis	1100111012 1111210220 1101321001 1111012101
Oligodontosaurus wyomingensis	???????????????????????????????????????
Ototriton solidus	?????11011 11?120?220 ?1?1?2100? ??110011??
Pachycalamus brevis	?11211100? 1130210221 1111310011 0?11112001
Phrynosoma douglassii	10??00000? 1100110001 00?0000000 0?00100010
Polyglyphanodon sternbergi	?0???0000? 1140101111 ?0100?000? ??00100010
Pygopus lepidopus	10??00000? 1140010011 ?010010000 1000010010
Python regius	10??01100? 002021000? 0010200100 1110020010
Rhineura amblyceps	?????110?? ??????????????2100? ???10?1???
Rhineura attenuatus	????1????? ?????????????210?? ??????????
Rhineura floridana	1110111011 1100210220 11?1?20001 1111002100
Rhineura hatcherii	?11?111011 11?121?201 11?1?2000? ??11011100
Rhineura hibbardi	?1???11?1? 11???1?220 ???1?2000? ??11002100
Sineoamphisbaena hexatabularis	?0??1?000? 1120001211 ?00??1?00? 0?00100000
Slavoia darevskii	????1??00? 01?01??11? ?0?0???00? ???0???0
Spathorhynchus fossorium	?11??11?11 11?1201200 ?1?1?2000? ??11011100
Spathorhynchus natronicus	????111?1? 11?1201200 ???1?2100? ??11001100
Teius teyou	10??00000? 1000111011 00?0000000 100000010
Trogonophis wiegmanni	110110100? 1130210220 1111310001 0?01112001
Tupinambis nigropunctatus	10??00000? 1000111011 0010000000 10000?0010
Typhlosaurus bicolor	10??10010? 0000010001 0110000000 100000001
Varanus salvator	10??00000? 0100111011 2010000000 1100020000

Quadro 3.3.2. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de H até V, caracteres de 81 até 120.

	1111111111 111111111 111111111 11111111
	222222223 3333333334 444444445 555555556 66
	1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 12
Sphenodon punctatus	0101000000 0102100002 0010000002 01000000?0 00
Acontias meleagris	111?010000 0102100001 11?1?1?0?0 0???3110?2 22
Adamisaurus magnidentatus	0100?1001? 0?0??00??? ?0???????? 01?00????? ??
Agama agama	0101000000 0102000002 0010000002 01100000?0 00
Agamodon anguliceps	00?1101101 1002000110 11?2?12100 0???311?02 22
Amphisbaena braestrupi	???????????????????????????????????????
Amphisbaena laurenti	???????????????????????????????????????
Amphisbaena alba	00?1101101 1000000110 11?2?2???0 0???311?02 22
Amphisbaena cubana	00?1101101 1000000110 11?2?2???0 0???311?02 22
Amphisbaena darwini	00?1101101 1000000110 11?2?2???0 0???311?02 22
Ancylocranium ionidesi	00?1101101 1000000110 11?2?2???0 ????311?02 22
Anniella pulchra	110000000 010200000 11?2?2???0 0???311?02 22
Anops kingi	00?1101101 1001000110 11?2?2???0 ????311?02 22
Aulura anomala	011??01001 1010010110 11?2?2???0 ????311?12 22
Bachia heteropa	1100010000 010?100001 0000100010 00?0000000 00
Baikia africana	00?1?01101 1000000110 11?2?2???0 ????311?02 22
Bipes biporus	00?1101101 1000000112 10100000A1 1011211?01 11
Blanus cinereus	00?1101101 1000000110 11?1?11000 0???211?01 11
Blanus mendezi	010010110? ??0000???? ?????????????????
Boa constrictor	0100011001 1101200100 11?2?2???0 ????1121?1 11
Bronia brasiliana	00?1101101 100000011? 11?2?2???0 ????311?02 22
Cadea blanoides	0101101101 1000000110 11?2?2???0 ????311?02 22
Cryptolacerta hassiaca	010????01? ??1100?00? 10?0100?11 0??00000?0 00
Crythiosaurus mongoliensis	???????????????????????????????????????
Cynisca leucura	00?1101101 1000001110 11?2?2???0 ????311?02 22
Dalophia longicauda	011??01001 1010010110 11?2?2???0 ????311?12 22
Dibamus argenteus	0111111000 1000000110 11?1?130?0 0???112101 11
Diplometopon zarudnyi	00?1101101 1002000110 11?2?12100 0???311?02 22
Dyticonastis rensenbergeri	1110?0?01? ??1??1?0?? ?????????????????
Eumeces obsoletus	1100010000 0102100001 0000100002 01100000?0 00
Feylinia grandisquamis	1110010000 0102100001 1??110?0?0 0???311?00 00
Gekko gekko	0110011000 0010200000 1100010001 201100000? 00
Geocalamus acutus	0??1?01101 1000000110 11?2?2???0 ????311?02 22
Gymnophthalmus underwoodi	1100010000 010?100001 0000100010 00100000?0 00

Quadro 3.4.1. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de A até G (*Sphenodon punctatus* basal), caracteres de 121 até 162.

	222222223 333333334 4444444445 555555556 66
	1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 12
Heloderma suspectum	110000000 0102000001 0000100012 01100000?0 00
Hyporhina antiqua	???????????????????????????????????????
Hyporhina galbreathi	???????????????????????????????????????
Hyporhina tertia	???????????????????????????????????????
Jepsibaena minor	110????01? ????????????????????????????
Leposternon microcephalum	0111101001 1010010110 11?2?2???0 ????311?12 22
Listromycter leakeyi	???????????????????????????????????????
Macrocephalosaurus chulsanensis	0100?1000? 0?0??00??? 00?0?00??2 01?00000?? ??
Mesobaena huebneri	0??1101101 1001000110 11?2?2???0 ????311?02 22
Monopeltis capensis	0111?01001 1010010110 11?2?2???0 ????311?12 22
Oligodontosaurus wyomingensis	0??01?001? ????????????????????????????
Ototriton solidus	????????1? ????????????????????????????
Pachycalamus brevis	00?1101101 1002000110 11?1?12100 0???311?02 22
Phrynosoma douglassii	010000000 0102000002 001000?002 01100000?0 00
Polyglyphanodon sternbergi	0100?1000? 0?0?00???? ?0?0?00??2 01?00000?0 00
Pygopus lepidopus	1100110000 0102000001 ?0???00010 0???1110?1 11
Python regius	0100011001 1101200100 11?2?2???0 ????1121?1 11
Rhineura amblyceps	?10??010? ?????????????????????????????
Rhineura attenuatus	???????????????????????????????????????
Rhineura floridana	1110101011 101001?010 11?2?2???0 ????311?12 22
Rhineura hatcherii	1100?0101? ????????????????????????????
Rhineura hibbardi	111?1?101? ????????????????????????????
Sineoamphisbaena hexatabularis	110???010? ??02000??? 00?0?0???2 01??????????
Slavoia darevskii	???0??0??? ????????????????????????????
Spathorhynchus fossorium	1110?0101? ??1??1?01? ?????????????????
Spathorhynchus natronicus	110???101? ??1??1???? ?????????????????
Teius teyou	1100010000 0102100001 0000100012 00100000?0 00
Trogonophis wiegmanni	00?1101101 1000000110 11?1?11000 ????311?02 22
Tupinambis nigropunctatus	1100010000 0102100001 0000100012 00100000?0 00
Typhlosaurus bicolor	1110010000 010210000? 11?1?0?0?0 0???311?00 00
Varanus salvator	110000000 0102000001 0000100012 01100000?0 00

Quadro 3.4.2. Matriz binária modificada de Kearney (2003) e Hembree (2007), com base na literatura, táxons de H até V, caracteres de 121 até 162.

	000000001 111111112 22222223 333333334 444444445 555555556 66
	1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 12
Lagoa Santa	000000000 000000001 100000000 00000000 0101010000 0000011111 10
Crystal River Formation	000000000 00000000 000000100 00000000 000000
Bacia Vallès-Penedès	001000000 00000000 00000000 00000000 000000
Formação Kulu	0000100000 000000000 00000000 000000001 1000000
Formação John Day	000000000 00000000 00000000 001000000 000000
Formação White River	000000000 00000000 0000001001 1000111000 000000
Formação Wind River, Wyoming	000000000 00000000 000000010 0101000000 000000
Formação Fort Union, Wyoming	000000000 00000000 0000010000 00000000 000000
Baja California, Mexico	100000000 00000000 00000000 00000000 0000
Península Ibérica	010000000 00000000 00000000 00000000 00000
Marrocos, Algeria e Tunisia	0001000000 000000000 00000000 000000000
Iran, Iraque, Arabia Saudita, Kuait, Emirados Árabes e Oman	0000001000 000000000 00000000 0000000111 1000000
Socotra	0000010000 00000000 00000000 000000011 1000000
Somália	000000100 00000000 00000000 000000111 1000000
Tanzânia	000000001 100000000 00000000 00000000 000010000 0000011111 10
Kênia	000000001 000000000 00000000 00000000 0000100000 0000011111 10
Zimbawe, Botsuana	000000000 00000000 0001100000 00000000 000000
Nanibia	000000000 00000000 0000100000 000000000
Ghana, Togo, Costa do Marfím, Burkina Faso	000000000 0000100000 00000000 00000000 0001010000 0000011111 10
Camarões	000000010 000000000 00000000 00000000 0000100000 0000011111 10
Nigéria	000000010 0000100000 00000000 00000000 0001110000 0000011111 10
Guiana, Surinam, Guiana Francesa, Peru, Bolivia	000000000 000000010 00000000 00000000 0001010000 0000011111 10
Colombia	000000000 010000000 00000000 00000000 0010100000 0000011111 10
Venezuela	000000000 011000000 00000000 00000000 0010100000 0000011111 10
Uruguai	000000000 0010001000 00000000 00000000 0011110000 0000011111 10
Cuba	000000000 0001000100 00000000 00000000 0001010000 0000011111 10
Brasil (Norte e Nordeste)	000000000 0000010010 010000000 00000000
Brasil (Sudeste)	000000000 000000010 001000000 00000000 0001010000 000111111
Brasil (Sul)	000000000 001000000 00000000 00000000 0010100000 0000011111 10

Quadro 4. Matriz binária modificada para Parcimônia de Brooks Primária.

	000000001 111111112 222222223 333333334 444444445 555555556 66
	1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 12
Lagoa Santa	000000000 000000001 100000000 00000000 0101010000 0000011111 10
Formação Crystal River	000000000 00000000 000000100 00000000 000000
Bacia Vallès-Penedès	001000000 00000000 00000000 00000000 000000
Formação Kulu	0000100000 000000000 00000000 000000001 1000000
Formação John Day	000000000 00000000 00000000 001000000 000000
Formação White River	000000000 000000000 0000001001 1000111000 000000
Formação Wind River, Wyoming	000000000 00000000 000000010 0101000000 000000
Formação Fort Union, Wyoming	000000000 00000000 0000010000 00000000 000000
Baja California, Mexico	100000000 00000000 00000000 00000000 0000
Península Ibérica	010000000 00000000 00000000 00000000 00000
Marrocos, Algeria e Tunisia	0001000000 000000000 00000000 000000000
Iran, Iraque, Arabia Saudita, Kuait,	
Emirados arabes e Oman	
Socotra	0000010000 000000000 00000000 000000011 1000000
Somália	0000000100 000000000 00000000 0000000111 1000000
Kênia	0000000001 000000000 000000000 00000000
Nanibia Chana, Taga, Casta da Martím	000000000 000000000 0000100000 00000000
Burkina Faso	000000000 0000100000 00000000 00000000 0001010000 0000011111 10
Camarões	000000010 00000000 00000000 00000000 0000100000 000011111 10
Guiana, Surinam, Guiana Francesa, Peru, Bolivia	000000000 000000010 00000000 00000000 0001010000 0000011111 10
Colombia	000000000 010000000 00000000 00000000 0010100000 0000011111 10
Brasil (Sul)	000000000 001000000 00000000 00000000 0010100000 0000011111 10
Nigeria <i>B.africana</i>	000000010 00000000 00000000 00000000 000010000 000011111 10
Nigeria C.leucura	000000000 0000100000 00000000 00000000 0001010000 0000011111 10
Venezuela <i>M.huebneri</i>	000000000 010000000 00000000 00000000 0010100000 0000011111 10
Venezuela A. kingi	000000000 001000000 00000000 00000000 0010100000 0000011111 10
Uruguai A.darwini	000000000 000001000 00000000 00000000 0001010000 0000011111 10
Uruguai <i>A.kingi</i>	000000000 001000000 00000000 00000000 0010100000 0000011111 10
Cuba C.blanoides	000000000 0001000000 00000000 00000000 0000010000 0000011111 10
Cuba A.cubana	000000000 000000100 00000000 00000000 0001010000 0000011111 10
Tanzania G.acutus	000000001 000000000 00000000 00000000 0000100000 0000011111 10
Tanzania A.ionidesi	000000000 100000000 00000000 00000000 000010000 000011111 10
Brasil (Sudeste) A.alba	000000000 000000010 00000000 00000000 0001010000 0000011111 10
Brasil (Sudeste)L.microcephalum	000000000 00000000 001000000 00000000 000000
Brasil (Norte e Nordeste)	
Brasil (Norte e Nordosto) A alba	
Brasil (Norte e Nordeste) A.alba	
A.anomala	000000000 00000000 010000000 00000000 000000
Zimbawe, Botsuana M. capensis	000000000 00000000 000100000 00000000 000000
Zimbawe, Botsuana D. longicauda	000000000 00000000 0000100000 000000000

Quadro 5. Matriz binária modificada para Parcimônia de Brooks Secundária. Áreas com táxons pertencentes a grupos não monofiléticos e politomizados foram replicadas.

llustrações





Figura 9. Vista dorsal do crânio de *Amphisbaena braestrupi*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cro) crista occipital, (f) frontal, (n) nasal, (p) parietal (modificado de Gans & Montero, 1999).



Figura 10. Vista lateral do crânio de *Amphisbaena braestrupi*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cro) crista occipital, (f) frontal, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pb) parabasisfenóide (modificado de Gans & Montero, 1999).



Figura 11. Vista ventral do crânio de *Amphisbaena braestrupi.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pb) parabasisfenóide (modificado de Gans & Montero, 1999).



Figura 12. Vista dorsal do crânio de *Amphisbaena laurenti.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cro) crista occipital, (f) frontal, (p) parietal (modificado de Gans & Montero, 1999).



Figura 13. Vista lateral do crânio de *Amphisbaena laurenti*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cro) crista occipital, (f) frontal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pb) parabasisfenóide (modificado de Gans & Montero, 1999).



Figura 14. Vista ventral do crânio de *Amphisbaena laurenti*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pb) parabasisfenóide (modificado de Gans & Montero, 1999).



Figura 15. Vista dorsal do crânio de *Blanus mendezi.* (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pt) Pterigóide, (q) quadrado, (sra) surangular (modificado de Bolet *et al.*, 2014).



Figura 16. Vista lateral do crânio de *Blanus mendezi*. (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (d) dentário, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado, (sra) surangular (modificado de Bolet *et al.*, 2014).



Figura 17. Vista ventral do crânio de *Blanus mendezi.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (ob) orbitosfenóide, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Bolet *et al.*, 2014).



Figura 18. Vista dorsal do crânio de *Cryptolacerta hassiaca*. (cor) coronóide, (es) esquamosal, (f) frontal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pb) palpebral, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pob) pós-orbital, (pof) pós-frontal, (q) quadrado, (sra) surangular (modificado de Müller *et al.*, 2011).



Figura 19. Vista ventral do crânio de *Cryptolacerta hassiaca.* (cor) coronóide, (d) dentário, (ec) ectopterigóide, (es) esquamosal, (j) jugal, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pm) pré-maxilar, (pra) pré-articular, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (sra) surangular (modificado de Müller *et al.*, 2011).



Figura 20. Vista dorsal do crânio de *Dyticonastis rensbergeri*. (ax) axis, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar (modificado de Berman, 1976).



Figura 21. Vista lateral do crânio de *Dyticonastis rensbergeri*. (ax) axis, (at) atlas, (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (d) dentário, (ec) ectopterigóide, (es) esquamosal, (f) frontal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (sra) surangular (modificado de Berman, 1976).



Figura 22. Vista ventral do crânio de *Dyticonastis rensbergeri*. (at) atlas, (co) complexo occipital, (d) dentário, (ec) ectopterigóide, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (sra) surangular, (v) vômer (modificado de Berman, 1976).



Figura 23. Vista dorsal do crânio de *Hyporhina antiqua*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (es) esquamosal, (f) frontal, (fm) foramen magno, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar (modificado de Gilmore, 1928).



Figura 24. Vista lateral do crânio de *Hyporhina antiqua*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (d) dentário, (es) esquamosal, (f) frontal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado, (sra) surangular (modificado de Gilmore, 1928).



Figura 25. Vista ventral do crânio de *Hyporhina antiqua*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (d) dentário, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (v) vômer (modificado de Gilmore, 1928).



Figura 26. Vista dorsal do crânio de *Hyporhina galbreathi*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (es) esquamosal, (f) frontal, (fm) foramen magno, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar (modificado de Taylor, 1951).



Figura 27. Vista lateral do crânio de *Hyporhina galbreathi.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (es) esquamosal, (f) frontal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar (modificado de Taylor, 1951).



Figura 28. Vista ventral do crânio de *Hyporhina galbreathi*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (v) vômer (modificado de Taylor, 1951).



Figura 29. Vista dorsal do crânio de *Jepsibaenia minor*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pm) pré-maxilar, (sra) surangular (modificado de Gilmore & Jepsen, 1945).



Figura 30. Vista lateral do crânio de *Jepsibaenia minor*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (d) dentário, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pm) pré-maxilar, (sra) surangular (modificado de Gilmore & Jepsen, 1945).



Figura 31. Vista ventral do crânio de *Jepsibaenia minor*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (d) dentário, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) prémaxilar, (pt) pterigóide, (sra) surangular, (v) vômer (modificado de Gilmore & Jepsen, 1945).



Figura 32. Vista dorsal do crânio de *Listromycter leakeyi.* (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pm) pré-maxilar (modificado de Charig & Gans, 1990).


Figura 33. Vista lateral do crânio de *Listromycter leakeyi.* (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide (modificado de Charig & Gans, 1990).



Figura 34. Vista ventral do crânio de *Listromycter leakeyi*. (ec) ectopterigóide, (m) maxilar, (p) parietal, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (v) vômer (modificado de Charig & Gans, 1990).



Figura 35. Vista labial da mandíbula de *Oligodontosaurus wyomingensis*. (cor) coronóide, (d) dentário, (sra) surangular (modificado de Estes, 1975).



Figura 36. Vista lingual da mandíbula de *Oligodontosaurus wyomingensis.* (ar) articular, (cor) coronóide, (d) dentário, (esp) esplenial, (sra) surangular (modificado de Estes, 1975).



Figura 37. Vista dorsal do crânio de *Ototriton solidus.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (es) esquamosal, (f) frontal, (fm) foramen magno, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pm) pré-maxilar, (sra) surangular (modificado de Gilmore, 1928).



Figura 38. Vista ventral do crânio de *Ototriton solidus*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (sra) surangular, (v) vômer (modificado de Gilmore, 1928).



Figura 39. Vista dorsal do crânio de *Rhineura amblyceps.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (es) esquamosal, (f) frontal, (fm) foramen magno, (p) parietal (modificado de Taylor, 1951).



Figura 40. Vista lateral do crânio de *Rhineura amblyceps.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (es) esquamosal, (f) frontal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal (modificado de Taylor, 1951).



Figura 41. Vista ventral do crânio de *Rhineura amblyceps.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (ob) orbitosfenóide, (pb) parabasisfenóide (modificado de Taylor, 1951).



Figura 42. Vista dorsal do crânio de *Rhineura hatcherii*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (es) esquamosal, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (sra) surangular (modificado de Taylor, 1951).



Figura 43. Vista lateral do crânio de *Rhineura hatcherii*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (d) dentário, (es) esquamosal, (f) frontal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado, (sra) surangular (modificado de Taylor, 1951).



Figura 44. Vista ventral do crânio de *Rhineura hatcherii.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (d) dentário, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (sra) surangular, (v) vômer (modificado de Taylor, 1951).



Figura 45. Vista dorsal do crânio de *Rhineura hibbardi*. (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (sra) surangular (modificado de Taylor, 1951).



Figura 46. Vista lateral do crânio de *Rhineura hibbardi.* (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (d) dentário, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado, (sra) surangular (modificado de Taylor, 1951).



Figura 47. Vista ventral do crânio de *Rhineura hibbardi.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (d) dentário, (ec) ectopterigóide, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) prémaxilar, (pt) pterigóide, (sra) surangular (modificado de Taylor, 1951).



Figura 48. Vista dorsal do crânio de *Rhineura wilsoni*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar (modificado de Taylor, 1951).



Figura 49. Vista lateral do crânio de *Rhineura wilsoni.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar (modificado de Taylor, 1951).



Figura 50. Vista ventral do crânio de *Rhineura wilsoni*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (v) vômer (modificado de Taylor, 1951).



Figura 51. Vista dorsal do crânio de *Sineoamphisbaena hexatabularis*. (es) esquamosal, (f) frontal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pob) pós-orbital, (pof) pós-frontal (so) supraoccipital (modificado de Wu *et al.*, 1993).



Figura 52. Vista lateral do crânio de *Sineoamphisbaena hexatabularis*. (es) esquamosal, (f) frontal, (j) jugal, (l) lacrimal, (m) maxilar, (n) nasal, (ops) opistótico, (p) parietal, (pb) palpebral, (pf) pré-frontal, (pob) pós-orbital, (pof) pós-frontal, (q) quadrado, (so) supraoccipital (modificado de Wu *et al.*, 1993).



Figura 53. Vista ventral do crânio de *Sineoamphisbaena hexatabularis*. (bo) basioccipital, (bs) basisfenóide, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (ec) ectopterigóide, (es) esquamosal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (ops) opistótico, (pl) palatino, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Wu *et al.*, 1993).



Figura 54. Vista dorsal do crânio de *Spathorhynchus fossorium.* (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (f) frontal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pof) pós-frontal, (q) quadrado, (sra) surangular (modificado de Berman, 1973).



Figura 55. Vista lateral do crânio de *Spathorhynchus fossorium*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (d) dentário, (f) frontal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pof) pós-frontal, (q) quadrado, (sra) surangular (modificado de Berman, 1973).



Figura 56. Vista ventral do crânio de *Spathorhynchus fossorium*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (d) dentário, (ec) ectopterigóide, (m) maxilar, (n) nasal, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (sra) surangular, (v) vômer (modificado de Berman, 1973).



Figura 57. Vista dorsal do crânio de *Spathorhynchus natronicus*. (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (f) frontal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pof) pós-frontal, (sra) surangular (modificado de Berman, 1977).



Figura 58. Vista lateral do crânio de *Spathorhynchus natronicus*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cor) coronóide, (d) dentário, (f) frontal, (j) jugal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pof) pós-frontal, (sra) surangular (modificado de Berman, 1977).



Figura 59. Vista ventral do crânio de *Spathorhynchus natronicus*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (d) dentário, (ec) ectopterigóide, (m) maxilar, (n) nasal, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (sra) surangular, (v) vômer (modificado de Berman, 1977).

Morfótipos Recentes



Figura 60. Vista dorsal do crânio de *Amphisbaena alba*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (cro) crista occipital, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Montero & Gans, 1999).



Figura 61. Vista lateral do crânio de *Amphisbaena alba*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pb) parabasisfenóide, (pf) pré-frontal, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Montero & Gans, 1999).



Figura 62. Vista ventral do crânio de *Amphisbaena alba*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (ex) elemento x, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson (fno), fenestra oval, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (Modificado de Montero & Gans, 1999).



Figura 63. Vista dorsal do crânio de *Amphisbaena cubana*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 64. Vista lateral do crânio de *Amphisbaena cubana*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pb) parabasisfenóide, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 65. Vista ventral do crânio de *Amphisbaena cubana.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (ex) elemento x, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 66. Vista dorsal do crânio de *Agamodon anguliceps*.(co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado (modificado de Gans, 1960).



Figura 67. Vista lateral do crânio de *Agamodon anguliceps*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Gans, 1960).



Figura 68. Vista ventral do crânio de *Agamodon anguliceps.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Gans, 1960).



Figura 69. Vista dorsal do crânio de *Bipes biporus.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado (Modificado de Zangerl, 1944).



Figura 70. Vista lateral do crânio de *Bipes biporus*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 71. Vista ventral do crânio de *Bipes biporus*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ex) elemento x, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (p) parietal, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (Modificado de Zangerl, 1944).



Figura 72. Vista dorsal do crânio de *Cadea blanoides.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado (modificado de Vanzolini, 1951).



Figura 73. Vista lateral do crânio de *Cadea blanoides*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Vanzolini, 1951).



Figura 74. Vista ventral do crânio de *Cadea blanoides*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (ex) elemento x, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Vanzolini, 1951).



Figura 75. Vista dorsal do crânio de *Diplometopon zarudnyi*. (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado (modificado de Gans, 1960).



Figura 76. Vista lateral do crânio de *Diplometopon zarudnyi*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Gans, 1960).



Figura 77. Vista ventral do crânio de *Diplometopon zarudnyi*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Gans, 1960).



Figura 78. Vista dorsal do crânio de *Geocalamus acutus*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pm) pré-maxilar (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 79. Vista lateral do crânio de *Geocalamus acutus*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (ex) elemento x, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 80. Vista ventral do crânio de *Geocalamus acutus*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (ex) elemento x, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (v) vômer (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 81. Vista dorsal do crânio de *Leposternon microcephalum*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 82. Vista lateral do crânio de *Leposternon microcephalum.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 83. Vista ventral do crânio de *Leposternon microcephalum*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 84. Vista dorsal do crânio de *Monopeltis capensis*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 85. Vista lateral do crânio de *Monopeltis capensis.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 86. Vista ventral do crânio de *Monopeltis capensis*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ex) elemento x, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Zangerl, 1944).



Figura 87. Vista dorsal do crânio de *Pachycalamus brevis.* (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado (modificado de Gans, 1960).



Figura 88. Vista lateral do crânio de *Pachycalamus brevis*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Gans, 1960).



Figura 89. Vista ventral do crânio de *Pachycalamus brevis.* (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Gans, 1960).



Figura 90. Vista dorsal do crânio de *Rhineura floridana*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado (modificado de Vanzolini, 1951).



Figura 91. Vista lateral do crânio de *Rhineura floridana*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Vanzolini, 1951).



Figura 92. Vista ventral do crânio de *Rhineura floridana*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ex) elemento x, (fj) foramen para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (n) nasal, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Vanzolini, 1951).



Figura 93. Vista dorsal do crânio de *Trogonophis wiegmanni*. (co) complexo occipital, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (q) quadrado (modificado de Gans, 1960).



Figura 94. Vista lateral do crânio de *Trogonophis wiegmanni*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (ec) ectopterigóide, (f) frontal, (m) maxilar, (n) nasal, (ob) orbitosfenóide, (p) parietal, (pf) pré-frontal, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado (modificado de Gans, 1960).



Figura 95. Vista ventral do crânio de *Trogonophis wiegmanni*. (cdo) côndilo occipital, (co) complexo occipital, (col) columela, (ec) ectopterigóide, (fj) forame para o Órgão de Jacobson, (m) maxilar, (pb) parabasisfenóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxilar, (pt) pterigóide, (q) quadrado, (v) vômer (modificado de Gans, 1960).