

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**REVISÃO SISTEMÁTICA DE *Leposternon* WAGLER, 1824 (SQUAMATA:  
AMPHISBAENIA)**

Autor: Síría Ribeiro

Orientador: Taran Grant

TESE DE DOUTORADO

PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

2010

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**REVISÃO SISTEMÁTICA DE *Leposternon* WAGLER, 1824 (SQUAMATA:  
AMPHISBAENIA)**

Autor: Síría Ribeiro

Orientador: Taran Grant

TESE DE DOUTORADO

PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

2010

## AVISO

Esta tese é parte dos requisitos necessários para obtenção do título de doutor junto ao Curso de Pós-graduação em Zoologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, e como tal, não deve ser vista como uma publicação no senso do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (apesar de disponível publicamente sem restrições). Sendo assim, quaisquer informações inéditas, opiniões e hipóteses, assim como nomes novos, **não** estão disponíveis na literatura zoológica. Pessoas interessadas devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo desse estudo, na sua presente forma, somente devem ser feitas com aprovação prévia do autor.

## NOTICE

This thesis is a partial requirement for the PhD degree in Zoology of Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS) and, as such, should not be considered as a publication in the sense of the International Code of Zoological Nomenclature (although it is available without restrictions). Therefore, any new information, opinions, and hypotheses, as well as new names are **unavailable** in the zoological literature. Interested people are advised that any public reference to this study, in its current form, should only be done after previous acceptance of the author.



*Leposternon cerradensis* sp. nov.



*Leposternon* sp.



*Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia



*Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais

Personagens que estavam em busca de um autor.  
Como sempre bem disse meu querido professor Dr. Thales de Lema.

Hoje me sinto mais forte, mais feliz quem sabe  
só levo a certeza de que muito pouco eu sei...  
...Penso que cumprir a vida seja simplesmente  
compreender a marcha e ir tocando em frente...  
...Cada um de nós compõe a sua história  
cada ser em si carrega o dom de ser capaz  
de ser feliz...

(partes da música “Tocando em Frente” de Almir Sater e Renato Teixeira)

**Com o aprendizado dessa jornada, percebo que a pesquisa precisa ser um grande prazer, e o objeto do teu estudo um grande desafio. Hoje estudar os anfisbênios é tudo isso pra mim e por isso estou disposta a seguir em frente.**

**Dedico esta tese a minha família e ao  
Alfredo, meus grandes amores.  
Agradeço a oportunidade de nessa vida  
descobrir que as dificuldades encontradas  
surgem para nos tornar mais preparados.**

## AGRADECIMENTOS

Nada desse período maravilhoso da minha vida seria possível se eu não tivesse podido contar com muitas pessoas. Por isso quero e preciso agradecer a muitas delas.

Primeiramente agradeço a minha família que foi maravilhosa em todos os momentos. Pai (Verício C. Ribeiro), mãe (Maria de L. B. Ribeiro), Veri e Dede (Veridiana de B. Ribeiro e Denilson S. Correa), Tê e Pica-Pau (Sílvia T. de B. Ribeiro e Luciano S. Correa), João (João Gabriel de B. S. Correa), Léo (Leonardo de B. S. Correa) e Al (Alfredo P. Santos-Jr) muito obrigada por fazerem parte da minha vida e terem participado desse momento comigo!

Alfredo (Alfredo P. Santos-Jr) muito obrigada por toda a ajuda, todo o amor, paciência, companheirismo, força, muita calma, por sua boa companhia, todos os bons papos, boas idéias e todo o estímulo. Obrigada por fazer parte de todo esse período de aprendizado e por todos os ensinamentos. Tua presença foi fundamental para tudo isso.

Quero agradecer aos queridos amigos biólogos que estiveram por perto, mesmo que longe. Muito obrigada Rafinha (Rafael Balestrin), Lize (Lize Helena Cappellari), Vã (Vanessa Gazulha), Rê (Renata Basílio), Fê (Fernanda D'Agostini), Jana (Janaína Farias), Prof. Thales (Thales de Lema), Jana (Janaine Melchiors), Fofinho e Mariana (Raúl Maneyro e Mariana Beregaray), Arlete (Arlete Outeiral), Vaz (William Vaz-Silva), Carol (Caroline Zank) e Rezinha (Renata Perez).

Agradeço ao meu mestre e orientador de muitos anos o Dr. Thales de Lema pelas orientações, conversas informais, bibliografias cedidas e importantes sugestões.

Agradeço aos colegas/amigos do Laboratório de Herpetologia da PUCRS, com quem convivi durante o desenvolvimento dessa pesquisa. Muito obrigada por tudo: Alfredo P. Santos-Jr, Andrei Guedes, Arlete Outeiral, Bruno A. Gonçalves, Camila Both, Cláudio Silva, Daniele Fabri, Eduardo P. Silva, Fabrício Bonfiglio, Gláucia M. F.

Pontes, Katyuscia A. Vieira, Lize Cappellari, Luciane Aldado, Luis Felipe Aguiar, Marco Rada, Maurício R. Correa, Natália B. Mignon, Patrick Colombo, Rafael Balestrin, Raquel Santos, Raúl Maneyro, Renata Perez, Roberto Batista, Rodrigo Lingnau e Santiago Sanchez. Também gostaria de agradecer a Carolina Castro-Mello (Carol) do Laboratório de Herpetologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) por me “aguentar” sobrecarregando-a de trabalho no MZUSP, receber-me carinhosamente na sua casa por dias, ser uma ótima companheira de trabalho, facilitar meu acesso e as análises dos espécimes do MZUSP e pelas bibliografias cedidas. Enfim, obrigada por tudo. Guria tu fostes (és) um anjo!

Agradeço ao José Duarte de Barros-Filhos e Annie S. Hsiou pelo auxílio na obtenção de parte do material osteológico analisado no presente estudo.

Agradeço aos queridos colaboradores das questões “burocráticas”. Josilene M. Rocha (Josi), Júlio César Bicca Marques (Bicca) e Maria L. Moreira (Lú) obrigada por tudo.

Esse estudo não poderia ter sido realizado sem a contribuição dos seguintes pesquisadores e/ou curadores que disponibilizaram material biológico e/ou cederam espaço físico em seus laboratórios para a análise de espécimes: Ana L. Prudente (MPEG), Antônio Argolo e Mirco Solé (MZUESC), Darel Frost e Davi Kizirian (AMNH), Fábio S. Teixeira e Marcelo M. Alievi (Laboratório de radiografia da UFRGS), Guarino Colli (UnB), Hussam Zaher (MZUSP), Gláucia Pontes (MCT-PUCRS), Günther Kustos (ZMB), Ivan Ineich (MNHN), Júlio C. Moura-Leite (MHNCI), Lúcia M. Z. Richinitti (Laboratório de Malacologia da PUCRS), Luciana B. Nascimento (PUCMG), Marcos A. Carvalho (UFMT), Márcia Brücker (Laboratório de radiografia da PUCRS), Martha Motte (MNHNP), Moema L. Araújo e Maria Lúcia M. Alves (FZB-RS), Melitta Meneghel e Santiago Carreira (FC-UDELAR), Paulo Sérgio



Bernardes (UFAC), Ronaldo Fernandes (MNRJ), Sérgio P. Carvalho-e-Silva e José D. Barros-Filho (ZUFRRJ), Sonia Kretzschmar e Gustavo Scrocchi (FML) e Vanda L. Ferreira e Arlindo F. Beda (UFMS).

Muitas pessoas contribuíram com essa tese enviando espécimes, fotos e/ou dados. Agradeço ao Adriano L. Silveira, Adriano O. Maciel, Alessandra Travassos, Carlos E. Cintra, Christine Strüssmann, Daniel Loebmann, Dante Pavan, Lívia C. dos Santos, Marcelo Soares, Marco A. de Freitas, Milto Konstantin (Zoological Institute, St. Petersburg), Nelson Jorge da Silva, Raúl Maneyro, Tami Mott e Wilian Vaz-Silva. Adicionalmente quero agradecer ao Eduardo Lucchesi pelo auxílio com a confecção das ilustrações de *Leposternon microcephalum*, Lautaro Hilbert com as ilustrações das séries tipos de *Leposternon* sp. nov. ARG e *Leposternon* sp. nov. MG2 e Renata Perez pelo auxílio com as ilustrações do crânio de *Leposternon kisteumacheri* e algumas da fotografias de *Leposternon infraorbitale* e espécies afins.

Tive bons companheiros de trabalho que colaboraram para o enriquecimento dos manuscritos gerados durante o desenvolvimento do meu doutorado. Agradeço ao Alfredo Santos-Jr por suas valiosas (essenciais) sugestões; Cristiano C. Nogueira por todas as sugestões, Renata Perez por auxiliar nas análises de caracteres merísticos dos espécimes de *Leposternon infraorbitale*; e Wilian Vaz-Silva por participar da elaboração do manuscrito de descrição de *Leposternon cerradensis* (capítulo 1 desta tese).

Ao Dr. Hussam Zaher que foi o responsável pela escolha do gênero *Leposternon* como objeto de estudo dessa tese. Muito obrigada por me apresentar aos anfisbênios; sugerir a revisão de *Leposternon*; acolher-me no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); disponibilizar os espécimes depositados na coleção do MZUSP para minhas análises; auxiliar nas dúvidas com os caracteres filogenéticos, com os

manuscritos e com a obtenção de material de outras coleções. Enfim, eu não poderia ter sido mais auxiliada. Obrigada por tudo!

Gostaria de agradecer imensamente ao Dr. Taran Grant por sua essencial orientação. Taran tu fostes essencial para a realização e o enriquecimento dessa tese. Foi um prazer te conhecer, trabalhar e aprender contigo.

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado. Ao Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS pelo espaço físico.

## Sumário

Abstract.....	xiii
Resumo.....	xv
Apresentação.....	xvii

### Capítulo 1

#### **New Pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from Brazilian Cerrado**

Abstract.....	2
Introduction.....	2
Material and methods.....	3
Results.....	4
Discusion.....	12
Acknowledgements.....	14
References.....	17
Appendix 1.....	20
Appendix 2.....	22

### Capítulo 2

#### **Description of a new pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from the Brazilian Cerrado, and proposal for standardizing names of cephalic shields in the genus**

Abstract.....	25
Introduction.....	26
Material and methods.....	27
Results.....	28
Discussion.....	37
Acknowledgements.....	39
References.....	39

Appendix.....	43
Figures.....	47
<b>Capítulo 3</b>	
<b>Análise da variação de <i>Leposternon infraorbitale</i> Berthold, 1859 (Squamata: Amphisbaenia) com a descrição de seis novas espécies</b>	
Abstract.....	58
Resumo.....	58
Introdução.....	59
Material e métodos.....	60
Resultados.....	66
Discussão.....	140
Agradecimentos.....	144
Referências.....	144
Apêndice I.....	150
Apêndice II.....	155
Tabelas.....	157
Figuras.....	175
<b>Capítulo 4</b>	
<b>Análise filogenética do gênero <i>Leposternon</i> (Squamata, Amphisbaenia) baseado em evidências morfológicas</b>	
Abstract.....	198
Resumo.....	200
Introdução.....	202
Material e métodos.....	207
Resultados e discussão.....	347
Considerações finais.....	378

Agradecimentos.....	379
Referências.....	379
Apêndice I.....	398
Apêndice II.....	407
Apêndice III.....	410
Apêndice IV.....	413
Tabelas.....	417
Figuras.....	427
<b>Conclusões finais.....</b>	<b>509</b>

## ABSTRACT

In this paper study we produce a taxonomic review and a phylogenetic propose for the *Leposternon* amphisbaenians genus based on morphologic characters. In the present study we identified the high morphological variation of some species (e.g. *Leposternon microcephalum* and *L. infraorbitale*) as the main problem in the taxonomy of the genus. As a result of the taxonomic review, 15 additional species to the ones already known were found, being three of them to be revalidated and 12 new species. Our phylogenetic results provide a first attempt of interpreting of the relationships of the species of *Leposternon*. The results of the present study are divided into four chapters. In Chapter 1, entitled “New pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from the Brazilian Cerrado”, a new species of *Leposternon* is described for the Brazilian Cerrado southeast of the State of Goiás. The new species is diagnosed, mainly, for featuring precloacal pores, 2/2 supralabials and 2/2 infralabials. Moreover, a checklist was presented for the amphisbaenians occurring in the Brazilian ecorregions. In Chapter 2, entitled “Description of a new pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from the Brazilian Cerrado, and proposal for standardizing names of cephalic shields in the genus”, a new pored species of *Leposternon* is described for the Brazilian Cerrado in the Parque Nacional Grande Sertão Veredas, State of Minas Gerais. The new species is diagnosed, mainly, for by having the largest number of body half-annuli and precloacal pores. Additionally, is proposed a standardized scheme for naming *Leposternon* cephalic shields, in an attempt to provide a better understanding of morphological variation in the genus and assisting with the comparisons of further inter-specific studies. In Chapter 3, entitled “Analysis of the variation of the amphisbaenian *Leposternon infraorbitale* Berthold 1859, with the description of six new species (Squamata: Amphisbaenia)”, the specimens previously identified as *L. infraorbitale*, were selected into six “morphological groups” geographically supported. Based on the review of the external character morphology and the cranial osteology of six morphological groups, six new species were diagnosed. Chapter 4 is entitled “Phylogenetic analysis of the genus *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) based on morphological evidence”. In this paper, in the “Taxonomy” section *Leposternon microcephalum* is diagnosed; *Leposternon boulengeri*, *L. latifrontale* and *L. phocaena* are revalidated; and *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. Pará and *Leposternon* sp. nov. SP2 are described. The phylogenetic relationship for species of *Leposternon* is based on 30 characters of external anatomy and coloration, 121 of cranial anatomy and three of postcranial skeleton. One hundred and fifty four characters and 50 terminal taxa were submitted to the analysis of maximal parsimony. The purpose of this analysis was (1) to test the monophyly of *Leposternon*, (2) to test the monophyly of the species with 3/3 supralabials and 2/2 infralabials shields; (3) to test the monophyly of pored species; (4) to test the monophyly of species previously identified as *Leposternon microcephalum*; and (5) to test the evolution of probable synapomorphies of the *Leposternon*. The analysis resulted in 141 equally most parsimonious trees with length of the 869 steps, consistency index of 32, retention index of 64 and 21 collapsed nodes. In the strict consensus three is observed just clades for 10 of the 22 species of *Leposternon*. The result of the analysis showed that *Leposternon* is a monophyletic group defined by 16 synapomorphies, being four exclusive of the genus: (1) gular portion without segmental cover, (2) nasal shield absent, (3) nostrils open in rostronasal shield and (4) rostral process of premaxilla T-shaped. The relationship of the species with three supralabials and two infralabials shields was not accessed because these species do not present resolution of the strict consensus of most parsimonious tree. The pored species are monophyletic, but in this clade are enclosed two not-pored

species. The species previously identified as *L. microcephalum* are not monophyletic. Analysis of character evolution revealed multiple synapomorphies in the characters of cranial anatomy of the *Leposternon* species, mainly in the format of some bones (*e.g.* nasal, jaw and parietal), presence of processes and tooth number. The variations in these characters are structuring the clades observed in the analysis. The preloacal pores appeared only one time in one clade of *Leposternon*. The presence of preloacal pores can be related to the occupation of open vegetation. The absence of the melanic coloration is common to the clade of pored *Leposternon* species, but it varies independently in the too many species. Additionally, we conducted an exploratory analysis to determine the effect of species without characters of the cranial anatomy in the analysis of the entire data (with all species). In this analysis, four species of *Leposternon* and two of *Anops* were removed. The exploratory analysis resulted in 225 equally most parsimonious trees with length of the 857 steps, consistency index of 32, retention index of 63 and 15 collapsed nodes. The meeting of four clades for the species of *Leposternon* (*versus* two in the first analysis) and the collapse of the pored clade can be evidences that species without cranial data are influencing in the resolution of some clades.

## RESUMO

Nesse estudo nós apresentamos uma revisão taxonômica e uma proposta filogenética para o gênero de anfisbênios *Leposternon* com base em caracteres morfológicos. Nós identificamos a alta variação morfológica de algumas espécies (e.g. *Leposternon microcephalum* e *L. infraorbitale*) como o principal problema a taxonomia do gênero. Como resultados da revisão taxonômica foram identificadas 15 espécies adicionais as já conhecidas, sendo três espécies a serem revalidadas e 12 novas espécies. Nossos resultados filogenéticos fornecem a primeira tentativa de interpretação do relacionamento das espécies de *Leposternon*. Os resultados do presente estudo estão divididos em quatro capítulos. No capítulo 1, intitulado “New pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from Brazilian Cerrado”, uma nova espécie de *Leposternon* é descrita para o Cerrado brasileiro do sudeste do Estado de Goiás. A nova espécie é diagnóstica, principalmente, por apresentar poros pré-cloacais, 2/2 supralabiais e 2/2 infralabiais. Adicionalmente, foi apresentada uma “Check List” dos anfisbênios ocorrentes nas ecorregiões brasileiras. No capítulo 2, intitulado “Description of a new pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from the Brazilian Cerrado, and proposal for standardizing names of cephalic shields in the genus”, uma nova espécie porada de *Leposternon* é descrita para o Cerrado brasileiro do Parque Nacional de Grande Sertão Veredas, estado de Minas Gerais. A nova espécie é diagnóstica, principalmente, por apresentar poros pré-cloacais e o mais alto número de meios anéis corporais. Adicionalmente, é apresentado um esquema de padronização para a nomenclatura da escutelação cefálica de *Leposternon*, com o intuito de fornecer o melhor entendimento da variação observada no gênero e auxiliar nas comparações interespecíficas de estudos futuros. No capítulo 3, intitulado “Análise da variação do anfisbênio *Leposternon infraorbitale* Berthold 1859, com a descrição de seis novas espécies (Squamata: Amphisbaenia)”, os espécimes previamente identificados como *L. infraorbitale*, foram selecionados em seis “grupos morfológicos” geograficamente suportados. Com base na revisão de caracteres da morfologia externa e osteologia craniana dos seis grupos morfológicos foram diagnosticadas seis novas espécies. O capítulo 4 é intitulado “Análise filogenética do gênero *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) baseado em evidências morfológicas”. Neste estudo, na seção de “taxonomia” *Leposternon microcephalum* é diagnosticada; *Leposternon boulengeri*, *L. latifrontale* e *L. phocaena* são revalidadas; e *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. Pará e *Leposternon* sp. nov. SP2 são descritas. O relacionamento filogenético para as espécies de *Leposternon* é baseado em 30 caracteres da anatomia externa e coloração, 121 da anatomia craniana e três do esqueleto pós-craniano. Cento e cinquenta e quatro caracteres e 50 táxons foram submetidos para a análise de máxima parcimônia. A proposta desta análise foi (1) testar a monofilia de *Leposternon*, 2) testar a monofilia das espécies que apresentam 3/3 supralabiais e 2/2 supralabias; 3) testar a monofilia das espécies com poros de *Leposternon*; 4) testar a monofilia das espécies de *Leposternon* previamente identificadas como *L. microcephalum*; 5) analisar a evolução de possíveis sinapomorfias de *Leposternon*. A análise resultou em 141 árvores igualmente parcimoniosas com comprimento de 869 passos, índice de consistência de 32, índice de retenção de 64 e 21 nós colapsados. Na árvore de consenso estrito são observados clados para 10 das 22 espécies de *Leposternon*. O resultado da análise mostrou que *Leposternon* é um grupo monofilético estruturado por 16 sinapomorfias, sendo quatro exclusivas do gênero: (1) porção gular não segmentada, (2) escudo nasal ausente; (3) narinas abertas no escudo rostronasal e (4) processo rostral do pré-maxilar em formato de “T”. O relacionamento das espécies com 3/3 escudos supralabiais e 2/2 escudos infralabiais não foi acessado, pois essas espécies não apresentaram resolução na árvore



de consenso estrito das árvores mais parcimoniosas. As espécies poradas são monofiléticas, mas neste clado estão incluídas duas espécies não poradas. As espécies previamente identificadas como *L. microcephalum* não são monofiléticas. A análise da evolução dos caracteres revelou múltiplas sinapomorfias nos caracteres da anatomia craniana das espécies de *Leposternon*, principalmente no formato de alguns ossos (*e.g.* nasal, mandíbula e parietal), presença de processos e número de dentes. As variações desses caracteres estão estruturando os clados observados na análise. Os poros pré-cloacais surgiram apenas uma vez no clado de *Leposternon*. A ausência da coloração melânica é comum para o clado das espécies poradas de *Leposternon*, mas este carácter varia independentemente em muitas espécies. Adicionalmente, foi conduzida uma análise exploratória para determinar o efeito das espécies sem caracteres da anatomia craniana. Nesta análise, quatro espécies de *Leposternon* e duas de *Anops* foram removidas. A análise exploratória resultou em 225 árvores igualmente parcimoniosas com comprimento de 857 passos, índice de consistência de 32, índice de retenção de 63 e 15 nós colapsados. O encontro de quatro clados para as espécies de *Leposternon* (versos duas na primeira análise) e a colapso do clado das espécies poradas podem ser evidências que as espécies sem dados cranianos estão influenciando na resolução de alguns clados na nossa análise.

## APRESENTAÇÃO

Amphisbaenia é um grupo monofilético de Squamata que apresenta agrupamento filogenético incerto dos táxons que o compõe (Gans 1990) e que nos últimos anos vem sendo alvo de vários estudos filogenéticos (Kearney 2003; Kearney & Stuart 2004; Vidal *et al.* 2008; Mott & Vieites 2009). Com base em estudos mais recentes, a subordem é um grupo monofilético diagnóstico pela seguinte combinação de caracteres: 1) escamas arranjadas em anéis; 2) dente pré-maxilar medial aumentado; 3) placa orbitoesfenóide única; 4) contato dos ossos palatino e ectopterigóide fechando a fenestra suborbital; 5) sistema único extracolumelar; 6) ausência do osso epipterigóide; 7) maxila não bordeada pelo palatino; 8) contato dos ossos pré-frontal e pós-frontal com pós-orbitofrontal; 9) ausência de contato dos ossos frontais e palatino; 10) bordas frontais do osso parietal presente dorsalmente; 11) largo contato dos ossos palatino e vomer; 12) “recess pyriform” (= vácuo interpterigóide) rebaixado; 13) quadrado duplamente articulado (estreptostílico); 14) presença da epífise esfenoccipital (= elemento X de Kearney 2003); 15) escamas corporais ciclóides; e 16) escamas corporais não quilhadas (1–6 de Kearney 2003; 7–16 de Conrad 2008).

Atualmente, Amphisbaenia é composta por aproximadamente 190 espécies distribuídas em seis famílias: Amphisbaenidae, Bipedidae, Blanidae, Cadeidae, Rhineuridae e Trogonophidae (Kearney 2003; Kearney & Stuart 2004; Vidal *et al.* 2008). As espécies distribuem-se pelas regiões Etiópica, Neártica, Neotropical e Paleártica, com maior concentração na América do Sul e na África.

Apesar do relativo progresso no conhecimento dos aspectos evolutivos de Amphisbaenia, estudos filogenéticos detalhados em nível genérico ainda são necessários para compreender a evolução do grupo. Discordâncias entre recentes propostas de relacionamento em relação ao posicionamento de alguns gêneros de anfisbênios é outro fator que merece atenção.

Os grupos taxonômicos dos anfisbênios, principalmente gêneros, são definidos baseados em características morfológicas. No entanto, estudos “velhos” e atuais (Gans 1974; Kearney & Stuart 2004; Mott & Vieites 2009) vem abordando a possibilidade de que os caracteres morfológicos que definem os grupos representem convergências adaptativas. Kearney (2003) alocou os gêneros *Aulura*, *Dalophia*, *Leposternon* e *Monopeltis* em um grupo monofilético denominado de Rhineuroidea, apresentando como sinapomorfias do grupo caracteres cranianos e escamação peitoral. Posteriormente, com base em caracteres moleculares, Kearney & Stuart (2004) apresentaram uma nova proposta de agrupamento para os gêneros e famílias de Amphisbaenia, reagrupando alguns dos gêneros que apresentam a cabeça em “forma de pá” (*Aulura*, *Leposternon* e *Monopeltis*) em Amphisbaenidae. Segundo Kearney (2003), um dos principais problemas encontrados nos estudo filogenéticos de Amphisbaenia é à escassez de informações em níveis específicos e genérico. Com o intuito de contribuir com informações taxonômicas e filogenéticas de Amphisbaenia realizamos no presente estudo uma análise taxonômica e filogenética para as espécies do gênero Sul-americano *Leposternon*.

O gênero *Leposternon* foi descrito por Wagler (1824) a partir da descrição de *Leposternon microcephalus*, com base em um espécime proveniente do Rio de Janeiro, Brasil (holótipo ZSM 3150/0). Até meados do século vinte, o gênero era composto por duas espécies (*Leposternon microcephalum* e *L. polystegoides* Schmidt, 1936). Gans (1971a) ao revisar a taxonomia do gênero identificou 26 espécies adicionais de *Leposternon* descritas sob os nomes genéricos de *Amphisbaena* (*A. punctata* Wied, 1825 e *A. scutigera* Hemprich, 1829), *Cephalopeltis* (*C. cuvieri* Müller, 1832), *Lepidosternon* (*L. hemprichii* Wiegmann & Ruthe, 1831; *L. maximiliani* Wiegmann, 1834; *L. phocaena* Duméril & Bibron, 1839; *L. polystegum* Duméril & Duméril, 1851;

*L. octostegum* Duméril & Duméril, 1851; *L. infraorbitale* Berthold, 1859; *L. grayii* Gray, 1865; *L. wuchereri* Peters, 1879; *L. rostratum* Strauch, 1881; *L. petersi* Strauch, 1881; *L. crassum* Strauch, 1881; *L. güentheri* Strauch, 1881; *L. boettgeri* Boulenger, 1885; *L. laticeps* Peracca, 1904; e *L. pfefferi* Werner, 1910) e *Lepidosternum* (*L. boulengeri* Boettger, 1885; *L. strauchi* Boettger, 1885; *L. affine* Boettger, 1885; *L. onycocephalum* Boettger, 1885; *L. latifrontale* Boulenger, 1894; *L. borelli* Peracca, 1895a; *L. camerani* Peracca, 1895a; e *L. sinuosum* Peracca, 1895b). Naquele estudo com base em uma extensa revisão de caracteres da morfologia externa, principalmente merísticos, o autor realocou as espécies apresentadas acima em seis espécies (Tabela 1).

O gênero *Leposternon* é representado por répteis de corpo alongado e relativamente largo; cabeça sempre deprimida frontalmente; narinas com aberturas na porção ventral do focinho; rostral e nasais unidos no escudo rostronasal (= rostral + nasal); rostronasal seguido por uma seqüência de um ou cinco grandes escamas ao longo da superfície dorsal da cabeça; porção gular sem escamação; mais de dois anéis dermais por vértebras no corpo; cauda muito curta com a ponta redonda; anel autotômico ausente (Ribeiro *et al.* 2008). Até a realização do presente estudo o gênero estava representado por sete espécies: *L. infraorbitale*, *L. kisteumacheri* Porto, Soares & Caramaschi, 2000, *L. microcephalum*, *L. octostegum*, *L. polystegum*, *L. scutigerum* e *L. wuchereri* (Gans 1971; Porto *et al.* 2000).

Apesar da extensa lista de espécimes analisados por Gans (1971), incluindo material tipo de grande parte dos táxons, identificamos a falta de delimitação morfológica de algumas espécies como o principal problema a taxonomia proposta pelo autor. Adicionalmente, a grande variação morfológica previamente observada em *Leposternon mcicrocephalum* e *L. infraorbitale* foi um estímulo a realização do presente estudo. Durante o desenvolvimento dessa pesquisa observamos que o gênero é mais

especioso do que vem sendo apresentado. Como resultado do presente estudo foram identificadas 15 espécies adicionais as já conhecidas, sendo três espécies a serem revalidadas (Capítulo 4 desta tese) e 12 novas espécies (ver Capítulos 1, 2, 3 e 4 desta tese).

Até o momento, nenhuma proposta de relacionamento filogenético foi realizada para as espécies de *Leposternon*, sendo esse gênero pouco representado e/ou não incluído em estudos filogenéticos. Mott & Vieites (2009) foram os únicos que apresentaram um maior número de espécies de *Leposternon* (três espécies) em um estudo filogenético. Naquele estudo, com base nas evidências moleculares, *Leposternon* formou um grupo monofilético para as espécies em estudo, agrupado em um clado parafilético com representantes dos gêneros *Amphisbaena* e *Anops*. Os resultados filogenéticos obtidos no presente estudo (ver capítulo 4 desta tese) tratam-se da primeira tentativa de interpretação do agrupamento filogenético das espécies do gênero *Leposternon*.

Os resultados do presente estudo estão divididos em quatro capítulos, conforme descritos abaixo.

No capítulo 1 intitulado “New pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from Brazilian Cerrado” uma nova espécie porada de *Leposternon* é descrita para o Cerrado brasileiro do sudeste do Estado de Goiás. A nova espécie é diagnóstica por uma combinação de caracteres merísticos e morfométricos da morfologia externa, além da presença de poros pré-cloacais e a ausência de coloração melânica. Adicionalmente, é apresentada uma lista dos anfíbios ocorrentes nas ecorregiões brasileiras.

No capítulo 2 intitulado “Description of a new pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from the Brazilian Cerrado, and proposal for standardizing names of cephalic shields in the genus” uma nova espécie porada de *Leposternon* é descrita para o

Cerrado brasileiro do Parque Nacional de Grande Sertão Veredas, na porção sul do Chapadão Central, estado de Minas Gerais. A nova espécie é diagnóstica por uma combinação de caracteres merísticos e morfométricos da morfologia externa, além da presença de poros pré-cloacais e a ausência de coloração melânica. Adicionalmente, é apresentado um esquema de padronização para a nomenclatura da escutelação cefálica de *Leposternon*, com o intuito de fornecer o melhor entedimento da variação observada no gênero e auxiliar nas comparações interespecíficas de estudos futuros.

O capítulo 3 é intitulado “Análise da variação do anfisbênio *Leposternon infraorbitale* Berthold 1859, com a descrição de seis novas espécies (Squamata: Amphisbaenia)”. Até a realização do presente estudo *L. infraorbitale* apresentava uma ampla distribuição no território brasileiro. Entre os espécimes previamente identificados como *L. infraorbitale*, foram identificados sete morfos geograficamente suportados. Foi revisada a morfologia externa e a osteologia craniana dos diferentes morfos. Com base nos caracteres analisados foi possível diagnosticar seis novas espécies.

O capítulo 4 é intitulado “Análise filogenética do gênero *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) baseado em evidências morfológicas”. O relacionamento filogenético de *Leposternon* é apresentado com base em 30 caracteres da anatomia externa, 121 da anatomia craniana e três do esqueleto pós-craniano. Os 154 caracteres codificados para 50 táxons terminais foram submetidos a uma análise de parcimônia. Nesse estudo os principais objetivos foram: 1) clarificar o status taxonômico de algumas espécies e descrever algumas espécies novas para o gênero *Leposternon*; 2) testar a monofilia de *Leposternon*; e 3) testar o relacionamento das espécies com poros de *Leposternon*; 4) testar a monofilia das espécies que apresentam três supralabiais e dois infralabiais (*L. infraorbitale*, *Leposternon* sp. nov. Acre, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais,

*Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia, *Leposternon* sp. nov. Pará, *Leposternon* sp. nov. Tapirapés); 5) testar a monofilia das espécies de *Leposternon* previamente identificadas como *L. microcephalum* por Gans (1971); 6) analisar e a evolução de possíveis sinapormofias de *Leposternon* ou de grupos de espécies do gênero (e.g. osteologia craniana; poros cloacais; pigmentação melânica); 7) apresentar os padrões geográficos das espécies de *Leposternon*; 9) apresentar considerações biogeográficas de *Leposternon* e *Amphisbaenia*.

## Referências

- Berthold, A.A. (1859) Einige neue Reptilien des akademisch zoologischen Museums in Göttingen. *Nachrichten Georg August Universitaet Königlichen Wissenschaftliche Gesellschaft (Göttingen)*, 17, 179–181.
- Boettger, O. (1885) Listen von Reptilien und Batrachiern aus Paraguay. *Zeitschrift der Naturwissenschaft*, 58, 213–248.
- Boulenger, G.A. (1885) *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History)*. Taylor and Francis Press, Londres, 2, XIII + 497pp.
- Boulenger, G.A. (1894). *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)*. Trustees of the British Museum, Londres, 2, XIX + 382pp.
- Conrad, J.L. (2008) Phylogeny and systematics of Squamata (reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 310, 1–182.
- Duméril, A.M.C. & Bibron, G. (1839) *Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des reptiles*. Errata. De l'ordre des Lézards ou des Sauriens. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 5, I + VIII + 1–856p.

- Duméril, A.M.C. & Duméril, A.H.A. (1851) *Catalogue Méthodique de la Collection des Reptiles*. Muséum d'Histoire Naturelle de Paris/Gide et Baudry, Paris, iv + 224pp.
- Gans, C. (1971a) Studies on amphisbaenians (Amphisbaenia: Reptilia). 4. A review of the amphisbaenid genus *Leposternon*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 144, 379–464.
- Gans, C. (1974) *Biomechanics: An Approach to Vertebrate Biology*. J.B. Lippincott Company, Philadelphia, 261pp.
- Gans, C. (1990) Patterns in amphisbaenian biogeography: a preliminary analysis. In: Peters, G. & Hutterer, R. (Eds.). *Vertebrate in the tropics: Proceedings of the International Symposium of Vertebrate Biogeography and Systematics in the tropics*. Alexander Zoological Research Institute and Zoological Museum, Bonn, pp. 133–143.
- Gray, J.E. (1865) A revision of the genera and species of amphisbaenians with the descriptions of some new species now in the collection of the British Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1865, 442–455.
- Hemprich, F.G. (1829) Amphisbaenarum generis novas species duas descripsit. *Verhandlungen der Gesellschaft Naturforschenden Freunde (Berlin)*, 1, 129–130.
- Kearney, M. (2003) Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria:Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. *Herpetological Monographs*, 17, 1–74.
- Kearney, M. & Stuart, B.L. (2004) Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271, 1677–1683.



- Mott, T. & Vieites, D.R. (2009) Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51, 190–200.
- Müller, J. (1832) Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien. 3. Zur Anatomie der Blindschleiche im Vergleich mit *Bipes*, *Pseudopus*, *Ophisaurus*. 8. Zur Anatomie der Genera *Chirotes*, *Lepidosternon*, *Amphisbaena* und einer neuen Gattung aus der Familie der Amphisbaenoiden, *Cephalopeltis*. In Tiedemann, F., Treviranus, G.R. & Treviranus L.C. (Eds.), *Zeitschrift in Physiologie, Untersuchungen zur Natur des Menschen, der Tiere und Pflanzen*. Heidelberg and Leipzig. 4, pp. 190–275.
- Peracca, M.G. (1895a) Viaggio del dott. Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina e nel Paraguay. X. Rettili ed Anfibi. *Boletim do Museo do Zoologie y Anatomia Comparada*, 10, 1–32.
- Peracca, M.G. (1895b) Nuová specie di *Lepidosternum* del Museo Zoologico di Torino. *Boletim do Museo do Zoologie y Anatomia Comparada, Univeridad de Torino*, 10, 1–2.
- Peracca, M.G. (1904) Viaggio del Dr. A. Borelli nel Matto Grosso brasiliano e nel Paraguay, 1899. IX. Reptili ed anfibi. *Boletim do Museo do Zoologie y Anatomia Comparada*, 19, 1–15.
- Peters, W.C.H. (1879) Qber die Amphisbaenen und eine zu denselben gehorige neue Art (*Lepidosternon wuchereri*). *Monatsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften*, 1879, 273–277.
- Porto, M., Soares, M. & Caramaschi, U. (2000) A new species of *Leposternon* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae) from Minas Gerais, Brazil, with a key to the species of the genus (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Boletim do Museu Nacional*,

412, 1–10.

Ribeiro, S., Vaz-Silva, W. & Santos-Jr, A.P. (2008) New pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from Brazilian Cerrado. *Zootaxa*, 1930, 18–38.

Schmidt, K.P. (1936) Notes on Brazilian amphisbaenians. *Herpetologica*, 1, 28–32.

Strauch, A. (1881) Bemerkungen über die Eidechsenfamilie der Amphisbaeniden. *Mémoires de la Academie Imperiale de Science de St. Pétersbourg*, 11, 355–479.

Vidal, N., Azvolinsky, A., Cruaud, C. & Hedges, S.H. (2008) Origin of tropical American burrowing reptiles by transatlantic rafting. *Biology Letters*, 4, 115–118.

Wagler, J. (1824) Serpantum Brasiliensium species novae, ou histoire naturelle des espèces nouvelles de Serpens. In: Spix, J. *Animalia nova sive species novae*. Typis Francisci Seraphi Hübschmann, Monaco, pp. vii + 75.

Werner, F. (1910) *Über neue oder seltene Reptilien des naturhistorischen Museums in Hamburg*. II. Eidechsen. Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaften Anstalten 27(1909), supplement 2, Mitteilungen der Naturhistorisches Museum, 27, 1–46.

Wied, M.P. (1825) *Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien*. Weimar, 1, XXII + 612pp.

Wiegmann, A.F.A & Ruthe, J.F. (1831) *Handbuch der Zoologie*. Erste Auflage, Berlin, vi+622 pp.

Wiegmann, A.F.A. (1834) *Herpetologia Mexicana, seu descriptio amphibiorum novae hispaniae*. Pars prima, Saurorum species, Berlin, IV + 54pp.

Tabela 1. Lista de espécies constantes na lista sinonímica de *Leposternon* conforme o estudo de Gans (1971).

Espécie descrita	Autor (data)	Localidade tipo	Taxonomia Gans (1971)
<i>Leposternon microcephalus</i>	Wagler (1824)	Provavelmente Serra dos Ossos, Rio de Janeiro, Brasil	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Amphisbaena punctata</i>	Wied (1825)	Rio de Janeiro e Espírito Santo, Brasil	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Amphisbaena scutigera</i>	Hemprich (1829)	“Brasília”	<i>Leposternon scutigerum</i>
<i>Lepidosternon hemprichii</i>	Wiegmann & Ruthe (1831)	“Brasília”	<i>Leposternon scutigerum</i>
<i>Cephalopeltis cuvieri</i>	Müller (1832)	Rio de Janeiro, Brasil	<i>Leposternon scutigerum</i>
<i>Lepidosternon maximiliani</i>	Wiegmann (1834)	Desconhecida	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternon phocaena</i>	Duméril & Bibron (1839)	Buenos Aires, Argentina	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternon polystegum</i>	Duméril (1851)	Bahia, Brasil	<i>Leposternon polystegum</i>
<i>Lepidosternon octostegum</i>	Duméril (1851)	“Brésil”	<i>Leposternon octostegum</i>
<i>Lepidosternon infraorbitale</i>	Berthold (1859)	Bahia, Brasil	<i>Leposternon infraorbitale</i>
<i>Lepidosternon grayii</i>	Gray (1865)	“South American”	<i>Leposternon polystegum</i>
<i>Lepidosternon wuchereri</i>	Peters (1879)	Bahia, Brasil	<i>Leposternon wuchereri</i>
<i>Lepidosternon crassum</i>	Strauch (1881)	Rio de Janeiro, Brasil	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternon güntneri</i>	Strauch (1881)	Provavelmente Brasil.	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternon petersi</i>	Strauch (1881)	Rio de Janeiro, Brasil	<i>Leposternon microcephalum</i>

...continua

Continuação

Espécie descrita	Autor (data)	Localidade tipo	Taxonomia Gans (1971)
<i>Lepidosternon rostratum</i>	Strauch (1881)	Bahia, Brasil	<i>Leposternon infraorbitale</i>
<i>Lepidosternum boulengeri</i>	Boettger (1885)	Paraguai	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternum onychocephalum</i>	Boettger (1885)	Paraguai	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternum strauchi</i>	Boettger (1885)	Paraguai	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternum latifrontale</i>	Boulenger (1885)	Próximo a Assuncion, Paraguai	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternum affine</i>	Boettger (1885)	"Paraguay, Amer. merid."	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternon boettgeri</i>	Boulenger (1885)	Corrientes, Argentina	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternum borellii</i>	Peracca (1895a)	Resistência, Argentina	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternum camerani</i>	Peracca (1895a)	"Luque (Paraguay)"	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternum sinuosum</i>	Peracca (1895b)	"Brasile"	<i>Leposternon wuchereri</i>
<i>Lepidosternon carcani</i>	Peracca (1904)	Tebicuari, Paraguai	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternon laticeps</i>	Peracca (1904)	Urucum, Mato Grosso, Brasil	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Lepidosternon pfefferi</i>	Werner (1910)	Paraguai	<i>Leposternon microcephalum</i>
<i>Amphisbaena polystegoides</i>	Schmidt (1936)	Rio Grande do Norte, Brasil	<i>Leposternon polystegum</i>



## **Capítulo 1**

**New pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from Brazilian Cerrado**

[Artigo publicado no periódico Zootaxa 1930: 18–38 (2008)]



## New pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from Brazilian Cerrado

SÍRIA RIBEIRO<sup>1,3</sup>, WILIAN VAZ-SILVA<sup>2</sup> & ALFREDO P. SANTOS-JR<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratório de Sistemática de Vertebrados, Faculdade de Biociências, Setor de Herpetologia, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga 6681, CEP 90619-900, Porto Alegre, RS, Brazil

<sup>2</sup> Laboratório de Comportamento Animal, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Goiás, Cx. Postal 131, Goiânia, GO, Brazil; and Departamento de Biologia, Centro Universitário de Goiás – Uni-Anhanguera, Rua Professor Lázaro Costa, 456, CEP 74.415-450, Goiânia, GO, Brazil

<sup>3</sup> Corresponding author. E-mail: siherp@hotmail.com

### Abstract

A new species of *Leposternon* is described from the Brazilian Cerrado, southwestern Goiás state. The new species is diagnosed mainly by the following characters: two–four precloacal pores, 299–341 dorsal postpectoral half-annuli, 302–349 ventral postpectoral half-annuli, 13–15 tail annuli, 118–121 precloacal vertebrae, two supralabials, two infralabials, five series of large plates in dorsal head shields, diamond-shaped pectoral scales, head length 2.6–3.2% snout-vent length, rostronasal length 20.4–23.1% head length, azygous width 30.8–41.9% head width, azygous length 40.1–51.4% head length, frontal length 23.7–38.2% head length, and prefrontal length 37.2–44.4% head length. The new species here described is the only known *Leposternon* restricted to the Cerrado region. Additionally, we present an updated check list of non-fossil amphisbaenians according to ecoregions in the Brazilian territory.

**Key words:** Amphisbaenidae, *Leposternon cerradensis* sp. nov., taxonomy, check list, Central Brazil

### Introduction

The South American amphisbaenian genus *Leposternon* Wagler, 1824 is composed of fossorial squamate reptiles characterized by the following characters: relatively large and robust body, head always dorsoventrally compressed, nostrils opening on the ventral surface of snout, suture connecting each nostril to the edge of mouth, rostral and nasals fused into a single shield, rostronasal shield (= rostral plus nasal) followed by a sequence of one to five enlarged shields along the dorsal surface of head, gular portion without segmental cover, more than two dermal annuli per vertebrae, tail very short with rounded tip, autotomic site absent on tail, and none to two precloacal pores (Gans 1971a; Porto *et al.* 2000).

Currently *Leposternon* is represented by seven species: *L. infraorbitale* (Berthold), *L. kisteumacheri* Porto, Soares & Caramaschi, *L. microcephalum* Wagler, *L. octostegum* (Duméril), *L. polystegum* (Duméril), *L. scutigerum* (Hemprich), and *L. wuchereri* (Peters). They are distinguishable mainly by the morphology of cephalic shields, number of body annuli and body and tail segments, number of vertebrae, and presence or absence of precloacal pores (Gans 1971a; Porto *et al.* 2000). Among the described species only two present precloacal pores: *L. polystegum*, which occurs on central, northern and northeastern Brazil in the Amazon, Atlantic Forest, Caatinga, and Cerrado phytogeographic regions (Gans 1971a); and *L. kisteumacheri*, which occurs on northwestern of Minas Gerais state, Brazil, on the Cerrado/Caatinga contact zone, where deciduous tropical dry forest predominates (Porto *et al.* 2000).

With the exception of *Leposternon microcephalum*, recorded from Bolivia, Paraguay, Argentina, and Uru-

guay, all species of *Leposternon* are endemic to Brazil, occurring in almost all phytogeographic regions (*sensu* IBGE 2005). With six species, the Atlantic Forest presents the highest species richness, followed by the Cerrado and Amazon (see Discussion below).

During faunal rescue studies (permission # 009/2006, conceded by the Agência Goiana Meio Ambiente Recursos Naturais—AGMARN) in the flooding period of Espora Hydroelectric Power Plant reservoir, in southwestern Goiás state, Central Brazil (18°39'48.4"S; 51°52'17.9"W), we examined six specimens of *Leposternon* with distinct characters when compared to other species of the genus. Herein we describe such specimens as a new species, apparently endemic to the Brazilian Cerrado. We also present an updated checklist of non-fossil amphisbaenians records in ecoregions of the Brazilian territory.

## Material and methods

Acronyms of the collections consulted and specimens examined are listed in Appendix 1. Morphological features of the new species are described according to the terminology presented by Gans (1971a) and Porto *et al.* (2000), with some modifications (*e.g.* Gans's postpectoral annuli = dorsal and ventral postpectoral half-annuli in this paper). The holotype illustrations were produced using a stereomicroscope with a camera lucida attached. Measurements were taken using a digital caliper (resolution 0.1 mm), except snout-vent length, taken with a flexible ruler to the nearest millimeter. Morphometric data of cephalic shields were measured on the right side of specimens. Head length was measured from tip of the rostronasal to posterior margin of the parietal shield. Head anterior width and height were measured at the level of the nostril. Head posterior width was measured at the level of the second supralabial. Head posterior height was measured at the level of the postmalar row. Rostronasal length was measured from tip of the shield to the anterior margin of the azygous. Bilateral variation is reported as "right/left". Dorsal and ventral postpectoral half-annuli were counted on the right side. Sex was determined through a small incision at the base of the tail to assess the presence or absence of hemipenes. For the visualization of body vertebrae the specimens were X-rayed (see Appendix 1) and the counting follows Hoffstetter & Gasc (1969) with modifications (*e.g.* Hoffstetter & Gasc's postaxial vertebrae plus precloacal vertebrae = precloacal vertebrae in this paper). The geographical distribution map reveals the localities of analyzed specimens of *Leposternon polystegum*, and localities of specimens housed in Museu de Zoologia of Universidade de São Paulo (MZUSP) and Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) collections, plus localities of the specimens analyzed by Gans (1971a).

In the check list of amphisbaenians we included all the species with at least one literature record with voucher specimens. The taxonomy follows Gans (2005) and Mott *et al.* (2008). Additionally, we included *Bronia saxosa* Castro-Mello, not cited in Gans's (2005) check list. Records of all species were summarized according to the presence in terrestrial ecoregions of the Brazilian territory. In Brazil there are 43 ecoregions within six biomes (Olson *et al.* 2001). Because these ecoregions are extreme variable and difficulty to study, we grouped the Olson's *et al.* (2001) ecoregions in six phytogeographic regions conform presented in the Appendix 2 and 3.

## Results

### *Leposternon cerradensis* sp. nov.

*Leposternon* sp., Vaz-Silva *et al.*, 2007:341.

**Holotype.** MZUSP 96347 (Figures 1–3), adult female, from the Espora Hydroelectric Power Plant reservoir (18°39'48.4"S; 51°52'17.9"W), municipality of Aporé, southwestern of Goiás state, Brazil, collected on 15



May 2006 by Tamanduá Mirim Team of faunal rescue.

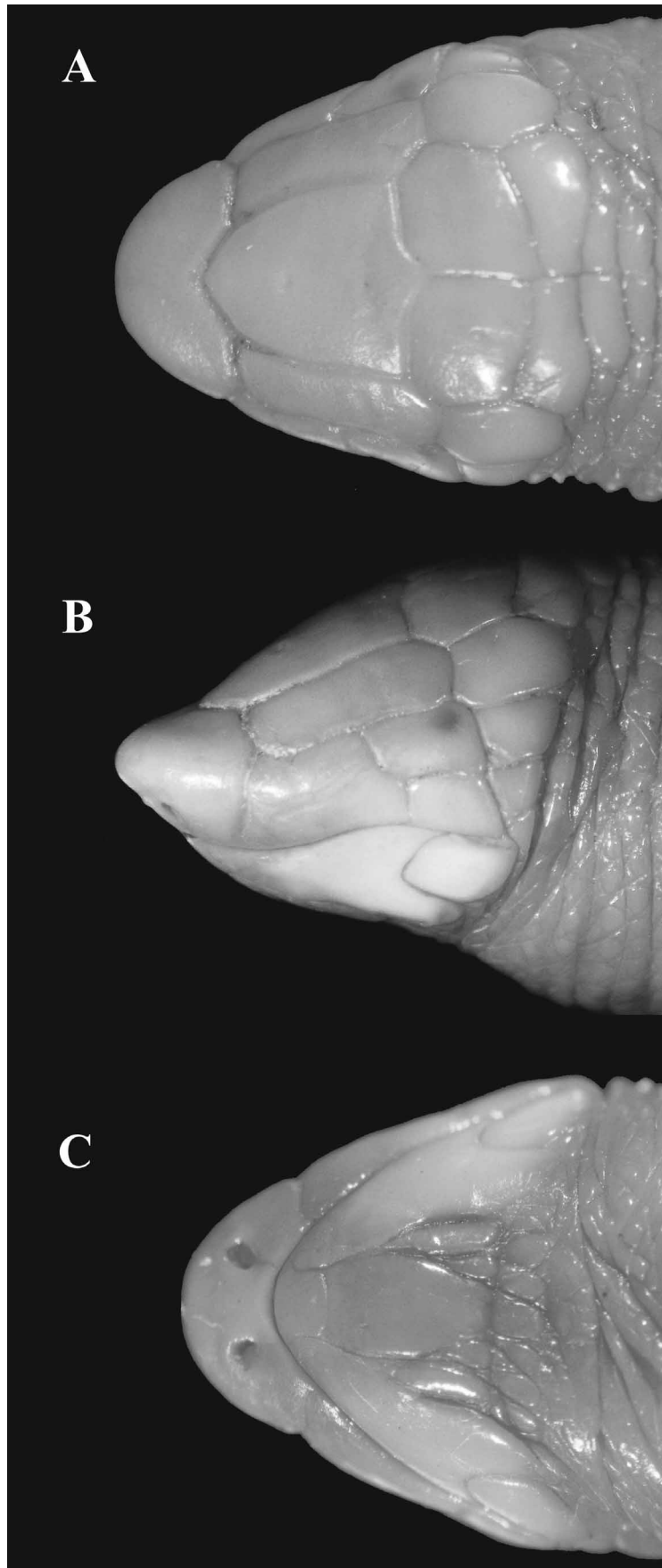
**Paratypes.** Five adult specimens, all of them were collected in the type locality during the biological monitoring studies of the Hydroelectric Power Plant Espora reservoir. Male specimens: CEPB 5377 (field number RE 025), 12 May 2002; and MNRJ 16111 (field number RE 734), 16 May 2006. Female specimens: MZUSP 96348 (field number RE 7), 11 May 2006; MZUSP 98036 (field number RE 0040), 12 May 2006; and CEPB 5378 (field number RE 041B), 12 May 2006.

**Diagnosis.** *Leposternon cerradensis* is a medium-sized amphisbaenian (largest specimen snout-vent length 385 mm) diagnosed by the following combination of characters (measurements in mm): one or two pairs of precloacal pores, 299–341 dorsal postpectoral half-annuli, 302–349 ventral postpectoral half-annuli, 13–15 tail annuli, 118–121 precloacal vertebrae, 32–37 dorsal segments in midbody half-annulus, 30–36 ventral segments in midbody half-annulus, two supralabials, two infralabials, four series of large plates in dorsal head shields posterior to rostronasal, pectoral shields mostly diamond-shaped, head length 2.6–3.2% snout-vent length, rostronasal length 20.4–23.1% head length, azygous width 30.8–41.9% head width, azygous length 40.1–51.4% head length, frontal length with 23.7–38.2% head length, and prefrontal length 37.2–44.4% head length.

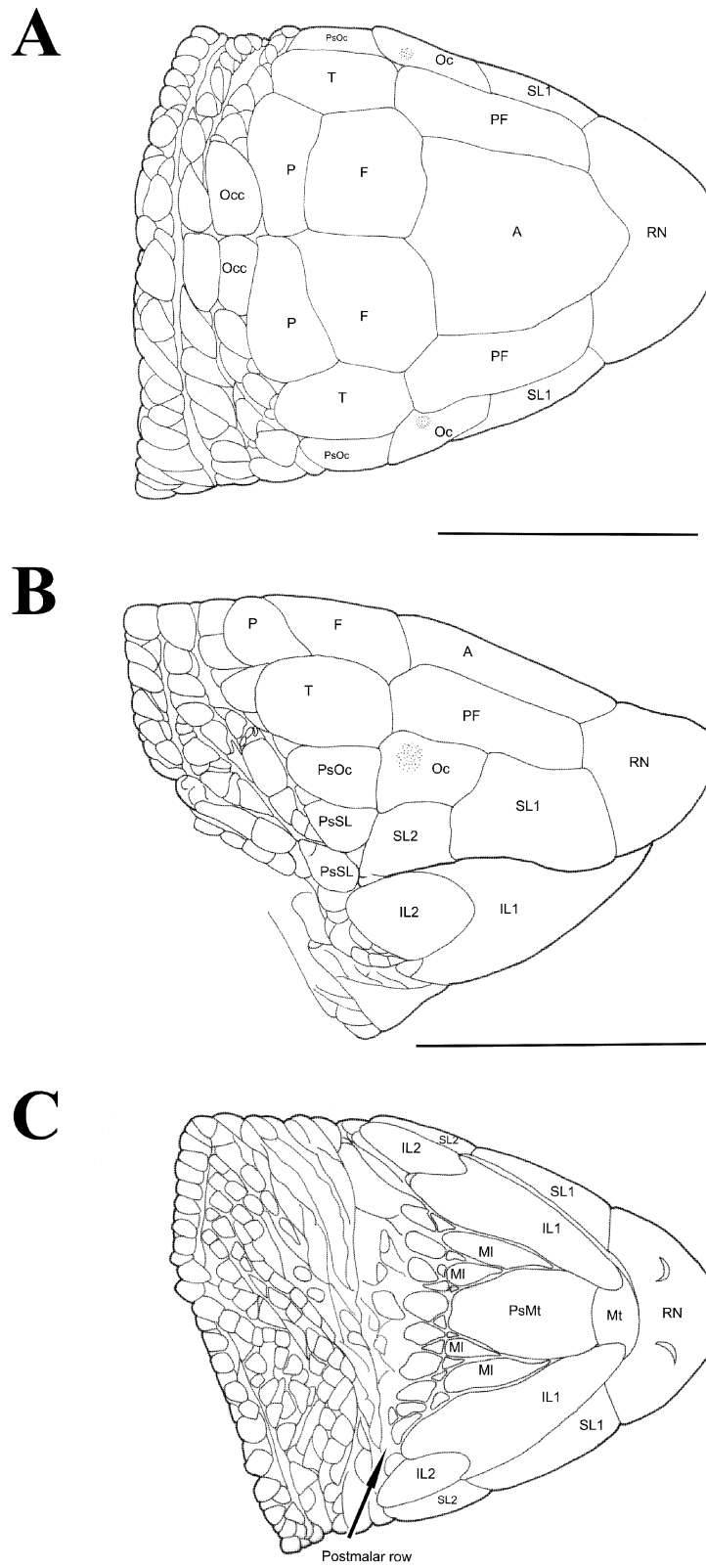
**Comparison with congeneric species (characters of others species of *Leposternon* in parenthesis).** *Leposternon cerradensis* can be distinguished from all congeners except *L. kisteumacheri* and *L. polystegum*, by having two–four precloacal pores (pores absent), and pectoral shields mostly diamond-shaped (Figure 3 A) (irregularly shaped). Additionally, the new species differs from *L. infraorbitale* by the presence of two supralabials (three), 302–349 ventral postpectoral half-annuli (201–262), and 118–121 precloacal vertebrae (87–98). *Leposternon cerradensis* differs from *L. microcephalum* by the presence of 299–341 dorsal postpectoral half-annuli (202–297), 302–349 ventral postpectoral half-annuli (186–254), and 118–121 precloacal vertebrae (90–104). *Leposternon cerradensis* differs from *L. octostegum* by presence of two supralabials (one), two infralabials (one), 299–341 dorsal postpectoral half-annuli (353–398), 118–121 precloacal vertebrae (144), 30–36 ventral segments per half-annulus of midbody (27–28), five series of large plates in dorsal head shields (three), 13–15 tail annuli (11). *Leposternon cerradensis* differs from *L. scutigerum* by presence of prefrontals, azygous, frontals and parietals shields distinct (indistinct shields), 299–341 dorsal postpectoral half-annuli (259–295), 302–349 ventral postpectoral half-annuli (250–278), 32–37 dorsal segments per half-annulus of midbody (22–27), 30–36 ventral segments per half-annulus of midbody (25–29), and five series of large plates in dorsal cephalic shields (two). *Leposternon cerradensis* differs from *L. wuchereri* by the presence of 299–341 dorsal postpectoral half-annuli (235–261), 302–349 ventral postpectoral half-annuli (233–254), and 32–37 dorsal segments in midbody half-annulus (16–19).

The new species can be distinguished from other species with precloacal pores (*L. kisteumacheri* and *L. polystegum*) by having two infralabials (three), first infralabials fused with lateral malar (lateral malar not fused), anterior margin of mental wider than posterior margin (posterior margin of mental wider than anterior margin), azygous width 30.8–41.9% of head width (21.9–26.9% and 11–16.4%, respectively) (Figure 4 A), and rostronasal length 20.4–23.1% of head length (24.0–28.7% and 29.3–33.5%, respectively) (Figure 4 B). Furthermore, *L. cerradensis* differs from *L. kisteumacheri* by the presence of 299–341 dorsal postpectoral half-annuli (244–271), and 302–349 ventral postpectoral half-annuli (246–264). Additionally, *L. cerradensis* differs from *L. polystegum* by the presence of 30–36 ventral segments in midbody half-annulus (22–28), preocular shields absent (preocular present), azygous length 40.1–51.4% of head length (15.2–21.8%) (Figure 5 A), frontal length 23.8–38.2% head length (42.4–51.6%) (Figure 5 B), prefrontal length 37.2–44.4% head length (23.4–30.8%) (Figure 5 C).

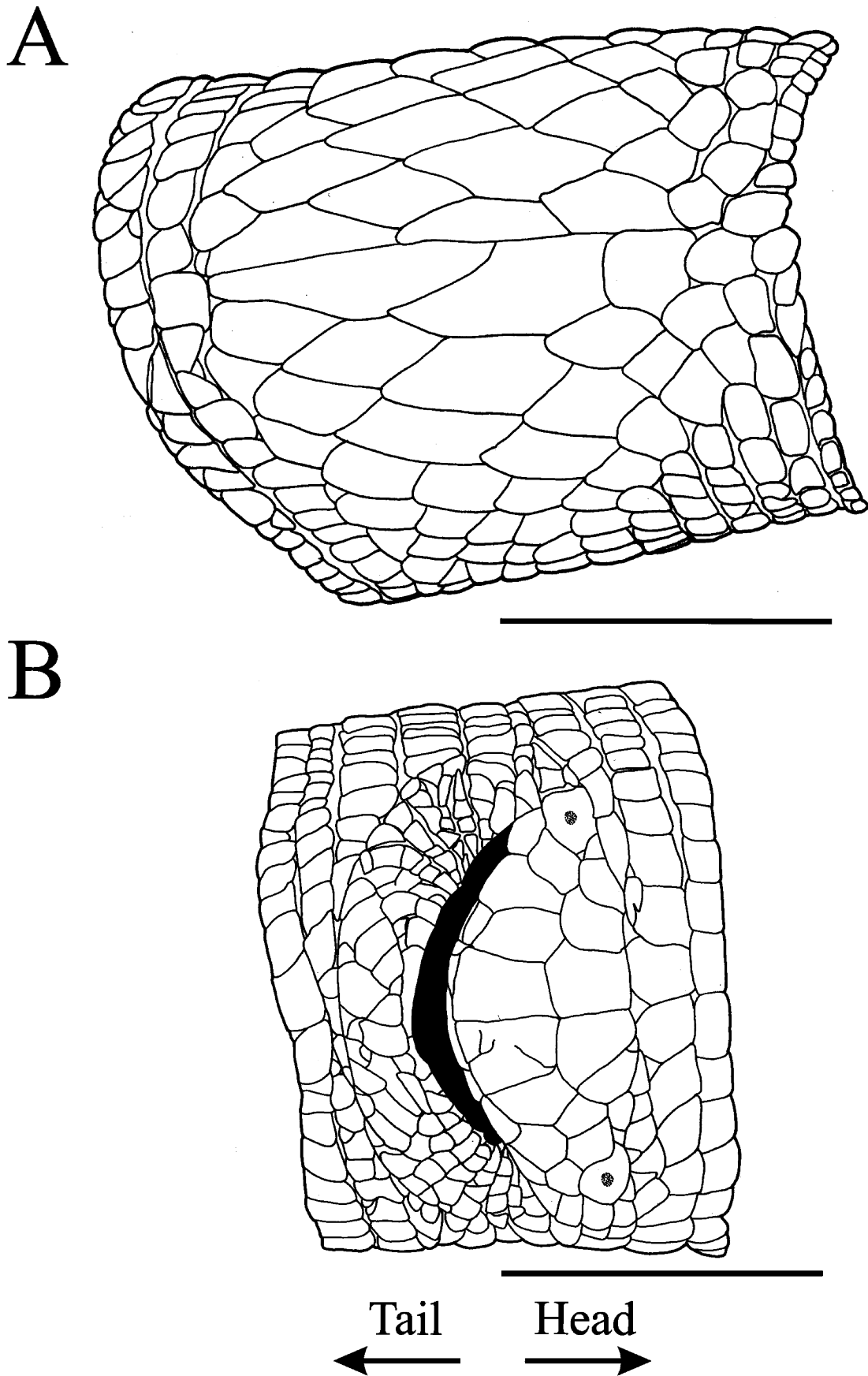
**Description of holotype.** An adult female with snout-vent length 316 mm and tail length 18.3 mm (5.5% of total length); midbody diameter 8.8 mm; tail diameter 8.2 mm; head length 8.6 mm (2.5% of total length); head anterior height 1.9 mm; head posterior height 6.5 mm; head anterior width 3.0 mm; head posterior width 7.1 mm.



**FIGURE 1.** *Leposternon cerradensis* sp. nov. (holotype, MZUSP 96347). (A) Dorsal, (B) lateral, and (C) ventral view of the head.



**FIGURE 2.** *Leposternon cerradensis* sp. nov. (holotype, MZUSP 96347). (A) Dorsal, (B) lateral and (C) ventral view of the head (Del. S. Ribeiro). Scale bar = 5 mm. Shields identified by abbreviations: rostronasal – RN, azygous – A; prefrontal – PF, frontal – F, parietal – P, temporal – T, occipital – Occ, ocular – Oc, postocular – PsOc, first supralabial – SL1, second supralabial – SL2, postsupralabial – PsSL, mental – Mt, postmental – PsMt, first infralabial – IL1, second infralabial – IL2, malar – MI.



**FIGURE 3.** *Leposternon cerradensis* sp. nov. (holotype, MZUSP 96347). (A) Pectoral and (B) cloacal region (Del. S.Ribeiro). Scale bar = 5 mm.

Rostronasal shield almost as high (2.0 mm) as long (1.8 mm), 2.3 times wider than long, with nostril in ventral portion, in contact with the first supralabials laterally, and azygous and prefrontals posteriorly. Azygous 1.3 times longer than wide, in contact with the prefrontals laterally, and frontals posteriorly (Figure 2 A). Prefrontals rectangular, 2.8 times longer than wide, in contact with the first supralabials and oculars laterally, and frontals and temporals posteriorly. Frontals quadrangular, 1.2 times wider than long, in contact at midline (suture length 2.0 mm), temporals laterally, and parietals posteriorly. Parietals rectangular, 1.9 times wider than long, in contact at midline (suture length 0.7 mm), and contacting temporals laterally and occipitals posteriorly. Two occipital shields, in contact with the first dorsal anterior half-annulus posteriorly. Temporals 1.34 times longer than wide, contacting oculars anteriorly and postoculars laterally. Supraocular shield absent. Oculars rectangular, 1.6 times longer than high, contacting first supralabial anteriorly, second supralabial laterally and postocular posteriorly (Figure 2 B). Ocular 1.3 times the length and 1.2 times the height of postocular, which contacts the first postsupralabials laterally. Two supralabials, the first 2.3 times longer and 1.5 times higher than the second. Two postsupralabials, the first rectangular and the second squared-shaped, contacting the second infralabials posteriorly. Two infralabials, the first 1.8 times longer and 1.6 times wider than second, fused with lateral malars posteriorly, in contact with the mental anteriorly, and postmental, malars and postmalars laterally. Mental with anterior margin 1.3 times wider than posterior margin, contacting postmental posteriorly. Postmental 1.6 times longer than wide, in contact with the two malars laterally and postmalar row posteriorly. Two malars on each side of the postmental; the external larger than internal. One row of nine postmalars (Figure 2 C). The majority of pectoral shields with diamond-shape, central shields largest and laterals gradually decreasing in size (Figure 3 A). Lateral grooves dividing the body in dorsal and ventral portions; dorsal region divided by vertebral groove; lateral grooves absent on tail.

Fourteen dorsal anterior half-annuli; 301 dorsal postpectoral half-annuli plus five incomplete half-annuli; 309 ventral postpectoral half-annuli plus eight incomplete half-annuli; four lateral half-annuli; and 14 tail annuli. Thirty-four dorsal and 32 ventral segments in midbody half-annulus and 38 segments in fifth tail annulus. Anal flap semicircular with numerous irregular segments. One precloacal pore on each side of lateral edge of anal flap (Figure 3 B).

**Color in life (based in the series-type).** Overall color pattern ranged from whitish to pinkish. Sometimes the dorsum presents irregularly distributed yellowish tones areas. The cephalic shields whitish from azygous to edge of parietal (Figure 6).

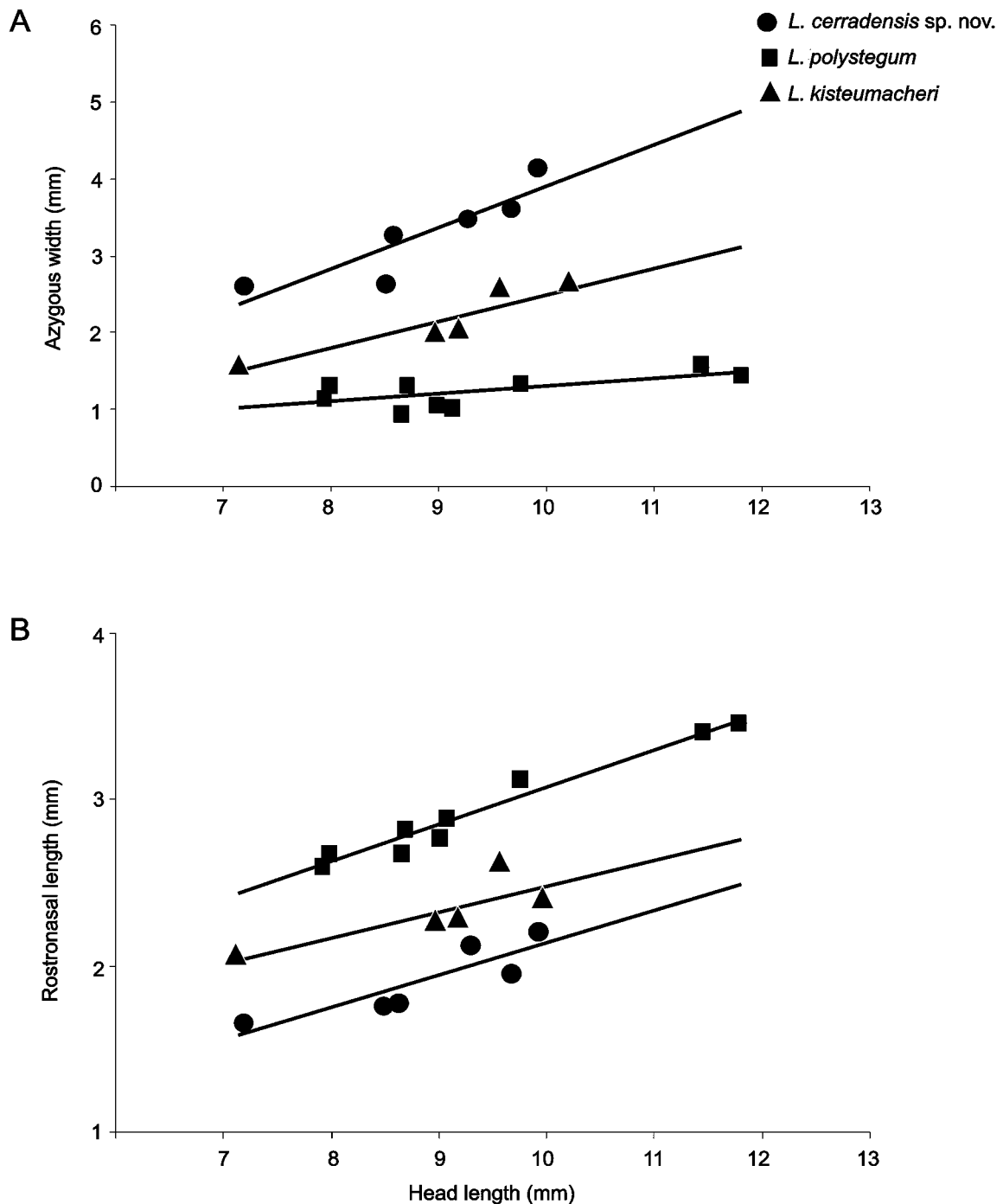
**Color in preservative (based on the type-series).** The coloration is light cream on dorsal and ventral region, except in anterior portion of body, which presents a brownish pattern, probably by the accumulation of blood in the musculature, pattern found in other *Leposternon* species (SR pers. obs.).

**Variation.** Meristic and morphometric variation of the paratypes are presented in Table 1. Some variation in the disposition and morphology of cephalic shields were observed, base on comparison with the holotype. The paratype MZUSP 96348 presents divided left prefrontal, resulting in a small supraocular shield; and two precloacal pores on right side of the cloaca. The paratype CEPB 5378 presents the frontal shields semi-fused with azygous. The paratype CEPB 5377 presents two small shields in anterior portion of azygous. The specimens CEPB 5377 and MZUSP 96348 present elongated frontals shields between parietals, which contact the occipitals posteriorly.

**Etymology.** The specific epithet “*cerradensis*” refers to the central Brazilian savannas ecoregion (in Central Brazil), where the new species was collected.

**Geographic distribution and habitat.** The type-series was collected during the flooding of the reservoir of Espora Hydroelectric Power Plant (18°39'48.4"S; 51°52'17.9"W), municipality of Aporé, southwestern Goiás state, Brazil (Figure 7). The new species was collected only during the flooding period (three months, between 11 May to 31 August 2006, 27 Km<sup>2</sup> of flooded area). The region is partially degraded presenting areas of pastures with exotic grasses (*Brachiaria* spp.) and soybean monoculture (*Glycine max* L.). However, there are enclaves of natural Cerrado habitat, including deciduous dry forests, typical cerrado savannas (“Cer-

rado típico” according to the terminology used by Ribeiro & Walter 1998), and a high heterogeneity of natural riparian vegetation where the new species was collected. Along the Corrente River the vegetation ranges from flooded or dry gallery forest to marshy grasslands (“mata ciliar paludosa inundável”, “mata ciliar seca” and “varjão”, respectively). *Leposternon cerradensis* is only known from the type-locality. According to species lists in Ribeiro *et al.* (2007) and Vaz-Silva *et al.* (2007), *L. cerradensis* is sympatric with the following amphisbaenians: *Amphisbaena alba* Linnaeus, *Amphisbaena mertensi* Strauch, *Cercolophia roberti* (Gans) and *Leposternon infraorbitale*.



**FIGURE 4.** Relationship between head length and (A) azygous width, and (B) rostronasal length in *Leposternon cerradensis* sp. nov., *L. kisteumacheri*, and *L. polystegum*.

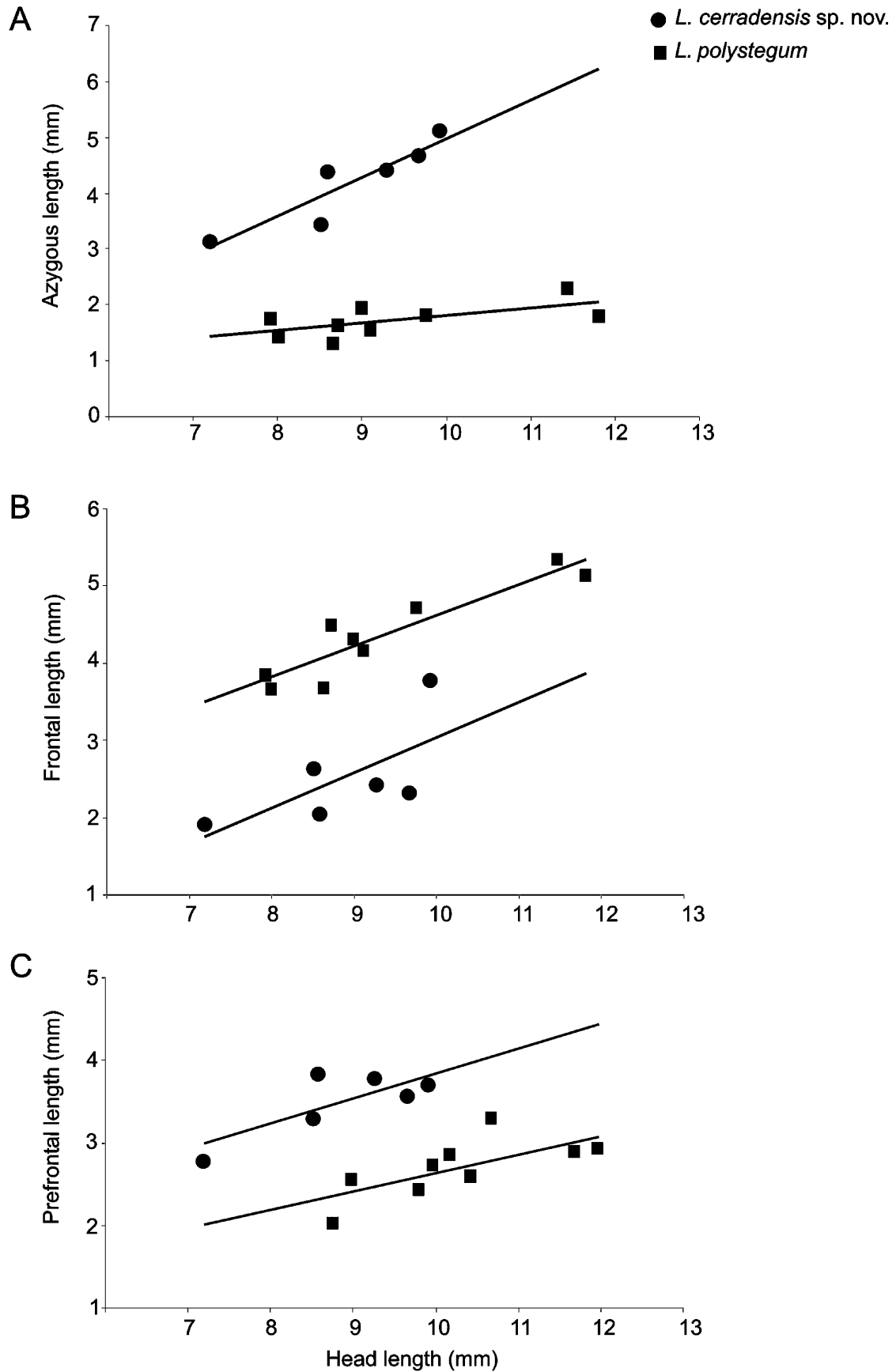


FIGURE 5. Relationship between head length and (A) azygous length, (B) frontal length, and (C) prefrontal length in *Leposternon cerradensis* sp. nov. and *L. polystegum*.

**TABLE 1.** Morphometric and meristic data of the type-series of *Leposternon cerradensis* sp. nov.

Characters	Holotype			Paratypes			Mean $\pm$ SD
	MZUSP 96347	CEPB 5377	CEPB 5378	MNRJ 16111	MZUSP 96348	MZUSP 98036	
Snout-vent length (mm)	316	322	292	224	385	365	317.3 $\pm$ 57.0
Tail length (mm)	18.26	18.30	15.45	12.07	18.72	17.87	16.8 $\pm$ 2.6
Head length (mm)	9.23	10.18	9.31	7.64	10.70	10.28	8.9 $\pm$ 1.0
Midbody diameter (mm)	8.83	10.29	7.15	6.25	10.62	9.02	8.7 $\pm$ 1.7
Dorsal anterior half-annuli	14	15	15	13	15	14	14.3 $\pm$ 0.8
Dorsal postpectoral half-annuli	301	321	341	299	329	312	317.2 $\pm$ 16.4
Ventral postpectoral half-annuli	309	313	333	302	349	310	319.3 $\pm$ 17.9
Caudal annuli	14	13	14	13	15	13	13.7 $\pm$ 0.8
Lateral half-annuli	4/4	5/5	4/4	4/4	5/5	5/5	–
Dorsal segments per half-annulus of midbody	34	35	37	35	36	32	34.8 $\pm$ 1.7
Ventral segments per half-annulus of midbody	32	36	33	30	32	30	32.7 $\pm$ 2.5
Segments caudal (5 <sup>th</sup> annulus)	41	41	45	41	46	38	42.0 $\pm$ 3.0
Precloacal vertebrae	120	118	121	114+n	119	118	119.2 $\pm$ 1.3

## Discussion

In the most recent taxonomic review of *Leposternon*, Gans (1971a) recognized six species in the genus. In that study, Gans placed 17 species in the synonymy of *L. microcephalum*, which became the species with the widest geographic distribution, and the greatest morphological variation within the genus. Geographic variation in characters related to external morphology and cranial osteology are also observed in other *Leposternon* species (e.g. *L. infraorbitale* and *L. polystegum*; SR pers. obs.), which highlights the need of more detailed studies to clarify the morphological variation and the taxonomic status of these species.

Despite the intraspecific variation observed in other species of *Leposternon*, the new species described here is easily distinguished from all its congeners by external morphology characters (see Diagnosis section). *Leposternon cerradensis* is similar to *L. kisteumacheri* and *L. polystegum* by the presence of precloacal pores, diamond-shaped shields of pectoral region, and general body coloration. However, a phylogenetic study of all species of *Leposternon* is necessary to clarify the relationships of these species.

In Brazilian ecoregions (*sensu* Olson *et al.* 2001; Appendix 2 and 3) there are currently 69 species of amphisbaenians, belonging to seven genera: *Amphisbaena* with 48 species, *Anops* with two, *Aulura* with one, *Bronia* with four, *Cercolophia* with five, *Leposternon* with eight and *Mesobaena* with one (see Table 2). The species of *Leposternon* represent 11.6% of total amphisbaenian richness in Brazilian ecoregions and are present in all phytogeographic regions. The Uruguayan Savannas present the lowest richness of amphisbaenians with six species, with *Leposternon* recorded only in western portion of Uruguay (Achaval & Olmos 2007). The Pantanal presents the second lowest richness of amphisbaenians (nine species), with *Leposternon* represented only by *L. infraorbitale* and *L. microcephalum*. In the Caatinga a total of 16 species of amphisbaenians are known, including four species of *Leposternon* (*L. infraorbitale*, *L. kisteumacheri*, *L. microcephalum*, and *L. polystegum*). Together with the Atlantic Forest, the Amazon presents the second highest richness of species of amphisbaenians; with 22 species. *Leposternon infraorbitale*, *L. microcephalum*, and *L. polystegum* are the species with widest distribution in the genus and the only ones recorded in the Amazon. The Atlantic





FIGURE 6. *Leposternon cerradensis* sp. nov. in life (paratype, MZUSP 96348). Photo by W. Vaz-Silva.

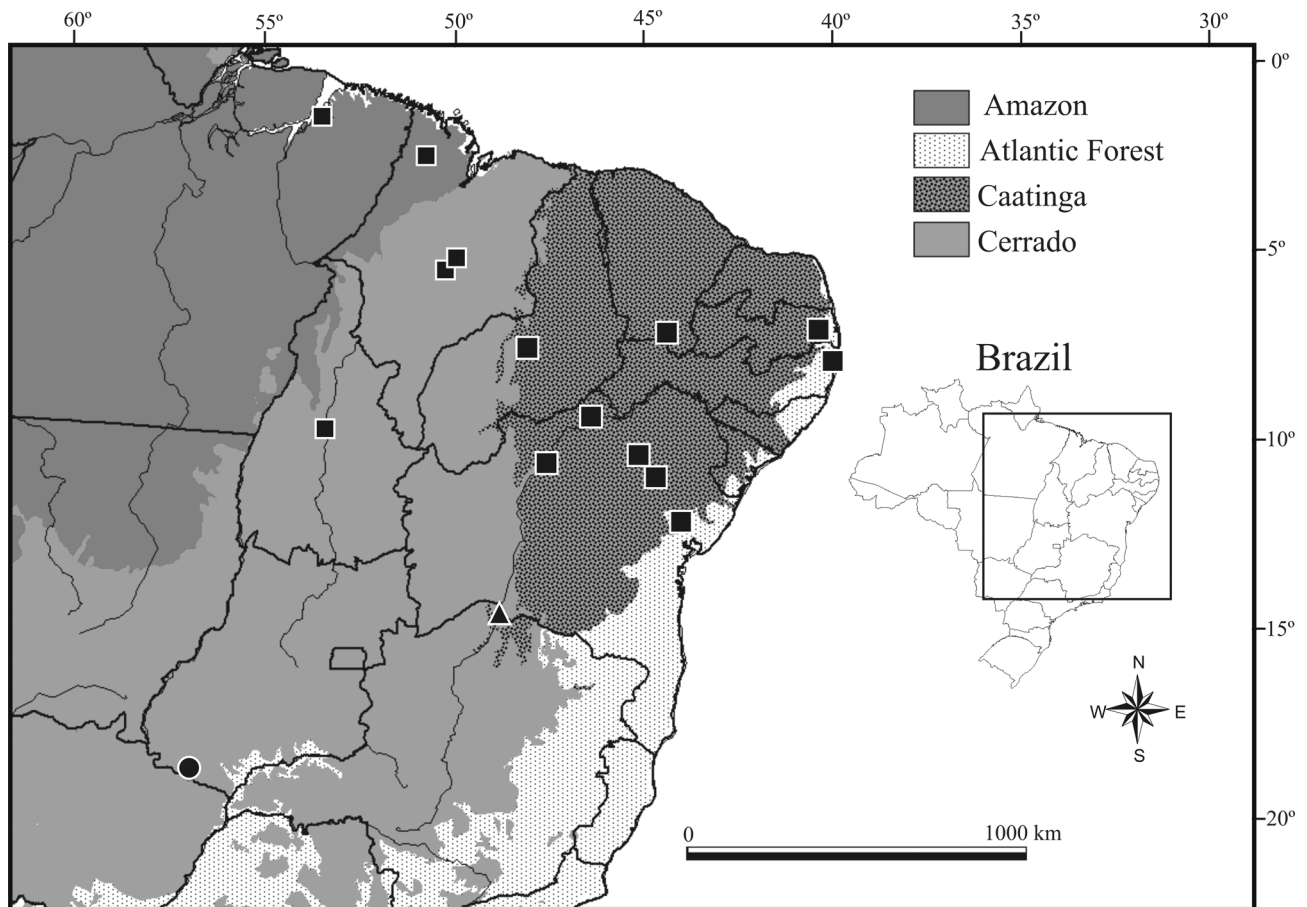


FIGURE 7. Geographic distribution of the species of *Leposternon* with precloacal pores. *Leposternon cerradensis* sp. nov. (●), *L. kisteumacheri* (▲), and *L. polystegum* (■). Phytogeographic regions are adapted from IBGE (2005).

Forest has the highest representation of *Leposternon*, with six species, including three endemics (*L. octostegum*, *L. scutigerum*, and *L. wuchereri*). However, the Atlantic Forest has already been reduced to less than 8.0% of its original vegetation cover (Pinto & Brito 2005). The Cerrado presents the highest richness of amphisbaenians, with 31 species (ca. 44.9% of total richness), of which ca. 48.4% are endemic. There are five species of *Leposternon* in the Cerrado, of which *L. cerradensis* is the only species of the genus restricted to this ecoregion. However, the low endemism levels recorded for *Leposternon* in the Cerrado may reflect poor sampling and lack of taxonomic resolution, as the central Brazilian herpetofauna has only recently begun to be systematically sampled (see Colli *et al.* 2002; Nogueira & Rodrigues 2006).

In Brazil, many specimens of amphisbaenians are collected during faunal rescue operations in hydroelectric dams, including *Amphisbaena anaemariae* Vanzolini, *A. crisae* Vanzolini, *A. cunhai* Hoogmoed & Ávila-Pires, *A. mensae* Castro-Mello, *Anops bilabialatus* Stimson, and *Bronia saxosa* Castro-Mello (Vanzolini 1997; Hoogmoed & Ávila-Pires 1991; Castro-Mello 2000; Stimson 1972; Castro-Mello 2003; respectively); another source of specimens are land conversions and soil removal for mechanized agriculture or opening roads, which have yielded specimens of *Amphisbaena arda* Rodrigues, *A. uroxena* Mott, Rodrigues, Freitas & Silva, and *Leposternon kisteumacheri* (Rodrigues 2002; Mott *et al.* 2008; Porto *et al.* 2000; respectively). These activities are intense mainly in the central portions of Cerrado, south of Goiás state and north of Mato Grosso do Sul state (Silva *et al.* 2006). Except in these situations, amphisbaenians, like other fossorial reptiles, are difficult to collect (Pramuk & Alamillo 2003; Rodrigues 2003; Passos *et al.* 2005), and many species are known from a few localities or just from the type-locality, generally sites under intense human pressure and irreversible habitat loss (*e.g.* *Amphisbaena crisae*, *A. sanctaeritae* Vanzolini, *A. talisiae* Vanzolini, *A. tragorhectes* Vanzolini, *Bronia bedai* Vanzolini, *B. saxosa*, *Cercolophia absaberi* Strüssmann & Carvalho, *C. cuiabana* Strüssmann & Carvalho, and *Leposternon kisteumacheri*). Despite sampling difficulties, the absence of *Leposternon cerradensis* in relatively well sampled herpetological surveys in other Cerrado localities (*e.g.* Strüssmann 2000; Nogueira 2001; Valdujo & Nogueira 2001; Colli *et al.* 2002; Pavan & Dixon 2004; Vitt *et al.* 2005; Record & Nogueira 2007), could be a signal of possible endemism of the species to southwestern portion of Goiás state, Brazil. Additional herpetological surveys in other areas of Cerrado are necessary to better understand the distribution of the new species, to record and monitor the species in non-flooded areas close to the type locality and to verify its possible endemism to the Cerrado of southwestern Goiás region.

## Acknowledgements

We thank the biologists A. Guedes, F. Oliveira, G. Aloísio, P. Lemes, R. Barbosa, F. Gontijo and J. Alves for help during fieldwork. We also thank Centro Tecnológico de Engenharia – CTE, in charge of the Faunal Monitoring Program and Environmental Programs of the UHE Espora, and Operação Tamanduá Mirim – Faunal Rescue Team for the collection of the type-series. We thank H. Zaher and C. Castro-Mello (MZUSP), S. Carreira (FC-UDELAR), S. Kretzschmar and G. Scrocchi (FML), M. Araújo and M. Alves (FZB-RS), G. Pontes (MCT-PUCRS), J. Moura-Leite (MHNCI), I. Ineich (MNHN), M. Motte (MNHNP), R. Fernandes and M. Soares (MNRJ), A. Prudente and A. Travassos (MPEG), L. Nascimento (PUCMG), V. Ferreira (UFMS), M. Carvalho (UFMT), G. Colli and F. Werneck (UnB), G. Kustos (ZMB), and S. Carvalho-e-Silva and J. Barros-Filho (ZUF RJ) for allowing us to examine the specimens under their care. F. Teixeira and M. Alievi (UFRGS) and M. Brücker (PUCRS) for laboratory space and help during radiographic work. C. Nogueira, G. Costa, R. Maneyro, and R. Lingnau for the reading of the manuscript and corrections of the English. M. Freitas for the help with the specimens from Bahia. V. Gazulha (UFRGS) for the help with photographs. SR and APSJ thanks Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for financial support.

**TABLE 2.** List of amphisbaenid species from Brazilian phytogeographic regions (see Material and Methods). Phytogeographic regions key: Amazon – Am; Atlantic Forest – AtF; Caatinga – Caa; Uruguayan Savannas – UrS; Cerrado – Cer; Pantanal – Pan. This paper – 1; SR, pers. obs. – 2; Borges-Nojosa & Caramaschi (2000) – 3; Castro-Mello (2000) – 4; Castro-Mello (2003) – 5; Chalkidis (2000) – 6; Chalkidis *et al.* (2002) – 7; Colli *et al.* (2002) – 8; Costa *et al.* (1981) – 9; Freitas & Silva (2005) – 10; Gans (1962a) – 11; Gans (1962b) – 12; Gans (1964a) – 13; Gans (1964b) – 14; Gans (1965a) – 15; Gans (1965b) – 16; Gans (1965c) – 17; Gans (1966) – 18; Gans (1971a) – 19; Gans (1971b) – 20; Gans (1974) – 21; Gans (2005) – 22; Hoogmoed & Ávila-Pires (1991) – 23; Hoogmoed & Mott (2003) – 24; Lemos & Facure (2007) – 25; Mott *et al.* (2008a) – 26; Mott *et al.* (2008b) – 27; Nogueira (2001) – 28; Porto *et al.* (2000) – 29; Ribeiro *et al.* (2007) – 30; Rodrigues (1996) – 31; Rodrigues (2002) – 32; Rodrigues *et al.* (2003) – 33; Strussmann & Carvalho (2001) – 34; Vanzolini (1991a) – 35; Vanzolini (1991b) – 36; Vanzolini (1991c) – 37; Vanzolini (1991d) – 38; Vanzolini (1992) – 39; Vanzolini (1994) – 40; Vanzolini (1995) – 41; Vanzolini (1996) – 42; Vanzolini (1997) – 43; Vanzolini (1999) – 44; Vanzolini (2002) – 45; Vitt *et al.* (2005) – 46.

Species	Phytogeographic regions						Reference
	Am	AtF	Caa	UrS	Cer	Pan	
<b><i>Amphisbaena</i> Linnaeus</b>							
<i>A. alba</i> Linnaeus	X	X	X		X	X	12, 22, 23
<sup>a</sup> <i>A. albocingulata</i> Boettger					X		9, 18
<i>A. amazonica</i> Vanzolini	X						45
<i>A. anaemariae</i> Vanzolini					X		28, 43
<i>A. arda</i> Rodrigues			X				32
<i>A. arenaria</i> Vanzolini			X				36
<i>A. bassleri</i> Vanzolini	X						45
<sup>b</sup> <i>A. camura</i> Cope					X	X	15
<i>A. carvalhoi</i> Gans			X				16
<i>A. crisae</i> Vanzolini					X		43
<i>A. cunhai</i> Hoogmoed & Ávila-Pires	X						23
<i>A. darwini</i> Duméril & Bibron		X		X			18
<i>A. dubia</i> L. Müller		X			X		13
<i>A. frontalis</i> Vanzolini			X				36
<i>A. fuliginosa</i> Linnaeus	X						7, 45
<i>A. gracilis</i> Strauchi	X						23
<i>A. hastata</i> Vanzolini			X				31
<i>A. heathi</i> Schmidt			X				16
<i>A. hogei</i> Vanzolini		X					35
<i>A. ibijara</i> Rodrigues, Andrade & Lima					X		33
<i>A. ignatiana</i> Vanzolini			X				31
<i>A. leeseri</i> Gans					X	X	14
<i>A. leucocephala</i> Peters		X					17
<i>A. lumbricalis</i> Vanzolini		X					42
<i>A. mensae</i> Castro-Mello					X		4, 28
<i>A. mertensi</i> Strauch		X			X	X	30
<i>A. miringoera</i> Vanzolini					X		35
<i>A. mitchelli</i> Procter	X						23
<i>A. munoai</i> Klappenbach				X			18
<i>A. myersi</i> Hoogmoed	X						23

...continue

TABLE 2. (continued)

Species	Phytogeographic regions						Reference
	Am	AtF	Caa	UrS	Cer	Pan	
<i>A. neglecta</i> Dunn & Piatt					X		11, 43
<i>A. nigricauda</i> Gans		X					22
<i>A. pretrei</i> Duméril & Bibron		X	X				10, 17
<i>A. prunicolor</i> (Cope)		X		X	X		18
<i>A. ridley</i> Boulenger		X					10
<i>A. rozei</i> Lancini	X						23
<i>A. sanctaeritae</i> Vanzolini					X		40
<i>A. silvestrii</i> Boulenger					X		23
<i>A. slevini</i> Schmidt	X						23
<i>A. stejneri</i> Ruthven	X						23
<i>A. talisiae</i> Vanzolini					X		41
<i>A. trachura</i> Cope		X		X			18
<i>A. tragorrhectes</i> Vanzolini	X						23
<i>A. uroxena</i> Mott, Rodrigues, Freitas & Silva			X				26
<i>A. vanzolinii</i> Gans	X						24
<i>A. varia</i> Laurenti	X						6, 45
<i>A. vermicularis</i> Wagler	X	X	X		X	X	22, 23, 32
<i>A. wiedi</i> Vanzolini		X			X		8, 25, 45
<b>Anops</b> Bell							
<sup>c</sup> <i>A. bilabialatus</i> Stimson	X				X		27, 44
<i>A. kingii</i> Bell				X			44
<b>Aulura</b> Barbour							
<i>A. anomala</i> Barbour	X		X				3, 20
<b>Bronia</b> Gray							
<i>B. bedai</i> Vanzolini					X	X	37
<i>B. brasiliانا</i> Gray	X						37
<i>B. kraoh</i> Vanzolini					X		8, 46
<i>B. saxosa</i> Castro-Mello					X		5
<b>Cercolophia</b> Vanzolini							
<i>C. absaberi</i> Strüssmann & Carvalho					X		34
<i>C. bahiana</i> (Vanzolini)		X					39
<i>C. cuiabana</i> Strüssmann & Carvalho					X		34
<i>C. roberti</i> (Gans)		X			X		38, 39
<i>C. steindachneri</i> (Strauch)					X	X	39
<b>Leposternon</b> Wagler							
<i>L. cerradensis</i> sp. nov.					X		1
<i>L. infraorbitale</i> (Berthold)	X	X	X		X	X	1, 19
<sup>d</sup> <i>L. kisteumacheri</i> Porto, Soares & Caramaschi			X		X		1, 2, 29
<i>L. microcephalum</i> Wagler	X	X	X	X	X	X	1, 19
<i>L. octostegum</i> (Duméril)		X					1, 10

...continue

TABLE 2. (continued)

Species	Phytogeographic regions						Reference
	Am	AtF	Caa	UrS	Cer	Pan	
<i>L. polystegum</i> (Duméril)	X	X	X		X		1, 19, 46
<i>L. scutigerum</i> (Hemprich)		X					1, 19
<i>L. wuchereri</i> (Peters)		X					1, 19
<b>Mesobaena</b> Mertens							
<i>M. huebneri</i> Mertens	X						21
Total of species	22	22	16	6	31	9	

<sup>a</sup> *Amphisbaena albocingulata* presents register doubtful for Cerrado (see Gans 1966:250).

<sup>b</sup> *Amphisbaena camura* is cited in the Brazil only for Taunay municipality, Mato Grosso do Sul state (Gans 1965b). This locality is a contact area between the Cerrado and Pantanal phytogeographic regions (*sensu* IBGE 2005), reason for which we cited the species for the two regions.

<sup>c</sup> The type-locality of *Anops bilabialatus*, Xavantina in the Mato Grosso state, and a recent register for Nova Ubiratã also in the Mato Grosso state (Mott *et al.* 2008) are in a contact area between the Amazon and Cerrado phytogeographic regions (*sensu* IBGE 2005), reason for which we cited the species for the two regions.

<sup>d</sup> *Leposternon kisteumacheri* is know only type-locality, Manga municipality, Minas Gerais state (Porto *et al.* 2000). This locality is a contact area between the Cerrado and Caatinga phytogeographic regions (*sensu* IBGE 2005), reason for which we cited the species for the two regions.

## References

- Achaval, F. & Olmos, A. (2007) *Anfibios y Reptiles del Uruguay*. Biophoto Press, Montevideo, 160pp.
- Borges-Nojosa, D.M. & Caramaschi, U. (2000) Geographic distribution: *Aulura anomala*. *Herpetological Review*, 31, 108.
- Castro-Mello, C. (2000) A new species of *Amphisbaena* from central Brazil (Squamata: Amphisbaenidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 41, 243–246.
- Castro-Mello, C. (2003) Nova espécie de *Bronia* Gray, 1845 do estado do Tocantins, Brasil (Squamata: Amphisbaenidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 43, 139–143.
- Chalkidis, H.M. (2000) Geographic distribution: *Amphisbaena fuliginosa varia*. *Herpetological Review*, 31, 253.
- Chalkidis, H.M., Duarte, A.C.C., Vogt, R.C. (2002) Geographic distribution: *Amphisbaena fuliginosa fuliginosa*. *Herpetological Review*, 33, 148.
- Colli, G.R., Bastos R.P. & Araújo, F.B. (2002) The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York, pp. 223–241.
- Costa, C.C.C., Lima, J.P., Cardoso, L.D., Henriques, V.Q. (1981) Fauna do Cerrado: lista preliminar de aves, mamíferos e répteis. *Recursos naturais e meio ambiente* 6. IBEG Press, Rio de Janeiro, 222pp.
- Freitas, M.A. & Silva, T.F.S. (2005) *Guia ilustrado – A Herpetofauna da Mata Atlântica Nordestina*. USEB Press, Pelotas, 161pp.
- Gans, C. (1962a) Notes on amphisbaenids (Amphisbaenia: Reptilia). 3. Redefinition and description of the Brazilian reptiles *Amphisbaena silvestrii* Boulenger and *A. neglecta* Dunn and Piatt. *Copeia*, 1962, 164–170.
- Gans, C. (1962b) Notes on amphisbaenids (Amphisbaenia: Reptilia). 5. Redefinition and a bibliography of *Amphisbaena alba* Linné. *American Museum Novitates*, 2105, 1–31.
- Gans, C. (1964a) Notes on amphisbaenids (Amphisbaenia: Reptilia). 12. Redescription of *Amphisbaena dubia* Müller (Amphisbaenia: Reptilia). *Breviora*, 205, 1–11.
- Gans, C. (1964b) Notes on amphisbaenids (Amphisbaenia: Reptilia). 14. New records of *Amphisbaena silvestrii* Boulenger, and the description of a new two pored species from the northern Chaco. *Copeia*, 1964, 553–561.
- Gans, C. (1965a) Notes on amphisbaenids. 17. Redescription and discussion of *Amphisbaena angustifrons* Cope and *A. camura* Cope, large amphisbaenids of southern South America (Amphisbaenia: Reptilia). *American Museum Novitates*, 2225, 1–32.
- Gans, C. (1965b) Notes on amphisbaenids (*Amphisbaena*: Reptilia). 16. On *Amphisbaena heathi* Schmidt and *A. carvalhoi* new species, small forms from the northeast of Brazil (Amphisbaenia: Reptilia). *Proceedings of the California*

*Academy of Science*, 31, 613–630.

- Gans, C. (1965c) Redescription of *Amphisbaena pretrei* Duméril and Bibron and *A. leucocephala* Peters, with a discussion of their relation and synonymy (Amphisbaenia: Reptilia). Notes on amphisbaenids. 18. *American Midland Naturalist*, 84, 387–407.
- Gans, C. (1966) Studies on amphisbaenids (Amphisbaenia: Reptilia) 3. The small species from southern South America commonly identified as *Amphisbaena darwini*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 134, 185–260.
- Gans, C. (1971a) Studies on amphisbaenians (Amphisbaenia: Reptilia). 4. A review of the amphisbaenid genus *Leposternon*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 144, 379–464.
- Gans, C. (1971b) Redescription of three monotypic genera of amphisbaenians from South America: *Aulura* Barbour, *Bronia* Gray and *Mesobaena* Mertens. *American Museum Novitates*, 2475, 1–32.
- Gans, C. (1974) New records of small Amphisbaenians from Northern of South American. *Journal of Herpetology*, 8, 273–275.
- Gans, C. (2005) Checklist and bibliography of the Amphisbaenia of the world. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 289, 1–130.
- Hoffstetter, R. & Gasc, J. (1969) Vertebrae and Ribs of Modern Reptiles. In: Gans, C. & Parsons, T. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York, pp. 201–310.
- Hoogmoed, M.S. & Ávila-Pires, T.C.S. (1991) A new species of small *Amphisbaena* (Reptilia: Amphisbaenia: Amphisbaenidae) from western Amazonian Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 7, 77–94.
- Hoogmoed, M.S. & Mott, T. (2003). On the identity of *Amphisbaena hugoi* Vanzolini, 1990 (Reptilia: Squamata: Amphisbaenidae). *Zoologische Mededelingen*, 77, 455–457.
- IBGE (2005) Mapas de biomas. Available from <http://mapas.ibge.gov.br/biomas2/viewer.htm> (accessed 22 July 2008).
- Lemos, F.G. & Facure, K.G. (2007) New records of *Amphisbaena fuliginosa* (Squamata, Amphisbaenidae) for Cerrado Ecoregion, in an area of extensive cattle ranching. *Biota Neotropica*, 7, 239–241.
- Mott, T., Morais, D.H., Kawasshita-Ribeiro, R.A. (2008a) Reptilia, Squamata, Amphisbaenidae, *Anops bilabialatus*: Distribution extension, meristic data, and conservation. *Check List*, 4(2), 146–150.
- Mott, T., Rodrigues, M.T., Freitas, M.A. & Silva, T.F.S. (2008b) New species of *Amphisbaena* from Bahia, Brazil with a tuberculate non-autotomic tail. *Journal of Herpetology*, 42, 172–175.
- Nogueira, C. (2001) New records of squamate reptiles in Central Brazilian Cerrado II: Brasília region. *Herpetological Review*, 32, 285–287.
- Nogueira, C. & Rodrigues, M.T. (2006) The genus *Stenocercus* (Squamata: Tropiduridae) in Extra-Amazonian Brazil, with the description of two new species. *South American Journal of Herpetology*, 1, 149–165.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. & Kassem, K.R.. (2001) Terrestrial ecoregions of the world: New map of life on earth. *Bio-science*, 51(11), 933–938.
- Passos, P.R., Fernandes, R. & Zanella, N. (2005) A new species of *Atractus* (Serpentes: Colubridae) from southern Brazil. *Herpetologica*, 61, 209–218.
- Pavan, D. & Dixo, M. (2004) A herpetofauna da área de influência do reservatório da Usina Hidrelétrica Luís Eduardo Magalhães, Palmas, TO. *Humanitas*, 4(6), 13–30.
- Pinto, L.P. & Brito, M.C.W. (2005) Dinâmica da perda da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira: introdução. In: Leal, C.G. & Câmara, I.G. (Eds.), *Mata Atlântica: Biodiversidade e perspectivas*. Fundação SOS Mata Atlântica/ Conservação Internacional Press, Belo Horizonte, pp 27–42.
- Porto, M., Soares, M. & Caramaschi, U. (2000) A new species of *Leposternon* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae) from Minas Gerais, Brazil, with a key to the species of the genus (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Boletim do Museu Nacional*, 412, 1–10.
- Pramuk, J.B. & Alamillo, H. (2003) An effective technique for collecting *Amphisbaena mertensi* with notes on its natural history. *Herpetological Review*, 34, 221–223.
- Record, R. & Nogueira, C. (2007) Composição e diversidade de répteis na região sul do Parque Nacional Grande Sertão Veredas, Brasil Central. *Biota Neotropical*, 7(3), 267–278.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S.M. & Almeida S.P. (Eds.), *Cerrado: Ambiente e Flora*. Embrapa Cerrado, Planaltina, pp. 89–166.
- Ribeiro, S.L.B., Santos-Jr, A.P. & Vaz-Silva, W. (2007) Reptilia, Squamata, Amphisbaenidae, *Amphisbaena mertensi*: Distribution extension, new state record, geographic distribution map. *Check List*, 3(2), 84–87.
- Rodrigues, M.T. (1996) Lizards, snakes, and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 30, 513–523.
- Rodrigues, M.T. (2002) Herpetofauna of Quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. VIII. *Amphisbaena arda* sp. nov., a fuliginosa-like checkered patterned *Amphisbaena* (Squamata, Amphisbaenidae). *Phylomedusa*, 1, 51–56.
- Rodrigues, M.T. (2003) Herpetofauna da Caatinga. In: Leal, I.R., Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (Eds.), *Ecologia e Con-*

- servação da Caatinga*. Universidade Federal de Pernambuco Press, Recife, pp. 181–236.
- Rodrigues, M.T., Andrade, G.V. & Dias Lima, J. (2003) A new species of *Amphisbaena* (Squamata, Amphisbaenidae) from state of Maranhão, Brazil. *Phyllomedusa*, 2, 21–26.
- Silva, F.J., Fariña, M.R., Felfili, J.M. & Klink, C.A. (2006) Spatial heterogeneity, land use and conservation in the Cerrado region of Brazil. *Journal of Biogeography*, 33, 536–548.
- Stimson, A.F. (1972) A new species of *Anops* from Mato Grosso, Brazil (Reptilia: Amphisbaenia). *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 24 (3), 205–212.
- Strüssmann, C. (2000) Herpetofauna. In: Alho, C.J.R. (Ed.), *Fauna Silvestre da Região do Rio Manso, MT*. Ministério do Meio Ambiente/ Eletronorte/Ibama Press, Brasília, pp. 153–189.
- Strüssmann, C. & Carvalho, A. (2001) Two new species of *Cercolophia* Vanzolini, 1992 from the state of Mato Grosso, western Brazil (Reptilia, Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 18, 487–505.
- Valdujo, P.H. & Nogueira, C. (2001) New records of squamate reptiles in Central Brazilian Cerrado: Emas National Park region. *Herpetological Review*, 32, 128–130.
- Vanzolini, P.E. (1991a) Two new small species of *Amphisbaena* from the fossil dune field of the Middle Rio São Francisco, State of Bahia, Brazil (Reptilia, Amphisbaenia). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37, 259–276.
- Vanzolini, P.E. (1991b) Two further new species of *Amphisbaena* from the semi-arid northeast of Brasil (Reptilia, Amphisbaenia). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37, 347–361.
- Vanzolini, P.E. (1991c) A third species of *Bronia* Gray, 1865 (Reptilia, Amphisbaenia). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37, 379–388.
- Vanzolini, P.E. (1991d) Biometry and geographical differentiation of *Amphisbaena roberti* Gans, 1964 (Reptilia, Amphisbaenia). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37, 363–377.
- Vanzolini, P.E. (1992) *Cercolophia*, a new genus for the species of *Amphisbaena* with a terminal vertical keel on the tail. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37, 401–412.
- Vanzolini, P.E. (1994) A new species of *Amphisbaena* from the state of São Paulo (Reptilia, Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 39: 29–32.
- Vanzolini, P.E. (1995) A new species of *Amphisbaena* from the state of Mato Grosso, Brasil (Squamata, Amphisbaenidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 3, 217–221.
- Vanzolini, P.E. (1996) On slender species of *Amphisbaena*, with the description of a new one from northeastern Brasil (Squamata, Amphisbaenia). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 16, 293–305.
- Vanzolini, P.E. (1997) The *silvestrii* species group of *Amphisbaena*, with the description of two new Brazilian species (Reptilia: Amphisbaenia). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 40, 65–85.
- Vanzolini, P.E. (1999) On *Anops* (Reptilia: Amphisbaenia: Amphisbaenidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 41, 1–37.
- Vanzolini, P.E. (2002) A second note on the geographical differentiation of *Amphisbaena fuliginosa* L., 1758 (Squamata, Amphisbaenidae), with a consideration of the forest refuge model of speciation. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 74, 609–648.
- Vaz-Silva, W., Guedes, A.G., Azevedo-Silva, P.L., Gontijo, F.F., Barbosa, R.S., Aloisio, G.R. & Oliveira, F.C.G. (2007) Herpetofauna, Espora Hydroelectric Power Plant, state of Goiás, Brazil. *Check List*, 3 (4), 338–345.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P., Colli, G.R., Garda, A.A., Mesquita, D.O., França, F.G.R., Shepard, D.B., Costa, G.C., Costa, G.C., Vasconcelos, M. M. & Silva, V.N. (2005) Uma atualização do guia fotográfico dos répteis e anfíbios da região do Jalapão no Cerrado brasileiro. *Special Publications in Herpetology*, 2, 1–24.
- Wagler, J. (1824) Serpentum Brasiliensium species novae, ou histoire naturelle des espèces nouvelles de Serpens. In: Spix, J., *Animalia nova sive species novae*. Typis Francisci Seraphi Hübschmann, Monaco, pp. vii + 75.

**Appendix 1. Collections consulted and specimens analyzed.**

Specimens with an asterisk (\*) are those for which vertebrae were examined.

Collections (acronyms are presented according to the designations of the institutions): Centro de estudos e Pesquisas Biológicas of Universidade Católica de Goiás, Brazil (CEPB); Coleção Herpetológica of Universidade de Brasília, Brasília, Brazil (CHUNB); Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, Brazil (UFMT); Coleção Zoológica da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil (ZUFRJ); Coleção Zoológica de Referência of Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus de Corumbá, Corumbá, Brazil (CEUCH); Facultad de Ciencias de la Universidad de la República, Montevideo, Uruguay (ZVC-R); Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina (FML); Museu de Ciências Naturais of Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil (MCN); Museu de Ciências Naturais of Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil (MCNR); Museu de Ciências e Tecnologia of Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil (MCP); Museu de História Natural de Capão da Imbuía, Curitiba, Brazil (MHNCI); Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, French (MNHN); Museo Nacional de Historia Natural do Paraguay, Assunción, Paraguay (MNHNP); Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brazil (MNRJ); Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brazil (MPEG); Zoologisches Museum, Berlin, Germany (ZMB).

*Leposternon infraorbitale* (N = 88).

BRAZIL: ACRE: *Rio Branco*: MZUSP 6387; BAHIA: *Itacaré*: MCP 18180; *Itabuna*: MZUSP 78803\*; *Santo Antônio de Jesus*: MZUSP 57768\*; *Ubaitaba*: MCP 18175; DISTRITO FEDERAL: *Brasília*: MZUSP 47708\*; MZUSP 88123; MINAS GERAIS: *Cataguases*: MCNR 1026\*; MCNR 1027\*; *Miranda*: MCNR 207\*; *Paraope*: MNRJ 1782\*; *Unaí – UHE Queimados*: MNRJ 7004; MZUSP 10936\*; MATO-GROSSO: *Araputanga*: UFMT 3029; UFMT 3320; UFMT 3324; UFMT 3825; UFMT 3835; UFMT 3838\*; UFMT 3951; UFMT 3956; UFMT 3959; *Barra de Tapirapé*: MZUSP 10320; MZUSP 12331; MZUSP 13747; MZUSP 13748; MZUSP 13749; MZUSP 13752; MZUSP 13750\*; MZUSP 13751; “*Base Camp – Xavantina-Cachimbo*”: MZUSP 29576\*; *Campos Novos dos Parecis*: UFMT 3466\*; UFMT 3471; UFMT 3477; *Chapada dos Guimarães*: UFMT 370\*; UFMT 2465\*; UFMT 2466\*; *Cuiabá*: UFMT 3473\*; *Jauru*: UFMT 3258\*; UFMT 3259\*; UFMT 3260; UFMT 3264; UFMT 3322; UFMT 3325; UFMT 3326; UFMT 3332; UFMT 3836; UFMT 3837; UFMT 3952; UFMT 3953\*; UFMT 3954\*; UFMT 3955; UFMT 3957; UFMT 3958; UFMT 3960\*; *Nortelândia*: UFMT 2915; UFMT 2917\*; *Vale de São Domingos*: CEUCH 2177; CEUCH 2179; CEUCH 2180; CEUCH 2181\*; CEUCH 2182\*; CEUCH 2183; CEUCH 2184; CEUCH 2185\*; CEUCH 2186; UFMT 3295; UFMT 3376; UFMT 3401\*; UFMT 3412; UFMT 3413\*; UFMT 3451; UFMT 3500; UFMT 3507; UFMT 3524; UFMT 3526; UFMT 3534; UFMT 3552; UFMT 3556; UFMT 3611\*; UFMT 3612; UFMT 3613; UFMT 3617; UFMT 3618; UFMT 3632\*; UFMT 3637\*; UFMT 3638; UFMT 3639.

*Leposternon kisteumacheri* (N = 3).

BRAZIL: MINAS GERAIS: *Manga*: MNRJ 4041 (holotype); MNRJ 4042\*; MNRJ 4044\* (paratypes).

*Leposternon microcephalum* (N = 185).

ARGENTINA: BUENOS AIRES: MNHN 488\*; CHACO: *Departamento de San Fernando*: FML 13544\*; CORRIENTES: MCN 6068; *Departamento Barrio Lomas*: FML 15903; FML 15904\*; FORMOSA: *Departamento de Laishi, Reserva Ecológica El Bagual*: FML 11313; FML 11318; FML 11319; SALTA: *Departamento Orán*: FML 2756\*; SANTA FÉ: *Departamento La Capital*: FML 1291\*. BRAZIL: ESPIRÍTO SANTO: *Alfredo Chaves*: MZUSP 1943\*; *Santa Leopoldina*: MZUSP 6514; MZUSP 6515\*; *Santa Tereza*: MZUSP 8811; MZUSP 17448; MZUSP 17449\*; MZUSP 17451\*; *São José do Calçado*: MZUSP 93705; GOIÁS: *Luziânia*: CHUNB 40955\*; *Minaçu, UHE Serra da Mesa*: MZUSP 85220; MZUSP 85221\*; MZUSP 85222\*; MZUSP 85223\*; MZUSP 85224\*; MINAS GERAIS: *Alto Jequitibá*: MZUSP 95034\*; *Belo Horizonte*: ZUFRJ 797; *Cataguases*: MCNR 671; MCNR 708; *Juiz de Fora*: MZUSP 77036; *Nova Ponte*: MNRJ 7469; *Ouro Branco*: MZUSP 6463\*; MZUSP 6464\*; *Perdões*: MCNR 471\*; *Peirópolis*: MZUSP 13741\*; *Recreio*: MNRJ 11280; *Sacramento*: MZUSP 77040; *Sereno*: MZUSP 6615; *Uberlândia*: MZUSP 4638; *Viçosa*: MZUSP 6560\*; MATO GROSSO: *Barão do Melgaço*: MZUSP 9344\*; MATO GROSSO DO SUL: *Anastácio*: MZUSP 73315; *Anaurilândia*: MZUSP 16; ZUFRJ 1490; *Bataiporã*: MZUSP 88860; *Porto Taboado*: MZUSP 77532\*; PERNAMBUCO: *Fernando de Noronha*: MZUSP 7691; PARANÁ: *Adrianópolis*: MHNCI 3064; *Antonina*: MHNCI 11303; MZUSP 3464; MZUSP 3465\*; *Centenário do Sul*: MHNCI 2936; *Cidade Gaúcha*: MCN 7749\*; *Guaraqueçaba*: MHNCI 7744\*; *Matinhos*: MHNCI 957; MHNCI 2832\*; MHNCI 9685; *Mirador*: MHNCI 8275\*; *Morretes*: MHNCI 1397; MHNCI 6329; *Paranaguá*: MHNCI 4134; MZUSP 1265\*; *Pontal do Paraná*: MHNCI 5853; *Reserva do Iguaçu*: MHNCI 5017; *Santa Isabel do Ivaí*: MHNCI 8263\*; *São José dos Pinhais*: MHNCI 7654; MHNCI 7736; *Tapira*: MHNCI 8272; RIO DE JANEIRO: ZMB 1395\*; ZMB 1396\*; *Campo Grande*: ZUFRJ 1676; *Duque de Caxias*: MZUSP 6394; MZUSP 6397; MZUSP 6398; MZUSP 6399; *Floriano*: MZUSP 6578; *Manguinhos*: MZUSP 7677; MZUSP 8284; *Miguel Pereira*: MZUSP 65390; *Rio de Janeiro*: MZUSP 2426; MZUSP 2676\*; MZUSP 13762; ZSM 3150; SANTA CATARINA:



*Araquari*: MHNCI 7265; MHNCI 7395; *Corupá*: MZUSP 1249; MZUSP 6466\*; MZUSP 6487; MZUSP 6488\*; MZUSP 6518; *Florianópolis*: MZUSP 67046; *Ilha do Arvoredo*: MZUSP 67047; *Itaiópolis*: MCP 810; *Itapoá*: MHNCI 1400; SÃO PAULO: *Água Vermelha*: MZUSP 77044\*; *Alecrim*: MZUSP 6610\*; *Aparecida do Norte*: MZUSP 77538; *Assis*: MZUSP 77038\*; MZUSP 77039\*; *Campo limpo*: MZUSP 89660\*; *Candido Motta*: MZUSP 6577; *Cotia*: MZUSP 77021; *Diadema*: MZUSP 77524; *Embu*: MZUSP 77020; *Engenheiro Marsillac*: MZUSP 77534; *Forte do Itaipui*: MZUSP 77030; *Guararema*: MZUSP 6640\*; MZUSP 77537; *Guarujá*: MZUSP 89391; *Ilha da Queimada*: MZUSP 77031; MZUSP 77032; *Ilha dos Alcatrazes*: MZUSP 6496\*; *Itirapina*: MZUSP 6593\*; *Jardinópolis*: MZUSP 6490; *Java*: MZUSP 6602; MZUSP 6603; MZUSP 6604\*; *Jundiá*: MZUSP 77533; *Juquitiba*: MZUSP 77539; *Miracatu*: MZUSP 77526; *Paratei do Meio*: MZUSP 77024; *Pedro Toledo*: MZUSP 77029; *Peruíbe*: MZUSP 77026; MZUSP 81402; *Piquete*: MZUSP 1252\*; *Piracicaba*: MZUSP 43\*; MZUSP 6558\*; MZUSP 6559; MZUSP 6607\*; MZUSP 77041\*; *Regente Feijó*: MHNCI 3665; *Registro*: MZUSP 77528; *Ribeirão Pires*: MZUSP 77525; MZUSP 6561; *Rosana*: MZUSP 95612\*; *Rubião Júnior*: MZUSP 6580\*; *Santa Rita do Passa Quatro*: MZUSP 77527\*; *Santo Amaro*: MZUSP 77017; MZUSP 77018; *Santo Anastácio*: MZUSP 6592; *São Bernardo do Campo*: MZUSP 89803; *São Carlos*: MZUSP 6554; MZUSP 77019; MZUSP 77536; *São Lourenço do Turvo*: MZUSP 6493; *São Paulo*: MZUSP 11959; MZUSP 77011; MZUSP 77012\*; MZUSP 77013\*; MZUSP 77014; MZUSP 77015; MZUSP 77016; MZUSP 77037\*; MZUSP 77042\*; MZUSP 77514\*; MZUSP 77515\*; MZUSP 77516\*; MZUSP 77520\*; MZUSP 77521\*; MZUSP 89140\*; *São Sebastião*: MZUSP 6525; *Taubaté*: MZUSP 87545\*; *Teodoro Sampaio*: MZUSP 95807; *Tupã*: MZUSP 77043\*; *Ubatuba, Ilha do mar Virado*: MHNCI 7238\*; MZUSP 77027; MZUSP 77028; MZUSP 78431\*. PARAGUAY: MNHNP 9446; MNHNP 10378; ASSUNCIÓN: MNHNP 8468; MZUSP 28386; CENTRAL: MNHNP 5111; MNHNP 7671; *Colônia Nueva Itália*: FMNH 42290; *Fernando de la Mora*: MNHNP 10926; *San Lorenzo*: MNHNP 5106; MNHNP 5109; MNHNP 5110; CONCEPCIÓN: MNHNP 7626; ITAPÚA: *Estancia San Isidro*: MNHNP 9666; ÑEEMBUCÚ: *Pilar*: FML 15902; PARAGUARI: *Parque Nacional Ibycui*: MNHNP 5108; SAN PEDRO: *Carumbé*: FML 602. URUGUAY: SALTO: ZVC-R 2016; ZVC-R 5906.

*Leposternon octostegum* (N = 4).

BRAZIL: BAHIA: *Camaçari*: MCP 18192; MCP 18193\*; MZUSP 96349; *Salvador*: MZUSP 96350.

*Leposternon polystegum* (N = 15).

BRAZIL: ALAGOAS: *Piranhas*: MZUSP 79410, MZUSP 79411\*, MZUSP 79414; MZUSP 79416; MZUSP 79417; MARANHÃO: *Nova Vida*: MPEG 11678; *Paruá*: MPEG 11500; MPEG 11504; MPEG 11756; MPEG 11757; *Paraquê*: MPEG 11502; MPEG 11755; PARÁ: *Belém*: MPEG 198, MPEG 199; TOCANTINS: *Lajeado*: MZUSP 94293\*.

*Leposternon scutigerum* (N = 5).

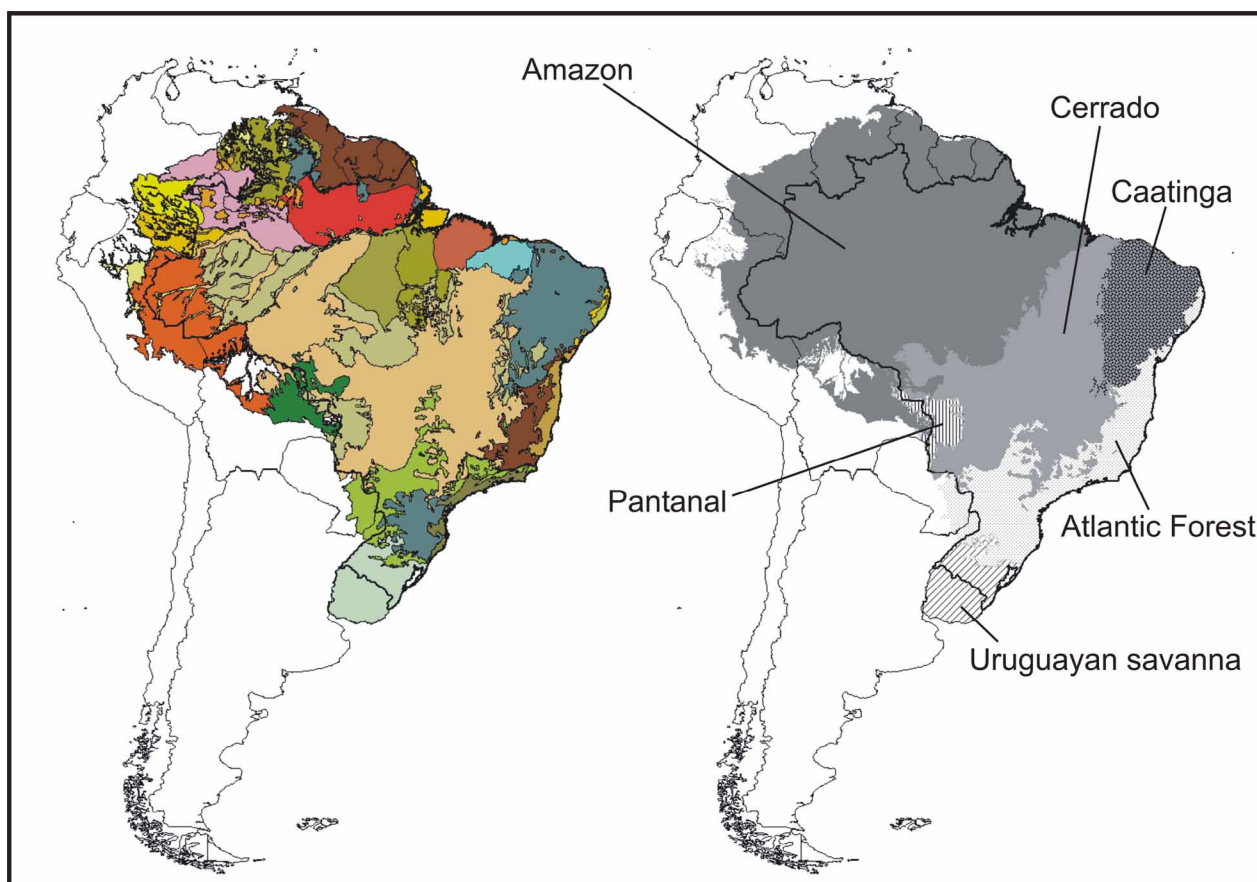
BRAZIL: RIO DE JANEIRO: *Rio de Janeiro*: MNRJ 7186\*; MNRJ 12452\*; MZUSP 2519; MZUSP 7075; ZUFRRJ 289.

*Leposternon wuchereri* (N = 4).

BRAZIL: ESPIRITO SANTO: *Santa Tereza*: MZUSP 8812; *São Mateus*: MNRJ 3892\*; BAHIA: *Santa Clara*: MCNR 279; MCNR 280\*.

## Appendix 2

Map of South America showing the ecoregions presents in the Brazilian territory (left) and of phytogeographic regions considered in this paper (right). Ecoregions follow Olson *et al.* (2001) and phytogeographic regions are adapted from IBGE (2005) and Olson *et al.* (2001).



## Appendix 3

List of ecoregions presents in the Brazilian territory and phytogeographic regions considered in this paper.

Ecoregions of the Brazilian territory <sup>a</sup>	Phytogeographic regions utilized in this paper <sup>b</sup>
Caqueta moist forest	Amazon
Chiquitano dry forest	Amazon
Guianan Highlands moist forest	Amazon
Guianan moist forest	Amazon
Guianan piedmont and lowland moist forest	Amazon
Guianan savanna	Amazon
Gurupá varzea	Amazon
Iquitos varzea	Amazon
Japurá-Solimões-Negro moist forest	Amazon
Juruá-Purus moist forest	Amazon
Madeira-Tapajós moist forest	Amazon
Marajó varzea	Amazon
Mato Grosso seasonal forest	Amazon
Monte Alegre varzea	Amazon

Pantepui	Amazon
Purus varzea	Amazon
Purus-Madeira moist forest	Amazon
Rio Negro capinarana	Amazon
Solimões-Japurá moist forest	Amazon
Southwest Amazon moist forest	Amazon
Tapajós-Xingu moist forest	Amazon
Tocantins/Pindare moist forest	Amazon
Uatuma-Trombetas moist forest	Amazon
Xingu-Tocantins-Araguaia moist forest	Amazon
Alto Paraná Atlantic forest	Atlantic forest
Araucaria moist forest	Atlantic forest
Bahia coastal forest	Atlantic forest
Bahia interior forest	Atlantic forest
Pernambuco coastal forest	Atlantic forest
Pernambuco interior forest	Atlantic forest
Serra do Mar coastal forest	Atlantic forest
Caatinga	Caatinga
Caatinga Enclaves moist forest	Caatinga
Atlantic dry forest	Cerrado and Caatinga
Maranhão Babaçu forest	Cerrado
Campos Rupestres montane savanna	Cerrado and Caatinga
Cerrado	Cerrado
Amazon-Orinoco-Southern Caribbean mangroves	Amazon and Caatinga
Atlantic Coastal restingas	Atlantic Forest, Caatinga, and Uruguayan savanna

.....*continue***Appendix 3.** (continued)

Ecoregions of the Brazilian territory <sup>a</sup>	Phytogeographic regions utilized in this paper <sup>b</sup>
Northeastern Brazil restingas	Caatinga
Southern Atlantic mangroves	Atlantic Forest and Caatinga
Pantanal	Pantanal
Uruguayan savanna	Uruguayan savanna

<sup>a</sup>Ecoregions follow Olson *et al.* (2001).<sup>b</sup>Adapted from IBGE (2005) and Olson *et al.* (2001).

## **Capítulo 2**

**Description of a new pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from the  
Brazilian Cerrado, and proposal for standardizing names of cephalic shields in the  
genus**

(Formatado para ser submetido ao Zootaxa)

Name of authors: Síría Ribeiro<sup>1,4</sup>, Cristiano Nogueira<sup>2</sup> and Hussam Zaher<sup>3</sup>

Address:

<sup>1</sup>Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Faculdade de Biociências, Laboratório de Sistemática de Vertebrados. Av. Ipiranga 6681, 90619-900, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>2</sup>Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília. 70910-900, Brasília, DF, Brazil.

<sup>3</sup>Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Av. Nazaré 481, 04263-000, São Paulo, SP, Brazil.

<sup>4</sup>Corresponding author: siherp@hotmail.com

Number of plates: 8.

Number of references: 25.

Title: Description of a new pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from the Brazilian Cerrado, and proposal for standardizing names of cephalic shields in the genus

Short running Title: New *Lesposternon* from Brazil and standardization of cephalic shields

## **Abstract**

The new species of *Leposternon* is described from Parque Nacional de Grande Sertão Veredas, portion south of Chapadão Central, municipality of Formoso, Minas Gerais States, Brazilian Cerrado. The new species share the following characters diagnostics: 436+n (specimen with body broken) dorsal postpectoral half-annuli; 425+n ventral postpectoral half-annuli; 16 tail annuli; 29 dorsal segments per half-annulus of midbody; 31 ventral segments per half-annulus of midbody; 44 segments to the fifth tail annulus; two supralabials; three infralabials; one preoculars; two precloacal pores; first infralabials distinct of malar lateral; prefrontals, azygous, supraoculars, preoculars and frontals shields distinct; azygous width with 29.6% of head width; rostranasal length with 16.3% of head length; posterior margin of mental wider than previous margin; frontal length with 20.8% of head length; and parietal length with 16.1% of head length; diamond-shape of majority of pectoral scales. Additionally, we propose a standardized scheme for naming *Leposternon* cephalic shields, in an attempt to provide a better understanding of morphological variation in the genus. In *Leposternon*, we consider the single shield previously called “azygous” to be “frontal”, the paired shields previously called “frontals” to be “parietals”, and the paired shields previously called “parietals” to be “occipitals”.

**Key words.** Amphibaenian, *Leposternon* sp. nov. PNGSV, new species, cephalic shields, Cerrado.

## Introduction

Knowledge on diversity and distribution of Neotropical amphisbaenians has increased significantly in the last two decades with due to the description of 28 species, representing an increase in ca. 32% of described diversity (*sensu* check list of Gans 2005; and studies of Castro-Mello 2003, Thomas & Hedges 2006, Mott *et al.* 2008, Ribeiro *et al.* 2008, Ribeiro *et al.* 2009, Mott *et al.* 2009 and Strüssmann & Mott 2009). This increase in basic knowledge has allowed better accounts on taxonomic composition and distribution of the group among major Brazilian ecosystems. Of the 65 Brazilian amphisbaenians (Castro-Mello 2003; Gans 2005; Mott *et al.* 2008; Ribeiro *et al.* 2008, Ribeiro *et al.* 2009; Mott *et al.* 2009; Strüssmann & Mott 2009), 32 are present in the Cerrado, including five species of *Leposternon* Wagler, 1824 (Ribeiro *et al.* 2008, 2009).

The genus *Leposternon* is characterized by the following characters: relatively large and robust body, head always dorsoventrally compressed, nostrils opening on the ventral surface of snout, suture connecting each nostril to the edge of mouth, nasal shield absent, rostronasal shield (= rostral plus nasal) followed by a sequence of one to five enlarged shields along the dorsal surface of head, gular portion without segmental cover, more than two dermal annuli per vertebrae, tail very short with rounded tip, autotomic site absent on tail, and none to four preocloacal pores (Ribeiro *et al.* 2008).

Currently, *Leposternon* includes eight species: *Leposternon cerradensis* Ribeiro, Vaz-Silva & Santos-Jr, 2008; *L. infraorbitale* Berthold, 1859; *Leposternon kisteumacheri* Porto, Soares & Caramaschi, 2000; *L. microcephalum* Wagler, 1824; *L. octostegum* (Duméril, 1851); *L. polystegum* (Duméril, 1851); *L. scutigerum* (Hemprich, 1820); and *L. wuchereri* (Peters, 1879), representing ca. 12% of Brazilian amphisbaenian richness. These components of *Leposternon* are found in Brazil, Bolivia,

Paraguay, Argentina, and Uruguay. Among the eight described species, three present preloacal pores: *L. cerradensis*, which occurs only the Cerrado (Ribeiro *et al.* 2008); *L. polystegum*, widely distributed along the Brazilian Amazon, Atlantic Forest, Caatinga, and Cerrado (Gans 1971); and *L. kisteumacheri*, which occurs on northwestern Minas Gerais state, Brazil (Porto *et al.* 2000). As a result of recent herpetological surveys in Parque Nacional of Grande Sertão Veredas, central Brazil (see results in Nogueira & Rodrigues 2006 and Recoder & Nogueira 2007), we obtained a remarkably distinct pored specimen of *Leposternon*, herein described as a new species.

Additionally, we propose a standardized scheme for naming *Leposternon* cephalic shields, in an attempt to provide a better understanding of morphological variation in the genus. Cephalic shields in *Leposternon* have been named differently by several authors (*e.g.* Duméril & Bibron 1839; Boulenger 1894; Peracca 1894, 1895a, 1895b, 1904; Gans 1971), hampering objective comparisons among taxa.

## **Material and Methods**

Morphological features of the new species are described according to the scheme presented in Ribeiro *et al.* (2008) for *Leposternon cerradensis*, with modifications on the names of dorsal cephalic shields (see below). The illustrations were produced using a stereomicroscope with a camera lucida attached and digital photographic machine. Measurements were taken using a digital caliper (resolution 0.1 mm), except snout-vent length, taken with a flexible ruler to the nearest millimeter. Morphometric data of cephalic shields were measured on the right side of specimens. Head length was measured from tip of the rostronasal to posterior margin of the parietal shield. Head anterior width and height were measured at the level of the nostril. Head posterior width was measured at the level of the second supralabial. Head posterior height was



## **Aviso**

As páginas 28–38 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

## Acknowledgements

We thank A. Prudente and A. Travassos (MPEG), G. Colli and F. Werneck (UnB), C. Castro-Mello (MZUSP), G. Pontes (MCT-PUCRS), G. Kustos (ZMB), S. Carvalho-e-Silva and J. Barros-Filho (ZUFRJ), J. Moura-Leite (MHNCI), L. Nascimento (PUCMG), M. Carvalho (UFMT), M. Solé and A. Argolo (MZUESC), R. Fernandes and M. Soares (MNRJ) for allowing us to examine the specimens under their care. M. Freitas for the help with the specimens from Bahia. V. Gazulha (UFRGS) for the help with photographs. A.P. Santos-Jr for for the reading of the manuscript. SR thanks Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for financial support.

## References

- Boulenger, G.A. (1894) Second report on additions to the lizard collection in the Natural History Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1894, 722–736.
- Berthold, A.A. (1859) Einige neue Reptilien des akademisch zoologischen Museums in Göttingen. *Nachrichten Georg August Universitaet Königlichen Wissenschaftliche Gesellschaft (Göttingen)*, 17, 179–181.
- Castro-Mello, C. (2003) Nova espécie de *Bronia* Gray, 1845, do Estado do Tocantins, Brasil (Squamata: Amphisbaenidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 43, 139–143.
- Duméril, A.M.C. & Bibron, G. (1839) *Erpétologie générale on Histoire naturelle complète des reptiles*. Roret/Fain et Thunot Press, Paris, 871p.
- Duméril, A.H.A. (1851) *Catalogue methodique de la collection des reptiles du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris*. Gide et Baudry Press, Paris, 149p.

- Gans, C. & Alexander, A.A. (1962) Studies on the amphisbaenids (Amphisbaenia; Reptilia). 2. On the amphisbaenids of the Antilles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 128, 65–158.
- Gans, C. (1971) Studies on amphisbaenians (Amphisbaenia: Reptilia). 4. A review of the amphisbaenid genus *Leposternon*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 144, 379–464.
- Gans, C. (2005) Checklist and bibliography of the Amphisbaenia of the world. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 289, 1–130.
- Hemprich, W. (1820) Grundrisse der Naturgeschichte für höhere Lehranstalten. Berlin and Vienna, Aug. Rucker, 114–125.
- Martín, J., López, P. & Salvador, A. (1990) Field body temperatures of the amphisbaenid lizard *Blanus cinereus*. *Amphibia-Reptilia*, 11, 87–96.
- Mott, T., Rodrigues, M.T., Freitas, M.A. & Silva, T.F.S. (2008) New species of *Amphisbaena* with a nonautotomic and dorsally tuberculate blunt tail from state of Bahia, Brazil (Squamata, Amphisbaenidae). *Journal of Herpetology*, 42, 172–175.
- Mott, T., Rodrigues, M.T. & Santos, E.M. (2009) A new *Amphisbaena* with chevron-shaped anterior body annuli from state of Pernambuco: Brazil (Squamata: Amphisbaenidae). *Zootaxa*, 2165, 52–58.
- Nogueira, C. & Rodrigues, M.T. (2006) The genus *Stenocercus* (Squamata: Tropiduridae) in Extra-Amazonian Brazil, with the description of two new species. *South American Journal of Herpetology*, 1, 149–165.
- Peracca, M.G. (1904) Viaggio del Dr. A. Borelli nel Matto Grosso brasiliano e nel Paraguay, 1899. IX. Reptili ed anfibi. *Boletim do Museo do Zoologie y Anatomia Comparada*, 19, 1–15.

- Peracca, M.G. (1894) Viaggio del dott. Alfredo Borello nella Republica Argentina e nel Paraguay. IX. Reptili ed Anfibi. *Boletim do Museo do Zoologie y Anatomia Comparada, Universidad de Torino*, 9, 1–15.
- Peracca, M.G. (1895a). Viaggio del dott. Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina e nel Paraguay. X. Rettili ed Anfibi. *Boletim do Museo do Zoologie y Anatomia Comparada, Universidad de Torino*, 10, 1–32.
- Peracca, M.G. (1895b) Nuova specie di *Lepidosternum* del Museo Zoologico di Torino. *Boletim do Museo do Zoologie y Anatomia Comparada, Univeridad de Torino*, 10, 1–2.
- Peters, W.C.H. (1879) Über die Amphisbänen und eine zu denselben gehörige neue Art (*Lepidosternon wuchereri*). *Monatsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften*, 1879, 273–277.
- Porto, M., Soares, M. & Caramaschi, U. (2000) A new species of *Leposternon* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae) from Minas Gerais, Brazil, with a key to the species of the genus (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Boletim do Museu Nacional*, 412, 1–10.
- Recoder, R. & Nogueira, C. (2007) Composição e diversidade de répteis na região sul do Parque Nacional Grande Sertão Veredas, Brasil Central. *Biota Neotropical*, 7, 267–278.
- Ribeiro, S., Castro-Mello, C. & Nogueira, C. (2009) New species of *Anops* Bell, 1893, (Squamata, Amphisbaenia). *Journal of Herpetology*, 43, 21–28.
- Ribeiro, S., Vaz-Silva, W. & Santos-Jr, A.P. (2008) New pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from Brazilian Cerrado. *Zootaxa*, 1930, 18–38.
- Strüssmann, C. & Mott, T. (2001) Sympatric amphisbaenians from Manso Dam region, Mato Grosso State, Western Brazil, with the description of a new two-pored species

of *Amphisbaenian* (Squamata, Amphisbaenidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 44, 37–46.

Vega, L.E. (2001) Reproductive and feeding ecology of the amphisbaenian *Anops kingii* in east-central Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 22, 447–454.

Wagler, J. (1824) Serpentes Brasiliensium species novae, ou histoire naturelle des espèces nouvelles de Serpens. In: Spix, J. *Animalia nova sive species novae*. Typis Francisci Seraphi Hübschmann, Monaco, pp. vii + 75.

## Appendix. Collections consulted and specimens analyzed.

Collections (acronyms are presented according to the designations of the institutions):

Centro de estudos e Pesquisas Biológicas of Universidade Católica de Goiás, Goiania, Brazil (CEPB); Coleção Herpetológica of Universidade de Brasília, Brasília, Brazil (CHUNB); Coleção Zoológica da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil (ZUFRJ); Museu de Ciências Naturais of Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil (MCNR); Museu de Ciências e Tecnologia of Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil (MCP); Museu de História Natural de Capão da Imbuía, Curitiba, Brazil (MHNCI); Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brazil (MNRJ); Museu de Zoologia of Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Brazil (MZUESC); Museu de Zoologia of Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil; Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brazil (MPEG); Museum Für Naturkunde, Berlin, Germany (ZMB); Zoologisches Museum, Berlin, Germany (ZSM).

*Leposternon cerradensis* (N=6).

BRASIL: GOIÁS: *Aporé*: CEPB 5377; CEPB 5378; MNRJ 16111; MZUSP 96347, MZUSP 96348; MZUSP 98036.

*Leposternon infraorbitale* (N=20).

BRASIL: BAHIA: *Barra do Choça*: MZUESC 5852; *Boa Nova*: MZUESC 2285; MZUESC 4546; *Igrapiúna*: MZUESC 4858; MZUESC 4865; MZUESC 5110; MZUESC 5111; MZUESC 5953; *Ilhéus*: MZUESC 4765; MZUESC 4777; *Itabuna*: MZUSP 78803; *Itacaré*: MCP 18180; MZUESC 3939; *Itapebi*: MZUESC 3274; MZUESC 3276; *Santo Antônio de Jesus*: MZUSP 57768;

## **Aviso**

As páginas 44–46 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

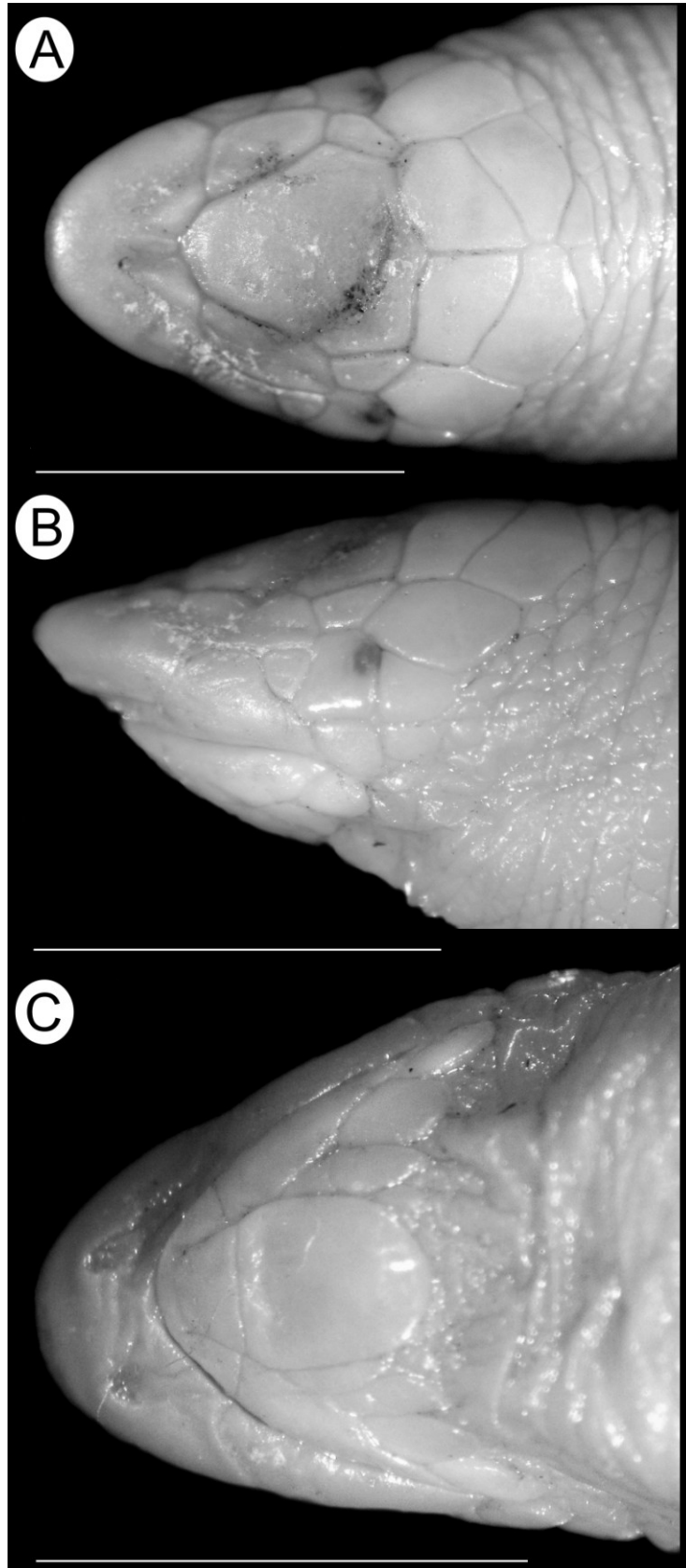


Figure 1. *Leposternon* sp. nov. PNGSV (holótipo, MZUSP 93158). (A) Dorsal, (B) lateral, and (C) ventral view of the head. Scale bar = 5 mm.



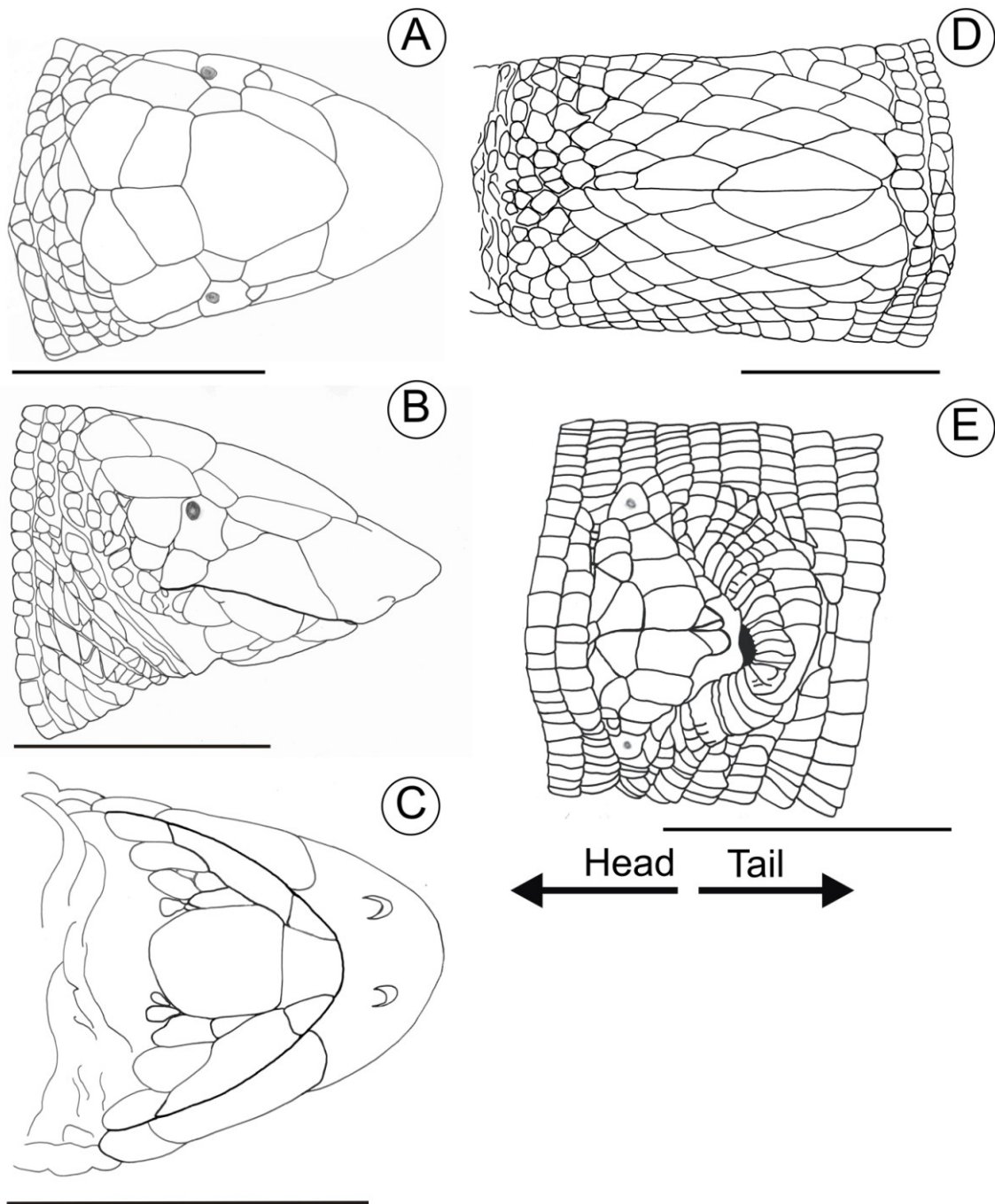


Figure 2. *Leposternon* sp. nov. PNGSV (holotype, MZUSP 93158). (A) Dorsal, (B) lateral and (C) ventral view of the head; and (D) pectoral and (E) cloacal regions (Del. S. Ribeiro). Scale bar = 5 mm

## **Aviso**

As páginas 49–54 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

### **Capítulo 3**

**Análise da variação de *Leposternon infraorbitale* Berthold, 1859 (Squamata:  
Amphisbaenia) com a descrição seis novas espécies**

(Formatado para ser submetido ao Zootaxa)

Nome dos autores: Síría Ribeiro<sup>1,5</sup>, Alfredo P. Santos-Jr<sup>2</sup>, Renata Perez<sup>3</sup> & Hussam Zaher<sup>4</sup>

Endereço:

<sup>1</sup>Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Faculdade de Biociências, Laboratório de Sistemática de Vertebrados. Av. Ipiranga 6681, 90619-900, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>2</sup>Universidade Federal do Oeste do Pará, Campus I, Rua Vera Paz s/n, CEP 68035-110, Santarém, PA, Brasil.

<sup>3</sup>Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia, Laboratório de Herpetologia. Av. Bento Gonçalves 9500, 91540-000, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>4</sup>Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Av. Nazaré 481, 04263-000, São Paulo, SP, Brasil.

<sup>5</sup>Autor para correspondência: siherp@hotmail.com

Número de figuras: 19.

Número de tabelas: 12.

Número de referências citadas: 45.

Título: Análise da variação de *Leposternon infraorbitale* Berthold, 1859 (Squamata, Amphisbaenia) com a descrição de seis novas espécies

Título resumido: Análise da variação de *Leposternon infraorbitale*

## Índice

Abstract.....	58
Resumo.....	58
Introdução.....	59
Material e Métodos.....	60
Análise morfológica .....	60
Distribuição geográfica.....	61
Delimitação das espécies .....	61
Delimitação dos morfos de <i>L. infraorbitale</i> .....	62
Dimorfismo sexual .....	64
Comparação entre os morfos.....	65
Resultados .....	66
Dimorfismo sexual .....	66
Comparação entre os morfos.....	66
Comparação da osteologia craniana entre os morfos.....	67
Taxonomia.....	73
Discussão.....	140
Agradecimentos.....	144
Referências.....	144
Apêndice I.....	150
Apêndice II.....	155
Tabelas.....	157
Figuras.....	175

## **Abstract**

Until the present study, the *Leposternon infraorbitale* was widely distributed in the Brazilian territory. Among the specimens previously identified with *L. infraorbitale* were selected seven “morphologic groups” geographically supported. The morphologic revision of the different groups of *L. infraorbitale* was developed with the objective to test the existence of new taxons under the name of the known species. We revised the external morphology and cranial osteology of the different morphologic groups identified among specimens of *L. infraorbitale*. The diagnostics characteristics find in different groups indicate that that they are distinct taxons and are described here with six new species.

**Key words:** Amphisbaenia, *Leposternon*, taxonomy, new species, morphology

## **Resumo**

Até o presente estudo, *Leposternon infraorbitale* apresentava uma ampla distribuição no território brasileiro. Entre os espécimes previamente identificados como *L. infraorbitale*, foram selecionados sete “grupos morfológicos” geograficamente suportados. A revisão morfológica dos diferentes grupos de espécimes de *L. infraorbitale* foi realizada com o objetivo de testar a existência de novos táxons sob o nome da espécie conhecida. Nós revisamos a morfologia externa e a osteologia craniana dos diferentes grupos morfológicos identificados dentre os espécimes de *L. infraorbitale*. As características diagnósticas encontradas nos diferentes grupos indicam que eles são táxons distintos, e estão descritos no presente estudo como seis novas espécies.

**Palavras-chave:** Amphisbaenia, *Leposternon*, taxonomia, espécies novas, morfologia.

## Introdução

Atualmente o gênero de anfisbênios com a cabeça em forma de pá *Leposternon* Wagler, 1824 é composto por oito espécies: *L. cerradensis* Ribeiro, Vaz-Silva & Santos-Jr, 2008; *L. infraorbitale* Berthold, 1859; *L. kisteumacheri* Porto, Soares and Caramaschi, 2000; *L. microcephalum* Wagler, 1824; *L. octostegum* (Duméril, 1851); *L. polystegum* (Duméril, 1851); *L. scutigerum* (Hemprich, 1829); e *L. wuchereri* (Peters, 1879) (Ribeiro *et al.* 2008). Essas espécies são diagnosticadas principalmente pela morfologia dos escudos cefálicos, número de meios anéis corporais, número de segmentos corporais e caudais, número de vértebras e presença ou ausência de poros pré-cloacais (Gans 1971; Porto *et al.* 2000; Ribeiro *et al.* 2008).

Entre as espécies do gênero, *Leposternon infraorbitale* e *L. microcephalum* se destacam por serem amplamente distribuídas e por apresentarem grande variação morfológica. Após a análise de espécimes previamente identificados como *L. infraorbitale*, identificamos alguns “morfos” geograficamente suportados que nos levaram a duvidar do atual status taxonômico de *L. infraorbitale*.

*Leposternon infraorbitale* foi descrita por Berthold (1859) com base em um espécime da Bahia, Brasil. Posteriormente, Strauch (1881) descreveu *Lepidosternon rostratum* com base em espécimes também da Bahia, que posteriormente foi sinonimizada por Gans (1971) à *L. infraorbitale*. Gans (1971) caracterizou *L. infraorbitale* pela seguinte combinação de caracteres: 1) 3/3 escudos supralabiais, sendo o primeiro menor do que os outros; 2) 2/2 escudos infralabiais; 3) escudos rostronasal, pré-frontal, ázigo, frontal e parietais dispostos em seqüência no dorso da cabeça; 4) meios anéis dorsais variando entre 259 e 304; 5) meios anéis ventrais variando entre 236 e 275; e ausência de poros pré-cloacais. Naquele trabalho, Gans (1971) tratou um espécime com três supralabiais (um dos caracteres diagnósticos de *L. infraorbitale*)

como *Leposternon* sp., devido ao elevado número de anéis corporais em relação às outras espécies do gênero.

As variações morfológicas encontradas em *Leposternon infraorbitale* nos estigaram a realizar o presente estudo, que teve como objetivos: analisar a variação morfológica da espécie, verificar a existência de outros táxons confundidos com *L. infraorbitale*, clarificar o *status* taxonômico de *L. infraorbitale* e descrever novas espécies que podem vir a ser diagnosticadas com base nas variações observadas.

## **Material e métodos**

**Análise morfológica.** Acrônimos das coleções consultadas, espécimes e peças anatômicas examinadas estão listadas no Apêndice I. A terminologia da escutelação cefálica segue Ribeiro *et al.* (Capítulo 2 dessa tese). Medidas foram tomadas com o auxílio de paquímetro digital (resolução 0,1 mm), exceto o comprimento rostro-cloacal que foi tomado com o auxílio de um barbante e medido em régua milimetrada. Dados morfométricos dos escudos da cabeça foram tomados do lado direito dos espécimes, exceto quando esse lado estava danificado. Meios anéis dorsais e ventrais foram contados do lado direito de cada espécime. Meios anéis incompletos não foram considerados na contagem total. Variações bilaterais são apresentadas como “direita/esquerda”. Siglas de todos os caracteres merísticos e morfométricos utilizados estão apresentadas na Tabela 1. A determinação do sexo de cada espécime foi realizada pela análise da presença ou ausência do hemipênis através de uma incisão na base da cauda e/ou pela análise das gônadas. Para a análise quantitativa das vértebras corpóreas os espécimes foram radiografados (Apêndice I) e as contagens vertebrais segue Ribeiro *et al.* (2008).



Na análise anatômica dos ossos cranianos foram utilizados crânios de espécimes adultos depositados em coleções científicas ou preparados com técnicas usuais de descarnação com auxílio bisturi e pinça e/ou exposição a larvas de coleópteros (*Dermetes* sp.) sem a utilização de produtos químicos (ver lista de crânios no Apêndice II). Nas descrições e identificações da morfologia craniana foram utilizadas as terminologias proposta por Zangerl (1945) e Gans & Montero (2009). A nomenclatura dos forames segue Kearney *et al.* (2005).

**Distribuição geográfica.** No mapa de distribuição geográfica foram incluídos apenas os espécimes analisados. Segundo Dinnerstein *et al.* (1995), ecorregião pode ser definida como um conjunto de comunidades naturais, geograficamente distintas, que compartilham a maioria das suas espécies, dinâmicas e processos ecológicos, e condições ambientais similares que são fatores críticos para a manutenção de sua viabilidade em longo prazo. Para o território brasileiro foram definidas 43 ecorregiões dentro de seis biomas (Olson *et al.* 2001). Considerando o fato de as ecorregiões propostas por Olson *et al.* (2001) serem extremamente variável e ampliarem o entendimento geral da distribuição das espécies, nós sumarizamos essas nas principais regiões fitogeográficas reconhecidas para o território brasileiro. As regiões fitogeográficas citadas no mapa e no texto foram adaptadas do IBGE (2005) e Olson *et al.* (2001), conforme apresentado em Ribeiro *et al.* (2008).

**Delimitação de espécie.** As espécies são as unidades taxonômicas individuais da diversidade e podem ser identificadas. No entanto, a definição dessas unidades com um conjunto de propriedades que dêem significado ao conceito aplicado, vem sendo o objetivo de muitos estudos nos últimos anos (*e.g.* Frost 2000; Frost & Kluge 1994; Kluge 1990; Mayr 1982; Wiley 1978 e 1981). No presente estudo, a delimitação das espécies foi realizada através de características fenotípicas discretas. Espécies novas

apresentadas no presente estudo possuem ao menos um carácter diagnóstico de cada uma das espécies do gênero. Os caracteres utilizados nas diagnoses são referentes a dados merísticos e morfométricos da morfologia externa e osteologia craniana sem sobreposição de valores entre as espécies comparadas.

**Definição dos morfos de *Leposternon infraorbitale*.** *Leposternon infraorbitale* foi descrita para o Estado da Bahia, Brasil. Atualmente, apresenta uma ampla distribuição no território brasileiro, ocorrendo em três regiões fitogeográficas (*sensu* Ribeiro *et al.* 2008): Mata Atlântica, Cerrado e Amazônia. Essa espécie apresenta uma grande variação morfológica geograficamente suportada. No presente estudo, os morfos de *L. infraorbitale* foram caracterizados principalmente pela morfologia dos escudos cefálicos, coloração e número de anéis corporais, conforme apresentado abaixo.

- morfo Acre. Representado por um único espécime da Amazônia brasileira, procedente do município de Rio Branco, Estado do Acre. Esse espécime é caracterizado, principalmente, por apresentar a terceira supralabial reduzida, dois escudos infraoculares e coloração dorsal escura.

- morfo Aragarças. Representado por um único espécime registrado para o município de Aragarças no oeste do Estado de Goiás, fronteira com o Mato Grosso, na região central do Cerrado. Morfologicamente é caracterizado, principalmente, por apresentar escudo frontal alargado, escudos parietais alongados, escudos occipitais reduzidos e maiores números de meios anéis corporais e vértebras (358 e 108, respectivamente). Esse espécime foi apresentado como *Leposternon* sp. na revisão do gênero realizada por Gans (1971) e até o momento não temos informações de outros espécimes.

- morfo Bahia. Representado por espécimes que se enquadram na descrição original de *Leposternon infraorbitale*. São espécimes relativamente grandes (690 mm de

comprimento máximo no espécime MCN-R 1026) e largos (largura do meio do corpo representando até 6,8% do comprimento rostro-cloacal no espécime MZUESC 4858), distribuídos no leste do Estado da Bahia dentro da região fitogeográfica Mata Atlântica e leste do Estado de Minas Gerais na região fitogeográfica Cerrado. Caracteriza-se, principalmente, por apresentar coloração dorsal amarela em espécimes adultos, número relativamente baixo de segmento por meios anéis dorsais (22–28 segmentos), escudo pós-mental relativamente curto (19,2–28,9% do comprimento da cabeça), escudo malar lateral relativamente longo e largo (12,4–33,1% do comprimento e 71,3–83,8% da largura da cabeça, respectivamente).

- morfo Chapada. Representado por espécimes de tamanhos relativamente grandes (437 mm comprimento máximo no espécime UFMT 370) restritos para o município de Chapada dos Guimarães no Estado de Mato Grosso, porção oeste do Cerrado. Morfologicamente caracteriza-se, principalmente, por apresentar a coloração amarela em todo o dorso, número de segmentos dos meios anéis dorsais e ventrais relativamente altos (31–35 e 35–36 segmentos, respectivamente), escamas peitorais pequenas com formato irregular, escudo frontal relativamente afilado, escudos supraoculares relativamente largos e parietais relativamente longos.

- morfo Goiás/Minas Gerais. Representado por espécimes de tamanhos relativamente grandes (437 mm comprimento máximo no espécime UFMT 370), com ocorrência no sudeste do Cerrado e leste da Mata Atlântica nos Estados de Goiás e Minas Gerais. Morfologicamente caracteriza-se por apresentar coloração dorsal escura, escudo infraocular sempre presente e escudo rostronasal projetado anteriormente.

- morfo Mato Grosso/Rondônia. Representado por espécimes relativamente grandes (513 mm de comprimento máximo no espécime UFMT 3451), com registro para seis localidades no extremo noroeste do Cerrado no Estado do Mato Grosso

(Araputanga, Campos Novos dos Parecis, Cuiabá, Jauru, Nortelândia e Vale de São Domingos) e no município de Espigão do Oeste, no leste do Estado de Rondônia. Morfologicamente caracteriza-se, principalmente, por apresentar coloração dorsal escura em espécimes filhotes e adultos, grande parte da amostra com dois escudos supraoculares de cada lado do frontal ou com o um único supraocular relativamente longo.

- morfo Tapirapés. Representado por espécimes relativamente pequenos (cerca de 322 mm de comprimento máximo no espécime MZUSP 13751), registrados para a Barra de Tapirapés e na Base Camp, porção nordeste do Estado do Mato Grosso na região de contato entre o Cerrado e a Amazônia. Morfologicamente caracteriza-se, principalmente, por apresentar coloração dorsal escura, corpo relativamente curto, cauda curta e globulosa, e região peitoral relativamente longa (4,7–5,3% do comprimento rostro-cloacal).

**Dimorfismo sexual.** Nós utilizamos análises univariadas para testar o dimorfismo sexual nos morfos apresentados acima. Os seguintes morfos não puderam ser avaliados devido à baixa amostragem: Acre (n = 1), Aragarças (n = 1) e Chapada (n = 3). Primeiramente foi realizada uma Análise de Variância (ANOVA) no comprimento rostro-cloacal (CRC) e nos seguintes caracteres merísticos (ver definição das siglas na Tabela 1): AADO, ACA, ADO, ADO/AVE, AVE, SDO e SVE. Posteriormente, utilizamos análises de covariância (ANCOVA) para testar possíveis diferenças nas variáveis morfométricas. Nessa análise o sexo foi a variável independente, o CRC a covariável e os seguintes caracteres morfométricos as variáveis dependentes: AACB, APCB, ARN, CABC, CFO, CCA, CCB, CIL1, CRN, LACB, LCA, LCRC, LPIL1, LPC, LPCB, LRN. Para o morfo Mato Grosso/Rondônia foram utilizados apenas indivíduos com CRC superior a 300 mm. Indivíduos menores foram considerados

imaturos e foram excluídos das análises. Nesse morfo, o menor macho sexualmente maduro apresentou 328 mm de CRC e a menor fêmea madura apresentou 313 mm de CRC (T. Mott com. pess.).

**Comparação entre os morfos.** Com o intuito de verificar como se comportam os dados merísticos e morfométricos em uma análise multivariada e quais dentre esses caracteres são indicados como mais explicativos para a distinção dos morfos, foi realizada uma Análise Discriminante (AD) método “forward stepwise”. Espécimes que tiveram dados faltantes foram excluídos das análises. Os seguintes morfos não puderam ser avaliados devido à baixa amostragem: Acre (n = 1), Aragarças (n = 1) e Chapada (n = 3). Machos e fêmeas foram analisados separados. A AD foi realizada em duas etapas distintas: 1ª) análise dos caracteres merísticos e 2ª) análise dos caracteres morfométricos. Foram utilizados cinco caracteres merísticos para fêmeas (ACA, ADO, AVE, SDO, SVE) e sete para machos (ACA, ADO, AVE, O, SCA, SDO, SVE-SDO); e 39 caracteres morfométricos para ambos os sexos (AACB, AEO, AASL2, APSL2, ARN, CABC, CCA, CEO, CF, CIL1, CIL2, CM, CMIL, COcc1, CP, CPCL, CPF, CRO, CSL1, CSL3, CSOcc1, CSP, CT, DOB, LACB, LAIL1, LAM, LCA, LCRC, LMI, LMIL, LP, LPC, LPCB, LPCL, LPeit, LPF, LPIL1, LRN) (ver definição das siglas na Tabela 1). Para a análise dos caracteres morfométricos, esses foram primeiramente log transformados (log10). Para remover o efeito do tamanho do corpo, foram realizadas regressões lineares entre os caracteres log transformados e o CRC log transformado. Os resíduos obtidos nas regressões foram utilizados nas ADs (Burbrink 2001).

Em todas as análises, suposições de normalidade e homocedasticidade foram avaliadas usando os testes de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente (Zar 1999). Na ANOVA, os caracteres que violaram os pressupostos de normalidade e

## **Aviso**

As páginas 66–139 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

**Etimologia.** O epíteto específico vem do Latim e é proposto em alusão a forma globulosa da cauda.

**Distribuição geográfica.** *Leposternon* sp. nov. Tapirapés é conhecida para a Barra do Tapirapés e Base Camp, no nordeste do Estado do Mato Grosso (Figura 5). Nessas localidades predomina a fisionomia da região fitogeográfica do Cerrado. A Barra do Tapirapés trata-se de uma área indígena, pertencente ao território Karaja que está compreendido nas margens do Rio Araguaia (Estados do Mato Grosso e Goiás) de Aruanã a Xambioá, incluindo a Ilha do Bananal. O aldeamento Barra do Tapirapés surgiu na década de quarenta, com a instalação de um posto indígena da FUNAI, que tinha como objetivo apoiar o povo indígena Tapirapés (Emiri & Monserrat 1989).

## **Discussão**

A combinação dos caracteres merísticos, morfométricos e de osteologia craniana possibilitou estruturar diagnoses robustas para as espécies aqui propostas. No entanto, pouco se pode inferir quanto a variação intra-específica, pois muitas das espécies são representadas por um ou poucos espécimes. As descrições das novas espécies com base em um único espécime apresentadas no presente estudo, foram baseadas nas características diagnósticas, além das semelhanças da condição atual com a de um século atrás para a descrição de novas espécies. A taxonomia de *Leposternon* vem a tempo sendo determinada pela descrição de espécies baseadas em um único espécime (e.g. *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *Leposternon polystegum*, *L. octostegum* e *L. wuchereri*). No entanto, apesar da descrição feita com base em um espécime, para a grande maioria das espécies, as coleções científicas vêm colecionando espécimes adicionais, ainda que após muitos anos (e.g. *Leposternon octostegum*; Barros-Filho com. pess.). Para outros grupos de anfisbênios, as condições de descoberta de novas

espécies não são muito diferentes das dos dois últimos séculos, sendo muitas espécies descritas com base em um único espécime (*e.g. Amphisbaena cegei* em Montero *et al.* 1997, *Amphisbaena arda* em Rodrigues *et al.* 2003, *Anops acrobeles* em Ribeiro *et al.* 2009).

A pouca amostragem em coleção e o elevado número de espécies representadas por um único espécime é comum a outros grupos de Squamata, principalmente, fósforos. Recentes estudos das serpentes fósforas do gênero *Atractus* (*e.g.* Passos *et al.* 2009, Passos *et al.* 2008, Passos *et al.* 2005), vem demonstrando um cenário semelhante ao encontrado para as espécies de *Leposternon*. Assim como aqueles autores, nós sugerimos que na descrição de novas espécies sejam apresentadas diagnoses bem suportadas por comparações com o maior número possível de espécies relacionadas.

Apesar de *Leposternon* sp. nov. Acre e *Leposternon* sp. nov. Aragarças, serem descritas com base em um único espécime, esses foram comparados com o máximo de espécimes do gênero, e para todos foram identificadas ao menos uma característica diagnóstica em comparação com as demais espécies de *Leposternon*. Acreditamos que esse procedimento reduziu a possibilidade de diagnosticar espécies por caracteres da variação de uma espécie próxima e/ou mal amostrada.

De acordo com os caracteres morfológicos analisados no presente estudo, acreditamos ter evidências para manter as novas espécies com unidades taxonômicas distintas. Adicionalmente, acreditamos que novas evidências ecológicas, comportamentais, citogenéticas e/ou moleculares possam contribuir para o melhor entendimento da sistemática desse grupo de espécies de *Leposternon*.



## **Aviso**

As páginas 142–143 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

## **Agradecimentos**

Nós agradecemos a A.L. Prudente e A. Travassos (MPEG), G. Colli e F. Werneck (UNB), G. Pontes (MCT-PUCRS), G. Kustos (ZMB), C. Castro-Mello (MZUSP), J. Moura-Leite (MHNCI), L.B. Nascimento (PUC-MG), M.A. Carvalho (UFMT), M.L. Araújo e M.L.M. Alves (FZB-RS), M. Solé e A. Argolo (MZUESC), P. Bernardes (UFACF), R. Fernandes e M. Soares (MNRJ), S.P. Carvalho-e-Silva e J.D. Barros-Filho (ZUFRJ) e V.L. Ferreira (UFMS) pela autorização de análise e empréstimo dos espécimes de suas respectivas coleções científicas. F.S. Teixeira e M.M. Alievi (UFRGS), e M. Brücker pelo auxílio durante as análises radiográficas dos espécimes. M.A. Freitas pela ajuda com os espécimes da Bahia. L.M.Z. Richinitti (Laboratório de Malacologia da PUCRS) pela ajuda com o material fotográfico. S. Ribeiro agradece a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo suporte financeiro.

## **Referências**

- Alho, C.J.R. (2000) Paisagens e enfoque. *In*: Alho, C.J.R, Conceição, P.N., Constantino, R., Schlemmermeyer, T., Strüssmann, C., Vasconcelos, L.A.S., Oliveira, D.M.M. & Schneider, M. (Eds.). *Fauna silvestre da região de Manso – MT*. Ministério do Meio Ambiente; Edições IBAMA; Centrais Elétricas do Norte do Brasil, Brasília, pp. 19–29.
- Balestrin, R.L. (2008) *História natural de uma taxocenose de Squamata e redescoberta de uma espécie de anuro no escudo Sul-riograndense, Brasil*. Tese de doutorado não publicada. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 136p.

- Barros Filho, J.D. (2000) *Osteologia craniana comparada de espécies do gênero Leposternon Wagler, 1824 (Reptilia, Amphisbaenia)*. Tese de doutorado. Universidade do Estado de São Paulo, 138p + 107.
- Bell, C.J., Evans, S.E. & Maisano, J.A. (2003) The skull of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus eupleopus* (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139, 283–304.
- Berman, D.S. (1973) *Spathorhynchus fossorium*, a Middle Eocene amphisbaenian (Reptilia) from Wyoming. *Copeia*, 1973, 704–721.
- Berman, D.S. (1977) *Spathorhynchus natronicus*, a new species of rhineurid amphisbaenian (reptile) from the Early Oligocene of Wyoming. *Journal of Paleontology*, 51, 986–991.
- Bernardes, P.S. & Abe, A.S. (2006) A snake community at Espigão do Oeste, Rondônia, southwestern Amazon, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 1, 102–113.
- Berthold, A.A. (1859) Einige neue Reptilien des akademisch zoologischen Museums in Göttingen. *Nachrichten Georg August Universitaet Königlichen Wissenschaftliche Gesellschaft (Göttingen)* 17, 179–181.
- Burbrink, F.T. (2001) Systematics of the eastern ratsnake complex (*Elaphe obsoleta*). *Herpetological Monographs*, 15, 1–53.
- Colli, G.R. & Zamboni, D.S. (1999) Ecology of the wormlizard *Amphisbaena alba* in the cerrado of central Brazil. *Copeia*, 1999, 733–742.
- Conceição, P.N. (2000) Os habitats da área de influência do APM Manso. In: Alho, C.J.R, Conceição, P.N., Constantino, R., Schlemmermeyer, T., Strüssmann, C., Vasconcelos, L.A.S., Oliveira, D.M.M. & Schneider, M. *Fauna silvestre da região*

- de Manso* – MT. Ministério do Meio Ambiente; Edições IBAMA; Centrais Elétricas do Norte do Brasil, Brasília, pp. 31–128.
- Dinnerstein, E., Olson, D.M., Graham, D.J., Webster, A.L., Primm, S.A. & Book Binder, M.P. (1995) *Conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. World Bank, Washington, 237p.
- Emiri, L. & Monserrat, R. (1989) *A conquista da escrita - Encontros de educação indígena*. Iluminuras, São Paulo, 258p.
- Evers Júnior, P. R., & Soares, M. (2007) Descrição do crânio de *Crocodylus amazonicus* Spix, 1825 (Squamata, Teiidae). *Arquivos do Museu Nacional*, 65, 47–57.
- Ferreira, J.C.V. (2001) *Mato Grosso e Seus Municípios*. Buriti, Cuiabá, 660p.
- Frost, D. (2000) Species, Descriptive Efficiency, and Progress in Systematics. In: Bruce, R.D., Jaeger, R.G. & Houck, L. (Eds.), *Biology of Plethodontid Salamanders*. Plenum Press, New York, pp.7–30.
- Frost, D.R. & Kluge, A.G.. (1994) A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. *Cladistics*, 10, 259–294.
- Gans, C. 1964. On the South American species of *Amphisbaena* with a vertically keeled tail (Amphisbaenia: Reptilia). Notes on amphisbaenids. 15. *Senckenbergiana biologia (Mertens Festschrift)*, 45, 387–416.
- Gans, C. (1971) Studies on amphisbaenians (Amphisbaenia: Reptilia). 4. A review of the amphisbaenid genus *Leposternon*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 144, 379–464.
- Gans, C. (1978) The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. *Transactions of the Zoological Society of London*, 34, 347–416.

- Gans, C. & Montero, R. (2009) An atlas of Amphisbaenian skull anatomy. *In*: Adler, K. (Ed.). *Biology of Reptilia*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles Press, New York, 21, pp. 621–738.
- IBGE (2005) Mapas de biomas. Available from <http://mapas.ibge.gov.br/biomas2/viewer.htm> (accessed 25 July 2009).
- Kearney, M., Maisano, J.A. & Rowe, T. (2005) Cranial Anatomy of the Extinct Amphisbaenian *Rhineura hatcherii* (Squamata, Amphisbaenia) Based on High-Resolution X-ray Computed Tomography. *Journal of Morphology*, 264, 1–33.
- Kluge, A.G. (1990) Species as historical individuals. *Biology and Philosophy*, 5, 417–431.
- Linné, C. (1758) *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classe, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata*. Laurenti Salvii, Holmiae, 824p.
- Mayr, E. (1982) *The Growth of Biological Thought*. Belknap, Cambridge, 974p.
- Montero, R., Fernandez-Sáfadez, I. & Gonzales-Alvares, L. (1997) A new species of *Amphisbaena* from Bolivia. *Journal of Herpetology*, 31, 218–220.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C, D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. & Kassem, K.R.. (2001) Terrestrial ecoregions of the world: New map of life on earth. *Bioscience*, 51(11), 933–938.
- Passos, P., Fernandes, R. & Zanella, N. (2005) A new species of *Atractus* (Serpentes: Colubridae) from southern Brazil. *Herpetologica*, 61, 209–218.

- Passos, P., Lynch, J. & Fernandes, R. (2008) Taxonomic status of *Atractus sanctaemartae* and *Atractus nebularis*, and description of a new *Atractus* from the Atlantic coast of Colombia. *Herpetological Journal*, 18, 175–188.
- Passos, P., Rivas, G. & Barrio-Amorós, C. (2009) Description of two new species from Venezuela in the highly diverse dipsadine genus *Atractus* (Serpentes: Colubridae). *Amphibia-Reptilia*, 30, 233–243.
- Porto, M., Soares, M. & Caramaschi, U. (2000) A new species of *Leposternon* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae) from Minas Gerais, Brazil, with a key to the species of the genus (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Boletim do Museu Nacional*, 412, 1–10.
- Ribeiro, S., Vaz-Silva, W. & Santos-Jr, A.P. (2008) New pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from Brazilian Cerrado. *Zootaxa*, 1930, 18–38.
- Ribeiro, S., Castro-Mello, C. & Nogueira, C. (2009) New species of *Anops* Bell, 1893, (Squamata, Amphisbaenia). *Journal of Herpetology*, 43, 21–28.
- Rodrigues, M.T., Andrade, G.V. & Dias Lima, J. (2003) A new species of *Amphisbaena* (Squamata, Amphisbaenidae) from state of Maranhão, Brazil. *Phyllomedusa*, 2, 21–26.
- StatSoft, Inc. (1999) STATISTICA for Windows (Computer program manual). Tulsa, OK, USA. WEB: <http://www.statsoft.com>.
- Strauch, A. 1881. Bemerkungen über die Eidechsenfamilie der Amphisbaeniden. *Mémoires de la Academie Imperiale de Science de St. Pétersbourg*, 11, 355–479.
- Vaz-Silva, W., Guedes, A.G., Azevedo-Silva, P.L., Gontijo, F.F., Barbosa, R.S., Aloisio, G.R. & Oliveira, F.C.G. (2007) Herpetofauna, Espora Hydroelectric Power Plant, state of Goiás, Brazil. *Check List*, 3, 338–345.

- Vega, L.E. (2001) Reproductive and feeding ecology of the amphisbaenian *Anops kingii* in east-central Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 22, 447–454.
- Webb, J.K., Shine, S.R., Branch, W.R. & Harlow, P.S. (2000) Life underground: foods and reproductive biology of two amphisbaenian species from Southern Africa. *Journal of Herpetology*, 34, 510–516.
- Wiley, E.O. (1978) The Evolutionary Species Concept Reconsidered. *Systematic Zoology*, 27, 17–26.
- Wiley, E.O. (1981) *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Willey and Sons Press, New York, 439p.
- Zangerl, R. (1944) Contribution to the osteology of the skull of the Amphisbaenidae. *The American Midland Naturalist*, 31, 417–454.
- Zangerl, R. (1945) Contributions to the osteology of the post-cranial skeleton of the Amphisbaenidae. *American Midland Naturalist*, 33, 764–780.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical Analysis*. 4a edição. Upper Saddle River. Prentice Hall Inc. 929p.

## **Apêndice I. Coleções consultadas e espécimes analisados.**

Espécimes com asterisco (\*) são aqueles dos quais as vértebras foram analisadas.

Coleções (acrônimos são apresentados seguem a designação das instituições de pesquisa): Centro de Estudos e Pesquisas Biológicas da Universidade Católica de Goiás, Goiânia, Brasil (CEPB); Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, Brasília, Brasil (CHUNB); Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, Brasil (UFMT); Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Acre, Campus Floresta, Cruzeiro do Sul, Brasil (UFACF) Coleção Zoológica da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (ZUF RJ); Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus de Corumbá, Corumbá, Brasil (CEUCH); Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (MCN); Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil (MCN-R); Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil (MCP); Museu de História Natural de Capão da Imbuía, Curitiba, Brasil (MHNCI); Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil (MNRJ); Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil (MPEG); Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Brasil (MZUESC); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZUSP); Museum Für Naturkunde, Berlin, Germany (ZMB); Zoologisches Museum, Berlin, Germany (ZSM).

*Leposternon cerradensis* (N=6).



## **Aviso**

As páginas 151–156 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

## Tabelas

Tabela 1. Descrição das siglas dos dados de contagem (caracteres merísticos) e medidas (em milímetros) utilizadas no presente estudo.

Siglas	Caracteres
AACB	Altura anterior da cabeça, medida no rostronasal na altura das narinas.
AADO	Número de meios-ânéis ântero-peitorais dorsais.
AASL2	Altura anterior do segundo escudo supralabial, medido na porção anterior do escudo usando como referência a sutura deste com o pré-rostral.
ACA	Número de anéis caudais.
ADO	Número de meios anéis pós-peitorais dorsais.
ADO/AVE	Razão do número de meios anéis pós-peitorais dorsais e meios anéis pós-peitorais ventrais.
ADO/V	Razão do número de meios anéis pós-peitorais dorsais pelo número de vértebras pré-cloacais.
ADO-AVE	Subtração do número de meios anéis pós-peitorais dorsais e meio-anéis pós-peitorais ventrais.
AEO	Altura do escudo ocular, medida no meio do escudo
ALD	Anel lateral dorsal. Anéis que ocupam o espaço entre o último meio anel dorsal e o primeiro anel caudal.
ALV	Anel lateral ventral. Anéis que ocupam o espaço na lateral da cloaca entre o último meio anel ventral e o primeiro anel caudal.
APCB	Altura posterior da cabeça, medida na porção posterior da última supralabial.
APeit	Altura do corpo na região peitoral.
APSL2	Altura posterior do segundo escudo supralabial, medido na porção posterior do escudo usando como referência a sutura deste com o escudo ocular.
ARN	Altura do escudo rostronasal, medido na vertical na porção anterior do escudo.
ASL3	Altura do terceiro escudo supralabial medido no meio do escudo.
AVE	Número de meios anéis pós-peitorais ventrais.
CABC	Comprimento da abertura bucal, medido em sentido ântero-posterior do meio do metal a borda da última infralabial.
CCA	Comprimento da cauda, medido na porção ventral da cauda da porção posterior a cloaca até a ponta da cauda.
CCB	Comprimento da cabeça, medido no dorso da cabeça da borda anterior do rostronasal a borda posterior dos occipitais da primeira fileira
CEO	Comprimento do escudo ocular medido no meio do escudo em sentido ântero-posterior.
CF	Comprimento do frontal.
CFO	Comprimento do focinho, medido na lateral da cabeça da borda anterior do escudo ocular a borda anterior do rostronasal

...continua

## **Aviso**

As páginas 158–175 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

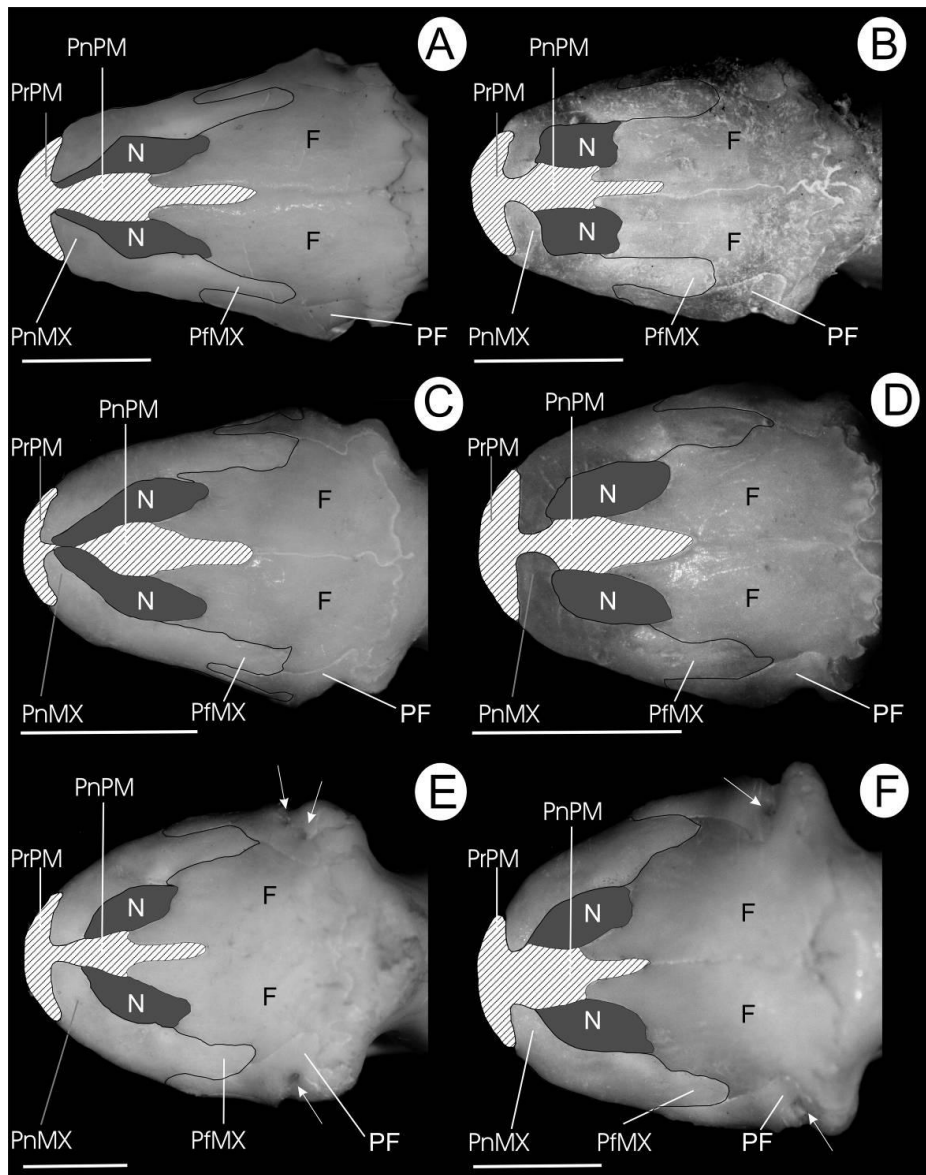


Figura 2. Vista dorsal do crânio na porção facial de cinco morfos de *Leposternon infraorbitale*. (A) morfo Bahia (ZUFRJ 1331), (B) morfo Goiás/Minas Gerais (MZUSP 99233), (C) morfo Chapada (UFMT 2466), (D) morfo Tapirapés (MZUSP 13752) e (E e F) morfo Mato Grosso/Rondônia (UFMT 3960 e MHNCI 7341, respectivamente). Em destaque estão os ossos nasais (cinza escuro) e o pré-maxilar (achurado). As setas brancas indicam pequenos forames observados na porção látero-posterior dos pré-frontais. Abreviações: frontal – F, nasal – N, pré-frontal – PF, processo frontal da maxila – PfMX, processo nasal da maxila – PnMX, processo nasal do pré-maxilar – PnPM e processo rostral do pré-maxilar – PrPM. Escala = 5mm.

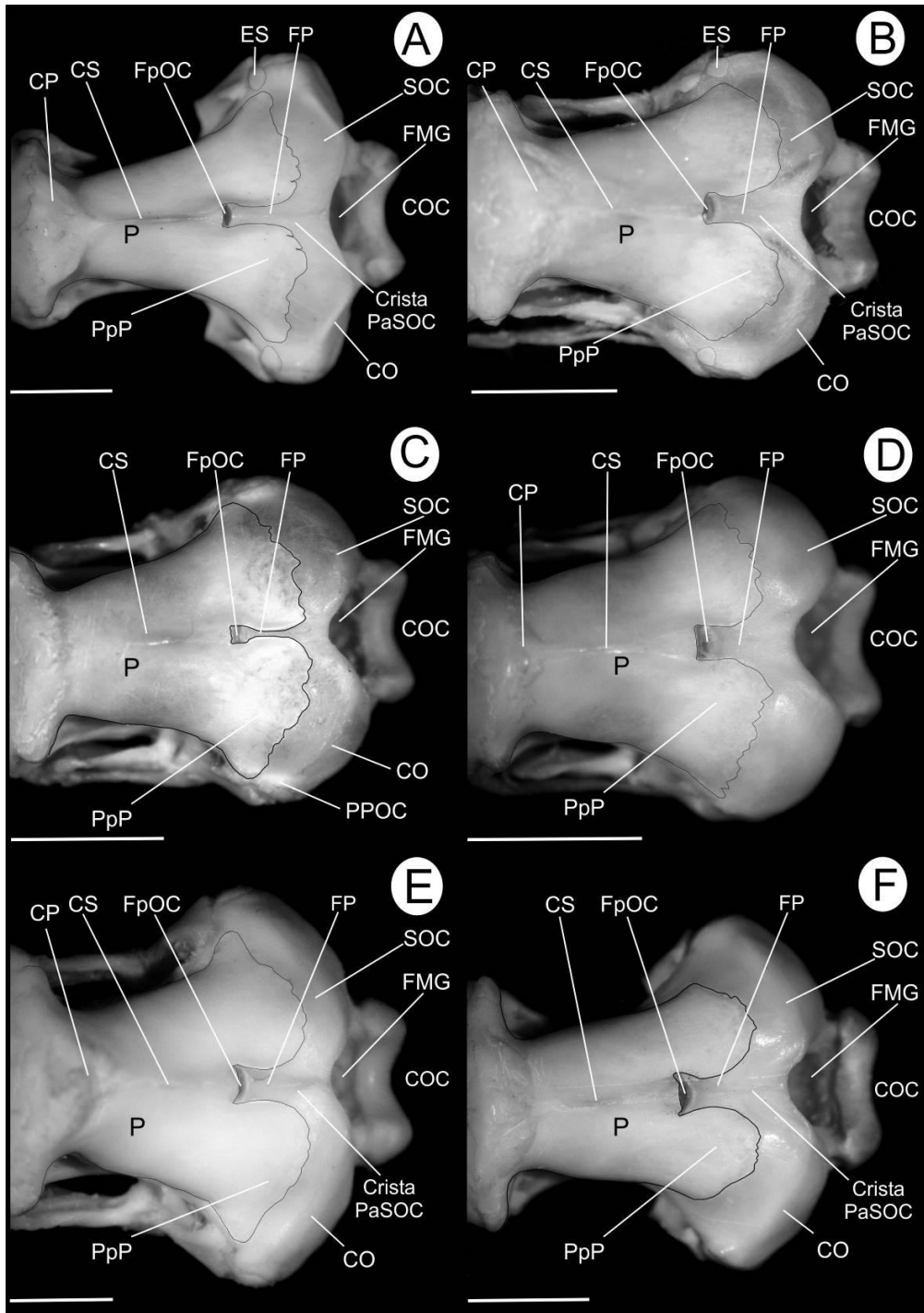


Figura 3. Vista dorsal do crânio na porção posterior de cinco morfos de *Leposternon infraorbitale*. (A) morfo Bahia (ZUF RJ 1331), (B) morfo Goiás/Minas Gerais (MZUSP 99233), (C) morfo Chapada (UFMT 2466), (D) morfo Tapirapés (MZUSP 13752) e (E e F) morfo Mato Grosso/Rondônia (UFMT 3960 e MHNCI 7341, respectivamente). Abreviações: côndilo occipital – COC, crista occipital – CO, crista parietal – CP, crista sagital – CS, esquamosal – ES, fenda parietal – FP, fenda pré-occipital – FpOC, forame magno – FMG, processo ascendente do supraoccipital – PaSOC, processo posterior do parietal – PpP e supraoccipital – SOC. Escala = 5mm.



Figura 4. Espécime adulto de *Leposternon infraorbitale* procedente do Estado da Bahia, Brasil.

## **Aviso**

A página 179 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

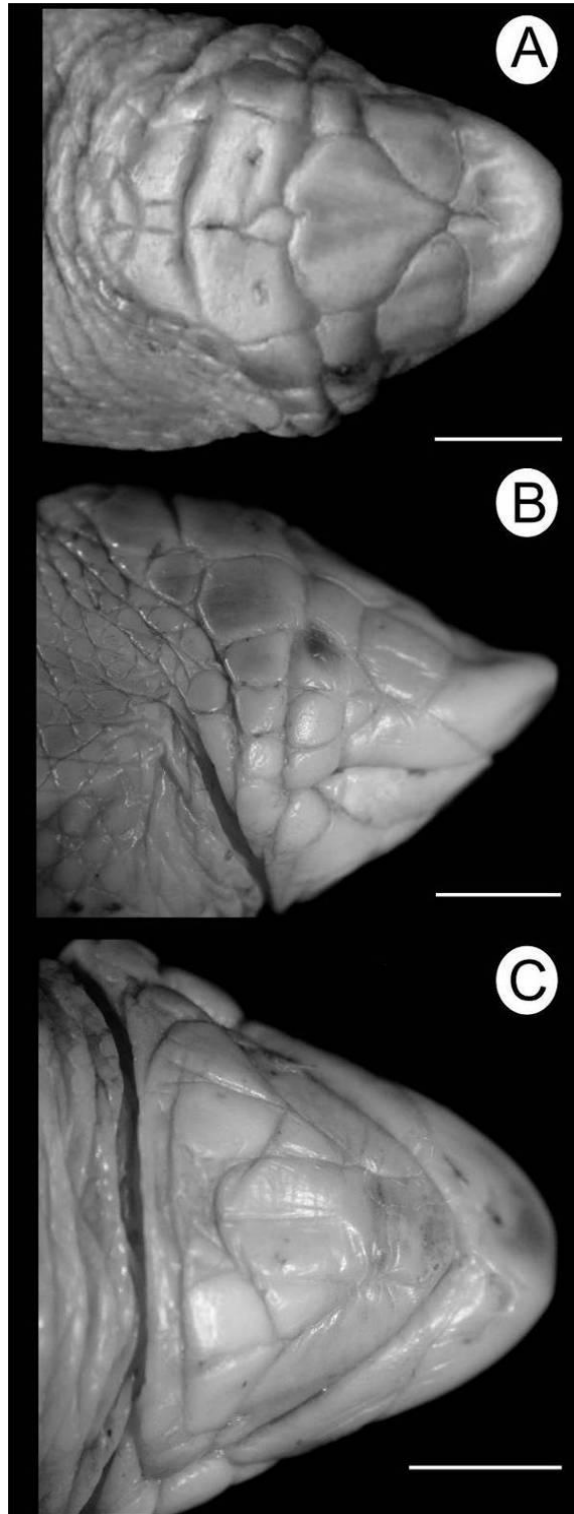


Figura 6. *Leposternon* sp. nov. Acre (holótipo, MZUSP 6387). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5 mm.



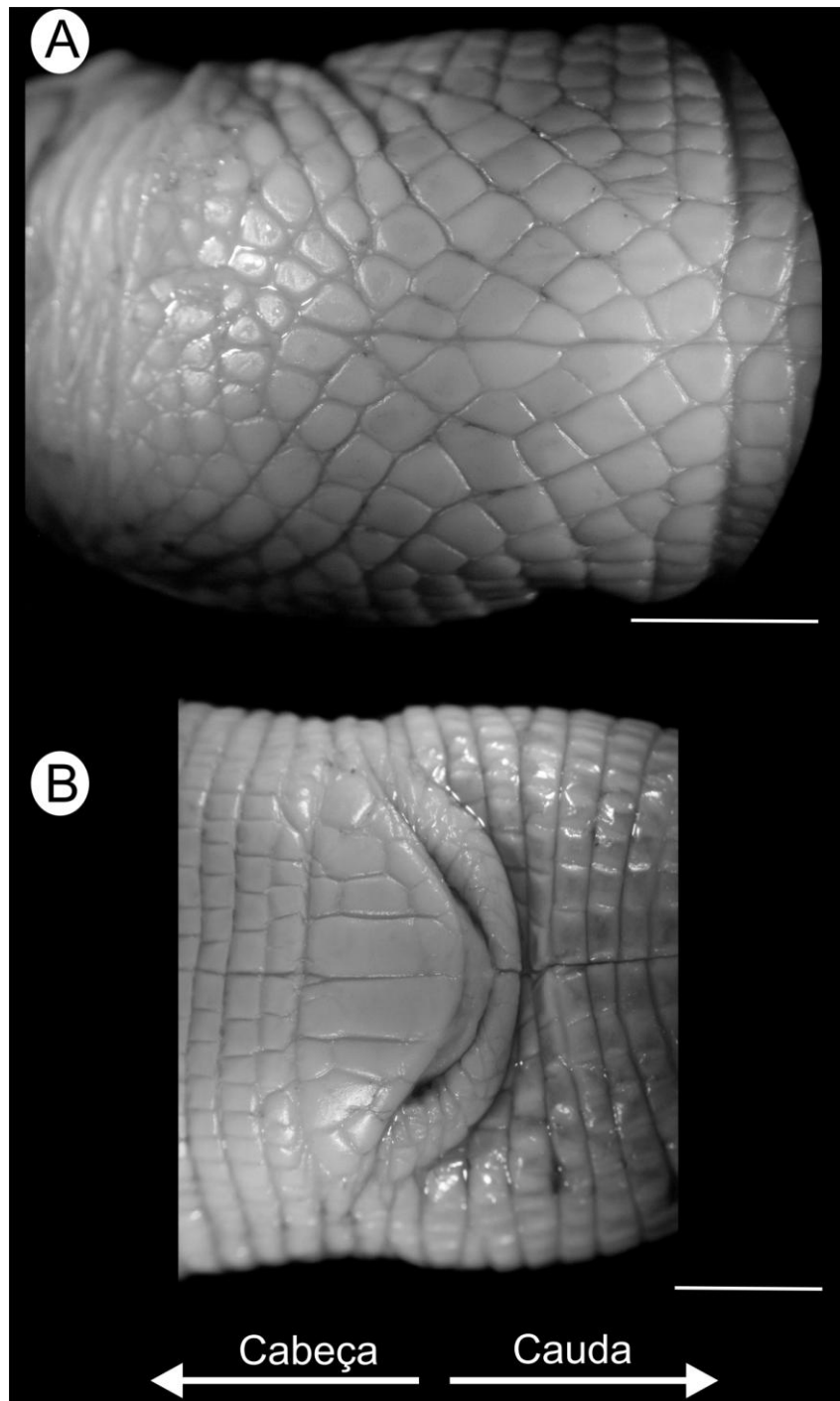


Figura 7. *Leposternon* sp. nov. Acre (holótipo, MZUSP 6387). Regiões (A) peitoral e (B) cloacal. Escala = 5 mm.



Figura 8. *Leposternon* sp. nov. Acre (holótipo, MZUSP 6387) em vista (A) dorsal e (B) ventral. Escala = 10 mm.

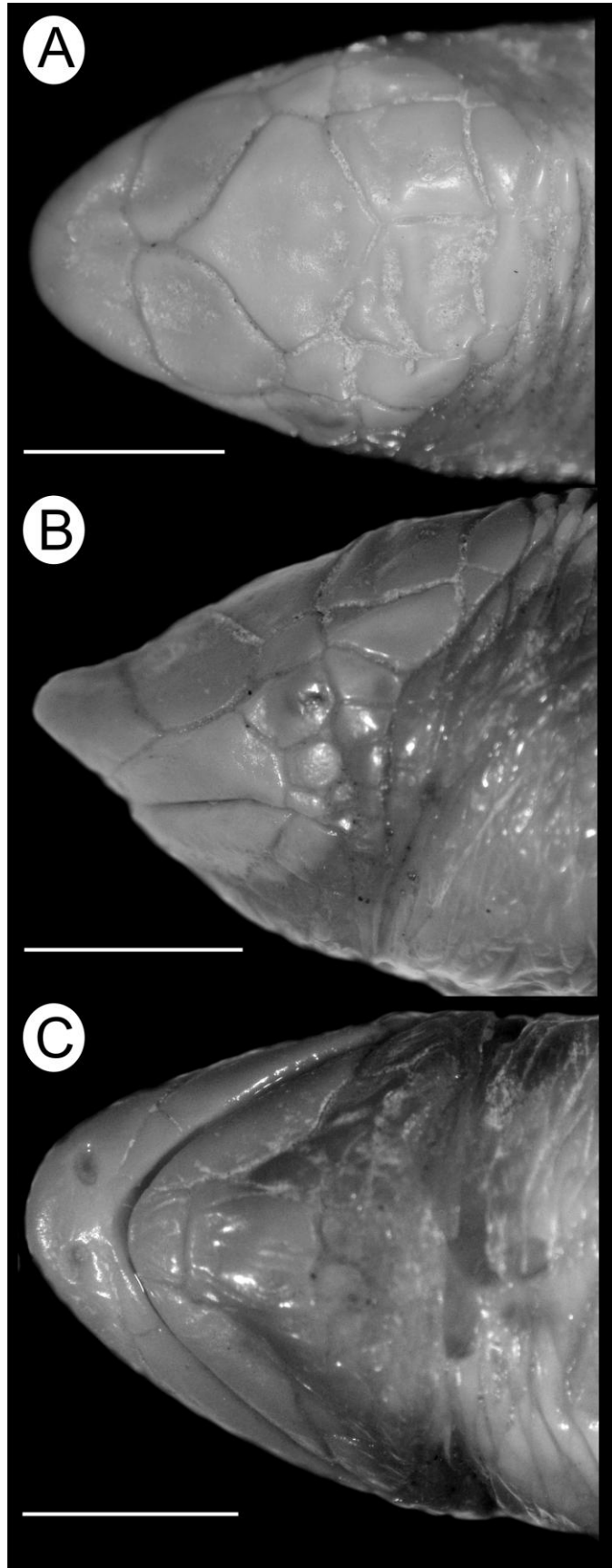


Figura 9. *Leposternon* sp. nov. Aragarças (holótipo, MPEG 1185). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5 mm.

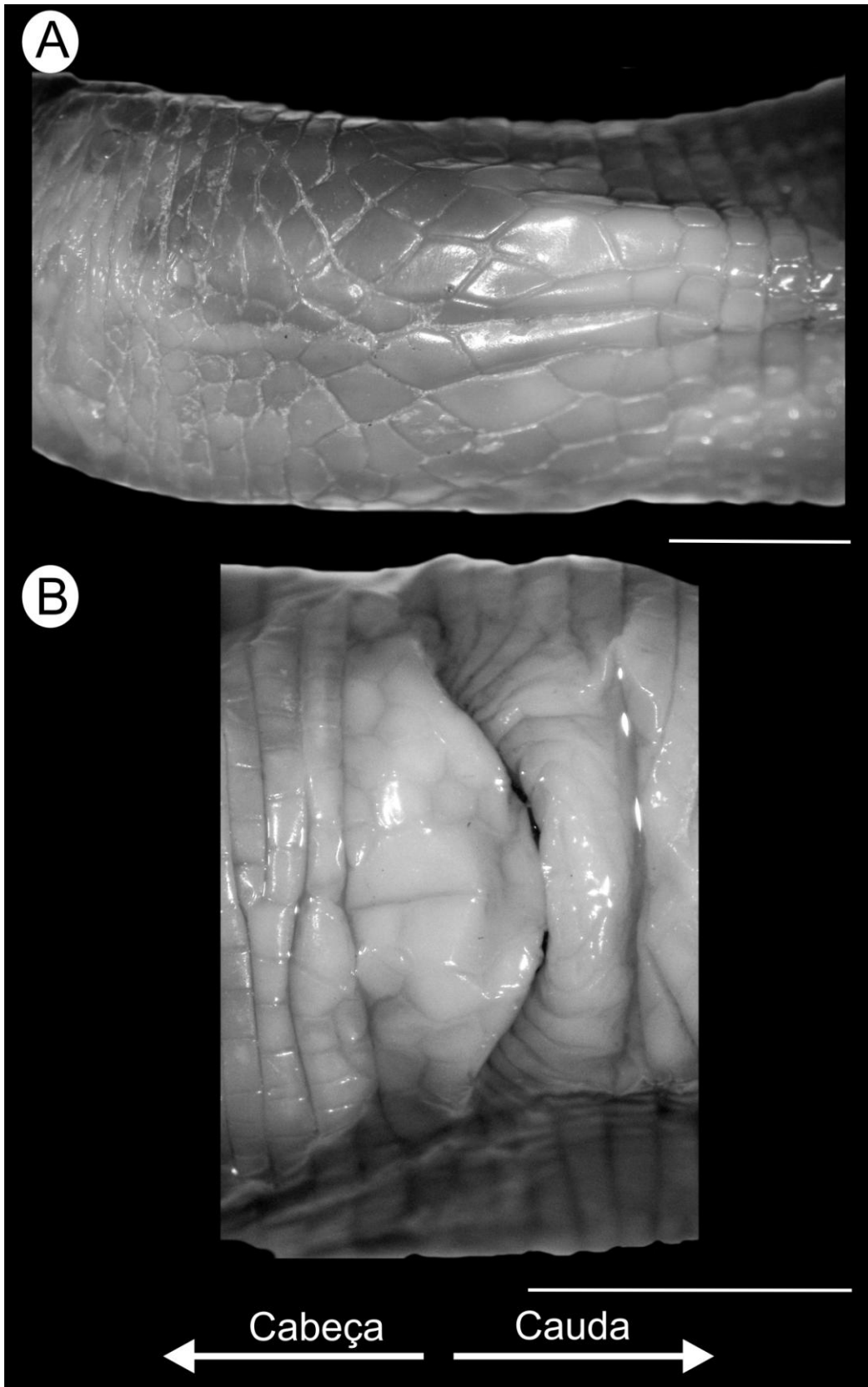


Figura 10. *Leposternon* sp. nov. Aragarças (holótipo, MPEG 1185). Regiões (A) peitoral e (B) cloacal. Escala = 5 mm.

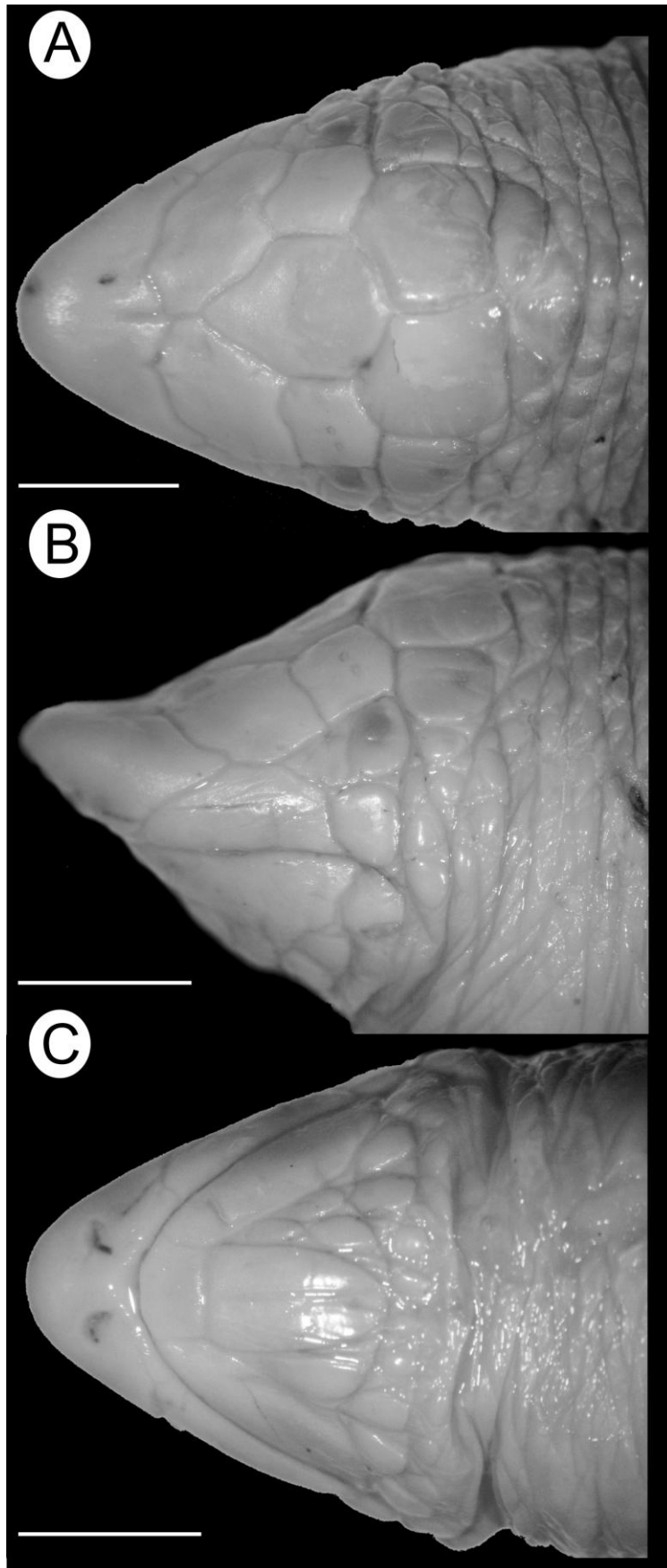


Figura 11. *Leposternon* sp. nov. Chapada (holótipo, UFMT 370). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5 mm.

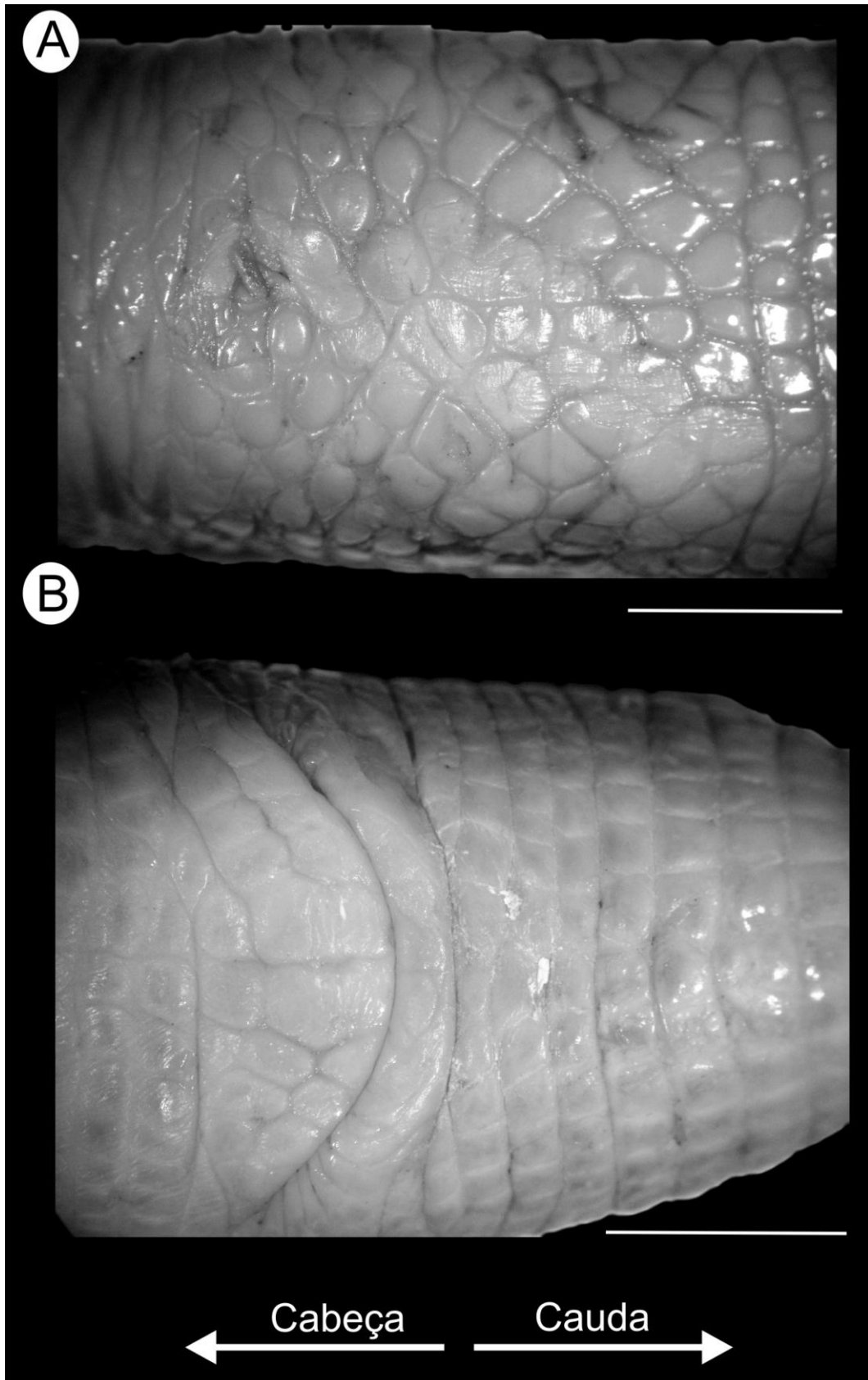


Figura 12. *Leposternon* sp. nov. Chapada (holótipo, UFMT 370). Regiões (A) peitoral e (B) cloacal. Escala = 5 mm.

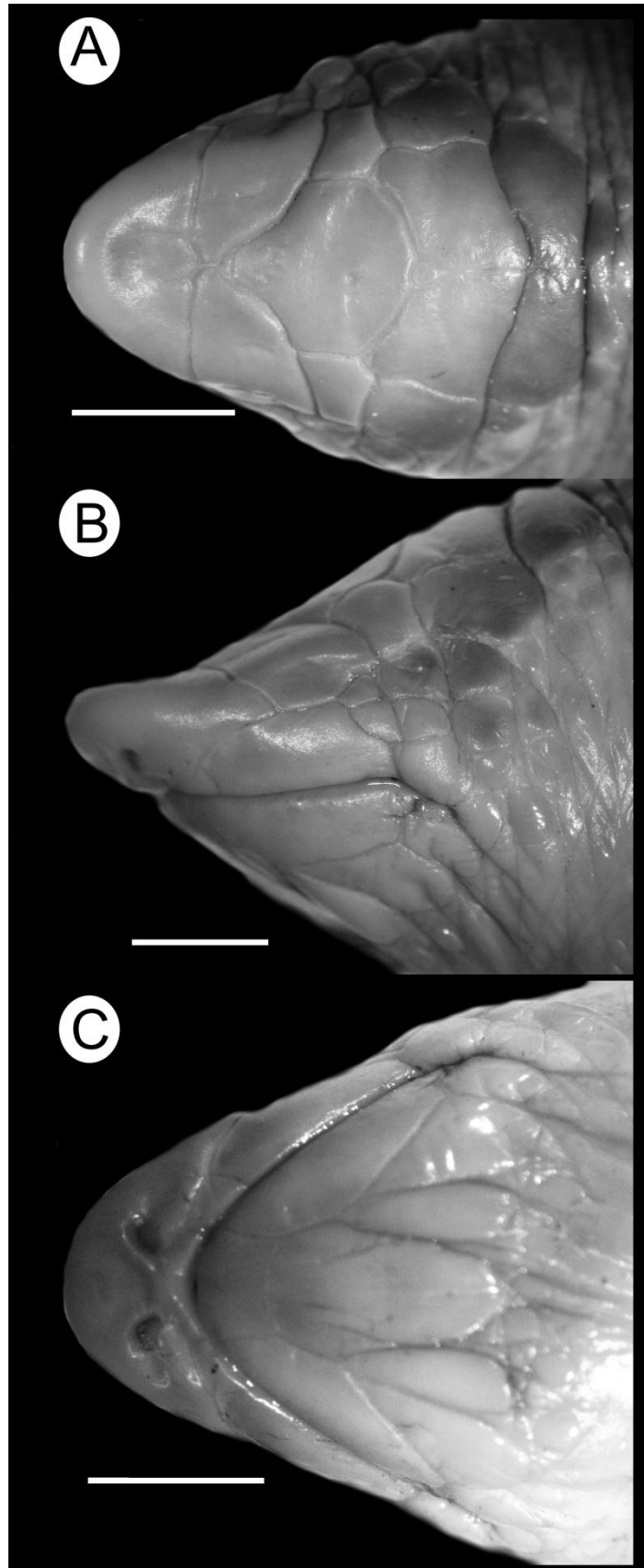


Figura 13. *Leposternon* sp. nov. GO/MG (holótipo, MZUSP 99234). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5mm.



Figura 14. Espécime adulto de *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais procedente do município de Aporé, sudoeste do Estado de Goiás, Brasil (Foto de Wilian Vaz-Silva).



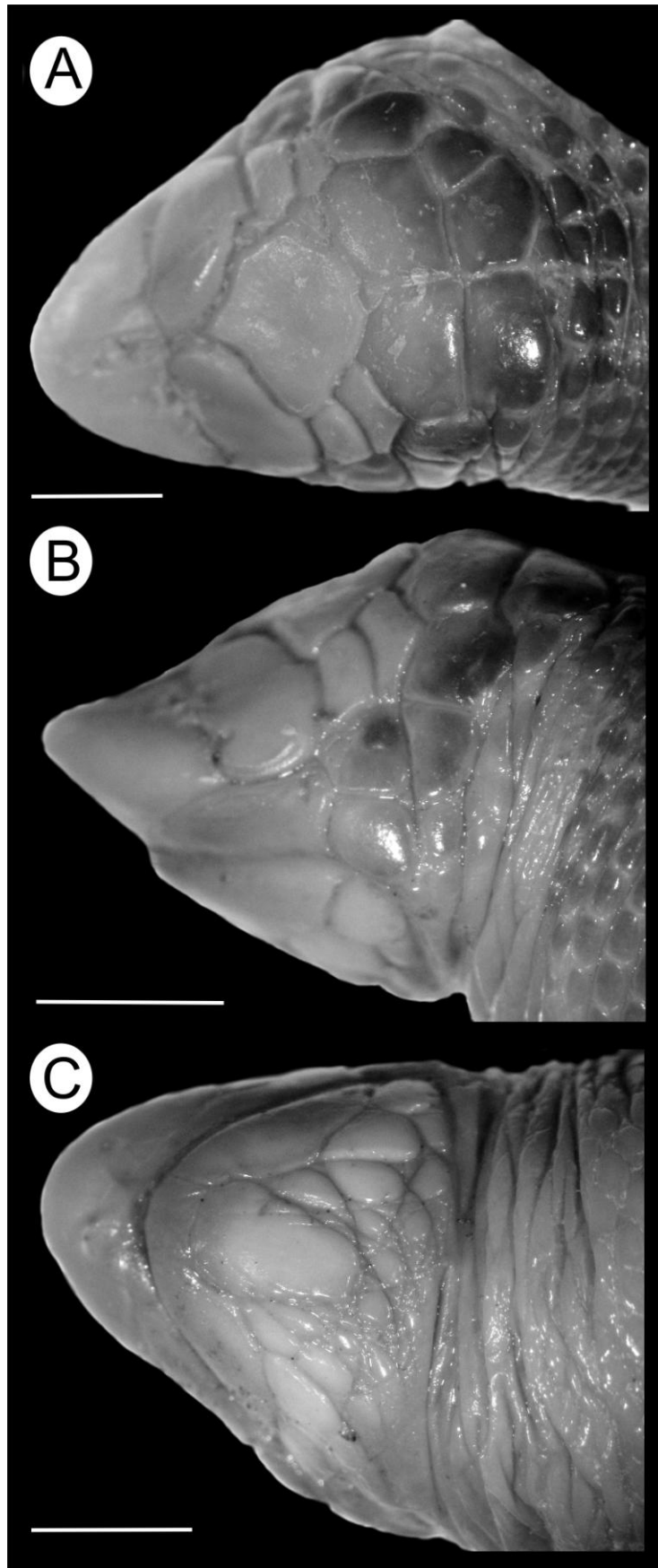


Figura 15. *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia (parátipo, UFMT 3632). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5 mm.

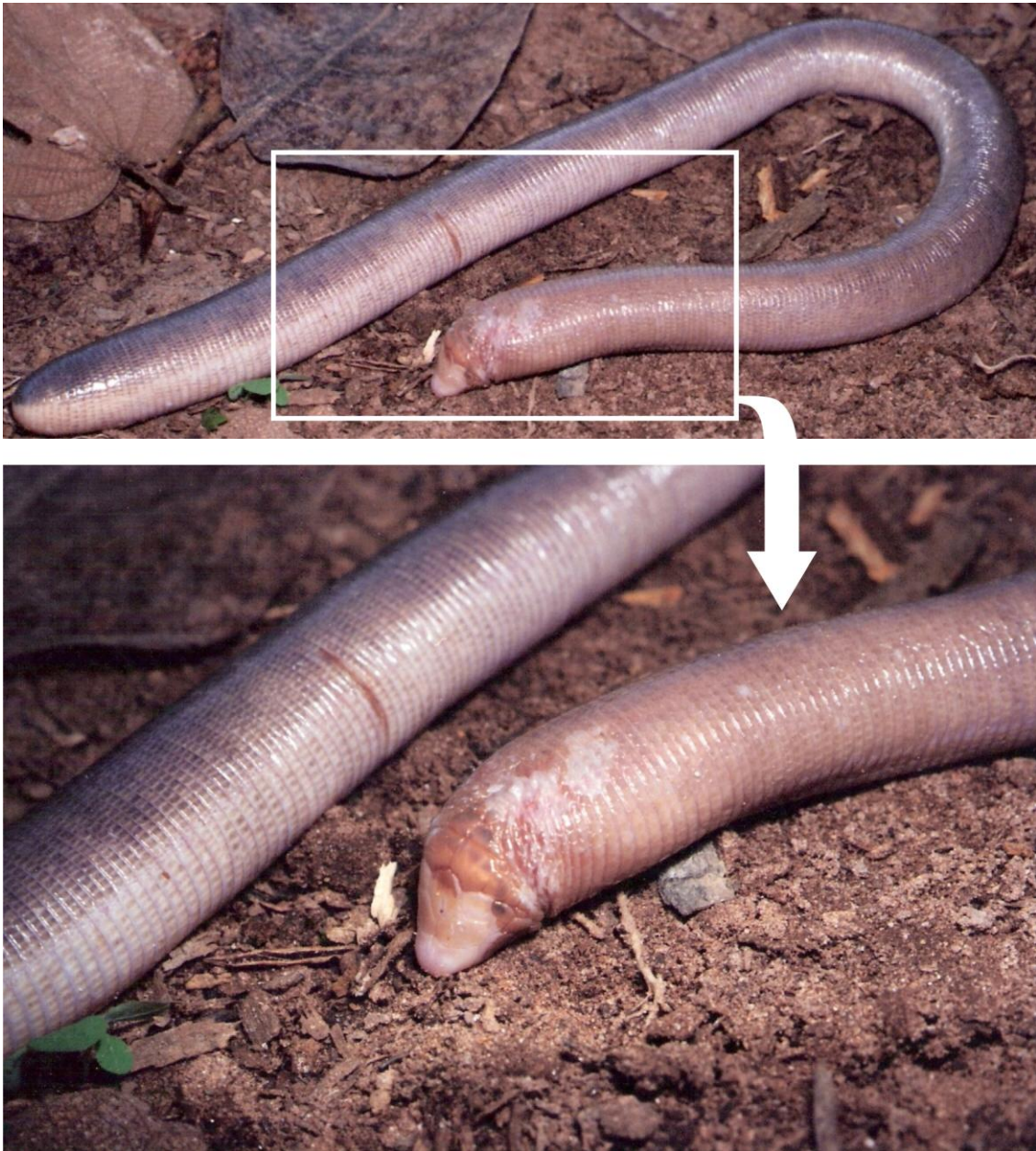


Figura 16. Espécime adulto de *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia procedente do município Vale de São Domingos, Estado do Mato Grosso, Brasil (Foto de Christine Strüssmann).

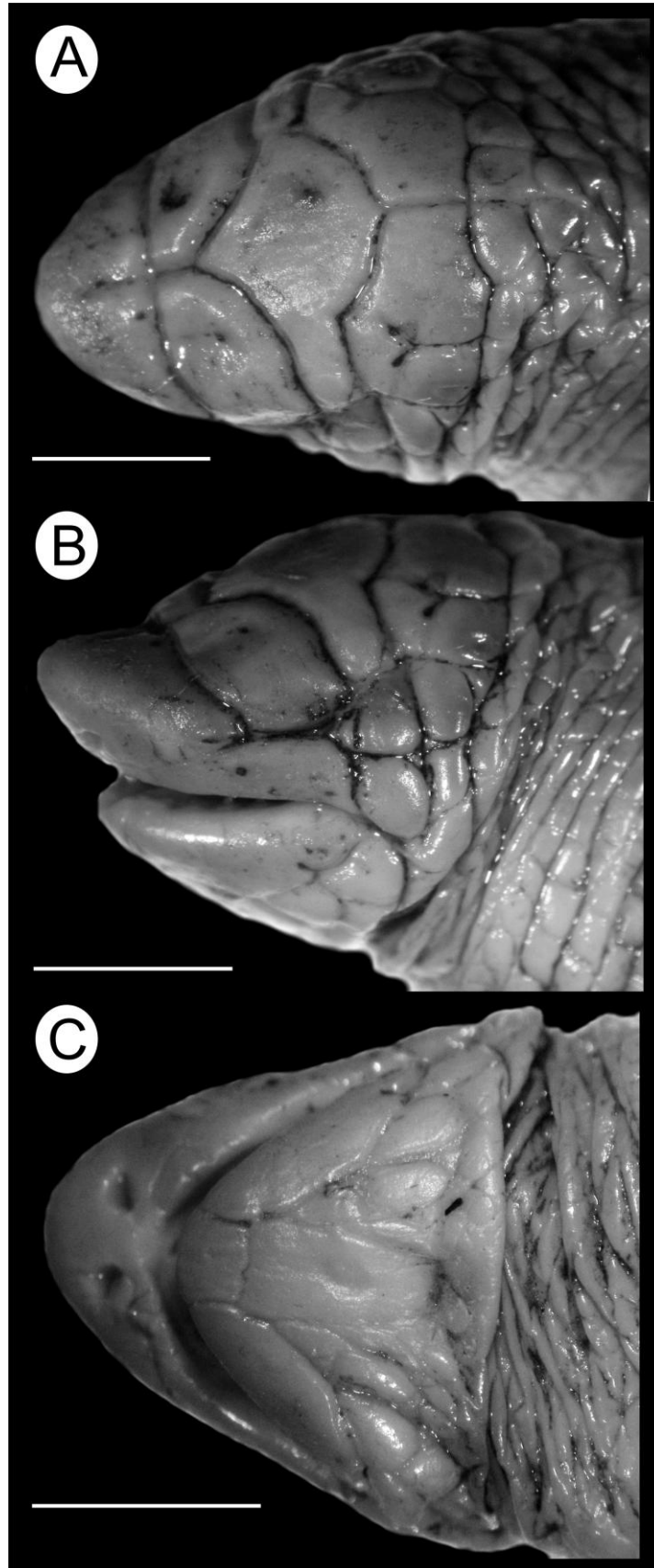


Figura 17. *Leposternon* sp. nov. Tapirapés (holótipo, MZUSP 12331). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5 mm.

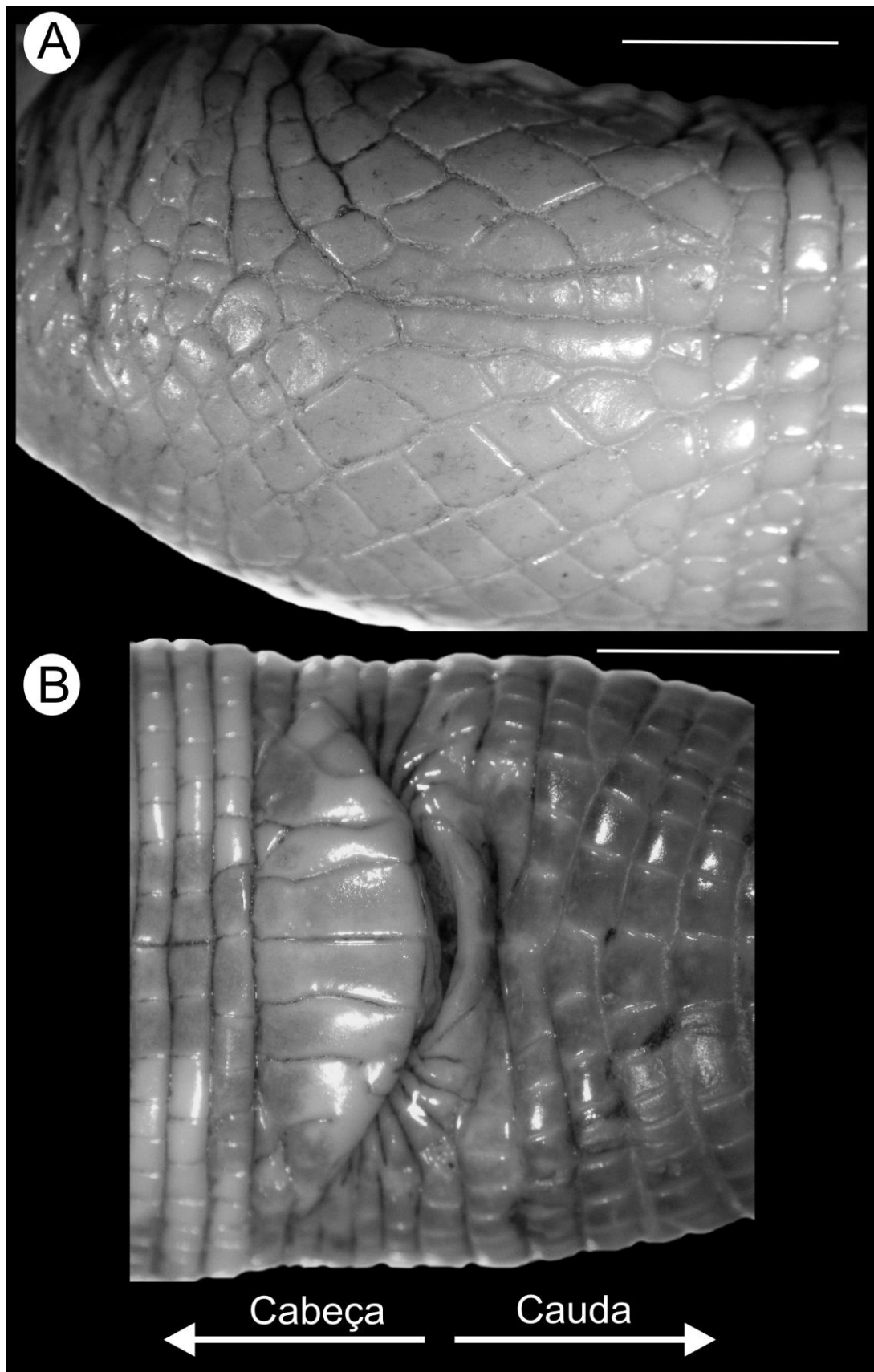


Figura 18. *Leposternon* sp. nov. Tapirapés (holótipo, MZUSP 12331). Regiões (A) peitoral e (B) cloacal. Escala = 5 mm.

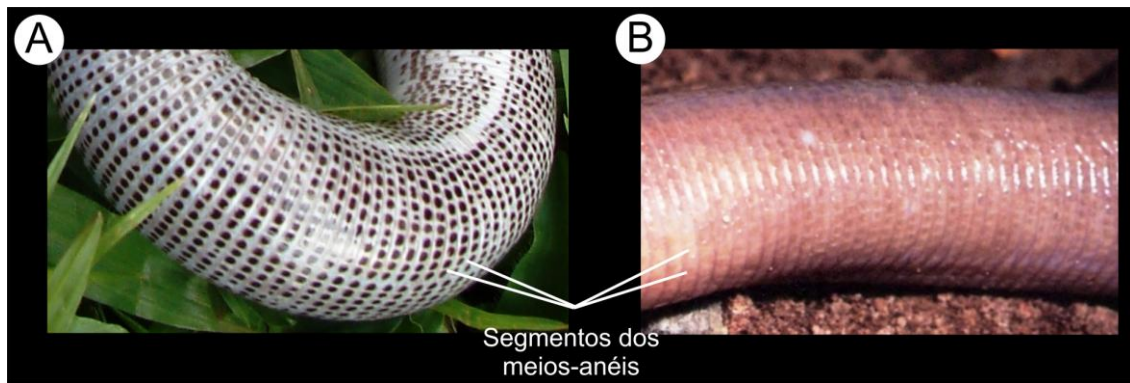


Figura 19. (A) Porção dorsal de espécime jovem de *Leposternon infraorbitale*, mostrando os segmentos dos anéis com a porção mediana de coloração escura e as bordas brancas; (B) coloração de *Leposternon sp. nov.* Mato Grosso/Rondônia, mostrando a coloração marrom disposta uniformemente sem distinção dos segmentos nos anéis.

## **Capítulo 4**

### **Análise filogenética do gênero *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) baseada em evidências morfológicas**

(Formatado para ser submetido ao Zootaxa.)

Nome dos autores: Síría Ribeiro<sup>1,4</sup>, Alfredo P. Santos-Jr<sup>2</sup>, Hussam Zaher<sup>3</sup> & Taran Grant<sup>1</sup>

Endereço:

<sup>1</sup>Laboratório de Sistemática de Vertebrados, Faculdade de Biociências, Setor de Herpetologia, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga 6681, 90619-900, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>2</sup>Universidade Federal do Oeste do Pará, Campus I, Rua Vera Paz s/n, CEP 68035-110, Santarém, PA, Brasil.

<sup>3</sup>Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Av. Nazaré 481, 04263-000, São Paulo, SP, Brasil.

<sup>4</sup>Autor para correspondência: siherp@hotmail.com.

Número de Figuras: 97

Número de tabelas: 6

Número de referência citadas: 166

Título: Análise filogenética do gênero *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) baseada em evidências morfológicas

Título resumido: Filogenia do gênero *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia)

## Índice

Abstract.....	198
Resumo .....	200
Introdução.....	202
Material e métodos .....	207
Dados morfológicos.....	207
Distribuição geográfica.....	208
Delimitação de espécie.....	208
Taxonomia utilizada e delimitação dos táxons terminais.....	208
Taxonomia.....	210
<i>Leposternon microcephalum</i> Wagler, 1824.....	210
<i>Leposternon boulengeri</i> (Boettger, 1885) revalidada, nova combinação.....	218
<i>Leposternon latifrontale</i> (Boulenger, 1894) revalidada, nova combinação .....	226
<i>Leposternon phocaena</i> (Duméril & Bibron, 1839) revalidada, nova combinação.....	234
<i>Leposternon</i> sp. nov. ARG .....	241
<i>Leposternon</i> sp. nov. MG2 .....	253
<i>Leposternon</i> sp. nov. Pará.....	264
<i>Leposternon</i> sp. nov. SP2 .....	277
Análise filogenética .....	287
Caracteres.....	289
Resultados e discussão.....	347
Monofilia e relacionamento das espécies de <i>Leposternon</i> .....	350
Análise exploratória do agrupamento de <i>Leposternon</i> .....	355
Considerações finais sobre o relacionamento das espécies de <i>Leposternon</i> . .....	360
Evolução de caracteres .....	360



Padrões geográficos .....	367
Considerações biogeográficas .....	371
Considerações biogeográficas para Amphisbaenia .....	375
Considerações finais .....	378
Agradecimentos .....	379
Referências .....	379
Apêndice I.....	398
Apêndice II .....	407
Apêndice III.....	410
Apêndice IV.....	413
Tabelas .....	417
Figuras .....	427

## Abstract

In this paper, a phylogenetic analyse of the *Leposternon* is presented based on morphological characters. In the “Taxonomy” section *Leposternon microcephalum* is diagnosed; *Leposternon boulengeri*, *L. latifrontale* and *L. phocaena* are revalidated; and are described *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. Pará and *Leposternon* sp. nov. SP2. The phylogenetic relationship for species of *Leposternon* is based on 30 characters of external anatomy and coloration, 121 of cranial anatomy, and three of postcranial skeleton. One hundred and fifty four characters and 50 terminal taxa were submitted to the analysis of maximal parsimony. The purpose of this analysis was (1) to test the monophyly of *Leposternon*, (2) to test the monophyly of the species with 3/3 supralabials and 2/2 infralabials shields (*L. infraorbitale*, *Leposternon* sp. nov. AC, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia, *Leposternon* sp. nov. Pará and *Leposternon* sp. nov. Tapirapés); (3) to test the monophyly of pored species (*L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. polystegum*, *Leposternon* sp. nov. MG2 and *Leposternon* sp. nov. PNGSV); (4) to test the monophyly of species previously identified as *L. microcephalum* (*L. boulengeri*, *L. latifrontale*, *L. phocaena*, and *Leposternon* sp. nov. SP2); and (5) to test the evolution of probable synapomorphies of the *Leposternon* (e.g. cranial osteology, precloacal pores and melanin pigmentation). The analysis resulted in 141 equally most parsimonious trees with length of the 869 steps, consistency index of 32, retention index of 64 and 21 collapsed nodes. In the strict consensus three is observed just clades for 10 of the 22 species of *Leposternon*. The result of the analysis showed that *Leposternon* is a monophyletic group defined by 16 synapomorphies, being four exclusive of the genus: (1) gular portion without segmental cover, (2) nasal shield absent, (3) nostrils open in

rostronasal shield, and (4) rostral process of premaxilla T-shaped. The relationship of the species with 3/3 supralabials and 2/2 infralabials shields was not accessed because these species do not present resolution of the strict consensus of most parsimonious tree. The pored species are monophyletic, but in this clade are enclosed two not-pored species (*L. octostegum* e *L. scutigerum*). The species previously identified as *L. microcephalum* are not monophyletic and just the clade of *L. microcephalum* and *L. phocaena* is composed. Analysis of character evolution revealed multiple synapomorphies in the characters of cranial anatomy of the *Leposternon* species, mainly in the format of some bones (e.g. nasal, jaw and parietal), presence of processes and tooth number. The variations in these characters are structuring the clades observed in the analysis. The precloacal pores appeared only one time in one clade of *Leposternon*. The absence of the melanic coloration is common to the clade of pored *Leposternon* species, but it varies independently in the too many species. Additionally, we conducted an exploratory analysis to determine the effect of species without characters of the cranial anatomy in the analysis of the entire data (with all species). In this analysis, four species of *Leposternon* and two of *Anops* were removed. The exploratory analysis resulted in 225 equally most parsimonious trees with length of the 857 steps, consistency index of 32, retention index of 63 and 15 collapsed nodes. The meeting of four clades for the species of *Leposternon* (versus two in the first analysis) and the collapse of the pored clade can be evidences that species without cranial data are influencing in the resolution of some clades.

**Key words:** Amphisbaenian, phylogeny, taxonomy, morphology, *Leposternon*.

## Resumo

Neste estudo uma análise filogenética de *Leposternon* é apresentada com base em caracteres morfológicos. Na seção de “Taxonomia” *Leposternon microcephalum* é diagnosticada; *Leposternon boulengeri*, *L. latifrontale* e *L. phocaena* são revalidadas; e *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. Pará e *Leposternon* sp. nov. SP2 são descritas. O relacionamento filogenético para as espécies de *Leposternon* é baseado em 30 caracteres da anatomia externa e coloração, 121 da anatomia craniana e três do esqueleto pós-craniano. Cento e cinquenta e quatro caracteres e 50 táxons foram submetidos na análise de máxima parcimônia. A proposta desta análise foi (1) testar a monofilia de *Leposternon*, (2) testar a monofilia das espécies que apresentam 3/3 supralabiais e 2/2 supralábias (*L. infraorbitale*, *Leposternon* sp. nov. Acre, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia, *Leposternon* sp. nov. Pará e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés); (3) testar a monofilia das espécies com poros de *Leposternon* (*L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. polystegum*, *Leposternon* sp. nov. MG2 and *Leposternon* sp. nov. PNGSV); 4) testar a monofilia das espécies de *Leposternon* previamente identificadas como *L. microcephalum* (*L. boulengeri*, *L. latifrontale*, *L. phocaena* and *Leposternon* sp. nov. SP2); e 5) analisar a evolução de possíveis sinapormofias de *Leposternon* (e.g. osteologia craniana, poros pré-cloacais e pigmentação melânica). A análise resultou em 141 árvores igualmente parcimoniosas com comprimento de 869 passos, índice de consistência de 32, índice de retenção de 64 e 21 nós colapsados. Na árvore de consenso estrito é observado apenas clados para 10 das 22 espécies de *Leposternon*. O resultado da análise mostrou que *Leposternon* é um grupo monofilético estruturado por 16 sinapomorfias, sendo quatro exclusivas do gênero: (1) porção gular não segmentada, (2)

escudo nasal ausente; (3) narinas abertas no escudo rostronasal e (4) processo rostral do pré-maxilar em formato de “T”. O relacionamento das species com 3/3 escudos supralabiais e 2/2 escudos infralabiais não foi acessado, pois essas espécies não apresentaram resolução na árvore de consenso estrito das árvores mais parcimoniosas. As espécies poradas são monofiléticas, mas neste clado estão incluídas duas espécies não poradas (*L. octostegum* e *L. scutigerum*). As espécies previamente identificadas como *L. microcephalum* não são monofiléticas e apenas o clado de *L. microcephalum* e *L. phocaena* é estruturado. A análise da evolução dos caracteres revelou múltiplas sinapomorfias nos caracteres da anatomia craniana das espécies de *Leposternon*, principalmente no formato de alguns ossos (e.g. nasal, mandíbula e parietal), presença de processos e número de dentes. As variações desses caracteres estão estruturando os clados observados na análise. Os poros pré-cloacais surgiram apenas uma vez no clado de *Leposternon*. A ausência da coloração melânica é comum para o clado das espécies poradas de *Leposternon*, mas este carácter varia independentemente em muitas espécies. Adicionalmente, nós conduzimos uma análise exploratória para determinar o efeito das espécies sem caracteres da anatomia craniana na análise dos dados completos (com todas as espécies). Nesta análise, quatro espécies de *Leposternon* e duas de *Anops* foram removidas. A análise exploratória resultou em 225 árvores igualmente parcimoniosas com comprimento de 857 passos, índice de consistência de 32, índice de retenção de 63 e 15 nós colapsados. O encontro de quatro clados para as espécies de *Leposternon* (versos duas na primeira análise) e a colapso do clado das espécies poradas podem ser evidências que as espécies sem dados cranianos estão influenciando na resolução de alguns clados.

**Palavras-chave:** Anfisbênios, filogenia, taxonomia, morfologia, *Leposternon*.

## **Introdução**

Amphisbaenia é um grupo monofilético de Squamata que apresenta um relacionamento incerto dos táxons que o compõe (Gans 1990) e que nos últimos anos vem sendo alvo de vários estudos filogenéticos (Kearney 2003; Kearney & Stuart 2004; Vidal *et al.* 2008; Mott & Vieites 2009). Com base nos trabalhos mais recentes, esse grupo é diagnosticado pela seguinte combinação de caracteres: 1) escamas arranjadas em anéis; 2) dente pré-maxilar medial aumentado; 3) placa orbitoesfenóide única; 4) contato dos ossos palatino e ectopterigóide fechando a fenestra suborbital; 5) sistema único extracolumelar; 6) ausência do osso epipterigóide; 7) maxila não bordeada pelo palatino; 8) contato dos ossos pré-frontal e pós-frontal com pós-orbitofrontal; 9) ausência de contato dos ossos frontais e palatino; 10) bordas frontais do osso parietal presente dorsalmente; 11) largo contato dos ossos palatino e vomer; 12) vácuo interpterigóide rebaixado; 13) quadrado duplamente articulado (estreptostilico); 14) presença da epífise esfenoccipital (= elemento X de Kearney 2003); 15) escamas corporais ciclóides; e 16) escamas corporais não quilhadas (1–6 de Kearney 2003; 7–16 de Conrad 2008).

Atualmente, Amphisbaenia é composta por aproximadamente 190 espécies distribuídas em seis famílias: Amphisbaenidae, Bipedidae, Blanidae, Cadeidae, Rhineuridae e Trogonophidae (Kearney 2003; Kearney & Stuart 2004; Vidal *et al.* 2008). As espécies do grupo distribuem-se pelas regiões Etiópica, Neártica, Neotropical e Paleártica, com maior concentração na América do Sul e na África (Figura 1).

O relacionamento de Amphisbaenia com os demais Squamata ainda é um assunto em discussão. Até recentemente os estudos filogenéticos de Squamata apresentavam Amphisbaenia em um posicionamento incerto com Serpentes e/ou Lacertilia (ver exemplos em Rage 1982; Estes *et al.* 1988; Greer 1985; Pough *et al.*

2003; Pianka & Vitt 2003). Kearney (2003) com base em caracteres fenotípicos apresentou uma das propostas filogenéticas mais completas para Amphisbaenia, utilizando em suas análises representantes de vários grupos de Squamata. Naquele estudo Amphisbaenia foi apresentada como um grupo monofilético definido com base em seis sinapomorfias (citadas acima), tendo como grupo irmão os lagartos da família Dibamidae.

Towsend *et al.* (2004), baseados em caracteres moleculares, corroboraram o monofiletismo de Amphisbaenia estando o grupo estreitamente relacionado com representantes das famílias Lacertidae, Teiidae e Gymnophthalmidae, discordando da proposta morfológica de Kearney (2003). As discordância entre estudos filogenéticos em relação ao agrupamento de Amphisbaenia com os demais Squamatas vem sendo mantidas em estudos subsequentes (*e.g.* Kearney & Stuart 2004; Vidal & Hedges 2005).

Apesar do relativo progresso no conhecimento dos aspectos evolutivos de Amphisbaenia, estudos filogenéticos em nível genérico ainda são necessários para compreender a evolução do grupo. Divergências entre recentes propostas de relacionamento em relação ao posicionamento de alguns gêneros de anfisbênios é outro tópico do estudo de anfisbênios que merece atenção. Os grupos taxonômicos dos anfisbênios, principalmente gêneros, são definidos com base em características morfológicas. No entanto, estudos mais antigos e atuais (Gans 1974; Kearney & Stuart 2004; Mott & Vieites 2009) vem abordando a possibilidade de que os caracteres morfológicos que definem os grupos representem convergências adaptativas. Kearney (2003) alocou os gêneros *Aulura* Barbour, 1914; *Dalophia* Gray, 1865; *Leposternon* Wagler, 1824; e *Monopeltis* Smith, 1848 em um grupo monofilético denominado de Rhineuroidea, apresentando como sinapomorfias do grupo caracteres cranianos e escamação corporal. Posteriormente, com base em caracteres moleculares, Kearney &

Stuart (2004) apresentaram uma nova proposta de agrupamento para os gêneros e famílias de Amphisbaenia, reagrupando alguns dos gêneros que apresentam a cabeça em “forma de pá” (*Aulura*, *Leposternon* e *Monopeltis*) em Amphisbaenidae. Segundo Kearney (2003), um dos principais problemas encontrados nos estudo filogenéticos de Amphisbaenia é à escassez de informações em nível específico e genérico. Com o intuito de contribuir com informações taxonômicas e filogenéticas de Amphisbaenia apresentamos no presente estudo uma análise filogenética para as espécies do gênero Sul-americano *Leposternon*.

O gênero *Leposternon* foi descrito por Wagler (1824) a partir da descrição de *Leposternon microcephalus*, com base em um espécime proveniente do Rio de Janeiro, Brasil (holótipo ZSM 3150/0). Até meados do século vinte, o gênero era composto por duas espécies (*Leposternon microcephalum* e *L. polystegoides* Schmidt, 1936). Gans (1971a) ao revisar a taxonomia do gênero identificou 26 espécies adicionais de *Leposternon* descritas sob os nomes genéricos de *Amphisbaena* (*A. punctata* Wied, 1825 e *A. scutigera* Hemprich, 1829), *Cephalopeltis* (*C. cuvieri* Müller, 1832), *Lepidosternon* (*L. hemprichii* Wiegmann & Ruthe, 1831; *L. maximiliani* Wiegmann, 1834; *L. phocaena* Duméril & Bibron, 1839; *L. polystegum* Duméril & Duméril, 1851; *L. octostegum* Duméril & Duméril, 1851; *L. infraorbitale* Berthold, 1859; *L. grayii* Gray, 1865; *L. wuchereri* Peters, 1879; *L. rostratum* Strauch, 1881; *L. petersi* Strauch, 1881; *L. crassum* Strauch, 1881; *L. güentheri* Strauch, 1881; *L. boettgeri* Boulenger, 1885; *L. laticeps* Peracca, 1904; e *L. pfefferi* Werner, 1910) e *Lepidosternum* (*L. boulengeri* Boettger, 1885; *L. strauchi* Boettger, 1885; *L. affine* Boettger, 1885; *L. onycocephalum* Boettger, 1885; *L. latifrontale* Boulenger, 1894; *L. borelli* Peracca, 1895a; *L. camerani* Peracca, 1895a; e *L. sinuosum* Peracca, 1895b). Naquele estudo



com base em uma extensa revisão de caracteres da morfologia externa, principalmente merísticos, o autor realocou as espécies apresentadas acima em seis espécies.

O gênero *Leposternon* é representado por répteis de corpo alongado e relativamente largo; cabeça sempre deprimida frontalmente; narinas com aberturas na porção ventral do focinho; rostral e nasais unidos no escudo rostronasal (= rostral + nasal); rostronasal seguido por uma seqüência de um a cinco grandes escamas ao longo da superfície dorsal da cabeça; porção gular sem escamação; mais de dois anéis dermais por vértebras no corpo; cauda muito curta com a ponta redonda; anel autotômico ausente (Ribeiro *et al.* 2008). Atualmente estão formalmente descritas oito espécies de *Leposternon*: *L. cerradensis* Ribeiro, Waz-Silva & Santos-Jr, 2008; *L. infraorbitale*; *L. kisteumacheri* Porto, Soares & Caramaschi, 2000; *L. microcephalum*; *L. octostegum*; *L. polystegum*; *L. scutigerum*; e *L. wuchereri*. Contudo, estudos recentes demonstram que o gênero é mais especioso do que vem sendo apresentado (ver seção “Taxonomia” abaixo; e Capítulos 1, 2 e 3 desta tese).

Até o momento, nenhuma hipótese de relacionamento foi proposta para as espécies de *Leposternon*, sendo esse gênero pouco representado e/ou não incluído em estudos filogenéticos (Tabela 1). Mott & Vieites (2009) foram os únicos que apresentaram um maior número de espécies de *Leposternon* (três espécies) em um estudo filogenético. Naquele estudo, com base em evidências moleculares, *Leposternon* formou um grupo monofilético, agrupado em um clado parafilético com representantes dos gêneros *Amphisbaena* e *Anops*.

O agrupamento taxonômico dos anfisbênios vem sendo proposto tentativamente por alguns autores com base em semelhanças morfológicas (*e.g.* Vanzolini 1951; Gans 1960; Kearney 2003). No entanto, apesar dos estabelecidos padrões morfológicos observados em muitos gêneros de *Amphisbaenia*, estudos filogenéticos recentes vem

corroborando a hipótese de que as semelhanças morfológicas representam em sua grande maioria convergências (Kearney & Stuart 2004; Mott & Vieites 2009). Mott & Vieites (2009) alocaram cinco gêneros de anfisbênios brasileiros no gênero *Amphisbaena*. Apesar de ser evidente o não monofiletismos da maioria dos gêneros na análise daqueles autores, é também sabido que os representantes de *Amphisbaenia* precisam ser melhor estudados em nível genérico (Gans 1971a; Kearney 2003). Com base na monofilia inferida para *Leposternon* (Mott & Vieites 2009) e as incongruências entre as propostas filogenéticas moleculares e morfológicas de *Amphisbaenia*, nós optamos por manter nesse trabalho a taxonomia do gênero *Leposternon* conforme proposto por Kearney (2003) e Ribeiro *et al.* (2008).

Nesse estudo os principais objetivos foram: 1) clarificar o status taxonômico de algumas espécies e descrever quatro espécies novas para o gênero *Leposternon*; 2) testar a monofilia de *Leposternon*; 3) testar a monofilia das espécies com poros de *Leposternon*; 4) testar a monofilia das espécies que apresentam três supralabiais e duas supralabias (*L. infraorbitale*, *Leposternon* sp. nov. Acre, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia, *Leposternon* sp. nov. Pará, *Leposternon* sp. nov. Tapirapés); 5) testar a monofilia das espécies de *Leposternon* previamente identificadas como *L. microcephalum*; 6) analisar a evolução de possíveis sinapormofias de *Leposternon* e/ou dos prováveis grupos de espécies do gênero; 7) apresentar os padrões geográficos das espécies de *Leposternon*; e 9) apresentar considerações biogeográficas de *Leposternon* e *Amphisbaenia*.

## **Material e métodos**

**Dados morfológicos.** Acrônimos das coleções consultadas e espécimes estão listados no Apêndice I; materiais osteológicos examinados estão listados no Apêndice II. A terminologia da escutelação cefálica segue Ribeiro *et al.* (2008) com a seguinte modificação: os escudos ázigo, frontal e parietal de Ribeiro *et al.* (2008) é apresentado nesse trabalho como frontal, parietal e primeira fileira de occipitais, respectivamente. Medidas foram tomadas com paquímetro digital (resolução 0,1 mm), exceto comprimento rostro-cloacal que foi tomado com o auxílio de um barbante e medido em régua milimetrada. Dados morfométricos dos escudos da cabeça foram tomados do lado direito dos espécimes, exceto quando esse lado estava danificado. Meios anéis dorsais e ventrais foram contados do lado direito de cada espécime; os meios anéis incompletos não foram considerados na contagem total. Variações bilaterais são apresentadas como “direita/esquerda”. A determinação do sexo foi realizada através da análise da presença ou ausência do hemipênis através de uma incisão na base da cauda e/ou pela análise das gônadas. Para a análise quantitativa das vértebras corpóreas os espécimes foram radiografados (Apêndice I) e as contagens vertebrais segue Ribeiro *et al.* (2008). As diagnoses das espécies foram estruturadas com base na comparação de 17 caracteres merísticos e 48 caracteres morfométricos, conforme especificados no Apêndice III.

Na análise anatômica dos ossos cranianos foram utilizados crânios de espécimes adultos, os quais foram parte obtidos em empréstimo de coleções científicas e parte preparados com técnicas usuais de descarnação com auxílio bisturi e pinça e/ou exposição a larvas de coleópteros (*Dermetes* sp.), sem a utilização de produtos químicos (Apêndice II). Nas descrições e identificações da morfologia craniana foram utilizadas as terminologias proposta por Zangerl (1945) e Gans & Montero (2009).

**Distribuição geográfica.** No mapa de distribuição geográfica das espécies foram incluídos apenas os espécimes analisados no presente estudo. Para o território brasileiro foram definidas 43 ecorregiões dentro de seis biomas (Olson *et al.* 2001). Por as ecorregiões serem extremamente variáveis e dificultarem o entendimento geral da distribuição das espécies, nós resumizamos essas nas principais regiões fitogeográficas reconhecidas para o território brasileiro. As regiões fitogeográficas citadas no mapa e no texto foram adaptadas do IBGE (2005) e Olson *et al.* (2001), conforme apresentado em Ribeiro *et al.* (2008) (Capítulo 1 desta tese).

**Delimitação de espécie.** Espécies podem ser definidas como as unidades taxonômicas individuais da diversidade e, como tal, podem ser identificadas. No entanto, a definição dessas unidades, com um conjunto de propriedades que dêem significado ao conceito aplicado, vem sendo o objetivo de muitos estudos nos últimos anos (*e.g.* Wiley 1978; Mayr 1982; Frost & Kluge 1994; Kluge 1990; Frost 2000).

No presente estudo, a delimitação das espécies utilizadas no grupo interno e externo foi realizada através de características fenotípicas discretas. Espécies novas apresentadas no presente estudo possuem ao menos um carácter diagnóstico de cada uma das espécies do gênero. Na seção de Taxonomia, os caracteres utilizados nas diagnoses são referentes aos dados merísticos, morfométricos e da osteologia craniana que não apresentaram sobreposição de valores entre as espécies comparadas.

**Taxonomia utilizada e delimitação dos táxons terminais.** Para as categorias taxonômicas de superfamília, família e gênero nós seguimos a classificação apresentada por Kearney (2003), exceto para Cadeidae, que foi considerada conforme a classificação de Vidal *et al.* (2008).

*Grupo externo.* Foram selecionadas 28 espécies para compor o grupo externo na análise filogenética. Esses táxons foram selecionados com base em propostas

filogenéticas pré-existentes para *Amphisbaenia* (e.g. Kearney 2003; Kearney & Stuart 2004; Townsend *et al.* 2004) que demonstraram um estreito relacionamento do grupo interno com os grupos (gênero e família) dos quais esses táxons fazem parte. Todos os grandes grupos atualmente reconhecidos de *Amphisbaenia* estão representados no presente estudo: *Amphisbaenidae* [*Amphisbaena alba* Linné, 1758; *Amphisbaena darwini* Duméril & Bibron, 1839; *A. fuliginosa* Linné, 1758; *A. munoai* Klappenbach, 1960; *A. prunicolor* (Cope, 1885); *A. trachura* Cope, 1885; *Anops acrobeles* Ribeiro, Castro-Mello & Nogueira, 2009; *A. bilabialatus* Stimson, 1972; *A. kingii* Bell, 1833; *Bronia bedai* Vanzolini, 1991; e *B. brasiliana* Gray, 1865], *Bipedidae* [*Bipes biporus* (Cope, 1894)], *Blanidae* [*Blanus cinereus* (Vandelli, 1797)], *Cadeidae* (*Cadea blanoides* Stejneger, 1916), *Rhineuroidea* [*Aulura anomala*; *Dalophia longicauda* (Werner, 1915) e *Monopeltis capensis* A. Smith, 1848 e *Rhineuridae*], *Rhineuridae* [*Dyticonastis rensbergeri* Berman, 1976; *Rhineura floridana* (Baird, 1858); *Spathorhynchus fossorium* Berman, 1973; e *S. natronicus* Berman, 1977] e *Trogonophidae* (*Agamodon anguliceps* Peters, 1882; *Diplometopon zarudnyi* Nikolski, 1907; e *Trogonophis wiegmanni* Kaup, 1830). Adicionalmente incluímos representantes das famílias *Dibamidae* (*Dibamus argenteus* Taylor, 1915) e *Teidae* [*Teius teyou* (Daudin, 1802) e *Tupinambis nigropunctatus* Spix, 1825], grupos de “lagartos” utilizados para enraizar as árvores encontradas.

*Grupo interno.* O grupo interno compreende todas as espécies atualmente reconhecidas para gênero *Leposternon* (Ribeiro *et al.* 2008; Capítulo 2 desta tese; Capítulo 3 desta tese; e presente estudo).

Gans (1971a) considerou a existência de seis espécies de *Leposternon* (*L. infraorbitale*, *L. microcephalum*, *L. octostegum*, *L. polystegum*, *L. scutigerum* e *L. wuchereri*). Porto *et al.* (2000), com base na morfologia externa e dados quantitativos

vertebrais, descreveram a segunda espécie de *Leposternon* com poros, *L. kisteumacheri*. Ribeiro *et al.* (2008) descreveram *L. cerradensis*, a terceira espécie com poros do gênero. Ribeiro *et al.* (Capítulo 2 desta tese) ao propor a padronização da nomenclatura da escutelação cefálica de *Leposternon*, descreveram *Leposternon* sp. nov. PNGSV. Ribeiro *et al.* (Capítulo 3 desta tese) revisaram a variação de *L. infraorbitale* e, com base em dados merísticos, morfométricos e de osteologia craniana, descreveram seis novas espécies: *Leposternon* sp. nov. Acre, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Tapirapés e *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso Rondônia.

Até o presente estudo o número total de espécies para o gênero era de 15 táxons (Gans 1971a; Porto *et al.* 2000; Ribeiro *et al.* 2008; Capítulo 2 desta tese; Capítulo 3 desta tese). No entanto, o *status* taxonômico de *Leposternon microcephalum* mantém-se questionável, sendo necessária uma avaliação mais detalhada de sua variação.

A seguir apresentaremos uma seção de taxonomia na qual fazemos uma primeira tentativa de clarificar o *status* taxonômico de *Leposternon microcephalum*, recaracterizando a espécie e revalidando três espécies que estavam em sua sinonímia. Adicionalmente, descrevemos quatro novas espécies. Os táxons não abordados na seguinte seção representam espécies bem dignosticadas ou que foram recentemente caracterizadas em estudos taxonômicos (Gans 1971a; Porto *et al.* 2000; Ribeiro *et al.* 2008; Capítulo 2 desta tese; Capítulo 3 desta tese).

## **Taxonomia**

### ***Leposternon microcephalum* Wagler, 1824**

**(Figuras 2–5)**

## **Aviso**

As páginas 211–286 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

peitorais pequenas e grandes; MZUSP 95612 apresenta apenas uma escama peitoral alongada o restante é de tamanho reduzido e formato irregular; MZUSP 6464 apresenta o malar lateral reduzido, apesar de apresentar o primeiro infralabial bem grande.

**Etimologia.** O epíteto específico da nova espécie vem do Latim, e é proposto em alusão a coloração amarela da cabeça e o relativo pequeno porte da espécies.

**Distribuição geográfica.** Até o momento *Leposternon* sp. nov. SP2 é registrado para o sudeste e noroeste do Estado de Minas Gerais, nordeste, centro e sudoeste do Estado de São Paulo e extremo leste do Estado do Mato Grosso do Sul (Figura 34). Com base na distribuição conhecida, a espécie nova parece estar estritamente relacionada a áreas de Mata Atlântica e zonas limítrofes dessa com o Cerrado.

### **Análise filogenética**

Para testar as relações de agrupamento das espécies de *Leposternon*, partimos do pressuposto de que o gênero é monofilético. No entanto, grupos monofiléticos incluem táxons que apresentam sinapomorfias e nos estudos sistemáticos conhecidos não são apresentados sinapomorfias para o agrupamento das espécies de *Leposternon*, sendo o gênero normalmente representado apenas por uma espécie. Sendo assim, *Leposternon* é um grupo natural putativo, agrupado por similaridade e não por caracteres derivados compartilhados (sinapomorfias).

No presente estudo a série de dados foi analisada baseada nos critérios da parcimônia. O método filogenético da parcimônia pode ser apresentado como o que considera hipóteses mais simples para explicar a evolução das séries de transformações, ou seja, nesse método são consideradas que as topologias com menor número de transformações são as mais parcimoniosas (Swofford *et al.* 1996).



Para a escolha do método de parcimônia de pesos iguais, consideramos que não são necessárias hipóteses a priori sobre o processo evolutivo do grupo taxonômico em estudo, bem como dos caracteres analisados. Adicionalmente, considerou-se que métodos filogenéticos baseados em modelos (*e.g.* maximum likelihood e análise bayesiana) e métodos de parcimônia com caracteres pesados minimizam certas classes de transformações (Grant *et al.* 2006). Por outro lado, a análise de parcimônia não pesada maximiza o poder explicativo pela minimização global dos eventos de transformações utilizados para explicar os estados de caracteres dos táxons terminais (Kluge & Grant 2006).

A matriz de caracteres gerada foi submetida a uma análise de máxima parcimônia de pesos iguais com o programa NONA 2.0 (Goloboff 1994) usando como interface o programa WinClada versão 1.00.08 (Nixon 2002). A busca das árvores mais parcimoniosas foi realizada através da troca de ramos pelo método de TBR (Tree Bisection Reconnection) usando 1.000 replicações e salvando 100.000 árvores na memória. Foram apresentadas e discutidas apenas sinapomorfias não ambíguas. Os ramos não suportados (comprimento = 0) foram colapsados.

Das 22 espécies de *Leposternon* analisadas no presente estudo quatro são conhecidas apenas pelo holótipo (*Leposternon* sp. nov. Acre, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *Leposternon* sp. nov. Pará e *Leposternon* sp. nov. PNGSV) e não foram analisadas quanto aos caracteres da osteologia craniana. Adicionalmente nós utilizamos como parte do grupo externo duas espécies do gênero *Anops* (*A. acrobeles* e *A. bilabialatus*) sem dados da osteologia craniana. Considerando as observações de alguns autores de que os dados faltantes diminuem a resolução das árvores, uma vez que esses táxons podem não ser codificados para as sinapomorfias dos clados (Gauthier *et al.* 1988a; Kearney 2003), nós realizamos uma análise exploratória com a exclusão dos

táxons sem dados cranianos. Como cerca de 80% dos caracteres analisados nesse trabalho são referentes aos dados da osteologia do crânio, com essa análise buscamos testar a influência de espécies sem dados cranianos no agrupamento filogenético de *Leposternon*.

Para calcular o suporte dos clados nas árvores encontradas, foi utilizado o índice de Goodman-Bremer (SGB) (Grant & Kluge 2008). O suporte de Goodman-Bremer foi calculado no programa NONA 2.0. Adicionalmente, foi calculado o índice de REP (“relative explanatory power”; Grant & Kluge 2007) para cada clado. O valor de REP de cada clado foi obtido calculando-se o valor de Goodman-Bremer dividido pela diferença entre o comprimento da árvore menos parcimoniosa e a árvore mais parcimoniosa (Grant & Kluge 2007). Por os valores de REP serem extremamente baixos, por convenção esses são apresentados multiplicados por 1.000. O REP como uma medida de suporte é adequado para ranquear os ramos do cladograma, diferindo assim do SGB que não pode ser comparado com diferentes séries de dados. Tanto a medida do SGB quanto o REP fornecem uma medida do poder explicatório relativo de uma determinada hipótese filogenética obtida a partir de método de análise regrado a priori (heurístico) (Grant & Kluge 2003; 2007).

### **Caracteres.**

O conceito de caracter utilizado nesse estudo é o que foi primeiramente proposto por Henning (1966) e mais recentemente comentado e discutido por Grant & Kluge (2004). Nesse conceito, caracter é uma série transformacional de estágios de expressão de uma determinada estrutura (série de transformação) (Grant & Kluge 2004; Henning 1966). Os caracteres como séries de transformação são indivíduos históricos com uma identidade histórica, semelhante a espécies e clados (Grant & Kluge 2004).

Dos 154 caracteres utilizados nesse estudo, 75 (48,7%) apresentam mais de dois estados de caracteres. Séries de transformações podem ser tratadas como ordenadas (aditivas) ou não ordenadas (não aditivas). Aditividade nas séries de transformações refere-se ao hipotetizado trajeto de evolução de um determinado caracter multi-estado (Grant & Kluge 2003). No presente estudo 21 caracteres multi-estados foram tratados como ordenados (caracteres 8, 13, 14, 27, 29, 34, 36, 84, 85, 86, 90, 110, 114, 120, 125, 131, 134, 135, 140, 149 e 150). Para esses caracteres foi possível detectar os estados de caracteres intermediários entre os estados extremos. Os caracteres que não apresentaram claramente um gradiente morfológico foram tratados como não ordenados.

**Obtenção dos caracteres.** Dos 154 caracteres utilizados no presente estudo 84 foram obtidos dos 162 caracteres apresentados por Kearney (2003). Dos caracteres apresentados por Kearney, 27 foram modificados e/ou recodificados (caracteres 1, 2, 4, 6, 15, 20, 24, 25, 30, 31, 32, 34, 38, 61, 78, 100, 101, 103, 105, 109, 111, 121, 125, 130, 131, 133 e 142) e 78 não foram utilizados, pois não são informativos para o grupo de interesse (caracteres 5, 7, 9, 12, 13, 16, 21, 22, 23, 26, 27, 29, 33, 35, 36, 41, 42, 43, 48, 49, 53, 55, 57, 58, 59, 60, 63, 65, 66, 67, 71, 73, 74, 75, 79, 85, 88, 91, 92, 101, 103, 104, 105, 108, 110, 114, 130–141, 143, 145 e 147–162). A grande maioria dos caracteres referentes ao esqueleto pós-craniano apresentados por Kearney (caracteres 130–141, 143, 145, 147–162) não foram incluídos por limitação de amostra para as espécies do grupo interno.

**Descrição dos caracteres.** Os caracteres são apresentados em três grupos: o primeiro composto por 30 caracteres referentes à morfologia externa, o segundo composto por 121 caracteres referentes à osteologia cranina e o terceiro composto por três caracteres referentes à morfologia pós-craniana.

#### *Morfologia externa*

1. Formato do focinho em vista dorsal (modificado de Kearney 2003; caracter 1): (0) arredondado (Figura 35 A); (1) levemente pontudo (Figura 35 B); (2) pontudo (Figura 35 C); (3) abruptamente quadrado (Figura 35 D). O formato do focinho nos anfisbênios varia em relação ao formato do crânio. Segundo Kearney (2003) as espécies dos gêneros *Aulura*, *Bipes*, *Blanus*, *Chirindia*, *Cynisca*, *Dalophia* e *Monopeltis* apresentam o focinho arredondado; as espécies de *Amphisbaena*, *Anops*, *Baikia*, *Bronia*, *Cadea*, *Geocalamus*, *Leposternon*, *Loveridgea*, *Trogonophis* e *Zygaspis* apresentam o focinho pontiagudo; e a forma quadrada do focinho aparece nos trogonofídeos, *Rhineura*, *Dyticonastis* e *Spathorhynchus*. Durante a codificação da presente série de transformação, observamos uma grande variação no formato do focinho dos gêneros codificados como pontudo, e é claramente perceptível um estado intermediário entre arredondado e pontudo. Com base nessa variação, consideramos o estado intermediário entre arredondado e pontudo como levemente pontudo, o que restringe o estado pontudo (estado 2) para as espécies dos gêneros *Anops*, *Cadea* e *Mesobaena*. Além disso, analisando os formatos de crânio dos diferentes gêneros de *Amphisbaenia*, propomos a avaliação da forma do focinho em vista dorsal e lateral, modificando da avaliação feita por Kearney (2003) (ver codificação do formato do focinho em vista lateral no caracter 32).

2. Formato do corpo em secção transversal (modificado de Kearney 2003; caracter 2): (0) cilíndrico; (1) forma de U invertido. Entre os anfisbênios apenas *Trogonophis* não tem corpo em formato cilíndrico em corte transversal. Adicionalmente aos estados do caracter observados no presente estudo, Kearney (2003) considerou a forma comprimida e a deprimida (estados 1 e 2 da análise de Kearney 2003, respectivamente) condições não observadas na amostra do presente estudo.

3. Pele (Kearney 2003; caracter 3): (0) segmentada em anéis; (1) não segmentada. A pele dividida em anéis é uma sinapomorfia para os anfísbênios (presente homoplasticamente em alguns representantes de gimnofitalmídeos, como por exemplo, os do gênero Sul-americano *Bachia*). Kearney (2003) explicou que apesar da semelhança entre alguns gimnofitalmídeos e anfísbênios em relação a presença de anéis corporais, esses diferem devido a presença de sulcos dorsais e laterais nos anfísbênios. No entanto, a presença desses sulcos é variável entre os anfísbênios e a distinção entre gimnofitalmídeos e anfísbênios quanto a segmentação da pele requer um estudo mais detalhado.

4. Escamas peitorais (modificado de Kearney 2003; caracter 4): (0) não modificadas em relação as demais porções do corpo (Figura 36 A); (1) modificadas, com numerosas escamas (15 ou mais escamas na região peitoral) (Figura 36 B); (2) modificadas, com número reduzido de escamas (menos de 15 escamas na região peitoral) (Figura 36 C). Nos gêneros *Aulura*, *Dalophia*, *Leposternon*, *Monopeltis* e *Rhineura* a região peitoral é modificada em escamas de quantidade, formato e tamanhos variados. Em *Leposternon* a região peitoral pode ser composta por muitas (estado 1) ou poucas (estado 2) escamas, variando quanto formato e tamanhos intra e interespecificamente (ver codificação da variação morfológica da escamação peitoral no caracter 5). Nos demais gêneros as escamas peitorais modificadas são constantes quanto à quantidade e morfologia.

5. Escamas modificadas da região peitoral: (0) todas pequenas de formato irregular (Figura 37 A); (1) todas pequenas, sendo a maioria em formato de diamante (Figura 37 B); (2) de tamanhos variados e formato irregular (Figura 37 C); (3) alongadas ântero-posteriormente, sendo mais de duas vezes mais longas do que largas (Figura 37 D); (4) alongadas ântero-posteriormente e quase tão largas quanto longas

(Figura 37 E). A escamação peitoral com todas as escamas pequenas e de formato irregular (estado 0; Figura 34) é invariável em *Leposternon boulengeri*, *L. latifrontale*, *L. phocaena*, *Leposternon* sp. nov. Acre, *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. Chapada e *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais. Entre as espécies de *Leposternon* com poros (*L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. polystegum*, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. PNGSV) é constante a presença de escamas pequenas, sendo a maioria em formato de diamante (estado 1). O padrão da escamação peitoral composto por escamas alongadas ântero-posteriormente, sendo mais de duas vezes mais longas do que largas (estado 3), esta presente em *L. wuchereri*. Em *L. microcephalum*, além do padrão de escamas alongadas mais finas do que largas (estado 3), a espécie apresenta também o padrão de escamas de tamanhos variados (grandes e pequenas) e formato irregular (estado 2). No grupo interno, o padrão de escamação alongado ântero-posteriormente e quase tão largo quanto longo (estado 4), é encontrado apenas em *L. octostegum* e *L. scutigerum*.

6. Região pós-gular: (0) com anéis corporais (Figura 38 A); (1) sem anéis corporais (Figura 38 B). A presença de anéis na região pós-gular (estado 0) é comum na maioria dos anfisbênios, inclusive nos que apresentam escamas modificadas na região peitoral. Em *Leposternon* o primeiro meio anel ventral está localizado posteriormente as escamas peitorais (estado 1), não havendo anéis na região pós-gular.

7. Escudo nasal: (0) ausente (Figura 39 A e B); (1) presente (Figura 39 C e D). Em Squamata a ausência de fusão nos escudos cefálicos é considerada primitiva (Kearney 2003). Entre os anfisbênios, a fusão dos escudos cefálicos ocorre principalmente nas formas com cabeça em forma de pá (e.g. *Leposternon*, *Monopeltis*). Com exceção de *Leposternon*, nos anfisbênios o escudo nasal está sempre presente (estado 1), podendo ser parcialmente delimitado em *Bronia brasiliiana*. A ausência de

escudos nasais (estado 0) é constante no gênero *Leposternon*, sendo as narinas inseridas diretamente no escudo rostral, razão pela qual esse escudo é tratado como rostronasal nesse estudo.

8. Abertura das narinas: (0) lateral da cabeça; (1) ventral dos nasais; (2) ventral do rostronasal.

9. Frontal único: (0) ausente (Figura 40 A); (1) presente e distinto (Figura 40 B); (2) presente e provavelmente fusionado com outros escudos. Em anfisbênios, normalmente posterior ao rostral, é observada uma série de escudos pares, referentes aos pré-frontais, frontais e parietais. No gênero *Leposternon* é constante a presença de um escudo frontal único (estado 1) disposto posterior ou intermediariamente aos escudos pré-frontais, exceto em *L. latifrontale*, *L. scutigerum* e *L. octostegum*, os quais apresentam um número reduzido de escudos na porção facial da cabeça (Figura 41).

10. Escudos na lateral do frontal: (0) um par de pré-frontais e um par de supraoculares (Figura 42 A); (1) uma escama única que ocupa o espaço das escamas pré-frontais e supraoculares de cada lado do frontal (Figura 42 B); (2) supralabiais e oculares (Figura 41 A); (3) pós-oculares; (4) oculares e pós-oculares; (5) supraocular e pré-ocular; (6) pré-frontal e pós-ocular. Em *Leposternon* o escudo frontal é único e localiza-se sempre na porção central da cabeça posteriormente ao escudo rostronasal e o pré-frontal. Dependendo da presença ou ausência dos escudos dorsais, a composição dos escudos na lateral do frontal varia entre as espécies de *Leposternon*. Normalmente o frontal contata lateralmente com o pré-frontal e o supraocular (estado 0). Em algumas espécies o escudo lateral ao frontal é único, mas ocupa o espaço em que normalmente se observa o pré-frontal e o supraocular (estado 1). Em *L. scutigerum* consideramos que o frontal trata-se do escudo dorsal extremamente alargado (Figura 42 D), contatando com os escudos supralabiais e oculares (estado 2).

11. Contato dos escudos frontal e rostral (= rostronasal em *Leposternon*): (0) ausente; (1) presente. Apesar de haver uma grande variação na morfologia dos escudos da cabeça entre os anfisbênios, na maioria das espécies de *Leposternon* o escudo frontal é único e distinto e pode estar separado do rostronasal pelo pré-frontal (estado 0) ou em contato com rostronasal (estado 1).

12. Queratinização do escudo rostral (= rostronasal em *Leposternon*) (modificado de Kearney 2003; caracter 6): (0) ausente; (1) presente.

13. Escudos supralabiais: (0) um; (1) dois; (2) três; (3) quatro.

14. Escudos infralabiais: (1) um; (1) dois; (2) três; (3) quatro; (4) cinco.

15. Escudos mentais: (0) mental e pós-mental distintos; (1) um mental e três pós-mentais; (2) escudo único, ocupando o espaço em que normalmente se observa os escudos mental e pós-mental. A porção ventral da cabeça dos anfisbênios é formada por escudos constantes, como por exemplo, os mentais. Na maioria das espécies os mentais são dois escudos: um anterior que recobre a porção anterior da borda da boca e um posterior (pós-mental) que compõem o restante da porção ventral da cabeça. Por não termos evidências quanto à presença de fusões de escudos, o caracter 7 de Kearney (2003), fusão dos escudos da região gular, não foi incluído no presente estudo; no entanto, as informações quanto aos escudos gulares que possivelmente representam fusões estão codificados no presente caracter e no caracter 17 (escudo malar lateral).

16. Escudos malares: (0) escudo único disposto um de cada lado do pós-mental; (1) malar e malares laterais; (2) malares interno, externo e malares laterais; (3) malar, pós-malares e malares laterais; (4) dois malares laterais dispostos longitudinalmente a fileira de pós-geniais; (5) malares laterais e pós-malares. Na lateral dos escudos geniais até a borda dos infralábias estão presentes os escudos malares que podem variar entre as espécies em quantidade e formato. Entre as espécies de



## **Aviso**

A página 296 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

22. Plano de autotomia caudal: (0) ausente; (1) presente. Dentre os répteis, a autotomia caudal é uma estratégia antipredatória comum em lagartos e anfisbênios (Etheridge 1967; Gans 1978; Henderson 1984), e menos comum em serpentes (Savage & Crother 1989; Mendelson 1992; Cooper & Alfieri 1993). A autotomia se dá através da quebra voluntária da cauda, devido a movimentos rotatórios longitudinais (Mendelson 1992). Entre os anfisbênios, a presença ou ausência de autotomia caudal apresenta variação intragenérica. Entre os *Leposternon* a autotomia caudal é ausente (estado 0).

23. Padrão de escamação cloacal (Kearney 2003; caracter 8): (0) escamas cloacais indistintas das escamas ventrais; (1) escamas cloacais distintas das escamas ventrais. Em anfisbênios as escamas da porção cloacal são sempre modificadas em relação às escamas da porção ventral (Figura 44), podendo ser numerosas ou não numerosas, alongadas e/ou de formato irregular.

24. Constituição da superfície dorsal caudal (Kearney 2003; caracter 18). (0) lisa (Figura 45 A); (1) tuberculada (Figura 45 B).

25. Formato da cauda em corte transversal (Kearney 2003; caracter 19): (0) dorso-ventralmente aplanado; (1) cilíndrico; (2) comprimido.

26. Formato da porção distal da cauda: (0) arredondado; (1) comprimido em forma de quilha; (2) deprimido; (3) pontiagudo; (4) aplanado. Entre as espécies de *Leposternon* a porção distal da cauda é sempre arredondada (estado 0). Na família Trogonophidae a cauda é curta, sem autotomia, curvada para baixo e com a porção distal pontiaguda (Gans 1978). Nos demais representantes de Squamata utilizados nesse estudo podem ser encontrados todos os estados do presente caracter..

27. Poros pré-cloacais (modificado de Kearney 2003; caracter 20): (0) ausentes; (1) dois; (2) três; (3) quatro; (4) cinco; (5) seis; (6) sete; (7) oito; (8) nove; (9)

dez. Os poros pré-cloacais ocorrem em muitas espécies de anfisbênios, os quais são responsáveis pela secreção do produto das glândulas epidermais. É provável que a liberação de secreção pelos poros pré-cloacais, tanto em anfisbênios como em outros grupos de lagartos, esteja relacionada às atividades reprodutivas, além de comportamentais, tais como comunicação inter e intraespecífica (Maderson 1985; Alberts 1990; Albert *et al.* 1992; Antoniazzi *et al.* 1993; Jared *et al.* 1999).

28. Disposição dos poros pré-cloacais: (0) localizados no anel anterior à placa cloacal (Figura 44 A); (1) localizados nos escudos laterais da placa cloacal (Figura 44 B). Em *Leposternon* cinco espécies apresentam poros pré-cloacais: *L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. polystegum*, *Leposternon* sp. nov. MG2 e *Leposternon* sp. nov. PNGSV. Em todas as espécies poradas de *Leposternon* os poros estão localizados lateralmente a placa cloacal.

29. Tamanho da cauda em relação ao comprimento rostro-cloacal (modificado de Kearney 2003; caracter 15): (0) curta, representando 2,6–7,5% do comprimento rostro-cloacal; (1) média, representando 9,0–30,0 % do comprimento rostro-cloacal; (2) longa, representando mais de 30,0% do comprimento rostro-cloacal. Entre as espécies de *Leposternon* observa-se a cauda sempre muito curta em relação ao comprimento rostro-cloacal (estado 0).

30. Pigmentação melânica em espécimes adultos: (0) ausente (Figura 43 A); (1) presente, disposta irregularmente (*e.g.* *Amphisbaena fuliginosa*, *Leposternon octostegum*) (Figura 43 B); (2) presente em todos os segmentos dos anéis dorsais, sendo os espaços entre os segmentos não melânicos (Figura 43 C); (3) melanização presente em todo o dorso sem distinção dos segmentos (Figura 43 D). Entre as espécies de *Leposternon* a ausência de pigmentação melânica (estado 0) é observada em ausente *L. cerradensis*, *L. infraorbitale*, *L. kisteumacheri*, *L. latifrontale*, *L. octostegum*, *L.*

*polystegum*, *L. scutigerum*, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. MG2 e *Leposternon* sp. nov. SP2. *Leposternon microcephalum*, apresenta a pigmentação melânica em todos os segmentos dos anéis dorsais, sendo os espaços entre os segmentos não melânicos (estado 2). A melanização presente em todo o dorso sem distinção dos segmentos (estado 3) é observada em *L. phocaena*.

#### *Osteologia craniana.*

Os caracteres da morfologia craniana de *Amphisbaenia* têm sido utilizados em propostas filogenéticas e nas diagnoses (sinapomorfias) de alguns táxons (*e.g.* Kearney 2003; Kearney *et al.* 2005). No entanto, poucos estudos filogenéticos, bem como taxonômicos, abordam detalhadamente a morfologia craniana dos táxons de *Amphisbaenia*, dificultando o estudo da evolução do grupo (Kearney 2003). Recentemente, Gans & Montero (2009) apresentaram um atlas descritivo da osteologia craniana de grande parte dos anfisbênios (76 espécies de 22 gêneros). Para o gênero *Leposternon*, Barros-Filho (2000) realizou o estudo comparativo da osteologia craniana de seis das sete espécies do gênero reconhecidas naquela ocasião. Com as análises do presente estudo, apresentamos uma definição sucinta das estruturas osteológicas que compõem o crânio das espécies de *Leposternon* e que serão consideradas nos caracteres apresentados subsequentemente.

O crânio de *Leposternon* apresenta além de uma forte angulação craniofacial (menor do 140°), extrema junção dos ossos e redução dos elementos óticos. A caixa craniana é relativamente curta, representando 3,0–6,1% do comprimento total do espécime. A porção mais alta do crânio é observada na sutura transversal (Figura 47 B), local de junção dos ossos frontais e parietal.

Na porção dorsal observa-se em direção anterior-posterior a seguinte seqüência de elementos cranianos: pré-maxila, par de nasais, par de frontais, crista transversal,

suturando os frontais e o parietal, par de maxilas, par de pré-frontais, parietal, crista sagital no ponto de fusão dos parietais, supraoccipital, fossa pré-occipital e côndilo occipital (Figura 47 A). Na porção lateral da caixa craniana de *Leposternon* observa-se o processo rostral da pré-maxila, nasais, maxila com dois a quatro forames laterais, frontal, pré-frontal, palatino, ectopterigóide, tabulosfenóide, parabasisfenóide, pterigóide, parietal, quadrado, columela, elemento X, supraoccipital e côndilo occipital. Por fim, na porção ventral da caixa craniana observa-se os processos rostral e palatino da pré-maxila, nasais dentro da abertura nasal, maxila, ectopterigóide, abertura do órgão de Jacobson, vômer, palatino, pterigóide, parabasisfenóide, elemento X, columela, basioccipital e côndilo occipital.

A mandíbula das espécies de *Leposternon* é formada por dois ramos curvados anteriormente e unidos através da sínfise mandibular. A articulação com o crânio é feita através dos ossos quadrados, ao qual se une através do côndilo mandibular em sua porção posterior (Figura 48 A). A porção anterior de cada ramo da mandíbula é formada pelo osso dentário, nos quais estão alojados dentes de implantações do tipo pleurodonte (Kearney 2003) e em algumas espécies os dentes de reposição. O dentário juntamente com o osso coronóide forma o processo coronóide da mandíbula (Viera *et al.* 1980). Na mandíbula em vista lateral, o processo coronóide dispõem-se lateralmente a abertura bucal e estende-se dorsalmente até o declive palato-pterigóide, logo após a órbita (Figura 48 B). Em vista medial, observa-se na mandíbula, posteriormente ao dentário, o canal de Meckel, o qual pode ser fechado ou aberto ao longo do seu comprimento. Mais ventralmente está presente o osso angular, disposto anteriormente ao osso composto. Assim como na maioria dos anfisbênios (Vieira *et al.* 1980; Kearney 2003), os elementos pós-dentários de *Leposternon* exibem uma significativa fusão, resultando no osso composto, que se encontra na porção mais posterior da mandíbula. Sendo assim,

nas espécies do gênero é possível observar somente quatro elementos ósseos na mandíbula: dentário, coronóide, angular e osso composto (Figura 48).

31. Angulação craniofacial (modificado de Kearney 2003; caracter 24): (0) ausente; (1) leve, com angulação maior do que  $160^\circ$  (Figura 49 A); (2) média, com angulação maior do que  $140^\circ$  e menor do que  $160^\circ$  (Figura 49 B); (3) forte com angulação menor do que  $140^\circ$  (Figura 49 C). Entre os gêneros de anfisbênios são observadas angulações craniofaciais de leve a forte. Kearney (2003) codificou dois estados para a angulação craniana: leve e forte. No presente estudo foi incluído o estado de caracter angulação craniana média (estado 2), no qual estão incluídas angulações entre  $140^\circ$  e  $160^\circ$ . Entre os *Leposternon* só foi observado angulações menores de  $132^\circ$  (estado 3).

32. Formato do focinho em vista lateral (modificado de Kearney 2003; caracter 25): (0) arredondado (Figura 47 A); (1) deprimido (Figura 47 B).

33. Maxila (Kearney 2003; caracter 28): (0) não prognata (Figura 51 A); (1) prognata (Figura 50 A e Figura 51 B). A maxila é um osso par que participa dorsalmente da margem lateral da porção facial craniana e ventralmente do teto palatal. A maxila projetada (estado 1) entre os anfisbênios ocorre em alguns trogonofídeos, na maioria dos rineurídeos, hiporrineurídeos e muitos anfisbênios com a cabeça em forma de pá e quilha (Kearney 2003). Entre os anfisbênios, a maxila não prognata (estado 0) é observada em muitos representantes de Amphisbaenidae e nas famílias Bipedidae, Blanidae e Cadeidae (Kearney 2003).

34. Porção anterior do pré-maxilar: (0) estendida lateralmente em vista dorsal; (1) não estendida lateralmente em vista dorsal. O pré-maxilar é um osso único, localizado na porção mais anterior do crânio, alongado, com representatividade variada entre as espécies de *Leposternon*, compreendendo entre 17 e 37% do comprimento do

## **Aviso**

As páginas 302–306 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

espécies de *Leposternon* os nasais são separados medialmente pelo processo nasal do pré-maxilar, sendo os nasais contatados anteriormente e sobrepostos ao processo nasal do pré-maxilar (estado 2) em *Leposternon* sp. nov. ARG (Figura 20) e *Leposternon* sp. nov. Chapada (Figura 53 A).

48. Posição das narinas externas (Kearney 2003; caracter 37): (0) lateral anterior do crânio (Figura 55 A e B); (1) porção látero-ventral do crânio (Figura 55 C e D); (2) porção ventral do crânio (Figura 55 E e F).

49. Margem nasal (modificado de Kearney 2003; caracter 38): (0) fechado pela maxila e o nasal; (1) fechado pela maxila, nasal e pré-maxila; (2) fechada pela pré-maxila e maxila. Na presente análise interpretamos como os componentes da margem da narina externa todos os ossos que bordeiam essa abertura. Kearney (2003) codificou a margem das narinas compostas pela maxila e os nasais (estado 0) apenas em anfísbênios com a cabeça em forma de pá (“shovel-headed”). Diferentemente do proposto por Kearney (2003), o osso pré-maxilar foi considerado presente nas margens das narinas dos gêneros *Aulura* e *Leposternon*. O crânio de *Rhineura floridana* não foi analisado e por isso foi mantida a codificação de Kearney para essa espécie.

50. Pré-frontal (Kearney 2003, caracter 39): (0) ausente; (1) presente (Figura 56). Em *Leposternon* o osso par pré-frontal está localizado na porção látero-caudal da porção facial e apresenta diferentes formatos de seus processos nas espécies do gênero. Entre os demais anfísbênios, alguns representantes da família Trogonophidae não apresentam o osso pré-frontal (*Agamodon*, *Diplometopon* e *Pachycalamus*) (Gans 1960; Maisano *et al.* 2006).

51. Posição do pré-frontal (Kearney 2003; caracter 40): (0) constituindo a superfície facial e a parede interna da órbita (Figura 56); (1) restrito a área facial do crânio; (2) reduzido e restrito a parede interna da órbita. Com exceção dos táxons que



não possuem o osso pré-frontal (*Diplometopon*, *Agamodon* e *Pachycalamus*), nos demais anfisbênios são encontrados todos os estados do carácter, sendo mais comum os pré-frontais constituírem a superfície facial e a parede interna da órbita (estado 0). O gênero *Monopeltis* é o único que apresenta os pré-frontais reduzidos e restritos a parede interna da órbita (estado 2). *Leposternon* apresenta sempre o pré-frontal constituindo a superfície facial e a parede interna da órbita (estado 0).

52. Contato do pré-frontal com o parietal na porção dorsal do crânio: (0) ausente (Figura 57 A); (1) presente (Figura 57 B). Em muitas espécies de anfisbênios o pré-frontal constitui a porção facial do crânio, e sutura-se posteriormente a borda anterior do parietal (estado 0). Na porção facial de algumas espécies de *Leposternon* observa-se na borda posterior do frontal um processo lateral que sutura-se a borda posterior do pré-frontal, e impede o contato desse com o parietal (estado 1).

53. Fusão dos frontais (Kearney 2003; carácter 44): (0) ausente; (1) presente. Estes *et al.* (1988) observaram a fusão dos frontais (estado 1) durante a ontogenia de anfisbênios bipedídeos, além de iguanídeos, gimnofitalmídeos, teídeos, geconídeos e pigopodídeos. Nos demais táxons de Squamata os frontais são pareados, padrão encontrado em vertebrados não Squamata, sendo essa condição citada como o estado primitivo do carácter (Gauthier *et al.* 1988b).

54. Sutura dos frontais (Kearney 2003; carácter 45): (0) ausente; (1) presente em uma sutura lisa; (2) presente com pequenas interdigitalizações; (3) presente e fortemente interdigitalizada. A sutura dos frontais é ausente em *Trogonophis wiegmanni* (estado 0), sendo os ossos separados dorsalmente pelo processo ântero-medial do parietal. *Bipes biporus* apresenta os frontais fusionados e por isso o carácter é inaplicável para o táxon. Dentre as espécies de *Leposternon* a sutura entre os escudos frontais pode ser em uma sutura lisa (estado 1; Figura 58 A) ou com interdigitalizações

pequenas (estado 2; Figura 58 B). Entre os anfisbênios analisados, algumas espécies de *Amphisbaena* apresentaram a sutura dos frontais fortemente interdigitalizada (estado 3; Figura 58 C).

55. Sutura dos ossos nasais com os frontais (Kearney 2003; caracter 46): (0) disposta em uma linha transversal reta; (1) continuamente interdigitalizada; (2) com a forma aproximada de U; (3) com a forma aproximada de W; (4) levemente interdigitalizado; (5) com uma única interdigitação alongada e afilada. O formato da sutura dos ossos nasais e frontais varia muito dentre os anfisbênios. Entre as espécies de *Leposternon* a sutura dos ossos nasais com os frontais apresenta forma aproximada de U (estado 2; Figura 59 A) em *L. boulengeri*, *L. infraorbitale*, *L. microcephalum*, *L. octostegum*, *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. Tapirapés e *Leposternon* sp. nov. Chapada; forma aproximada da letra W (estado W; Figura 59 B) em *L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *L. wuchereri*, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. SP2; e levemente interdigitalizado (estado 4; Figura 59 C) em *L. polystegum*, *L. scutigerum* e *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais. As espécies de *Bronia* apresentam a sutura do escudo nasal com o frontal com uma única interdigitação extremamente alongada (estado 5), diferindo dos demais táxons da amostra. Segundo Kearney (2003), a sutura do frontal com formato de W (estado 3) ocorre na maioria das serpentes, lagartos e anfisbênios, além de *Sphenodon*, sendo esse o estado primitivo do caracter.

56. Sutura dos ossos frontais com o parietal em vista dorsal (Kearney 2003; caracter 47): (0) forma uma linha reta transversal; (1) levemente interdigitalizada; (2) fortemente interdigitalizada; (3) com forma aproximada da letra U. Esse caracter é inaplicável para *Bipes*, pois o gênero apresenta os ossos parietais e frontais fusionados

## **Aviso**

A página 310 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

apenas *L. scutigerum* apresenta forames na porção dorsal dos frontais, os quais aparecem na porção posterior (estado 3).

59. Parietal na porção facial do crânio (Kearney 2003; caracter 50): (0) ausente ou irrelevante (restrito a área de sutura com os frontais); (1) presente. Segundo Kearney (2003) em alguns anfisbênios com forte angulação craniana a sutura fronto-parietal pode ser localizada anterior ao ápice da angulação, sendo então o osso parietal constituinte da porção facial do crânio (e.g. *Agomodon anguliceps*, *Diplometopon zarudnyi* e alguns fósseis de Rhineuridae). Em *Leposternon* ocorre a presença da sutura dos parietais e frontais na porção facial do crânio, sendo considerada a participação do parietal ausente ou irrelevante na porção facial (estado 0).

60. Crista sagital do parietal (adaptado de Kearney 2003; caracter 51): (0) ausente (Figura 60 A); (1) presente, mas pouco saliente (Figura 60 B); (2) presente e bem desenvolvida (Figura 60 C). Na porção médio-dorsal do parietal observa-se a crista sagital, a qual é o ponto de fusão dos parietais. Segundo Kearney (2003) a crista sagital do parietal é ausente em *Anops kingii*, *Mesobaena huebneri* e *Dibamus argenteus*. Analisando o crânio de *A. kingii* percebemos a crista sagital na porção anterior à crista parietal. No entanto, nessa espécie a crista parietal é bastante alongada não sendo perceptível em nenhum outro ponto a presença da crista sagital do parietal. Entre as espécies de *Leposternon* a crista sagital do parietal é presente e pouco desenvolvida (estado 1) em *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *L. scutigerum*, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. A crista é presente e bem desenvolvida (estado 2) apenas em *L. infraorbitale*. Nas demais espécies do gênero a crista sagital é ausente.

61. Crista do parietal (Kearney 2003; caracter 52): (0) ausente (Figura 60 A e C); (1) presente (Figura 60 B). Em alguns anfisbênios a crista sagital no parietal se alarga em um processo dorsal entre a sutura parietal-supraoccipital e a sutura parietofrontal (estado 1), a crista do parietal. Na amostra análise foi observada a crista parietal bem desenvolvida em *Bronia brasiliiana*. Em *Leposternon* a crista do parietal é sempre ausente (estado 0).

62. Depressões subcirculares pareadas próximas a borda ântero-medial do parietal (Kearney 2003; caracter 54): (0) ausentes; (1) presentes. Essas depressões da borda anterior do parietal foram apresentadas para a espécie *Hyporhina galbreathi* por Taylor (1951) no estudo sobre os répteis fósseis. Posterior ao estudo de Taylor (1951), esse local de provável inserção do tendão nucal foi observado em Rhineurídeos fósseis (Berman 1973; Kearney 2003).

63. Processo ântero-lateral do parietal (Kearney 2003; caracter 56): (0) ausente (Figura 61 A); (1) presente, mas pouco prolongado (Figura 61 B); (2) presente e bem prolongado ao longo do processo *canthus rostralis* (Figura 61 C). Berman (1973) ao descrever *Spathorhynchus fossorium*, observou a presença do processo ao longo do processo *canthus rostralis* (estado 2). Kearney (2003) cita a presença da estrutura para outros anfisbênios fossórios (*Dyticonastis rensbergeri*, *Hyporhina galbreathi*, *Ototriton solidus* e *Spathorhynchus natronicus*) e a ausência para os demais Squamatas da sua análise. No presente estudo, algumas espécies apresentam o processo ântero-lateral do parietal menos prolongado do que o descrito para *Spathorhynchus fossorium*. Essa variação foi apresentada como um estado do caracter, diferindo da proposta de Kearney (2003). Nas espécies de *Leposternon* em que são observados o processo ântero-lateral do parietal, esse processo é pouco prolongado (estado 1).

## **Aviso**

As páginas 313–314 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

borda póstero-lateralmente direcionada (estado 2) não foi observada em *Leposternon*, sendo esse estado do caracter característicos de *Monopeltis capensis*, *Rhineura floridana*, *Spathorhynchus fossorium* e *S. natronicus* na amostra analisada.

69. Fusão dos ossos parietais e frontais (Kearney 2003; caracter 57): (0) ausente; (1) presente. A fusão dos ossos parietal e frontal é identificada como uma sinapormorfia de Bipedidae (Kearney 2003).

70. Crista lateral da sutura do parietal com parabasisfenóide (modificado de Kearney 2003; caracter 61): (0) ausente (Figura 63 A); (1) presente (Figura 63 B). Kearney (2003) apresentou esse caracter como a borda lateral do parietal. No presente estudo, re-interpretamos a estrutura apresentada por Kearney (2003) como a crista lateral da sutura do parietal com parabasisfenóide. Entre os *Leposternon* a crista lateral é sempre ausente (estado 0). Alguns anfisbênios apresentam a crista lateral, bem desenvolvida (e.g. *Amphisbaena alba*, *A. fuliginosa*), podendo cobrir parcialmente a órbita posterior (estado 1).

71. Pós-frontal: (0) ausente; (1) presente. A presença do arco pós-orbital é controversa em anfisbênios. Segundo Kearney (2003) o arco pós-orbital é ausente na maioria dos anfisbênios atuais, mas dentre as espécies fósseis ele está presente em *Dyticonastis* (Berman 1976), *Hyporhina* (Taylor 1951), *Ototriton* (Loomis 1919) e *Spathorhynchus* (Berman 1973). Por não termos analisado os fósseis, utilizamos as informações bibliográficas obtidas das descrições originais. Berman (1973 e 1977) ao descrever as espécies *S. fossorius* e *S. natronicus*, respectivamente, ilustrou o arco pós-orbital com os ossos pós-frontal e pós-orbital. Em *Dyticonastis rensbergeri*, Berman (1976) apresentou o arco pós-orbital constituído apenas pelo pós-orbital. Em estudos subsequentes, alguns autores têm discordado das identificações de Berman (1976) para as estruturas do arco pós-orbital (e.g. Gans 1978; Estes *et al.* 1988; Lee 1998). Nós

## **Aviso**

A página 316 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).



autores (Estes *et al.* 1988; Wu *et al.* 1996; Lee 1998). Gans (1978), corroborando o estudo de Romer (1957), afirmou que o lacrimal pode estar presente na superfície orbital anterior de anfisbênios, mas que também pode estar fusionado com o pré-frontal, ou ainda ausente. No entanto, o autor não cita as espécies de anfisbênios que apresentam o lacrimal, ou se existem evidências da fusão deste com o pré-frontal. Montero *et al.* (1999) não observaram a presença do lacrimal em *Amphisbaena darwinii heterozonata* e descartou qualquer envolvimento do pré-frontal na constituição do canal lacrimal, indicando assim a provável ausência do lacrimal. Kearney (2003), considerando o estudo de Montero *et al.* (1999), codificou o lacrimal ausente para os anfisbênios. Por não termos evidências da existência do lacrimal em algum momento do desenvolvimento do crânio, consideraremos ausente o lacrimal em anfisbênios

74. Processo ântero-lateral da maxila, vista ventral (Kearney 2003; caracter 69): (0) ausente; (1) presente. Kearney (2003) observou que o processo ântero-lateral da maxila constituindo a borda nasal (estado 1) ocorre em muitos fósseis de rineurídeos e nos gêneros *Listromycter* e *Trogonophis*. No presente estudo observamos que o processo ântero-lateral da maxila também ocorre em *Leposternon boulengeri*, *L. cerradensis*, *L. polystegum* e *L. scutigerum* (Figura 64).

75. Processo rostral da maxila: (0) ausente (Figura 65 A); (1) presente, pouco alongado (Figura 65 B); (2) presente, muito alongado contatando-se anteriormente (Figura 65 C). Na porção facial do crânio, a maxila aparece em algumas espécies de anfisbênios entre o processo rostral do pré-maxilar e os nasais através do processo rostral da maxila. Em *Leposternon* o processo rostral da maxila está presente na maioria das espécies, exceto em *L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. octostegum*, *L. polystegum* e *Leposternon* sp. nov. MG, nas quais o nasal bordeia a porção rostral do crânio (estado

## **Aviso**

As páginas 318–320 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

temporal (estado 0) como uma condição primitiva para Squamata. O supraoccipital contatando firmemente o parietal ao longo da margem anterior, tornando ausente a fenestra pós-parietal (estado 0) é comum a todos os anfisbênios, sendo citada como uma sinapormorfia de *Amphisbaenia* (Kearney 2003).

84. Crista do processo ascendente do supraoccipital: (0) ausente (Figura 69 A); (1) presente, pouco elevada (Figura 69 B); (2) presente, bem desenvolvida (Figura 69 C). Entre os anfisbênios, algumas espécies apresentam na fenda parietal uma elevação do supraoccipital (processo ascendente do supraoccipital) o qual é interrompido anteriormente pela fossa pré-occipital e posteriormente estende-se até a borda dorsal do côndilo occipital (Figura 69). Entre as espécies de *Leposternon*, a crista do processo ascendente do supraoccipital é ausente (estado 0) em *L. boulengeri*, *L. kisteumacheri*, *L. latifrontale*, *L. scutigerum*, *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. SP2 e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. Crista presente, mas pouco elevada (estado 1) está presente em *L. cerradensis*, *L. microcephalum*, *L. octostegum*, *L. phocaena*, *L. scutigerum*, *L. wuchereri*, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. MG2 e *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia. A presença de crista bem desenvolvida (estado 2) ocorrem em *L. infraorbitale* e *L. polystegum*.

85. Processo paraoccipital: (0) pouco desenvolvido, não recobrimdo a porção ântero-dorsal da columela (Figura 70 A); (1) desenvolvido, recobrimdo parte da porção ântero-dorsal da columela (Figura 70 B); (2) muito desenvolvido, recobrimdo a porção ântero-dorsal e parte da borda posterior da columela (Figura 70 C). O processo paraoccipital representa a porção lateral do complexo occipital que termina em uma zona articular que contata lateralmente o quadrado. Entre os anfisbênios, o processo paraoccipital foi considerado pouco desenvolvido, quando não recobriu a porção ântero-

dorsal da columela (estado 0) (e.g. *Rhineura floridana*). *Leposternon octostegum* apresenta o processo paraoccipital muito desenvolvido, sendo a columela bem recoberta (estado 2). As demais espécies de *Leposternon* apresentam o processo paraoccipital pouco desenvolvido ou desenvolvido recobrindo parte da porção ântero-dorsal da columela (estados 0 e 1).

86. Crista occipital (modificado de Kearney 2003; caracter 109): (0) ausente (Figura 69 A); (1) presente, pouco desenvolvida (Figura 69 B); (2) presente, bem desenvolvida (Figuras 68 C e 69 C). Kearney (2003) observou para algumas espécies de *Amphisbaenia* e *Trogonophis* a presença de uma larga crista ao longo da margem posterior do supraoccipital. Em *Leposternon* a crista occipital é ausente (estado 0) na maioria das espécies, estando presente, no entanto, pouco desenvolvida (estado 1) em *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais e *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia. A presença de crista bem desenvolvida (estado 2) é observada em *L. infraorbitale*.

87. Crista lateral do supraoccipital do canal semicircular posterior vertical (“PVSC” em Maisano *et al.* 2006): (0) ausente (Figura 71 A); (1) presente, pouco desenvolvida (Figura 71 B); (2) presente, bem desenvolvida (Figura 71 C). Em *Leposternon* a crista lateral do supraoccipital do canal semicircular posterior vertical está ausente (estado 0) em *L. cerradensis*, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. SP2. A presença de crista lateral do supraoccipital pouco desenvolvida (estado 1) ocorre em *L. boulengeri*, *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *L. polystegum*, *L. scutigerum*, *L. wuchereri*, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. MG2 e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. Crista bem desenvolvida (estado 2) está presente em *L. infraorbitale*, *L. kisteumacheri*, *L. latifrontale* e *L. octostegum*.

## **Aviso**

A página 323 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

supraoccipital (Figura 47). Todos os anfisbênios da amostra apresentam o processo ântero-lateral do supraoccipital (estado 1).

89. Contato do processo ântero-lateral do supraoccipital com o processo orbital do frontal: (0) ausente (Figura 72 A); (1) presente (Figura 72 B). Como citado por Kearney (2003) para os anfisbênios com a cabeça em forma de pá, o processo ântero-lateral do supraoccipital (= processo alar do proótico de Kearney 2003) é bastante alongado, podendo contatar com o processo orbital do frontal. *Leposternon scutigera* e *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais apresentam o processo ântero-lateral do supraoccipital contatando com processo orbital do frontal (estado 1).

90. Posição do quadrado em vista lateral (Kearney 2003; caracter 80): (0) quase horizontal; (1) ântero-ventralmente posicionado; (2) quase vertical. Como salientado por alguns autores (*e.g.* Kearney 2003; Rieppel & Zaher 2000; Bellairs & Kamal 1981) as diferentes posições do quadrado propostas no caracter podem refletir uma transformação ontogenética se analisadas em diferentes semaforontes, sendo necessária a análise em espécimes adultos. Segundo as análises de Kearney (2003), o quadrado ântero-ventralmente posicionado (estado 1) é uma condição primitiva para Squamata. *Leposternon* apresenta o quadrado posicionado quase totalmente na vertical (estado 2; Figura 72).

91. Forame do quadrado: (0) ausente; (1) presente. O quadrado pode apresentar em vista lateral um forame através do qual se insere a veia da maxila (Romer 1956). Entre os *Leposternon* o forame do quadrado é sempre ausente (estado 0). Nos demais anfisbênios analisados, o forame do quadrado é observado em *Rhineura floridana*, em algumas espécies de *Amphisbaena* e nas famílias Bipedidae, Blanidae e Trogonopidae.

92. Columela (Kearney 2003; caracter 81): (0) perfurada; (1) não perfurada. A columela é um osso par que se dispõe látero-anteriormente na região ótico-occipital, através do qual se dá a percepção do som. Dentre os elementos variáveis que podem ser considerados na história evolutiva dos répteis, está a presença ou ausência do forame estapedial (columelar). A ausência do forame estapedial para a passagem da artéria estapedial foi apresentada por Gauthier *et al.* (1988b) como uma sinapormofia de Squamata, apesar de haverem exceções em lagartos geconídeos e dibamídeos. Segundo aquele autor, a columela perfurada (estado 0) é uma característica primitiva observada em vários Lepidosauros não escamados e em alguns grupos de Squamata. Em anfisbênios, durante a fase embrionária a columela pode ser perfurada para a passagem da artéria estapedial, mas essa condição não é observada em espécimes adultos (Kearney 2003; Gans 1978). Entre as espécies analisadas, foi observado um pequeno forame na columela de algumas espécies de *Leposternon*, nas quais também foi observado o forame estapedial na borda da columela, sendo considerada columela não perfurada (estado 1).

93. Posição da columela: (0) ventral, não sendo visível na lateral do crânio; (1) lateral. Observamos em espécies de *Amphisbaena* o neurocrânio alargado e relativamente achatado, sendo a columela ventralizada (estado 0). Entre as espécies de *Leposternon* a columela é lateralizada (estado 1).

94. Extracolumela (Kearney 2003; caracter 82): (0) ausente; (1) presente. Com exceção de *Bipes* e *Blanus*, o sistema columelar dos anfisbênios consiste de uma columela óssea e uma extracolumela cartilaginosa ou parcialmente ossificada (Wever & Gans 1972; Gans & Wever 1975; Kearney 2003). A extracolumela alongada e estendida anteriormente ligada a mandíbula (estado 1) está presente em todos os anfisbênios, com exceção de *Bipes* e *Blanus*, gêneros que não apresentam extracolumela (Gans & Wever

## **Aviso**

A página 326 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).



epipterigóide em *Blanus*, sendo essa o segundo gênero do grupo em que foi identificada a presença do osso.

98. Palato (Kearney 2003; caracter 87): (0) não contatando com o neurocrânio (Figura 74 A); (1) contatando firmemente com a superfície ventral do neurocrânio (Figura 74 B). Em anfisbênios o palato é formado pelo pré-maxilar, maxila, pterigóide, ectopterigóide, palatino e vômer (Kearney *et. al.* 2005). Posteriormente ao palato observa-se o neurocrânio, no qual é difícil de identificar os elementos ósseos que o compõem. O neurocrânio ossificado consiste de uma região orbitotemporal representada pelo orbitosfenóides e uma região otooccipital que corresponde a fusão dos seguintes elementos ósseos: esfenóide (elemento composto que inclui o basisfenóide condocranial e o paraesfenóide dermatocranial), basioccipital, proóticos e otooccipitais (opistóticos e exoccipital) (Bever *et al.* 2005). Segundo Kearney (2003), o contato do palato com a superfície ventral do neurocrânio (estado 1) é comum a todos os representantes de *Amphisbaenia*.

99. Processos palatais do pré-maxilar (Kearney 2003; caracter 89): (0) ausente (Figura 75 A); (1) presente (Figura 75 B). Kearney (2003) observou entre os anfisbênios com a cabeça em forma de pá (rineurídeos, hiporineurídeos, e espécies dos gêneros *Dalophia*, *Leposternon* e *Monopeltis*) o pré-maxilar achatado ventralmente e estendido posteriormente em um processo palatal (estado 1) que contata a maxila. Em *Leposternon* o processo palatal do pré-maxilar estendido posteriormente, está sempre presente, podendo contatar ou não o ectopterigóide (ver a codificação da extensão do processo palatal da pré-maxila no caracter 100).

100. Extensão do processo palatal do pré-maxilar (modificado de Kearney 2003; caracter 90): (0) estendido e ultrapassando o primeiro dente do maxilar, mas sem contatar o ectopterigóide; (1) estendido além do segundo dente maxilar contactando o

ectopterigóide. O processo palatal do pré-maxilar é comum aos anfisbênios com a cabeça em forma de pá (rineurídios, hiporineurídios, *Dalophia*, *Leposternon* e *Monopeltis*) e apresenta grande variação na sua extensão. Entre as espécies de *Leposternon* os processos palatais contatam o ectopterigóide (estado 1) em *L. cerradensis*, *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *L. polystegum*, *L. scutigerum*, *L. wuchereri*, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. Kearney (2003) apresenta dentre os estados do carácter o processo palatal da pré-maxila menos alongado do que a fileira de dentes maxilares. No presente estudo não foi observada essa variação da extensão (estado 0 de Kearney 2003) e por isso não foi considerada como um estado do presente carácter.

101. Borda posterior da abertura do órgão de Jacobson (modificado de Kearney 2003, carácter 93): (0) fechada pela maxila e o vômer; (1) fechada pelo pré-maxilar e o vômer; (2) fechada pela septomaxila e o vômer; (3) fechada pelo pré-maxilar, maxila e o vômer. Kearney (2003) ao propor o carácter codificou para *Sphenodon* e lagartos poliglifanodontíneos a borda posterior da abertura do órgão de Jacobson aberta (estado 4 de Kearney 2003). Devido não termos utilizados esses táxons no presente estudo, o estado do carácter não foi incluído. Entre as espécies de *Leposternon* a borda posterior da abertura do órgão de Jacobson fechada pela maxila e vômer (estado 0) está presente em *L. boulengeri*, *L. infraorbitale*, *L. latifrontale*, *L. phocaena*, *L. octostegum*, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia, *Leposternon* sp. nov. SP2 e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. A abertura do órgão de Jacobson fechada pela pré-maxila e vômer (estado 1) em *L. sp. nov.* Chapada; pela pré-maxila, maxila e vômer (estado 3) está presente em *L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L.*

*infraorbitale*, *L. microcephalum*, *L. polystegum*, *L. scutigerum* e *Leposternon* sp. nov. MG2.

102. Crista da porção anterior do vômer: (0) ausente; (1) presente, pouco desenvolvida; (2) presente, bem desenvolvida. Analisando o crânio de *Anops kingii* observamos que nas proximidades da abertura do órgão de Jacobson se forma uma crista com as bordas internas dos vômeres (estado 2). Nas demais espécies analisadas nessa porção do vômer a crista é ausente ou pouco desenvolvida (estados 0 e 1, respectivamente). Entre as espécies de *Leposternon* a crista da porção anterior do vômer é pouco desenvolvida em *L. infraorbitale*, *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *L. polystegum* e *L. scutigerum*. Para as demais espécies do gênero a crista da porção anterior do vômer está ausente (estado 0).

103. Processos palatais da maxila alongados (modificado de Kearney 2003; caracter 94): (0) ausente; (1) presente, com os processos não pareados; (2) presente, com os processos pareados. Esse processo foi descrito por Berman (1973) para o rineurídio fóssil *Spathorhynchus fossorium*, o qual se alonga posteriormente sobre o processo ântero-lateral do pterigóide. Kearney (2003) observou a presença do processo palatal da maxila alongado e pareado (estado 1) para os gêneros *Leposternon*, *Dalophia* e *Monopeltis*. No presente estudo o alongamento dos processos palatais foi codificado em dois estados, pois entre as espécies de *Leposternon* observou-se o prolongamento dos processos palatais presentes, mas não pareados (estado 1) (*L. cerradensis*, *L. infraorbitale*, *L. kisteumacheri*, *L. polystegum*, *L. scutigerum*, *L. wuchereri*, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais e *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia) e/ou presentes e pareados (estado 2) (*L. boulengeri*, *L. latifrontale*, *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *L. octostegum*, *Leposternon* sp. nov. Mato

Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés). Apenas *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia é polimórfico para esse caracter.

104. Forame lacrimal: (0) localizado entre a sutura do pré-frontal e o ectopterigóide; (1) localizado na porção medial da maxila; (2) localizado no pré-frontal sem a participação do ectopterigóide; (3) localizado entre a maxila e o pré-frontal. Entre as espécies de *Leposternon* o forame lacrimal localizado entre a sutura do pré-frontal e o ectopterigóide (estado 0) está presente em *L. cerradensis*, *L. infraorbitale*, *L. kisteumacheri*, *L. latifrontale*, *L. microcephalum*, *L. octostegum*, *L. wuchereri*, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. O forame lacrimal localizado na porção medial da maxila (estado 1) está presente apenas em *L. polystegum*. Lacrimal localizado no pré-frontal sem a participação do ectopterigóide (estado 2) ocorre em *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais e *Leposternon* sp. nov. SP2. Lacrimal localizado entre a maxila e o pré-frontal (estado 3) está presente em *L. boulengeri* e *L. scutigeraum*.

105. Processo cultriforme do parabasisfenóide (modificado de Kearney 2003; caracter 95): (0) pequeno ou ausente, (1) alongado anteriormente, mas não ultrapassando a borda posterior dos palatinos; (2) alongado anteriormente, ultrapassando a borda posterior dos palatinos e contatando os vômeres. Kearney (2003) ao propor o carácter, apresentou o estado 1 como bem desenvolvido sem especificar sua delimitação. Nós limitamos o estado 1 aos processos alongados mas que não ultrapassam a borda posterior dos palatinos. *Leposternon* apresenta o processo cultriforme do parabasisfenóide alongado ultrapassando a borda posterior dos palatinos (estado 2), exceto em *L. boulengeri* e *L. phocaena* em que o processo cultriforme do parabasisfenóide não ultrapassa a borda posterior do palatino (estado 1).

106. Contato vômer-pterigóide (Kearney 2003; caracter 96): (0) ausente (Figura 76 A); (1) presente (Figura 76 B). Segundo Kearney (2003), em anfisbênios o contato do vômer com pterigóide (estado 1) ocorre em algumas espécies fósseis (Kearney 2003). Em nossa amostragem observamos o contato do vomer com o pterigóide apenas em *Amphisbaena fuliginosa* (estado 1). Segundo Kearney (2003), na ausência do contato vomer-pterigóide ocorre o contato dos palatinos. Desconsideramos a afirmação de contato dos palatinos, pois essa informação não pode ser confirmada na análise dos crânios não desarticulados.

107. Prolongamento palatal bifurcado do pterigóide (Kearney 2003; caracter 97): (0) ausente (Figura 76 A); (1) presente (Figura 76 B). O prolongamento palatal bifurcado do pterigóide está ausente (estado 0) em grupos recentes de anfisbênios, sendo observado em representantes fósseis de Rhineuridae (estado 1) (*Dyticonastis rensbergeri*, *Spathorhynchus fossorium*) (Kearney 2003).

108. Processo maxilar do pterigóide: (0) ausente, com o ectopterigóide sendo visto ventralmente compondo a borda lateral do crânio (Figura 76 B); (1) presente, com o ectopterigóide sendo visto ventralmente bordado pela maxila e o processo maxilar do pterigóide (Figura 76 A). Em *Leposternon*, é observado em vista ventral o pterigóide compondo a lateral do crânio através de um prolongamento anterior, o qual é apresentado aqui como processo maxilar do pterigóide (estado 1).

109. Fenestra suborbital (Kearney 2003, caracter 98): (0) ausente, completamente fechada (Figura 74 B); (1) presente e pequena; (2) presente e grande (Figura 74 A). Em anfisbênios a fenestra suborbital está ausente (estado 0) devido ao firme contato dos ossos pterigóide, ectopterigóide e palatino (Kearney 2003).

110. Processo palatal do ectopterigóide: (0) único; (1) levemente bifurcado; (2) fortemente bifurcado Na amostra analisada, em vista ventral, o ectopterigóide foi

observado na porção látero-medial do crânio, contatando anteriormente a maxila e/ou pré-maxilar, lateralmente o palatino e posteriormente o pterigóide. A porção posterior do ectopterigóide pode ser único e arredondado (estado 0) ou bifurcado. Quando bifurcado esse pode ser levemente, tendo ramos curtos (estado 1); ou fortemente, tendo ramos mais alongados (estado 2). Entre as espécies de *Leposternon* observamos a porção posterior do ectopterigóide não bifurcada (estado 0) em *L. infraorbitale* e *Leposternon* sp. nov. ARG. Levemente bifurcada (estado 1) em *L. cerradensis*, *L. latifrontale*, *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *L. scutigerum*, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. SP2 e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. Fortemente (estado 2) em *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia.

111. Contato do palatino com o ectopterigóide em vista ventral (modificado de Kearney 2003, caracter 99): (0) presente na porção ântero-medial do ectopterigóide e ântero-lateral do palatino (Figura 74 A); (1) ausente, devido a presença do prolongamento lateral do pterigóide (Figura 76 B); (2) presente ao longo da borda medial do ectopterigóide e da borda lateral do palatino (Figura 74 B e 76 A). Em vista ventral, na amostra analisada, o contato do palatino com o ectopterigóide apenas na porção ântero-medial do palato está presente em *Dibamus argenteus* e nos teídeos *Teiurus teyou* e *Tupinambis nigropunctatus* (estado 0). Entre os anfisbênios o contato ao longo da borda medial do ectopterigóide e da borda lateral do palatino (estado 2) está presente nos representantes de todas as famílias. Apenas em *Amphisbaena dubia* e *Spathorhynchus fossorium* o contato do palatino com o ectopterigóide é ausente (estado 1), impedido pelo prolongamento lateral do pterigóide. Kearney (2003) afirmou ser ausente o contato do palatino com o ectopterigóide em serpentes e em alguns outros grupos de lagartos, considerando que a borda da fenestra suborbital é composta pela

## **Aviso**

As páginas 333–335 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

fortemente elevado, com o forame magno aberto dorsalmente (Figura 79 B). Para os anfisbênios, foi observado em algumas espécies com a cabeça em forma de pá, (rineurídios, *Dalophia*, *Leposternon* e *Monopeltis*) o forame magno e o côndilo occipital deslocado dorsalmente (estado 1). Kearney (2003) apresentou nesse caracter, além da posição do côndilo em relação ao forame magno, a variação em relação ao tamanho. No presente estudo não foi incluído o tamanho do côndilo occipital como proposto por Kearney (2003), pois esse não foi correlacionado a qualquer outra medida do crânio.

120. Ondulação do osso coronóide (em vista medial): (0) ausente, sendo o coronóide liso; (1) presente, pouco destacado; (2) presente, bem destacado. O osso coronóide, juntamente com o dentário constitui a porção dorsal de cada ramo da mandíbula e forma o processo coronóide da mandíbula. Em vista lateral é delimitado pelo osso dentário anteriormente e o osso composto inferiormente, expondo apenas um pequeno prolongamento em direção ventral (Figura 48 B). Em vista medial constitui grande parte da porção póstero-medial da mandíbula, apresentando leve concavidade na região superior (Figura 48 C). O osso coronóide estende-se ventralmente até o nível do forame mandibular posterior e ventral-anteriormente até a porção anterior do angular, delimitando a borda superior do canal de Meckel e bordeando a porção superior do forame mandibular anterior. Em algumas espécies de *Leposternon* em vista medial foi observada uma ondulação no osso coronóide, a qual é presente, mas pouco perceptível (estado 1) em *L. boulengeri*, *L. infraorbitale*, *L. microcephalum*, *L. polystegum*, *L. octostegum*, *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia, *Leposternon* sp. nov. SP2 e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. Ondulações do coróide presente e bem destacadas (estado 2) está presente em *L.*



## **Aviso**

A página 337 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

dos dentes a serem substituídos são observados em *Leposternon* sp. nov. ARG e *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais (estado 1). Nas demais espécies os dentes de reposição se desenvolvem na base dos dentes a serem substituídos (estado 0).

124. Forames nutritivos: (0) ausente ou reduzido (Figura 81 A); (1) presente e bem desenvolvidos (Figura 81 B).

125. Número de dentes pré-maxilares (adaptado de Kearney 2003; caracter 113): (0) um; (1) três; (2) quatro; (3) cinco; (4) seis; (5) sete; (6) dez. Kearney (2003) codificou o caracter em dois estado, os quais se distinguiam, basicamente, entre poucos ou muitos. Nós consideramos cada variação observada como um estado do caracter, pois acreditamos que esta é a forma mais correta de apresentar a série de transformação. Para *Leposternon* um baixo número de dentes pré-maxilares foram observados em *L. boulengeri*, *L. octostegum*, *L. polystegum* e *L. scutigerum* (estado 0, um dente pré-maxilar) e *L. latifrontale* (estado 1, três dentes). Foram observados cinco dentes (estado 3) em *L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. infraorbitale*, *L. wuchereri*, *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. SP2. Seis dentes (estado 4) foram observados em *L. infraorbitale*, *L. phocaena*, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. Sete dentes (estado 5) foram observados em *L. microcephalum*, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais e *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia.

126. Dente único disposto na porção médio-ventral do pré-maxilar: (0) ausente; (1) presente. Nos anfisbênios é constante a presença de um dente na porção ântero-medial ventral do pré-maxilar (estado 1), o qual pode ser bem maior que os demais dentes da pré-maxila ou não (ver a codificação da variação de tamanho no caracter 127).

127. Dente mediano do pré-maxilar: (0) de tamanho similar aos demais dentes do pré-maxilar; (1) maior do que os demais dentes do pré-maxilar. Alguns autores observaram em anfisbênios um dente ampliado na porção mediana do pré-maxilar, o qual pode representar uma reposição do dente do ovo (estado 1) (Bogert 1964; Edmund 1969; Gans 1978). Nós observamos que o dente medial da pré-maxila pode variar de tamanho em relação aos demais dentes da pré-maxila e em relação aos dentes maxilares (ver a codificação da variação em relação aos dentes da maxila no carácter 128). Para *Leposternon* o dente pré-maxilar mediano de tamanho similar aos demais dentes da pré-maxila (estado 0) está presente em *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia, *Leposternon* sp. nov. SP2 e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés.

128. Dente mediano do pré-maxilar: (0) reduzido em relação aos dentes da maxila; (1) mediano em relação ao maior dente da maxila; (2) de tamanho similar ao maior dente da maxila.

129. Implantação dos dentes (Kearney 2003; carácter 115): (0) pleurodonte; (1) acrodonte. Dentre os anfisbênios, apenas representantes de Trogonophidae apresentam os dentes diretamente “soldados” no osso (estado 0), acrodontia, ao invés de estar inserido em alvéolos, pleurodontia (estado 1).

130. Orientação dos dentes (Kearney 2003; carácter 116): (0) em linha reta; (1) ligeiramente curvado. Segundo Kearney (2003), a maioria dos anfisbênios apresenta os dentes ligeiramente curvado (estado 1). O estado (0) é observado em alguns fósseis. Em *Leposternon* ocorre sempre o leve curvamento dos dentes (Figuras 48, 54 E e F, 70 e 81).

131. Contagem dos dentes maxilares (adaptado de Kearney 2003; carácter 117): (0) dois; (1) três; (2) quatro; (3) cinco; (4) seis. Entre as espécies de *Leposternon* foi observado o número de dentes maxilares variando entre dois a cinco dentes. A presença

de dois dentes (estado 0) foi observada em *L. boulengeri*, *L. latifrontale* e *L. polystegum*. Três dentes (estado 1) foram observados em *L. wuchereri* e *Leposternon* sp. nov. MG2. Quatro dentes (estado 2) foram observados em *L. cerradensis*, *L. infraorbitale*, *L. kisteumacheri*, *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. A presença de cinco dentes (estado 3) foi observada em *L. scutigera* e *Leposternon* sp. nov. Chapada.

132. Fileira de dentes maxilares (Kearney 2003; caracter 118): (0) disposta em linha contínua com os dentes pré-maxilares; (1) disposta fora da fileira dos dentes pré-maxilares. Segundo Kearney (2003) a fileira de dentes maxilares disposta fora da fileira dos dentes pré-maxilares (estado 1) é comum aos anfisbênios com a cabeça em forma de pá, não sendo observado em nenhum outro Squamata. Nossas análises corroboram a afirmação de Kearney (2003), sendo constante em *Leposternon* a fileira de dentes maxilares não alinhada à fileira de dentes pré-maxilares (Figura 75 B).

133. Borda posterior do dentário em vista lateral: (0) quase em linha reta (Figura 82 A); (1) com muitas angulações (Figura 82 B); (2) irregular (Figura 82 C); (3) fortemente bifurcado (Figura 82 D). Em *Leposternon* a borda posterior do dentário em vista lateral é sempre bifurcada (estado 3), padrão também observado nos gêneros *Amphisbaena*, *Anops*, *Aulura*, *Bronia*, *Cadea*, *Dalophia* e *Monopeltis*. A borda posterior do dentário quase em linha reta (estado 0) é comum às espécies da Família Trogonophidae. A borda posterior do dentário irregular (estado 1) ocorre em Bipedidae e Blanidae. A borda posterior do dentário irregular (estado 2) ocorre em *Rhineura* e *Spathorhynchus*.

134. Borda inferior do coronóide em vista medial: (0) disposta anteriormente à borda do forame mandibular posterior; (1) alongado até a porção anterior da borda

posterior do forame mandibular posterior; (2) alongado lateralmente até a borda posterior do forame mandibular posterior; (3) ultrapassando o forame mandibular posterior.

135. Contagem dos dentes mandibulares (= dentário) (adaptado de Kearney 2003; caracter 119): (0) quatro; (1) cinco; (2) seis; (3) sete; (4) oito; (5) nove; (6) 16. A contagem dos dentes mandibulares em anfisbênios variou de 5–8. Entre os *Leposternon* foram observados cinco dentes (estado 2) em *L. boulengeri*, *L. infraorbitale*, *L. polystegum*, *L. octostegum*, *L. scutigerum*, *Leposternon* sp. nov. Chapada e *Leposternon* sp. nov. SP2. Seis dentes (estado 2) foram observados em *L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. latifrontale*, *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *L. wuchereri*, *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia, *Leposternon* sp. nov. SP2 e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. Sete dentes (estado 3) foram observados em *L. infraorbitale* e *Leposternon* sp. nov. Chapada. Dentre as espécies do gênero são polimórficos para esse caracter *L. infraorbitale* (seis e sete dentes), *Leposternon* sp. nov. Chapada (cinco e sete dentes) e *Leposternon* sp. nov. SP2 (cinco e seis dentes).

136. Processo dentário do coronóide, em vista lateral (Kearney 2003; caracter 121): (0) ausente; (1) presente. Lee (1998) afirmou ser ausente em anfisbênios o processo lateral do coronóide sobreposto ao mandibular. No entanto, segundo Kearney (2003) um processo ântero-lateral do coronóide sobrepondo a superfície dorso-lateral do mandibular ocorre dentre os anfisbênios viventes em *Rhineura floridana* e *Zygaspis*, e em alguns táxons fósseis (e.g. *Dyticonastis rensbergeri*, *Macrorhineura skinneri*, *Spathorhynchus*). Com base nas observações do crânio de *R. floridana* e nas informações bibliográficas das demais espécies, nós concordamos com as considerações de Kearney (2003).

137. Processo coronóide do dentário, em vista lateral (Kearney 2003; caracter 120): (0) ausente (Figura 82 A, B e D); (1) presente, estendido dorsalmente sobre a superfície ântero-lateral do coronóide (Figura 82 C). Segundo Kearney (2003) o processo coronóide do dentário projetando-se póstero-dorsalmente atrás do último dente da mandíbula e sobrepondo o coronóide, ocorre em muitos representantes de Squamata. Na amostra atual, dentre os anfisbênios o processo coronóide do dentário é ausente (estado 0) em *Dyticonastis rensbergeri*, *Rhineura floridana*, *Spathorhynchus fossorium* e *S. natronicus*.

138. Disposição do processo coronóide do dentário, em vista lateral: (0) não recobrimdo a porção superior do coronóide (Figura 83 A); (1) recobrimdo parte da porção lateral do coronóide o qual é visto bifucardo (Figura 83 B). Em *Leposternon* o processo coronóide do dentário não recobrimdo a porção superior do coronóide (estado 0) é observado em *L. boulengeri*, *L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. latifrontale*, *L. microcephalum*, *L. polystegum*, *L. scutigerum*, *L. wuchereri*, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais e *Leposternon* sp. nov. SP2. O processo coronóide do dentário recobrimdo a porção lateral do coronóide o qual é visto bifucardo (estado 1) é observado em *L. infraorbitale*, *L. octostegum*, *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés.

139. Formato do processo anterior do coronóide, em vista medial: (0) coniforme; (1) arredondado dorsalmente. Em *Leposternon* o processo anterior do coronóide é sempre coniforme, afinando gradualmente (Figuras 84 B).

140. Processo anterior do coronóide (em vista medial): (0) ausente; (1) curto não ultrapassando o forame mandibular anterior; (2) alongado alcançado a fileira de dentes mandibulares. Na amostra analisada o processo anterior do coronóide ausente

(estado 0) foi observado em *Dibamus argenteus*. Em *Leposternon* o processo anterior do coronóide é sempre alongado ultrapassando o forame mandibular até a fileira de dentes mandibulares (estado 2; Figura 84 B). Nos demais anfisbênios foi observado tanto o processo ausente (estado 1; Figura 84 A) quanto alongado (estado 2).

141. Processo retroarticular (adaptado de Kearney 2003; caracter 122): (0) ausente (Figura 82 A); (1) presente, reduzido (Figura 82 B); (2) presente, bem desenvolvido (Figura 82 C e D). Na amostra do presente estudo, entre os representantes de *Amphisbaenia* o processo retroarticular é ausente (estado 0) em *Agamodon anguliceps*, *Anops kingii*, *Diplometopon zarudnyi* e nas espécies dos gêneros *Amphisbaena* e *Bronia*. Kearney (2003) ao apresentar o caracter considerou a ausência ou presença do processo retroarticular (estados 0 e 1, respectivamente). Diferentemente da consideração de ausência apresentada por Kearney para os gêneros *Bipes* e *Blanus*, Gans & Montero (2009) consideraram a presença de um processo retroarticular reduzido para esses gêneros. Considerando as observações de Gans & Montero (2009) nós adicionamos aos estados do caracter a presença em tamanho reduzido (estado 1) e bem desenvolvido (estado 2). Nós observamos o processo retroarticular reduzido (estado 1) em *Aulura anomala*, *Bipes biporus*, *Blanus cinereus*, *Cadea blanoides* e *Trogonophis wiegmanni*. O processo retroarticular bem desenvolvido (estado 2) é observado em todas as espécies de *Leposternon*, assim como em *Dalophia longicauda*, *Dyticonastis rensbergeri*, *Monopeltis capensis*, *Rhineura floridana*, *Spathorhynchus fossorium* e *S. natronicus*.

142. Formato do processo retroarticular (Kearney 2003; caracter 123): (0) estendido posteriormente; (1) deflexionado descendentemente. Segundo Kearney (2003) em alguns anfisbênios com a cabeça em formato de pá, o processo retroarticular

da mandíbula é deflexionado descendentemente. Em *Leposternon*, todas as espécies apresentam o processo retroarticular deflexionado (estado 1).

143. Esplénial (Kearney 2003; caracter 124): (0) presente; (1) ausente. A presença do esplénial na mandíbula dos anfisbênios é variável (Gans & Montero 2009). Quando presente, o osso esplénial aparece como uma reduzida placa lisa na porção medial da maxila. O esplénial localiza-se anteriormente ao forame mandibular, recobrando o canal de Meckel e paralelo ao osso angular (Oelrich 1956; Gans & Montero 2009). Em *Leposternon* o esplénial é sempre ausente (estado 1).

144. Canal de Meckel (Kearney 2003; caracter 125): (0) em um canal aberto; (1) aberto anteriormente; (2) fechado anterior, (3) em um canal totalmente fechado. Segundo Gans & Montero (2009), *Rhineura floridana* apresenta o canal de Meckel fechado (estado 2). Entre os *Leposternon* com exceção de *L. boulegeri*, *L. octostegum*, *L. phocaena* e *Leposternon* sp. nov. SP2 que apresentam o canal de Meckel fechado anteriormente (estado 2), as espécies apresentam o canal de Meckel aberto anteriormente (estado 0).

145. Camada subdental (Kearney 2003, caracter 126): (0) pequena ou ausente (Figura 85 A); (1) presente e bem desenvolvida (Figura 85 B). A camada subdental é uma extensão lingual do dentário originada a partir da área em que os dentes do dentário estão fixados (Conrad 2008). Segundo Estes *et al.* (1988) e Kearney (2003) é comum nos anfisbênios uma fileira subdental pequena ou ausente (estado 0). No presente estudo, entre as espécies de *Leposternon* nós interpretamos como presente e desenvolvida a camada subdental (estado 1) em *L. boulegeri*, *L. cerradensis*, *L. infraorbitale*, *L. latifrontale*, *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais e *Leposternon* sp. nov. SP2.



146. Osso composto pós-dentário (Kearney 2003, caracter 127): (0) ausente; (1) presente. A presença de ossos pós-dentários fusionados é observada em Serpentes (Bellairs & Kamal, 1981), lagartos dibamídeos (Greer, 1985; Rieppel, 1984) e a maioria dos anfisbênios (Montero *et al.* 1999; Zangerl, 1944), sendo a fusão relatada para o período embrionário (Montero *et al.* 1999).

147. Região pós-coronóide da mandíbula (Kearney 2003; caracter 128): (0) com o comprimento aproximadamente igual à região pré-coronóide; (1) curto em relação à região pré-coronóide. Em vista medial, observamos uma variação relativa de tamanho nas porções pré e pós-coronóideas. Entre os anfisbênios da presente amostra a região pós-coronóide da mandíbula com o comprimento aproximadamente igual à região pré-coronóide (estado 0) é observado em *Dalophia*, *Dyticonastis*, *Leposternon*, *Monopeltis*, *Rhineura* e *Spathorhynchus*. Os demais anfisbênios apresentam a região pós coronóidea curta em relação à região pré-coronóide (estado 1).

148. Tamanho dos dentes mandibulares (adaptado de Kearney 2003; caracter 129): (0) de tamanho similar do primeiro ao último dente em sentido ântero-posterior; (1) reduzindo de tamanho em sentido ântero-posterior; (2) irregular. Kearney (2003) observou o tamanho dos dentes mandibulares constante em sentido ântero-posterior (estado 0) para a maioria dos anfisbênios e aumentando no sentido ântero-posterior (estado 1) para alguns fósseis. Na amostra do presente estudo não foi observado o tamanho dos dentes mandibulares aumentando em sentido ântero-posterior (estado 2 de Kearney 2003). Adicionalmente, nós observamos os dentes mandibulares reduzindo de tamanho em sentido ântero-posterior (estado 1) e de tamanhos irregulares (estado 2) para os anfisbênios. Na maioria das espécies de *Leposternon* o tamanho dos dentes mandibulares é irregular (estado 2), exceto em *L. boulengeri*, *L. phocaena*, *L.*

## **Aviso**

A página 346 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

153. Esterno (Kearney 2003; caracter 146): (0) ausente; (1) presente, pequeno; (0) presente, bem desenvolvido.

154. Escapulocoracóide (Kearney 2003; caracter 144): (0) ausente; (1) presente, pequeno; (2) presente, bem desenvolvido. Segundo Kearney (2003) o escapulocoracóide bem desenvolvido (0) é uma condição primitiva para os Squamatas.

### **Resultados e discussão**

Foram utilizados 154 caracteres morfológicos codificados para as 22 espécies do grupo interno e 28 espécies do grupo externo. Quatro espécies de *Leposternon* representadas apenas pelos holótipos (*Leposternon* sp. nov. AC, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *Leposternon* sp. nov. Pará e *Leposternon* sp. nov. PNGSV) não foram analisadas quando a morfologia craniana. Foram encontradas 141 árvores mais parcimoniosas, com comprimento de 869 passos, índice de consistência (IC) de 32 e índice de retenção (IR) de 64. A árvore de consenso estrito obtida das árvores igualmente parcimoniosas apresentou 21 nós colapsados e está apresentada na Figura 86.

*Leposternon* é um grupo monofilético com 16 sinapomorfias (ver tópico “Monofilia e relacionamento das espécies de *Leposternon*” abaixo) sendo observados na árvore de consenso estrito das árvores mais parcimoniosas dois clados principais para 10 das 22 espécies (clados l e m; ver Figura 86). O grupo irmão de *Leposternon* é o clado formado por *Dalophia*, *Dyticonastis*, *Monopeltis*, *Rhineura* e *Spathorhynchus* (clado h), sendo *Aulura anomala* a espécie irmã de todas as espécies do clado g (Figura 86).

A monofilia de Rhineuroidea como apresentada por Kearney (2003) é corroborada no presente estudo. O grupo é caracterizado por sete sinapomorfias, duas dessas exclusivas: presença de escamas peitorais modificadas e cauda dorso-

ventralmente aplanada em corte transversal. A principal diferença dos nossos resultados em relação ao estudo de Kearney é o posicionamento de *Leposternon*, que nesse trabalho encontra-se como grupo irmão do clado formado por *Dalophia* e *Monopeltis*, que por sua vez é irmão do clado formado pelas espécies de Rhineuridae (clado i). No trabalho de Kearney, *Leposternon* aparece em um clado pouco resolvido dentro de Rhineuroidea (ver Figura 87 B).

Apesar dos objetivos do presente estudo não incluir uma hipótese de relacionamento filogenético para Amphisbaenia, apresentaremos a seguir o agrupamento filogenético observado no presente estudo para os táxons utilizados como grupo externo.

No presente estudo, Dibamidae aparece como grupo irmão de, Amphisbaenia (clado a, Figura 86), corroborando a grande maioria dos trabalhos filogenéticos de Squamata (*e.g.* Estes *et al.* 1988; Kearney 2003). A monofilia de Amphisbaenia é estruturada com base em 10 sinapomorfias: 1) corpo dividido em anéis (caracter 3, estado 0), 2) escamação cloacal distinta da escamação ventral (caracter 23, estado 1), 3) contato do processo nasal do pré-maxilar em contato com o frontal (caracter 38, estado 1), 4) sutura dos ossos frontais e o parietal em vista dorsal fortemente interdigitalizada (caracter 56, estado 2), 5) porção látero-posterior do parietal sem variação de tamanho em relação a porção mediana (caracter 65, estado 1), 6) ausência da bifurcação do prolongamento palatal do pterigóide (caracter 106, estado 0), 7) contato do palatino com o ectopterigóide presente ao longo da borda látero-posterior do ectopetrigóide e da borda lateral do processo maxilar do pterigóide (caracter 110, estado 2), 8) presença de dente único disposto na porção médio ventral do pré-maxilar (caracter 125, estado 1), 9) processo anterior do coronóide curto (caracter 139, estado 1) e 10) fileira subdental ausente ou pequena (caracter 145, estado 0).

Para as famílias reconhecidas de *Amphisbaenia* (*sensu* Kearney 2003; Kearney & Stuart 2004; e Vidal *et al.* 2008), estão estruturadas em grupos distintos os representantes de Bipedidae, Blanidae, Rhineuridae (clado j) e Trogonophidae (clado b) (Figura 86). Com a nossa série de dados não encontramos resolução quanto ao relacionamento de Cadeidae, estando *Cadea blanoidea* em uma politomia com os representantes dos gêneros *Amphisbaena* e *Anops*, ambos da família Amphisbaenidae (Figura 86).

Amphisbaenidae (*Amphisbaena*, *Anops* e *Bronia* no presente estudo) não formou um grupo monofilético sendo alguns táxons observados com agrupamento não resolvido com a família Cadeidae (clado e) e a superfamília de Rhineuroidea (clado f) (Figura 86). Nós acreditamos que a não resolução de Amphisbaenidae se deve a pouca amostragem dos táxons da família.

Trogonophidae é o grupo irmão de todos os outros anfisbênios e está relacionado com Bipedidae. Rhineuridae por sua vez aparece como parte integrante de um clado mais derivado, a Superfamília Rhineuroidea (clado 20 de Kearney 2003) (clado f). Tanto Rhineuridae quanto Trogonophidae compoem clados relativamente bem suportados (SGB = 7 e REP = 6,67 em ambas as famílias).

Bipedidae é o grupo irmão do clado formado por Blanidae + todos os representantes de Amphisbaenidae e Rhineuroidea (clado d). Os representantes de Amphisbaenidae estão mais relacionados ao clado formado por *Aulura*, *Dalophia*, *Leposternon*, *Monopeltis*, *Rhineura* e *Spathorhynchus* (clado f; Rhineuroidea de Kearney 2003) do que aos demais anfisbênios (Figura 86).

Nas propostas filogenéticas apresentadas para *Amphisbaenia* nesta década (Kearney 2003; Kearney & Stuart 2004; Macey *et al.* 2004; Townsend *et al.* 2004; Vidal *et al.* 2008; e Mott & Vieites 2009) as famílias Rhineuridae e Trogonophidae

foram as que apresentaram agrupamentos mais variáveis (Figura 87). No estudo morfológico de Kearney (2003) a família Trogonophidae aparece como grupo irmão de Amphisbaenidae (grupo sem sinapormofia não ambígua); e Rhineuridae relacionada aos gêneros *Aulura*, *Dalophia*, *Monopeltis* e *Leposternon* (Figura 87 B). Por outro lado, em todas as propostas filogenéticas com base em evidências moleculares a família Rhineuridae (representada por *Rhineura floridana*) aparece como o grupo irmão de todos os demais anfisbênios (Figura 87 A, B, C e D). A família Trogonophidae por sua vez aparece sempre como o grupo irmão de Amphisbaenidae, exceto em nossa proposta, na qual a família aparece como grupo irmão de todos os demais anfisbênios (Figura 87 A).

#### **Monofilia e relacionamento das espécies de *Leposternon***

A monofília de *Leposternon* foi bem suportada com valores de SGB de 8 e REP de 7,63. O gênero é caracterizado por 16 sinapomorfias não ambíguas: 1) focinho levemente pontudo (caracter 1, transformação 0 → 1), 2) região pós-gular sem anéis corporais (caracter 6, transformação 0 → 1), 3) escudo nasal ausente (caracter 7, transformação 1 → 0), 4) abertura nas narinas no escudo rostronasal (caracter 8, transformação 1 → 2), 5) lateral dos frontais compostas pelos escudos pré-frontais e supraoculares (caracter 10, transformação 3 → 0), 6) escudos infralabiais em número de dois (caracter 14, transformação 2 → 1), 7) sulco ventral presente (caracter 21, transformação 0 → 1), 8) processo rostral do pré-maxilar com formato de T (caracter 35, transformação 0 → 1), 9) processo nasal do pré-maxilar alongado ultrapassando a sutura do nasal com o frontal (caracter 37, transformação 2 → 0), 10) ossos nasais em vista dorsal alongado mas menos estendido do que o maxilar e o pré-maxilar (caracter 45,

transformação 0 → 1), 11) margem nasal fechada pelo pré-maxilar e o maxilar (caracter 49, transformação 0 → 2), 12) sutura dos ossos frontais com o parietal em vista dorsal levemente interdigitalizado (caracter 56, transformação 0 → 1), 13) processo rostral da maxila presente (caracter 74, transformação 0 → 1), 14) borda do processo frontal da maxila arredondado (caracter 77, transformação 0 → 1), 15) osso esquamosal de formato irregular e tamanho reduzido (caracter 79, transformação 0 → 2) e 16) osso esquamosal posicionado na porção dorsal do crânio e anterior a porção distal do quadrado (caracter 80, transformação 1 → 0). Dessas, quatro são exclusivas para o gênero: 1) região pós-gular sem anéis corporais, 2) escudo nasal ausente, 3) abertura nas narinas no escudo rostronasal e 4) processo rostral do pré-maxilar em formato de T.

Gans (1971a) ao revisar o gênero *Leposternon* sugeriu que a variação morfológica de muitas espécies não representava diagnoses válidas e com base nesse argumento sinonimizou à *L. microcephalum* muitas espécies de diferentes de regiões (ver seção “Taxonomia utilizada e delimitação dos táxons terminais” no Material e Métodos). Nossas análises indicam que grande parte das espécies que compõe a extensa lista sinonímica de *L. microcephalum* (sensu Gans 1971a) incluída na presente análise trata-se de táxons distintos e não relacionados filogeneticamente com *L. microcephalum*.

Dois clados principais foram estruturados com as espécies de *Leposternon*, o clado l formado por *L. microcephalum* e *L. phocaena*; e o clado m formado por *L. wuchereri*, *L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. polystegum*, *L. octostegum*, *L. scutigerum*, *Leposternon* sp. nov. MG2 e *Leposternon* sp. no. PNGSV, espécies estruturadas em sete clados conforme apresentados abaixo (clados m, n, o, p, q, r e s; Figura 86)

**Clado “l”.** Formado por *Leposternon microcephalum* e *L. phocaena* esse clado é estruturado por quatro sinapormofias não ambíguas: 1) ausência do contato dos ossos nasais com o processo rostral do pré-maxilar em vista dorsal (caracter 46; estado 0); 2) crista vomeriana presente, mas pouco destacada (caracter 101, estado 1); 3) processos palatais da maxila alongados e pareados (caracter 102; estado 2); e 4) elemento X com a depressão central pouco perceptível (caracter 114; estado 1). *Leposternon phocaena* foi considerada por Gans (1971a) um sinônimo *junior* de *L. microcephalum*. No entanto, essas espécies estão geograficamente separadas e morfológicamente bem diagnosticadas (ver seção “Delimitação dos táxons terminais”). Atualmente tem-se registro de *L. microcephalum* em áreas de Mata Atlântica e Cerrado (Figura 5) e *L. phocaena* em algumas localidades das ecorregiões Chaco, Espinal, Pampa e Yungas (Figura 18). Essa distribuição nos permite inferir que a distinção dessas espécies tenha ocorrido em decorrência da utilização do hábitat. *Leposternon microcephalum* é uma espécie relacionada principalmente a ambientes florestais da Mata Atlântica que, provavelmente, se expandiu para áreas abertas do Cerrado em uma distribuição horizontal. *Leposternon phocaena*, por sua vez, ocorre em áreas abertas na porção ocidental do Rio Paraguai, sendo a área de Yungas Bolivianas (ambiente florestado) o extremo de sua distribuição a oeste.

**Clado “m”.** Clado formado por *Leposternon wuchereri*, *L. octostegum*, *L. scutigerum* e as espécies com poros (*L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. polystegum*, *Leposternon* sp. nov. MG2 e *Leposternon* sp. nov. PNGSV) (Figura 86). No clado m *L. wuchereri* é a espécie irmã do clado formado por as espécies com poros (*L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. polystegum*, *Leposternon* sp. nov. MG2 e *Leposternon* sp. nov. PNGSV) e o clado de *L. octostegum* e *L. scutigerum* (Figura 86). Neste clado observa-se um suporte de Bremer de 2 e REP de 1,91, relativamente baixo em relação ao clado



de *Leposternon* (SGB = 7), mas, por outro lado, caracteriza o clado com o SGB de valor mais alto entre as espécies de *Leposternon*, pois para a maioria das espécies não foi observado resolução do seu agrupamento (Figura 86). O clado m é estruturado por três sinapomorfias: 1) borda da abertura do órgão de Jacobson fechada pelo pré-maxilar, maxilar e vômer (caracter 100, transformação 0 → 3); 2) ondulação do coronóide (vista medial) presente e bem destacado (caracter 119, transformação 1 → 2); e 3) borda posterior do coronóide (vista medial) alongado lateralmente até a borda posterior do forame mandibular posterior (caracter 133, transformação 1 → 2).

**Clado “n”.** O Clado n inclui as espécies com poros de *Leposternon* + *L. octostegum* e *L. scutigerum*. Esse clado apresenta o SGB de 2 e REP de 1,91 e seis sinapomorfias: 1) lateral dos frontais composto por um escudo único que ocupa o espaço do pré-frontal e do supraocular (caracter 10, transformação 0 → 1); 2) poros pré-cloacais presentes (caracter 27, transformação 0 → 1); 3) forame rostroventral do pré-maxilar ausente (caracter 41, transformação 1 → 0); 4) forame apical presente entre os ossos nasais e pré-frontal (caracter 42, transformação 0 → 1); 5) margem nasal fechada pelo maxilar e o nasal (caracter 49, transformação 2 → 0); 6) processo rostral da maxila ausente (caracter 74, transformação 1 → 0). *Leposternon cerradensis* é a espécie irmã das demais espécies do clado.

Comparando nossos resultados com a filogenia molecular de Mott & Vieites (2009), única proposta filogenética com mais de uma espécie de *Leposternon* (Tabela 1), observamos que os espécimes de *Leposternon polystegum* (espécie com poros utilizada na análise de Mott & Vieites) formam um clado irmão das demais espécies do gênero (Figura 89). Apesar da amostra relativamente pequena de espécies de *Leposternon* (cinco espécies, ver Figura 89) utilizados naquele estudo, ele corrobora

nossos resultados quanto a distinção cladística das espécies com e sem poros e o monofiletismo do gênero.

**Clado “o”.** Nesse clado é observado que *Leposternon kisteumacheri* é a espécie irmã do clado formado por *Leposternon* sp. nov. MG2, *L. polystegum*, *Leposternon* sp. nov. PNGSV, *L. scutigerum* e *L. octostegum*. Esse clado apresenta o SGB de 1 e REP de 0,95 sendo estruturado por uma única sinapomorfia: presença de três escudos infralabiais (caracter 14, transformação 1 → 2).

**Clado “p”.** Nesse clado é observado *Leposternon* sp. nov. MG2 como espécie irmã de um clado formado pelas espécies com poros + *L. octostegum* e *L. scutigerum* (clado s). Clado relativamente pouco suportado (SGB = 1; REP = 0,95) é estruturado por duas sinapomorfias: 1) ondulação do coronóide presente, mas pouco destacada (caracter 119, transformação 2 → 1); e 2) três dentes maxilares (caracter 130, transformação 2 → 1).

**Clado “q”.** Esse clado é formado por o clado composto por as espécies com poros *L. polystegum* e *Leposternon* sp. nov. PNGSV (clado r) e o clado composto por *L. octostegum* e *L. scutigerum* (clado s). Apesar da grande diferença morfológica observada entre as espécies que compoem o clado, esse é moderadamente suportado (SGB = 2; REP 1,91) e apresenta quatro sinapomorfias: 1) queratinização do rostronasal presente (caracter 12, transformação 0 → 1); 2) sutura dos ossos nasais e frontais levemente interdigitalizada (caracter 55, transformação 3 → 4); 3) presença de um dente pré-maxilar (caracter 124, transformação 3 → 0); e 4) presença de três dentes mandibulares (caracter 134, transformação 2 → 1).

**Clado “r”.** O clado formado por as espécies *Leposternon polystegum* e *Leposternon* sp. nov. PNGSV é fracamente suportado (SGB = 1; REP = 0,95) e apresenta uma única sinapomofia: três escudos supralabiais (caracter 13, transformação

1 → 2). Nós acreditamos que o número reduzido de sinapomorfias compartilhadas por esse clado deva-se a ausência de informações osteológicas para *Leposternon* sp. nov. PNGSV, espécie representada por um único espécime (MZUSP 93158, holótipo).

**Clado “s”.** O clado formado por as espécies *Leposternon octostegum* e *L. scutigera* (SGB = 2; REP = 1,91) apresenta sete sinapomorfias: 1) escamas peitorais modificadas e em pequeno número (caracter 4, transformação 1 → 2); 2) escamas peitorais alongadas, sendo mais largas do que longas (caracter 5, transformação 1 → 4); 3) frontal unido com outros escudos (caracter 9, transformação 1 → 2); 4) um escudo infralabial (caracter 14, transformação 2 → 0); 5) poros pré-cloacais ausentes (caracter 27, transformação 1 → 0); 6) margem nasal fechada pelo pré-maxilar e o maxilar (caracter 49, transformação 0 → 2); e 7) borda posterior do parietal pósteromedialmente direcionada (caracter 67, transformação 0 → 1).

#### **Análise exploratória do agrupamento de *Leposternon* com a exclusão dos táxons sem dados cranianos.**

Foram utilizados os mesmos 154 caracteres morfológicos da primeira análise, no entanto, foram excluídos os táxons para os quais não tínhamos dados da morfologia craniana (*Anops acrobeles*, *A. bilabialatus*, *Leposternon* sp. nov. AC, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *Leposternon* sp. nov. Pará e *Leposternon* sp. nov. PNGSV). Nessa análise foram encontradas 225 árvores mais parcimoniosas, com comprimento de 857 passos, IC de 32 e IR de 63. Na árvore de consenso estrito 15 nós não ficaram resolvidos (Figura 88).

Em comparação com a análise anterior, na presente análise observamos um número menor de nós colapsados e o agrupamento de *Amphisbaena prunicolor* e *A. dubia* no clado dos rineuroideos (clado f). Adicionalmente, as espécies de *Leposternon*

apresentaram-se com maior resolução em relação a primeira análise, com a estruturação de dois cladogramas adicionais (cladogramas m e n). Em contra partida, o cladogramam m da primeira análise com a retirada de *Leposternon* sp. nov. PNGSV perdeu a resolução quanto ao agrupamento das espécies *L. cerradensis*, *L. kisteumacheri* e *Leposternon* sp. nov. MG2 (Figura 88). Esse resultado indica que as espécies sem dados cranianos (121 caracteres, 78,6% dos caracteres analisados) estão influenciando na resolução dos agrupamentos das espécies de *Leposternon*. Apresentaremos nos tópicos seguintes os agrupamentos observados na árvore de consenso estrito dessa análise.

Na árvore de consenso estrito (Figura 88) são observados o cladogramam m composto por *Leposternon boulengeri*, *L. latifrontale* e *Leposternon* sp. nov. SP2, e o cladogramam n composto por *L. infraorbitale*, *Leposternon* Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. Adicionalmente, mantiveram-se estruturados em relação a primeira análise o cladogramam l composto por *L. microcephalum* e *L. phocaena* e o cladogramam o (= cladogramam n da primeira análise) composto por *L. wuchereri* mais o cladogramam formado por *L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. polystegum*, *L. octostegum*, *L. scutigerum*, *L. sp. nov. MG2* (cladogramam p; Figura 88).

**Cladogramam “m”.** O cladogramam formado por *L. boulengeri*, *L. latifrontale* e *Leposternon* sp. nov. SP2 apresenta um suporte relativamente baixo (SGB = 1; REP = 0,95) e é estruturado por oito sinapomorfias: 1) escudo frontal em contato com o rostronasal (caracter 11, transformação 0 → 1); 2) processo nasal do pré-maxilar alongado até a sutura do osso nasal com o frontal (caracter 37, transformação 0 → 1); 3) crista do parietal ausente (caracter 60, transformação 1 → 0), 4) processo paraoccipital pouco desenvolvido (caracter 83, transformação 1 → 0); 5) processos palatais da pré-maxila estendido, ultrapassando a primeira fileira de dentes maxilares (caracter 99, transformação 1 → 0); 6) processo palatal da maxila alongado presente com os

processos pareados (caracter 102, transformação 1 → 2); 7) dois dentes maxilares (caracter 130, transformação 2 → 0); e 8) fileira subdental presente e bem desenvolvida (caracter 145, transformação 0 → 1). Assim como as espécies que o compõem, o clado *m* não está resolvido quanto ao seu agrupamento no gênero *Leposternon* (Figura 88).

**Clado “n”.** O clado composto por *Leposternon infraorbitale* e por espécies recentemente propostas com base em sua variação (*Leposternon* Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés; ver capítulo 3 desta tese) apresenta o suporte relativamente baixo (SBG = 1; REP = 0,95) e é estruturado por sete sinapomorfias: 1) três escudos supralabiais (caracter 13, transformação 1 → 2); 2) porção posterior do processo nasal do pré-maxilar afilando abruptamente (caracter 39, transformação 0 → 1); 3) ausência do contato do osso nasal e o processo rostral do pré-maxila na porção dorsal (caracter 46, transformação 1 → 0); 4) processo ântero-lateral do parietal presente, mas pouco alongado (caracter 62, transformação 0 → 1); 5) esquamosal presente (caracter 78, transformação 0 → 1); 6) processo paraoccipital pouco desenvolvido (caracter 84, transformação 1 → 0); e 7) crista occipital presente, mas pouco delineada (caracter 85, transformação 0 → 1). O clado *n* não apresenta resolução quanto ao agrupamento das espécies que o compõem, nem quanto seu agrupamento com os demais táxons de *Leposternon*.

Dentre as espécies de *Leposternon* que foram analisadas quanto a osteologia craniana, na árvore de consenso estrito das árvores mais parcimoniosas *Leposternon* sp. nov. ARG e *Leposternon* sp. nov. Chapada não apresentam resolução quanto ao agrupamento com as demais espécies de *Leposternon* (Figura 88). Analisando as árvores igualmente parcimoniosas da presente análise, observamos possibilidades de agrupamento para essas espécies, as quais são apresentadas abaixo.

*Leposternon* sp. nov. Chapada estrutura entre as árvores mais parcimoniosas duas possibilidades de agrupamento, sendo a espécie sempre relacionada ao clado formado por *L. infraorbitale*, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés (clado n). Na primeira possibilidade de agrupamento, *Leposternon* sp. nov. Chapada aparece como a espécie irmã do clado formado por *Leposternon* sp. nov. ARG e o clado n, que por sua vez está relacionado ao clado formado por todas as outras espécies do gênero (Figura 90 A). Nesse clado o agrupamento da espécie é estruturado por duas sinapomorfias: 1) sutura dos frontais com interdigitações grandes (caracter 54, transformação 1 → 2); e 2) processo paraoccipital pouco desenvolvido (caracter 84, transformação 1 → 0). Na segunda possibilidade de agrupamento *Leposternon* sp. nov. Chapada aparece como a espécie irmã do clado n, que por sua vez está relacionado ao clado formado por todas as outras espécies do gênero (Figura 90 B e C), ou todas as demais espécies exceto o clado formado por *L. microcephalum* e *L. phocaena* (Figura 90 D). Na topologia em que *Leposternon* sp. nov. Chapada aparece em um clado irmão de todas as demais espécies do gênero o clado é estruturado por uma única sinapomorfia, processo paraoccipital pouco desenvolvido (caracter 84, transformação 1 → 0). Na topologia em que *Leposternon* sp. nov. Chapada aparece em um clado irmão de todas as demais espécies do gênero exceto do clado formado por *L. microcephalum* e *L. phocaena* (Figura 90 D) seu clado é estruturado por três sinapomorfias: 1) borda posterior do parietal pósteromedialmente direcionada (caracter 67, transformação 0 → 1); 2) crista occipital presente mas pouco delineada (caracter 84, transformação 1 → 0); e 3) processo coronóide do dentário (em vista lateral) recobrindo parte da porção lateral do coronóide o qual é visto bifurcado (caracter 137, transformação 0 → 1).

Para a espécie *Leposternon* sp. nov. ARG foram observadas três possibilidades de agrupamento nessa análise. Na primeira possibilidade de agrupamento *Leposternon* sp. nov. ARG aparece como a espécie irmã do clado n (*L. infraorbitale*, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés), que por sua vez é o clado irmão do clado formado por todas as outras espécies do gênero (Figura 90 A). Nesse clado o agrupamento da espécie é estruturado por três sinapormofias: 1) processo apical do parietal presente, mas pouco desenvolvido (caracter 64, transformação 0 → 1); 2) borda do processo frontal da maxila arredondado (caracter 77, transformação 2 → 1); e 3) fileira subdental presente e bastante desenvolvida (caracter 145, transformação 0 → 1). Na segunda possibilidade de agrupamento *Leposternon* sp. nov. ARG aparece como a espécie irmã do clado formado por todas as espécies de *Leposternon* exceto o clado formado por *Leposternon* sp. nov. Chapada e o clado n (Figura 90 B). Nesse clado o agrupamento da espécie é estruturado por duas sinapormofias: 1) dois escudos supralabiais (caracter 13, transformação 2 → 1); 2) crista sagital do parietal ausente (caracter 59, transformação 1 → 0). Na terceira possibilidade de agrupamento, *Leposternon* sp. nov. ARG aparece como a espécie irmã do clado formado por todas as espécies de *Leposternon* exceto o clado formado por *L. boulengeri*, *L. latifrontale* *Leposternon* sp. nov. SP2 (Figura 90 C). Nesse clado o agrupamento da espécie é estruturado por três sinapormofias: 1) crista do processo ascendente do supraoccipital ausente (caracter 83, transformação 1 → 0); 2) forame nutritivo do dentário presente e grande (caracter 123, transformação 0 → 1); e 3) fileira subdental presente e bastante desenvolvida (caracter 145, transformação 0 → 1).

### **Considerações finais sobre o relacionamento das espécies de *Leposternon*.**

Os resultados obtidos no presente estudo nos fornecem as seguintes respostas quanto ao relacionamento das espécies de *Leposternon*: 1) *Leposternon* é um grupo monofilético; 2) as espécies com poros (*L. cerradensis*, *L. kisteumacheri*, *L. polystegum*, *Leposternon* sp. nov. MG2 e *Leposternon* sp. nov. PNGSV) formam um grupo monofilético, junto com duas espécies não poradas (*L. octostegum* e *L. scutigerum*), o que indica uma provável perda secundária dos poros pré-cloacais no grupo. Adicionalmente, com base na análise exploratória dos caracteres osteológicos com a exclusão dos táxons sem dados cranianos observamos que as espécies previamente identificadas como *L. infraorbitale* (ver capítulo 3 desta tese) não formam um grupo monofilético, estando *Leposternon* sp. nov. Chapada fora do clado formado pelas demais espécies (Figura 88); e que as espécies consideradas sinônimos de *L. microcephalum* e revalidadas no presente estudo (*L. boulengeri*, *L. latifrontale* e *L. phocaena*) não formam um grupo monofilético, sendo o clado composto por *L. microcephalum* e *L. phocaena* (clado l) distinto do clado de *L. boulengeri* e *L. latifrontale* e *Leposternon* sp. nov. SP2 (clado m; Figura 88).

### **Evolução de caracteres**

Nesse tópico nós buscamos analisar a evolução de alguns caracteres com base na proposta filogenética aqui apresentada. As famílias e os gêneros que compõem *Amphisbaenia* são em sua grande maioria diagnosticados por caracteres morfológicos. O formato da cabeça é uma das principais características usadas para a delimitação dos gêneros. Nossa análise possibilitou investigar a evolução de alguns caracteres da osteologia que representam sinapomorfias para *Leposternon* e estruturam o agrupamento de algumas espécies. Adicionalmente apresentamos a evolução da



## **Aviso**

As páginas 361–366 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

corroborar a hipótese de que a presença de coloração esteja relacionada com um mecanismo de termorregulação, no qual espécies de áreas abertas e temperaturas mais altas (Cerrado e Caatinga) acessam áreas mais profundas do solo, não necessitando da pigmentação melânica para auxiliar na manutenção do calor corpóreo e/ou camuflagem do indivíduo. Em contrapartida as espécies que ocupam áreas florestadas e conseqüentemente mais sombreadas com o intuito de termorregular ocupam áreas mais superficiais do solo e precisam reter mais calor no corpo, sendo a pigmentação melânica um auxiliar nessa função.

### **Padrões geográficos**

O gênero *Leposternon* está amplamente distribuído em nove regiões fitogeográficas da porção cisandina da América do Sul (Tabela 6; Figura 95). A região do Cerrado é a que apresenta a maior diversidade de espécies (N = 15; 68,2%), padrão que se repete para os demais anfisbênios da América do Sul. Entre as espécies de *Leposternon* que ocorrem no Cerrado, seis são exclusivas da região: *L. cerradensis*, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. PNGSV e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. Nas demais regiões fitogeográficas as espécies estão distribuídas da seguinte forma: sete espécies na Mata Atlântica (quatro restritas para a região: *L. octostegum*, *L. scutigerum*, *L. wuchereri* e *Leposternon* sp. nov. SP2), quatro na Amazônia (duas restritas: *Leposternon* sp. nov. Acre e *Leposternon* sp. nov. Pará), duas na Caatinga (nenhuma restrita), quatro no Chaco (uma restrita: *Leposternon* sp. nov. ARG) e uma única espécie (*L. phocaena*) ocorre no Pampa, no Espinal, na Savana Uruguaia e nas Yungas (Tabela 6).

Poucas espécies de *Leposternon* apresentam ampla distribuição, sendo 50% (11 espécies) de distribuição restrita a uma localidade ou a uma única região fitogeográfica.

Apresentaremos a seguir a distribuição dessas espécies em três tópicos: 1) espécies com distribuição restrita a uma localidade, 2) espécies com distribuição restrita a uma determinada região fitogeográfica, no entanto, com mais de uma localidade de ocorrência e 3) espécies com ampla distribuição.

**Espécies com distribuição restrita a uma localidade.** Sete espécies de *Leposternon* são conhecidas apenas para uma única localidade, sendo quatro de áreas do Cerrado: *Leposternon cerradensis* conhecida apenas para o município de Aporé, Estado de Goiás, porção sul do domínio do Cerrado; *Leposternon* sp. nov. Aragarças conhecida para Aragarças na porção central do Cerrado, Estado de Goiás (ver capítulo 3 desta Tese); *Leposternon* sp. nov. Chapada conhecida para o município de Chapada dos Guimarães, Estado do Mato Grosso, na porção oeste do Cerrado (ver capítulo 3 desta Tese); e *Leposternon* sp. nov. PNGSV conhecida apenas para o Parque Nacional Grande Sertão Veredas na porção central do Cerrado, extremo noroeste do Estado de Minas Gerais.

Na Amazônia brasileira duas espécies de *Leposternon* são conhecidas apenas para as localidades tipo: *Leposternon* sp. nov. Acre que atualmente é conhecida para o município Rio Branco, Estado do Acre, no oeste amazônico (ver capítulo 3 desta Tese); e *Leposternon* sp. nov. Pará, conhecida para a Terra indígena Kayapo, município de Ourilândia do Norte, Estado do Pará, no limite sudeste da Amazônia (ver seção da taxonomia no presente estudo).

A última espécie conhecida apenas para a localidade tipo é *Leposternon* sp. nov. ARG procedente da Reserva Ecológica de El Bagual em Laishi, Departamento Formosa, na região do Chaco úmido no nordeste da Argentina (ver seção da taxonomia no presente estudo).

## **Aviso**

A página 369 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

*Leposternon microcephalum* ocorre principalmente na Mata Atlântica desde o Estado da Bahia até Santa Catarina, com alguns registros para o Cerrado nos Estados de Goiás, Minas Gerais e São Paulo. O padrão de distribuição de *L. microcephalum* parece acompanhar a delimitação da floresta subcaducifólia tropical, incluindo a floresta de Araucária e o Sistema da Serra do Mar (florestas perinifólias higráfilas costeiras da vertente atlântica) (*sensu* Hueck 1942; Hueck & Seibert 1972 *apud* Forattini 1980). Padrão similar foi observado para *Leposternon* sp. nov. SP2, no entanto, a distribuição dessa espécie está mais concentrada na porção central dos domínios da Mata Atlântica e no limite sul do Cerrado.

Na amostra analisada *Lesposternon wuchereri* foi registrada na porção mais ao norte da Mata Atlântica nas localidades de Santa Tereza e São Matheus no Estado do Espírito Santo e Santa Clara no Estado da Bahia. De uma forma disjunta há um registro de *L. wuchereri* para o município de Aguapeí no extremo oeste do Estado de São Paulo, o que pode ser consequência de uma falha amostral ou um erro de procedência. Situação semelhante é observada em *L. infraorbitale* que apresenta grande parte de seus registros na Mata Atlântica do Estado da Bahia, contudo, com um registro para o leste do Cerrado no Estado de Minas Gerais. Em ambas as espécies, as distribuições parecem estar limitadas ao sul e sudeste pelo conjunto montanhoso da Serra do Mar.

*Leposternon boulengeri* e *L. latifrontale* são as únicas espécies que ocorrem conjuntamente em áreas do Cerrado e do Chaco. Conforme nossos resultados da análise exploratória dos caracteres osteológicos com a exclusão dos táxons sem dados cranianos, essas duas espécies são irmãs e estão relacionadas com *Leposternon* sp. nov. SP2, espécie com distribuição restrita para a Mata Atlântica e sul do Cerrado.

### **Considerações biogeográficas**

Para estabelecer o melhor entendimento dos padrões de distribuição das espécies de *Leposternon* nós acreditamos ser necessário relacionar as informações obtidas na análise filogenética com a história das regiões fitogeográficas de ocorrência. Colli (2005) ao pesquisar a origem da herpetofauna do Cerrado, apresentou os principais eventos biogeográficos que afetaram a herpetofauna Sul-americana. Segundo o autor esses eventos podem ser divididos na seguinte seqüência: 1) criação de uma dicotomia entre espécies de paisagens abertas (climas temperados e secos) *versus* espécies de paisagens florestais (climas tropicais e úmidos) devido a diferenciação climática latitudinal e a formação de províncias florísticas ao final do Cretáceo e início do Terciário; 2) subdivisão da herpetofauna devido a formação da Cordilheira dos Andes a partir do Oligoceno, resultando na divergência de elementos cis *versus* trans-Andinos; 3) diferenciação entre a herpetofauna do Planalto Central Brasileiro em relação à do sul do continente causado por transgressão marinha no Mioceno; 4) diversificação da herpetofauna do Cerrado, entre elementos dos platôs *versus* das depressões interplanálticas estimulado pelo erguimento do Planalto Central Brasileiro; 5) especiação, principalmente em enclaves de vegetação nas regiões de contato entre o Cerrado e as Florestas Amazônica e Atlântica promovido por flutuações climáticas no Quaternário; e 6) aos eventos de vicariância citados nos cinco primeiros tópicos, Colli acrescentou o enriquecimento da herpetofauna de áreas abertas pela chegada de imigrantes das Américas Central e do Norte.

Até as últimas décadas, vários autores consideravam a herpetofauna do Cerrado pobre em diversidade (Vitt 1991; Vitt & Caldwell 1993) e muito similar a encontrada em áreas da Caatinga (Vanzolini 1976; 1988). Estudos recentes vêm questionando essas interpretações (Colli *et al.* 2002; Colli 2005; Nogueira *et al.* 2005) e demonstrando que

a herpetofauna do Cerrado é muita rica em diversidade. O Cerrado, assim como na maioria das demais áreas fitogeográficas Sul-americanas, passou por muitas mudanças biogeograficamente relevantes que podem ter acarretado inúmeros eventos de especiação. Recentemente, o conhecimento da diversidade de répteis do Cerrado vem aumentando consideravelmente com a descrição de novas espécies (*e.g.* Colli *et al.* 2003a, 2003b, 2009; Rodrigues *et al.* 2003, 2007, 2008; Nogueira & Rodrigues 2006; Ribeiro *et al.* 2008, 2009).

Com base nos eventos considerados por Colli (2005), podemos supor que a grande diversidade de *Leposternon* encontrada no Cerrado, seja a consequência de inúmeros fatores históricos e fitos e geomorfológicos, conforme vem sendo afirmado por alguns autores (Cole 1986, Silva 1995 *apud* Nogueira 2005). Dentre as fisionomias do Cerrado em que ocorrem *Leposternon* e que representam uma área de provável igendemismo e especiação podemos citar as áreas de Chapada (planaltos) (Cole 1986; Motta *et al.* 2002 *apud* Nogueira 2005) e as áreas de vales (Silva & Bates 2002). Nessas regiões ocorrem *Leposternon* sp. nov. Chapada na Chapada dos Guimarães, *Leposternon* sp. nov. Tapirapés no Vale do Araguaia, e *Leposternon* sp. nov. MG2 no Vale do Paranã na porção central do Cerrado. Apesar da amostragem de *Leposternon* ser ainda limitada para a maioria das espécies e regiões fitogeográficas, nossos dados corroboram as propostas de áreas de endemismo para o Cerrado. No entanto, estudos adicionais, direcionados a amostragem de anfisbênios em outras áreas do Cerrado auxiliarão no melhor entendimento da distribuição e variação das espécies que vem sendo registradas na região.

Observamos que muitas das espécies de *Leposternon* ocorrentes no Cerrado estão relacionadas entre si (clado o; Figura 86), e o clado com espécies ocorrentes no Cerrado (com distribuição restrita ou não) incluem espécies também registradas para a

## **Aviso**

As páginas 373–374 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).



de verão e inverno de temperaturas moderadas. Na região predomina alta diversificação vegetal, área de largas depressões e vales (Cabrera 1994). Narvaes & Rodrigues (2009) ao especular quanto a alta diversidade dos anfíbios do grupo *Rhinella granulosa* ocorrentes na região do Chaco Úmido, consideraram a ocorrência das transgressões marinhas ocorridas nos períodos interglaciais, na denominada área “Litoral-Mesopotamica”, segundo os conceitos de Cei (1980). Essas transgressões marinhas teriam intermitentes regressões que poderiam ter criado micro-áreas ecologicamente distintas. Adicionalmente, Cei (1993) também considerou que a área “Litoral-Mesopotamica”, também chamada de Paleoflora Terciária Chaquenha, teve ligação com o Cerrado Brasileiro. Apesar dos limitados pontos de ocorrência registrados para *L. boulengeri* e *L. latifrontale* (Figura 97 A), podemos visualizar uma distribuição disjunta das localidades Chaquenhãs e do Cerrado, podendo ser um indicativo de que a história evolutiva dessas duas espécies esteja relacionada aos eventos fito e geográficos considerados por Narvaes & Rodrigues (2009).

### **Considerações biogeográficas para *Amphisbaenia***

Uma das dificuldades relacionadas às divergentes propostas filogenéticas de *Amphisbaenia* é propor um padrão biogeográfico para o grupo. As espécies de *Amphisbaenia* encontram-se distribuídas na África (Trogonophidae, Blanidae, Amphisbaenidae), Américas (América do Norte: Rhineuridae, Bipedidae; América Central: Cadeidae, Amphisbaenidae; e América do Sul: Amphisbaenidae), Europa (Blanidae) e Ásia (Trogonophidae) (Figura 1). Ao longo dos anos algumas propostas biogeográficas foram apresentadas para *Amphisbaenia*. Gans (1990) sugeriu que o grupo poderia ter se originado durante o Jurássico (200–130 milhões) no leste do Mediterrâneo e se dispersado dentro de três possibilidades distintas para a Arábia, Norte

e oeste da África e América do Norte. Posteriormente, alguns representantes do grupo teriam se dispersado para a América do Sul e para a porção leste da África por via transatlântica. Kearney (2003) reconheceu que as evidências fósseis consideradas por Gans (1990) podem ser indicativos da origem dos anfisbênios na Laurasia. No entanto, a autora especulou a possibilidade da ausência de fósseis para as regiões da África e América do Sul ser a consequência de algum evento ainda desconhecido do Jurássico e Cretáceo na Gondwana, pois a escassez de fósseis na África e América durante esses períodos é observada para outros grupos de Squamata. Com base nessas considerações e na grande concentração de espécies nas regiões da América do Sul e África, Kearney (2003) sugeriu a possibilidade dos anfisbênios terem surgido na Gondwana no Triássico tardio.

Macey *et al.* (2004) com base em uma análise filogenética baseada em evidências moleculares consideraram os grupos que atualmente estão localizados na região da Laurásia (Rhineuridae, Bipedidae e Blanidae) como basais e os que estão localizados na região Gonduânica como os mais derivados (Amphisbaenidae e Trogonophidae). Adicionalmente, sugeriram que esse padrão de distribuição é um indicativo da existência de um período de dispersão anterior a separação geológica da Pangea (ca. 200 milhões de anos), havendo ancestrais distintos para os táxons da América do Sul e porção sub-Saara e da América do Norte, América Central e Europa. Adicionalmente, os autores sugeriram que a separação da Pangea poderia ser responsável pelo isolamento do ancestral de Amphisbaenidae e Trogonophidae na região Gonduânica. A grande maioria dos estudos filogenéticos com base em evidências moleculares mantiveram, com pequenas variações, a hipótese filogenética obtida por Macey *et al.* (2004) (ver Figura 87), no entanto, pouco se especulou quanto a história biogeográfica do grupo.

Hembree (2006) apresentou um dos primeiros estudos exclusivamente biogeográfico de Amphisbaenia. Naquele trabalho foram apresentadas duas hipóteses biogeográficas para Amphisbaenia: a primeira baseada na proposta filogenética de Kearney (2003) e a segunda baseada na proposta de Kearney & Stuart (2004).

Com base no trabalho de Kearney (2003), realizado com evidências morfológicas, Hembree (2006) considerou que a dispersão do grupo ocorreu múltiplas vezes dentro de grandes áreas biogeográficas e que isso seria um indicativo de que a origem e a dispersão de Amphisbaenia ocorreram nessas diferentes regiões enquanto essas ainda eram um espaço único (Pangea). Adicionalmente, o autor afirmou que além dos eventos tectônicos a dispersão dos anfisbênios também foi influenciada por variações cíclicas da Terra, tais como as variações climáticas e do nível do mar. Por outro lado, com base na filogenia molecular de Kearney & Stuart (2004), a árvore de geodispersão e vicariância apresentada por Hembree (2006) indicou que houve apenas duas maiores regiões biogeográficas para Amphisbaenia: (1) África, oeste da Ásia e América do Norte; e (2) América do Sul. No entanto, nessa análise os gêneros *Aulura*, *Leposternon* e *Monopeltis* aparecem como integrantes da família Amphisbaenidae e a espécie *Rhineura floridana* (Rhineuridae) como espécie irmã de todos os demais anfisbênios. Essa proposta corrobora a não relação de *Leposternon* e os representantes de Rhineuridae (Figura 87 B) confirmando a hipótese de convergência morfológica para *Aulura*, *Dalophia*, *Leposternon*, *Monopeltis* e os representantes da família Rhineuridae (*sensu* Kearney 2003) como proposto por alguns autores (Kearney & Stuart 2004; Vidal *et al.* 2008, Mott & Vieites 2009).

Apesar de termos encontrado uma topologia diferente do que vem sendo apresentado em grande parte das propostas existentes, tendo Trogonophidae como o grupo irmão de todos os outros anfisbênios (Figura 86), nossa série de dados é

relativamente pequena o que nos impede de propor um cenário biogeográfico robusto para *Amphisbaenia*. Para um melhor entendimento da história biogeográfica do grupo é necessário uma análise mais detalhada utilizando o máximo de evidências possíveis (molecular e morfológica) e uma boa amostragem dos grupos de *Amphisbaenia*.

### **Considerações finais**

A presente análise filogenética de *Leposternon* corresponde ao estudo com maior número de caracteres taxonômicos e a primeira interpretação filogenética para o gênero. A ampla revisão da morfologia realizada, principalmente craniana, resultou no levantamento de 154 caracteres, cuja análise estruturou a bem suportada monofilia do gênero *Leposternon*. Apesar dos esforços despendidos nesse estudo, existem investigações eminentes a serem desenvolvidas, tanto para ampliar e complementar as informações faltantes quanto para testar as novas hipóteses propostas. Dentre os objetivos de estudo podemos citar: 1) buscar novos exemplares das espécies subamostradas e com isso complementar informações faltantes da presente análise (*e.g.* caracteres osteológicos de *Leposternon* sp. nov. Acre, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *L.* sp. nov. Pará e *L.* sp. nov. PNGSV; caracteres osteológicos pós-cranianos); 2) identificar novas evidências que auxiliem em um melhor entendimento e estruturação dos táxons e clados obtidos na presente análise (*e.g.* caracteres musculares, moleculares); 3) testar a correlação da presença de poros cloacais com o hábitat das espécies de *Leposternon*; 4) testar a variação intra e interespecífica e intergenérica da composição química das secreções dos poros pré-cloacais, e com isso testar a utilização dessas como mecanismos de comunicação. O presente estudo corresponde a uma ampla investigação em nível específico e genérico, e como tal, deve ser estendido aos demais gêneros do grupo para ampliar o entendimento dos anfisbênios como um todo.

## **Agradecimentos**

Nós agradecemos a A.L. Prudente e A. Travassos (MPEG), D. Frost e D. Kizirian (AMNH), G. Colli e F. Werneck (UNB), G. Pontes (MCT-PUCRS), G. Kustos (ZMB), G. Schrocchi e S. Kretzschmar (FML), C. Castro-Mello (MZUSP), F. Glaw (ZSM), H. Chalkidis (LPHA/FIT), I. Ineich (MNHN), J. Moura-Leite (MHNCI), L.B. Nascimento (PUC-MG), M. Motte (MNHNP), M.A. Carvalho (UFMT), M.L. Araújo e M.L.M. Alves (FZB-RS), M. Solé e A. Argolo (MZUESC), P. Bernardes (UFACF), R. Fernandes e M. Soares (MNRJ), S. Carreira & R. Maneyro (ZVC-R), S.P. Carvalho-e-Silva e J.D. Barros-Filho (ZUFRJ), e V. L. Ferreira (UFMS) pela autorização de análise e empréstimo dos espécimes de suas respectivas coleções científicas. A. Maciel, D. Loebmann, L. Santos, M.A. Freitas, N. Ananjeva & M. Konstantin (ZIN, antigo ZIL) e T. Mott (UFMT) pelo envio de espécimes e/ou fotografias. F.S. Teixeira e M.M. Alievi (UFRGS), e M. Brücker pelo auxílio durante as análises radiográficas dos espécimes. E. Lucchesi, L. Hilbert e R. Perez pelo auxílio na produção de desenhos. L.M.Z. Richinitti (Laboratório de Malacologia da PUCRS) pela ajuda com o material fotográfico. F. M. D'Agostini pela leitura e sugestões ao manuscrito. S. Ribeiro agradece a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado.

## **Referências**

- Ab'Saber A.N. (1977) Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*, 52, 1–21.
- Albert, A.C., Pratt, N.C. & Phillips, J.A. (1992) Seasonal productivity of lizard femoral glands: relationship to social dominance and androgen levels. *Physiology & Behaviour*, 51, 729–733.
- Alberts, A.C. (1990) Chemical properties of femoral gland secretions in the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 13–25.
- Antoniazzi, M.M., Jared, C., Pellegrini, C.M.R. & Macha, N. (1993) Epidermal glands in Squamata: morphology and histochemistry of the pre-cloacal glands in

- Amphisbaena alba* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Zoomorphology*, 113, 199–203.
- Baird, S.F. (1858) Description of new genera and species of North American lizards in the museum of the Smithsonian Institution. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1858, 253–256.
- Barbour, T. (1914) Some new reptiles. *Proceedings of the New England Zoology Club*, 4, 95–98.
- Barros Filho, J.D. (2000) Osteologia craniana comparada de espécies do gênero *Leposternon* Wagler, 1824 (Reptilia, Amphisbaenia). Tese de doutorado. Universidade do Estado de São Paulo, 138p + 107.
- Baur, G. (1893) The discovery of Miocene Amphisbaenians. *American Naturalist*, 27, 998–999.
- Bell, T. (1833) Mr. Bell exhibited specimens of two reptiles, forming part of his collection, which he regarded as the types of two genera hitherto undescribed. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1833, 98–99.
- Bell, C.J., Evans, S.E. & Maisano, J.A. (2003) The skull of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus epleopus* (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139, 283–304.
- Bellairs, A.D'A. & Kamal, A.M. (1981) The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. In: Gans, C. & Parsons, T.S. (Eds.). *Biology of the Reptilia*. Academic, London, pp. 1–263.
- Berman, D.S. 1977. *Spathorhynchus natronicus*, a new species of rhineurid amphisbaenian (Reptilia) from the early Oligocene of Wyoming. *Journal of Paleontology*, 51, 911–986.

- Berman, D.S. (1973) *Spathorhynchus fossorium*, a Middle Eocene amphisbaenian (Reptilia) from Wyoming. *Copeia*, 4, 704–721.
- Berman, D.S. (1976) A new amphisbaenian (Reptilia:Amphisbaenia) from the Oligocene-Miocene John Day formation, Oregon. *Journal of Paleontology*, 50, 165–174.
- Bever, G.S., Bell, C.J. & Maisano, J.A. (2005) The ossified braincase and cephalic osteoderms of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata, Shinisauridae). *Palaeontologia Electronica*, 8, 1–36.
- Bigarella, J.J. & Andrade-Lima, D. (1982). Paleoenvironmental changes in Brazil. In: Prance, G.T. (Eds.) *Biological differentiation in the tropics*. Columbia University, New York, pp. 27–40.
- Bigarella, J.J., Andrade-Lima, D. & Riehs, P.J. (1975) Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 47, 411–464.
- Boettger, O. (1885) Listen von Reptilien und Batrachiern aus Paraguay. *Zeitschrift der Naturwissenschaft*, 58, 213–248.
- Bogert, C. (1964) Amphisbaenids are a taxonomic enigma. *Natural History*, 73, 17–24.
- Boulenger, G.A. (1885) *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History)*. Taylor and Francis, London, 2, XIII + 497p.
- Boulenger, G.A. (1894). Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). *Trustees of the British Museum*, 2, XIX + 382p.
- Boulenger, G.A. (1894). List of reptiles and batrachians collected by Dr. T. Bohls near Asuncion, Paraguay. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 13, 342–348.

- Broadley, D.G., Gans, C. & Visser, J. (1976) Studies on amphisbaenians (Amphisbaenia, Reptilia) 6. The genera *Monopeltis* and *Dalophia* in southern Africa. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 157, 313–485.
- Cabrera A.L. (1994) *Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Tomo II. Fascículo 1. ACME S.A.C.I., Buenos Aires, 85p.
- Cei, J.M. (1980) Amphibians of Argentina. *Monografie Zoologico Italiano, N. S. Monografia 2*, 697p.
- Cei, J.M. (1993) Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, puna y pampas. *Monografie di Museo Regionale di Scienze Naturali*, 14, 1–949.
- Colli, G.R. (2005) As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado. In: A. Scariot, J.C., Souza-Silva & Felfili, J.M. (Eds). *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, pp. 247–264.
- Colli, G.R., Bastos R.P. & Araújo, F.B. (2002) The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University, New York, pp. 223–241.
- Colli, G.R., Caldwell, J.P., Costa, G.C., Gainsbury, A.M., Garda, A.A., Mesquita, D.O., Filho, C.M.M., Soares, A.H.B., Silva, V.N., Valdujo, P.H., Vieira, G.H.C., Vitt, L.J., Werneck, F.P., Wiederhecker, H.C. & Zatz, M.G. (2003a) A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado biome in central Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum Of Natural History*, 14, 1–14.
- Colli, G.R., Costa, G.C., Garda, A.A., Kopp, K.A., Mesquita, D.O., Péres, A.K., Valdujo, P.H., Vieira, G.H.C. & Wiedercker, H.C. (2003b) A critically endangered



- new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from a Cerrado enclave in southwestern Amazonia, Brazil. *Herpetologica*, 59, 76–88.
- Colli, G.R., Giugliano, L.G., Mesquita, D.O. & França, F.G.R. (2009) A new species of *Cnemidophorus* from the Jalapão Region, in the central Brazilian cerrado. *Herpetologica*, 65, 311–327.
- Conrad, J.L. (2008) Phylogeny and systematics of Squamata (reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 310, 1–182.
- Cooper, W.E. & Alfieri, K.J. (1993) Caudal autotomy in the Eastern garter snake, *Thamnophis s. sirtalis*. *Amphibia-Reptilia*, 14, 86–89.
- Cope, E.D. (1885) Twelfth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 22, 167–194.
- Cope, E.D. (1894) On the genera and species of Euchirotidae. *American Naturalist*, 1894, 436–437.
- Costa, L.P. (2003) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30, 71–86.
- Daudin, F.M. 1802. *Histoire générale et particulière des reptiles*. F. Dufart, Paris, 4, 397p.
- De Vivo, M. (1997) Mammalian evidence of historic ecological change in the Caatinga semiarid vegetation of Northeastern Brazil. *Journal of Comparative Biology*, 2, 65–73.
- Duméril, A.M.C. & Bibron, G. (1839) *Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des reptiles*. Errata. De l'ordre des Lézards ou des Sauriens. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 5, I + VIII + 1–856p.

- Edmund, A.G. (1960) Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. *Contributions of the Life Sciences Division of the Royal Ontario Museum*, 52, 1–190.
- Edmund, A.G. (1969) Dentition. *In*: Gans, C., Bellaris, A. & Parsons, T. (Eds.). *Biology of the Reptilia*. Academic, London, 1, pp. 117–200.
- Estes, R., Queiroz, k. & Gauthier, J. (1988) Phylogenetic relationships within Squamata. *In*: Estes, R. & Pregill, G.K. (Eds.). *Phylogenetic relationships of the lizard families: Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University, Stanfors, pp. 119–281.
- Etheridge, R. (1967) Lizard caudal vertebrae. *Copeia*, 1967, 699–721.
- Evers Júnior, P.R. & Soares, M. (2007) Descrição do crânio de *Crocodylus amazonicus* Spix, 1825 (Squamata, Teiidae). *Arquivos do Museu Nacional*, 65, 47–57.
- Fitzinger, L.J.F.J. (1826) *Neue Classification der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften*. Heubner, Vienna, VI + 66p.
- Forattini, O.P (1980) Biogeografia, origem e distribuição da domiciliação de triatomíneos no Brasil. *Revista de Saúde Pública*, 14, 265–299.
- Frost, D. R. (2000) Species, descriptive efficiency, and progress in systematics. *In*: R. Bruce, D., Jaeger, R.G. & Houck, L. (Eds.). *Biology of Plethodontid Salamanders*. Plenum, New York, pp. 7–30.
- Frost, D.R. & Kluge, A.G. (1994) A consideration of epistomolgy in systematic biology, with special reference to species. *Cladistics*, 10, 259–294.
- Gans, C. (1960) Studies on amphisbaenids (Amphisbaenia: Reptilia). I. A taxonomic revision of the Trogonophidae and a functional interpretation of the amphisbaenid

- adaptive pattern. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 119, 129–204.
- Gans, C. (1966) Studies on amphisbaenids (Amphisbaenia: Reptilia) 3. The small species from southern South America commonly identified as *Amphisbaena darwini*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 134, 185–260.
- Gans, C. (1971a) Studies on amphisbaenians (Amphisbaenia: Reptilia). 4. A review of the amphisbaenid genus *Leposternon*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 144, 379–464.
- Gans, C. (1971b) Redescription of three monotypic genera of amphisbaenians from South America: *Aulura* Barbour, *Bronia* Gray and *Mesobaena* Mertens. *American Museum Novitates*, 2475, 1–32.
- Gans, C. (1974) *Biomechanics: An Approach to Vertebrate Biology*. J.B. Lippincott Company, Philadelphia, 261p.
- Gans, C. (1976) Three new spade-snouted amphisbaenians from Angola (Amphisbaenia, Reptilia). *American Museum Novitates*, 2590, 1–11.
- Gans, C. (1978) The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. *Transactions of the Zoological Society of London*, 34, 347–416.
- Gans, C. (1990) Patterns in amphisbaenian biogeography: a preliminary analysis. In: Peters, G. & Hutterer, R. (Eds.). *Vertebrate in the tropics: Proceedings of the International Symposium of Vertebrate Biogeography and Systematics in the tropics*. Alexander Zoological Research Institute and Zoological Museum, Bonn, pp. 133–143.
- Gans, C. & Alexander, A.A. (1962) Studies on the amphisbaenids (Amphisbaenia; Reptilia). 2. On the amphisbaenids of the Antilles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 128, 65–158.

- Gans, C. & Montero, R. (2009) An Atlas of Amphisbaenian Skull Anatomy. *In*: Adler, K. (Ed.). *Biology of Reptilia*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, New York, 21, pp. 621–738.
- Gans, C. & Wever, E. (1975) The amphisbaenian ear: *Blanus cinereus* and *Diplometopon zarudnyi*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 72, 1487–1490.
- Gauthier J., Estes, R. & de Queiroz, K. (1988b) A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. *In*: Estes, R. & Pregill, G. (Eds.). *Phylogenetic relationships of the lizard families: Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University, Stanfords, pp. 15–98.
- Gauthier J., Kluge, A.G. & Rowe, T. (1988a) Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4, 105–128.
- Goloboff, P.A. (1994) *NONA, Version 2.0*. Computer program and documentation. Distributed by the author. Tucuman, Argentina.
- Gomes, J.O., Maciel, A.O., Costa, J.C.L. & Andrade, G.V.A. (2009) Diet Composition in Two Sympatric Amphisbaenian Species (*Amphisbaena ibijara* and *Leposternon polystegum*) from the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology*, 43, 377–384.
- Grant, T. & Kluge, A.G. (2003) Data exploration in phylogenetic inference: scientific, heuristic, or neither. *Cladistics*, 19, 379–418.
- Grant, T. & Kluge, A.G. (2004) Transformation series as an ideographic character concept. *Cladistics*, 20, 23–31.
- Grant, T. & Kluge, A.G. (2007) Ratio of explanatory power (REP): a new measure of group support. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44, 483–487.
- Grant, T. & Kluge, A.G. (2008) Clade support measures and their adequacy. *Cladistics*, 24, 1051–1064.

- Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J. P., Gagliardo, R., Haddad, C. F. B., Kok, P.J.R., Means, B.D., Noonan, B.P., Schargel, W. & Wheeler, W.C. (2006) Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Anura: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299, 1–262.
- Gray, J.E. (1865) A revision of the genera and species of amphisbaenians with the descriptions of some new species now in the collection of the British Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1865, 442–455.
- Greer, A. (1985) The relationships of the lizard genera *Anelytropsis* and *Dibamus*. *Journal of Herpetology*, 19, 16–156.
- Hallerman, J. (1998) The ethmoidal region of *Dibamus taylori* (Squamata: Dibamidae), with a phylogenetic hypothesis on dibamid relationships within Squamata. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122, 385–426.
- Hembree (2006) Amphisbaenian paleobiogeography: evidence of vicariance and geodispersal patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 235, 340–354.
- Henderson, R.W. (1984) *Scaphiodontophis* (Serpentes, Colubridae): Natural history and test of a mimicry-related hypothesis. In: Seigel, R.A., Hunt, L.E., Knight, J.L., Malaret, L., Zuschlag, N.L.(Eds.). *Vertebrate ecology and systematics – A tribute to Henry S. Fitch*. University of Kansas Museum of Natural History, Kansas, pp. 185–194.
- Hennig, W. (1966) *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois, Chicago, 263p.
- Jared, C., Antoniazzi, M.M., Silva, J.R.M.C. & Frey-Müller, E. (1999) Epidermal glands in Squamata: Microscopical examination of precloacal glands in *Amphisbaena alba* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Journal of Morphology*, 241, 197–206.

- Jollie, M.T. (1960) The head skeleton of the lizard. *Acta Zoologica*, 41, 1–64.
- Kaup, J.J. (1830) *Trogonophis*. Eine neue Amphibiengattung, den Amphisbaenen zunächst verwandt. *Isis von Oken*, 23, 880–881.
- Kearney, M. & Stuart, B.L. (2004) Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271, 1677–1683.
- Kearney, M. (2003) Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria:Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. *Herpetological Monographs*, 17, 1–74.
- Kearney, M., Maisano, J. & Rowe, T. (2005) Cranial anatomy of the extinct worm lizard *Rhineura hatcherii* (Squamata, Amphisbaenia), based on High-Resolution X-Ray Computed Tomography. *Journal of Morphology*, 264, 1–33.
- Kesteven, H.L. (1957) Notes on the skull and cephalic muscles of Amphisbaenia. *Proceedings of the Linnean Society*, 82, 109–116.
- Klappenbach, M.A. 1960. Notas herpetológicas. I. *Amphisbaena munõai* n. sp. (Amphisbaenidae). *Comunicaciones en Zoologie do Museo Historia Naturel Montevideo*, 4, 1–12.
- Kluge, A.G. & Grant, T. (2006) From conviction to anti-superfluity: old and new justifications for parsimony in phylogenetic inference. *Cladistics*, 22, 276–288.
- Lakjer, T. (1927) Studien über die Gaumenregion bei Sauriern im Vergleich mit Anamniern und primitiven Sauropsiden. *Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für die Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 49, 57–356.
- Lee, M.S.Y. (1998) Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65, 369–453.

- Linné, C. (1758) *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classe, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata*. Laurenti Salvii, Holmiae, 824p.
- Loomis, F. (1919) An amphibian from the Eocene. *American Journal of Science*, 47, 217–219.
- Macey, J.R., Papenfuss, T.J., Kuehla, J.V., Fourcadea, H.M. & Boorea, J.L. (2004) Phylogenetic relationships among amphisbaenian reptiles based on complete mitochondrial genomic sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33, 22–31.
- Maderson, P.F.A. (1985) Some developmental problems of the reptilian integument. In: Gans, C., Billett, F., Maderson, P.F.A. (Eds.). *Biology of the reptilia: Development*. John Wiley and Sons, New York, 14, pp. 523–598.
- Maisano, J. (2003a) "*Anops kingii*" (On-line), Digital Morphology. Accessed October, 2008 at [http://digimorph.org/specimens/Anops\\_kingii/](http://digimorph.org/specimens/Anops_kingii/).
- Maisano, J. (2003b) "*Leposternon microcephalum*" (On-line), Digital Morphology. Accessed November 30, 2009 at [http://digimorph.org/specimens/Leposternon\\_microcephalum/](http://digimorph.org/specimens/Leposternon_microcephalum/).
- Maisano, J. (2006) "*Amphisbaena alba*" (On-line), Digital Morphology. Accessed December 15, 2008 at [http://digimorph.org/specimens/Amphisbaena\\_alba](http://digimorph.org/specimens/Amphisbaena_alba).
- Maisano, J. (2008) "*Rhineura floridana*" (On-line), Digital Morphology. Accessed October 28, 2008 at [http://digimorph.org/specimens/Rhineura\\_floridana](http://digimorph.org/specimens/Rhineura_floridana).
- Maisano, J., Kearney, M., Rowe, T. (2005) "*Diplometopon zarudnyi*" (On-line), Digital Morphology. Accessed November 30, 2008 at [http://digimorph.org/specimens/Diplometopon\\_zarudnyi](http://digimorph.org/specimens/Diplometopon_zarudnyi).
- Maisano, J.A., Kearney, M., & Rowe, T. (2006) Cranial anatomy of the spade-headed

- amphisbaenian *Diplometopon zarudnyi* (Squamata, Amphisbaenia) based on high-resolution X-ray computed tomography. *Journal of Morphology*, 267, 70–102.
- Martín, J., López, P. & Salvador, A. (1990) Field body temperatures of the amphisbaenid lizard *Blanus cinereus*. *Amphibia-Reptilia*, 11, 87–96.
- Mayr, E. (1982) *The Growth of Biological Thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Harvard University, Cambridge, 974p.
- Mendelson, J.R. (1992) Frequency of tail breakage in *Coniophanes fissidens* (Serpentes: Colubridae). *Herpetologica*, 48, 448–445.
- Mercolli, C. & Yanosky, A.A. (2001) Greater Rhea predation in the Eastern Chaco Argentino. *Ararajuba*, 9, 139–141.
- Montero, R. & Gans C. (1999) The head skeleton of *Amphisbaena alba* Linnaeus. *Annals of the Carnegie Museum*, 68, 16–80.
- Montero, R. (1994) Distribución de los Amphisbaenidae en la República Argentina. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 10, 43–46.
- Montero, R., Gans, C. & Lions, M.L. (1999) Embryonic development of the skeleton of *Amphisbaena darwini heterozonata* (Squamata: Amphisbaenidae). *Journal of Morphology*, 239, 1–25.
- Mott, T. & Vieites, D.R. (2009) Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51, 190–200.
- Narvaes, P. & Rodrigues, M.T. (2009) Taxonomic revision of *Rhinella granulosa* species group (Amphibia, Anura, Bufonidae), with a description of a new species. *Arquivos de Zoologia*, 40, 1–73.



- Nikolski, A.M. (1907) Reptiles et amphibiens, recueillis par Mr. N.A. Zaroudny en Perse em 1903–1904. *Annales de le Museum de Zoologie, Academie Imperial de Science de St. Pétersbourg*, 10, 260–301.
- Nixon, K.C. (2002) *Winclada. Version 1.0*. Ithaca, New York: Computer software distributed by the author.
- Nogueira C., Valdujo, P.H. & França F.G.R. (2005) Habitat variation and lizard diversity in a Cerrado area of Central Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 40, 105–112.
- Nogueira, C. & Rodrigues, M.T. (2006) The genus *Stenocercus* (Squamata: Tropiduridae) in Extra-Amazonian Brazil, with the description of two new species. *South American Journal of Herpetology*, 1, 149–165.
- Nogueira, C. (2006) *Diversidade e padrões de distribuição da fauna de lagartos do Cerrado*. Tese de doutoramento, Departamento de Ecologia da Universidade de São Paulo, 295p.
- Oelrich, T.M. (1956) The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Miscellaneous Publication of the Museum of Zoology University of Michigan*, 94, 1–122.
- Passos, P. & Fernandes, R. (2009) Revision of the *Epicrates cenchria* complex (Serpentes: Boidae). *Herpetological Monograph*, 22, 1–30.
- Peracca, M.G. (1895) Viaggio del dott. Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina e nel Paraguay. X. Rettili ed Anfibi. *Boletim do Museo do Zoologie y Anatomia Comparada*, 10, 1–32.
- Peracca, M.G. (1904) Viaggio del Dr. A. Borelli nel Matto Grosso brasiliano e nel Paraguay, 1899. IX. Reptili ed anfibi. *Boletim do Museo do Zoologie y Anatomia Comparada*, 19, 1–15.

- Peters, W.C.H. (1882) Über eine neue Art und Gattung der Amphisbaenoiden, *Agamodon anguliceps*, mit eingewachsenen Zähnen, aus Barava (Ostafrika) und über die zu den Trogonophides gehörigen Gattungen. *Mathematik und Naturwissenschaftlichen Mitteilung und Sitzungsberichte Kaiserlichen Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1882, 321–326.
- Pianka, E.R. & Vitt., L.J. (2003) *Lizards: Windows to the evolution of diversity*. University of California, Berkeley, 333 p.
- Porto, M., Soares, M. & Caramaschi, U. (2000) A new species of *Leposternon* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae) from Minas Gerais, Brazil, with a key to the species of the genus (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Boletim do Museu Nacional*, 412, 1–10.
- Pough, F. H., Janis, C. M. & Heiser, J.B. (2003) *A vida dos vertebrados*. 3ª Edição Ateneu, 699 + 48p.
- Rage, J.C. (1982) La phylogenie des lepidosauriens (Reptilia): Une approche cladistique. *Contes Rendus, Academie des Sciences*, 294, 399–402.
- Ribeiro, S., Castro-Mello, C. & Nogueira, C. (2009) New species of *Anops* Bell, 1893, (Squamata, Amphisbaenia). *Journal of Herpetology*, 43, 21–28.
- Ribeiro, S., Vaz-Silva, W. & Santos-Jr, A.P. (2008) New pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenia) from Brazilian Cerrado. *Zootaxa*, 1930, 18–38.
- Rieppel, O. & Zaher, H. (2000) The intramandibular joint in squamates and the phylogenetic relationships of the fossil snake *Pachyrhachis problematicus* Haas. *Fieldiana, Geology*, 43, 1–69.
- Rieppel, O. (1978) The throat musculature of *Sphenodon*, with comments on the primitive character states of the throat muscles in lizards. *Anatomischer Anzeiger*, 144, 429–440.

- Rieppel, O. (1981) The skull and the jaw adductor musculature in some burrowing scincomorph lizards of the genera *Acontias*, *Typhlosaurus* and *Feylinia*. *Journal of Zoology*, 195, 493–528.
- Rieppel, O. (1984) The cranial morphology of the fossorial lizard genus *Dibamus* with a consideration of its phylogenetic relationships. *Journal of Zoology*, 204, 289–327.
- Rocha, C.F.D., Monique Van Sluys, M., Vrcibradic D., Kiefer, M.C., Menezes, V.A. & Siqueira, C.C. (2009) Comportamento de termorregulação em lagartos brasileiros. *Oecologia Brasiliensis*, 13, 115–131.
- Rodrigues, M.T., Andrade, G.V. & Dias Lima, J. (2003) A new species of *Amphisbaena* (Squamata, Amphisbaenidae) from state of Maranhão, Brazil. *Phyllomedusa*, 2, 21–26.
- Rodrigues, M.T., Camacho, A.G., Nunes, P.M.S., Recoder, R.S., Teixeira Jr., M., Valdujo, P.H., Guellere, J.M., Mott, T. & Nogueira, C. (2008) A new species of the lizard genus *Bachia* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Cerrados of Central Brazil. *Zootaxa*, 1875, 39–50.
- Rodrigues, M.T., Pavan, D. & Curcio, F. (2007) Two new species of lizards of the genus *Bachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) from Central Brazil. *Journal of Herpetology*, 41, 545–553.
- Romer, A.S. (1956) *Osteology of the reptiles*. Chicago University, Chicago, 772p.
- Salm, R. (2004) Tree species diversity in a seasonally-dry forest: the case of the Pinkaití site, in the Kayapó Indigenous Area, Southeastern limits of the Amazon. *Acta Amazonica*, 34, 435–443.
- Savage, J.M. & Crother, B.I. (1989) The status of *Pliocercus* and *Urotheca* (Serpentes: Colubridae), with a review of included species of coral snake mimics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 95, 335–362.

- Scrocchi, G.J. & Giraud, A.R. (2005) Reptiles de la Reserva El Bagual. *In*: Giacomo, A.G. & Krapovickas, S.F. (Eds.). *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina*. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, pp. 155–198.
- Silva, J.M.C. & Bates, J.M. (2002) Biogeographic patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. *BioScience* 52, 225–233.
- Silva, J.M.C. (1991) Sistemática e biogeografia da superespécie *Nystalus maculatus* (Piciformes: Bucconidae). *Ararajuba*, 2, 75–79.
- Silveira, A.L. (2006) Anfíbios do município de João Pinheiro, uma área de cerrado no noroeste de Minas Gerais, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, 64, 131–139.
- Smith, A. (1848) Illustrations of the zoology of South Africa. *Reptilia*, 1838–1849.
- Spix, J.B. (1825) *Animalia nova sive Species novae lacertarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J.B. de Spix*. Typis Francisci Seraphi Hubschmanni, Monaco, 26p.
- Stejneger, L. (1916) Notes on amphisbaenian nomenclature. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 29, 85.
- Stimson, A.F. (1972) A new species of *Anops* from Mato Grosso, Brazil (Reptilia: Amphisbaenia). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)*, 24, 205–212.
- Strauch, A. (1881) Bemerkungen über die Eidechsenfamilie der Amphisbaeniden. *Mémoires de la Academie Imperiale de Science de St. Pétersbourg*, 11, 355–479.

- Swofford, D.L., Olsen, G.J., Waddell, P.J. & Hillis, D.M. (1996) Phylogenetic inference. *In*: Hillis, D.M., Moritz, C. & Mable, B.K. (Eds.). *Molecular Systematics*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer, pp. 407–514.
- Taylor 1915. New species of Philippine lizards. *Philippine Journal of Science*, 10, 89–109.
- Taylor, E.H (1951) Concerning Oligocene amphisbaenid reptiles. *University of Kansas Science Bulletin*, 34, 521–579.
- Towsend, T.M., Larson, A., Louis, E. & Macey, R. (2004) Molecular phylogenetics of Squamata: The position of Snakes, Amphisbaenians and Dibamids, and root of the Squamate tree. *Systematic Biology*, 53, 735–757.
- Vandelli, D. (1797) Florae, et Faunae Lusitanicae Specimen. *Memorias de la Academia Real de Ciencias (Lisboa)*, 1, 37–79.
- Vanzolini, P.E. (1991) A third species of *Bronia* Gray, 1865 (Reptilia, Amphisbaenia). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37, 379–388.
- Vanzolini, P.E. (1951) A systematic arrangement of the family Amphisbaenidae (Sauria). *Herpetologica*, 7, 113–123.
- Vanzolini, P.E. (1976) On the lizards of a cerrado-caatinga contact, evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 29, 111–119.
- Vanzolini, P.E. (1988) Distribution patterns of South American lizards. *In*: Vanzolini, P.E. & Heyer, W.R. (Eds.). *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, pp. 317–343.
- Vega, L.E. (2001) Reproductive and feeding ecology of the amphisbaenian *Anops kingii* in east-central Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 22, 447–454.

- Vidal, N. & Hedges, S.B. (2005) The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies*, 328, 1000–1008.
- Vidal, N., Azvolinsky, A., Cruaud, C. & Hedges, S.H. (2008) Origin of tropical American burrowing reptiles by transatlantic rafting. *Biology Letters*, 4, 115–118.
- Vieira, M.I., Alves, M.L.M. & Fábian-Beurmann, M.E. (1980) Osteologia craniana de *Amphisbaena darwini trachura* Cope, 1885. (Lacertilia, Amphisbaenidae). *Iheringia, Série Zoológica*, 1980, 107–120.
- Vitt, L.J. & Caldwell J.P. (1993) Ecological observations on Cerrado lizards in Rondônia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 27, 46–52.
- Vitt, L.J. (1991) An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *Journal of Herpetology*, 25, 79–90.
- Wagler, J. (1824) Serpentes Brasiliensium species novae, ou histoire naturelle des espèces nouvelles de Serpens. In: Spix, J. (Ed.). *Animalia nova sive species novae*. Typis Francisci Seraphi Hübschmann, Monaco, pp. vii + 75.
- Werner, F. (1910) *Über neue oder seltene Reptilien des naturhistorischen Museums in Hamburg*. II. Eidechsen. Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaften Anstalten 27(1909), supplement 2, Mitteilungen der Naturhistorisches Museum, 27, 1–46.
- Werner, F. (1915) Reptilia und Amphibia. In: Michaelson, W. (Ed.). *Beiträge zur Kenntnis Land und Süßwasserfauna Deutsch-Südwestafrikas*. III. Friedericksen, Hamburg, pp. 325–376.
- Wever, E.G. & Gans, C. (1972) The ear and hearing in *Bipes biporus* (Amphisbaenia: Reptilia). *Proceedings of the National Academy of Science*, 69, 2714–2716.
- Wied, M.P. (1825) Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. *Weimar*, 1, XXII + 612.

- Wiegmann, A.F.A. (1834) *Herpetologia Mexicana, seu descriptio amphibiorum novae hispaniae*. Pars prima, Saurorum species, IV + 54p.
- Wiley, E.O. (1978) The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, 27, 17–26.
- Wollenberg, K.C. & Measey, G.J. (2009) Why colour in subterranean vertebrates? Exploring the evolution of colour patterns in caecilian amphibians. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 1046–1056.
- Wu, X.C., Brinkman, D.B. & Russell, P. (1996) *Sineoamphisbaena hexatabularis*, an amphisbaenian (Diapsida: Squamata) from the Upper Cretaceous redbeds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, People's Republic of China), and comments on the phylogenetic relationships of the Amphisbaenia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 33, 541–577.
- Zangerl, R. (1944) Contributions to the osteology of the skull of the Amphisbaenidae. *American Midland Naturalist*, 31, 417–454.
- Zangerl, R. (1945) Contributions to the Osteology of the post-cranial skeleton of the Amphisbaenidae. *American Midland Naturalist*, 33, 764–780.

## **Apêndice I. Coleções consultadas e espécimes analisados.**

Espécimes com asterisco (\*) são aqueles dos quais as vértebras foram analisadas.

Coleções (acrônimos são apresentados de acordo com as designações das instituições):

Centro de estudos e Pesquisas Biológicas of Universidade Católica de Goiás (CEPB); Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, Brasília, Brasil (CHUNB); Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Acre, Campus Floresta, Rio Branco, Brasil (UFACF); Mato Grosso, Cuiabá, Brasil (UFMT); Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, Brasil (UFMT); Coleção Zoológica da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (ZUFRJ); Coleção Zoológica de Referência of Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus de Corumbá, Corumbá, Brasil (CEUCH); Facultad de Ciências de la Universidad de la República, Montevideo, Uruguay (ZVC-R); Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina (FML); Museu de Ciências Naturais of Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (MCN); Museu de Ciências Naturais of Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil (MCNR); Museu de Ciências e Tecnologia of Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (MCP); Museu de História Natural de Capão da Imbuía, Curitiba, Brasil (MHNCI); Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, French (MNHN); Museo Nacional de Historia Natural do Paraguay, Assunción, Paraguay (MNHNP); Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil (MNRJ); Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil (MPEG); Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Brasil (MZUESC); Museu de Zoologia da Universidade de São



Paulo (MZUSP); Museum Für Naturkunde, Berlin, Germany (ZMB);  
Zoologisches Museum, Berlin, Germany (ZSM).

*Agamodon anguliceps* (N=1)

SOMALIA: MOGADISCIO: AMNH R 134242.

*Amphisbaena alba* (N=4)

BRASIL: CEUCH 1851; CEUCH 3553; CEUCH 1731; BAHIA: *Camaçari*: MCP  
18177.

*Amphisbaena darwini darwini* (N=4)

BRASIL: RIO GRANDE DO SUL: *Dom Pedro de Alcântara*: MCP 3618; *Viamão*:  
MCP 5613; MCP 5614; MCP 5615.

*Amphisbaena darwini trachura* (N=6)

BRASIL: RIO GRANDE DO SUL: *Balneário Pinhal*: MCP 14633; MCP 14776;  
*Cachoeira do Sul*: MCP 13259; *Porto Alegre*: MCP 13712; MCP 14384; MCP  
14385.

*Amphisbaena munoai* (N=4)

BRASIL: RIO GRANDE DO SUL: *Guaporé*: MCP 15617; MCP 15618; MCP 15619 e  
MCP 15620.

*Amphisbaena fuliginosa* (N=7)

BRASIL: CHUNB 49941; CHUNB 47715; MNRJ 8224; AMNH R 37442;  
AMAZONAS: *Manaus*: AMNH R 64919; EQUADOR: *Chimborazo*: AMNH R  
23324. GUYANA: *Mazaruni-Potaro*: AMNH R 137422.

*Amphisbaena prunicolor* (N=5)

BRASIL: RIO GRANDE DO SUL: *Bento Gonçalves*: MCP 963; *Dom Pedro de  
Alcântara*: MCP 1544; *Porto Alegre*: MCP 341; MCP 342; MCP 1551.

*Anops acrobeles* (N=1)

BRASIL: TOCANTINS: *Jalapão*: MZUSP 96337 (holótipo).

*Anops bilabialatus* (N=5).

BRASIL: MATO GROSSO: *Nova Ubiratã*: UFMT 4772; UFMT 4773; *Cláudia*:  
MZUSP 81777; *Xavantina*: MZUSP 21276 (holótipo), 21777 (parátipo).

*Anops kingii* (N=13).

BRASIL: RIO GRANDE DO SUL: MCP 15052, 15056, 15057, 15106, 15403, 15407,  
15408, 16181, 16186, 16724, 17708, 17769, 17771.

*Aulura anomala* (N=3).

BRASIL: CEARÁ: *Cinta Boa Vista*: MNRJ 9313, 9314; PARÁ: *Belém do Pará*: MNRJ  
1772.

*Bipes biporus* (N=1)

MÉXICO: CALIFÓRNIA: AMNH R 92759.

*Blanus cinereus* (N=1)

ESPAÑA: MADRI: AMNH R 142641.

*Bronia bedai* (N=6)

BRASIL: MATO GROSSO DO SUL: AFB 783; AFB 2137; AFB 2143; AFB 3138;  
*Aquidauana*: MCP 8923; MCP 8924.

*Bronia brasiliana* (n=2).

BRASIL: PARÁ: *Santarém*: LPHA 1297, LPHA 1373.

*Cadea blancoides* (N=1)

CUBA: "ISLA DE PINOS": *Sierra de las casas*: AMNH R 78397.

*Dalophia* sp.

RHODESIA: AMNH R 113085.

*Anops bilabialatus* (N=5).

## **Aviso**

As páginas 401–406 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

## **Apêndice II. Crânios analisados.**

*Amphisbaena alba* (N=1)

BRASIL: MZUSP 92251.

*Amphisbaena darwini darwini* (N=1)

BRASIL: RIO GRANDE DO SUL: MCP 6135.

*Amphisbaena darwini trachura* (N=5)

BRASIL: RIO GRANDE DO SUL: MCN 5805; MCN 5804; MCN 5806; MCP 2845;  
MCP 3610; MCP 4377; MCP 4378; MCP 5764.

*Amphisbaena fuliginosa* (N=1)

BRASIL: MZUSP 92035.

*Amphisbaena munoai* (N=3)

BRASIL: RIO GRANDE DO SUL: MCN 5807; MCN 5808; MCN 5809

*Amphisbaena prunicolor* (N=3)

BRASIL: RIO GRANDE DO SUL: MCN 5810; MCN 5811; MCN 5812;

*Anops kingii* (N=4).

BRASIL: RIO GRANDE DO SUL: MCN 4841; MCN 4849; MCN 5782; MCN 5783.

*Aulura anomala* (N=1).

BRASIL: CEARÁ: *Cinta Boa Vista*: MNRJ 9313.

*Bipes biporus* (N=1)

MÉXICO: MZUSP 59037.

*Bronia bedai* (N=1)

BRASIL: MATO GROSSO DO SUL: AFB *Aquidauana*: MCP 8923.

*Bronia brasiliiana* (n=2).

BRASIL: MZUSP 378; PARÁ: *Santarém*: LPHA 1297.

*Leposternon boulengeri* revalidada (N=1).

PARAGUAI: MNHNP 5112.

*Leposternon cerradensis* (N=1).

BRASIL: GOIÁS: *Aporé*: MZUSP 98036.

*Leposternon infraorbitale* (N=4).

BRASIL: BAHIA: *Ilhéus*: ZUFRJ 504; ZUFRJ 539; ZUFRJ1329; ZUFRJ 1331.

*Leposternon kisteumacheri* (N=1).

BRASIL: MINAS GERAIS: *Manga*: MNRJ 4043.

*Leposternon latifrontale* revalidada (N=1).

PARAGUAI: DEPARTAMENTO CENTRAL: *Norte de Nemby*: MNHNP 7671.

*Leposternon microcephalum* (N = 8).

BRASIL: ZUFRJ 47; ZUFRJ 1513. ESPIRITO SANTO: *São José do Calçado*: ZUFRJ 1508; RIO DE JANEIRO: *Cachoeira de Macacu*: MNRJ 4020; *São Conrado*: ZUFRJ 29; *Jacarepaguá*: ZUFRJ 285; SANTA CATARINA: *Humbolt*: MNRJ 4789; MNRJ 4790.

*Leposternon octostegum* (N=1).

BRASIL: BAHIA: *Camaçari*: MCP 18193.

*Leposternon phocaena* revalidada (N=3).

ARGENTINA: MNHNP 244; MNHNP 245; MNHNP 5114.

*Leposternon polystegum* (N=1).

BRASIL: CEARÁ: *Fortaleza*: ZUFRJ 528.

*Leposternon scutigerum* (N=6).

BRASIL: ZUFRJ 4450, 4458; RIO DE JANEIRO: *Santa Tereza*: ZUFRJ 1401; *Maricá*: ZUFRJ 4036, ZUFRJ 4038, ZUFRJ 4791.

*Leposternon wuchereri* (N=1).

BRASIL: RIO DE JANEIRO: ZUFRJ 1364.

*Leposternon* sp. nov. ARG (N=1).

ARGENTINA: FORMOSA: *Departamento de Laishi, Reserva Ecológica El Bagual*:

FML 11313.

*Leposternon* sp. nov. Chapada (N=1).

BRASIL: MATO GROSSO: *Chapada dos Guimarães*: UFMT 2466.

*Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais (N=1).

BRASIL: GOIÁS: *Aporé*: MZUSP 99233.

*Leposternon* sp. nov. MG2 (N=1).

BRASIL: MINAS GERAIS: *João Pinheiro*: MNRJ 15490

*Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia (N=3).

BRASIL: MATO GROSSO: *Jauru*: UFMT 3954, UFMT 3960; RONDÔNIA: *Espigão*

*do oeste*: MHNCI 7347.

*Leposternon* sp. nov. Tapirapés (N=1)

BRASIL: MATO GROSSO: *Barra de Tapirapé*: MZUSP 13752.

*Leposternon* sp. nov. SP2 (N=2)

BRASIL: SÃO PAULO: MRT 11984; MZUSP 6603.

**Apêndice III. Descrição dos dados de contagem (caracteres merísticos) e medidas (em milímetros) utilizados no presente estudo.**

---

**Caracteres merísticos**

---

Número de meio-ânéis antero-peitorais dorsais

Número de anéis caudais

Número de meios anéis pós-peitorais dorsais

Número de meios anéis pós-peitorais ventrais

Número de dentes mandibulares

Número de dentes maxilares

Número de dentes pré-maxilares

Número de escudos infralabiais.

Número de infraoculares

Número de poros pré-cloacais

Número de escudos pré-oculares.

Número de segmentos do quinto anel caudal

Número de segmentos do meio anel dorsal contado no meio do comprimento rostro-cloacal

Número de escudos supralabiais.

Número de escudos supra-oculares.

Número de segmentos do meio anel ventral cotado no meio do comprimento rostro-cloacal

Número de vértebras pré-cloacais

---

**Caracteres morfométricos**

---

Altura anterior da cabeça, medida no rostronasal na altura das narinas.

Altura anterior do maior escudo supralabial, medido na porção anterior do escudo usando como referência a sutura deste com o pré-rostral.

Altura do escudo ocular, medida no meio do escudo.

Altura posterior da cabeça, medida na porção posterior da última supralabial.

Altura do corpo na região peitoral, medido no meio da região peitoral.

---

...continua

---

**Caracteres morfométricos**

---

Altura do escudo rostronasal, medido na vertical na porção anterior do escudo.

Comprimento da abertura bucal, medido em sentido ântero-posterior do meio do metal a borda da última infralabial.

Comprimento da cauda, medido na porção ventral da cauda da porção posterior a cloaca até a ponta da cauda.

Comprimento da cabeça, medido no dorso da cabeça da borda anterior do rostronasal a borda posterior dos occipitais da primeira fileira.

Comprimento do escudo ocular medido no meio do escudo em sentido ântero-posterior.

Comprimento do focinho, medido na lateral da cabeça da borda anterior do escudo ocular a borda anterior do rostronasal.

Comprimento do primeiro infralabial

Comprimento do segundo infralabial

Comprimento do mental, medido no meio do escudo

Comprimento do malar

Comprimento do malar lateral

Comprimento do occipital da primeira fileira medido no escudo medial.

Comprimento maior do parietal, medido na maior distancia em sentido antero-posterior..

Comprimento da região peitoral.

Comprimento do pré-frontal, medido na sutura com o escudo supra-ocular.

Comprimento do escudo rostronasal medido na porção medial da cabeça em sentido ântero-posterior da borda anterior a borda posterior do escudo.

Comprimento do primeiro escudo supralabial, medido no meio do escudo.

Comprimento do segundo escudo supralabial, medido na borda da boca.

Comprimento do terceiro escudo supralabial, medido no meio do escudo.

Comprimento da supra-ocular

Comprimento da sutura do occipital da primeira fileira medido no escudo medial.

Comprimento da sutura do parietal

---

...continua



---

**Caracteres morfométricos**

---

Comprimento da sutura do pré-frontal.

Comprimento do temporal

Distância do olho a boca medido na sutura da segunda e da terceira supralabial.

Largura anterior da cabeça, medida no rostronasal na altura das narinas.

Largura anterior do maior infralabial, medido na altura da porção anterior do malar.

Largura anterior do mental medida na borda anterior do escudo.

Largura da porção mediana do comprimento rostro cloacal.

Largura do frontal medido na altura da sutura do ocular com o pré-frontal.

Largura da segunda infralabial.

Largura do malar

Largura do malar lateral

Largura do parietal.

Largura posterior da cabeça, medida na porção posterior da última supralabial.

Largura do pré-frontal, medido no meio do escudo.

Largura posterior da primeira infralabial.

Largura posterior da maior infralabial, medido na altura da porção posterior do malar lateral.

Largura do escudo rostronasal, medido na porção dorsal na borda posterior lateral do escudo

Largura do supraocular

Largura do temporal

---

## **Aviso**

As páginas 413–415 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).



## Tabelas

Tabela 1. Lista dos estudos filogenéticos mais recentes de Squamata (ordenados por ordem cronológica) e as espécies de *Leposternon* incluídas nos estudos.

Autor (ano)	Evidência	Grupo(s) de enfoque	Espécie de <i>Leposternon</i> incluída no estudo
Estes <i>et al.</i> (1988)	Morfológicas	Squamata	Não especificado*
Lee (1998)	Morfológica	Serpentes, Amphisbaenia e Dibamidae	Não especificado*
Hallermann (1998)	Morfológica	Squamata	Não especificado*
Kearney (2003)	Morfológica	Amphisbaenia	<i>L. microcephalum</i>
Kearney & Stuart (2004)	Molecular	Amphisbaenia	<i>Leposternon</i> sp. (espécie não identificada)
Macey <i>et al.</i> (2004)	Molecular	Amphisbaenia	Nenhuma
Townsend <i>et al.</i> (2004)	Molecular	Serpentes, Amphisbaenia e Dibamidae	Nenhuma
Vidal & Hedges (2005)	Molecular	Squamata	Nenhuma
Vidal <i>et al.</i> (2008)	Molecular	Amphisbaenia	Nenhuma
Conrad (2008)	Morfológica	Squamata	Nenhuma
Mott & Vieites (2009)	Molecular	Amphisbaenia	<i>L. infraorbitale</i> , <i>L. microcephalum</i> e <i>L. polystegum</i> .

\* Estudos em que os autores codificaram os caracteres para Amphisbaenia em nível de grande grupo.

## **Aviso**

A página 418 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

Continuação

Espécie descrita	Autor (data)	Localidade tipo	Taxonomia corrente	Taxonomia do presente estudo
<i>Lepidosternum borellii</i>	Peracca (1895)	Resistência, Argentina	<i>Leposternon microcephalum</i>	<i>Leposternon phocaena</i>
<i>Lepidosternon carcani</i>	Peracca (1904)	Tebicuari, Paraguai	<i>Leposternon microcephalum</i>	<i>Leposternon boulengeri</i>
<i>Lepidosternon laticeps</i>	Peracca (1904)	Urucum, Mato Grosso, Brasil	<i>Leposternon microcephalum</i>	<i>Leposternon phocaena</i>
<i>Lepidosternon pfefferi</i>	Werner (1910)	Paraguai	<i>Leposternon microcephalum</i>	<i>Leposternon phocaena</i>

## **Aviso**

As páginas 420–423 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

Continuação

Espécime	Sexo	AADO	ADO	AVE	ACA	AL	SDO	SVE	SCA	V	CCB	CRC	LCRC	CCA
									(5º. Anel)					
MZUSP 6604	M	14	225	206	9	4	24	27	28	—	12,3	285	11,0	17,6
MZUSP 6640	M	14	223	205	10	4	27	31	28	100	11,8	293	9,4	15,2
MZUSP 77041	M	12	222	204	10	2	22	24	29	104	13,3	341	11,4	16,4
MZUSP 95612	M	14	213	201	12	3	28	35	34	104	11,6	309	10,0	22,0
MZUSP 88860	?	14	208	195	10	4	26	37	35	—	9,6	265	8,5	14,3
Média e Desvio		13,7	221,6	201,0	10,1	3,6	27,0	31,0	29,3	99,4	10,8	291,5	9,6	15,5
Padrão		± 1,1	± 10,5	± 5,4	± 0,9	± 0,8	± 3,2	± 4,1	± 2,6	± 5,0	± 1,3	± 39,6	± 1,5	± 2,7



Tabela 6. Lista das espécies de *Leposternon* e suas respectivas regiões fitogeográficas de ocorrência. Região fitogeografica: Am – Amazônia, Caatinga – Caa, Cerrado – Cer, Chaco – Cha, Espinal – Esp, Mata Atlântica – MAt, Pampa – Pam, Savana Uruguaia – SU e Yungas – Yun.

Espécies	Am	Caa	Cer	Cha	Esp	MAt	Pam	SU	Yun
<i>L. boulengeri</i>			X	X					
<i>L. cerradensis</i>			X						
<i>L. infraorbitale</i>			X			X			
<i>L. kisteumacheri</i>		X	X						
<i>L. latifrontale</i>			X	X					
<i>L. microcephalum</i>			X			X			
<i>L. octostegum</i>						X			
<i>L. phocaena</i>				X	X		X	X	X
<i>L. polystegum</i>	X	X	X			X			
<i>L. scutigerum</i>						X			
<i>L. wuchereri</i>						X			
<i>Leposternon</i> sp. nov. Aragarças			X						
<i>Leposternon</i> sp. nov. AC	X								
<i>Leposternon</i> sp. nov. ARG				X					
<i>Leposternon</i> sp. nov. Chapada			X						
<i>Leposternon</i> sp. nov. GO/MG			X						
<i>Leposternon</i> sp. nov. MG2			X						
<i>Leposternon</i> sp. nov. Mato Grosso/Rondônia	X		X						
<i>Leposternon</i> sp. nov. Pará	X								

... continua

Continuação

Espécies	Am	Caa	Cer	Cha	Esp	MAt	Pam	SU	Yun
<i>Leposternon</i> sp. nov. PNGSV			X						
<i>Leposternon</i> sp. nov. SP2			X			X			
<i>Leposternon</i> sp. nov. Tapirapés			X						

## FIGURAS

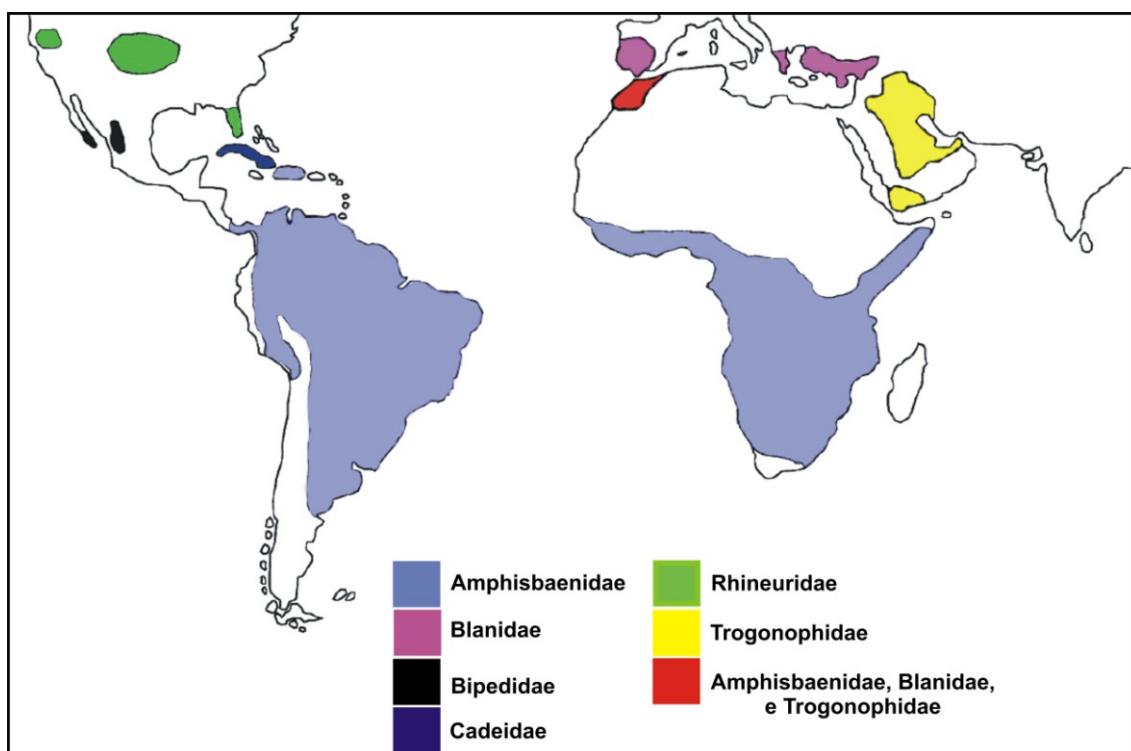


Figura 1. Distribuição geográfica das famílias de Amphisbaenia conforme Kearney (2003) e Vidal *et al.* (2008) (ilustração retirada e modificada de Hembree 2006).

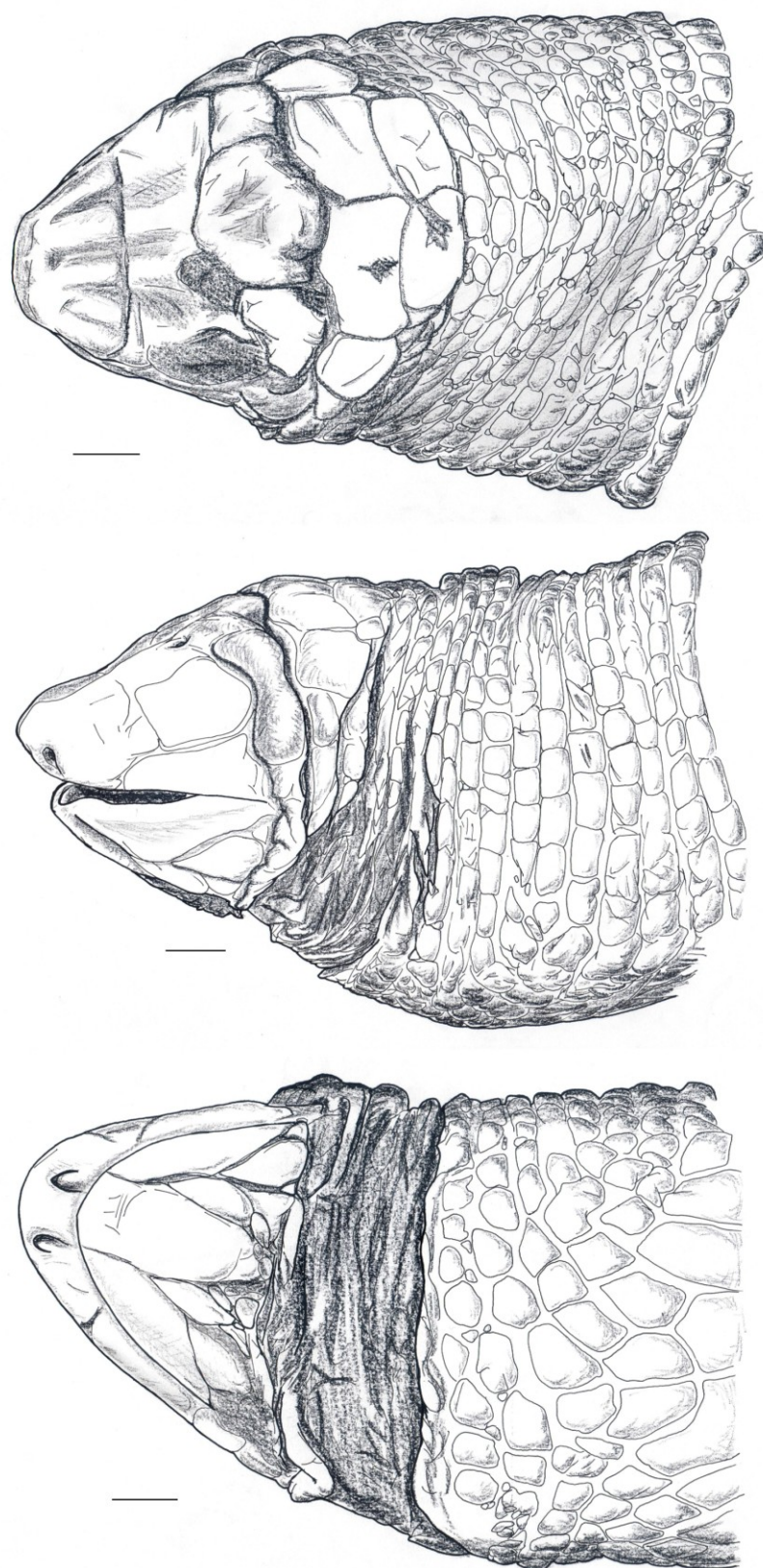


Figura 2. *Leposternon microcephalum* (holótipo, ZSM 3150-0). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça (Del. Eduardo Lucchesi). Escala = 2 mm.

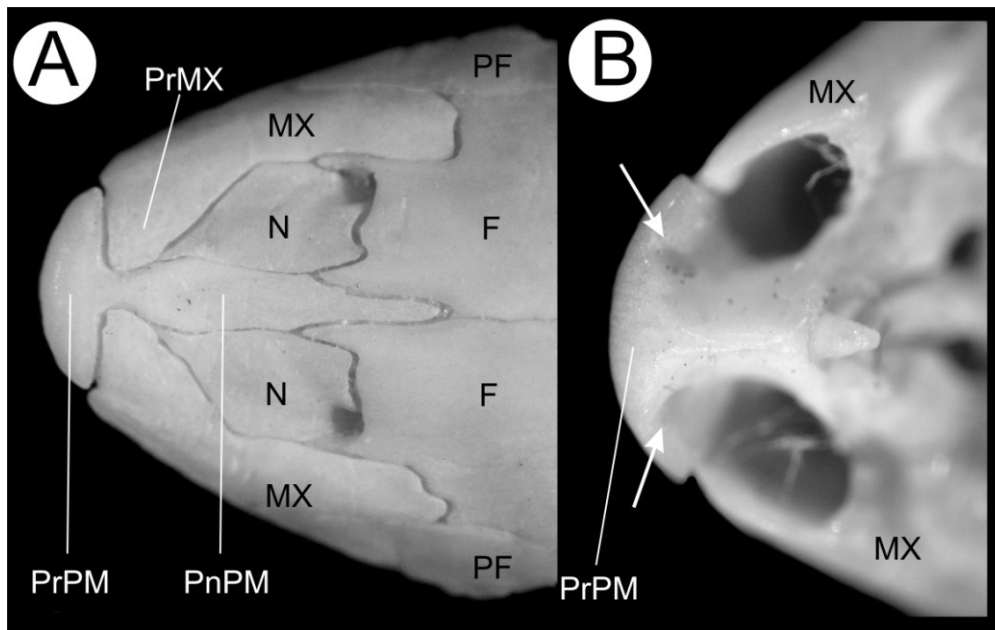


Figura 3. Crânio de *Leposternon microcephalum* (MNRJ 4789). (A) vista dorsal da porção facial, mostrando o processo rostral da maxila e os nasais afastados pelo processo nasal do pré-maxilar; (B) vista ventral do processo rostral da pré-maxila com setas brancas indicando os forames. Abreviações: Frontal – F, maxila – MX, nasal – N, pré-frontal – PF, processo nasal do pré-maxilar – PnPM, processo rostral do pré-maxilar – PrPM e processo rostral da maxila – PrMX.



Figura 4. Espécime de *Leposternon microcephalum* em vida proveniente do Estado do Rio de Janeiro, Brasil, com detalhe da cabeça em vista lateral.

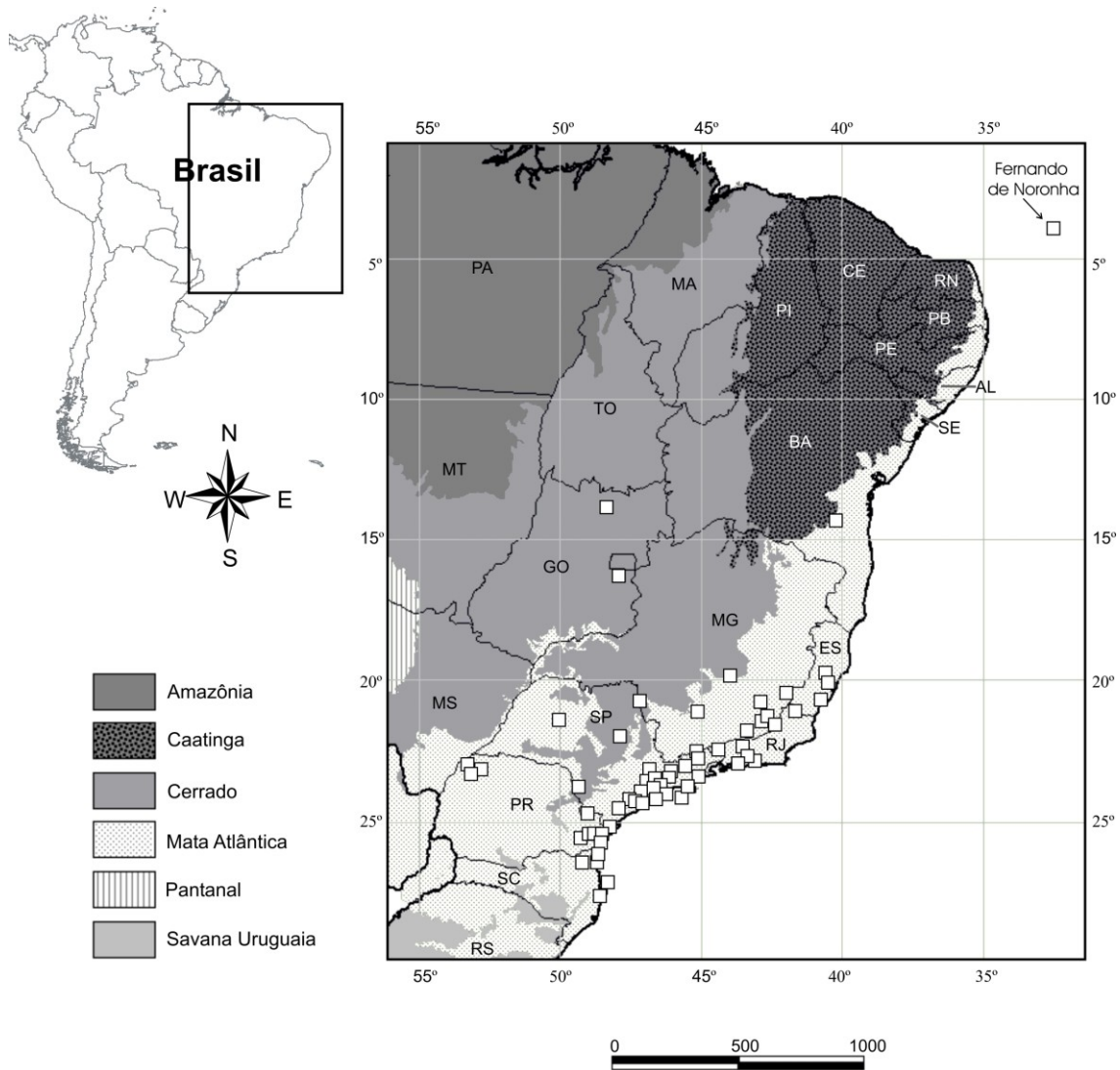


Figura 5. Distribuição geográfica de *Leposternon microcephalum*. Abreviações dos Estados Brasileiros: Alagoas – AL, Bahia – BA, Ceará – CE, Espírito Santo – ES, Goiás – GO, Maranhão – MA, Mato Grosso – MT, Mato Grosso do Sul – MS, Minas Gerais – MG, Pará – PA, Paraíba – PB, Paraná – PR, Pernambuco – PE, Piauí – PI, Rio Grande do Sul – RS, Rio Grande do Norte – RN, Santa Catarina – SC, São Paulo – SP, Sergipe – SE e Tocantins – TO.

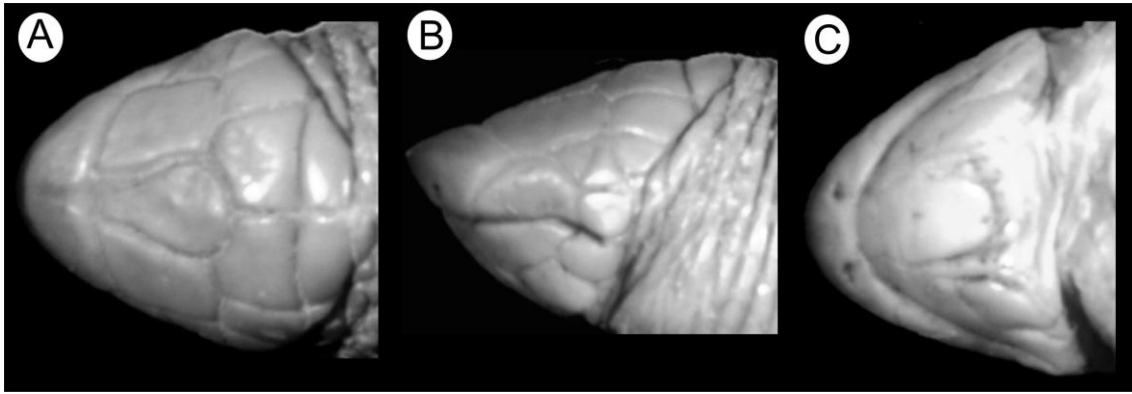


Figura 6. *Leposternon boulengeri* (holótipo, ZISP 6656). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça (Fotos fornecidas pelo Dr. Konstantin Milton).

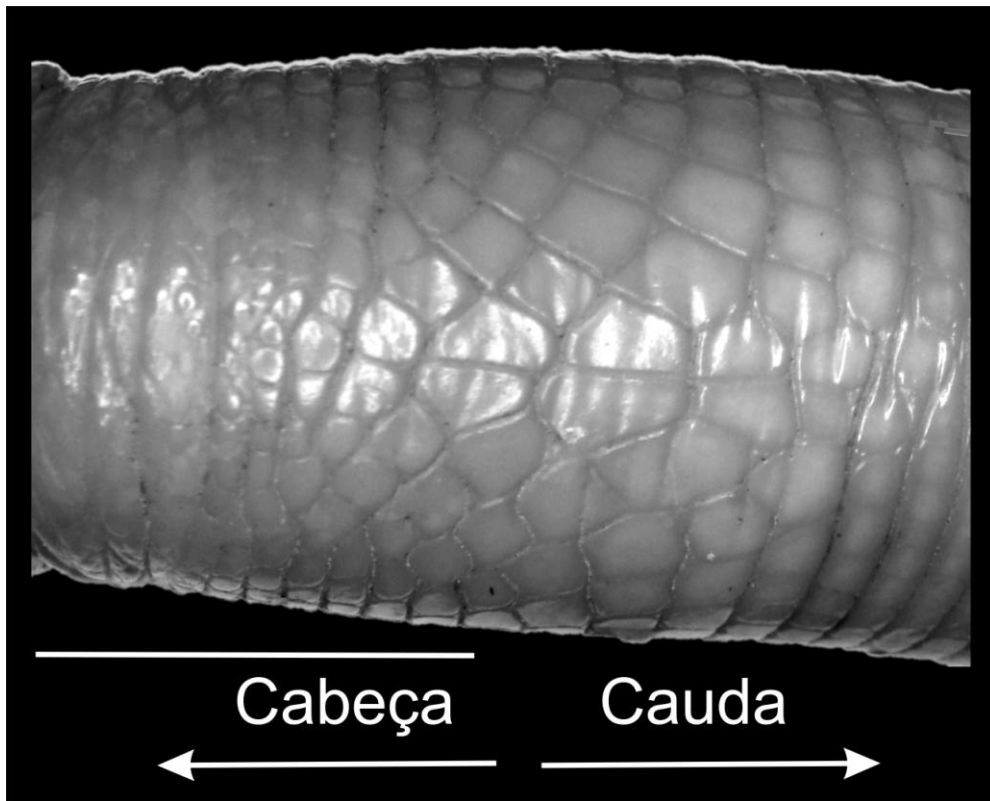


Figura 7. Porção peitoral de *Leposternon boulengeri* (MNHNP 5109).

## **Aviso**

A página 432 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).



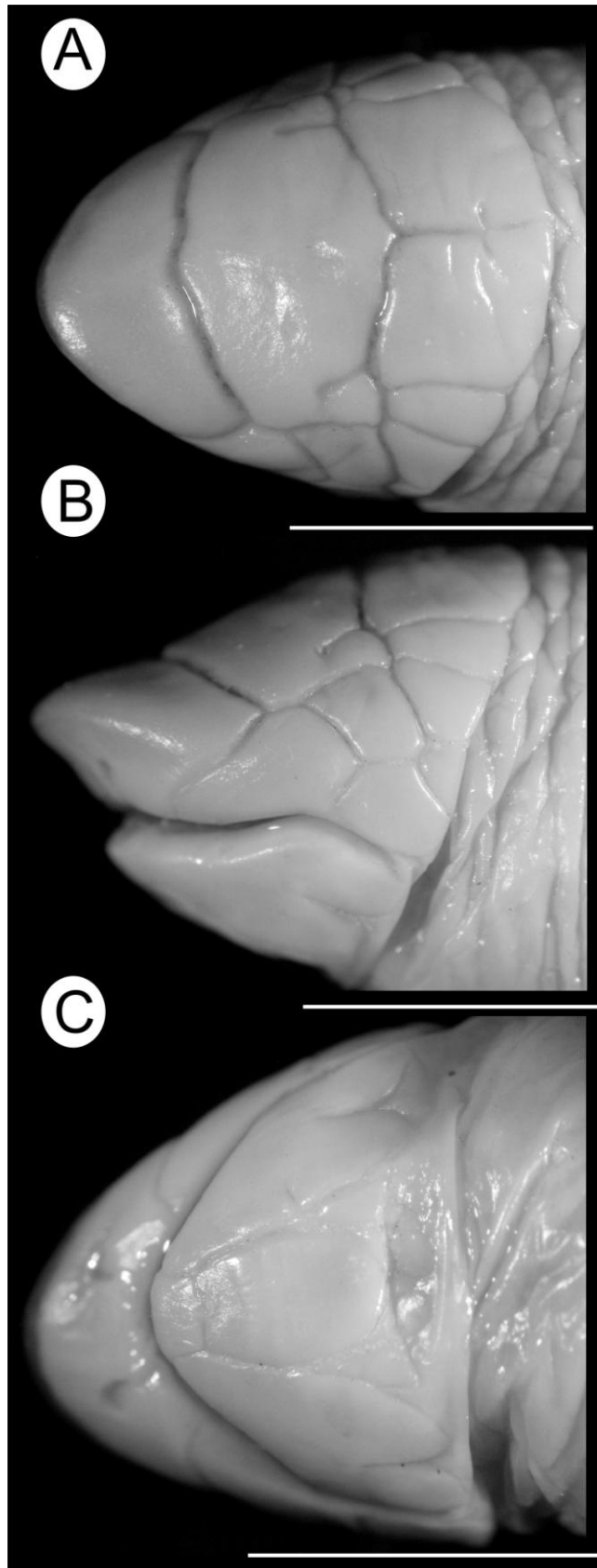


Figura 10. *Leposternon latifrontale* (lectótipo, MZUSP 28386). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5 mm.

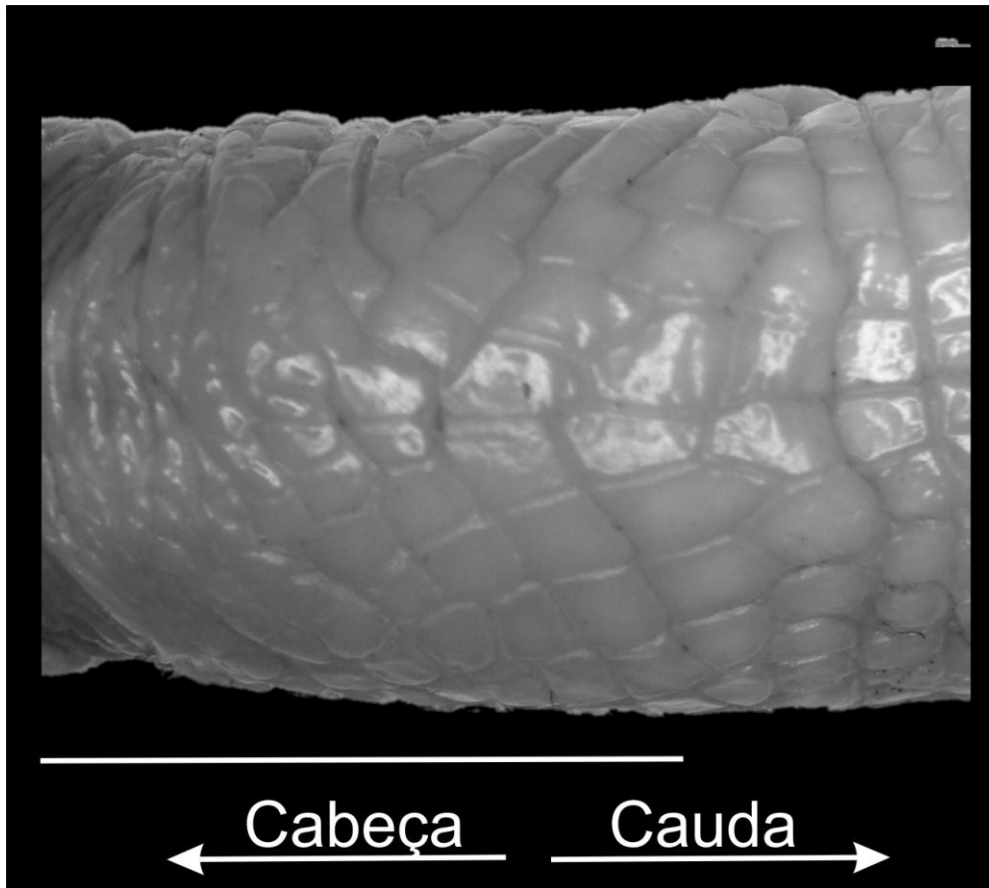


Figura 11. Porção peitoral de *Leposternon latifrontale* (MNHNP 7671). Escala = 5 mm.

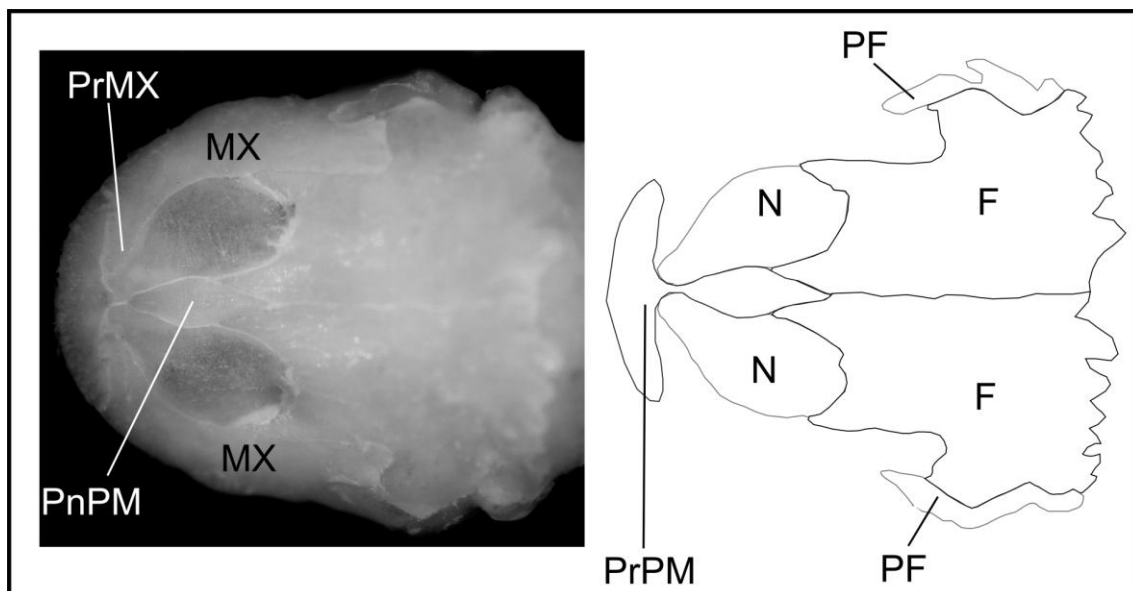


Figura 12. *Leposternon latifrontale* (MNHNP 7671). Vista dorsal da porção facial do crânio. Abreviações: Frontal – F, maxila – MX, nasal – N, pré-frontal – PF, processo nasal do pré-maxilar – PnPM, processo rostral da maxila – PrMX, processo rostral do pré-maxilar – PrPM.

## **Aviso**

A página 435 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

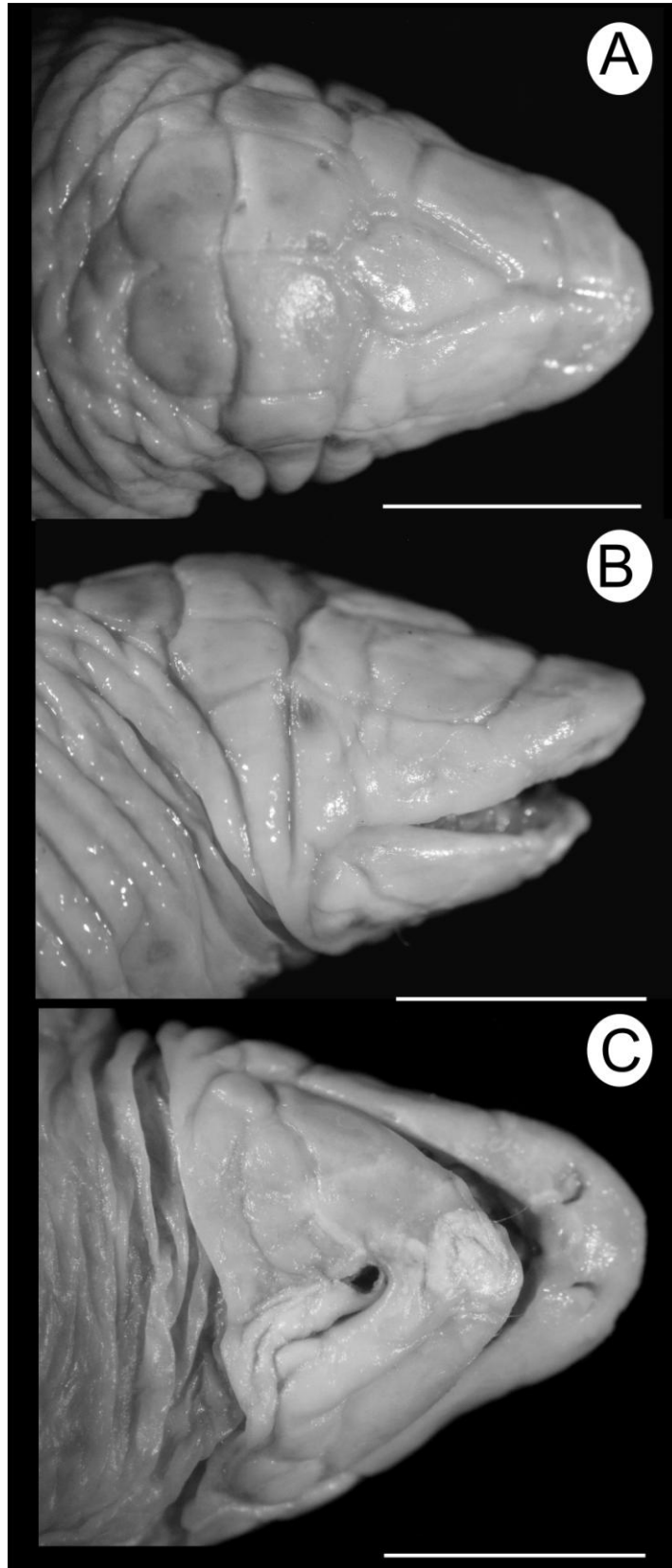


Figura 15. *Leposternon phocaena* (holótipo, MHNP 488). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5mm.

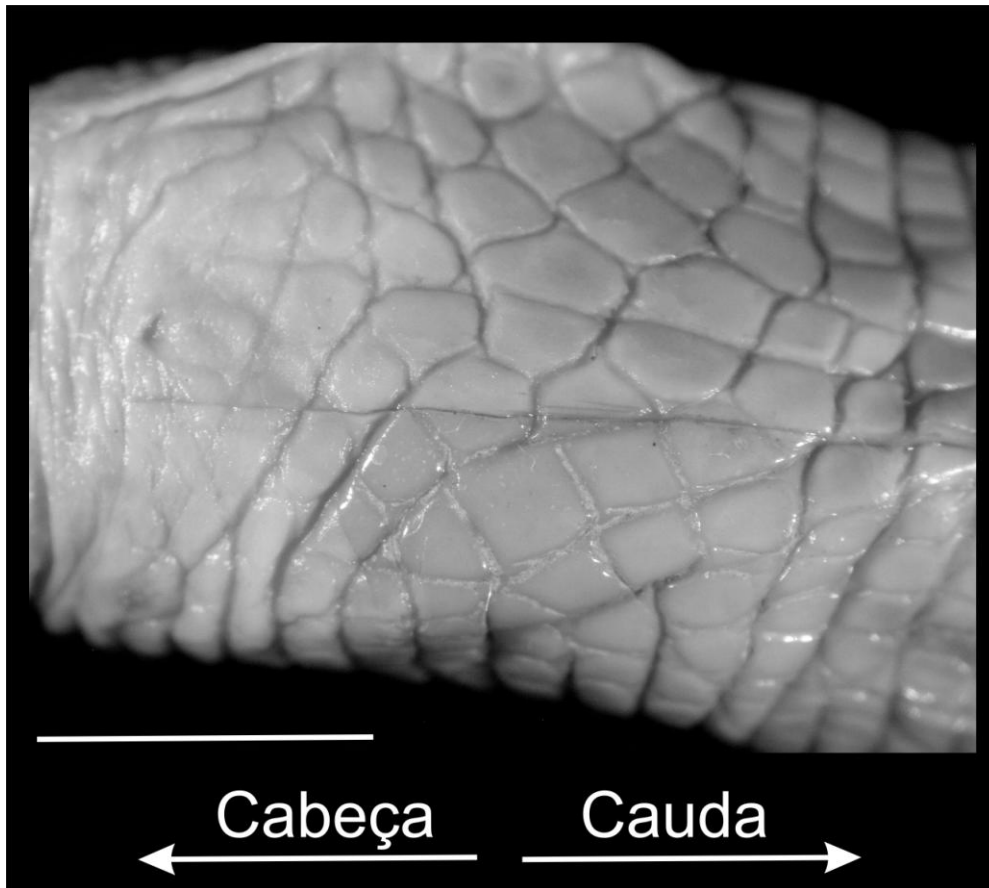


Figura 16. Porção peitoral de *Leposternon phocaena* (MHNP 488). Escala = 5 mm.



Figura 17. Dorso da cauda de *Leposternon phocaena* (FMNH 0425), mostrando as pintas escuras na região vertebral.

## **Aviso**

A página 438 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

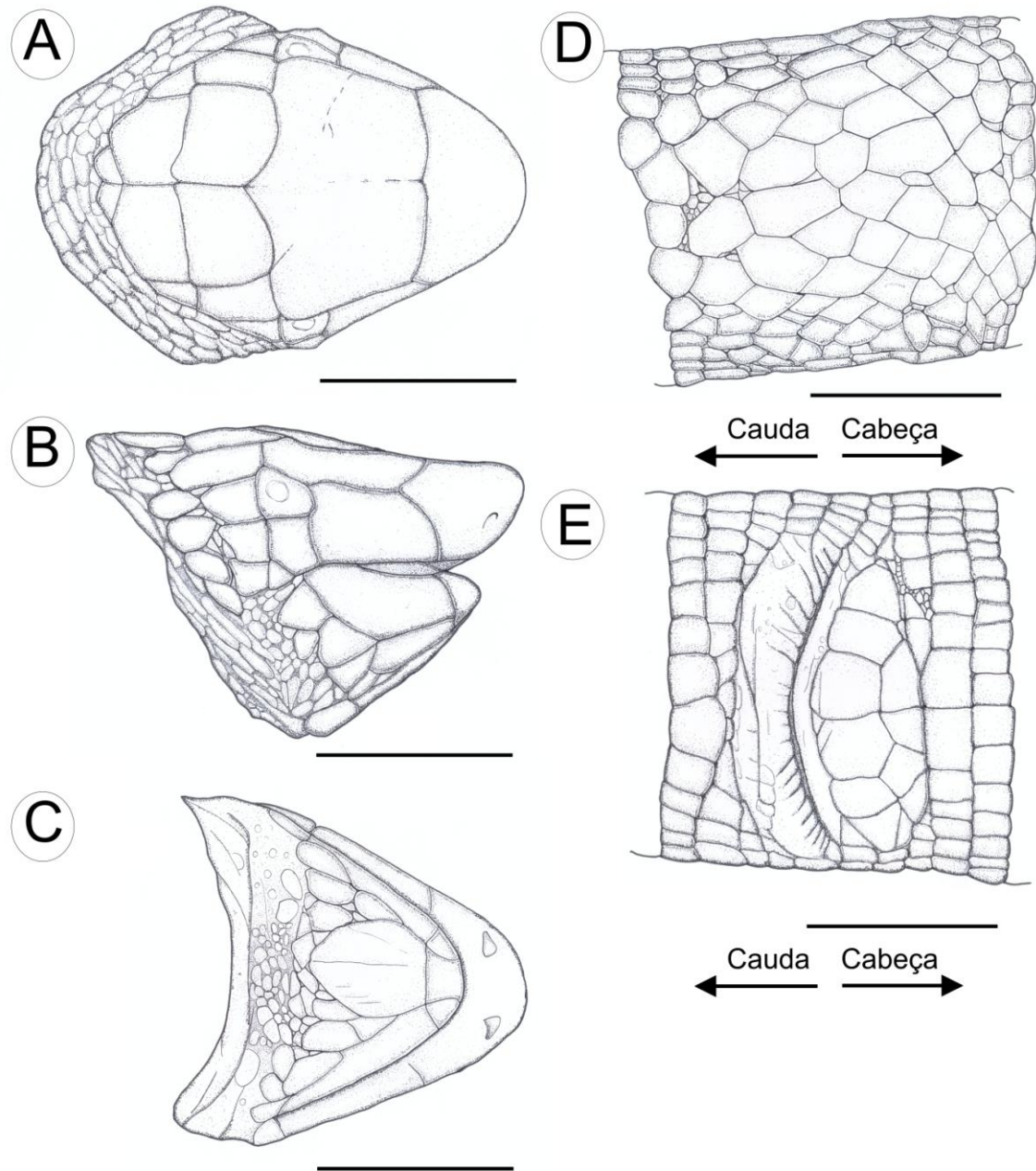


Figura 19. *Leposternon* sp. nov. ARG (holótipo, FML 11319). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça; (D) porção peitoral; (E) região cloacal (Del. L. Hilbert). Escala = 5 mm.

## **Aviso**

A página 440 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).



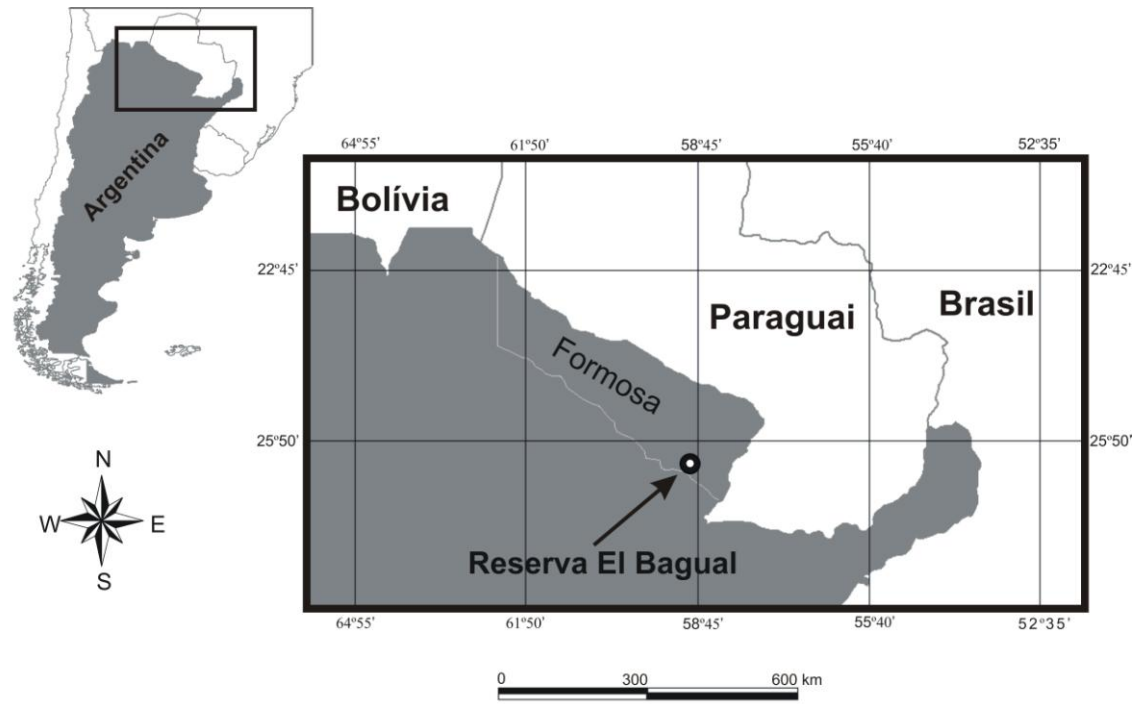


Figura 22. Distribuição geográfica de *Leposternon sp. nov. ARG.*

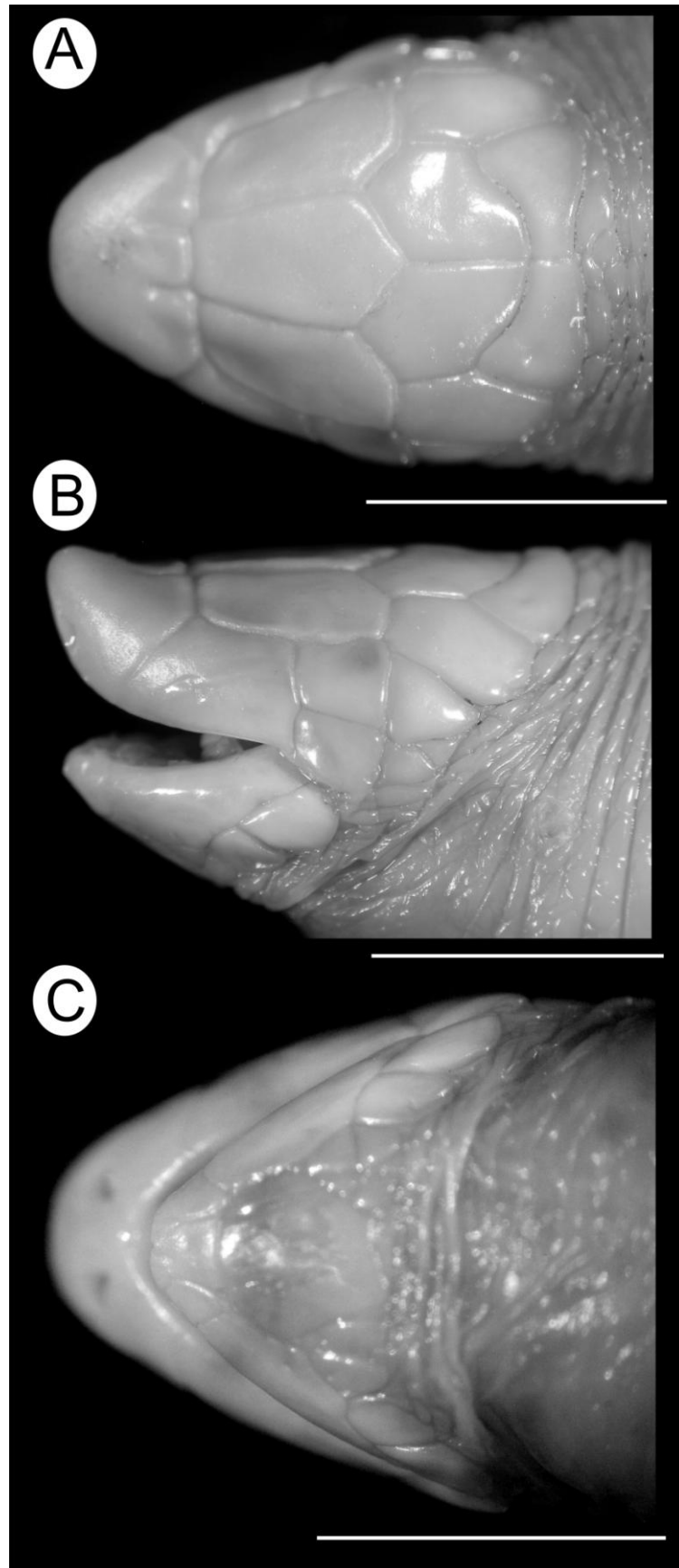


Figura 23. *Leposternon* sp. nov. MG2 (holótipo, MNRJ 16198). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5 mm.

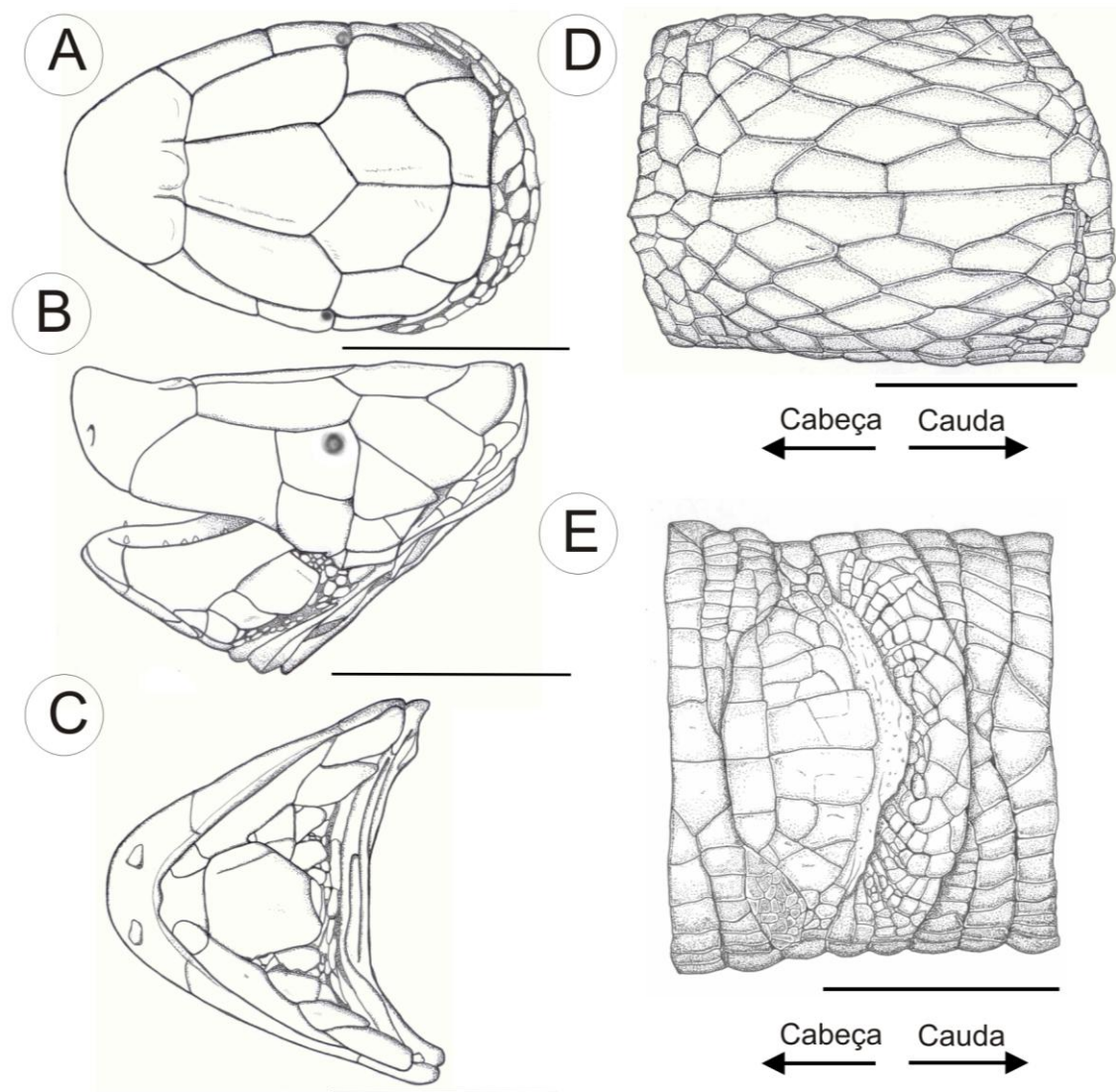


Figura 24. *Leposternon* sp. nov. MG2 (holótipo, MNRJ 16198). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça; regiões (D) peitoral e (E) cloacal (Del. L. Hilbert). Escala = 5 mm.

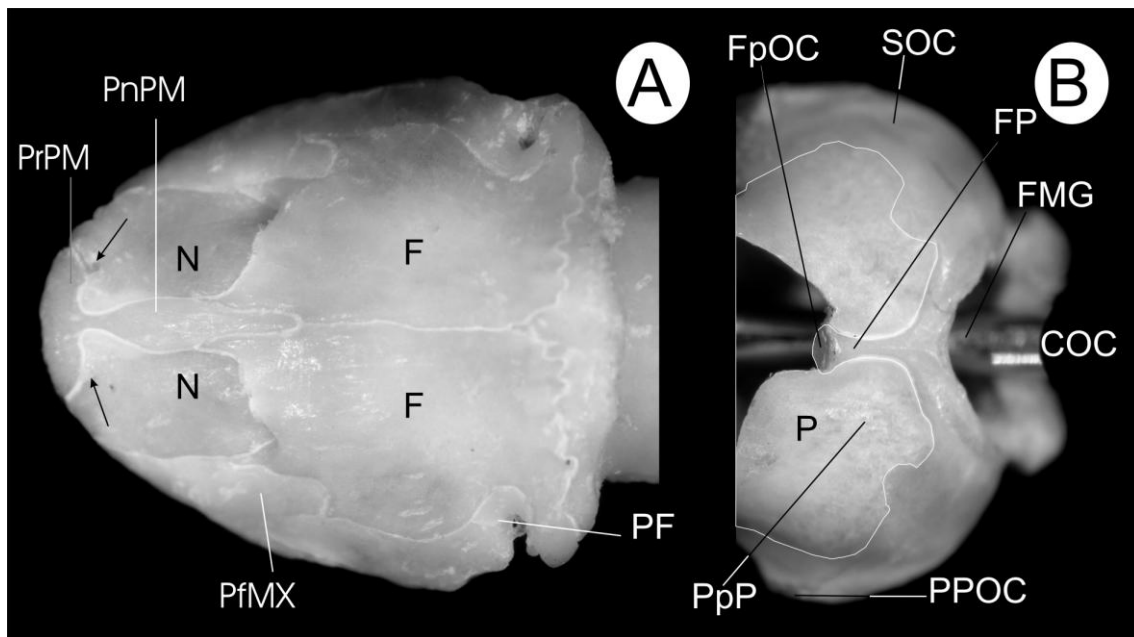


Figura 25. Porções (A) facial e (B) occipital do crânio de *Leposternon* sp. nov. MG2 (MNRJ 15490). Setas pretas indicam o forame apical entre os nasais e o processo rostral do pré-maxilar. Em “outline” a borda do osso parietal. Escala = 5 mm. Abreviações: côndilo occipital – COC, fenda parietal – FP, fenda pré-occipital – FpOC, forame magno – FMG, frontal – F, nasal – N, parietal – P, pré-frontal – PF, processo frontal da maxila – PfMX, processo paraoccipital – PPOC, processo nasal do pré-maxilar – PnPM, processo posterior do parietal – PpP, processo rostral do pré-maxilar PrPM e supraoccipital – SOC.

## **Aviso**

A página 445 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

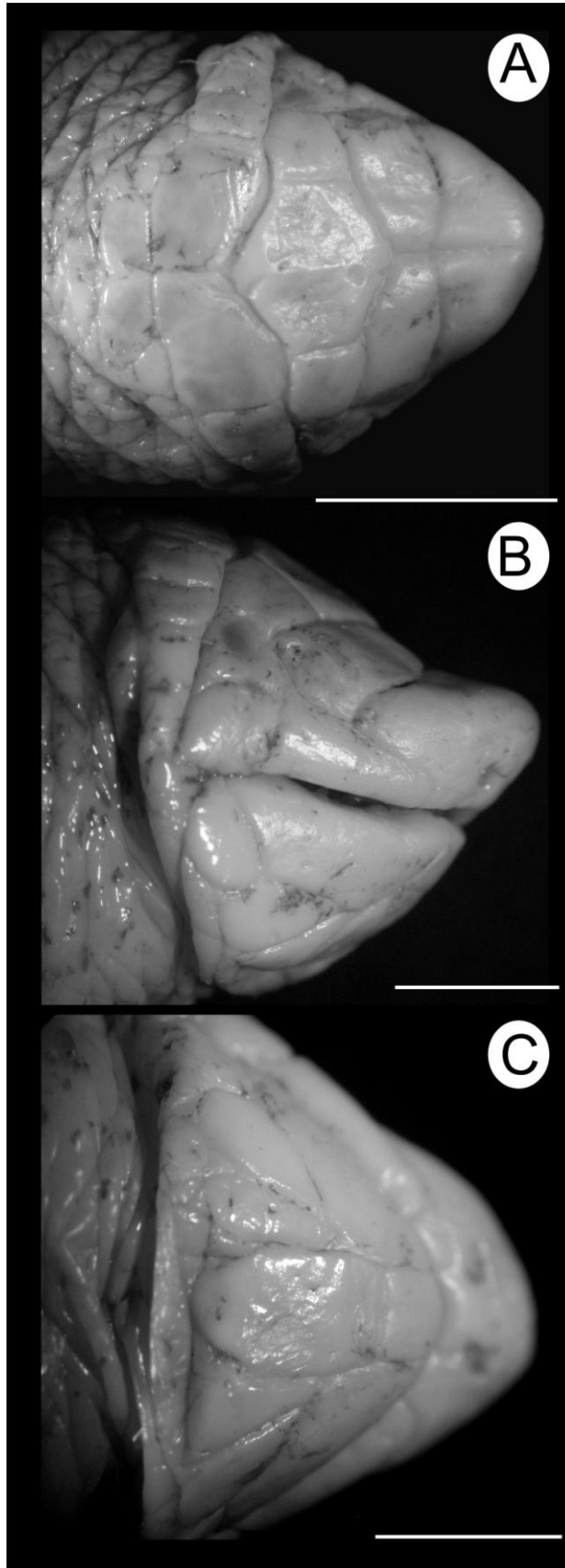


Figura 27. *Leposternon* sp. nov. Pará (holótipo, MZUSP 95681). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5 mm.

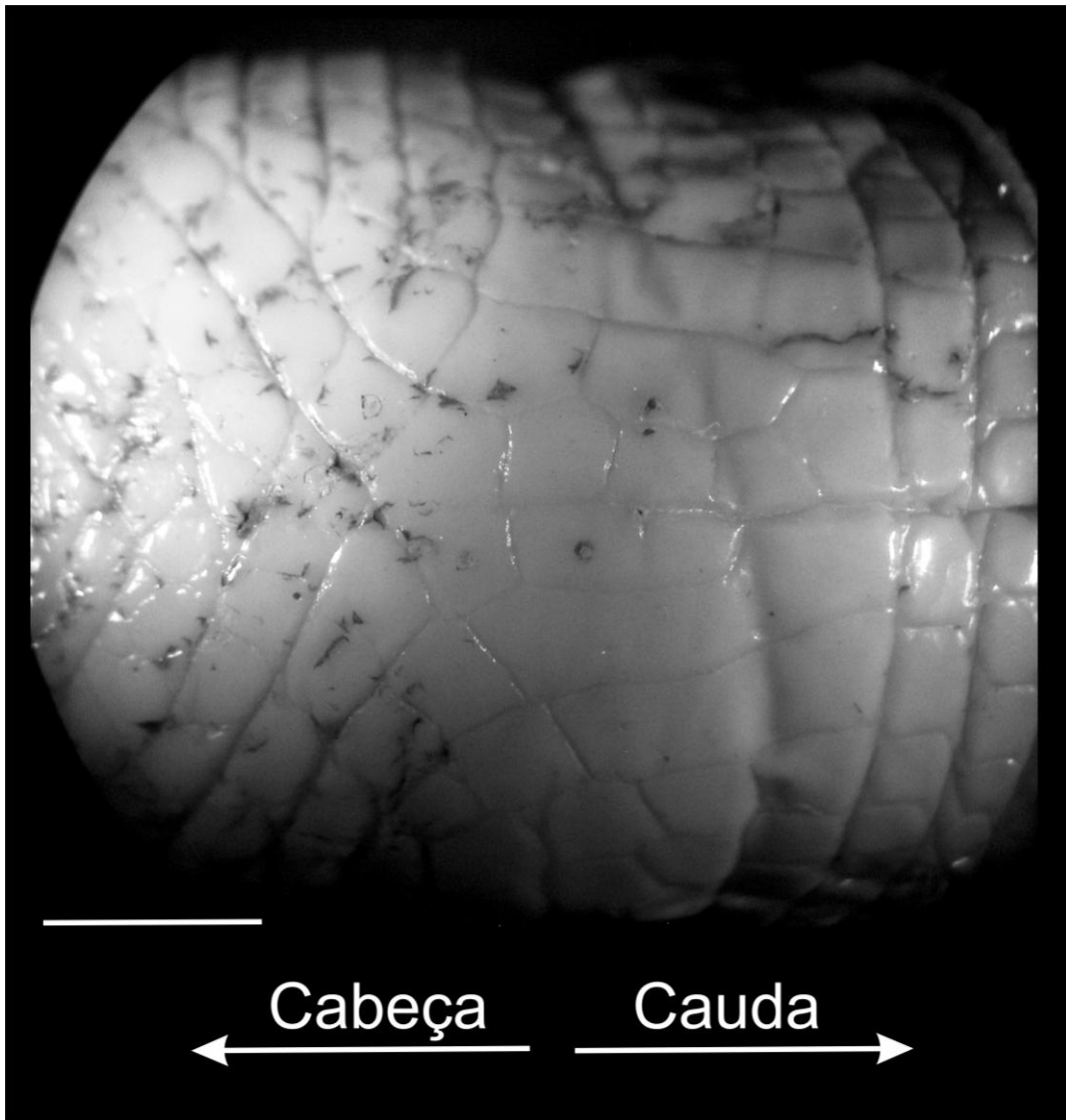


Figura 28. Porção peitoral de *Leposternon* sp. nov. Pará (MZUSP 95681). Escala = 5 mm.

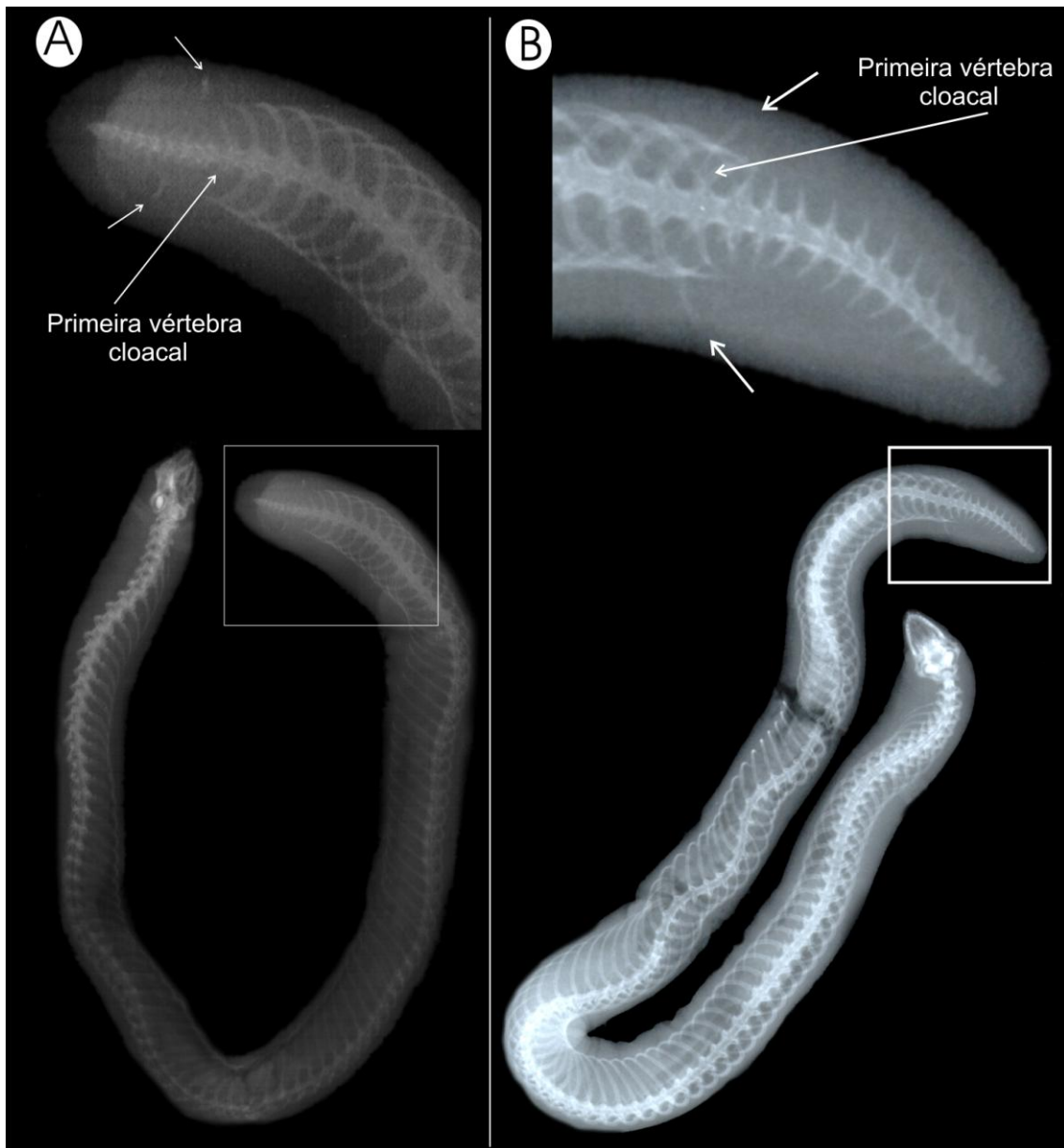


Figura 29. Radiografias de (A) *Leposternon* sp. nov. Pará (MZUSP 95681) e (B) *Leposternon infraorbitale* (MZUESC 3274) com a porção caudal destacada mostrando os vestígios da cintura pélvica (indicados por as setas brancas).



## **Aviso**

A página 449 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

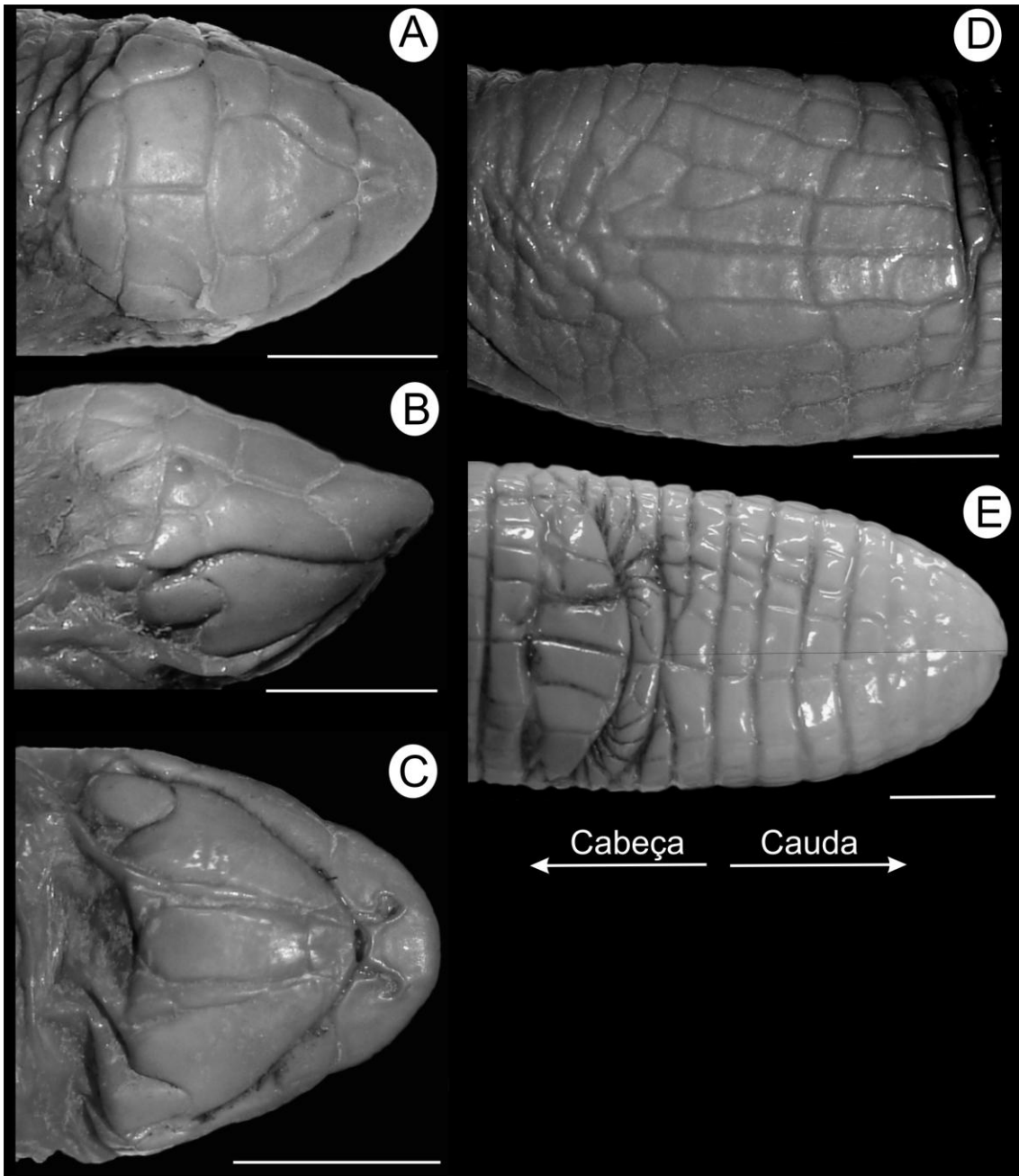


Figura 31. *Leposternon* sp. nov. SP2 (holótipo, MRT 11983). Vistas (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça; regiões (D) peitoral e (E) cloacal. Escala = 5 mm.

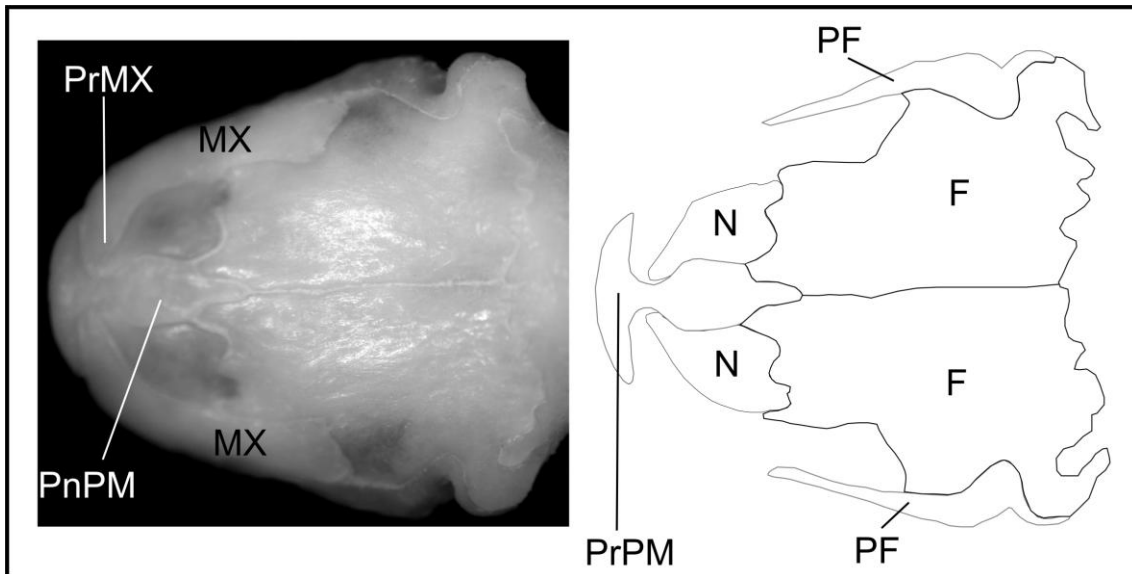


Figura 32. *Leposternon* sp. nov. SP2 (MRT 11984). Vista dorsal da porção facial do crânio. Abreviações: Frontal – F, maxila – MX, nasal – N, pré-frontal – PF, processo nasal do pré-maxilar – PnPM, processo rostral da maxila – PrMX e processo rostral do pré-maxilar – PrPM.

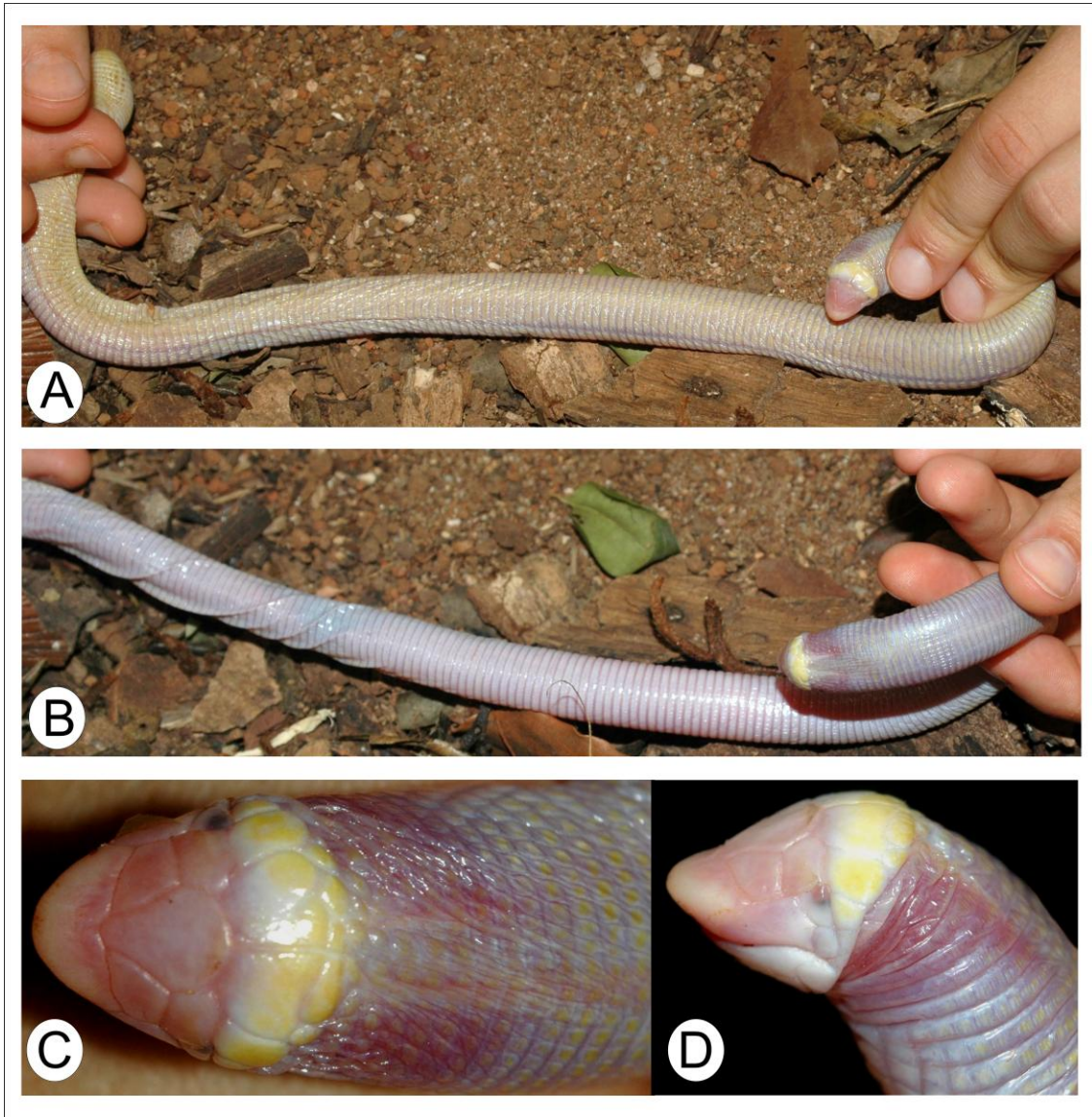


Figura 33. Espécime de *Leposternon* sp. nov. SP2 proveniente do Estado de São Paulo, município de Marília, Brasil. Fotos mostrando a coloração das porções (A) dorsal, (B) ventral, (C) dorso da cabeça e (D) lateral da cabeça (Fotos de L. Santos).

## **Aviso**

A página 453 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

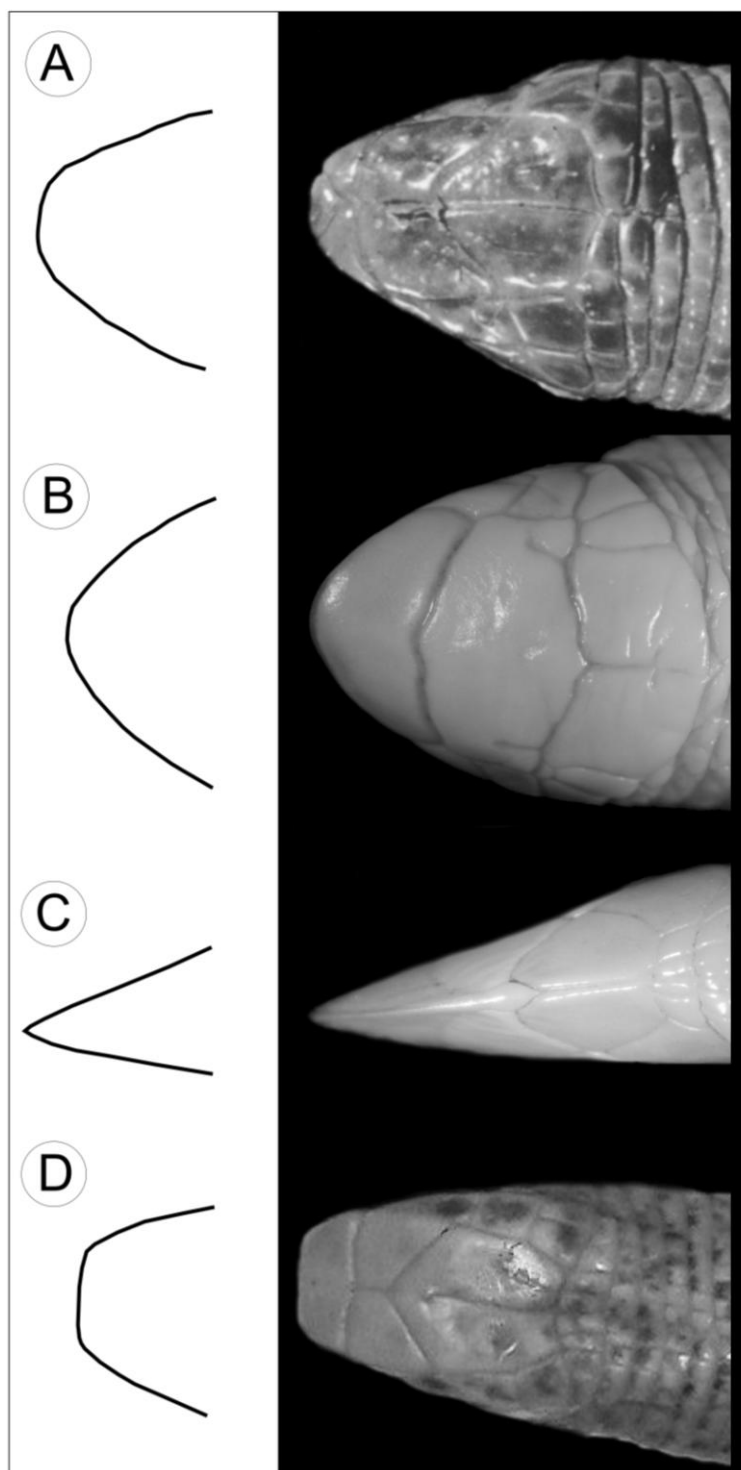


Figura 35. Caracter 1, formato do focinho. (A) vista dorsal da cabeça de *Aulura anomala* com o focinho arredondado (estado 0) (ilustração retirada e modificada de Gans 1971b: 10, Figura 4); (B) vista dorsal da cabeça de *Leposternon latifrontale* (MZUSP 28386) com o focinho levemente pontudo (estado 1); (C) vista dorsal da cabeça de *Anops acrobeles* (MZUSP 96337) com o focinho pontudo (estado 2); e (D) vista dorsal da cabeça de *Diplometopon zarudnyi* (FMNH 64429) com o focinho quadrado (estado 3) (ilustração obtida de Maisano *et al.* 2005).

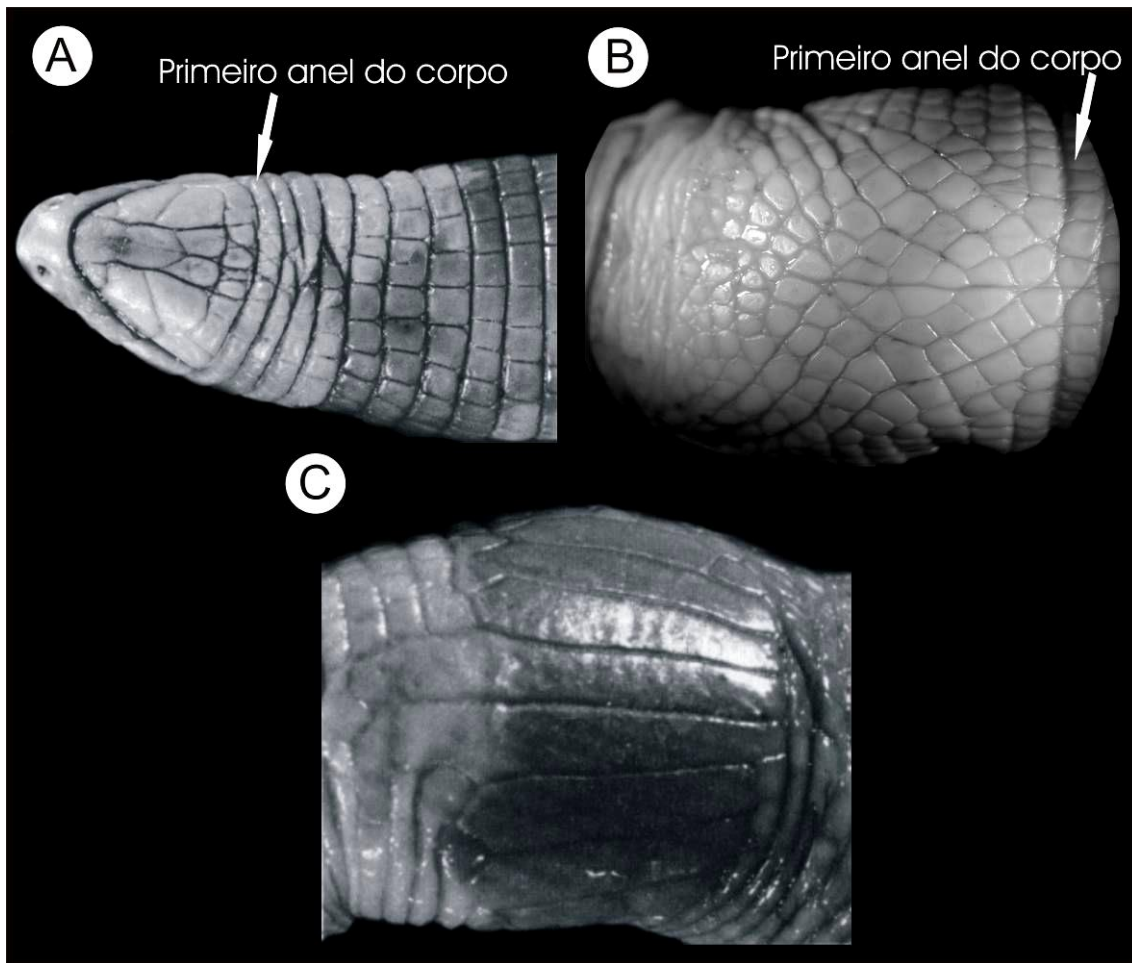


Figura 36. Caracter 4, escamas peitorais. (A) porção ventral anterior de *Bronia brasiliiana* com a modificação das escamas peitorais ausente (estado 0) (ilustração retirada de Gans 1971b: 10, Figura 9); (B) porção peitoral de *Leposternon* sp. nov. Acre (MZUSP 6387) modificada com numerosas escamas (estado 1); (C) porção peitoral de *Leposternon wuchereri* modificadas com poucas escamas (estado 2) (ilustração retirada de Gans 1971a: 408, Figura 15).

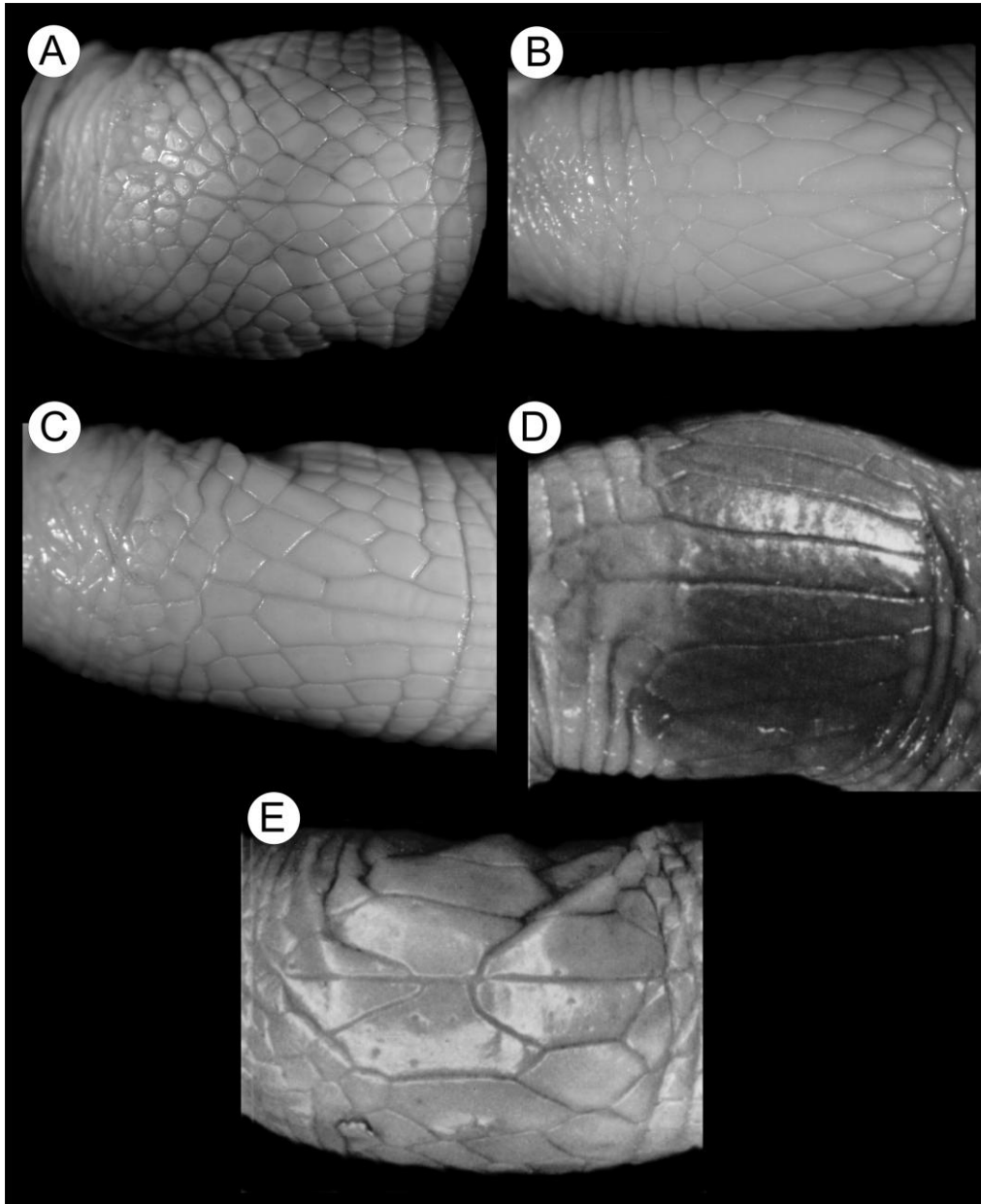


Figura 37. Caracter 5, escamas modificadas da região peitoral. (A) porção peitoral de *Leposternon* sp. nov. AC (MZUSP 6387) com todas as escamas pequenas de formato irregular (estado 0); (B) porção peitoral de *Leposternon cerradensis* (MZUSP 96347) com todas as escamas pequenas, sendo a maioria em formato de diamante (estado 1); (C) porção peitoral de *Leposternon* sp. nov. SP2 (MZUSP 6464) com escamas de tamanhos variados e formato irregular (estado 2); (D) porção peitoral de *Leposternon wuchereri* (ilustração retirada de Gans 1971a: 408, Figura 15) com escamas alongadas ântero-posteriormente, sendo mais de duas vezes mais longas do que largas (estado 3); e (E) porção peitoral de *Leposternon octostegum* (ilustração retirada de Gans 1971a: 438, Figura 46), com escamas alongadas ântero-posteriormente e quase tão largas quanto longas (estado 4).



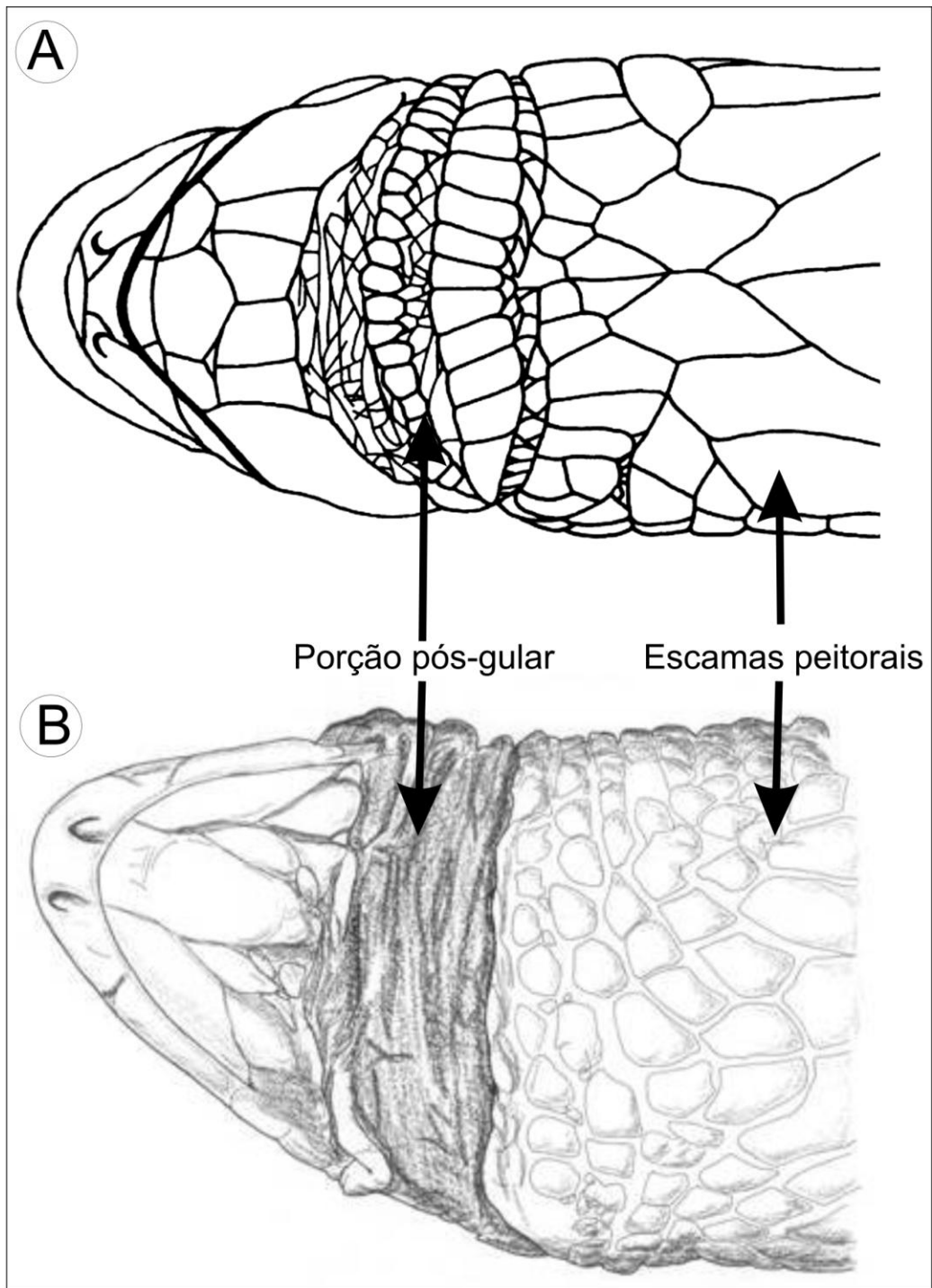


Figura 38. Caracter 5, região pós-gular. (A) porção ântero-ventral de *Monopeltis perplexus* (ilustração retirada e modificada de Gans 1976: 7, Figura 3) mostrando dois anéis corporais na porção pós-gular (estado 0); (B) porção ântero-ventral de *Leposternon microcephalum* (ZSM 3150-0, holótipo) mostrando a área pós-gular sem anéis coporais (estado 1).

## **Aviso**

A página 458 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

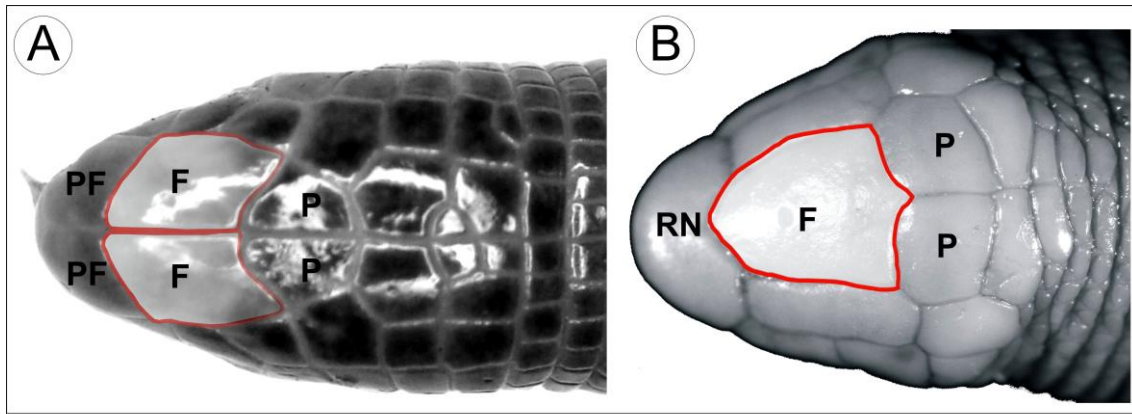


Figura 40. Caracter 9, frontal único. (A) porção dorsal da cabeça de *Amphisbaena prunicolor* (MNHNP 6101) com os escudos frontais em destaque; (B) porção dorsal da cabeça de *Leposternon cerradensis* (MZUSP 96347) com o frontal único em destaque. Abreviações: frontal – F, parietal – P, pré-frontais – PF e rostronasal – RN.

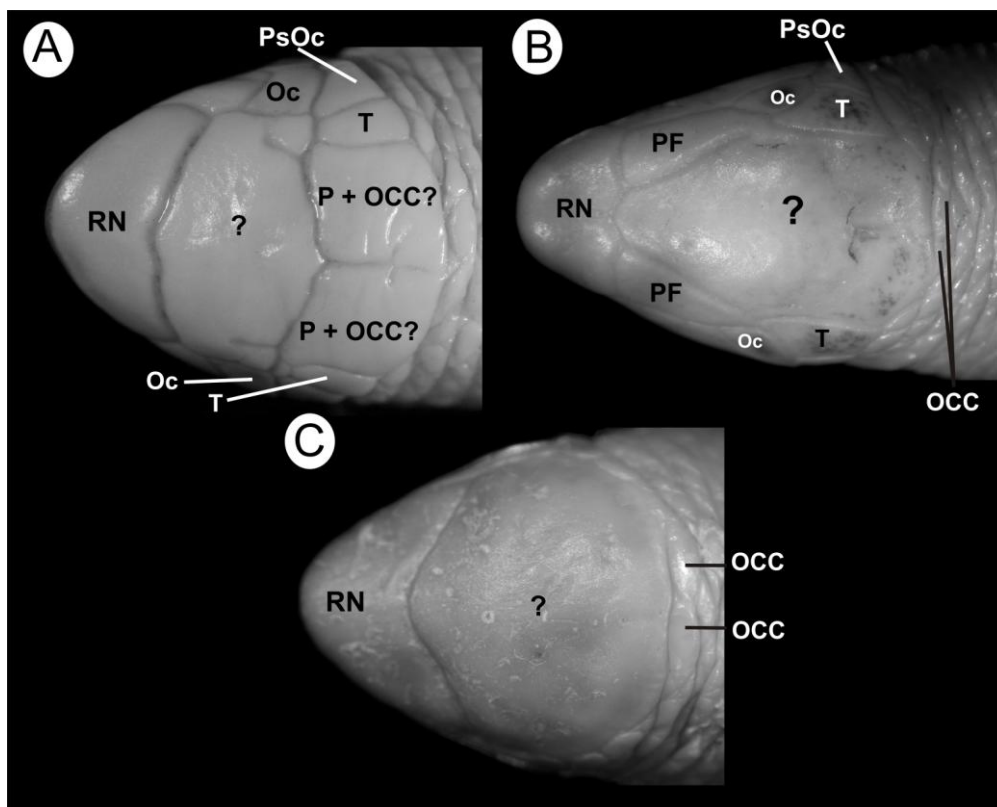


Figura 41. Vista dorsal das cabeças de (A) *Leposternon latifrontale* (MZUSP 28386), (B) *Leposternon octostegum* (MZUSP 96350) e (C) *Leposternon scutigerum* (ZUF RJ 289), mostrando o escudo único posterior ao rostronasal. Abreviações: occipitais – OCC, oculares – Oc, parietal – P, pós-oculares – PsOc, rostronasal – RN e temporal – T. O ? representa um escudo não nomenclaturado que ocupa o local de ocorrência de vários outros escudos.

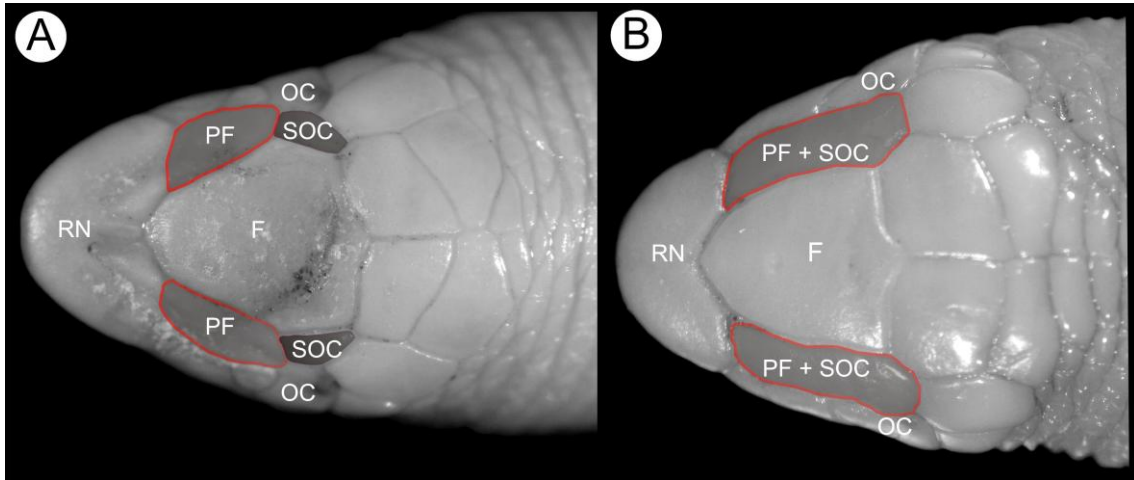


Figura 42. Caracter 10, escudos na lateral frontal. (A) porção dorsal da cabeça de *Leposternon* sp. nov. PNGSV (MZUSP 93158) com os escudos pré-frontais e supra-oculares em destaque; (B) porção dorsal da cabeça de *Leposternon cerradensis* (MZUSP 96347) com o escudo único na borda do frontal, o qual inferismo que trata-se da fusão dos escudos pré-frontais e supraoculares. Abreviações: frontal – F, ocular – OC, pré-frontais – PF, rostronasal – RN e supra-oculares – SOC.

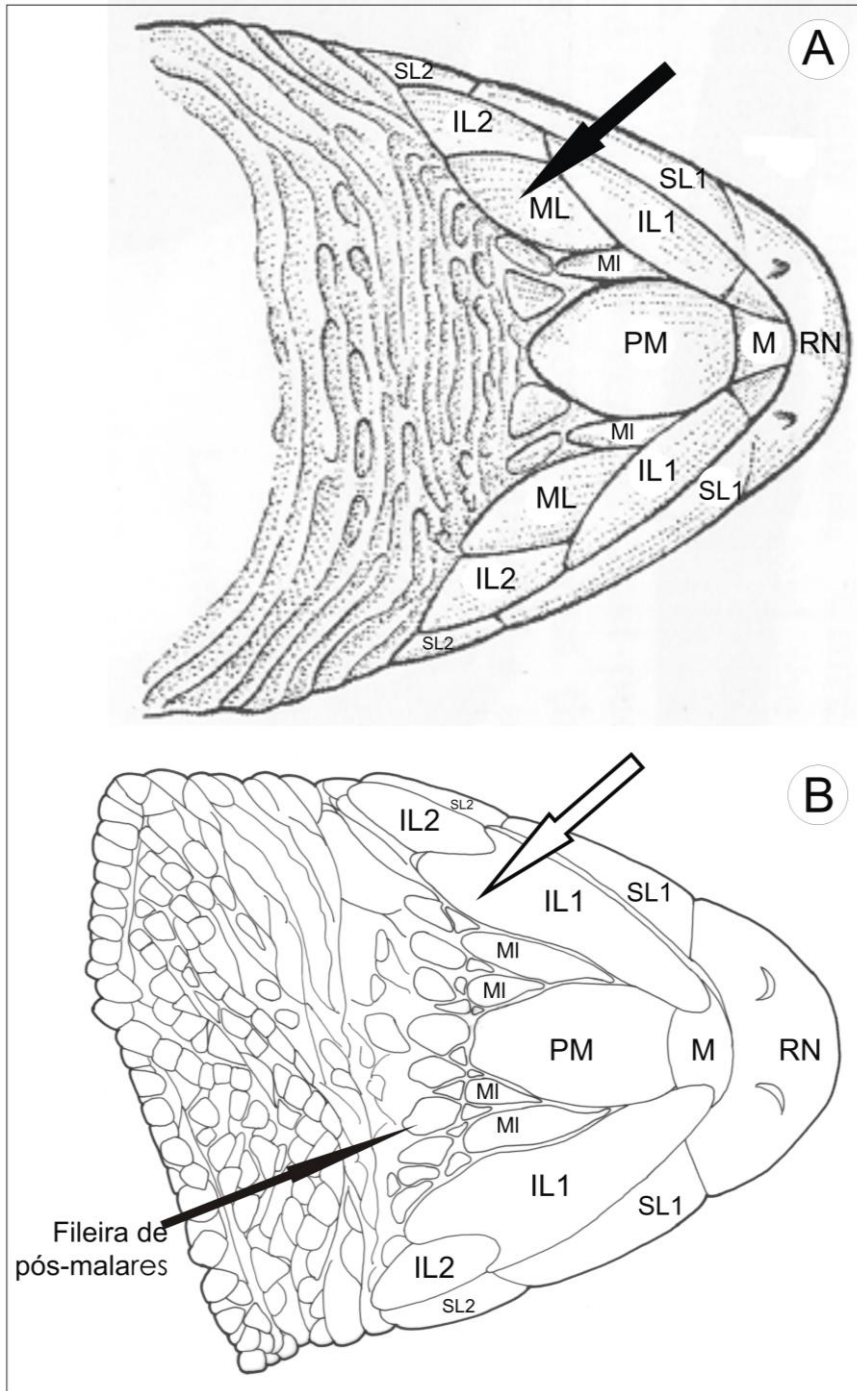


Figura 43. Caracter 16, escudos malares laterais. (A) porção ventral da cabeça de *Leposternon kisteumacheri* (ilustração retirada e modificada de Porto *et al.* 2000: 4, Figura 36) com a seta preta indicando o escudo malar lateral; (B) porção ventral de *L. cerradensis* (MNHNP 96347) com a seta branca indicando o primeiro infralabial alongado e alargado, ocupando o lugar onde normalmente se encontra o malar lateral. Abreviações: malar – MI, malar lateral – ML, mental – M, pós-mental – PM, primeiro infralabial – IL1, primeiro supralabial – SL1, rostronasal – RN, segundo infralabial – IL2 e segundo supralabial – SL2.

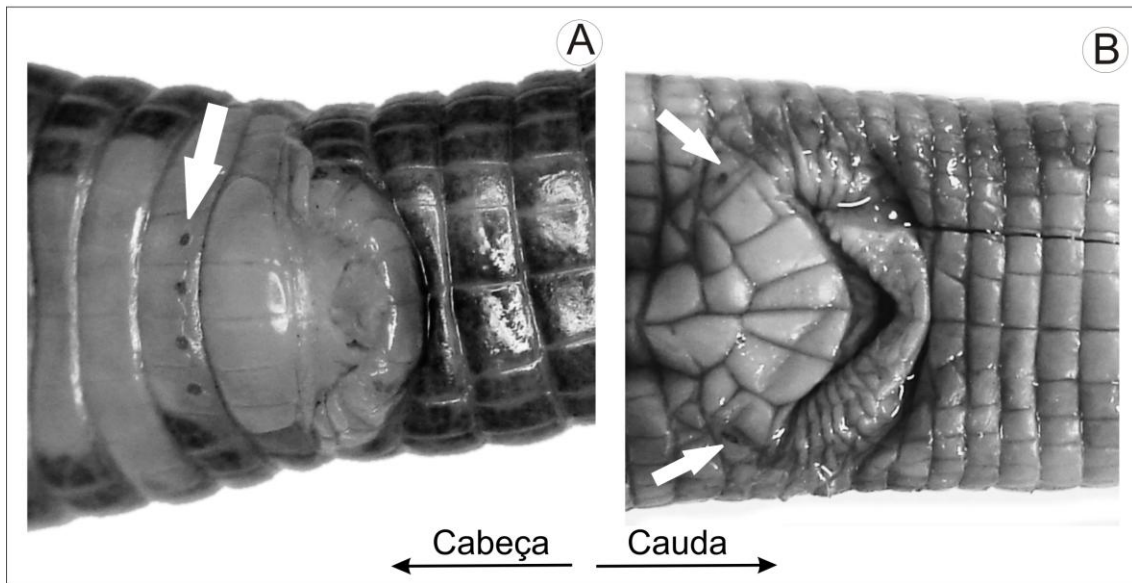


Figura 44. Caracter 23, padrão de escamação cloacal mostrando em (A) *Amphisbaena prunicolor* (MNHNP 6100) e (B) *Leposternon polystegum* (MZUSP 11678) as escamas cloacais distintas das escamas ventrais. As setas brancas indicam os poros pré-cloacais.

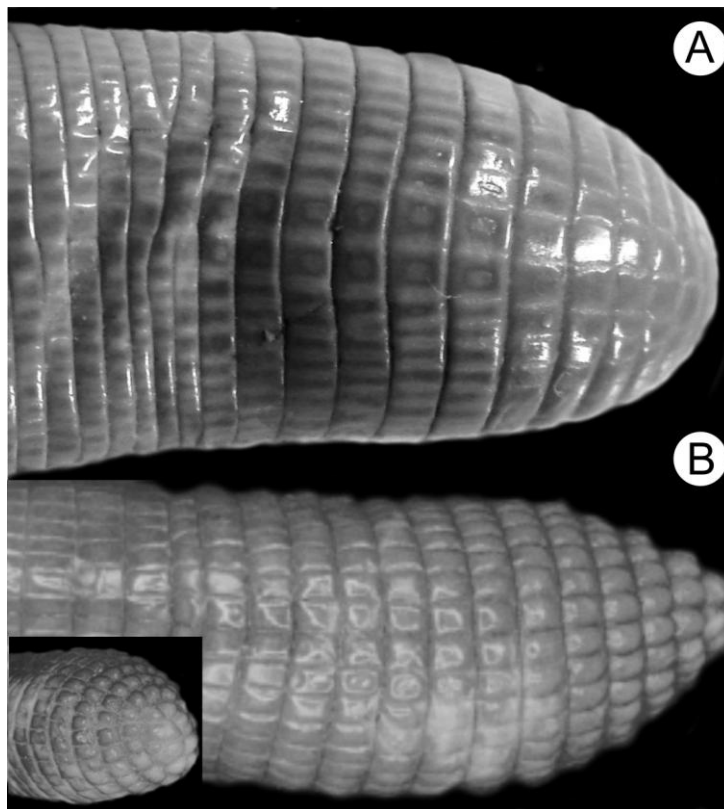


Figura 45. Caracter 24, constituição da superfície dorsal da cauda. (A) porção dorsal lisa da cauda de *Leposternon microcephalum* (MZUSP 16) (estado 0); (B) porção dorsal tuberculada de *Amphisbaena trachura* (ilustração retirada de Gans 1966: 134, prancha 38, Figura 4).

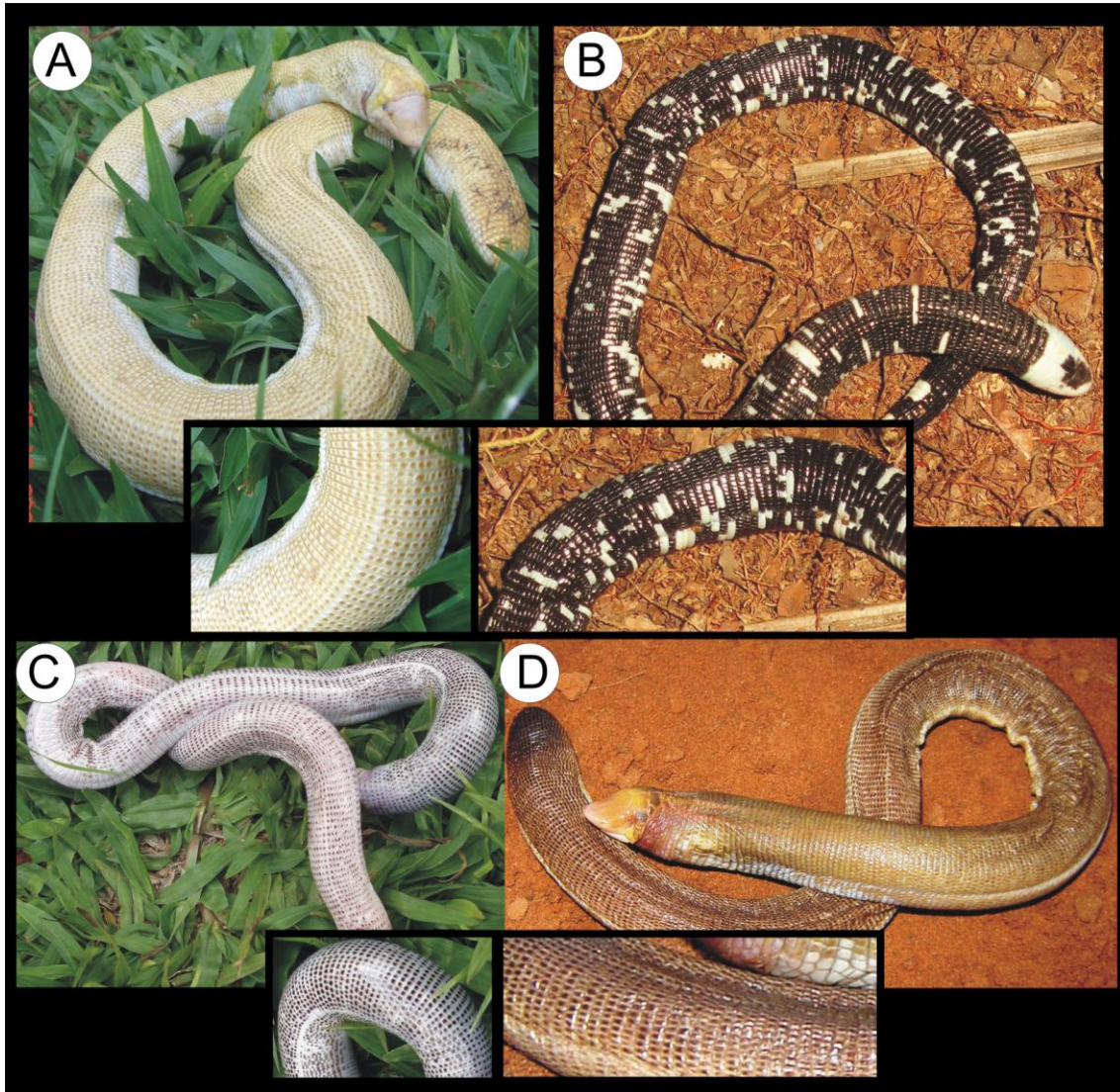


Figura 46. Caracter 30, pigmentação melânica do dorso de espécimes adultos. (A) espécime adulto de *Leposternon infraorbitale* com coloração amarelada (estado 0); (B) espécime adulto de *Amphisbaena fuliginosa* com coloração melânica irregular; (C) espécime adulto de *Leposternon microcephalum* com coloração melânica presente em todos os segmentos dos anéis dorsais, sendo os espaços entre os segmentos não melânicos; e (D) *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais com coloração melânica presente em todo o dorso sem distinção dos segmentos.

## **Aviso**

As páginas 464–465 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).



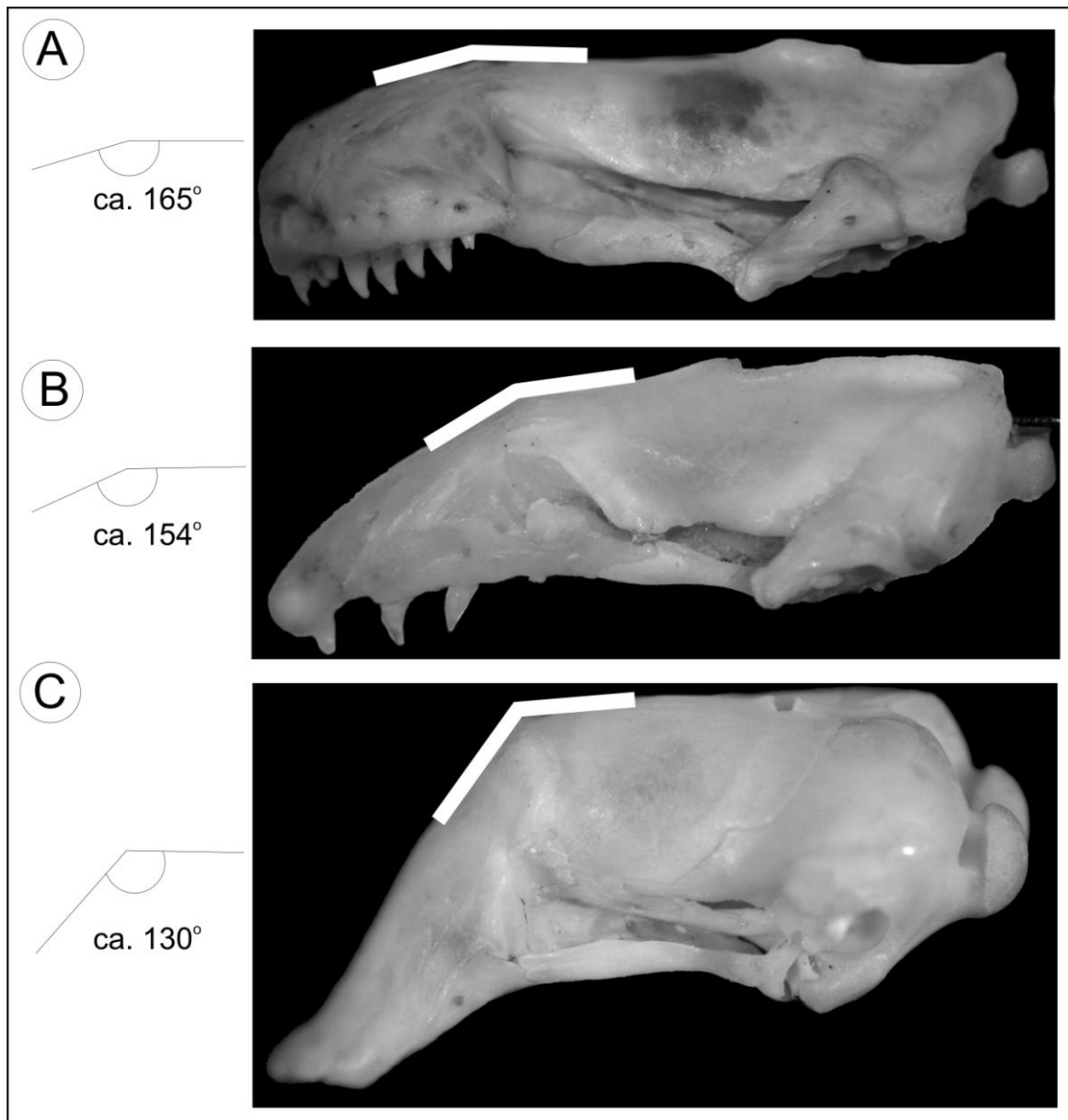


Figura 49. Caracter 31, angulação craniofacial. (A) vista lateral do crânio de *Amphisbaena fuliginosa* (MZUSP 92035), demonstrando a angulação craniofacial leve (estado 1); (B) vista lateral do crânio de *Amphisbaena fenestrata* (MZUSP 55839), demonstrando a angulação craniofacial média (estado 2); e (C) vista lateral do crânio de *Leposternon kisteumacheri* (MNRJ 4043), mostrando a forte angulação craniofacial (estado 3).

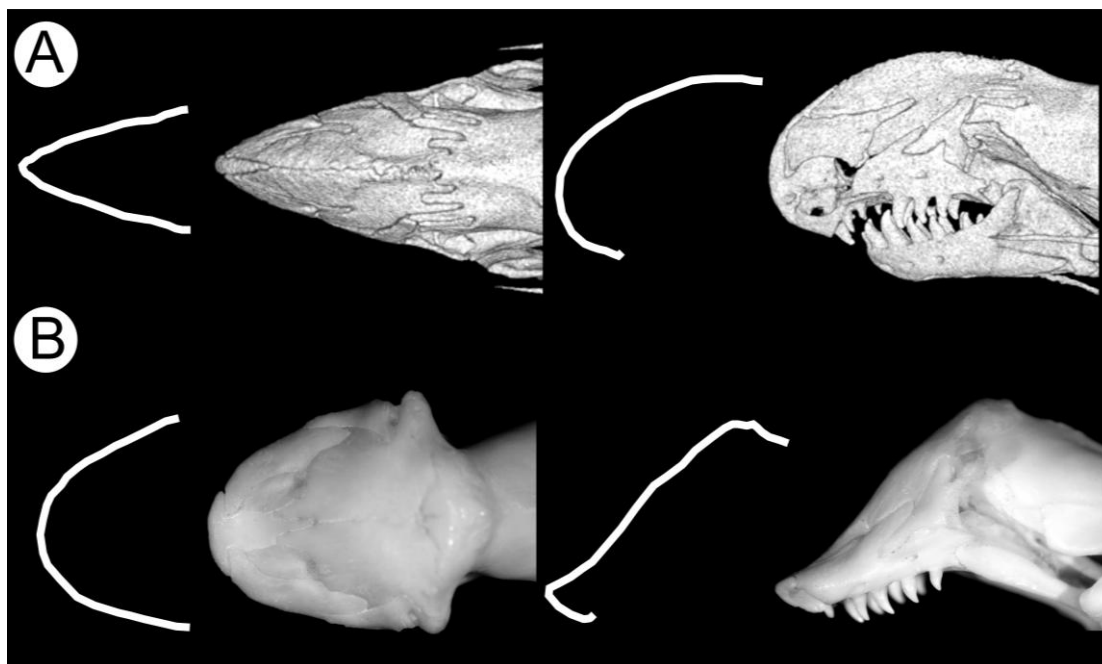


Figura 50. Caracter 32, formato do focinho em vista lateral. (A) vistas dorsal e lateral do crânio de *Anops kingii* (FMNH 80100, ilustração retirada e modificada de Maisano 2003a), mostrando o focinho pontudo (estado 2 do caracter 1) e arredondado (estado 0); e (B) vistas dorsal e lateral do crânio de *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia (MHNCI 7347), mostrando o focinho levemente pontudo (estado 1 do caracter 1) e deprimido (estado 1).

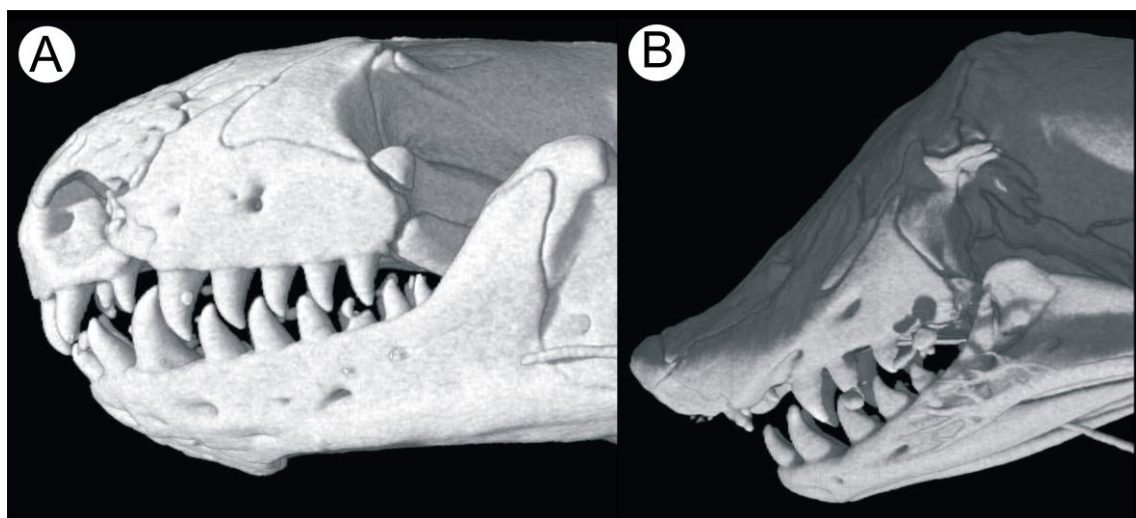


Figura 51. Caracter 33, maxila. (A) vista lateral do crânio de *Amphisbaena alba* (FMNH 195924) (ilustração retirada e modificada de Maisano 2006) mostrando a maxila não prognata (estado 0 do caracter 32); e (B) vista lateral do crânio de *Leposternon microcephalum* (FMNH 69954) (ilustração retirada e modificada de Maisano 2003b), mostrando a maxila prognata (estado 1).

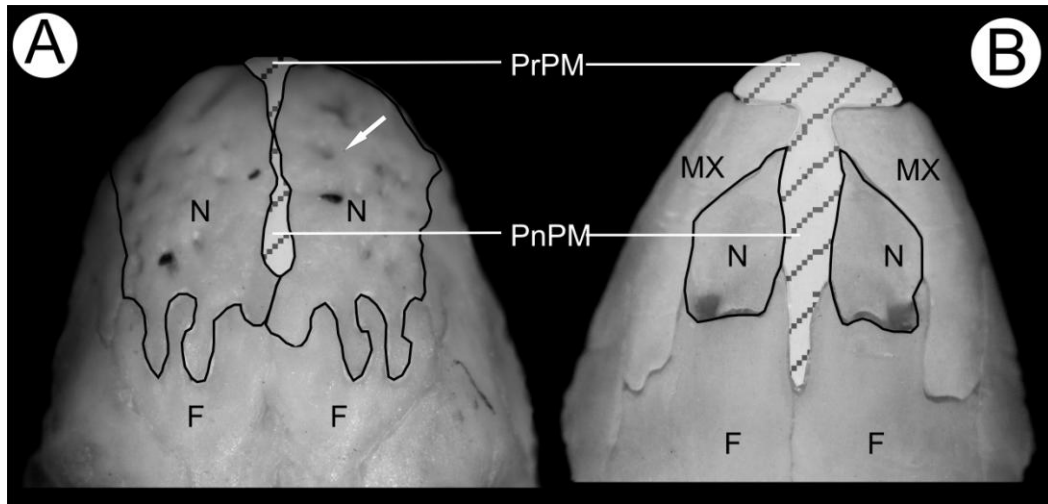


Figura 52. Caracter 38, contato do processo nasal do pré-maxilar com o frontal. (A) vista dorsal da porção facial do crânio de *Amphisbaena fuliginosa* (MZUSP 92035) com os ossos nasais destacados, mostrando as rugosidades (estado 0); e (B) vista dorsal da porção facial do crânio de *Leposternon microcephalum* (MNRJ 4789) com os ossos nasais sem rugosidades (estado 1). Abreviações: frontal – F, maxilar – MX, nasal – N, processo nasal do pré-maxilar – PnPM e processo rostral do pré-maxilar – PrPM.

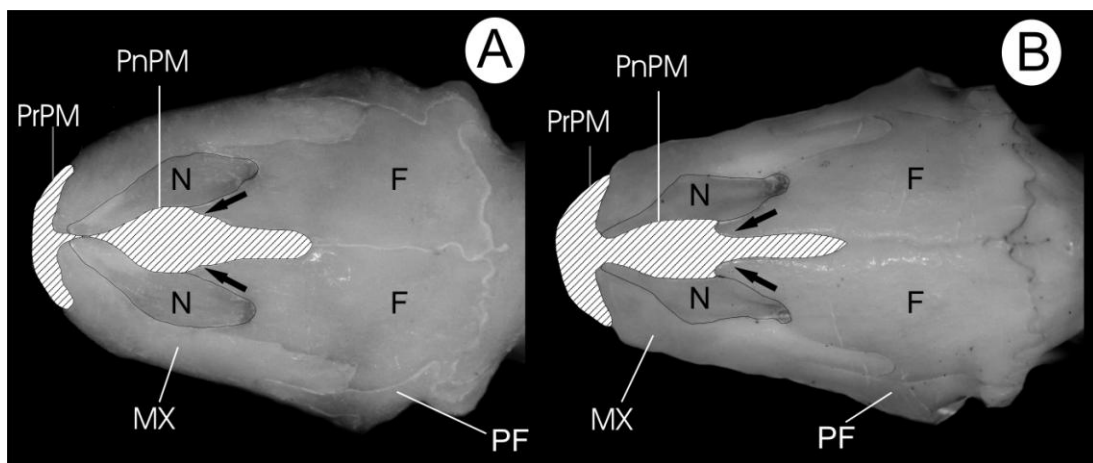


Figura 53. Caracter 39, porção posterior do processo nasal do pré-maxilar, indicado por setas pretas. (A) vista dorsal do crânio na porção facial de *Leposternon* sp. nov. Chapada (UFMT 2466) mostrando a porção posterior do PnPM afilando gradualmente (estado 0); e (B) vista dorsal do crânio na porção facial de *Leposternon infraorbitale* (ZUF RJ 1331) mostrando a porção posterior do processo nasal do pré-maxilar afilando abruptamente (estado 1). Setas pretas indicam os pontos de afilamento da porção posterior do processo nasal do pré-maxilar. Abreviações: Frontal– F, maxilar – MX, nasal– N, pré-frontal– PF, processo nasal do pré-maxilar – PnPM e processo rostral do pré-maxilar– PrPM.

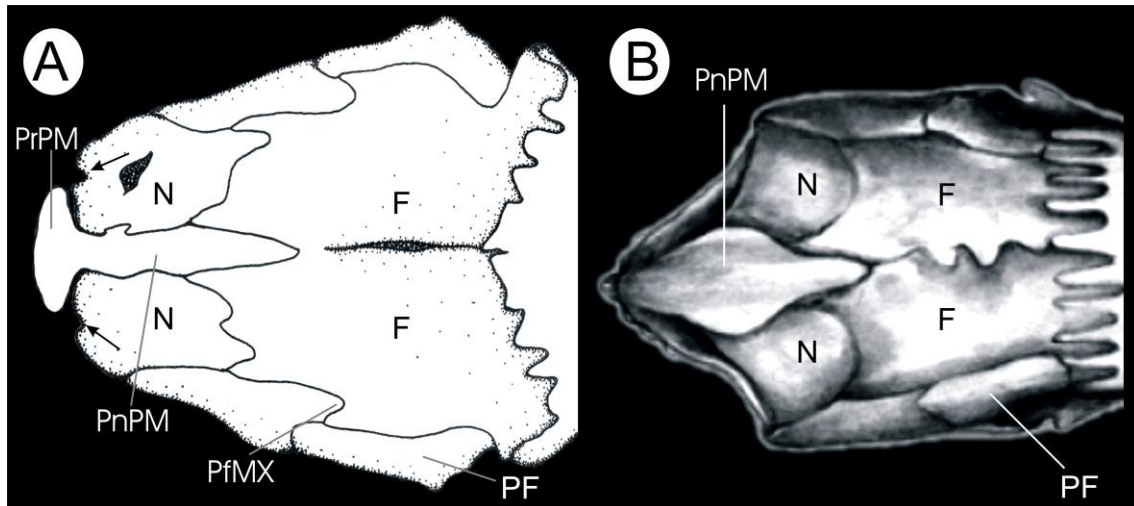


Figura 54. Caracter 45, formato dos nasais. Porção facial do crânio de (A) *Leposternon kisteumacheri* (MNRJ 4043), mostrando o nasal alongado anteriormente com a margem anterior tão ou mais estendida que o maxilar, mas menos estendida do que o pré-maxilar (estado 2); (B) *Blanus cinereus* (figura retirada e modificada de Gans & Montero 2009: 636, Figura 3.7) mostrando o nasal truncado anteriormente com a margem anterior côncava (estado 3). As setas pretas indicam a abertura do forame apical. Abreviações: frontal– F, maxilar – MX, nasal– N, pré-frontal– PF, processo frontal da maxila – PfMX, processo nasal do pré-maxilar – PnPM e processo rostral do pré-maxilar– PrPM.

## **Aviso**

A página 470 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

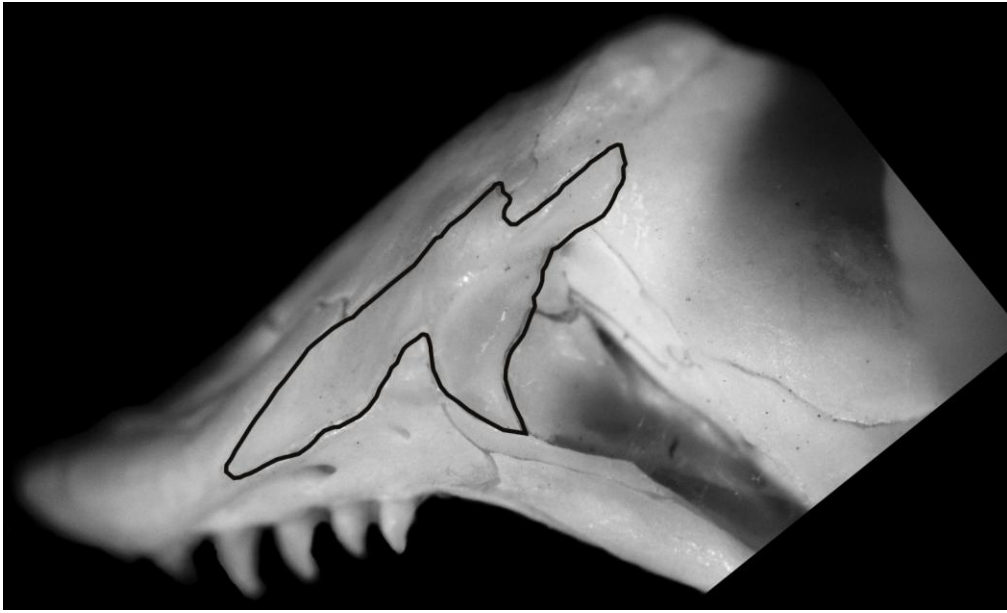


Figura 56. Caracter 50, pré-frontal. Vista lateral do crânio de *Leposternon microcephalum* (MNRJ 4985) destacado o pré-frontal que constitui a superfície facial e a parede interna da órbita.

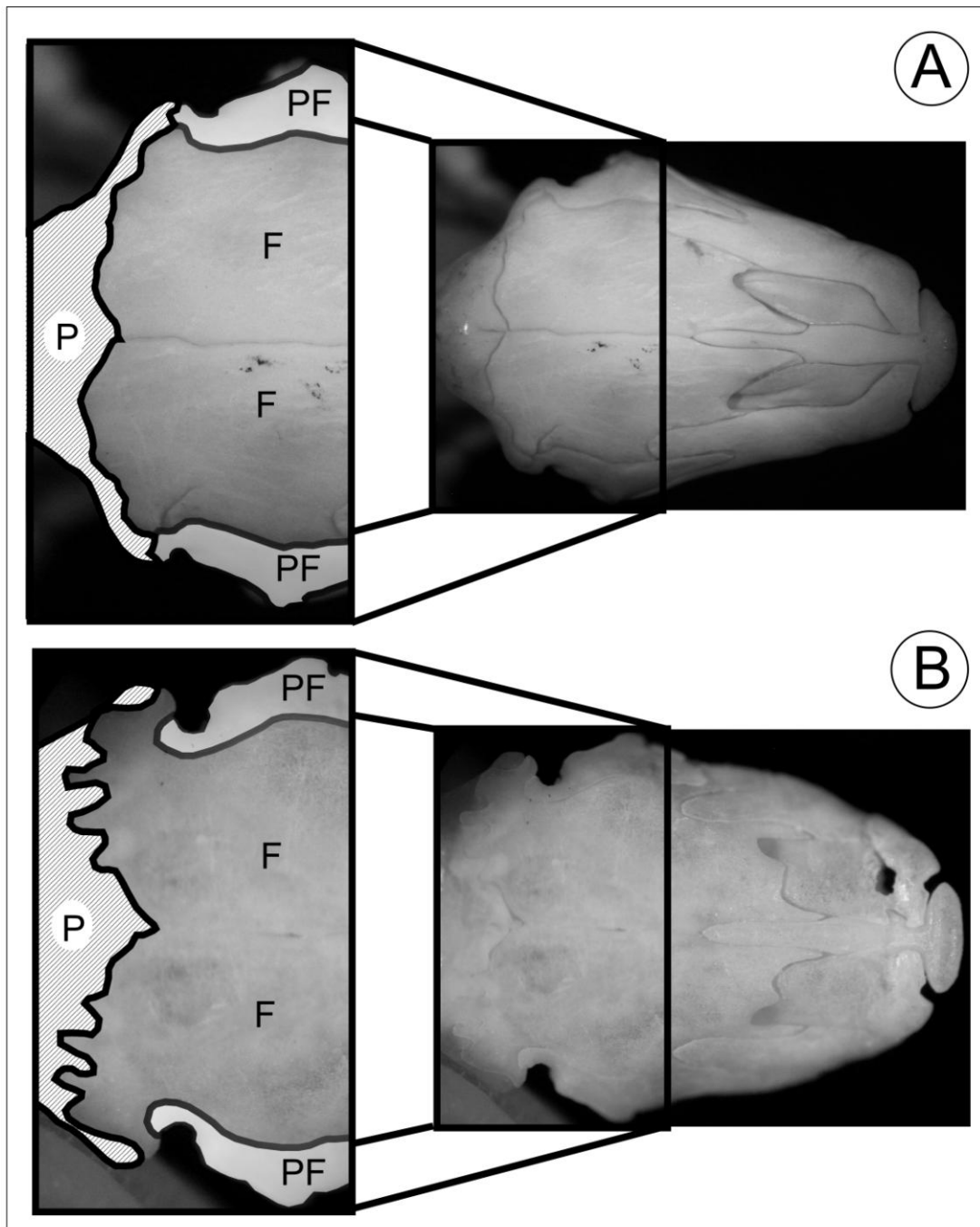


Figura 57. Caracter 52, contato do pré-frontal com o parietal. (A) porção facial do crânio de *Leposternon infraorbitale* (ZUFRJ 1329), mostrando no detalhe o contato dos ossos pré-frontais com o parietal; (B) porção facial do crânio de *Leposternon kisteumacheri* (MNRJ 4043), mostrando no detalhe a ausência do contato do pré-frontal com o parietal. Abreviações: frontais – F, parietal – P e pré-frontais – PF.

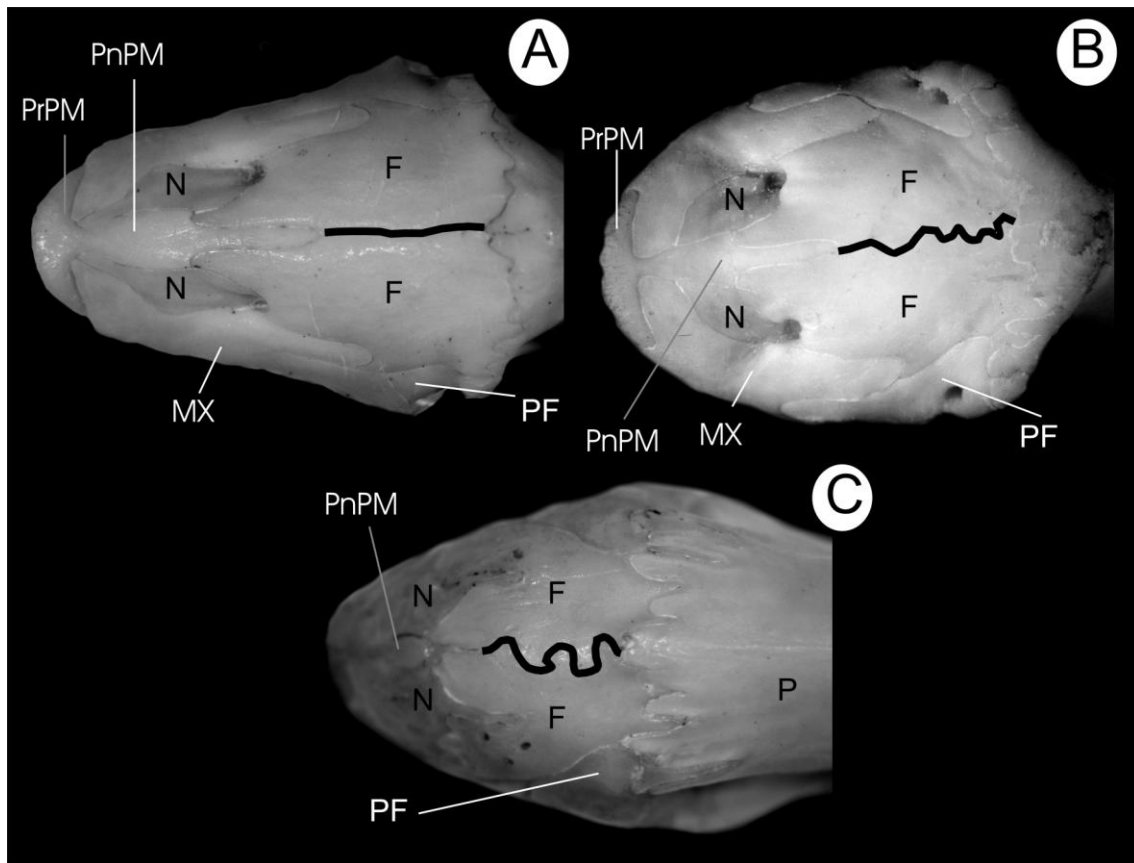


Figura 58. Caracter 54, suturas dos ossos frontais. (A) crânio de *Leposternon infraorbitale* (ZUFRJ 504) demonstrando a sutura lisa (estado 0); (B) crânio de *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia (UFMT 3960) demonstrando a sutura com leve sinuosidade (estado 1); (C) crânio de *Bronia brasiliiana* (MZUSP 378) demonstrando a sutura fortemente interdigitalizada (estado 2). Abreviações: frontal – F, maxila – MX, nasal – N, parietal – P, pré-frontal – PF, processo nasal do pré-maxilar – PnPM e processo rostral do pré-maxilar – PrPM.



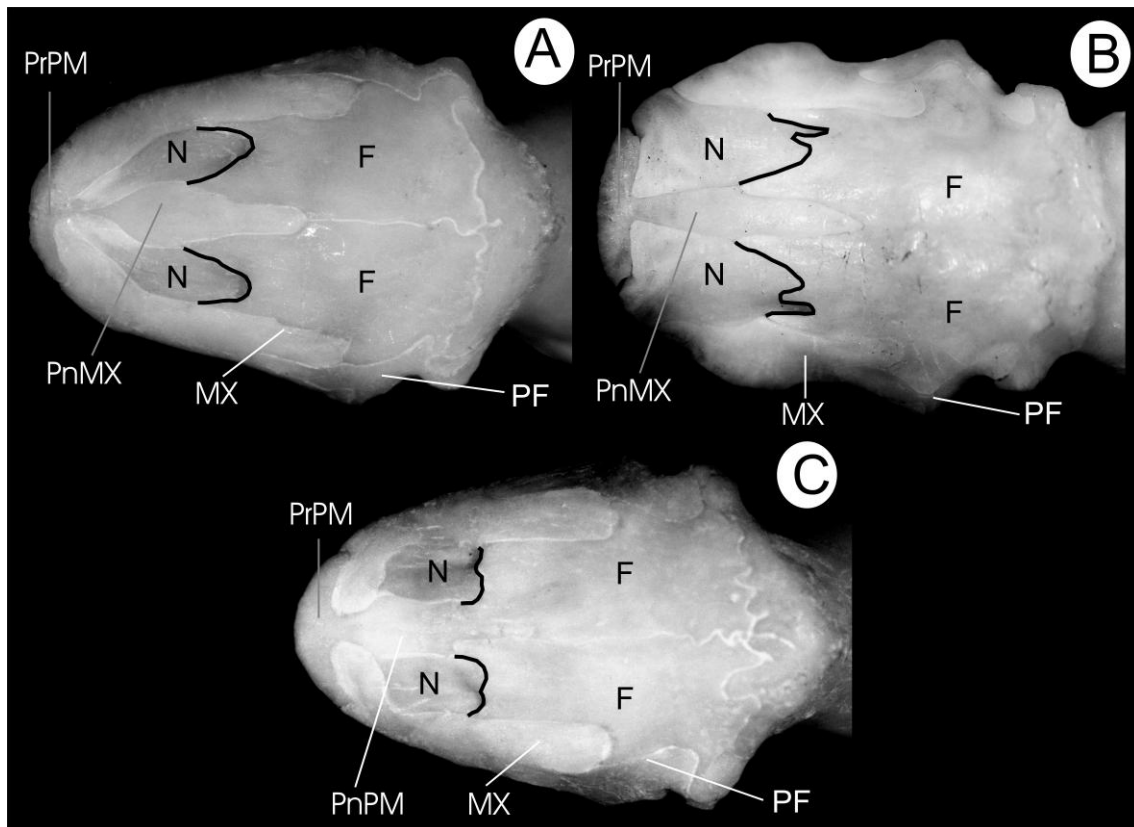


Figura 59. Caracter 55, sutura dos ossos nasais com os frontais. (A) vista dorsal do crânio na porção facial de *Leposternon* sp. nov. Chapada (UFMT 2466), mostrando a sutura dos ossos nasais e frontais (linha em destaque) em forma de U (estado 2); (B) vista dorsal do crânio na porção facial de *Leposternon polystegum* (ZUF RJ 528), mostrando a sutura dos ossos nasais e frontais em forma de W (estado 3); e (C) vista dorsal do crânio na porção facial de *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais (MZUSP 99233), mostrando a sutura dos ossos nasais e frontais levemente interdigitalizada (estado 4). Abreviações: frontal – F, maxila – MX, nasal – N, pré-frontal– PF, processo nasal do pré-maxilar – PnPM e processo rostral do pré-maxilar – PrPM.

## **Aviso**

As páginas 475–477 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

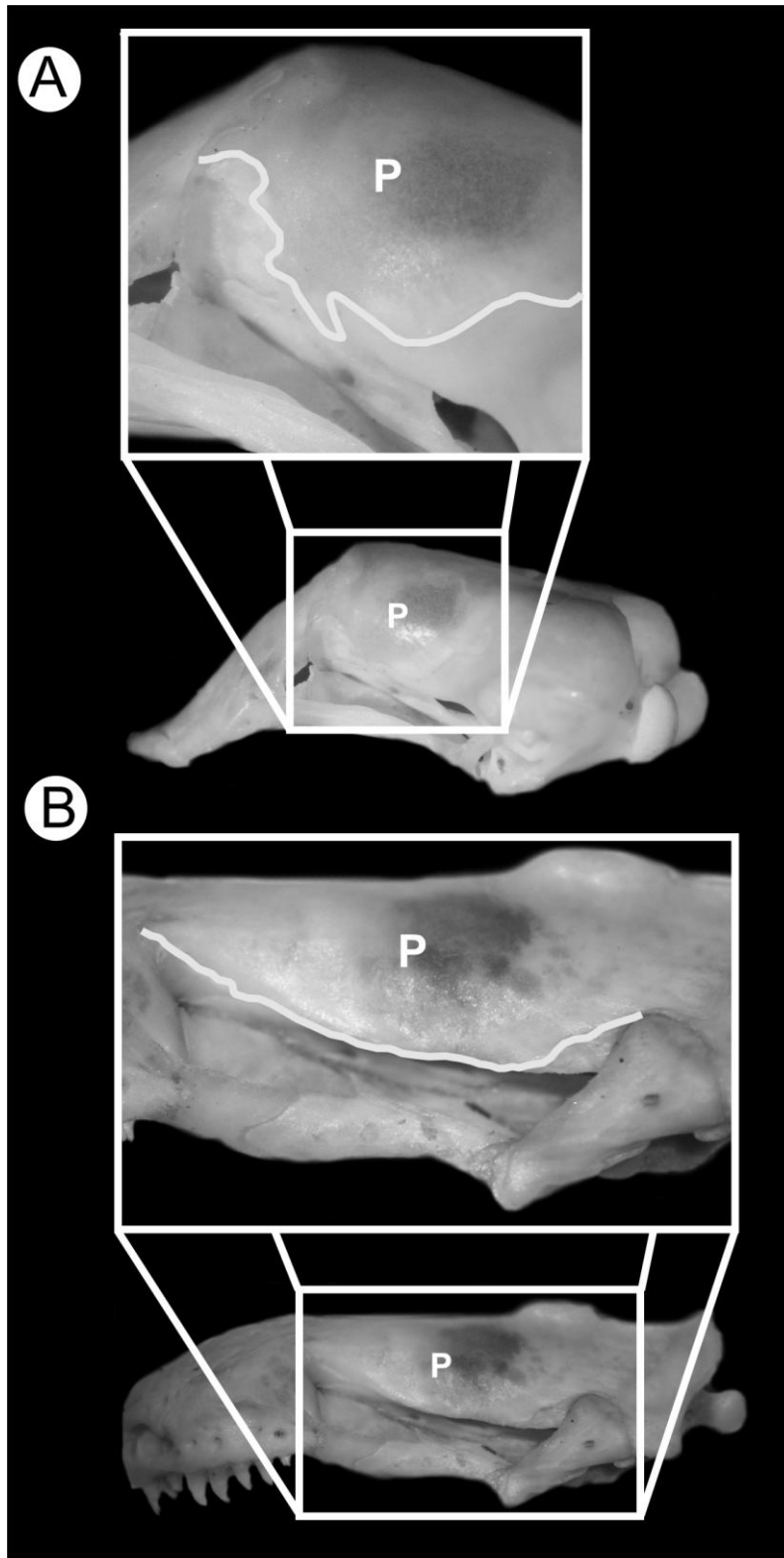


Figura 63. Caracter 70, crista lateral da sutura do parietal com parabasisfenóide. (A) vista lateral do crânio de *Leposternon infraorbitale* (MNRJ 1329), sem a crista lateral da sutura do parietal com o parabasisfenóide (estado 0); e (B) vista lateral do crânio de *Amphisbaena fuliginosa* (MZUSP 92035), com a crista lateral da sutura do parietal com o parabasisfenóide bem desenvolvida (estado 1). Abreviação: parietal – P.

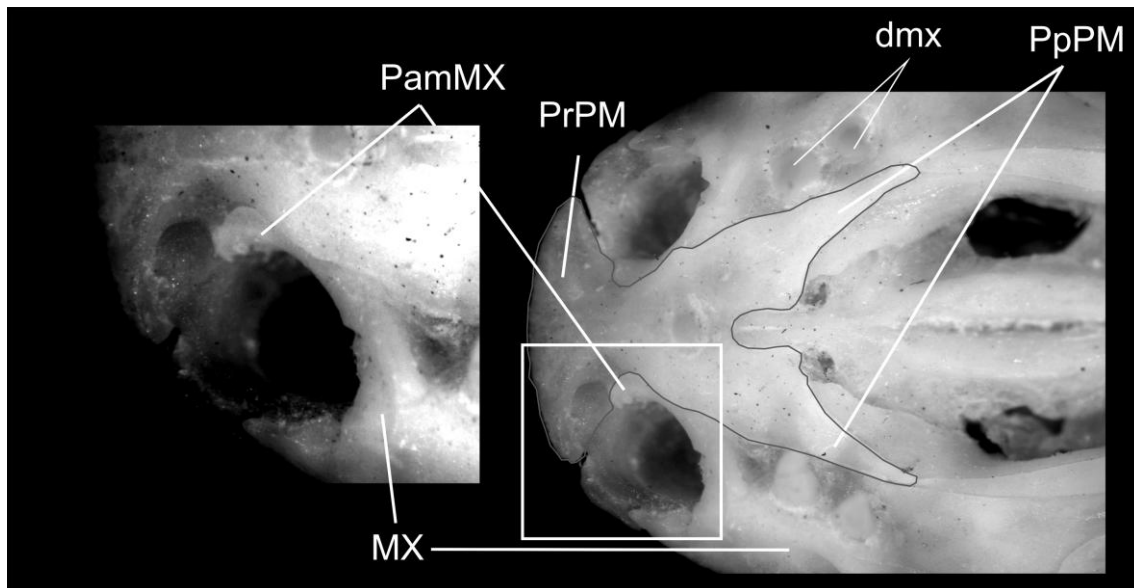


Figura 64. Caracter 74, processo ântero-medial da maxila. Vista ventral do crânio de *Leposternon polystegum* (ZUFRJ 528), mostrando o processo ântero-media da maxila participando da abertura da narina externa. Abreviações: dentes maxilares – dmx, maxila – MX, processo ântero-medial da maxila – PamMX pré-maxilar, processo palatal do pré-maxilar – PpPM e processo rostral palatal do pré-maxilar – PrPM.

## **Aviso**

A página 480 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

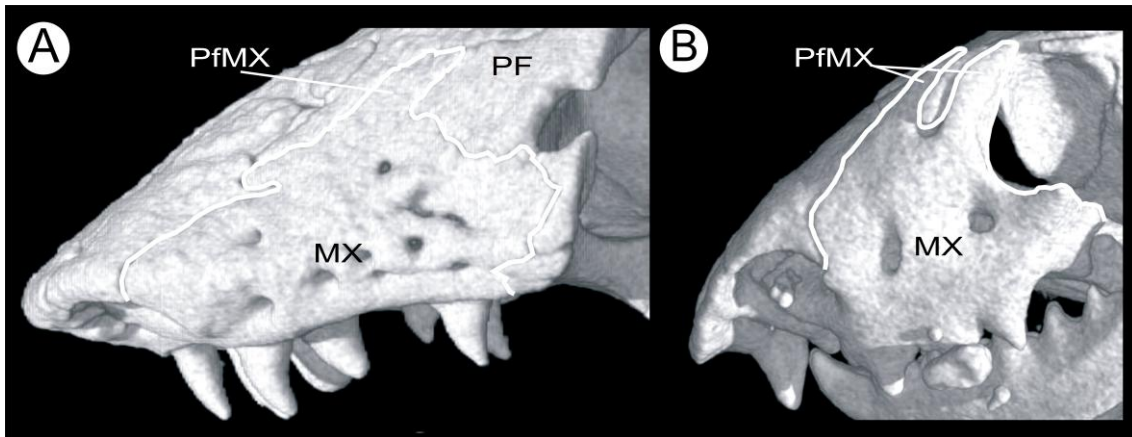


Figura 66. Caracter 77, processo frontal da maxila. Vista lateral do crânio de (A) *Rhineura floridana* (FMNH 31774) (ilustração retirada e modificada de Maisano 2008) mostrando o processo frontal da maxila único (estado 1); (B) *Diplometopon zarudnyi* (FMNH 64429) (ilustração retirado de Maisano *et al.* 2005) mostrando o processo frontal da maxila com dois ou mais ramos (estado 2). Abreviações: maxila – MX, pré-frontal – PF e processo frontal da maxila – PfMX.

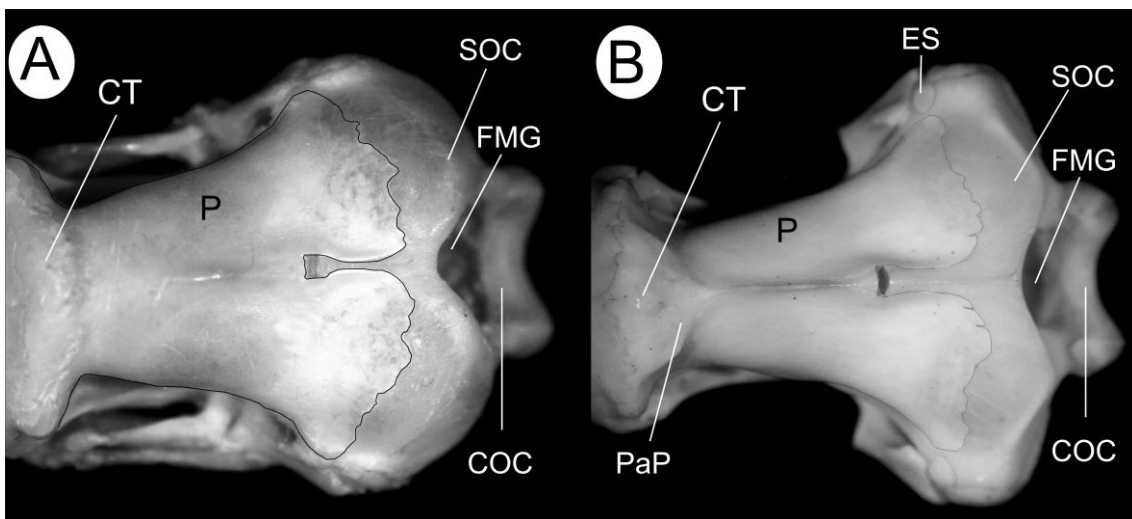


Figura 67. Caracter 79, esquamosal. (A) vista dorsal do crânio na porção posterior dorsal de *Leposternon* sp. nov. Chapada (UFMT 2466), com o esquamosal ausente (estado 0); (B) vista dorsal do crânio na porção posterior dorsal de *Leposternon infraorbiate* (ZUF RJ 1331), com o esquamosal presente (estado 1). As bordas laterais e posteriores do parietal estão em destaque. Abreviações: côndilo occipital – COC, crista transversal – CT, esquamosal – ES, forame magno – FMG, parietal – P, processo apical do parietal – PaP e supraoccipital – SOC. O

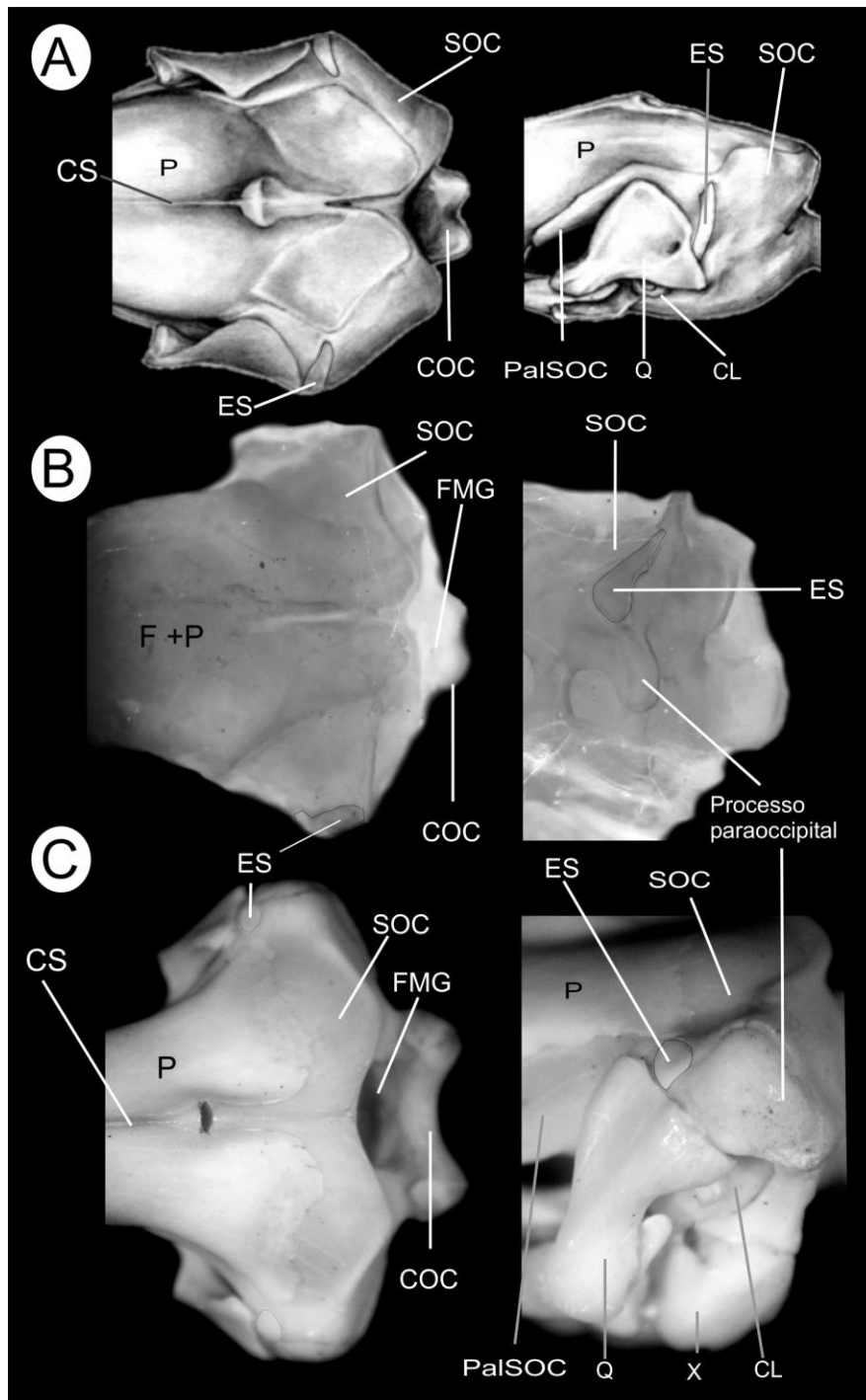


Figura 68. Caracter 80, formato do esquamosal. (A) vista dorso-posterior e latero-posterior do crânio de *Blanus cinereus* (ilustração retirada e modificada de Gans & Montero 2009: 636, Figura 3.7.), mostrando o esquamosal retangular e alongado perpendicularmente ao comprimento ântero-posterior (estado 0); (B) vista dorso-posterior e látero-posterior do crânio de *Bipes biporus* (MZUSP 59037; espécime diafanizado); mostrando o esquamosal triangular e alongado perpendicularmente ao comprimento ântero-posterior (estado 1); e (C) vista dorso-posterior e látero-posterior do crânio de *Leposternon infraorbitale* (MNRJ 1331), mostrando o esquamosal de formato irregular e tamanho reduzido (estado 2). Abreviações: côndilo occipital- COC, crista sagital - CS, elemento X - X, esquamosal - ES, frontal - F, forame magno - FMG, parietal - P, processo ântero-lateral do supraoccipital - PaISOC, quadrado - Q e supraoccipital - SOC.

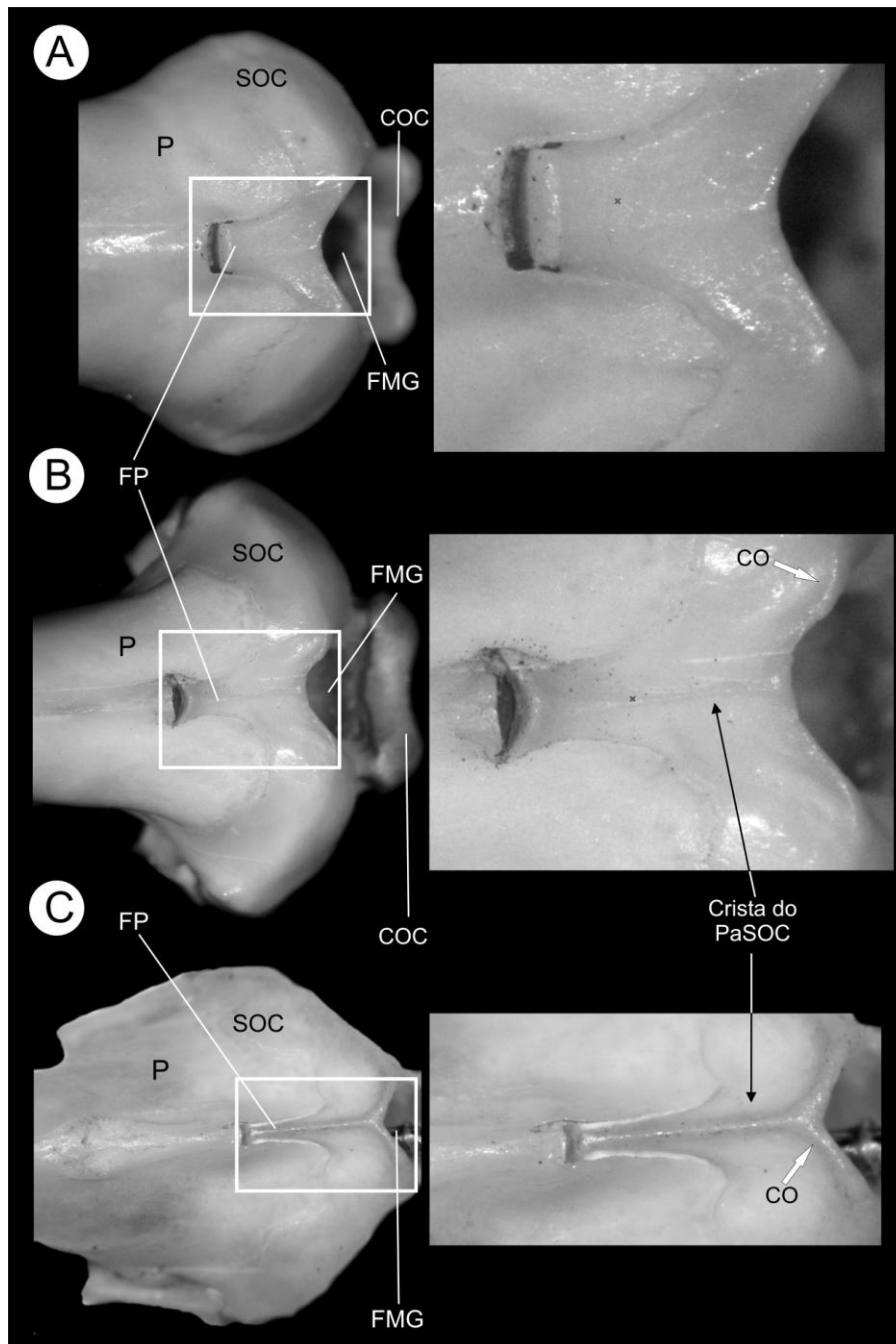


Figura 69. Caracter 84, crista do processo ascendente do supraoccipital. (A) vista dorso-posterior de *Leposternon boulengeri* (MNHNP 5112), mostrando o processo ascendente do supraoccipital ausente (estado 0); (B) vista dorso-posterior de *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia (MHNCI 7341), mostrando o processo ascendente do supraoccipital presente e pouco elevado (estado 1); e (C) vista dorso-posterior de *Bronia brasiliana* (MZUSP 378), mostrando o processo ascendente do supraoccipital presente e bem desenvolvido (estado 2). Abreviações: côndilo occipital – COC, crista occipital – CO, elemento X – X, fenda do parietal – FP, forame magno – FMG, parietal – P, processo ascendente do supraoccipital – PaSOC, quadrado – Q e supraoccipital – SOC.



## **Aviso**

As páginas 484–485 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

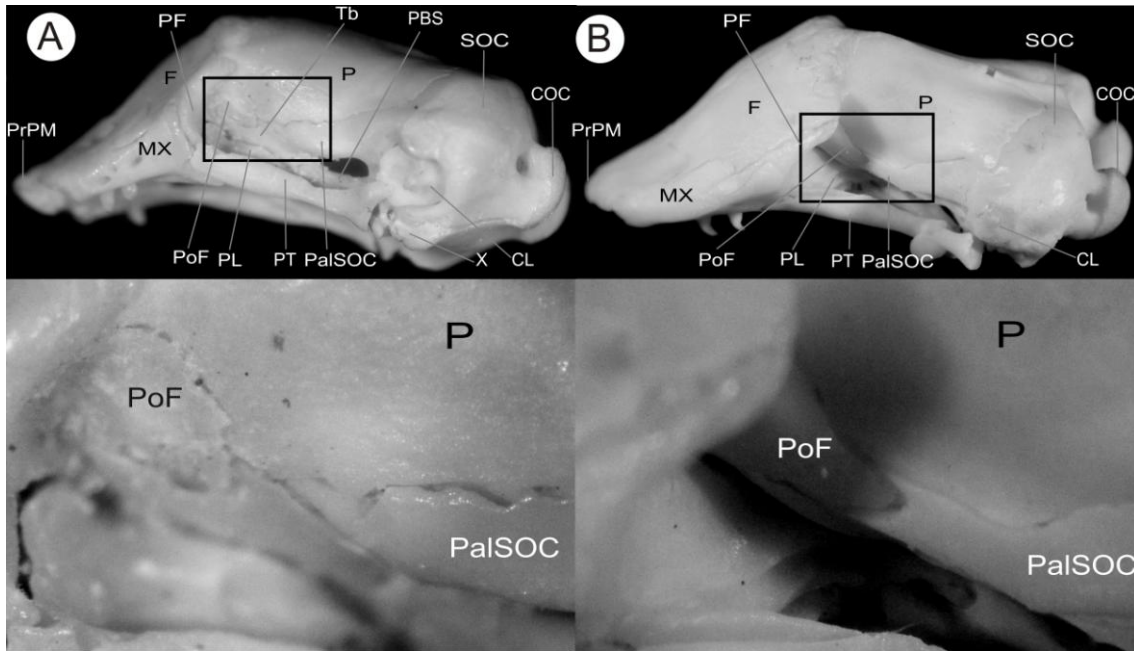


Figura 72. Caracter 89, contato do processo ântero-lateral do supraoccipital com o processo orbital do frontal. (A) vista lateral do crânio de *Leposternon boulengeri* (MNHNP 5112) mostrando os processos ântero-lateral do supraoccipital e orbital do frontal afastados (estado 0); (B) vista lateral do crânio de *Leposternon scutigerum* (MNRJ 4197) mostrando os processo ântero-lateral do supraoccipital e processo orbital do frontal em contato. Abreviações: columela – CL, côneilo occipital – COC, elemento X – X, frontal –F, maxila – MX, palatino – PL, parabasisfenóide – PBS, parietal – P, pterigóide – PT, pré-frontal – PF, processo ântero-lateral do supraoccipital – PalPM, processo orbital do frontal – PoF, processo rostral do pré-maxilar – PrPM, supraoccipital –SOC e tabulosfesnóide – Tb.

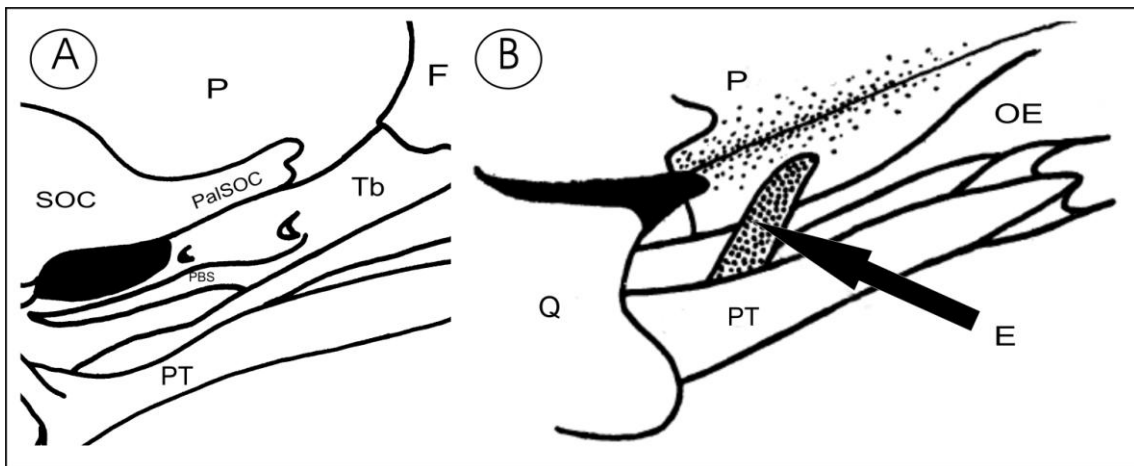


Figura 73. Caracter 97, epipterigóide. (A) vista lateral do crânio de *Leposternon kisteumacheri* (MNRJ 4043) com epipterigóide ausente (estado 0); (B) vista lateral do crânio de *Trogonophis wiegmanni* (ilustração retirada e modificada de Gans 1960: 152, Figura 10) com epipterigóide presente (estado 1). Abreviações: epipterigóide – E, frontal – F, orbitoesfenóide – OE, parietal – P, processo ântero-lateral do supraoccipital – PalSOC, pterigóide – PT, quadrado – Q, supraoccipital – SOC e tabulosfesnóide – TB.

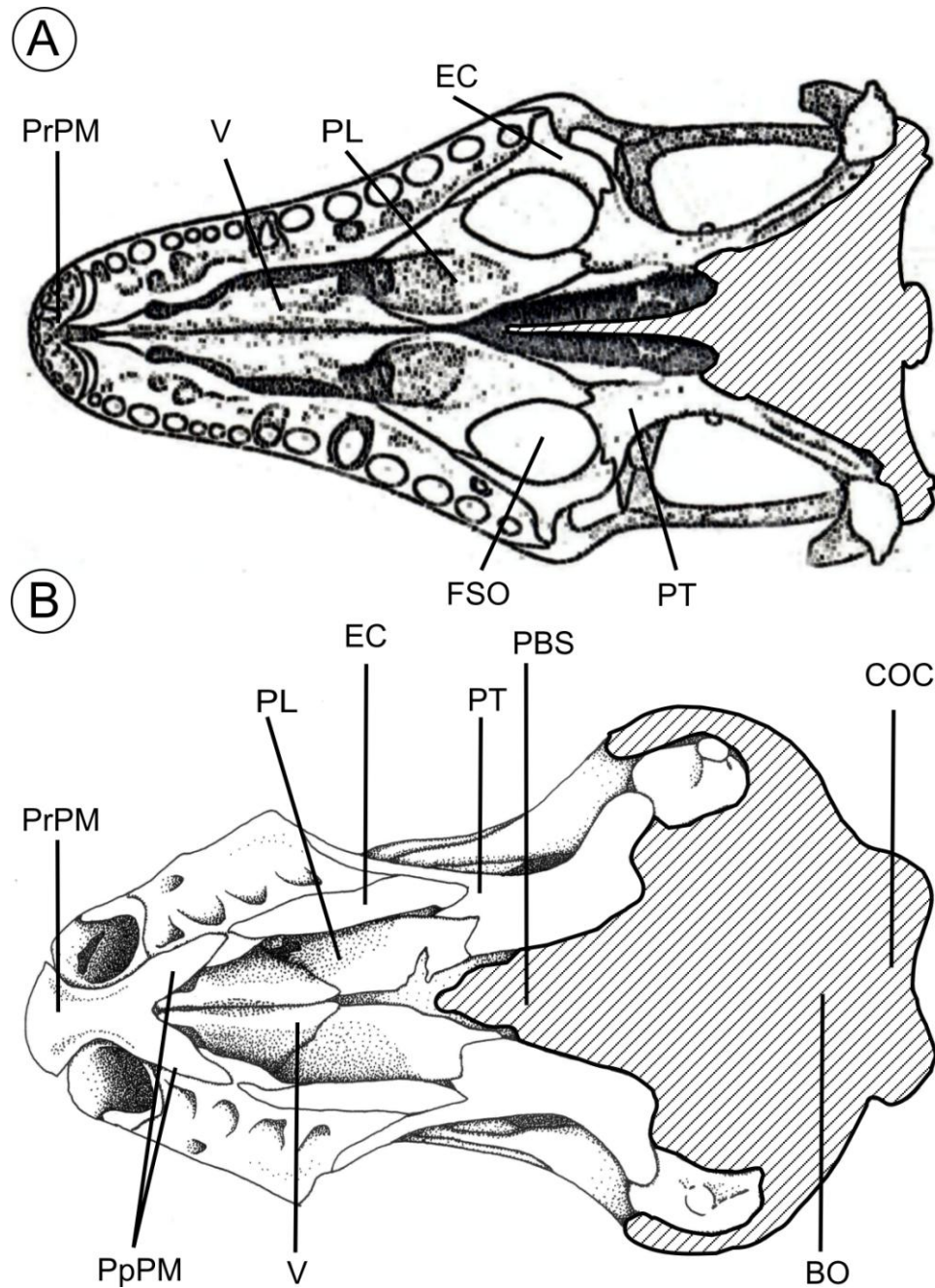


Figura 74. Caracter 98, palato. (A) vista ventral do crânio de *Tropidurus nigropunctatus* (ilustração retirada e modificada de Jollie 1960: 5, Figura 3) com o palato não contatando com o neurocrânio (estado 0); e (B) vista ventral do crânio de *Leposternon kisteumacheri* (MNRJ 4043) com o palato contatando firmemente com a superfície ventral do neurocrânio (estado 1). Abreviações: basioccipital – BO, basisfenóide – BSF, côndilo occipital – COC, ectopterigóide – EC, fenestra suborbital – FSO, palatino – PL, parabasisfenóide – PBS, pterigóide – PT, processo palatal do pré-maxilar – PpPM, processo rostral do pré-maxilar – PrPM e vômer – V.

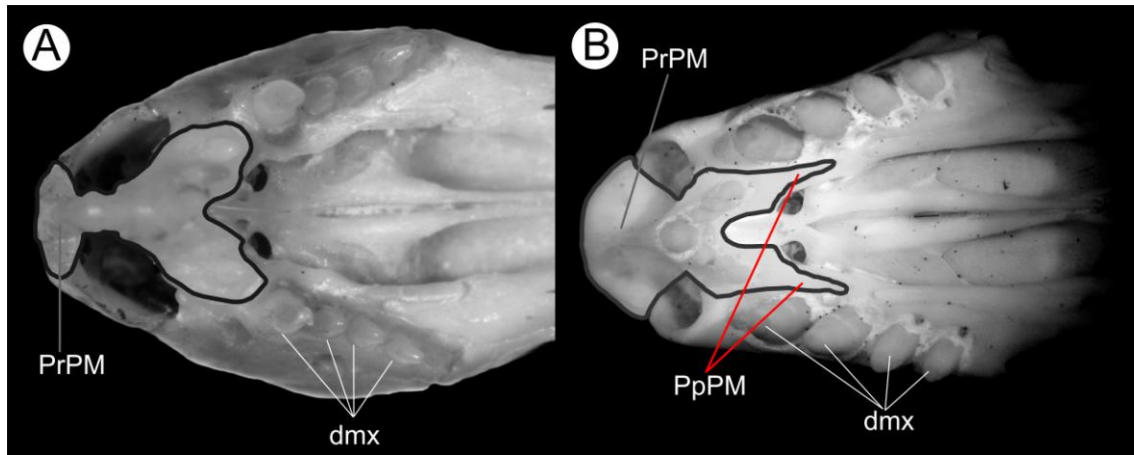


Figura 75. Caracter 99, processos palatais do pré-maxilar. (A) vista ventral do crânio de *Bronia brasiliana* (MZUSP 378) mostrando os processos palatais do pré-maxilar ausentes; e (B) vista ventral do crânio de *Leposternon infraorbitale* (ZUFRJ 1331) com os processos palatais do pré-maxilar presentes ultrapassando a fileira de dentes maxilares. Abreviações: dentes maxilares – dmx, processo palatal do pré-maxilar – PpPM e processo rostral do pré-maxilar – PrPM.

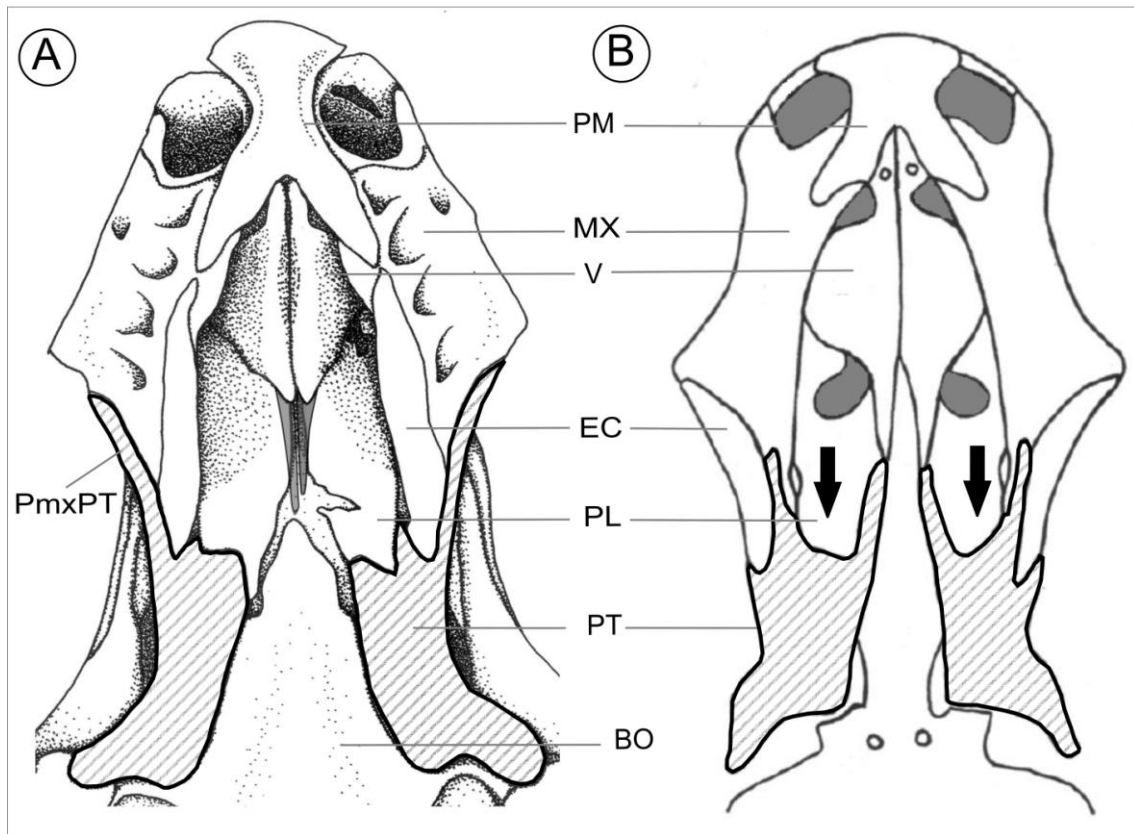


Figura 76. Caracter 106, prolongamento palatal bifurcado do pterigóide. (A) vista ventral do crânio de *Leposternon kisteumacheri* (MNRJ 4043), com o prolongamento palatal bifurcado do pterigóide ausente (estado 0) (prolongamento do vômer desenhado a partir de Barros-Filho 2000: Figura 47); e (B) vista ventral do crânio de *Spathorhynchus fossorium* (ilustração retirada e modificada de Berman 1973: 709, Figura 2), apresentado o prolongamento palatal bifurcado do pterigóide (estado 1) mostrado pelas setas pretas. Abreviações: basioccipital – BO, ectopterigóide – EC, maxila – MX, palatino – PL, pterigóide – PT, pré-maxilar – PM, processo maxilar do pterigóide – PmxPT e vômer – V.

## **Aviso**

A página 490 foi suprimida da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

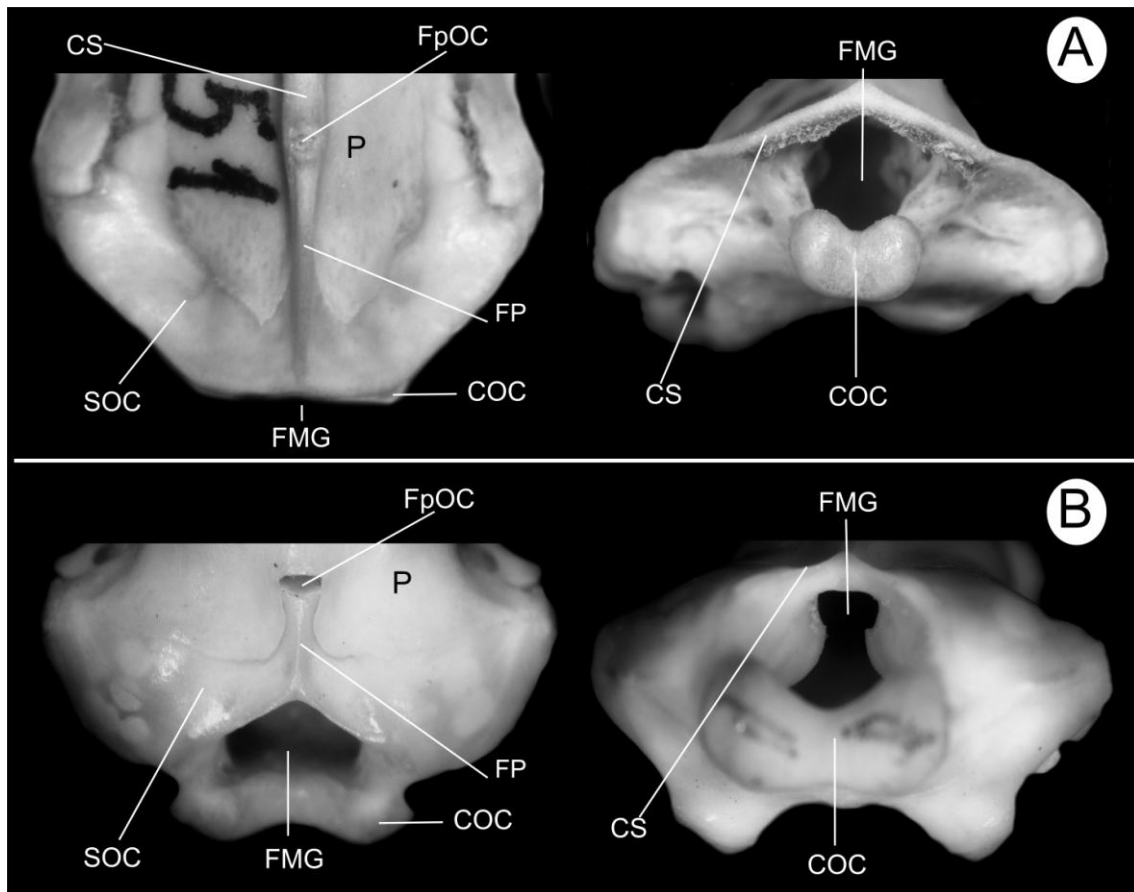


Figura 79. Caracter 119, disposição do côndilo occipital. (A) vistas dorsal (esquerda) e posterior (direita) do crânio de *Amphisbaena alba* (MZUSP 92151), mostrando o côndilo occipital não elevado, com o forame magno aberto posteriormente (estado 0); (B) vistas dorsal (esquerda) e posterior (direita) do crânio de *Leposternon polystegum* (ZUFRJ 528), mostrando o côndilo occipital fortemente elevado, com o forame magno aberto dorsalmente (estado 1). Abreviações: côndilo occipital – COC, crista sagital – CS, fenda parietal – FP, fenda pré-occipital – FpOC, forame magno – FMG e supraoccipital – SOC.

## **Aviso**

As páginas 492–495 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).



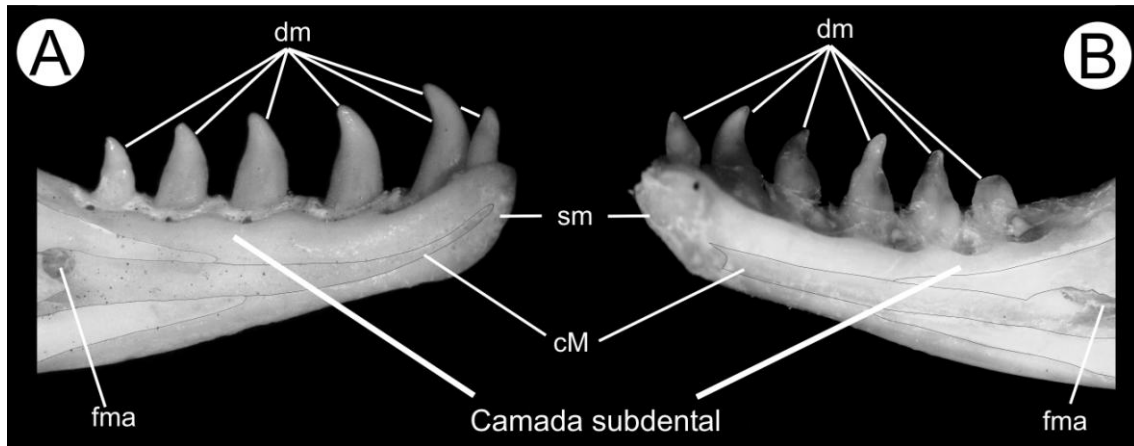


Figura 85. Caracter 146, camada subdental. Vista medial dos ramos mandibulares de (A) *Leposternon* sp. nov. MT/RO (MHNCI 7347), mostrando a camada pouco desenvolvida (estado 0); e (B) *Leposternon* sp. nov. GO/MG (MZUSP 99233), mostrando a camada subdental desenvolvida (estado 1). Abreviações: canal de Meckel – cM, dentes mandibulares – dm, forame mandibular anterior – fma e sutura da sínfise mandibular – sm.

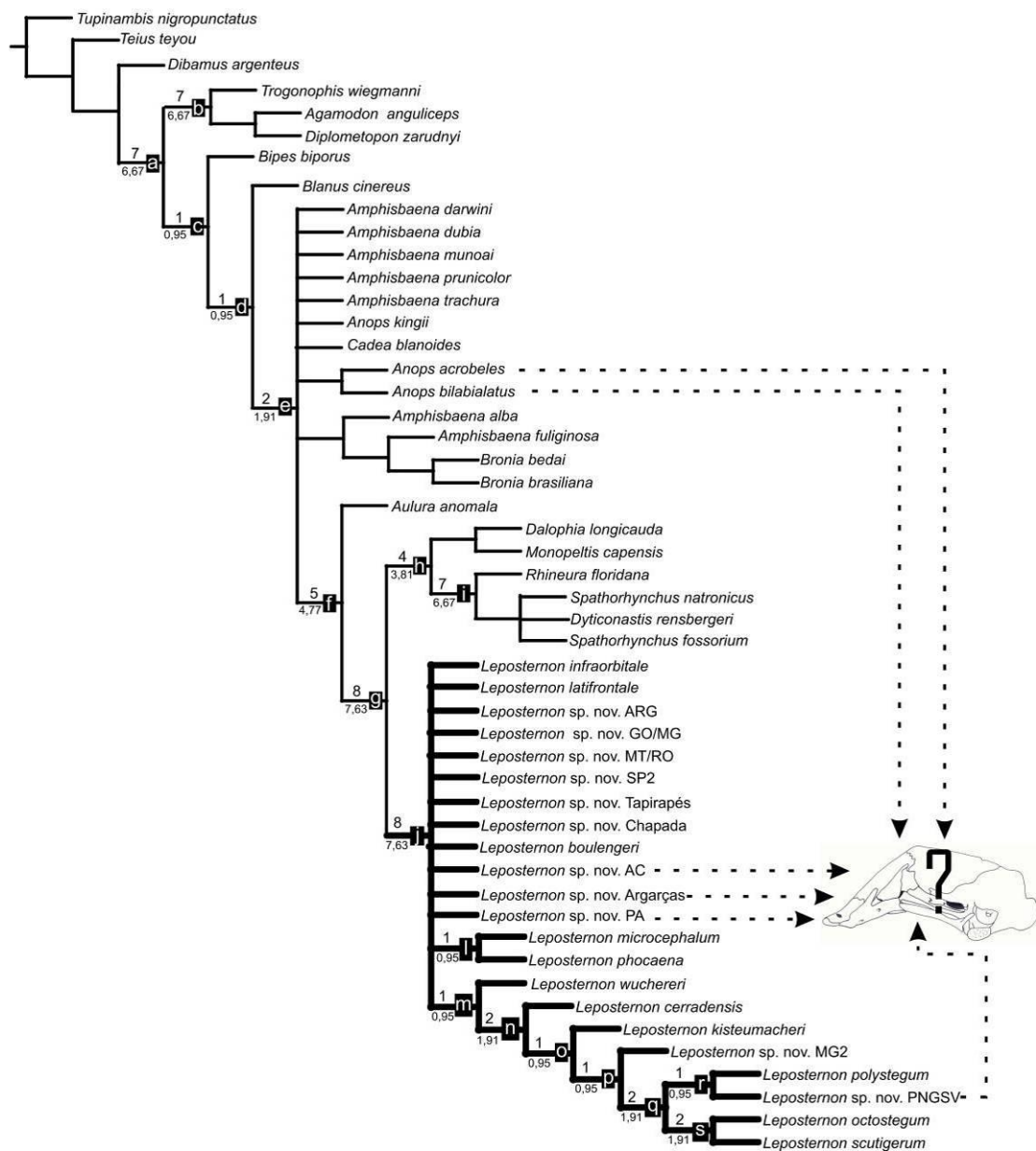
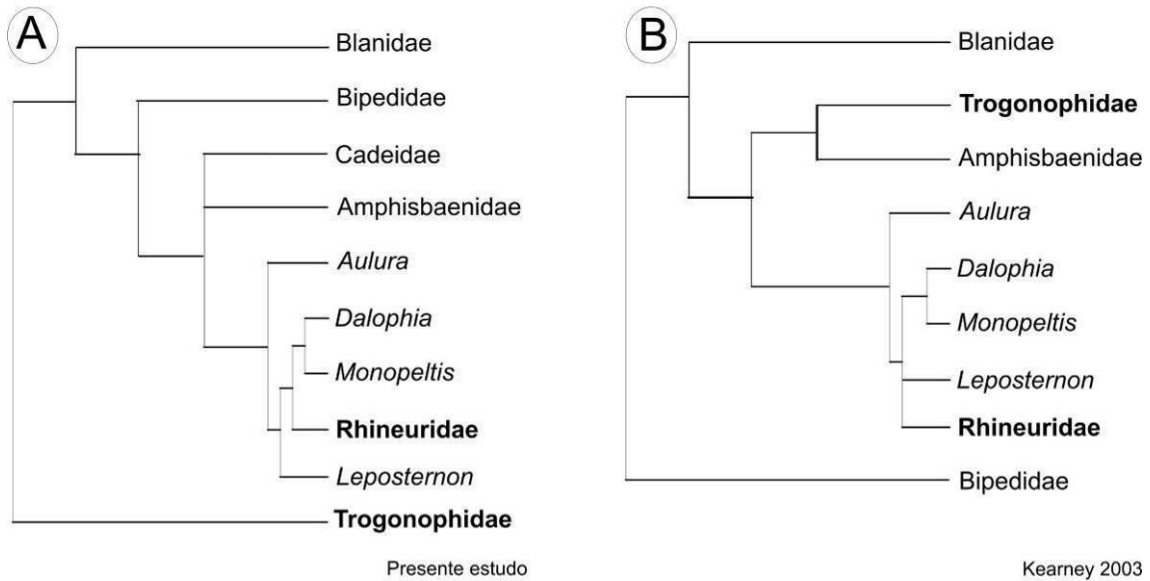


Figura 86. Consenso estrito de 141 árvores igualmente parcimoniosas (869 passos, IC = 32, IR = 64) obtidas da análise com todos os táxons do grupo interno e externo (50 espécies). As setas tracejadas indicam as espécies para as quais não tínhamos evidências sobre a morfologia craniana. Números abaixo e acima dos braços são os valores de Goodmann-Bremer e REP, respectivamente. Os valores de REP foram multiplicados por 1.000 por convenção. Abreviações utilizadas nos nomes dos táxons terminais: Acre – AC, Goiás/Minas Gerais – GO/MG, Mato Grosso/Rondônia – MT/RO e Pará – PA.

EVIDÊNCIAS MORFOLÓGICAS



EVIDÊNCIAS MOLECULARES

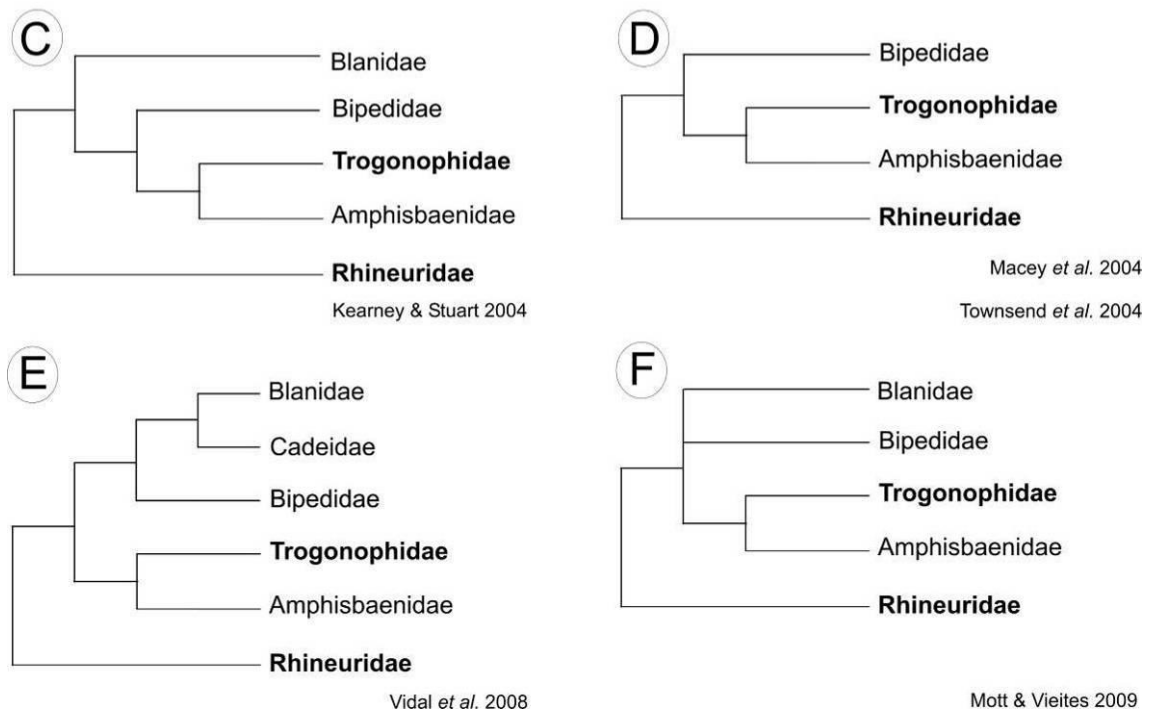


Figura 87. Topologias resumidas das árvores de consenso de estudos filogenéticos recentes que apresentaram proposta de agrupamento para táxons de Amphisbaenia. Em negrito estão destacadas as famílias Rhineuridae e Trogonophidae, grupos que mais variam quanto ao agrupamento dentre as hipóteses propostas. *Topologias de estudos baseados em evidências morfológicas*: (A) presente estudo e (B) Kearney (2003). *Topologias de estudos baseados em evidências moleculares*: (C) Kearney & Stuart (2004), (D) Macey *et al.* (2004) e Townsend *et al.* (2004), (E) Vidal *et al.* (2008) e (F) Mott & Vieites (2009).



Figura 88. Consenso estrito de 225 árvores igualmente parcimoniosas (857 passos, IC = 32, IR = 63) obtidas da análise exploratória onde foram excluídas as espécies para as quais não tínhamos evidências sobre a morfologia craniana. Números abaixo e acima dos braços são os valores de Goodman-Bremer e REP, respectivamente. Os valores de REP foram multiplicados por 1.000 por convenção. Abreviações utilizadas nos nomes dos táxons terminais: Goiás/Minas Gerais – GO/MG e Mato Grosso/Rondônia – MT/RO.

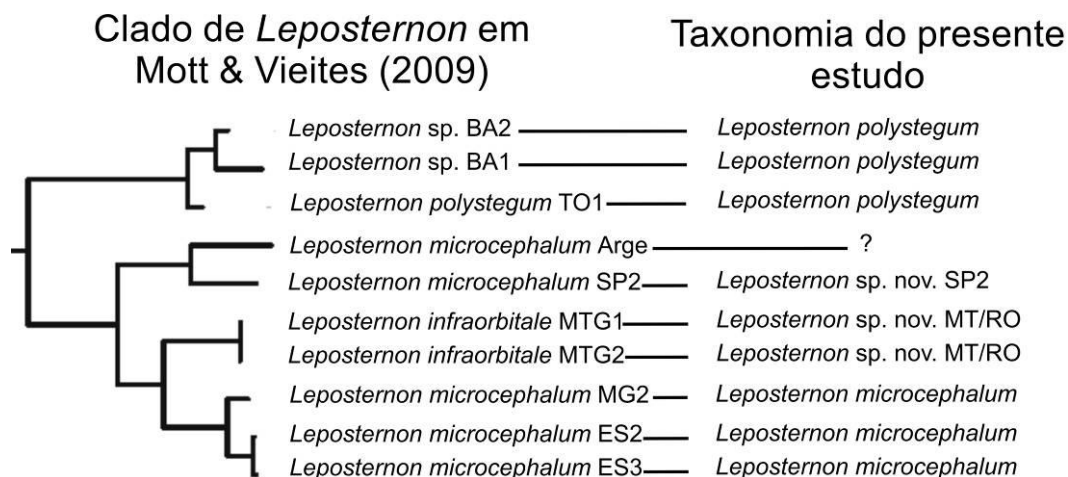


Figura 89. Detalhe do clado de *Leposternon* da árvore de consenso estrito das árvores mais parcimoniosas de Mott & Vieites (2009) mostrando a espécie com poros *Leposternon polystegum* como a espécie irmã das espécies sem poros. A espécie *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia foi apresentada como *Leposternon* sp. nov. MT/GO.

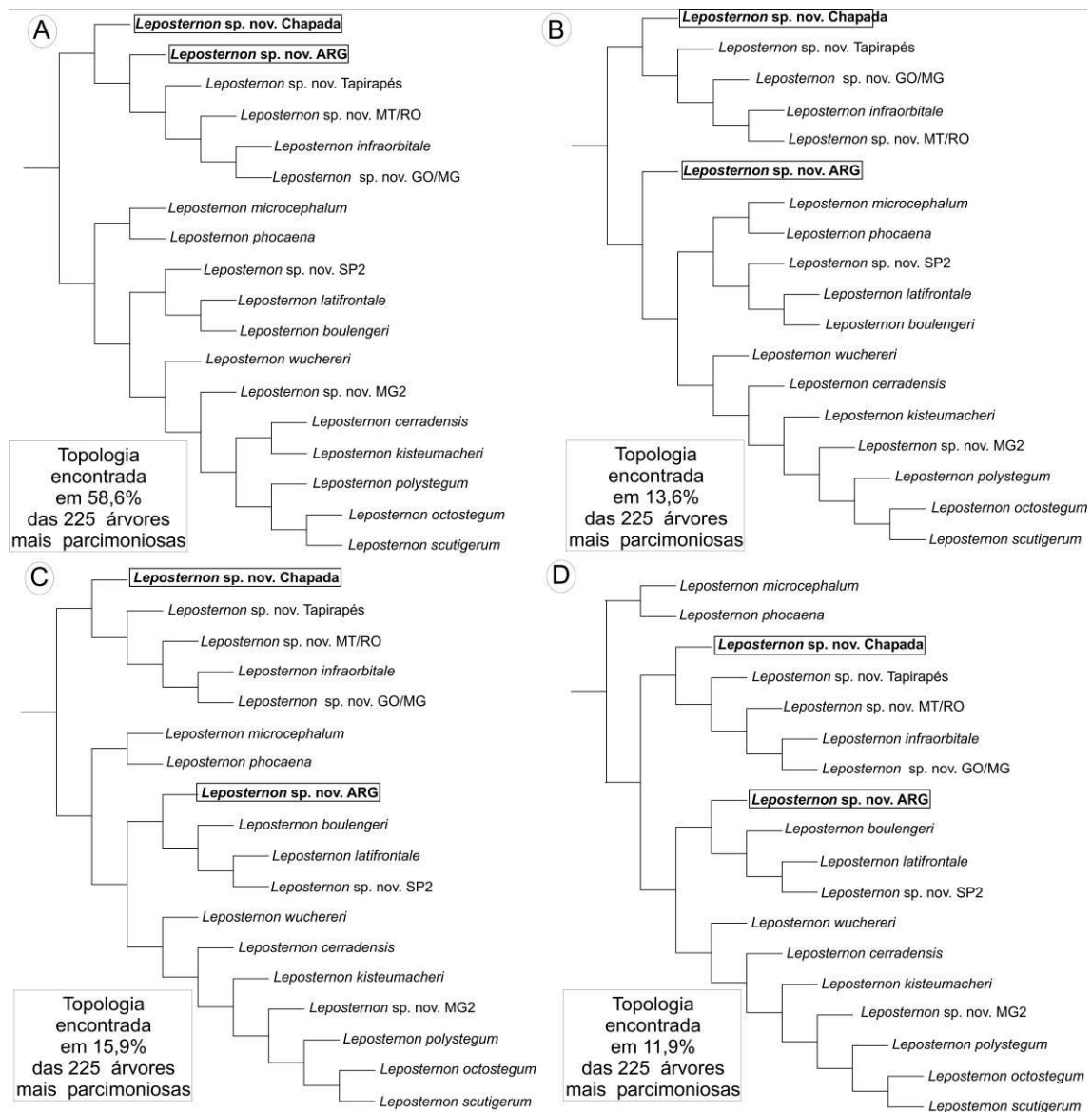


Figura 90. Possibilidades de agrupamento de *Leposternon* sp. nov. ARG e *Leposternon* sp. nov. Chapada (A, B, C e D) entre as árvores igualmente parcimoniosas encontradas na análise exploratória onde foram excluídas as espécies para as quais não tínhamos evidências sobre a morfologia craniana. Abreviações utilizadas nos nomes dos táxons terminais: Goiás/Minas Gerais – GO/MG e Mato Grosso/Rondônia.

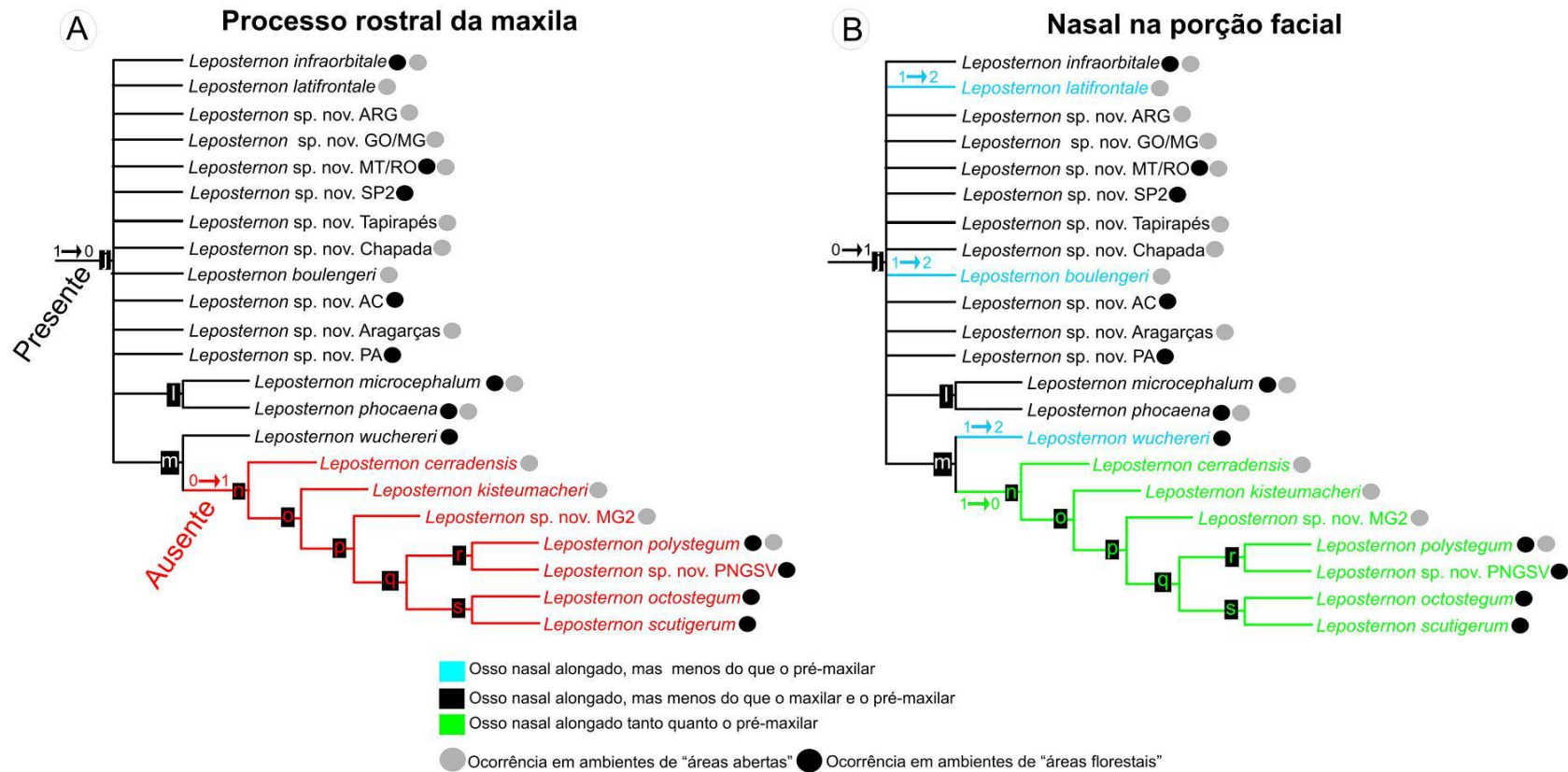
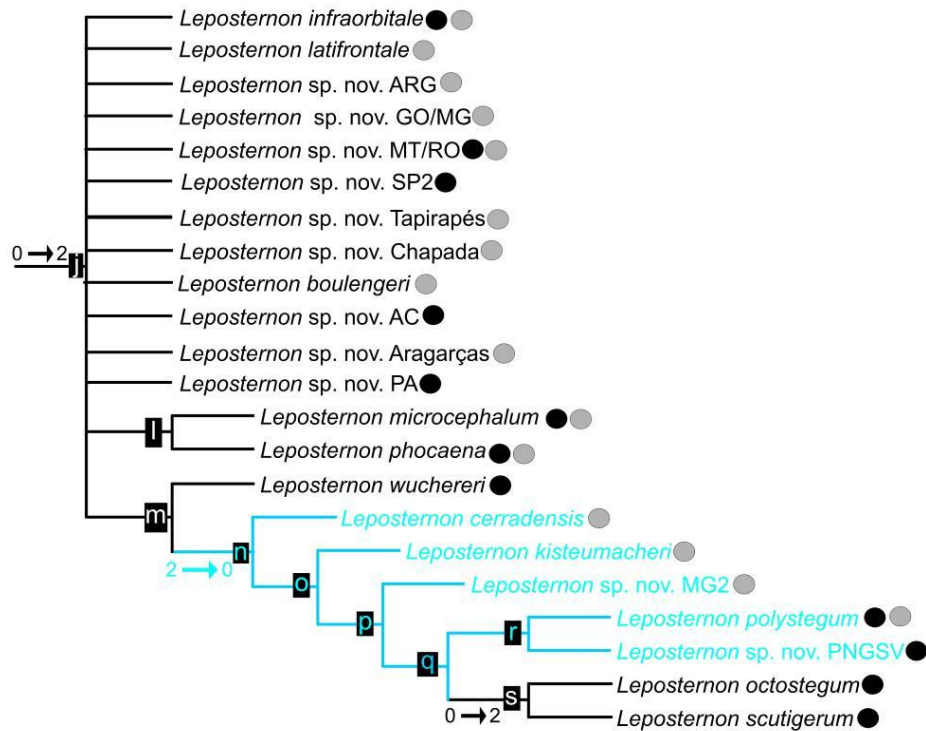


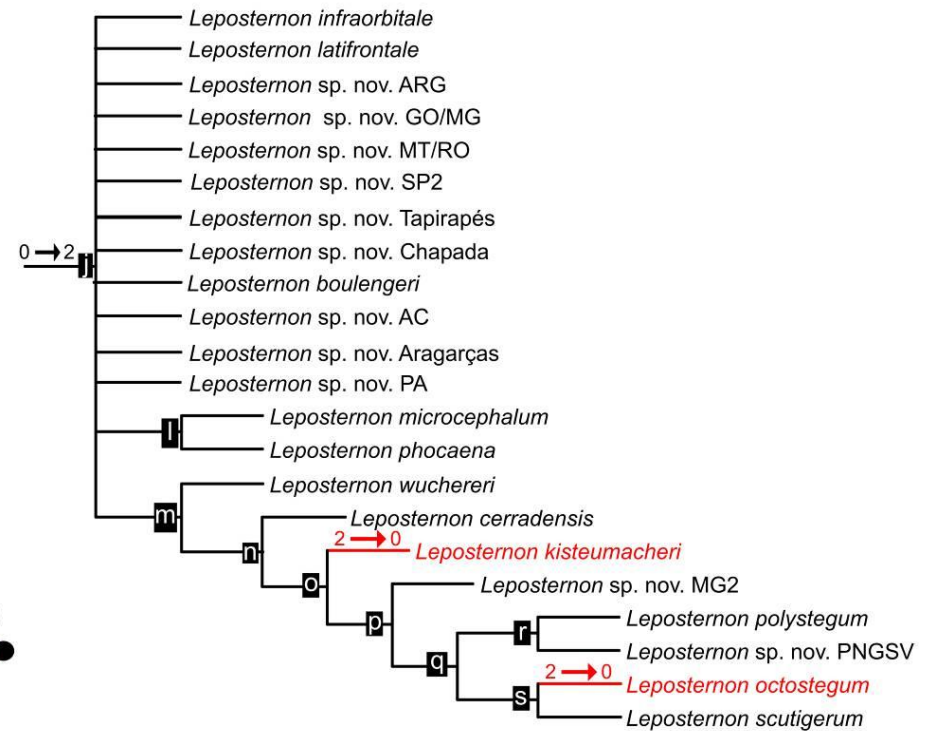
Figura 91. Detalhe do clado de *Leposternon* obtido da árvore de consenso estrito das árvores mais parcimoniosas, mostrando em (A) a evolução do processo rostral da maxila e em (B) a evolução do osso nasal na porção facial do crânio. Adicionalmente nós identificamos nos cladogramas as espécies ocorrentes em regiões fitogeográficas denominadas aqui como “abertas” (Caatinga, Cerrado, Chaco, Espinal, Pampa e Savana Uruguia) e florestais (Amazônia, Mata Atlântica e Yungas). Abreviações utilizadas nos nomes dos táxons terminais: Acre – AC, Goiás/Minas Gerais – GO/MG, Mato Grosso/Rondônia – MT/RO e Pará – PA.

**A Borda nasal na porção ventral**



- Borda nasal composta pelos ossos maxilar, nasais e pré-maxilar (transformação 0 → 2)
- Borda nasal composta pelos ossos maxilar e nasais (transformação 2 → 0)
- Ocorrência em ambientes de "áreas abertas" ● Ocorrência em ambientes de "áreas florestais"

**B Borda látero-posterior do parietal**



- Porção látero-posterior do parietal estendida lateralmente (transformação 0 → 2)
- Ausência da porção látero-posterior do parietal estendida lateralmente (transformação 2 → 0)

Figura 92. Detalhe do clado de *Leposternon* obtido da árvore de consenso estrito das árvores mais parcimoniosas, mostrando em (A) a evolução dos ossos constituintes da borda nasal em vista ventral e em (B) a evolução da borda látero-posterior do parietal. Abreviações utilizadas nos nomes dos táxons terminais: Acre – AC, Goiás/Minas Gerais – GO/MG, Mato Grosso/Rondônia – MT/RO e Pará – PA.



## Dentição

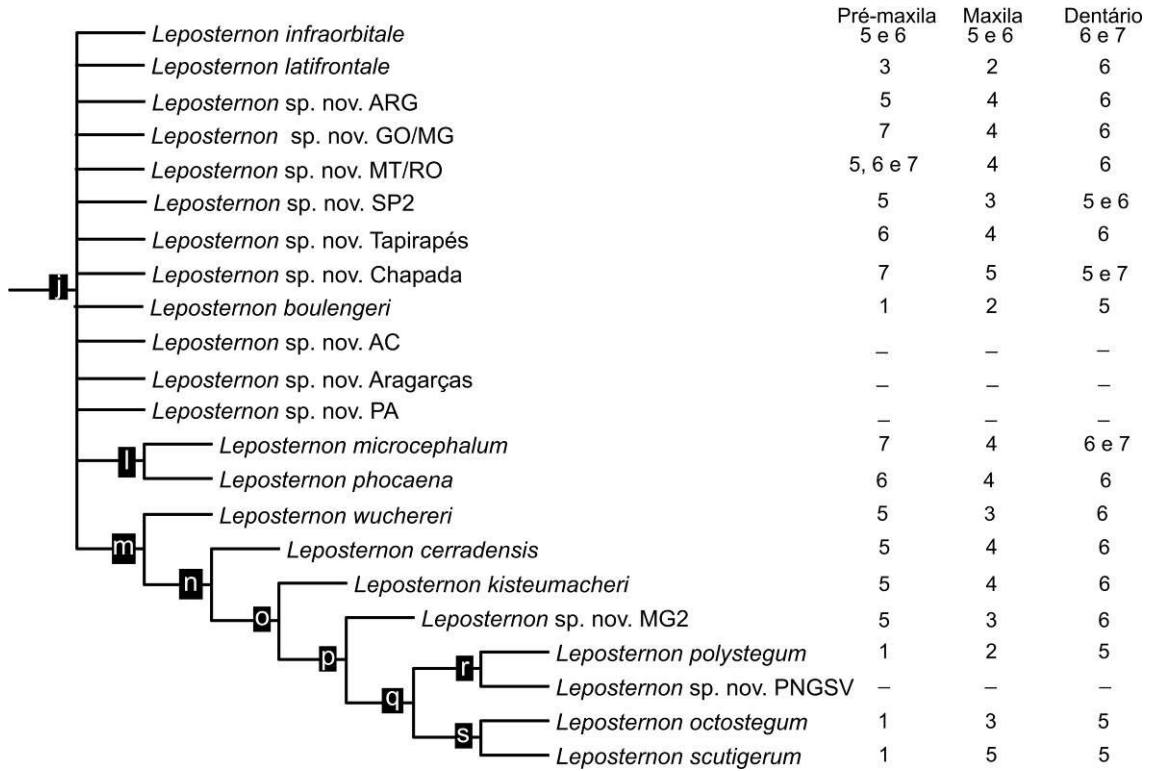


Figura 93. Detalhe do clado de *Leposternon* obtido da árvore de consenso estrito das árvores mais parcimoniosas, mostrando a variação no número de dentes do pré-maxilar, maxila e dentário para as espécies do *Leposternon*. Abreviações utilizadas nos nomes dos táxons terminais: Acre – AC, Goiás/Minas Gerais – GO/MG, Mato Grosso/Rondônia – MT/RO e Pará – PA.

## **Aviso**

As páginas 505–508 foram suprimidas da presente versão por questões de proteção de produção intelectual de material inédito ainda não publicado. Na necessidade de informações adicionais favor contatar a autora ([siherp@hotmail.com](mailto:siherp@hotmail.com)).

## CONCLUSÕES GERAIS

O gênero *Leposternon* é composto por 22 espécies, distintas uma das outras principalmente, por caracteres da morfologia externa, número de meios anéis corpóreos e caracteres da osteologia craniana. As espécies que compõe o gênero são: *L. boulengeri*, *L. cerradensis*, *L. infraorbitale*, *L. kisteumacheri*, *L. latifrontale*, *L. microcephalum*, *L. phocaena*, *L. polystegum*, *L. octostegum*, *L. scutigerum*, *L. wuchereri*, *Leposternon* sp. nov. Acre, *Leposternon* sp. nov. Aragarças, *Leposternon* sp. nov. ARG, *Leposternon* sp. nov. Chapada, *Leposternon* sp. nov. Goiás/Minas Gerais, *Leposternon* sp. nov. MG2, *Leposternon* sp. nov. Mato Grosso/Rondônia, *Leposternon* sp. nov. Pará, *Leposternon* sp. nov. PNGSV, *Leposternon* sp. nov. SP2 e *Leposternon* sp. nov. Tapirapés. O gênero está restrito a porção cisandina da América do Sul, ocorrendo em diferentes regiões fitogeográficas. Entre as regiões fitogeográficas brasileiras o Cerrado apresenta o maior número de espécies do gênero, e os mais altos índices de endemismo.

No presente estudo foi proposta a revalidação das espécies *L. boulengeri*, *L. latifrontale* e *L. phocaena*, pois essas espécies foram diagnosticadas das demais espécies do gênero. No entanto, a pequena amostragem analisada e a extensa lista de espécies re-locadas tentativamente como sinônimos *junior* das mesmas acentuam a necessidade de estudos adicionais. Uma amostra maior dessas espécies possivelmente fornecerá mais informações quanto as suas variações intra e interespecífica.

Ao revisarmos a variação de *Leposternon infraorbitale* nos atentamos para a importância da análise da variação morfométrica e osteológica para a diagnose das espécies. Apesar de grande parte das espécies do gênero ser diagnosticada por caracteres merísticos, muito da variação morfológica dos novos táxons aqui propostos

foi acessada dos caracteres morfométricos e da morfologia craniana. No entanto, cabe ressaltar que dados adicionais, seja por inclusão de novos espécimes ou por novas evidências de variação, são importantes para o entendimento da variação das espécies.

A monofilia de *Leposternon* foi bem suportada com valores de SGB de 8 e REP de 7,63, sendo o gênero estruturado por 16 sinapomorfias não ambíguas. No entanto, a resolução do relacionamento filogenético da maioria das espécies que compõem o clado ainda não foi acessada. Na árvore de consenso estrito das árvores igualmente parcimoniosas ficaram estruturados apenas dois clados principais, compostos por 10 das 22 espécies analisadas. Apesar de haverem táxons na amostra de *Leposternon* sem a maioria dos caracteres analisados (espécies sem crânios), uma análise exploratória em que essas espécies foram retiradas causou alteração ao agrupamento obtido na análise com dados completos, indicando que esses táxons estão influenciando no entendimento filogenético do gênero.

Com intuito de ampliar o conhecimento quanto ao agrupamento filogenético do bem suportado gênero *Leposternon*, é indispensável a aplicação de um esforço amostral para a obtenção de espécimes do gênero. Essa atividade deve ser aplicada principalmente as localidades de ocorrência das espécies com poucos exemplares ou ainda representadas apenas pelo holótipo. A obtenção de novos exemplares possibilitará a complementação das informações das espécies já conhecidas, e provavelmente o acréscimo de novas evidências (como por exemplo, moleculares). O aumento de evidências trará o melhor entendimento do relacionamento das espécies de *Leposternon*, bem como do gênero com os demais grupos de Amphisbaenia.