



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

Fernanda Vythória Ferreira de Moraes

**Anatomia comparada da osteologia cefálica dos representantes de
Amphisbaenia de cabeça redonda**

Recife

2025

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

Universidade Federal de Pernambuco

Ciências Biológicas Bacharelado

Fernanda Vythória Ferreira de Morais

**Anatomia comparada da osteologia cefálica dos representantes de
Amphisbaenia de cabeça redonda**

TCC apresentado ao Curso de Ciências Biológicas Bacharelado da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito para a obtenção do título de bacharel em Ciências biológicas.

Orientador(a): Pedro Murilo Sales Nunes

Coorientador(a): Clara Araújo Salvino

Recife

2025

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Morais, Fernanda Vythória Ferreira de.

Anatomia comparada da osteologia cefálica dos representantes de
Amphisbaenia de cabeça redonda / Fernanda Vythória Ferreira de Moraes. -
Recife, 2025.

54p : il., tab.

Orientador(a): Pedro Murilo Sales Nunes

Cooorientador(a): Clara Araújo Salvino

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de
Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas - Bacharelado, 2025.

Inclui referências.

1. Morfologia. 2. Répteis. 3. Homoplasia. I. Nunes, Pedro Murilo Sales.
(Orientação). II. Araújo Salvino, Clara. (Coorientação). IV. Título.

590 CDD (22.ed.)

Fernanda Vythória Ferreira de Morais

**Anatomia comparada da osteologia cefálica dos representantes de
Amphisbaenia de cabeça redonda**

TCC apresentado ao Curso de Ciências Biológicas Bacharelado da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito para a obtenção do título de bacharel em Ciências biológicas.

Aprovado em: ___/___/_____.

BANCA EXAMINADORA

Prof^o. Dr. Pedro Murilo Sales Nunes (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^o. Dr. Diego Astua de Moraes (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^a. Dr. Roberta Richard Pinto (Examinador Externo)
Universidade Católica de Pernambuco

Aos Ferreira de Moraes

Por todo o amor, o apoio e a força

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço imensamente à minha família, pois vocês estão presentes em cada parágrafo, frase, palavra e letra deste trabalho. Não é apenas por mim, mas também por todos nós. Aos meus pais, minha eterna gratidão pelo apoio, pelo interesse genuíno e pela curiosidade com que tentaram compreender o caminho que escolhi seguir. Mesmo a distância, vocês estiveram comigo em todos os momentos. A meus irmãos, meu muito obrigada: Mayhara, suas palavras e gesto de carinho foram fundamentais. Seria possível escrever inúmeras monografias e ainda assim não seria suficiente para expressar a imensidão de como você me ajuda e me inspira, minha melhor amiga, confidente e irmã. Heitor, pequeno Heitor, agradeço por me devolver a curiosidade e encanto de uma criança: ver você questionar o mundo ao seu redor é uma verdadeira inspiração para mim.

Às minhas avós, Antônia e Marlene, sou eternamente grata por ter compartilhado momentos preciosos com vocês e por me ensinarem, com sua força e determinação a importância de lutar pelo bem-estar daqueles que amamos. Estou aqui também por causa da teimosia e dedicação que aprendi observando o empenho de vocês no cotidiano.

Agradeço profundamente às minhas grandes amigas, Ana Laura e Thainara. Obrigada por me impulsionarem com coragem, pelas conversas e pelas escutas que tanto me fortaleceram, vocês são fundamentais na minha vida.

Agradeço ao Laboratório de Herpetologia da Universidade Federal de Pernambuco, que me acolheu no momento mais inesperado, e por me fazer encontrar um propósito. Ao Professor Dr^o Pedro Nunes, minha gratidão pela orientação enriquecedora e paciente. Aos meus colegas de laboratório e aos amigos que conquistei ao longo dessa jornada: Bruna, Patricia, Henrique, Dália, Bolenó, Osmar, Thais. Em especial gostaria de agradecer a Clara Salvino, por me conduzir pelo mundo das anfíbios com calma, gentileza e paciência. Você me fez entender o meu lugar neste universo da ciência.

Agradeço às minhas professoras de biologia do ensino fundamental e médio, Prof^a Rubenita e Prof^a Aldeni, que transmitiram de maneira clara e encantadora

o que é a biologia e as infinitas possibilidades dessa área. Agradeço também aos meus professores na universidade por compartilharem os conhecimentos.

“But still, like dust, I’ll rise.” –
ANGELOU, Maya. *And still I rise*. New
York: Random House, 1978.

RESUMO

Amphisbaenia é um grupo monofilético de répteis fossoriais que apresentam modificações cranianas relacionadas a seu hábito escavatório, sendo a cabeça a estrutura mais ativa no processo de escavação. Existem quatro formatos distintos de cabeça em Amphisbaenia: formato de pá, espátula, quilha e redonda, este último sendo o com maior número de representantes, em número de espécies. A cabeça redonda é caracterizada principalmente por um focinho côncavo e levemente angulado, surgindo de forma convergente em diferentes linhagens de anfisbênia, podendo ser observado nos representantes das famílias Bipedidae, Blanidae e parte da família Amphisbaenidae. Atualmente, os trabalhos existentes utilizando crânios de cabeça redonda focaram apenas na descrição do crânio, com poucos estudos comparativos que possam elucidar a variação e evolução desse formato de cabeça dentro de Amphisbaenia. Desta forma, este trabalho tem como objetivo analisar a osteologia craniana de diferentes espécies de cabeça redonda em Amphisbaenia, descrevendo e identificando padrões de variação. Os resultados mostram que, embora as espécies analisadas tenham cabeça no formato redondo, há variações significativas na morfologia craniana, especialmente entre as famílias, como a presença do osso esquamosal em Blanidae e Bipedidae, as análises mostram a existência de dois grandes grupos de espécies, com diferentes padrões de morfologia craniana.

Palavras-chave: morfologia, homoplasia, répteis.

ABSTRACT

Amphisbaenia is a monophyletic group of fossorial reptiles with cranial modifications related to their burrowing habits, as the head is the most active structure during excavation. There are four distinct head shapes in Amphisbaenia: shovel, spaded, keeled, and rounded, the latter being the most common in number of species. The round head is primarily characterized by a concave and slightly angled snout, which has evolved convergently in different lineages and can be observed in the families Bipedidae, Blanidae, and part of the Amphisbaenidae family. Studies on round-headed species have focused mostly on cranial description, with few comparative studies analyzing the variation and evolution of this head shape within Amphisbaenia. This study aims to examine the cranial osteology of different round-headed Amphisbaenia species, describing and identifying patterns of variation. The results show that, although the analyzed species share a round head shape, cranial morphological variations exist, especially among families, such as the presence of the squamosal bone in Blanidae and Bipedidae. The analyses indicate two major groups of species with different cranial morphology patterns.

Keywords: morphology, homoplasy, reptiles

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
2 REVISÃO DE LITERATURA	14
2.1 Estudos anatômicos	14
2.2 Diversidade de crânios em Amphisbaenia.....	14
2.3 Tomografia computadorizada	16
3 OBJETIVOS.....	18
3.1 Objetivo Geral.....	18
3.2 Objetivos Específicos	18
4 METODOLOGIA	19
4.1 Material analisado	19
4.2 Imagens de Tomografia Computadorizada e modelos 3D.....	20
4.3 Seleção de caracteres.....	20
4.4 Análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) e Análise de Agrupamento.....	21
5 RESULTADOS.....	22
5.1 Visão geral dos crânios	22
5.2 Elementos individuais do crânio	25
5.3 Elementos individuais da mandíbula.....	40
6 DISCUSSÃO	44
7 CONCLUSÃO	49
REFERÊNCIAS.....	50

1 INTRODUÇÃO

Amphisbaenia é um grupo monofilético de répteis fossoriais que se distingue bastante em termos de hábito e morfologia de outras linhagens de vertebrados, incluindo outros Squamata (lagartos e serpentes) (NAVAS et al., 2004). Em sua grande maioria os representantes de Amphisbaenia são ápodes, ou seja, não apresentam membros posteriores e/ou anteriores, com exceção dos representantes da família Bipedidae. Devido ao seu hábito fossorial e a dificuldade de encontro em campo, o grupo é relativamente pouco estudado, tendo mais de 200 espécies formalmente descritas que se encontram distribuídas principalmente na África, América do Sul e Caribe (CORRÊA, 2020).

Os representantes de Amphisbaenia apresentam modificações no crânio que estão relacionadas com o seu hábito fossorial, levando em consideração que a cabeça é a estrutura que participa de forma mais ativa no processo de escavação em diferentes tipos de solos (KEARNEY, 2003b). Dentro do grupo são reconhecidos quatro formatos de cabeça distintos, sendo eles: cabeça em formato “de pá”, cabeça em formato “de espátula”, cabeça em formato de quilha e cabeça em forma redonda – que é o mais comum entre as anfisbênias (KEARNEY, 2003b) (Figura 1). Essa grande variação morfológica no crânio do grupo está relacionada aos diferentes modos de escavação e, muitas vezes, representando eventos evolutivos independentes (homoplasias) (KEARNEY, 2003b).

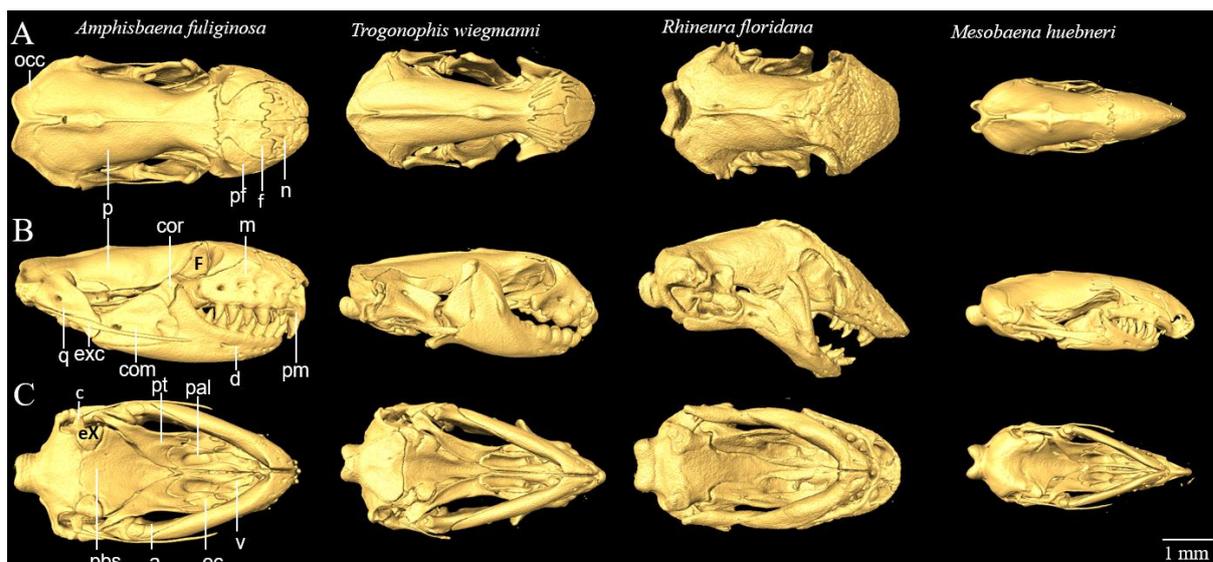


Figura 1 – Reconstrução 3D dos quatro formatos de cabeça presentes em Amphisbaenia: *Amphisbaena fuliginosa* (formato redondo), *Trogonophis wiegmanni*, (formato de espátula) *Rhineura floridana* (formato de pá) *Mesobaena huebneri*, (formato de quilha). Vista dorsal (A) lateral (B), e ventral (C). Legenda: a – angular, c – columela, com – osso composto mandibular, cor – coronóide, d – dentário, ec - ectopterigóide, exc – extracolumela, fr - frontal, mx - maxilar, ns - nasal, occ – complexo occipital, pal – palatino, pbs - parabaisfenóide, p – parietal. pf – pré-frontal, pm – pré-maxilar, pt - pterigóide, q – quadrado, v – vômer, x – elemento x.

Dentre os formatos de cabeça existentes para Amphisbaenia, a cabeça redonda é caracterizada por apresentar um focinho côncavo de perfil e com uma leve angulação. Esse formato contribui para a escavação do solo realizado através de movimentos irregulares que geram compressão, sendo um formato adequado para diversos tipos de ambientes (NAVEGA-GONÇALVES; BENITES, 2019). A cabeça redonda era geralmente considerada plesiomórfica entre os quatro tipos por aparecer na única família que apresenta apêndices anteriores (Bipedidae) (KEARNEY, 2003b), porém análises filogenéticas com base em dados moleculares vêm reforçando a cabeça em forma de pá como a pleisiomórfica para o grupo (PYRON et al., 2013).

O formato de cabeça redondo é o mais frequente, em número de espécies (GANS; MONTERO, 2008), e está presente em diversas famílias de Amphisbaenia, como em Amphisbaenidae, Bipedidae e Blanidae, sendo interpretado como um surgimento independente por convergência adaptativa (KEARNEY; STUART, 2004). Segundo Gans & Montero (2008), embora estejam dentro do mesmo grupo de formato

de cabeça, muitas espécies com cabeça redonda variam quanto ao formato e características osteológicas do crânio, sendo possível o agrupamento de alguns táxons por similaridades cranianas. Atualmente, o que se sabe sobre a osteologia craniana para o grupo são detalhes sucintos baseados em descrições osteológicas com o crânio articulado, não sendo muito informativo para o entendimento da evolução desse formato de cabeça em *Amphisbaenia*.

O avanço de técnicas como o uso de tomografia computadorizada e a possibilidade de estudos descritivos osso a osso, sem danificar o espécime, tem contribuído para o conhecimento detalhado dos crânios de diversas espécies de *Squamata* fossoriais (KEARNEY et al., 2005; MAISANO et al., 2006; DAL-VECHIO et al., 2016; OLIVEIRA et al., 2018; DEOLINDO et al., 2021; KOCH et al., 2021; ARAÚJO SALVINO et al., 2024). Anterior a popularização dessa técnica, análises detalhadas dependiam muitas vezes de métodos invasivos ou destrutivos, limitando a preservação e reutilização dos espécimes estudados (CUNNINGHAM et al., 2014; GIULIANI et al., 2020). Estudos osteológicos são informativos para uma variedade de caracteres que auxiliam na compreensão filogenética e taxonômica das espécies, podendo ampliar o conhecimento sobre suas histórias evolutivas (LAVIER; DAZA, 2021).

Dentro do contexto da anatomia descritiva como uma ferramenta de subsídio de informações para a biologia evolutiva, este trabalho teve como objetivo realizar uma análise comparada da anatomia craniana de diferentes espécies de *Amphisbaenia* que apresentam a cabeça de formato redondo, e assim descrever as variações apresentadas nesta região identificando os padrões de variação existentes.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Estudos anatômicos

Estudos anatômicos podem contribuir para o conhecimento funcional de algumas estruturas, melhorando o conhecimento sobre alguns mecanismos evolucionários que podem estar relacionados à forma e diversificação (FOUREAUX et al., 2009). Esses estudos são principalmente importantes para aprofundar o conhecimento sobre diferentes grupos, diferenciá-los de outras espécies e analisar possíveis variações intraespecíficas, que podem fornecer mais informações sobre o grupo. A anatomia também pode ser importante para estudos evolutivos, levando em conta que as mudanças que ocorrem nos grupos podem refletir fenotipicamente (KARDONG, 2011).

Diversos aspectos relacionados à anatomia craniana das anfisbênias têm sido estudados, incluindo variações morfológicas entre o grupo, adaptação fossorial e funcionalidade de diferentes estruturas cranianas (KEARNEY, 2003b; LAVER; DAZA, 2021; MONTERO; GANS, 1999). O crânio pode ser dividido em unidades morfofuncionais, conforme proposto por Gans e Montero (2008). Essas unidades incluem o segmento occipital, segmento intermediário, segmento do focinho, série palatina e os elementos individuais da mandíbula.

A primeira descrição detalhada utilizando tomografia computadorizada (TC) em uma anfisbênia foi feita com a espécie fóssil *Rhineura hatcherii* (KEARNEY et al., 2005). Antes dessa tecnologia estar disponível, estudos anatômicos detalhados eram realizados através de técnicas invasivas, como a dissecação, ilustrada por Montero e Gans (1999), que apresentaram uma análise da anatomia craniana de *Amphisbaena alba*.

2.2 Diversidade de crânios em *Amphisbaenia*

Amphisbaenia apresenta um crânio altamente ossificado e compacto, o que está relacionado ao seu hábito fossorial (HOHL et al., 2018), uma vez que escavam seus próprios túneis utilizando principalmente a cabeça. Podemos notar quatro

padrões distintos de formato de cabeça: formato de pá, quilha, espátula e formato redondo (KEARNEY, 2003b) todos relacionados a diferentes métodos de escavação.

O formato de pá pode ser diferenciado por apresentar um focinho achatado dorsoventralmente com um forte ângulo craniofacial, com o qual o processo de escavação é realizado empurrando a cabeça para frente e levemente para baixo, seguida por uma elevação da cabeça, o que comprime o solo na porção superior do túnel, enquanto o chão do túnel é achatado pela região peitoral (KEARNEY, 2003b; GANS, 1974), e é visto em espécies como *Leposternon polystegum*. O formato de espátula (como encontrado em *Diplometopon zarudnyi*, por exemplo) mostra uma face mais alta em comparação ao formato de pá, estreita e íngreme com cantos laterais proeminentes (KEARNEY, 2003b), escavam através de movimentos de rotação da cabeça ao redor do eixo longitudinal, usando os cantos laterais para raspar o substrato da lateral dos túneis (HAWKINS et al., 2022). As formas quilhadas, encontradas por exemplo em *Mesobaena huebneri*, são comprimidas lateralmente (KEARNEY, 2003b), e escavam usando a quilha medial para compactar o substrato para a direita e esquerda (HAWKINS et al., 2022). O formato redondo (e.g. *Amphisbaena fuliginosa*) – o mais comum entre *Amphisbaenia* – apresenta um focinho côncavo arredondado, a escavação se dá por movimentos aleatórios e irregulares para comprimir o solo (KEARNEY, 2003b). Essa diversidade sugere uma pressão seletiva associada ao seu modo de vida fossorial, no qual a cabeça é utilizada como principal mecanismo de escavação dos próprios túneis (HAWKINS et al., 2022).

Em *Amphisbaenia* o formato de cabeça redonda revela uma estratégia generalista, no que diz respeito ao uso do habitat subterrâneo, sendo uma morfologia eficiente para explorar uma variedade de tipos de solo, com diferentes densidades, texturas e composições (GANS, 1969, 1974; KEARNEY, 2003b, VIDAL et al., 2008, NAGEVA-GONÇALVES; BENITES, 2019). Este formato arredondado pode ser interpretado como uma morfologia simplificada, que persiste na ausência de pressões seletivas fortes para escavação especializada, permitindo assim sua ocorrência em uma diversidade maior de ambientes (COLLIN; JANIS, 1997; GANS, 1974; KEARNEY; STUART, 2004). Em contraste, formatos cranianos com a forma de escavação mais especializados surgem em linhagens que experimentam fortes pressões seletivas para escavações em solos profundos e compactos (GANS, 1974; KEARNEY, 2003b; NAVEGA-GONÇALVES; BENITES, 2019).

O formato redondo parece ter evoluído independentemente em diferentes linhagens dentro do grupo, representando um exemplo clássico de convergência adaptativa associada ao formato de cabeça redondo e sua escavação generalizada (LONGRICH et al. 2015). Essa convergência funcional é sustentada por evidências filogenéticas que mostram origens múltiplas desse formato em famílias distintas, como Blanidae, Bipedidae e parte da família Amphisbaenidae, com exceção de alguns gêneros e espécies (KEARNEY; STUART, 2004; PYRON et al., 2013; LONGRICH et al., 2015). A filogenia realizada por Pyron et al. (2013) confirmou essas múltiplas origens independentes, reforçando a interpretação de convergência evolutiva do formato de cabeça redondo dentro de Amphisbaenia.

Gans & Montero (2008) apontaram algumas variações substanciais entre os crânios nas diferentes famílias que apresentam cabeça redonda. Na espécie *Blanus cinereus* (Blanidae) o crânio apresenta um formato de ampulheta, com uma porção central menos estreita quando comparado a outros anfisbenídeos. O crânio em *Bipes biporus* (Bipedidae) é descrito como pequeno, massivo e com fusões, com o focinho pequeno (GANS; MONTERO, 2008) Representantes da família Amphisbaenidae que possuem o crânio em formato redondo, apresentam um formato mais generalizado, apontando o crânio de *Amphisbaena alba*, como um crânio com um contorno em forma de ampulheta, região maxilar e occipital mais largos, com a porção medial mais estreita. Ainda em Amphisbaenidae, pode-se observar padrões distintos quanto ao crânio redondo, tendo em vista que alguns indivíduos apresentam corpos largos e espessos, já outros indivíduos têm corpos menores e mais estreitos, o que pode ser refletido nos crânios (GANS; MONTERO, 2008).

2.3 Tomografia computadorizada

A tomografia computadorizada é uma modalidade de imagem que vem sendo cada vez mais útil nos estudos anatômicos (BALLEGEER, 2016). Essa modalidade de imagem foi primariamente criada em 1971 em aplicações médicas (BELLEGEER, 2016) e desde então a tomografia vem sendo aprimorada para estudos além dessas aplicações. A utilização da tomografia computadorizada é bastante adequada para estudos anatômicos relacionados a Amphisbaenia, por se tratar de uma forma não destrutiva para análise do crânio. Isso é especialmente importante quando levamos

em conta a complexidade dos crânios de *Amphisbaenia* (MAISANO et al., 2006) e sua baixa representatividade em coleções científicas.

Investigar a anatomia da cabeça, principal mecanismo de escavação dos anfisbênios, pode revelar variações importantes para o grupo. A tomografia computadorizada vem sendo muito importante para esses estudos, por não ser um método invasivo e destrutivo, nos permitindo analisar o crânio de forma mais completa. Assim, a aplicação da tomografia computadorizada em estudo de anfisbênios é essencial para esclarecer suas complexidades, promovendo melhor compreensão da diversidade adaptativa desses animais.

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo Geral

Realizar uma análise comparada da osteologia craniana de diferentes espécies de *Amphisbaenia* que apresentam a cabeça de formato redondo, descrever as variações apresentadas nesta região e identificar os padrões de variações existentes.

3.2 Objetivos Específicos

- Caracterizar a diversidade da osteologia craniana dos representantes de cabeça de forma redonda em *Amphisbaenia*;
- Descrever as variações presentes na osteologia craniana em representantes de *Amphisbaenia* com a cabeça de formato redondo;
- Identificar padrões de variações interespecíficas nas estruturas analisadas.

4 METODOLOGIA

4.1 Material analisado

Foram analisados dados de tomografia computadorizada (ADAMS; OTAROLA-CASTILLO, 2013) envolvendo representantes de Amphisbaenidae – *Amphisbaena alba* ($n=1$), *Amphisbaena fuliginosa* ($n=1$), *Chirindia mpwampwaensis* ($n=1$), *Zygaspis ferox* ($n=1$); Blanidae – *Blanus cinereus* ($n=1$); Bipedidae – *Bipes biporus* ($n=1$), *Bipes canaliculatus* ($n=1$), *Bipes tridactylus* ($n=1$), totalizando oito espécies (Tabela 1.). As imagens geradas através da tomografia computadorizada utilizadas para realizar a montagem do modelo 3D para a realização das análises morfológicas da osteologia craniana foram retiradas de um banco de dados online, o MorphoSource (<https://www.morphosource.org/>), com a exceção de *Bipes tridactylus*, do qual as imagens foram geradas em parceria com a Universidade do Texas em Arlington, no laboratório do Shimadzy Institute for Research Technologies.

Tabela 1. Tabela de identificação dos espécimes utilizados

Espécime	MorphoSource	Espécie	Família
FMNH 195924	96074	<i>Amphisbaena alba</i>	Amphisbaenidae
FMNH 22847	98383	<i>Amphisbaena fuliginosa</i>	Amphisbaenidae
CAS 126478	98391	<i>Bipes biporus</i>	Bipedidae
CAS 134753	98392	<i>Bipes canaliculatus</i>	Bipedidae
UTA-R 53019		<i>Bipes tridactylus</i>	Bipedidae
FMNH 603	65408	<i>Blanus cinereus</i>	Blanidae
MCZ-R 30767	67503	<i>Chirindia mpwapwaensis</i>	Amphisbaenidae

4.2 Imagens de Tomografia Computadorizada e modelos 3D

Para análise, segmentação e visualização os dados brutos foram importados através do *software* VG Studio Max2.1 e, posteriormente, foram exportados para o Avizo 8.0. Foram segmentados cada slide ósseo por slide, considerando as diferentes densidades dos ossos e aplicando ferramentas de limiar. O volume final foi convertido a uma malha triangular no Avizo 8.0. O resultado de imagens 3D obtido dos crânios foi visualizado no *software* MeshLab 2016.12 (CIGNONI et al., 2008).

4.3 Seleção de caracteres

Foram selecionados oito caracteres qualitativos morfológicos e anatômicos referente aos crânios, detalhados na Tabela 2. Os caracteres selecionados foram baseados na literatura (KEARNEY; 2003b; CONRAD, 2008; GANS; MONTERO, 2008) e em observações diretas, que contribuíram para a identificação de características morfológicas que apontam a variabilidade entre as espécies estudadas. Os caracteres foram organizados em uma matriz, que foi submetida a análises multivariadas (Análise de Agrupamento e Análise Escalonamento Multidimensional Não-Métrico).

Tabela 2 – Caracteres e estados de caracteres (em parêntesis), em oito espécies de *Amphisbaenia* de crânio redondo.

Caráter	Estado de caráter	
1. Epipterigoide	Ausência (0); Presença (1)	KEARNEY, 2003
2. Esquamosal	Ausência (0); Presença (1)	KEARNEY, 2003

3. Angular	Ausência (0); Presença (1)	GANS; MONTERO, 2008
4. Jugal	Ausência (0); Presença (1)	KEARNEY, 2003
5. Números de dentes no maxilar	Três (0); Quatro (1); Cinco (2)	KEARNEY, 2003
6. Formato do quadrado	Pequeno e em formato de T, com região mandibular mais fina do que a região da cabeça (0); Mais longo do que largo (1)	
7. Números de dentes no pré-maxilar	Seis (0); Sete (1);	KEARNEY, 2003
8. Forame mandibular do quadrado	Ausência (0); Presença (1);	

4.4 Análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) e Análise de Agrupamento

Foi construída uma matriz de caracteres, contendo oito caracteres e seus respectivos estados de caráter, para produzir distâncias entre cada espécie. Essa matriz foi submetida a uma análise multivariada de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS), para que fossem observadas as dissimilaridades. Para investigar possíveis padrões de similaridade entre as espécies de cabeça redonda com base em suas características cranianas, foi realizada uma análise de agrupamento (McGARIGAL et al., 2000). As análises foram conduzidas utilizando o software PAST v.4.04 (HAMMER et al., 2001), empregando o parâmetro de Gower (GOWER, 1971) como índice de dissimilaridade.

5 RESULTADOS

5.1 Visão geral dos crânios

Os crânios das espécies representantes da família Amphisbaenidae (*Amphisbaena alba*, *A. fuliginosa*, *Chirindia mpwampwaensis* e *Zygaspis ferox*. Figura 2), apresentam uma morfologia craniana tipicamente caracterizada por um formato redondo, com crânio alongado e estreito. Em vista dorsal exibem um perfil semelhante ao de uma ampulheta, enquanto em vista lateral é possível observar uma cabeça redonda típica, com curvas nos nasais, focinho arredondado, côncavo de perfil e pré-maxilar bem definido. Já no representante da família Blanidae (*Blanus cinereus*. Figura 2), em vista dorsal o crânio apresenta o perfil semelhante ao de uma ampulheta, porém com a porção medial menos estreita do que as vistas em Amphisbaenidae. A porção occipital e do focinho são as partes mais largas do crânio. Nos crânios da família Bipedidae (*Bipes biporus*, *B. canaliculatus* e *B. tridactylus*. Figura 2) foi observado uma forma mais curta e acentuada em comparação com as outras espécies estudadas, padrão. O focinho dessas espécies é notavelmente curto, o que o destaca em relação aos demais animais analisados. Além disso, observamos a presença de fusões ósseas, como a fusão dos frontais e parietais, que contribuem para a singularidade morfológica dessas espécies. A análise qualitativa revela variações observadas nos representantes de Amphisbaenia com cabeça em formato redondo (Tabela 3).

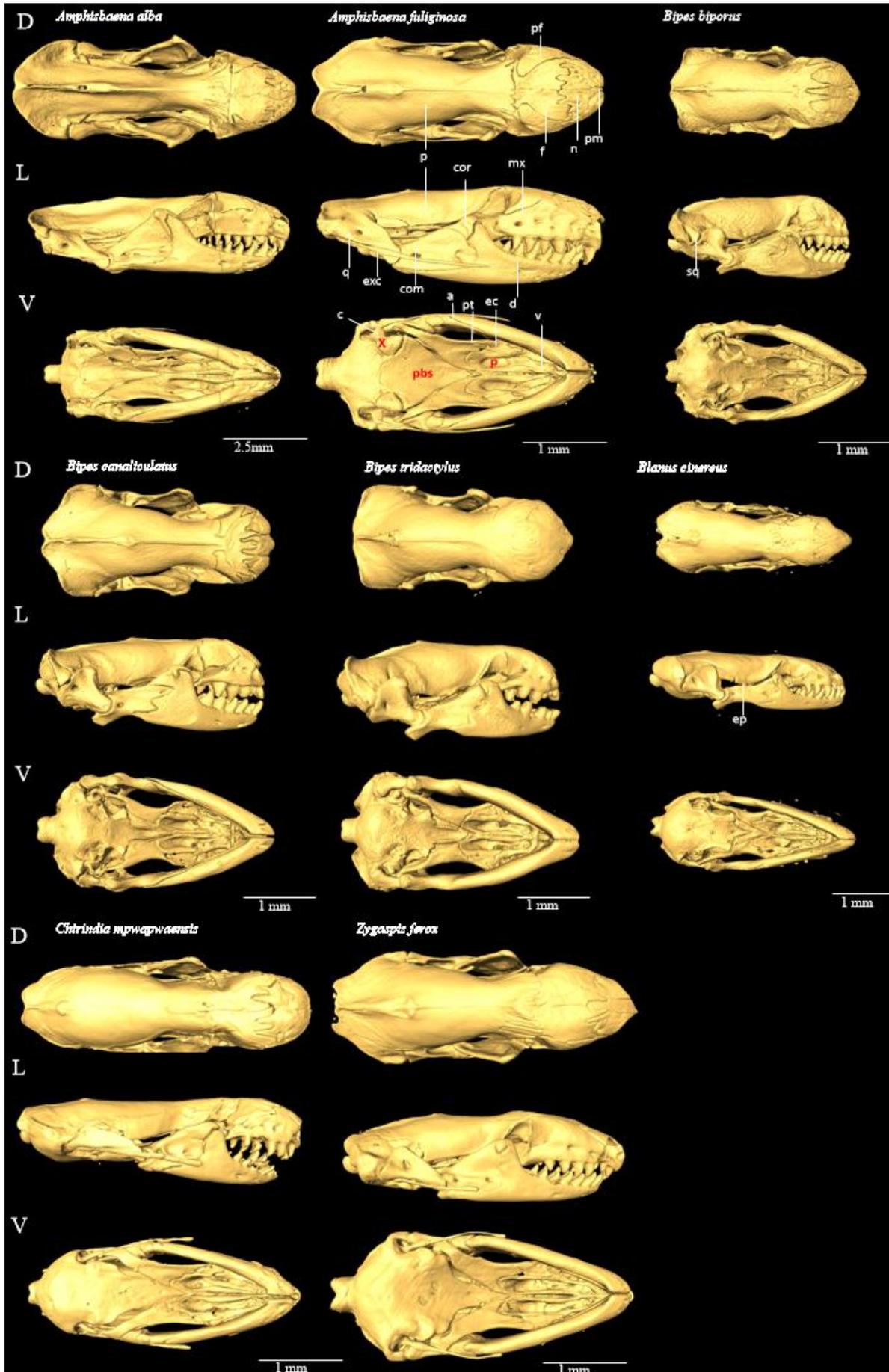


Figura 2 – Reconstrução 3D dos crânios de representantes de *Amphisbaenia* com a cabeça redonda: *Amphisbaena alba*, *Amphisbaena fuliginosa*, *Chirindia mpwapwaensis*, *Zygaspis ferox*, *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus*, *Bipes tridactylus* e *Blanus cinereus*. Vista dorsal (D), lateral (L), e ventral (V). Legenda: a – angular, basoc – basioccipital, c – columela, com – osso composto mandibular, cor – coronóide, d – dentário, ec - ectopterigóide, ep – epipterigóide, exc – extracolumela, fr - frontal, mx - maxila, ns - nasal, p – palatino, pbs - parabaisfenóide, pr – parietal. pfr – pré-frontal, pmx – pré-maxila, pt - pterigóide, q – quadrado, sq – esquamosal, v – vômer, x – elemento x.

Tabela 3 – Variações interespecíficas observadas nas espécies de cabeça redonda.

Espécies/ Caracteres	Epipterigóide	Esquamosal	Angular	Jugal	Nº de dentes no maxilar	Formato do quadrado	Nº de dentes no pré-maxilar	Forame mandibular do quadrado
A. alba	Ausente (0)	Ausente (0)	Presente (1)	Ausente (0)	5 (2)	Mais longo do que largo (1)	7 (1)	Presença (1)
A. fuliginosa	Ausente (0)	Ausente (0)	Presente (1)	Ausente (0)	5 (2)	Mais longo do que largo (1)	7 (1)	Presença (1)
B. biporus	Ausente (0)	Presente (1)	Presente – levemente fusionado posteriormente ao osso composto mandibular (1)	Ausente (0)	3 (0)	Pequeno e em formato de T, com região mandibular mais fina do que a região da cabeça (0)	6 (0)	Presença (1)
B. canaliculatus	Ausente (0)	Presente (1)	Presente – levemente fusionado posteriormente ao osso composto mandibular (1)	Ausente (0)	3 (0)	Pequeno e em formato de T, com região mandibular mais fina do que a região da cabeça (0)	7 (1)	Presença (1)
B. tridactylus	Ausente (0)	Presente (1)	Presente – levemente fusionado posteriormente ao osso	Ausente (0)	3 (0)	Pequeno e em formato de T, com região mandibular	7 (1)	Presença (1)

			composto mandibular (1)			mais fina do que a região da cabeça (0)		
<i>Blanus cinereus</i>	Presente (1)	Presente (1)	Presente (1)	Ausente (0)	4 (1)	Pequeno e em formato de T, com região mandibular mais fina do que a região da cabeça (0)	7 (1)	Presença (1)
<i>C. mpwapwaensis</i>	Ausente (0)	Ausente (0)	Presente (1)	Ausente (0)	4 (1)	Mais longo do que largo (1)	7 (1)	Ausência (0)
<i>Z. ferox</i>	Ausente (0)	Ausente (0)	Presente (1)	Ausente (0)	4 (1)	Mais longo do que largo (1)	7 (1)	Presença (1)

5.2 Elementos individuais do crânio

Segmento do focinho

Nasais pareados, formando a porção anterolateral da superfície dorsal do crânio. Contato com o pré-maxilar medialmente, maxilares lateralmente e frontais posteriormente (Figura 1). Osso largo e alongado, pode apresentar forames na superfície, que podem variar em quantidade de acordo com a espécie: 12 forames em *Amphisbaena alba*, 16 em *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 3) e um forame em *Zygaspis ferox*, *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus*, *Bipes tridactylus*, *Blanus cinereus* e *Chirindia mpwapwaensis* não apresentam forames. *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus* apresentam nasal em formato triangular, mais longo do que largo com a ponta posterior afinada, superfície lisa. *Blanus cinereus*, apresenta osso curto e arredondado posteriormente, superfície lisa. Pré-maxilar separa completamente os nasais, com exceção de *Amphisbaena fuliginosa* em que os nasais são separados até a metade pelo pré-maxilar, entrando em contato

posteromedialmente, diferente das outras espécies analisadas (Figura 1A). Borda anterior do nasal côncava, dando forma a narina externa.

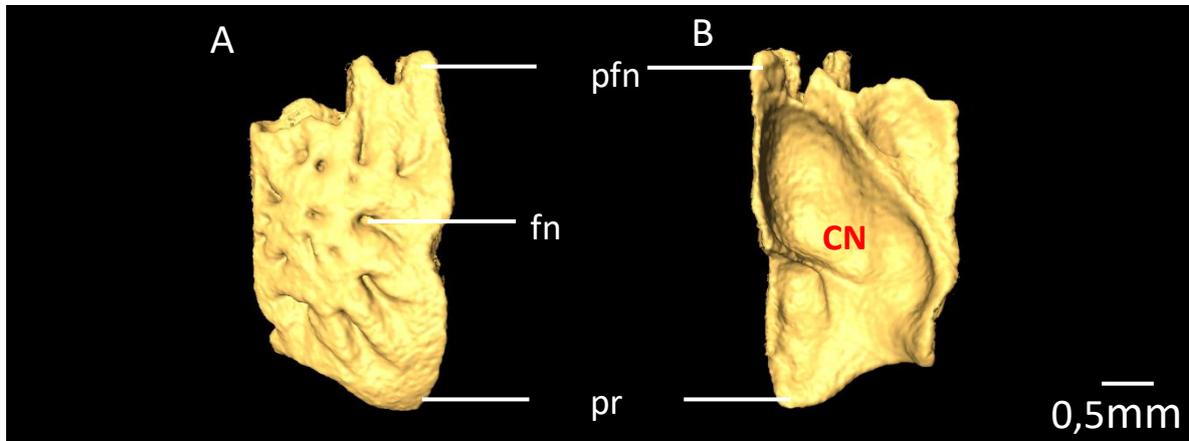


Figura 3 – Reconstrução 3D do nasal de *Amphisbaena fuliginosa*. A- vista dorsal, B- vista ventral. Anterior voltado para baixo. Legenda: cn – câmara nasal, fn – forâme nasal, pfn – processo frontal do nasal, pr- processo rostral.

Maxilares pareados, em contato com o nasal lateralmente, pré-maxilar anteriormente, septomaxilar e vômeres medialmente, pré-frontal posterodorsalmente e ectopterigóide posteriormente (Figura 1 B, E e H); Formato piramidal. *Amphisbaena alba*, apresenta formato retangular (Figura 1A). *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*, maxilar estreito e alto (Figura 1A, 1D). Processo rostral se estende posterodorsalmente em contato com o pré-frontal e frontal. Processo frontal composto de dois ramos em *Bipes biporus*, um ramo em contato com o pré-frontal e outro em contato com o frontal. Presença de forames alinhados na porção lateral, a quantidade de forames varia entre as espécies: dois em *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*; três em *Zygaspis ferox*; quatro em *Amphisbaena alba* e *Bipes biporus*; cinco em *A. fuliginosa* (Figura 4) e *Blanus cinereus*. A quantidade de dentes no maxilar também varia: três dentes em *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*; quatro dentes em *Blanus cinereus*, *Chirindia mpwampwaensis* e *Zygaspis ferox*; cinco dentes em *Amphisbaena alba* e *Amphisbaena fuliginosa*, o número de dentes no maxilar foi utilizado como um dos caracteres morfológicos para as análises.

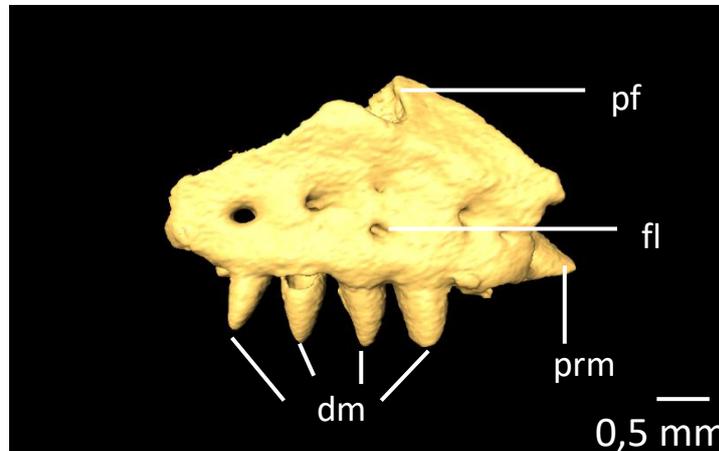


Figura 4 – Reconstrução 3D do maxilar de *Amphisbaena fuliginosa* em vista lateral. Anterior a direita. Legenda: dm – dentes maxilares, fl – forame lateral, pfm – processo frontal do maxilar, pr – processo rostral do maxilar.

Pré-maxilar apresenta processo nasal alongado, afunilando posteriormente, separa os dois ossos nasais completamente (Figura 1). Processo rostral triangular, presença de dois forames rostrais, base larga. Pré-maxilar em contato com os ossos nasais lateralmente, maxilar ventrolateralmente, frontal posteriormente e vômer ventralmente. *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*, processo nasal largo e bifurcado posteriormente (Figura 1); processo nasal fino posteriormente em *Chirindia mpwampwaensis*. *Zygaspis ferox* (Figura 1), processo nasal longo e largo posteriormente, separando os dois ossos nasais; processo rostral estendido anteriormente, característica também observada por Bell et al. (2023) e Meza et al. (2023) para as demais espécies do gênero *Zygaspis*. *Amphisbaena fuliginosa*, processo nasal separa os nasais até a metade (Figura 5). *Amphisbaena alba* processo rostral consideravelmente fino medialmente e alarga posteriormente. Sete dentes alinhados em uma fila anterolateral, com exceção de *Bipes biporus* que possui seis dentes, o dente medial sendo o maior, seguido de dentes laterais que são menores. O número de dentes no pré-maxilar foi usado como um dos caracteres morfológicos utilizado nas análises.

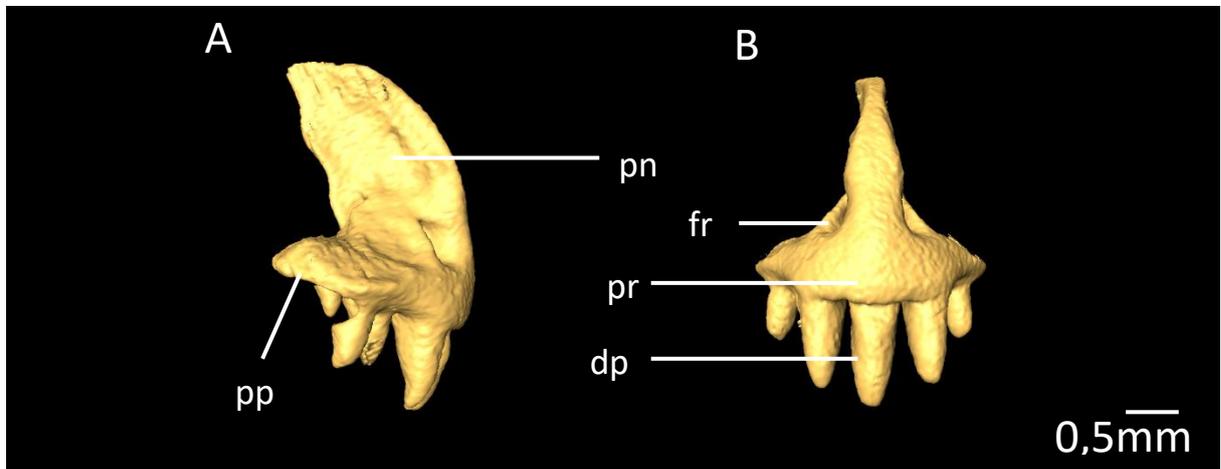


Figura 5 – Reconstrução 3D do pré-maxilar de *Amphisbaena fuliginosa*. A- vista lateral B vista anterior. Legenda: dp – dentes do pré-maxilar, fr – forame rostral, pn – processo nasal, pp – processo do pterigóide, pr – processo rostral.

Pré-frontal formato triangular, localizado dorsolateralmente (Figura 1). Em contato com o maxilar anterolateralmente, frontal dorsolateralmente, palatino posteroventralmente, com exceção de *Bipes canaliculatus* e *Amphisbaena alba* que se aproximam do palatino mas não se tocam (Figura 1). *Chirindia mpwampwaensis* contata também o ectopterigoide (Figura 1). *Bipes biporus*, formato do pré-frontal retangular. *Blanus cinereus* é relativamente menor do que os demais estudados, borda anterior mais larga do que a borda posterior, dando um leve formato de “T”. Nos representantes da família Bipedidae, o pré-frontal está em contato com a fusão do frontal e parietal, estando também, em contato com o parietal. *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 6A) e *Amphisbaena alba*, processo maxilar ventral é bifurcado, formando uma abertura entre a porção posterior do pré-frontal e o maxilar.

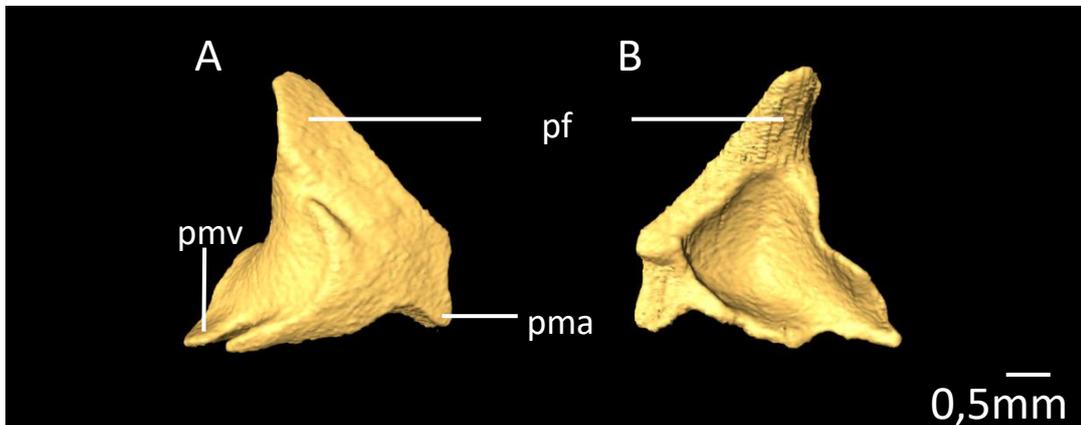


Figura 6 – Reconstrução 3D do pré-frontal de *Amphisbaena fuliginosa*. A – vista lateral. Anterior a direita, B – vista medial, anterior a esquerda. Legenda: pf – processo frontal, pma – processo maxilar anterior, pmv – processo maxilar ventral.

Segmento intermediário

Parietal não pareado, mais longo do que largo, afilado anteriormente e alargando posteriormente (Figura 1; Figura 7), contribui para a formação das paredes dorsal e anterolateral da cavidade craniana. Contato com o frontal anteriormente, complexo supraoccipital posteriormente, quadrado posterolateralmente e tabuloesfenóide ventralmente. *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 7) processos frontais curtos. *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*, fusionado ao osso frontal, características não observadas nas demais espécies de cabeça redonda (Figura 1A, 1D).

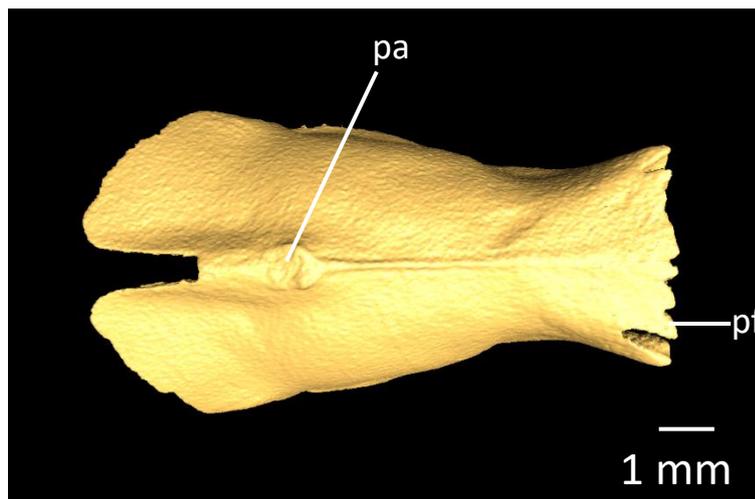


Figura 7 – Reconstrução 3D do parietal em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista dorsal. Anterior a direita. Legenda: pa – processo apical, pf – processo frontal.

Frontais pareados, formato oblíquo, contato com maxilar anterolateralmente, nasais anteriormente, pré-frontal lateralmente, pré-maxilar dorsolateralmente e parietal posteriormente, apresentando diversos ramos que o conectam ao nasal anteriormente (Figura 1). *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*, frontal único fusionado ao parietal formando uma placa longa e ampla que cobre a caixa craniana (Figura 1), se estendendo até a porção posterior do crânio. *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 8) porção anterior do parietal sobrepõe os processos frontais do osso frontal.

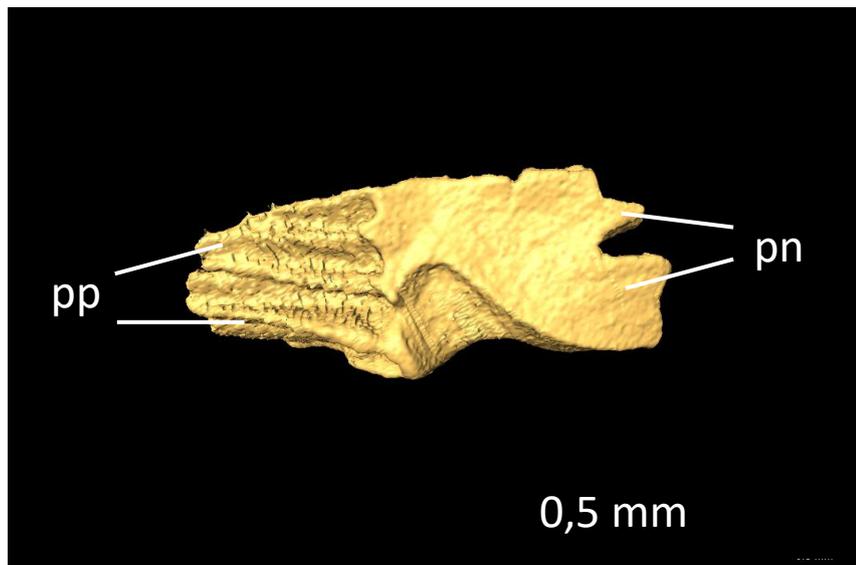


Figura 8 – Reconstrução 3D do frontal em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista dorsal. Anterior a direita. Legenda: pn – processo nasal, pp – processo parietal.

Tabuloesfenóide visível em vista lateral (Figura 1). Contato com o parabasisfenóide posterodorsalmente e posterolateralmente, parietal dorsalmente, palatino anteroventralmente; sutura entre o parabasisfenóide pode ser visível em *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 9) *Amphisbaena alba*, *Bipes biporus* e *Chirindia mpwampwaensis*, sutura não observada nas demais espécies.

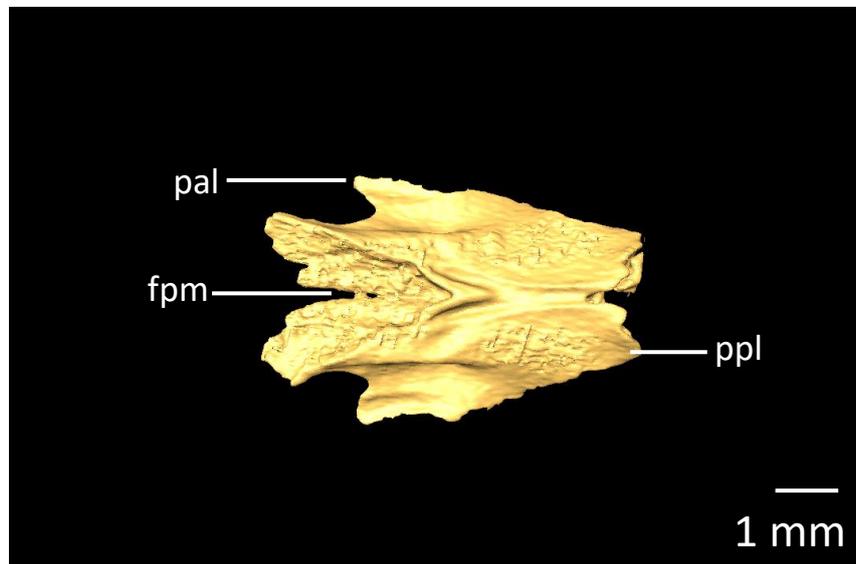


Figura 9 – Reconstrução 3D do osso tabuloesfenóide em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista ventral. Anterior a direita. Legenda: fpm – fissura posteromedial, pal – processo anterolateral, ppl – processo posterolateral.

Segmento occipital

Esquamosais pareados, osso triangular alongado (Figura 1). Contato com o parietal e complexo supraoccipital dorsalmente e quadrado posteriormente. *Bipes biporus* (Figura 10) osso mais curto quando comparado as outras espécies, que apresentam esquamosal levemente mais longo do que largo (Figura 1). Ausente em *Amphisbaena alba*, *Amphisbaena fuliginosa*, *Chirindia mpwampwaensis* e *Zygaspis ferox*. Há um grau de incerteza quanto a homologia do esquamosal em anfisbenídeos, devido a sua posição variável em relação ao quadrado podendo estar localizado dorsalmente a articulação do quadrado ou posterior a articulação do quadrado (GANS; MONTERO, 2008). Esquamosal utilizado como um dos caracteres morfológicos analisados.

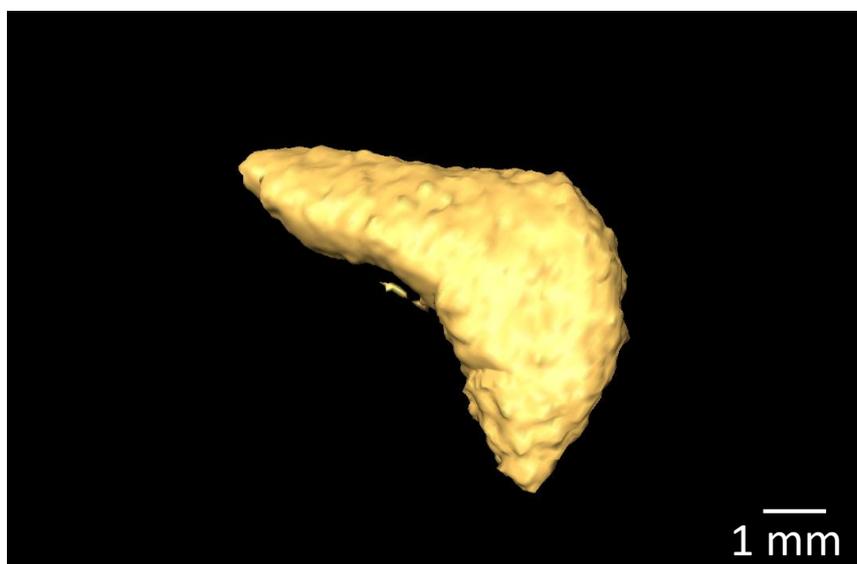


Figura 10 – Reconstrução 3D do osso esquamosal de *Bipes biporus*. Vista lateral. Anterior a direita.

Basicranial sesamoide (= Elemento-X, sensu KEARNEY, 2003b) em contato com o parabasisfenóide e complexo supraoccipital (Figura 1); formato arredondado; ossificado e possivelmente fusionado ao complexo supraoccipital e parabasisfenóide. Em *Amphisbaena fuliginosa*, bem delimitado, não apresenta fusão (Figura 11). Basicranial sesamoide também é conhecido como pro-ótico (WILLISTON, 1918; KESTEVEN, 1957).

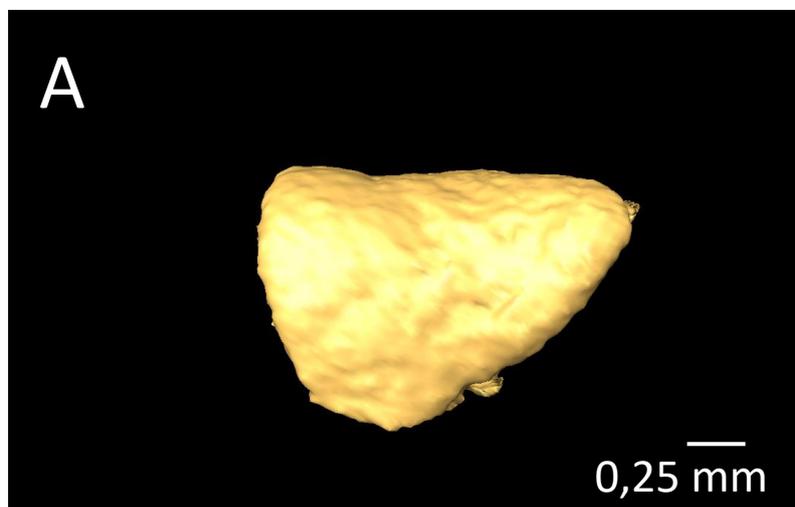


Figura 11 – Reconstrução 3D do basicranial sesamoide de *Amphisbaena fuliginosa*. Vista dorsal. Anterior a direita.

Parabasisfenóide não pareado, em formato triangular, largo posteriormente, afinando anteriormente, melhor observado em vista ventral (Figura 1). Contato com o complexo supraoccipital posteriormente, tabuloesfenóide anterodorsalmente, pterigóide lateralmente e basicranial sesamoide posterolateralmente. Processo cultriforme da região esfenóide é alongado em *Amphisbaenia fuliginosa* (Figura 12), com porção medial do parabasisfenóide, na altura do processo do tabuloesfenóide, sendo mais larga do que nas demais espécies da família Amphisbaenidae. Nos membros da família Bipedidae e em *Blanus cinereus* processo do basipterigóide bem delimitado e mais saliente em relação as demais espécies.

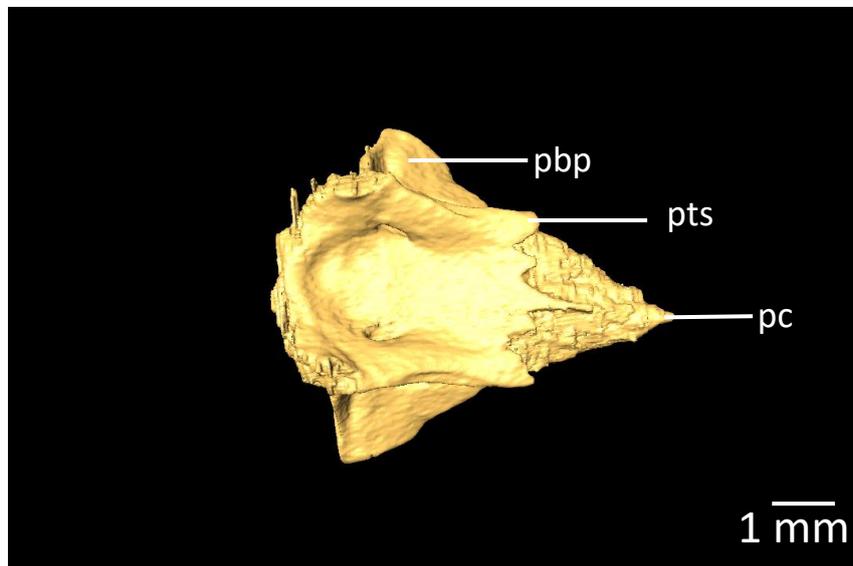


Figura 12 – Reconstrução 3D do osso parabasisfenóide em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista ventral. Anterior a direita. Legenda: pbp - processo basipterigóide, pc – processo cutriforme da região esfenóide, pts – processo do tabuloesfenóide.

Quadrados pareados, alongado, formato retangular, largo posteriormente, mais longo do que largo (Figura 13); um forame do quadrado; contato com mandibular anteriormente, complexo supraoccipital posteriormente, pterigóide ventrolateralmente, columela posteroventralmente e extracolumela posterolateralmente, este último contato não existe nos representantes da família Bipedidae. *Zygaspis ferox* apresenta um osso curto, quando comparado ao dos outros espécimes da família Amphisbaenidae analisados (Figura 13). *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus*, *Bipes tridactylus* e *Blanus cinereus* osso quadrado é curto e robusto, região mandibular mais curta do que a região da cabeça, que é larga, dando ao osso um formato de “T”; apresentam asas laterais longas (Figura 13); em contato com o parietal dorsolateralmente e esquamosal posteriormente, com exceção de *B. biporus* que não está em contato com o parietal. *Chirindia mpwapwaensis* apresenta uma depressão na porção posterior, onde se encaixa a columela e uma parte da extracolumela, essa depressão forma dois processos largos e longos que englobam e contactam a columela e extracolumela (Figura 13). *Zygaspis ferox* apresenta uma asa lateral larga que contacta a columela, medialmente apresenta uma depressão para a inserção do processo do quadrado do pterigóide (Figura 13). Tanto o formato do quadrado quanto a presença de forame mandibular do quadrado foram caracteres morfológicos utilizados nas análises.

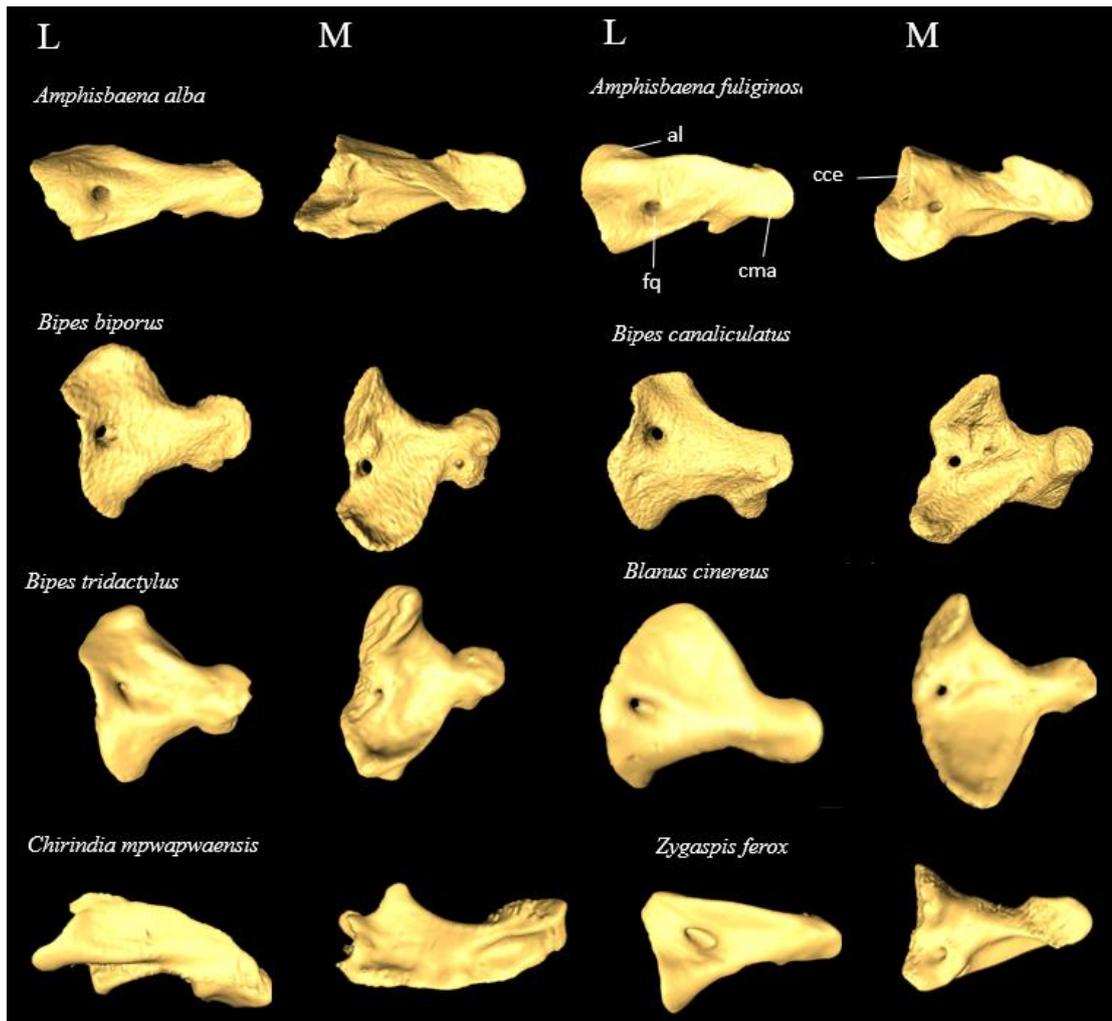


Figura 13 – Reconstrução 3D do quadrado de *Amphisbaena alba*, *Amphisbaena fuliginosa*, *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus*, *Bipes tridactylus*, *Blanus cinereus*, *Chirindia mpwapwaensis* e *Zygaspis ferox*. Vista lateral (L), vista medial (M). Legenda: al – asa lateral, cce – côndilo cefálico, cma – côndilo maxilar, fq – forame do quadrado.

Complexo occipital, formado pela fusão do basioccipital, exoccipital, supraoccipital, ossos óticos (GANS; MONTERO, 2008), como observado em *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 14). Localizado posterior ao parietal, forma a porção mais larga do crânio, exceto em *Chirindia mpwapwaensis* onde o complexo occipital segue o mesmo tamanho do parietal até a porção anterior, próximo as suturas frontoparietais (Figura 1). Crista occipital fortemente alta em *Amphisbaena alba*, robusta e curta e contínua em relação ao parietal nas demais espécies (Figura 1). Côndilo occipital em formato de “U”.

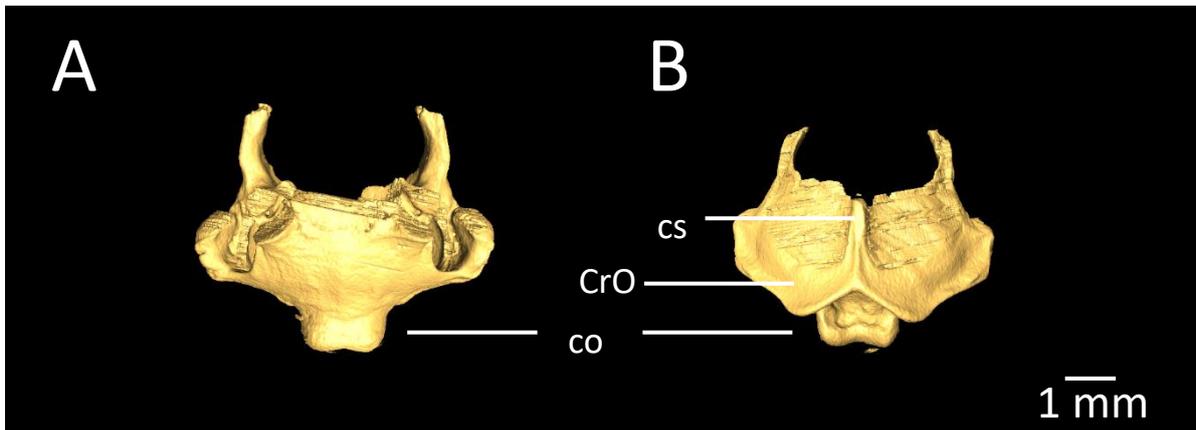


Figura 14 – Reconstrução 3D do complexo occipital em *Amphisbaena fuliginosa*. Em A vista ventral, B vista dorsal. Anterior voltado para cima. Legenda: co – côndilo occipital, cs – crista sagital, cro – crista occipital.

Série palatina

Pterigóides pareados; contato com o complexo supraoccipital e quadrado posteriormente, parabasisfenóide lateralmente, palatino e ectopterigóide anteriormente. Mais longo do que largo, afinando posteriormente (Figura 15). Processo anteromedial é uma extensão em formato triangular no lado medial do osso, com exceção de *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*, em que esse processo é mais arredondado e fortemente mais curto do que os demais (Figura 1). Apresenta, também, um processo transverso, que cria o formato de “Y” do pterigóide, esse processo é mais alongado, se estendendo anterolateralmente e apresenta pequenos dígitos que acomodam o ectopterigoide anteriormente. *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 14) e *Amphisbaena alba*, *Zygaspis ferox* e *Bipes biporus* processo transversal e processo anteromedial formam um formato de “U” que acomoda o palatino anteriormente, característica não vista nas demais espécies.

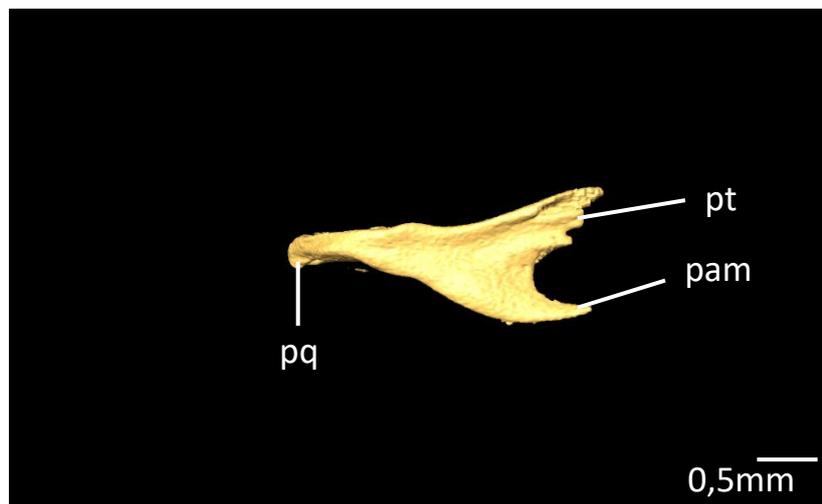


Figura 15 – Reconstrução 3D do osso pterigóide em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista dorsal. Anterior a direita. Legenda: pam – processo anteromedial, pq – processo do quadrado, pt – processo transverso.

Ectopterigóides pareados; em formato oblíquo. Contato com o pterigoide posteriormente, maxilar anteriormente, palatino lateralmente; em vista ventral apresenta um leve formato de “Y”, contendo o processo anteromedial, o ramo mais longo, e o processo anterolateral, ramo mais curto, com o processo pterigoide se estendendo posteriormente. Osso relativamente curto, exceto em *Amphisbaena alba* e *Zygaspis ferox* que são alongados (Figura 1). *Bipes canaliculatus* processo pterigoide levemente bifurcado, dois ramos curtos (Figura 1). *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*, processo anteromedial largo, curto e arredondado, contrastando com *Amphisbaena fuliginosa*, onde o processo é mais afilado e alongado apesar de ser curto (Figura 16).

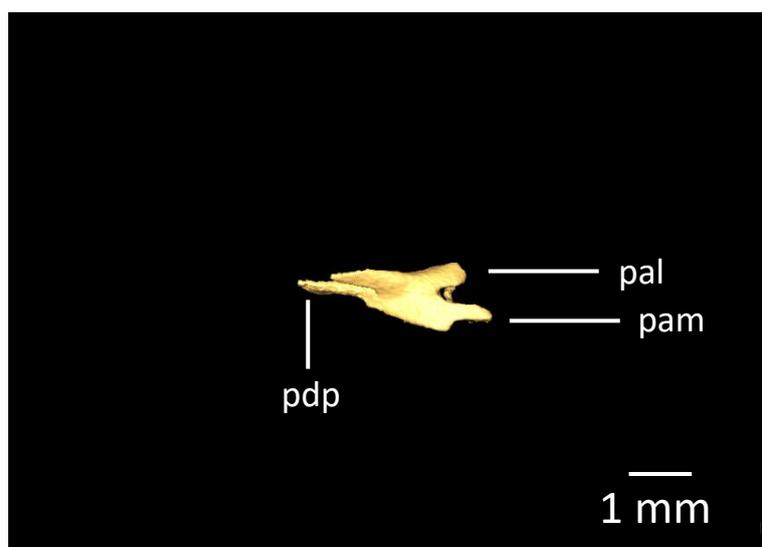


Figura 16 – Reconstrução 3D do ectopterigóide em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista ventral. Anterior a direita. Legenda: pam – processo anteromedial, pal – processo anterolateral pdp – processo posterodorsal do processo do pterigóide,

Columela inserido na base estapedial, eixo achatado e alongado, como visto em *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 17). *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*, eixo curto e pequeno, formato quase cilíndrico (Figura 1); *Blanus cinereus* eixo da columela fortemente curto e base estapedial larga. Contato com o complexo

occipital e extracolumela, sendo que este último contato ausente nos membros da família Bipedidae, os quais não possuem extracolumela.

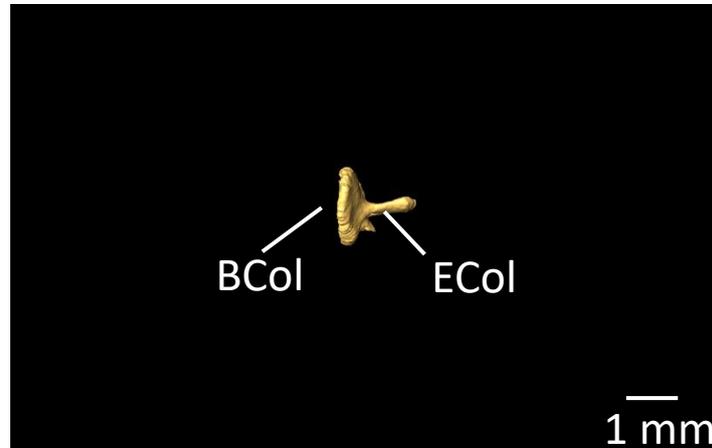


Figura 17 – Reconstrução 3D da columela em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista lateral. Anterior a direita. Legenda: BCol – base estapedial da columela, Ecol – eixo da columela.

Extracolumela, estrutura cartilaginosa, arredondada na ponta posterior, tornando-se comprimida dorsoventralmente, em contato com a columela posteriormente. Estende até o osso dental ao longo do maxilar, se aproximando, mas não tocando o quadrado e osso composto mandibular. Com exceção de *Zygaspis ferox* que se estende apenas até o osso composto mandibular (Figura 1). Em *Amphisbaena alba* extracolumela muito fina; *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 18) extracolumela achatada medialmente na região de contato com o osso quadrado.

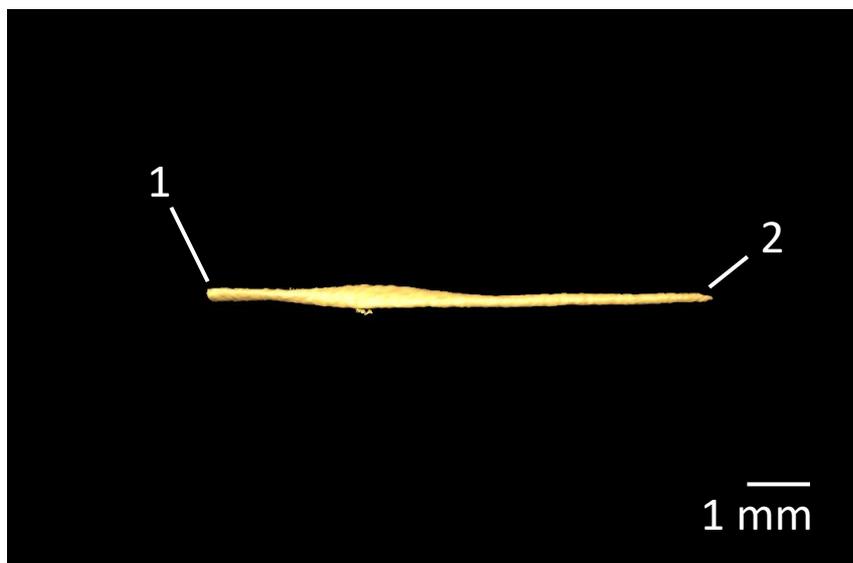


Figura 18 – Reconstrução 3D da extracolumela em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista lateral. Anterior a direita. Legenda: 1 – Superfície de articulação com a columela; 2 – superfície de contato com o osso dentário

Vômeres pareados, formato oblíquo, melhor visto em vista ventral; asas laterais largas e longas; processo posterior alongado e fino. Contato com o maxilar lateralmente, pré-maxilar anteriormente e palatino posteriormente. Os elementos se tocam anteriormente ficando mais separados ao longo da porção posterior. *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus* asas laterais curtas quando comparadas as outras espécies (Figura 1). *Amphisbaenia fuliginosa* (Figura 19) e *Amphisbaena alba* asa lateral mais larga comparada as demais espécies.

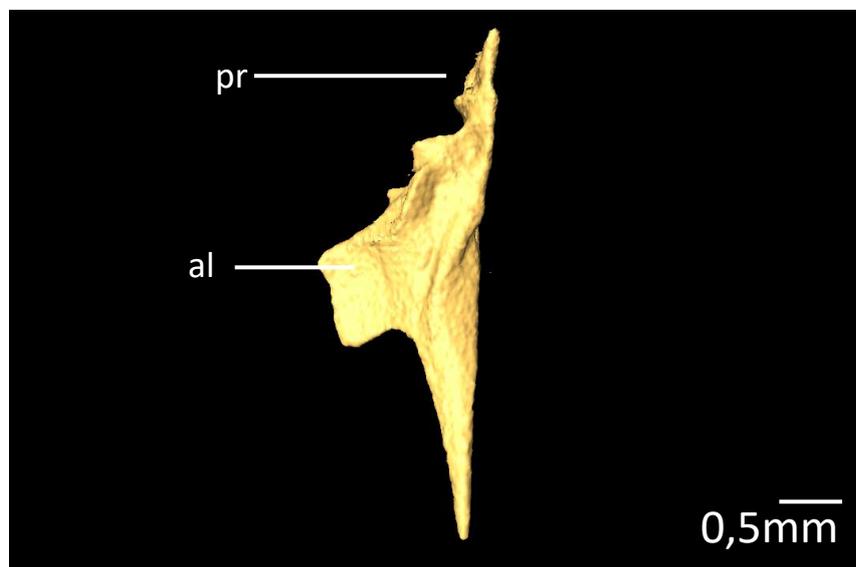


Figura 19 – Reconstrução 3D do vômer em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista dorsal. Anterior voltado para cima. Legenda: al – asa lateral, pr – processo rostral.

Palatinos pareados, formando a porção central do palato; superfície ventral convexa; osso em formato oblíquo, como visto em *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 20). Contato com o pterigóide posteriormente, ectopterigóide lateralmente, maxilar anteriormente, tabuloesfenóide dorsalmente e vômer, sobrepondo lateralmente. O contato lateral do palatino com e o ectopterigóide contribui para o fechamento da fenestra suborbital. *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*, contato também, com o parabasisfenóide posterolateralmente (Figura 1).

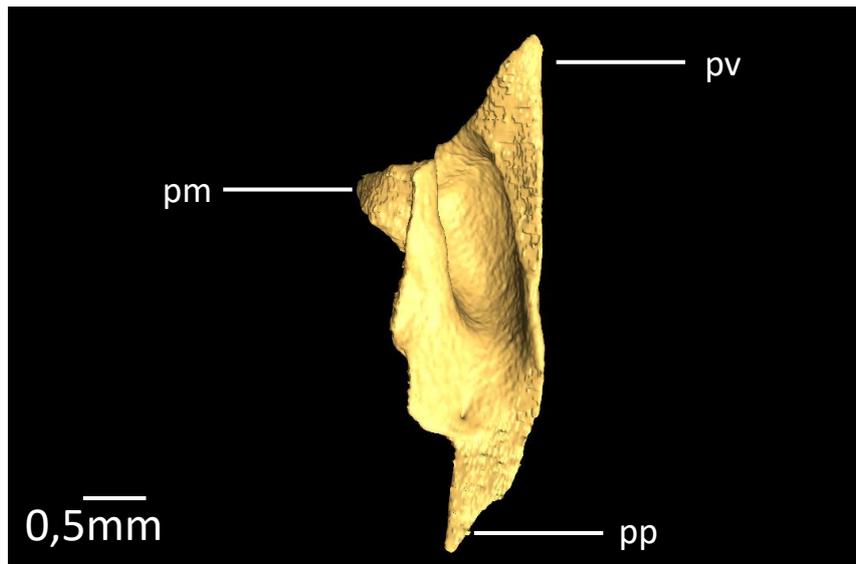


Figura 20 – Reconstrução 3D do osso palatino em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista ventral. Anterior voltado para cima. Legenda: pm – processo maxilar, pp – processo pterigóide, pv – processo do vômer.

Septomaxilares pareados, achatado, formato obliquo formando o assoalho da cavidade nasal, levemente visível em vista anterior. Em contato com o maxilar ventrolateralmente, vômer ventralmente. *Bipes biporus*, *Bipes tridatylus* e *Bipes canaliculatus*, em contato com o nasal medialmente. Não apresenta um formato uniforme, como observado em *Amphisbaena fuliginosa* (Figura 21).

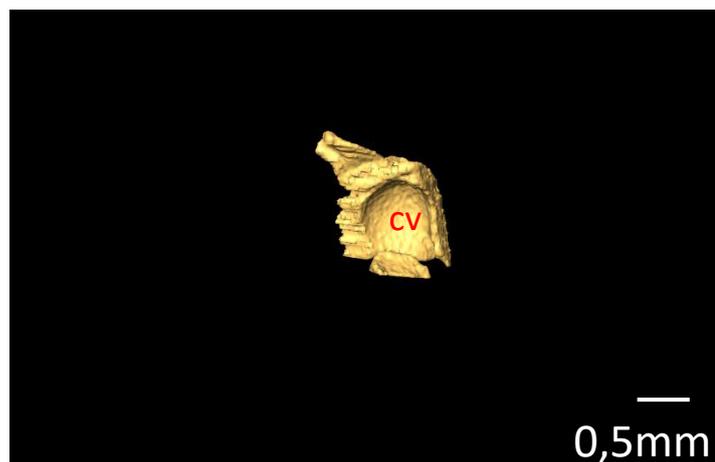


Figura 21 – Reconstrução 3D do septomaxilar em *Amphisbaena fuliginosa*. Vista ventral. Anterior voltado para cima. Legenda: cv – câmara vomeronasal.

Epipterigóide geralmente não presente em boa parte dos anfisbenídeos, contudo, aparece em alguns indivíduos do gênero *Blanus* (GANS; MONTERO, 2008), o que também foi observado neste trabalho (Figura 1). Osso em formato quase

cilíndrico, comprimido mediolateralmente. Contato com o parietal dorsalmente e pterigóide ventralmente. O epipterigóide foi um dos caracteres morfológicos analisados.

5.3 Elementos individuais da mandíbula

Osso composto mandibular em par, formado pela fusão do supraangular, articular e pré articular (Figura 22). Contato anterolateralmente com o coronóide, anteriormente com o dentário e posteriormente com o quadrado. Osso em formato ovóide, mais largo do que longo, exceto em *Zygaspis ferox* que apresenta formato quadrado (Figura 22). *Bipes*. *Biporus*, *Bipes canaliculatus*, *Bipes tridactylus* e *Blanus cinereus*, processo dentário bifurcado, em contato com o osso dental (Figura 22). Osso dentário alongado, representa a maior parte da mandíbula, contém dentes alongados, 3º e 4º dentes sendo os maiores (Figura 22); posteriormente bifurcado, um ramo em contato com o coronóide e outro ramo em contato com o osso composto mandibular, com exceção de *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus*, *Bipes tridactylus* e *Blanus cinereus* que é posteriormente trifurcado (Figura 22), tendo dois contatos com o osso composto mandibular e um com o coronóide. Angular alongado e fino, melhor observado em vista lingual (Figura 22); um forame posteriormente. Em contato com o osso composto mandibular dorsolateralmente, coronóide dorsalmente e osso dental posteroventralmente, angular foi um dos caracteres utilizados nas análises feitas. Coronóide (Figura 22); em contato com o osso dentário anteriormente, angular posteroventralmente e composto mandibular posterolateralmente; em vista labial é possível observar uma pequena porção triangular dele que é sobreposta pelo osso composto mandibular, em vista lingual é possível visualizar o seu formato ovóide, mais largo do que longo, com um processo que se estende anterodorsalmente, superfície dorsal côncava referida como copo central (BELL et al. 2023; MONTERO; GANS, 1999, MEZA et al. 2023). *Blanus cinereus* o coronóide é mais curto quando comparado as outras espécies, não apresenta um processo que se estende anterodorsalmente, apenas um formato oval (Figura 22). *A. alba* e *A. fuliginosa* coronóide o processo é mais longo em comparação com as outras espécies (Figura 22).

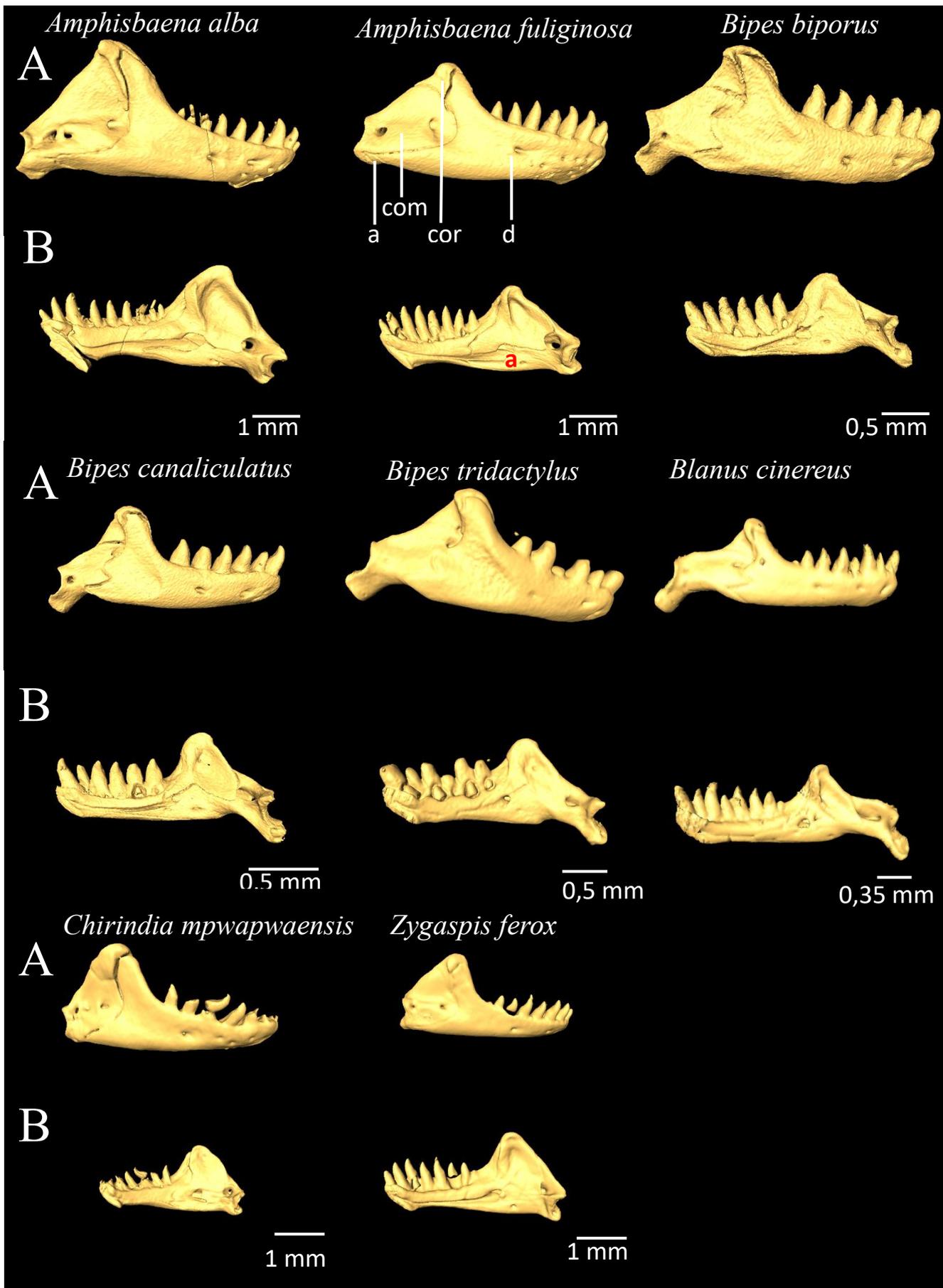


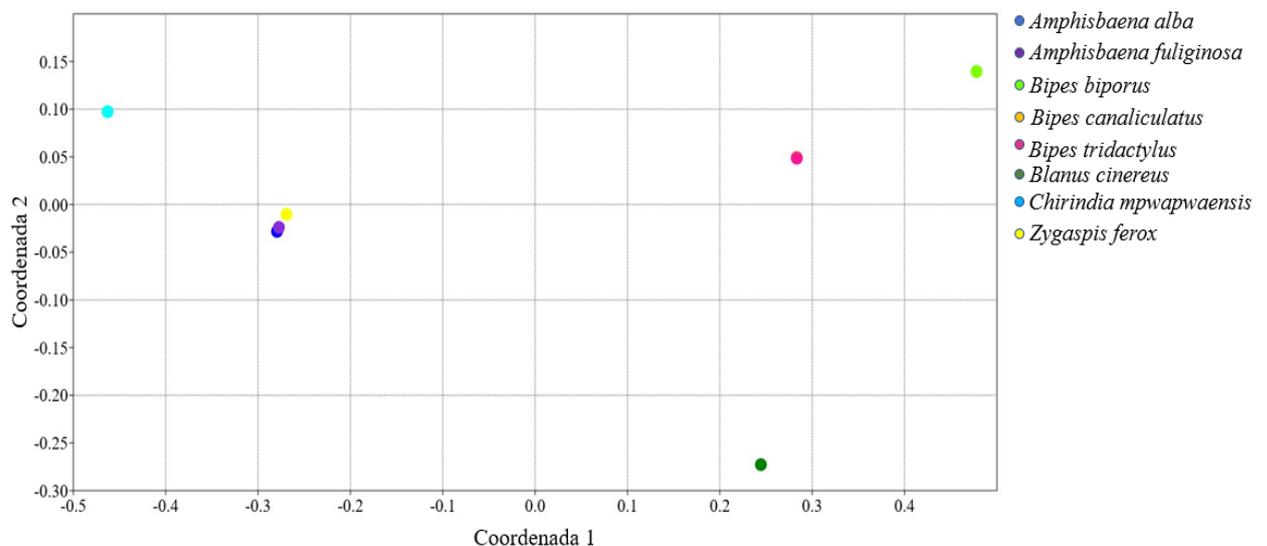
Figura 22 – Reconstrução 3D da mandíbula de *Amphisbaena alba*, *Amphisbaena fuliginosa*, *Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus*, *Bipes tridactylus*, *Blanus cinereus*,

Chirindia mpwapwaensis e *Zygaspis ferox*. Vista labial (A), vista lingual (B). Legenda: a – angular, d – dentário, com – osso composto mandibular, cor – coronóide.

Análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) e Análise de Agrupamento

Os resultados da análise de escalonamento multidimensional não-métrico de dissimilaridade indicam que as espécies são amplamente distribuídas no morfoespaço bidimensional (Figura 23). No eixo X, *Chirindia mpwapwaensis* está situada mais distante das outras espécies, seguida de *Amphisbaena alba* e *Amphisbaena fuliginosa* que estão sobrepostos e próximos de *Zygaspis ferox*, *Blanus cinereus* afastado das demais espécies, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus* que também se sobrepõe e *Bipes biporus*

Figura 23 – Análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) mostrando a distribuição das espécies no morfo espaço 2D.



Na análise de agrupamento é observada a formação de dois grandes grupos (Figura 24), os quais refletem relações taxonômicas e filogenéticas previamente propostas (Pyron et al., 2013). Um desses grupos compreende os representantes da família Amphisbaenidae, dentro do qual há um outro grupo formado por *Amphisbaena alba* e *Amphisbaena fuliginosa*. Estas espécies se destacam principalmente por um contorno em formato de ampulheta (em vista dorsal), com um parietal mais fino em comparação com o complexo supraoccipital. Estas duas espécies apresentam

também, um focinho fortemente côncavo, por outro lado, *Zygaspis ferox*, possui um pré-maxilar estendido e mais alongado, conferindo ao focinho uma aparência levemente triangular. O grupo de *Amphisbaena alba* e *Amphisbaena fuliginosa* está próximo de *Zygaspis ferox*. Este último, por sua vez, está próximo de *Chirindia mpwapwaensis*.

O segundo grupo compreende os representantes da família Blanidae e Bipedidae (Figura 24). Onde há a formação de um grupo com, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*, que estão estreitamente relacionados a *Bipes biporus*, o qual, por sua vez, está próximo a *Blanus cinereus*. Existem algumas similaridades entre os representantes dessas duas famílias, como a presença de um osso esquamosal relativamente pequeno, uma característica não observada em Amphisbaenidae.

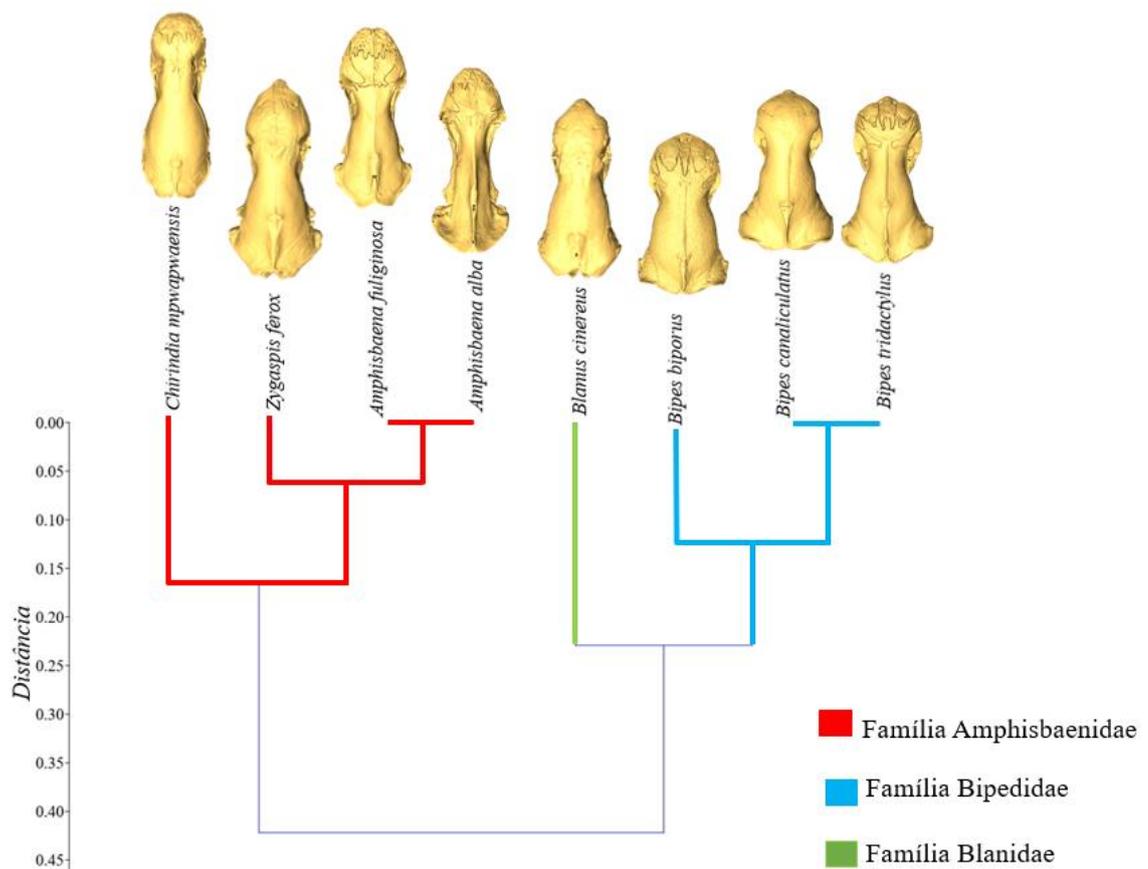


Figura 24 – Dendrograma da distância morfológica (distância estimada de Gower para nove caracteres morfológicos) entre as diferentes espécies de cabeça redonda.

6 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos neste estudo revela variações anatômicas nos crânios das espécies analisadas, corroborando e expandindo conhecimentos práticos na literatura sobre anfisbênias. De maneira geral, as espécies da família Amphisbaenidae (*Amphisbaena alba*, *Amphisbaena fuliginosa*, *Chirindia mpwapwaensis* e *Zygaspis ferox*) compartilham uma morfologia craniana tipicamente arredondada, alongada e estreita. Essas características coincidem amplamente com descrições anteriores realizadas por Gans & Montero (2008), sugerindo uma morfologia generealisyia associada à locomoção subterrânea em diferentes substratos conforme discutido por Kearney (2003b) e Navega-Gonçalves & Benites (2019).

Entretanto, diferenças sutis observadas entre as espécies de Amphisbaenidae destacam adaptações morfológicas particulares. Por exemplo, a presença de um pré-maxilar particularmente alongado em *Zygaspis ferox*, conferindo um focinho levente triangular, diferencia esta espécie das demais analisadas. Essa característica é consistente com descrições recentes para o gênero *Zygaspis* (BELL et al., 2023; MEZA et al., 2023), indicando que variações estruturais específicas podem refletir pressões seletivas ou diferenças ecológicas entre espécies proximamente relacionadas.

Na família Blanidae, representada por *Blanus cinereus*, a contorno craniano em ampulheta e o focinho alongado o aproxima morfológicamente da família Amphisbaenidae, porém com porção medial do crânio menos estreita, corroborando observações de Villa et al., (2019). Essa característica pode indicar uma adaptação distinta relacionada a tipos específicos de substratos ou meios diferentes de escavação, ressaltando a importância de pequenas variações morfológicas na especialização ecológica.

Os representantes da família Bipedidae (*Bipes biporus*, *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*) exibem uma morfologia craniana mais curta e robusta das demais espécies estudadas. O focinho curto dessas espécies é uma característica marcante, associada a adaptações específicas para escavação em solos compactos ou ambientes subterrâneos restritivos, como sugerido previamente por Gans & Montero (2008). A fusão observada entre os ossos frontal e parietal, resultando em uma placa

ossea unificada de cobre amplamente a caixa craniana, reforça a singularidade morfológica dessa família, possivelmente refletindo especializações biomecânicas para suportar forças intensas durante o processo de escavação (KEARNEY, 2003b; LONGRICH et al., 2015).

A análise detalhada dos elementos individuais do crânio revelou importantes diferenças morfológicas entre as espécies. Por exemplo, variações nos forames presentes no osso nasal, maxilar e na quantidade de dentes sugerem especializações funcionais relacionadas à percepção sensorial e à captura de presas, conforme proposto por Gans & Montero (2008) e Conrad (2008). Essas pequenas diferenças, especialmente no número de dentes no pré-maxilar e maxilar, são frequentemente utilizadas como caracteres diagnósticos em estudos filogenéticos e taxonômicos (CONRAD, 2008; MEZA et al., 2023).

A presença ou ausência de certos ossos cranianos, como o esquamosal e epipterigóide, também fornece informações sobre a história evolutiva do grupo. Por exemplo, a ausência do esquamosal em representantes de Amphisbaenidae é considerada uma sinapomorfia para essa família (GANS; MONTERO, 2008), enquanto sua presença em Blanidae e Bipedidae reflete uma trajetória evolutiva distinta.

A análise qualitativa, complementada pelas análises multivariadas (NMDS e Agrupamento), revelou que as espécies estudadas ocupam posição claramente distintas no morfoespaço craniano. Esses resultados reforçam a distinção entre as famílias já observadas morfológicamente, com a família Amphisbaenidae formando um grupo a parte, enquanto representantes das famílias Bipedidae e Blanidae formam um segundo grupo, os agrupando morfológicamente.

Os resultados apresentados, com base nas análises de agrupamentos, NMDS e PCA, reforçam as variações observadas através dos padrões morfológicos interessantes entre as espécies estudadas. O dendrograma de cluster indica níveis variados de similaridade morfológica, com espécies como *Bipes biporus* apresentando maior distância em relação a *Bipes canaliculatus* e *Bipes tridactylus*, que formam um grupo. O que é confirmado no NMDS, onde as distribuições espaciais confirmam a

distância entre essas espécies, enquanto reforçam proximidades intragenéricas, como é o caso das espécies do gênero *Amphisbaena*.

Os padrões observados no dendrograma podem refletir possíveis eventos históricos e geográficos que influenciaram a divergência evolutiva. Como exemplo, *Bipes biporus*, espécie endêmica da Península da Baixa Califórnia (KEARNEY, 2003a), apresenta características morfológicas distintas às demais espécies do gênero, que ocorrem próximas ao rio Balsas (JIMÉNEZ et al., 2008). Entre essas diferenças, destacam-se a ausência de bifurcação no processo nasal do maxilar e osso esquamosal mais curto em *Bipes biporus*. Essas variações podem ser atribuídas a isolamento geográfico, fator amplamente reconhecido como motor de divergência fenotípica em vertebrados (Coyne & Orr, 2004; Mayr, 1963; Pyron & Burnrunk, 2010; Losos & Glor, 2003). O NMDS complementa essa análise revelando que *Bipes biporus* ocupa uma posição mais distante de *B. canaliculatus* e *B. trydactylus*, o que pode sugerir um processo evolutivo distinto e talvez isolado, possivelmente guiado por deriva genética ou adaptação local (FUTUYMA, 2013; HEREFORD, 2009; LYNCH et al., 2016; WILLIAMS, 1996).

No dendrograma há a formação de um grupo composto por *Amphisbaena alba* e *Amphisbaena fuliginosa*, revelando padrões de proximidade dentro do gênero, o que é esperado, esse grupo por sua vez está próximo a *Chirindia mpwapwaensis* e *Zygaspis ferox*, onde todos são representantes da família Amphisbaenidae. A plasticidade fenotípica em *Amphisbaena*, já documentada no grupo (GANS, 1974, 1978), pode ser explicada por diferentes pressões seletivas do habitat, incluindo adaptações específicas a tipos de solo e estratégias alimentares (GANS 1974,1978; NAVAS et al., 2004). As espécies de outros gêneros como *Chirindia* e *Zygaspis*, demonstram diferenças na morfologia craniana, o que pode refletir nas ocorrências das espécies em habitats específicos, com adaptações evolutivas moldadas para as condições do local. Como por exemplo, *Chirindia mpwapwaensis* é encontrada em áreas da África Oriental (BROADLEY; GANS, 1978) associadas a solos mais arenosos, enquanto *Zygaspis ferox* é amplamente distribuída ao sul da África, em habitats subtropicais secos (BELL et al., 2023; VITT; CALDWELL, 2014). Essas diferenças geográficas podem afetar de forma direta a ecologia dessas espécies, influenciando comportamentos, incluindo a escavação. Em ambientes com solos mais arenosos, como aqueles associados à distribuição de *Chirindia mpwapwaensis* na

África oriental, espera-se que a escavação exija menor esforço físico, favorecendo crânios mais leves e estruturas menos robustas. Já em habitats subtropicais mais secos, com solos compactos e pedregosos, como os ocupados por *Zygaspis ferox*, há maior exigência mecânica durante a escavação, o que pode ter favorecido crânios com ossificação mais intensa, formatos de focinho mais resistentes (como os com uma leve triangulização, visto em *Zygaspis ferox*) e fusões osseas que garantem maior estabilidade estrutural (GANS, 1974; MEZA et al., 2023).

Essas evidências reforçam que variações geográficas, como tipo de solo, umidade, temperatura e profundidade de habitat escavado, atuam como pressões seletivas que moldam a diversidade craniana dentro de Amphisbaenia. A relação entre morfologia e ambiente, portanto, é fundamental para compreender os caminhos evolutivos distintos seguidos por diferentes linhagens desse grupo.

Além disso, a posição de *Blanus cinereus* em agrupamentos intermediários, pode sugerir uma morfologia intermediária, termo que utilizo aqui para descrever a presença de características morfológicas que são compartilhadas tanto com os representantes da família Amphisbaenidae quanto com os da família Bipedidae. Essa posição pode estar relacionada à ocupação de nichos ecológicos intermediários ou ao compartilhamento de traços adaptativos. Em particular, a posição de *Blanus cinereus*, em nichos ecológicos intermediários, pode estar associada a algumas semelhanças compartilhadas com os membros da família Bipedidae, como o osso quadrado em formato de “T”, com uma região mandibular fina, semelhanças essas que são importantes para as atividades fossoriais (GANS, 1978). Além disso, a presença de um osso esquamosal também é relevante no contexto de adaptação craniana, levando em conta que o osso esquamosal, quando presente, pode ligar o osso quadrado a caixa craniana (ARAÚJO-SALVINO et al., 2024). Contudo, sua cabeça apresenta uma morfologia menos robusta e mais alongada, semelhante aos representantes da família Amphisbaenidae, o que pode refletir como uma combinação descrita como um equilíbrio evolutivo entre diferentes pressões seletivas (GANS, 1974, 1978).

O conceito de equilíbrio entre pressões seletivas encontra apoio em estudos que discutem a plasticidade fenotípica como um mecanismo que permite a exploração de diferentes nichos sem exigir modificações genéticas imediatas (WEST-EDERHARD, 2005). Em vertebrados subterrâneos, traços morfológicos relacionados

ao crânio e ao aparato axial são altamente moldados pelas condições ambientais e ecológicas (GANS, 1978; NAVAS et al., 2004). Dessa forma, a morfologia de *Blanus cinereus* sugere um reflexo de condições ambientais que favorecem características intermediárias que atendam às demandas funcionais do seu modo de vida subterrâneo (KEARNEY, 2003b; VIDAL et al., 2008).

7 CONCLUSÃO

Em conclusão os dados e análises revelaram padrões morfológicos distintos dentro de Amphisbaenia, tendo em evidência tanto proximidades quanto divergências entre os táxons analisados. A caracterização anatômica detalhada permitiu observar diferenças marcantes entre as famílias Amphisbaenidae, Bipedidae e Blanidae, contribuindo para a ampliação do conhecimento morfológico de espécies ouco descritas. As espécies do gênero *Bipes* mostram variações morfológicas que podem estar associadas a barreiras geográficas. A proximidade entre *Amphisbaena alba* e *Amphisbaena fuliginosa*, sugere que essas espécies compartilham uma história evolutiva mais recente, enquanto *Chirindia mpwapwaensis* e *Zygaspis ferox* exibem variações associadas à ocupação de habitats específicos e possivelmente diferentes regimes de escavação. A posição intermediária de *Blanus cinereus* reforça a hipótese de uma morfologia transitória, refletindo adaptações funcionais a ambientes mediterrâneos.

Os padrões morfológicos identificados reforçam a influência de fatores geográficos e ecológicos na diversificação de Amphisbaenia e ajudam a reforçar o padrão de evolução por convergência do formato de cabeça redonda, tendo surgido mais de uma vez ao longo da filogenia de Amphisbaenia. A integração de análises genéticas e ecológicas futuras será essencial para aprofundar a compreensão sobre os processos evolutivos que moldaram a diversidade craniana em Amphisbaenia, contribuindo para o avanço do conhecimento sobre a história evolutiva do grupo.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, D. C., ROHLF, F. J., & SLICE, D. E. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the ‘revolution.’ **Italian Journal of Zoology**, 71(1), 5–16. 2004.
- ADAMS, D. C.; OTAROLA-CASTILLO, E. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 4, p. 393–399, 2013.
- ALBERT, E. M.; ZARDOYA, R.; GARCÍA-PARÍS, M. Phylogeographical and speciation patterns in subterranean worm lizards of the genus *Blanus* (Amphisbaenia: Blanidae). **Molecular Ecology**, v. 16, n. 7, p. 1519–1531, abr. 2007a.
- ARAÚJO- SALVINO, Clara. **Osteologia cefálica e do pescoço nas diferentes formas de cabeça em Amphisbaenia**. 2024. Dissertação (Doutorado em Biologia) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2024.
- ARAÚJO SALVINO, C.; HERNANDEZ-MORALES, C.; DAZA, J. D.; NUNES, P. M. S. Comparative anatomy and evolution of the atlantoaxial complex in the fossorial lineage Amphisbaenia (Squamata: Lacertoidea). **Anatomical Record (Hoboken, N.J.: 2007)**, v. 307, p. 3623–3648, 2024.
- BELL, C. J.; CADENA, C.; MEZA, A.; RUDIE, L.; LEWIS, P. J. Cranial anatomy of the “round-headed” Amphisbaenian *Zygaspis quadrifrons* (Squamata, Amphisbaenia) based on high-resolution x-ray computed tomography. **The Anatomical Record**, v. 307, n. 3, p. 495–532, 2023.
- BOOKSTEIN, F. L. **Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology**. Cambridge University Press. 1991.
- BROADLEY, D. G.; GANS, C. Southern forms of *Chirindia* (Amphisbaenia, Reptilia). **Annals of the Carnegie Museum**, v. 47, p. 29–51, 1978.
- CIGNONI, P.; CALLIERI, M.; CORSINI, M.; DELLEPIANE, M.; GANOVELLI, F.; RANZUGLIA, G. MeshLab: an Open-Source Mesh Processing Tool. **Sixth Eurographics Italian Chapter Conference**, p. 129–136, 2008.
- COLLI, G.; ZAMBONI, D. Ecology of the Worm-Lizard *Amphisbaena alba* in the Cerrado of Central Brazil. **Copeia**. v. 1999. 733. 1999.
- CONRAD, J. L. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 2008, n. 310, p. 1–182, 2008.
- CORRÊA, B. A. A. P.; MENESES, A. S. O. Distribution extension and a new state record for *Amphisbaena mertensi* Strauch, 1881 (Squamata, Amphisbaenidae) in central Brazil. **Check List**, v. 16, n. 3, p. 655–659, 2020.

COYNE, J. A.; ORR, H. A. **Speciation**. Sunderland: Sinauer Associates, 2004.

CUNNINGHAM, J. A.; RAHMAN, I. A.; LAUTENSCHLAGER, S.; RAYFIELD, E. J.; DONOGHUE, P. C. J. A virtual world of paleontology. **Trends in Ecology & Evolution**, 29(6), 347-357. 2014

DAL-VECHIO, F.; TEIXEIRA-JR, M.; SENA, M.; ARGÔLO, A.; GARCIA, C.; RODRIGUES, M. T. Taxonomic Status and the Phylogenetic Placement of *Amphisbaena leucocephala* Peters, 1878 (Squamata, Amphisbaenidae). **South American Journal of Herpetology**, v. 11, n. 3, p. 157–175, 2016.

DEOLINDO, V.; KOCH, C.; JOSHI, M.; MARTINS, A. To move or not to move? Skull and lower jaw morphology of the blindsnake *Afrotrophlops punctatus* (Leach, 1819) (Serpentes, Typhlopoidea, Typhlopidae) with comments on its previously advocated cranial kinesis. **Anatomical Records**, v. 304, n. 10, p. 2279–2291, 2021.

FOUREAUX, G.; EGAMI, M. I.; JARED, C.; ANTONIAZZI, M. M.; GUTIERRE, R. C.; SMITH, R. L. Rudimentary Eyes of Squamate Fossorial Reptiles (Amphisbaenia and Serpentes). **Anatomical Record**, v. 293, p. 351–357, 2010.

FUTUYMA, D. J. The evolution of evolutionary ecology. **Israel Journal of Ecology & Evolution**, 59(4), 172–180. 2013.

GANS, C. Los anfisbenios, interesante grupo de reptiles minadores. **Endeavour** 28: 146-151. 1969.

GANS C. **Biomechanics. An approach to vertebrate biology**. Philadelphia: J.P. Lippincott. 1974.

GANS, C. The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. **The Transactions of the Zoological Society of London** 34 (4), 347–416. 1978.

GANS, C.; MONTERO, R. An Atlas of Amphisbaenian Skull Anatomy. In: GANS, C.; GAUNT, A. S.; ADLER, K. (Eds.). **Biology of the Reptilia, vol. 21 (The Skull and Appendicular Locomotor Apparatus of Lepdosauria)**. Society for the Study of Amphisbian and Reptiles, p. 621–738, 2008.

GIULIANI, A.; MORIGI, M. P.; BRUN, F.; DREOSI, D.; RAHMAN, I. A.; BERNARDINI, F.; ZANINI, F. The application of synchrotron radiation microtomography for non-destructive paleontological investigations. **Frontiers in Earth Science**, 8, 21. 2020.

GOWER J.C. A general coefficient of similarity and some of its properties. **Biometrics** 27: 857–874. 1971.

HAMMER, O.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, 2001.

HEREFORD, J. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. **The American Naturalist**, v. 173, n. 5, p. 579–588, 2009.

HOHL, L. S. L.; BARROS-FILHO, J. D.; ROCHA-BARBOSA, O. Skull variation in a shovel-headed amphisbaenian genus, inferred from the geometric morphometric analysis of five South American *Leposternon* species. **Journal of Morphology**, v. 279, p. 1665–1678, 2018.

JIMÉNEZ, F. A.; LEÓN-RÉGAGNON, V.; PÉREZ-RAMOS, E. Two new species of *Parapharyngodon* (Oxyuroidea: Pharyngodonidae) from the enigmatic *Bipes canaliculatus* and *Bipes tridactylus* (Squamata: Bipedidae). **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 79, supl., ago. 2008.

KARDONG, K. V. **Vertebrados: anatomia comparada, função e evolução**. 5. ed. São Paulo: Editora Roca, 913 p. 2011.

KEARNEY, M. Diet in the Amphisbaenian *Bipes biporus*. **Journal of Herpetology**, v. 37, n. 2, p. 404–408, 2003a.

KEARNEY, M. Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria: Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. **Herpetological Monograph**, v. 17, p. 1–74, 2003b.

KEARNEY, M.; STUART, B. L. Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. **Proceedings of the Royal Society**, v. 271, p. 1677–1683, 2004.

KEARNEY, M.; MAISANO, J.; ROWE, T. Cranial Anatomy of the Extinct Amphisbaenian *Rhineura hatcherii* (Squamata, Amphisbaenia) Based on High-Resolution X-ray Computed Tomography. **Journal of Morphology**, v. 264, p. 1–33, 2005.

KESTEVEN, H. L. Notes on the skull and cephalic muscles of Amphisbaenia. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, v. 82, p. 109–116, 1957.

KLEY, N. J.; KEARNEY, M. Adaptations for digging and burrowing. In: HALL, Brian K. (Ed.). **Fins into limbs: evolution, development, and transformation**. Chicago: University of Chicago Press, 2006. p. 284-309.

KOCH, C.; MARTINS, A.; JOSHI, M.; PINTO, R.; PASSOS, P. Osteology of the enigmatic threadsnake species *Epictia unicolor* and *Trilepidia guyaquilensis* (Serpentes, Leptotyphlopidae) with generic insights. **The Anatomical Records**, 2021.

LAVER, R. E.; DAZA, J. Blind snakes beneath the surface: Continuing the legacy of Richard Thomas. **The Anatomical Records**, v. 304, p. 2080–2084, 2021.

- LONGRICH, N.; VINTHER, J.; PYRON, A.; PISANI, D.; GAUTHIER, J. Biogeography of worm lizards (*Amphisbaenia*) driven by Cretaceous mass extinction. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1806, p. 20143034, 2015.
- LOSOS, J. B. Convergence, adaptation, and constraint. **Evolution**, v. 65, n. 7, p. 1827–1840, 2011.
- LOSOS, J. B.; GLOR, R. E. Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. **Nature**, v. 423, n. 6935, p. 542–545, 2003.
- LYNCH M, ACKERMAN M.S, GOUT J.F, LONG H, SUNG W, THOMAS W.K, FOSTER P.L. Genetic drift, selection and the evolution of the mutation rate. **Nat Rev Genet**. Oct 14;17(11):704-714. 2016.
- MAISANO, J.; KEARNEY, M.; ROWE, T. Cranial Anatomy of the Spade-Headed Amphisbaenian *Diplometopon zarudnyi* (Squamata, Amphisbaenian) Based on High-Resolution X-ray Computed Tomography. **Journal of Morphology**, v. 267, p. 70–102, 2006.
- MAYR, E. **Animal Species and Evolution**. Cambridge: Harvard University Press, 1963.
- MCGARIGAL, K.; STAFFORD, S.; CUSHMAN, S. Discriminant Analysis. In: *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. **Springer**, New York, NY, 2000.
- MEZA, A.; BELL, C. J.; DAZA, J. D.; THIES, M. L.; LEWIS, P. J. Variation in the cranial osteology of the amphisbaenian genus *Zygaspis* based on high-resolution x-ray computed tomography. **The Anatomical Record**, v. 307, n. 3, p. 475–494, 2023.
- MONTERO, R.; GANS, C. The head skeleton of *Amphisbaenia alba* Linnaeus. **Annals of the Carnegie Museum of Pittsburgh**, v. 68, p. 15–79, 1999.
- NAVAS, C. A.; ANTONIAZZI, M. M.; CARVALHO, J. E.; CHAUÍ-BERLINK, J. G.; JAMES, R. S.; JARED, C.; KOHLSDORF, T.; PAI-SILVA, M. D.; WILSON, R. S. Morphological and physiological specialization for digging in amphisbaenians, an ancient lineage of fossorial vertebrates. **Journal of Experimental Biology**, v. 207, p. 2433–2441, 2004.
- NAVEGA-GONÇALVES, M. E. C.; BENITES, J. P. A. Amphisbaenia: Adaptações para o Modo de Vida Fossorial. **Revista Brasileira de Zociências**, v. 20, n. 2, p. 1–30, 2019.
- OLIVEIRA, E.; VAZ-SILVA, W.; SANTOS-JR, A.; GRABOSKI, R.; TEIXEIRA-JR, M.; DAL-VECHIO, F.; RIBEIRO, S. A new four-pored *Amphisbaena* Linnaeus, 1758 (*Amphisbaenia*, *Amphisbaenidae*) from Brazilian Amazon. **Zootaxa**, v. 4420, n. 4, p. 451–474, 2018.

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T.; WIENS, J. J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 13, p. 93, 2013.

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T. Hard and soft allopatry: physically and ecologically mediated modes of geographic speciation. **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 10, p. 2005–2015, 2010.

ROHLF, F. J., & SLICE, D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. **Systematic Zoology**, 39(1), 40-59. 1990.

VANZOLINI, P. E. A systematic arrangement of the family Amphisbaenidae (Sauria). **Herpetologica** 7, 113–123. 1951

VIDAL, N.; AZVOLINSKY, A.; CRUAUD, C.; HEDGES, SB. Origin of tropical American burrowing reptiles by transatlantic rafting. **Biol. Lett.** 4: 115 – 118. 2008.

VILLA, A.; KIRCHNER, M.; ALBA, D. M.; BERNARDINI, F.; BOLET, A.; LUJAN, A. H.; FORTUNY, J.; HIPSLEY, C. A.; MÜLLER, J.; SINDACO, R.; TUNIZ, C.; DELFINO, M. Comparative cranial osteology of *Blanus* (Squamata: Amphisbaenia). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 185, p. 693–716, 2019.

VITT, L. J.; CALDWELL, J. P. **Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles**. 4. ed. Amsterdam: Elsevier, 2014.

WEST-EBERHARD, M. J. Developmental plasticity and the origin of species differences. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, suppl. 1, p. 6543–6549, 2005.

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 2005.

WILLIAMS, G. C. **Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought**. Princeton: Princeton University Press, 1996.

WILLISTON, S. W. **The evolution of vertebrae**. *Contributions from the Walker Museum of the University of Chicago*, v. 2, p. 75–85, 1918.

ZANGERL, R. Contributions to the osteology of the skull of the Amphisbaenidae. **American Midland Naturalist** 31(2), 417–454. 1944

ZELDITCH, M. L., SWIDERSKI, D. L., & SHEETS, H. D. **Geometric morphometrics for biologists: A primer**. Elsevier. 2012.

ZHENG, Y.; WIENS, J. J. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 106, p. 537–547, 2016.