

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS

Programa Integrado de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais

Taxonomia do gênero *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) na bacia do rio Madeira, Amazonas, Brasil, e o papel dos rios na variação morfológica de *Leposoma osvaldoi* Avila-Pires, 1995.

Sergio Marques de Souza

Manaus, Amazonas

Junho, 2007

Sergio Marques de Souza

Taxonomia do gênero *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) na bacia do rio Madeira, Amazonas, Brasil, e o papel dos rios na variação morfológica de *Leposoma osvaldoi* Avila-Pires, 1995.

Orientador: Dr. Mario Cohn-Haft

Co-orientador: Dr. Miguel Trefaut Urbano Rodrigues

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

F383 Souza, Sergio Marques

Taxonomia do gênero *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) na bacia do rio Madeira, Amazonas, Brasil, e o papel dos rios na variação morfológica de *Leposoma osvaldoi* Avila-Pires, 1995 / Sergio Marques de Souza. -- Manaus: INPA/UFAM, 2007.

73 : il.

Dissertação (Mestrado)--INPA/UFAM, Manaus, 2007.

Orientador: Dr. Mario Cohn-Haft, Co-orientador: Dr. Miguel Trefaut Urbano Rodrigues

Área de concentração: Ecologia.

1. *Leposoma osvaldoi* . 2. *Leposoma percarinatum*.
3. Variação geográfica. 4. Taxonomia. 5. Rio Madeira.
6. Barreiras geográficas. I Título.

CDD 595.44

Sinopse:

Através de uma nova metodologia de obtenção de medidas das escamas cefálicas de lagartos, descrita detalhadamente, foram avaliadas as principais diferenças entre duas espécies do gênero *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae), *Leposoma percarinatum* e *Leposoma osvaldoi*, que ocorrem de forma simpátrica na porção brasileira da bacia do rio Madeira, Amazônia. Também foi verificado que populações de *L. osvaldoi* provenientes de margens opostas dos rios Madeira, Aripuanã e Roosevelt diferem em relação a algumas medidas, representando possivelmente diferentes linhagens evolutivas. Com base nos resultados, um modelo envolvendo a hipótese dos refúgios florestais e dos rios como barreiras foi proposta para explicar a formação de diferentes linhagens evolutivas em *L. osvaldoi*.

Palavras-chave: 1. *Leposoma osvaldoi*; 2. *Leposoma percarinatum*; 3. Variação geográfica; 4. Taxonomia; 5. Rio Madeira; 6. Barreiras Geográficas.

AGRADECIMENTOS

“...podemos dizer que o surgimento dos seres humanos foi um resultado fortuito de milhares de eventos encadeados, dos quais qualquer um poderia ter ocorrido de forma diferente, encaminhando a história para um trajeto alternativo que não teria levado à consciência...”

Stephen Jay Gould

Assim como a própria história da vida como um todo, esse trabalho não existiria sem que milhares de pequenos eventos tivessem influenciado minha vida a tomar o rumo que tomou. Se eu nunca tivesse morado com meu compadre Trups na Nação Acariquara, por exemplo, talvez o tema deste trabalho fosse sobre padrões de abundância e diversidade de anfíbios de liteira, mas, graças as nossas inúmeras discussões sobre ciência, Amazônia, biogeografia e macacos, resolvi fazer este trabalho. Nessa linha, agradeço:

Ao meu orientador, Dr. Mario Cohn-Haft, que apostou em mim e nas minhas idéias quando topou me orientar com biogeografia de lagartos, mesmo que seu interesse principal seja a ornitologia;

Ao meu co-orientador, Dr. Miguel Trefaut Rodrigues, que, mesmo estando a quilômetros de distância, provou ser um grande professor. Agradeço também a ele a oportunidade de participar da excursão ao rio Abacaxis, na qual tive a honra de compartilhar toda sua experiência;

Ao Fabio Röhe, o Trups, por todas as conversas nas longas noites em claro na Nação, que me inspiraram a estudar o que estou estudando hoje. Trups, valeu por toda a amizade. A Ana Lúcia, agradeço pelas risadas e pelas conversas muito importantes sobre sistemática e biogeografia;

Ao Alexandre Fernandes, grande companheiro de viagem, agradeço por toda a força durante a excursão aos rios Machado e Aripuanã. Já que já estou nesse rio, agradeço

ao grande seu Chico Vieira, exemplo de vida e dedicação a natureza. Agradeço também ao seu Davi e ao Eldo da comunidade Projó, pela grande ajuda na instalação dos baldes e coleta dos lagartos; ao Isaac, da SDS pelo apoio logístico em Apuí. No rio Machado, agradeço ao Ceará e ao Peladinho por 10 dias de convivência intensa no batelão do Ceará. Agradeço também ao seu João Mineiro, por deixar a gente trabalhar nas suas terras, pelo cafezinho com maratá e pelas prosas nos fins de tarde...

Agradeço ao Marcelo Gordo por fornecer os baldes utilizados nas armadilhas de pitfall na excursão ao rio Aripuanã;

Agradeço também a Thaise Emilio, Tata, por me levar e me financiar na viagem para o rio Tupanã, que infelizmente para mim foi meio curta, mas muito divertida;

A toda a turma do mestrado 2005 na Ecologia do INPA, onde eu fiz várias amizades que vou guardar pelo resto da vida. Agradeço também a todos os professores, funcionários e pós-graduandos de outros anos que trabalham duro e dedicam a vida para a conservação da Amazônia. Obrigada pelo exemplo;

Muito obrigado ao Eduardo Venticinque, Dadão, por me abrir os olhos para a morfometria geométrica, pelas conversas sobre estatística que tanto me ensinaram e por todas as risadas e momentos divertidos;

Agradeço a toda a equipe da Coleção de Aves do INPA: Mario, Angelita, Claudeir, Thiago, Christian, Vivi, Marina, Brasa, Thiago, Catherine, Luciano e outros. Obrigado por todos os conselhos, incentivos e apoio durante todas as fases deste projeto;

Agradeço também a todo o pessoal da Coleção de Répteis e Anfíbios do INPA: Richard Vogt, Lucécia, Vinícius, Rato, Boto, Ladislau, Rafael, Thayná e outros. Obrigado pela permissão de analisar os exemplares aí depositados, bibliografia, conversas, conselhos e apoio. Agradecimento especial a Lucécia por me enviar importante material para ser analisado em São Paulo;

A todo o pessoal da Coleção de Herpetologia do Museu de Zoologia da USP: Hussam Zaher, Carol, Lú, Ricardo “Gringo”, Pedro “Bial” e outros, por me permitirem analisar o material sob seus cuidados e me fornecerem toda a infra-estrutura necessária para trabalhar. Ao Gringo, agradeço por todos os anos de coleta, risadas e conselhos desde que comecei no mundo da Herpetologia.

Agradeço especialmente a todo pessoal do Laboratório de Herpetologia da USP: Miguel, Dante, Felipão, Casimiro, Zé Mário, Vanessa, Renata, Jú e Tami. Obrigado pela hospedagem, companheirismo, amizade e conselhos durante minha estada em São Paulo e durante toda minha graduação;

Aos meus compadres Montanha, Diego, Oda, Haole, Kiwi, Jurubeba, Paçoca, Cata, Cecília, Noni... enfim, uma galera... Obrigado pela amizade sincera de tantos anos;

Agradeço a toda família PDBFF e PDBSS, que me acolheu de forma tão legal quando eu cheguei em Manaus. Em especial à Maluzão, Maluzinha, Léo e Bacuzinho, os integrantes da tão famigerada Equipe Cutia...

Agradeço também à Ju Schietti, Juju, por usar seu profundo conhecimento no ArcGis na confecção dos mapas que ilustram essa tese;

A todos meus orientadores no passado, Kikão, Valdir, Mari e Rê. Sem vocês eu nunca estaria onde estou hoje, não que eu esteja muito longe, mas eu acho que consegui progredir um pouco desde aquela época...

Ao Gabi e a Saci, quer dizer, ao Saci e a Gabi, casal velho de guerra ...Esses eu nem preciso falar nada. Valeu pela amizade por todos esses anos, por terem me levado aqui para Manaus e pelos saudosos momentos da Nação Acariquara. Ao Dé, Mindú, Thainá e Bia também nem preciso comentar... valeu por todos esses anos de alegria, cerveja, risada, música e alto astral... Agradeço a Bia por ter corrigido minha discussão algumas horas antes da entrega desta tese !!

A Manô, que eu nem sei por onde começar... Pretinha, obrigado por ter dividido comigo esses três anos de paciência, força, cumplicidade e amor, sem os quais talvez eu nem estivesse mais aqui em Manaus. Te amo muito (I know...);

À minha família, meu pai Marco, minha mãe Marisa e minhas queridas hermanas Vã e Ale. O que eu posso dizer? Obrigado por me cuidarem com tanto amor e carinho por todos os meus 27 anos de existência, tudo que eu faço e tenho eu devo a vocês e a toda a força e ensinamentos que vocês me deram...

Agradeço a IdeaWild, por ter me financiado minha máquina digital sem a qual esse trabalho nunca existiria;

Finalmente, agradeço ao CNPq pela concessão da bolsa de mestrado.

RESUMO

É bem conhecido que a distribuição de diversos organismos na Amazônia, principalmente primatas e aves, é delimitada pelos rios de grande porte, especialmente onde espécies próximas se substituem em margens opostas. Apenas recentemente, o papel de rios menores, afluentes dos grandes rios, principalmente os do rio Madeira, começou a ser evidenciado. Estudos que verificaram o papel de rios na distribuição de lagartos amazônicos são escassos. O presente trabalho investigou se rios da bacia do rio Madeira delimitam a distribuição de variantes geográficas no lagarto *Leposoma osvaldoi* (Squamata, Gymnophthalmidae). A variação geográfica foi avaliada com medidas das escamas cefálicas dos exemplares analisados. As escamas foram medidas a partir de fotografias digitais, uma nova abordagem na taxonomia das espécies do gênero *Leposoma*. A capacidade desta metodologia em identificar e quantificar características diagnósticas entre as espécies foi testada com sucesso em duas espécies simpátricas na bacia do rio Madeira, *Leposoma percarinatum* e *Leposoma osvaldoi*. No total, foram analisados 116 exemplares das duas espécies, 81 exemplares de *L. osvaldoi* e 35 exemplares de *L. percarinatum*, provenientes de 21 localidades. As duas espécies diferem principalmente nas dimensões da escama interparietal, no comprimento da 2ª supraocular, largura da frontoparietal, largura anterior da frontal e na sutura entre as préfrontais. Em *L. osvaldoi*, foi encontrado que a largura da cabeça apresenta forte dimorfismo sexual, explicando o dimorfismo encontrado na largura de algumas escamas. Os rios Madeira, Aripuanã e Roosevelt aparentemente delimitam a ocorrência de populações distintas de *L. osvaldoi*, diagnosticadas com base nas dimensões da escama interparietal, comprimento da frontal, e sutura entre as frontoparietais. A população mais diferenciada está situada no interflúvio Aripuanã–Roosevelt. Amostras maiores e de locais críticos ainda serão necessárias para definir com mais precisão o padrão de variação nesta região e começar a avaliar suas possíveis causas.

ABSTRACT

The distribution of different organisms in the Amazon, mostly birds and primates, is delimited by the presence of large rivers, specially were sister species substitute themselves in their opposite banks. Recently, the role of major river tributaries, mainly the Madeira River, is being demonstrated. Few studies analyzed the role of rivers in the distribution of Amazonian lizards. This work examined if the rivers in the Brazilian portion of Madeira basin are delimiting the distribution of geographic variants in the lizard *Leposoma osvaldoi* (Squamata, Gymnophthalmidae). The geographic variation in the specimens analyzed is determined by measures of head scales. The scales were measured from digital photographs, a new approach in the taxonomy of the genus *Leposoma*. The success of the methodology in identifying and quantifying the diagnostic characters between species was tested in two sympatric species that occur in the Madeira Basin, *Leposoma percarinatum* and *Leposoma osvaldoi*. One hundred and sixteen specimens, 81 of *L. osvaldoi* and 35 of *L. percarinatum*, distributed over 21 localities, were analyzed. The two species differ mostly in the dimensions of interparietal, length of second supraocular, width of frontoparietal, anterior width of frontal and suture between prefrontals. In *L. osvaldoi*, there is a strong sexual dimorphism in head width, explaining the dimorphism shown in the width of some head scales. The Madeira, Aripuanã and Roosevelt rivers probably delimit the occurrence of distinct populations in *L. osvaldoi*, recognized by the dimensions of the interparietal scale, frontal length and size of the suture between frontoparietals. Larger samples from critical localities still would be necessary to clarify the variation pattern in this region and start to evaluate their possible cause.

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| AGRADECIMENTOS | i |
| RESUMO | iv |
| ABSTRACT | vi |
| LISTA DE TABELAS | ix |
| LISTA DE FIGURAS | x |
| INTRODUÇÃO | 1 |
| 1. Rios e variação geográfica de organismos na Amazônia | 1 |
| 2. O gênero <i>Leposoma</i> na bacia do rio Madeira | 4 |
| OBJETIVOS | 7 |
| 1. Localidades amostradas | 8 |
| 2. Obtenção de fotos digitais | 10 |
| 3. Medidas morfométricas | 13 |
| 4. Conversão das medidas | 18 |
| 5. Ângulos | 20 |
| 6. Contagem de escamas | 22 |
| 7. Análise dos dados | 22 |
| 7.1. <i>Leposoma osvaldoi</i> X <i>Leposoma percarinatum</i> | 22 |
| 7.2. Variação geográfica em <i>Leposoma osvaldoi</i> | 22 |
| RESULTADOS | 27 |
| 1. Exemplares analisados | 27 |
| 2. <i>Leposoma osvaldoi</i> X <i>Leposoma percarinatum</i> | 29 |
| 3. Contagem de escamas | 32 |
| 4. Variação intraespecífica em <i>Leposoma osvaldoi</i> | 33 |
| 4.1. Regressões com Comprimento Rostro – Cloacal (CRC) | 33 |
| 4.2. Dimorfismo sexual em <i>Leposoma osvaldoi</i> | 36 |
| 4.3. Variação em margens opostas dos rios Madeira e Aripuanã | 40 |
| DISCUSSÃO | 45 |
| 1. Diferenciação entre <i>L. osvaldoi</i> e <i>L. percarinatum</i> | 45 |
| 2. Dimorfismo sexual em <i>Leposoma osvaldoi</i> | 48 |
| 3. Variação geográfica em <i>Leposoma osvaldoi</i> | 49 |
| BIBLIOGRAFIA | 53 |

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Propriedades das regiões biogeográficas

Tabela 2 – Total de exemplares do gênero *Leposoma* analisados.

Tabela 3 – Contribuição individual de cada variável para a discriminação entre *L. osvaldoi* e *L. percarinatum*.

Tabela 4 – Sumário da contagem de escamas em *L. osvaldoi* e *L. percarinatum*

Tabela 5 – Resumo estatístico das regressões das medidas morfométricas com o CRC

Tabela 6 – Resumo estatístico das regressões dos ângulos com o CRC.

Tabela 7 – Valores de F e p das Análises de Covariância entre machos e fêmeas

Tabela 8 – Resultados das Análises de Variância entre machos e fêmeas para 12 variáveis de medidas morfométricas

Tabela 9 – Resultados das Análises de Variância entre machos e fêmeas para 5 variáveis de ângulos

Tabela 10 – Contribuição individual de cada variável para a discriminação entre as quatro regiões biogeográficas.

Apêndice 1 - Exemplares com CRC menor que 29 mm que foram excluídos das análises.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Imagem SRTM da bacia do rio Madeira na Amazônia Legal Brasileira, ressaltando a topografia da bacia, os principais rios e as localidades estudadas.
- Figura 2** – *Leposoma osvaldoi* em duas fotos obtidas sem pressionar a cabeça contra o substrato e pressionando contra o substrato.
- Figura 3** – Medidas utilizadas para o teste de funcionamento da lupa e para a conversão dos valores das medidas do Photoshop® em milímetros.
- Figura 4** – Nomenclatura das escamas cefálicas do gênero *Leposoma*.
- Figura 5** – Pontos de ancoragem utilizados para a obtenção de medidas do CRC.
- Figura 6** – Medidas obtidas a partir de foto dorsal da cabeça dos exemplares analisados.
- Figura 7** – Medidas de comprimento e altura da cabeça obtidas a partir de foto lateral dos exemplares analisados..
- Figura 8** – Ampliação de um objeto de tamanho y e ampliado n vezes.
- Figura 9** – Localização dos marcos anatômicos e os ângulos medidos entre os marcos.
- Figura 10** - Região do médio rio Madeira e baixo rio Aripuanã, representando as regiões biogeográficas analisadas.
- Figura 11** – Plot dos escores dos exemplares de *L. osvaldoi* e *L. percarinatum* na função discriminante.
- Figura 12**- *Leposoma osvaldoi* e *Leposoma percarinatum* demonstrando as diferenças de forma nas escamas cefálicas.
- Figura 13** – Scatterplots das regressões significativas entre as variáveis e o CRC.
- Figura 14** – Largura da cabeça em machos e fêmeas de *Leposoma osvaldoi* em função do CRC.
- Figura 15** - Média e desvio padrão do Comprimento Rostro-Cloacal (CRC) em machos e fêmeas de *Leposoma osvaldoi*.
- Figura 16** – Gráficos de frequências dos valores das variáveis CoFrp, LFrp e LPFr entre machos e fêmeas.
- Figura 17** – Scatterplot dos escores de exemplares das quatro regiões analisadas nas duas principais funções discriminantes.

Figura 18 – Gráficos de média e desvio padrão dos valores das variáveis mais importantes para a discriminação entre as regiões biogeográficas.

INTRODUÇÃO

1. Rios e variação geográfica de organismos na Amazônia

A detecção da variação geográfica apresentada por muitos organismos, assim como os fatores responsáveis pelo surgimento e manutenção dessa variação, representam um tema central nos debates sobre a natureza das espécies e os processos de especiação (Gould & Johnston, 1972). A variação geográfica de organismos pode ser definida como a ocorrência de variações morfológicas e/ou genéticas entre populações de uma espécie segregadas no espaço geográfico (Mayr, 1969). A interpretação biológica da variação morfológica intraespecífica vem sofrendo, ao longo da história da Sistemática, uma profunda mudança conceitual, que foi marcada pela transição de um pensamento tipológico para um pensamento populacional (Mayr, 1986, 2001). O pensamento tipológico foi predominante não só nas ciências biológicas como em praticamente todas as ciências naturais desde a obra de Platão e até mesmo depois da publicação de *On the Origin of Species by means of Natural Selection*, por Charles Darwin em 1859, que marca o início da transição entre as duas correntes de pensamento nas ciências biológicas. O pensamento tipológico, também conhecido como essencialismo, postula que o mundo consiste de um número limitado de classes de entidades e que apenas o tipo (a essência) de cada classe representa a realidade, e todas as variações ao redor deste tipo são consideradas deformações da realidade, desprovidas, portanto, de informação e sendo irrelevantes (Mayr, 2001). O pensamento populacional, através da teoria evolucionista, inverte completamente essa visão de mundo ao atribuir grande importância à variação biológica, uma vez que, nessa linha de pensamento, a variação apresentada por indivíduos de uma mesma espécie representa o substrato e o produto do processo evolutivo, sendo, portanto, o fenômeno essencial da evolução (Bowler, 1984).

O pensamento populacional em evolução levou à conclusão de que as populações locais, ao invés da espécie como um todo, funcionam como a unidade básica onde devem atuar os processos evolutivos (Gould & Johnston, 1972). Essa idéia está ligada

intimamente à hipótese da biogeografia de vicariância (Platnick & Nelson, 1978), que postula que a formação de novas espécies, processo conhecido como especiação, está relacionada à formação de barreiras geográficas, que separam e isolam reprodutivamente populações antes amplamente dispersas. As populações alopátricas passam a sofrer caminhos evolutivos diferentes e, com o tempo, completam o processo de especiação. A hipótese da vicariância foi historicamente empregada em diferentes versões, descritas abaixo, para explicar a ocorrência de um padrão de distribuição faunística peculiar na Amazônia Brasileira, descrito primeiramente por Wallace (1852), que constatou que o rio Amazonas e seus afluentes delimitam a ocorrência de variantes dentro de espécies de primatas, as quais apresentam consideráveis diferenças morfológicas e se substituem geograficamente nas margens opostas destes rios (Wallace, 1852). Posteriormente ao pioneiro trabalho de Wallace, diversos estudos acrescentaram exemplos de espécies, principalmente de primatas e aves, que mostram congruência em seus padrões de distribuição, diferindo entre as duas margens de grandes rios amazônicos (Sick, 1967; Cracraft & Prum, 1988; Capparella, 1988; Ayres & Clutton-Brock, 1992; Haffer, 1992; Hayes & Sewlal, 2004).

A primeira vista, o padrão de distribuição acima descrito originou-se a partir de populações ancestrais amplamente dispersas e relativamente uniformes, que foram divididas em subpopulações após a formação do sistema fluvial amazônico tal como é conhecido hoje, evento que data aproximadamente do fim do período Terciário. As subpopulações, isoladas geograficamente por um longo período de tempo, deram origem a subespécies ou espécies diferentes que atualmente estão restritas a margens opostas dos rios. Esta hipótese foi proposta originalmente por Sick (1967) para explicar a origem e a manutenção da enorme biodiversidade amazônica, e é conhecida como "hipótese de rios como barreiras". Porém, táxons irmãos alopátricos habitando margens opostas de rios não constituem evidência suficiente para afirmar que estes foram os responsáveis pelo surgimento desses táxons, como ficou claro após a elaboração da hipótese dos refúgios pleistocênicos (Haffer, 1969). Nesta hipótese, a diversificação da biota amazônica está relacionada com os ciclos de glaciação, que ocorreram durante o período Quaternário. Durante os períodos glaciais, mais secos e frios, a cobertura florestal da região amazônica

foi reduzida a pequenos blocos (refúgios), isolando populações anteriormente contínuas e possibilitando eventos de cladogênese entre elas. Após o fim dos períodos glaciais, houve nova expansão florestal e posterior contato entre os antigos refúgios, que levou ao surgimento de zonas de contato entre os novos táxons formados durante este processo. Segundo esta hipótese, portanto, os rios são entendidos como zonas de contato secundário entre táxons irmãos, não possuindo relação causal com o surgimento destes táxons. Diversos trabalhos com palinologia, geomorfologia e distribuição de grupos taxonômicos amazônicos corroboraram as idéias de Haffer (para revisão ver Prance, 1982, 1985 e Haffer, 1997), porém diversas críticas vêm sendo feitas a esta hipótese, advindas principalmente de evidências palinológicas (Colinvaux *et al.*, 2000) e datação de eventos de especiação entre táxons irmãos através de técnicas moleculares (Heyer & Maxson, 1982, Ribas *et al.*, 2005).

O papel dos grandes rios amazônicos nos processos de diversificação da fauna continua a ser um tema controverso, porém o padrão de variação em margens opostas destes rios é cada vez mais evidenciado. Atualmente, a biologia molecular e a biologia comportamental vêm fornecendo importantes evidências que corroboram a existência deste padrão, abrindo um leque de pesquisas enorme no estudo da biogeografia amazônica. Por exemplo, a variação na vocalização e na sequência de DNA de algumas espécies de aves do gênero *Hemitriccus* (Tyrannidae) na bacia amazônica mostra um forte efeito dos rios (Cohn-Haft, 2000). Além disso, outros trabalhos vêm demonstrando também um padrão que não era esperado: rios de porte relativamente modesto na bacia amazônica delimitando a ocorrência de formas morfológicamente ou geneticamente distintas. Em primatas, por exemplo, diversas espécies dos gêneros *Callithrix* e *Callicebus*, endêmicas da bacia do rio Madeira, possuem suas distribuições delimitadas por afluentes deste rio, sendo que praticamente cada interflúvio definido por dois afluentes abriga uma espécie de cada um destes gêneros (van Roosmalen *et al.*, 1998, 2002). Em aves, foi encontrado que o complexo *Hemitriccus minor* (Tyrannidae) apresenta variação genética correlacionada aos mini-interflúvios definidos por afluentes de pequeno porte do rio Madeira, que aparentemente delimitam a ocorrência das populações desta espécie (Sardelli, 2005).

Evidências do papel dos rios na diversificação de lagartos vêm de fora da Amazônia. Em uma área de dunas de areia na região do médio rio São Francisco, estado da Bahia, foram encontradas diversas espécies de lagartos, cobras e anfisbenídeos endêmicas (Rodrigues, 1996). Em alguns casos, verificou-se que espécies irmãs alopatricas habitam dunas em margens opostas do rio São Francisco. No complexo *Gymnodactylus darwini* (Gekkonidae), os padrões de estrutura genética de diferentes clados encontrados em uma filogenia molecular coincidem com a presença dos principais rios na Mata Atlântica (Pellegrino *et al.*, 2005). Em *Liolaemus monticola* (Iguanidae), diferentes raças cromossômicas são separadas pelos rios Aconcagua e Maipo, no Chile (Lamborot *et al.*, 2003; Torrez-Pérez *et al.*, 2007). Durante o exame de exemplares de *Leposoma osvaldoi* provenientes da bacia do rio Madeira, estado do Amazonas, constatei a ocorrência de grande variação em atributos morfológicos (tamanho das escamas cefálicas) em diferentes populações desta espécie. A ausência de trabalhos considerando o papel dos rios amazônicos, que fazem parte de uma das maiores bacias hidrográficas mundiais, na delimitação de variantes geográficas em lagartos me levou a conduzir este estudo, aplicando, para tanto, uma metodologia sensível a esse tipo de variação, que será descrita e detalhada durante o texto.

2. O gênero *Leposoma* na bacia do rio Madeira

O gênero *Leposoma* pertence à família neotropical Gymnophthalmidae, popularmente conhecida como microteídeos, e representa um elemento característico da liteira das florestas neotropicais (Pellegrino *et al.*, 1999; Rodrigues, 1997; Rodrigues & Avila-Pires, 2005). Dois grupos de espécies são reconhecidos para o gênero: o grupo *scincoides* e o grupo *parietale* (Ruibal, 1952; Rodrigues, 1997). Cinco espécies compõem o grupo *scincoides* (Rodrigues *et al.*, 2002b), que apresenta distribuição restrita à Mata Atlântica do leste do Brasil, e é caracterizado por possuir escamas dorsais alongadas e escamas ventrais lanceoladas, arranjadas em fileiras diagonais ao invés de longitudinais. Já no grupo *parietale*, são conhecidas dez espécies, que se distribuem por todo o bioma Amazônico até a Costa Rica (Rodrigues, 2005). As espécies do grupo *parietale* são

caracterizadas por possuir escamas dorsais largas e menos alongadas, além das ventrais estarem dispostas em fileiras longitudinais (Rodrigues & Borges, 1997). Atualmente, a taxonomia do grupo *parietale* tem sido enriquecida com recentes descrições de novas espécies e revisões taxonômicas (Avila-Pires, 1995; Molina *et al.*, 2002; Rodrigues & Avila-Pires, 2005), porém a identificação dos exemplares, principalmente da Amazônia Central, têm provado ser problemática (Avila-Pires, 1995), e há um consenso entre os autores que novas espécies ainda estão para serem descritas.

A taxonomia de *Leposoma* do grupo *parietale* ao sul do rio Amazonas começou a ser melhor resolvida a partir da revisão do gênero na Amazônia Brasileira feita por Avila-Pires (1995). Exemplares de *Leposoma* coletados na região de Rondônia por ocasião da avaliação dos impactos ecológicos da abertura e colonização da Rodovia Porto Velho – Cuiabá (BR-364), inserida no programa Polonoroeste, foram inicialmente identificados como *Leposoma parietale* (Vanzolini, 1986; Nascimento *et al.*, 1988), espécie que ocorre na porção amazônica dos Andes, no sudeste da Colômbia, leste do Equador e nordeste do Peru (Avila-Pires, 1995). Posteriormente, Avila-Pires (1995) reconheceu que os exemplares de Rondônia coletados por Nascimento e colaboradores (1998) possuíam características distintas de *Leposoma parietale* e deviam ser considerados como uma nova espécie, o que levou à descrição de *Leposoma osvaldoi*. No mesmo trabalho, outra espécie do grupo *parietale* foi descrita para o sul do rio Amazonas, *Leposoma snethlageae*, com base em exemplares do rio Urucu, a noroeste de Rondônia, nas margens do rio Solimões.

Leposoma percarinatum (Müller, 1923) talvez seja a espécie do grupo *parietale* com distribuição mais ampla, ocorrendo desde o norte da Venezuela até o norte do estado do Mato Grosso, delimitada a oeste pelos Andes, se estendendo até o extremo leste do estado do Pará (Avila-Pires, 1995). Ruibal (1952), ao analisar 19 exemplares, notou a ausência de machos em sua amostra. Uzzel & Barry (1971), ao examinar exemplares adicionais e registrar a ausência de machos, concluíram que *L. percarinatum* é uma espécie unissexual e, através de comparações com outras espécies de *Leposoma*, também sugeriram que *L. percarinatum* surgiu a partir de um evento de hibridização entre as espécies *L. guianense* e *L. parietale*. Desde então, apenas fêmeas continuam a ser

registradas, confirmando que *L. percarinatum* é uma espécie unissexual, o que não é raro no clado Teioidea (Gymnophthalmidae e Teiidae), por exemplo, espécies dos gêneros *Gymnophthalmus* e *Cnemidophorus*. Estudos mais detalhados com espécies unissexuais de lagartos provaram que estas espécies são partenogênicas, indicando que *L. percarinatum* também o seja.

Recentemente, dois trabalhos apresentaram importantes contribuições para a elucidação de como ocorreu o evento de hibridização que levou à formação de *L. percarinatum*, assim como quais espécies estiveram envolvidas. Pellegrino *et al.* (2003) registraram um cariótipo triploide ($3n = 66$) para três exemplares de *L. percarinatum* de Vila Rica, estado do Mato Grosso, e sugeriram que este cariótipo pode ter sido resultado de hibridização entre uma espécie bissexual (possivelmente *L. guianense* ou *L. osvaldoi*, ambas com cariótipo $n = 22$, segundo Pellegrino *et al.*, 1999) e outra espécie diplóide unissexual, provavelmente uma forma ainda não descrita de *L. percarinatum* que apresentasse $2n = 44$. Posteriormente, Rodrigues & Avila-Pires (2005) descreveram uma espécie de *Leposoma* bissexual muito similar morfológicamente a *L. percarinatum*, *Leposoma ferreirai*. Esta espécie ocorre de forma simpátrica no baixo rio Negro, estado do Amazonas, com *L. guianense* e *L. percarinatum*, de modo que os autores sugeriram que o cariótipo triploide de *L. percarinatum* registrado em Vila Rica poderia ser resultado de dois eventos de hibridização distintos. Inicialmente, *L. ferreirai* e *L. guianense* hibridizaram, dando origem a *L. percarinatum* unissexual, sendo que o cariótipo triploide dos exemplares de Vila Rica teria resultado de um evento de hibridização posterior entre esta forma unissexual e *L. osvaldoi*, já que *L. guianense* não ocorre tão ao sul.

A história evolutiva de *Leposoma* na Amazônia parece ser, portanto, uma história complexa, o que com certeza possui reflexos na taxonomia do grupo, que vem sofrendo uma grande revolução nos últimos anos. Nesse sentido, a identificação de caracteres que diferem entre as espécies é muito importante para a elucidação das relações taxonômicas do grupo. A comparação entre o tamanho e a forma das escamas cefálicas entre as espécies de *Leposoma* tem sido de grande utilidade para a taxonomia do grupo, visto que estes atributos muitas vezes são utilizados como características diagnósticas entre as espécies. Porém, historicamente, a comparação entre o tamanho e a forma das escamas

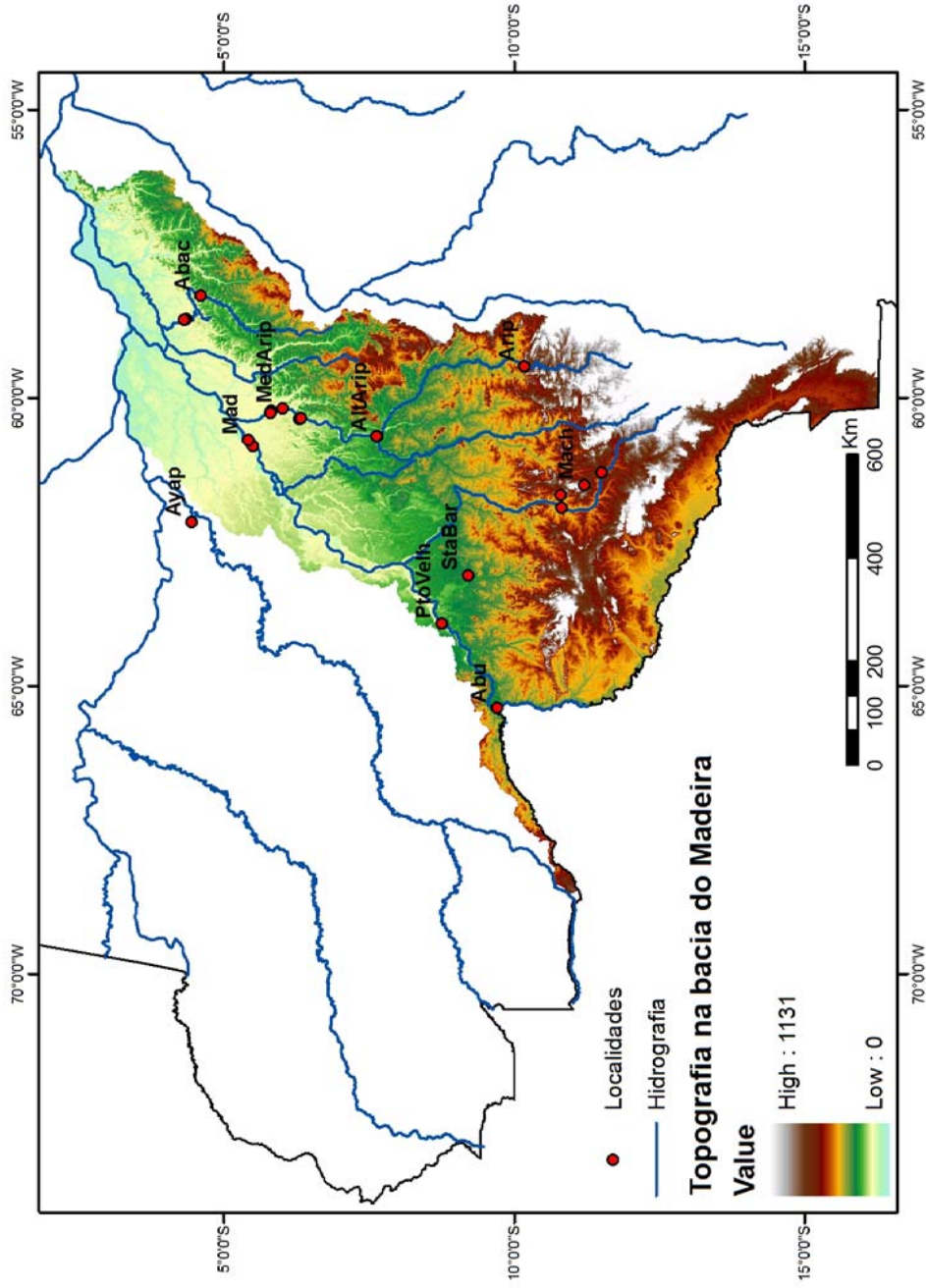
- Descrever uma metodologia facilite a obtenção de medidas lineares e de ângulos das escamas cefálicas de lagartos do gênero *Leposoma*, com base em fotografias digitais.

METODOLOGIA

1. Localidades amostradas

Neste trabalho, foram analisados exemplares de *Leposoma osvaldoi* e *Leposoma percarinatum* provenientes de 20 localidades diferentes na bacia do rio Madeira e de uma localidade da bacia do rio Purus (localidade Lago Ayapuá) (Fig. 1). Apenas um exemplar de *L. percarinatum*, INPA 1336, não pode ter sua localidade exata determinada, visto que sua localidade está registrada nesta instituição apenas como “Rondônia”.

Figura 1 – Imagem SRTM da bacia do rio Madeira na Amazônia Legal Brasileira, ressaltando a topografia da bacia, os principais rios e as localidades estudadas. Algumas localidades estão representadas em grupos devido a sua proximidade, consultar a tabela em anexo para o significado das siglas.



| Grupo | Localidade | Código |
|--------------------------|-------------------------------------|---------|
| Rio Machado (Mach) | Cachoeira do Nazaré | CachNaz |
| | Ministro Andreazza | MinAndr |
| | Nova Colina | NovCol |
| Alto Aripuanã (AltArip) | Nova Esperança | NovEs |
| | Projó, margem esquerda rio Aripuanã | ProjE |
| | Projó, margem direita rio Aripuanã | ProjD |
| | Igarapé Arauazinho | Arau |
| Medio Aripuanã (MedArip) | Igarapé Extrema | Extr |
| | Boca do Juma | Juma |
| | Lago Cipotuba | Cipo |
| | Santa Maria | SanMar |
| | Cachoeirinha | Cach |
| Rio Madeira (Mad) | Itapinima | Itap |
| | Pacamiri | Paca |
| Abacaxis (Abac) | Igarapé Açú | Açú |
| | São Sebastião | SãoSeba |
| | Abunã | Abu |
| | Aripuana | Arip |
| | Lago Ayapuaá | Ayap |
| | Porto Velho | PtoVelh |
| | Rondônia | - |
| | Santa Barbara | StaBar |

Foram realizadas duas expedições para rios da bacia do rio Madeira com o objetivo de coletar répteis de uma maneira geral, porém dando ênfase à captura de lagartos de liteira, visto que esse é o principal microhabitat utilizado por lagartos do gênero *Leposoma*. Em ambas a metodologia utilizada foi a instalação de armadilhas de interceptação e queda (pitfall) (Cechin & Martins, 2000). A primeira expedição visou amostrar a fauna de répteis das margens opostas de dois afluentes do Madeira, a porção baixa do rio Machado, no estado de Rondônia, e a porção alta do rio Aripuanã, no estado do Amazonas, próximo à divisa com o Mato Grosso. Essa expedição teve duração de um mês e foi realizada entre agosto e setembro de 2006. Apenas no rio Aripuanã foram coletados exemplares de *Leposoma* provenientes das duas margens, na comunidade denominada Projó. Os exemplares provenientes desta expedição constituíram importantes elementos neste trabalho, como será demonstrado nos Resultados e na Discussão.

A segunda expedição foi realizada no rio Abacaxis, estado do Amazonas. Este rio pertence à bacia do Madeira, mas não desemboca diretamente nele, e sim no Paraná do Urariá, que liga o rio Madeira com o rio Solimões. A expedição teve duração de um mês e foi realizada em janeiro de 2007. Infelizmente, o papel do rio Abacaxis na variação intraespecífica de *Leposoma osvaldoi* não pôde ser verificado devido à ausência de exemplares adultos e sem deformações nas escamas procedentes da margem esquerda deste rio (localidade São Sebastião). Foram coletados contudo exemplares de *Leposoma* em duas localidades da margem direita deste rio (Igarapé Açú e Pacamiri), contribuindo com o conhecimento sobre a distribuição desta espécie. Todos os outros exemplares analisados foram provenientes de duas coleções herpetológicas, a Coleção de Répteis e Anfíbios do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e a Coleção Herpetológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP).

2. Obtenção de fotos digitais

Foram utilizadas três fotos de cada exemplar, uma do corpo inteiro em vista ventral, uma foto da cabeça em vista dorsal e uma foto da cabeça em vista lateral. A obtenção das fotos dos exemplares analisados foi realizada com o maior cuidado possível,

visto que todas as análises foram baseadas nos dados coletados no banco de fotos. Um aspecto importante a ser levado em conta durante a obtenção das fotos da região dorsal da cabeça é sua curvatura, que é dada pelo formato cônico da cabeça. A altura da cabeça apresenta seu máximo na região parietal e diminui à medida que se aproxima do focinho (Fig. 5). Esse fator pode levar a subestimar as medidas da região anterior da cabeça, visto que as escamas desta região se apresentam levemente inclinadas para baixo em relação ao plano da foto (nesses casos, a região anterior da cabeça costuma ficar fora de foco na foto, o que dificulta, se não impossibilita, a obtenção de medidas confiáveis). Esse fator foi corrigido através do pressionamento da cabeça do animal contra o substrato na região do pescoço, com o auxílio de uma agulha curvada, procedimento que corrige a inclinação da cabeça, elevando a região anterior da cabeça ao mesmo plano da foto (Fig. 6). Todas as fotos foram tiradas com os exemplares totalmente imersos em álcool 75%, visto que esse meio apresentou fotos mais nítidas em relação às fotos obtidas na ausência de um meio líquido.

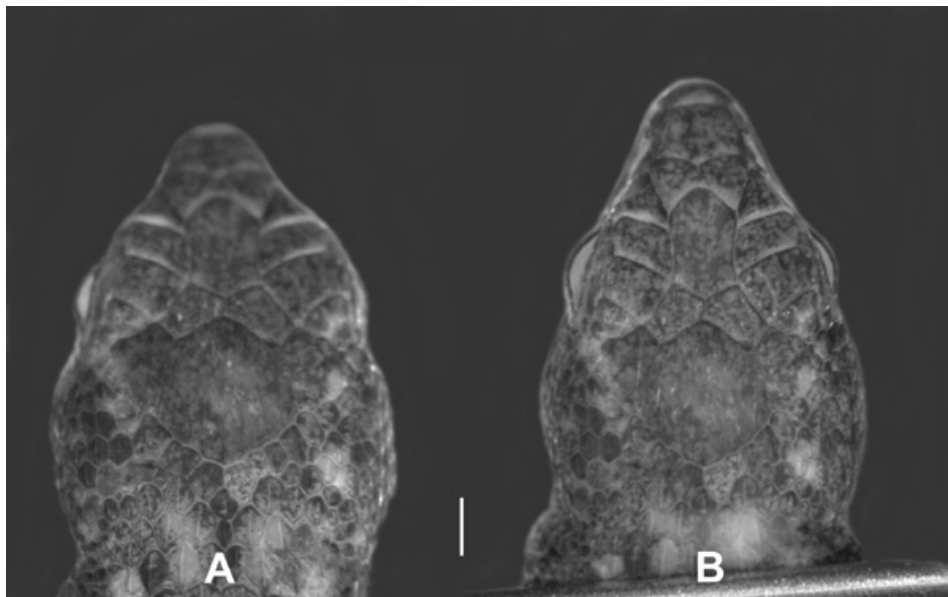


Figura 2 – *Leposoma osvaldoi* (MZUSP 82722) em duas fotos obtidas (A) sem pressionar a cabeça contra o substrato e (B) pressionando contra o substrato. Notar que a porção anterior em A está fora de foco devido à inclinação da cabeça, o que leva à obtenção de medidas errôneas. Notar também a agulha pressionando a cabeça na região do pescoço em B. Escala = 1 mm.

Embora idealmente uma única lupa, com acoplamento para câmera fotográfica, devesse ser utilizada para obtenção das fotos, isso não foi possível. A mesma câmera digital foi utilizada para todas as fotos, porém a partir de quatro lupas diferentes. As fotos foram tiradas através da ocular das lupas, visto que estas não apresentavam a adaptação necessária para o acoplamento de câmeras digitais. Um cuidado a ser tomado ao se usar mais de uma lupa é verificar se o aparelho está regulado, ou seja, se o fator de ampliação informado pelo indicador da lupa (o aumento) corresponde ao fator de ampliação real observado. Todas as lupas utilizadas foram submetidas a um teste prévio para verificar se estavam funcionando de maneira adequada. Este teste consistiu em fotografar um papel milimetrado em todos os aumentos indicados por uma determinada lupa, de modo que um tamanho fixo (no caso, 1 mm) fosse medido no Photoshop® em todos os aumentos disponíveis (Fig 7). A verificação do bom funcionamento da lupa é feita após a conversão do valor medido em cada aumento para o tamanho original do objeto, ou o tamanho em um aumento de 0X (ver próxima seção para a demonstração da fórmula de conversão). Os valores de medidas feitas em diferentes aumentos, após a conversão para o tamanho original, devem necessariamente ser iguais ou de valor muito próximo (visto que sempre há um erro associado ao valor de cada medida), o que atesta o bom funcionamento da lupa. Todas as quatro lupas utilizadas apresentaram bom funcionamento, dado que a variação nos valores obtidos após a transformação foi mínima.

Outra dificuldade de se usar mais de uma lupa reside no fato de que o tamanho original (aumento de 0X) dado por um determinado aparelho não é o mesmo tamanho dado por um aparelho diferente, visto que o tamanho original associado a cada lupa está condicionado à distância do objeto medido até a abertura da lente, que não é igual em todos os aparelhos. Quanto menor for essa distância, maior será o tamanho original do objeto. Esse problema foi solucionado convertendo todas as medidas para milímetros. Na seção 4 serão explicados todos os passos necessários para essa conversão.

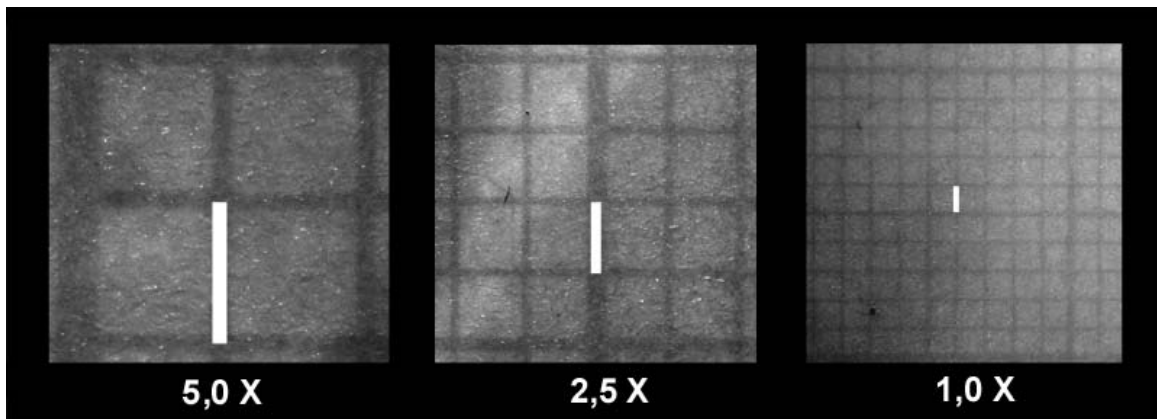


Figura 3 – Fotos de papel milimetrado em diferentes aumentos e as medidas (barras brancas) utilizadas para o teste de funcionamento da lupa e para a conversão dos valores das medidas do Photoshop® em milímetros.

3. Medidas morfométricas

A nomenclatura das escamas medidas neste estudo está representada na figura 2. Com base nestas três fotos, foram obtidas 20 medidas morfométricas (Fig. 3, 4 e 5):

cefálicas é feita de forma subjetiva, de forma que informações como a amplitude de variação de determinada medida em uma espécie não é contemplada. Em um nível taxonômico mais refinado, esse tipo de informação fornece importantes evidências na detecção de diferentes linhagens evolutivas dentro das espécies de *Leposoma*, onde a variação no tamanho das escamas pode ser muito pequena para ser detectada visualmente.

Apesar disso, alguns trabalhos pioneiros apresentaram um esforço significativo na quantificação das diferenças entre as escamas cefálicas (Uzzel & Barry, 1971, Avila-Pires, 1995), porém, a quantificação do tamanho esteve restrita a poucas escamas, como as escamas parietais e a interparietal. Nesse trabalho, apresento um esforço no sentido de facilitar a obtenção de medidas destas estruturas, de modo que mais escamas possam ser comparadas simultaneamente e que essa comparação seja feita em termos numéricos, com o auxílio de análises estatísticas que indiquem quais as principais diferenças entre determinadas espécies e o grau de significância entre essas diferenças.

OBJETIVOS

1. Objetivo principal

- Descrever a variação geográfica do lagarto *Leposoma osvaldoi* na bacia do rio Madeira, principalmente em relação aos seus afluentes, com base em medidas das escamas cefálicas.

2. Objetivos específicos

- Avaliar a importância dos rios Madeira, Aripuanã e Roosevelt no padrão de variação geográfica e na delimitação de diferentes linhagens evolutivas dentro de *Leposoma osvaldoi*;
- Identificar caracteres diagnósticos entre duas espécies do gênero *Leposoma* com distribuição simpátrica na bacia do rio Madeira, *Leposoma osvaldoi* e *Leposoma percarinatum*;

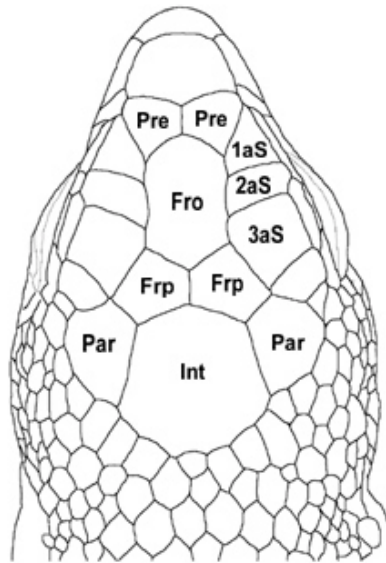


Figura 4 – Nomenclatura das escamas cefálicas do gênero *Leposoma* medidas neste estudo (*Leposoma osvaldoi* - MTR 12735). Int – Interparietal; Par – Parietais; Frp – Frontoparietais; Fro – Frontal; Pre – Préfrontais; 1-3aS –Supraoculares.

- **Comprimento Rostro-Cloacal (CRC):** Comprimento do rostro à abertura cloacal. Quando o exemplar se encontrava preservado de forma curvada, essa medida foi obtida a partir da soma de várias medidas que acompanharam a curvatura do animal (Fig. 3).
- **Comprimento da escama interparietal (CoInt):** Maior comprimento da escama interparietal.
- **Largura anterior da escama interparietal (LAIInt):** Maior largura da porção anterior da escama interparietal; corresponde à distância entre os vértices posteriores das escamas frontoparietais.
- **Largura posterior da escama interparietal (LPIInt):** Maior largura da porção posterior da escama interparietal; corresponde à distância entre o extremo posterior de contato com cada uma das escamas parietais.
- **Comprimento das escamas parietais direita e esquerda (CoPD e CoPE):** Maior comprimento das escamas parietais direita e esquerda.

- **Comprimento da escama frontoparietal direita (CoFrp):** Maior comprimento da escama frontoparietal direita; corresponde à distância entre o ponto de intersecção da base da frontal com a 3ª escama supraocular e o ponto de intersecção entre as margens anteriores da parietal e da interparietal.
- **Largura da escama frontoparietal direita (LFrp):** Maior largura da escama frontoparietal direita.
- **Comprimento da escama frontal (CoFr):** Maior comprimento da escama frontal.
- **Largura anterior da escama frontal (LAFr):** Maior largura da porção anterior da escama frontal.
- **Largura posterior da escama frontal (LPFr):** Maior largura da porção posterior da escama frontal.
- **Comprimento da 1ª escama supraocular direita (Co1aSo):** Comprimento da 1ª supraocular na região onde esta toca a margem lateral da frontal; corresponde à distância entre a base da pré-frontal e o ponto de intersecção entre a margem anterior da 2ª supraocular e a frontal.
- **Comprimento da 2ª escama supraocular direita (Co2aSo):** Comprimento da 2ª supraocular na região onde esta toca a margem lateral da frontal; corresponde à distância entre o ponto de intersecção da margem posterior da 1ª supraocular com a frontal e o ponto de intersecção entre a margem anterior da 3ª supraocular e a frontal.
- **Comprimento da 3ª escama supraocular direita (Co3aSo):** Comprimento da 3ª supraocular na região onde esta toca a margem lateral da frontal; corresponde à distância entre o ponto de intersecção da margem posterior da 2ª supraocular com a frontal e o ponto de intersecção entre a margem anterior da 4ª supraocular e a frontoparietal.
- **Sutura entre as escamas frontoparietais (SuFrop):** Comprimento da sutura formada pelo contato mediano entre as frontoparietais; corresponde à distância entre o vértice anterior da interparietal e o vértice posterior da frontal.
- **Sutura entre as escamas pré-frontais (SuPref):** Comprimento da sutura formada pelo contato mediano das escamas pré-frontais; corresponde à distância entre o vértice anterior da frontal e o contato da sutura com a internasal.

- **Comprimento das escamas cefálicas (CoCef):** Corresponde à distância entre o rostro e a extremidade posterior (em seu ponto médio-dorsal) da escama interparietal.
- **Largura da cabeça (LarCab):** Maior largura da cabeça, que usualmente está localizada na região parietal da cabeça.
- **Comprimento da cabeça (ComCab):** Obtido a partir da foto lateral da cabeça; corresponde à distância entre o rostro e a margem anterior da abertura timpânica.
- **Altura da cabeça (AltCab):** Obtido a partir da foto lateral da cabeça; maior altura da cabeça entre o rostro e a abertura timpânica.

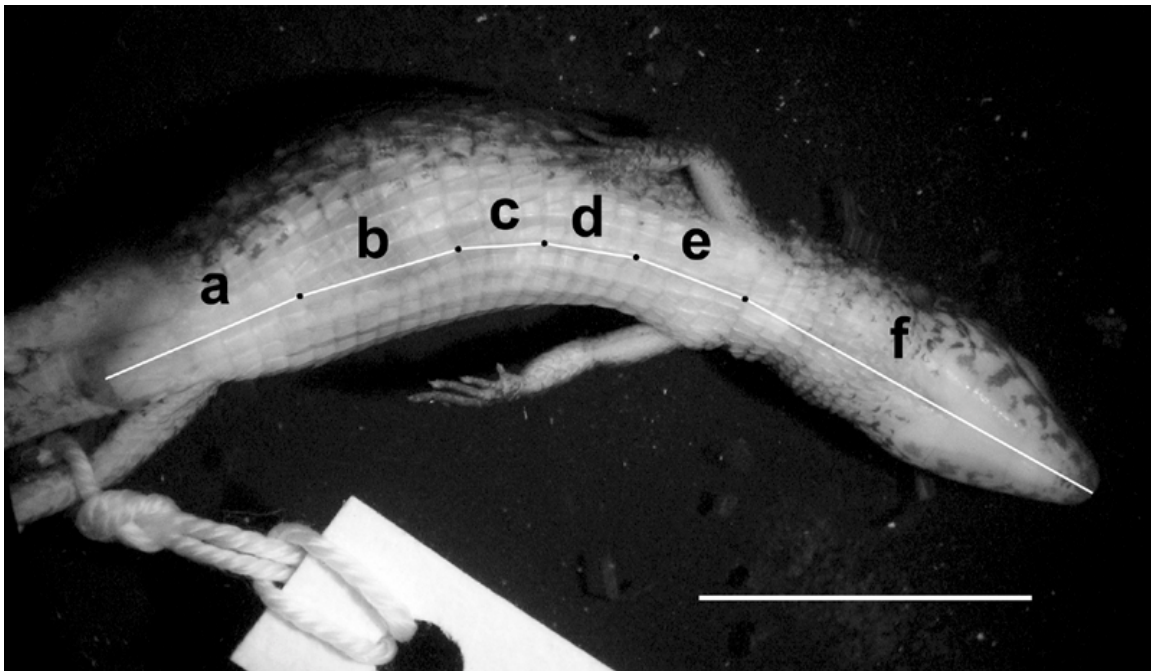


Figura 5 – *Leposoma percarinatum* (INPA 14156) em vista ventral, demonstrando os pontos de ancoragem (pontos pretos) utilizados para a obtenção de medidas (a – f) cuja somatória representa o comprimento rostro – cloacal (CRC) do exemplar. Escala = 10 mm.

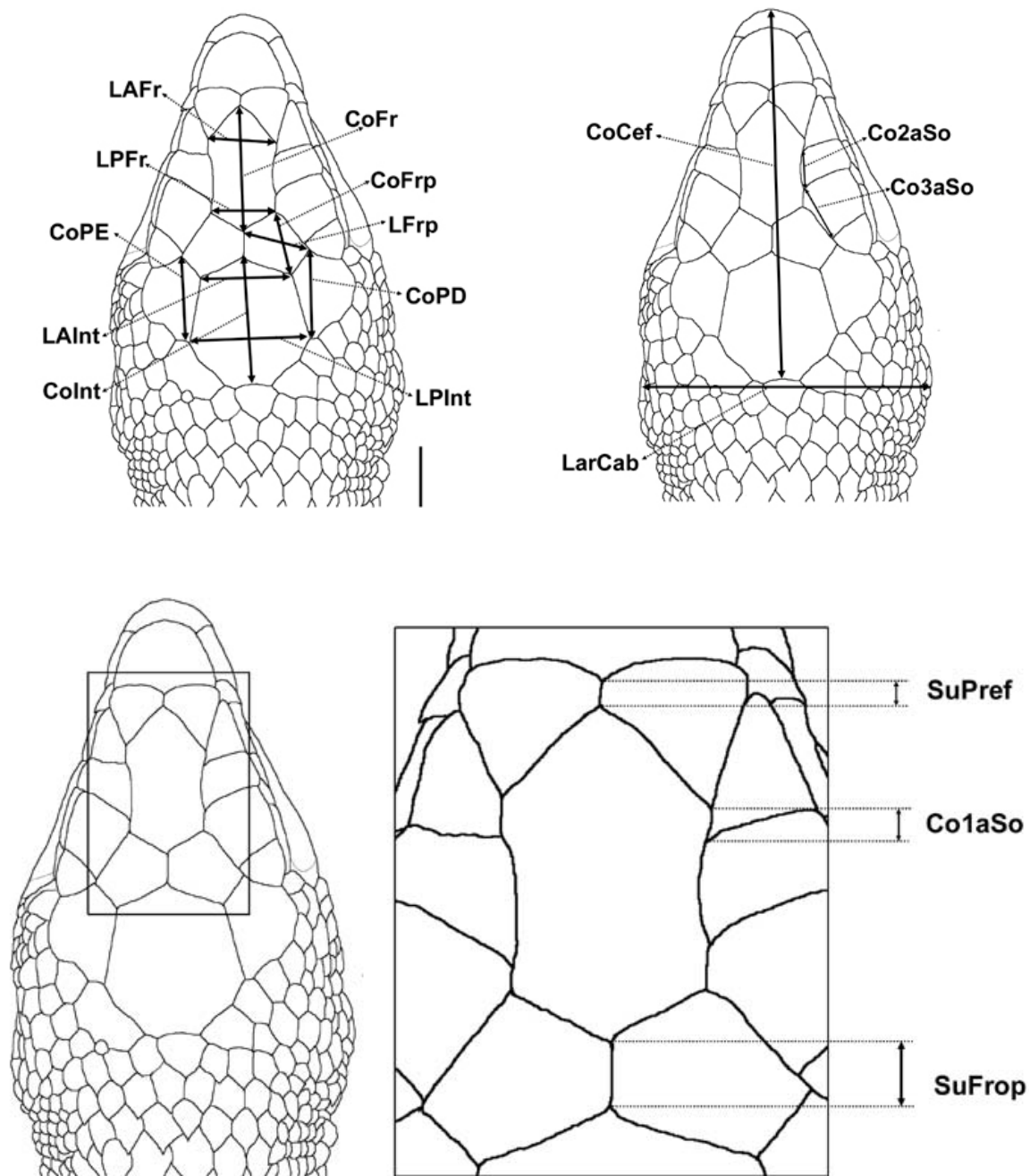


Figura 6 – *Lepsosoma osvaldoi* (INPA 17707) demonstrando as medidas obtidas a partir de foto dorsal da cabeça dos exemplares analisados (“CoInt” - Comprimento da interparietal; “LAInt” e “LPInt” – Largura anterior e posterior da interparietal; “CoPD” e “CoPE” – Comprimento das parietais direita e esquerda; “CoFrp” e “LFrp”: Comprimento e largura da frontoparietal direita; “CoFr”- Comprimento da frontal; “LAFr” e “LPFr” – Larguras anterior e posterior da frontal; “Co1aSo”, “Co2aSo” e “Co3aSo” –

Comprimento da 1ª, 2ª e 3ª supraoculares; “SuFrop” e “SuPref” – Sutura mediana entre as frontoparietais e as pré-frontais; “CoCef” – Comprimento das escamas cefálicas; “LarCab” – Largura da cabeça). Escala = 1 mm.

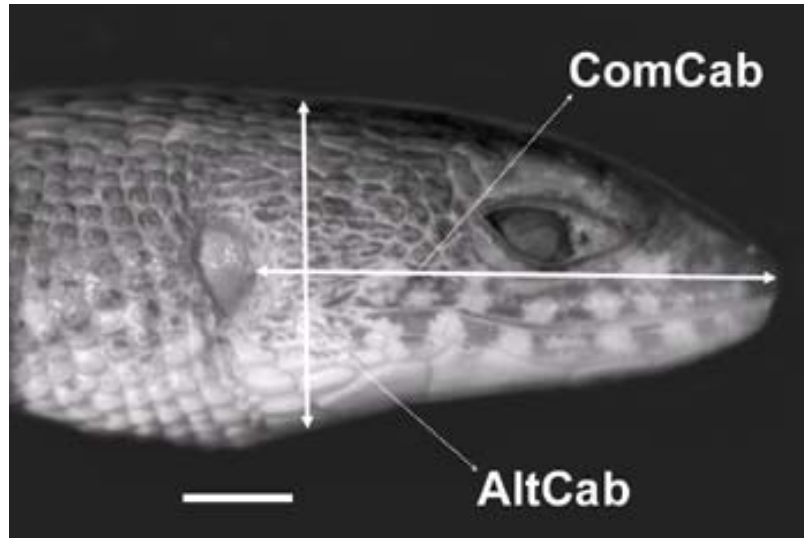


Figura 7 – *Leposoma osvaldoi* (MZUSP 82732) demonstrando as medidas de comprimento (ComCab) e altura da cabeça (AltCab) obtidas a partir de foto lateral dos exemplares analisados. Escala = 1 mm.

4. Conversão das medidas

Uma vez obtidas, as fotos dos exemplares foram medidas no software Photoshop 5.0®, utilizando a ferramenta medir (U). Apesar de existir uma opção no software para definir a unidade métrica da medida, a medida fornecida pelo software não corresponde à medida original, uma vez que esta depende de diversos fatores, como o fator de ampliação utilizado e a distância do objeto à abertura da lupa. Sendo assim, utilizei uma unidade métrica arbitrária para as medidas que foram fornecidas pelo software, a qual foi denominada “pho”. Essa unidade difere entre as diferentes lupas utilizadas, ou seja, uma medida de por exemplo 1,5 pho em determinada lupa não corresponde a 1,5 pho em outra lupa, devido aos fatores enumerados acima (aumento e distância da lente). Para tornar as medidas de lupas diferentes comparáveis são necessárias, portanto, realizar duas

correções, uma em relação ao aumento utilizado na foto e outra em relação às diferentes distâncias entre as lentes das lupas utilizadas.

Para realizar a primeira correção (aumento), todas as medidas foram convertidas ao tamanho original da medida, que corresponde ao tamanho em um aumento de 0X, através da fórmula demonstrada abaixo. Em linhas gerais, o tamanho de um objeto medindo y ampliado n vezes é demonstrado na figura 8.

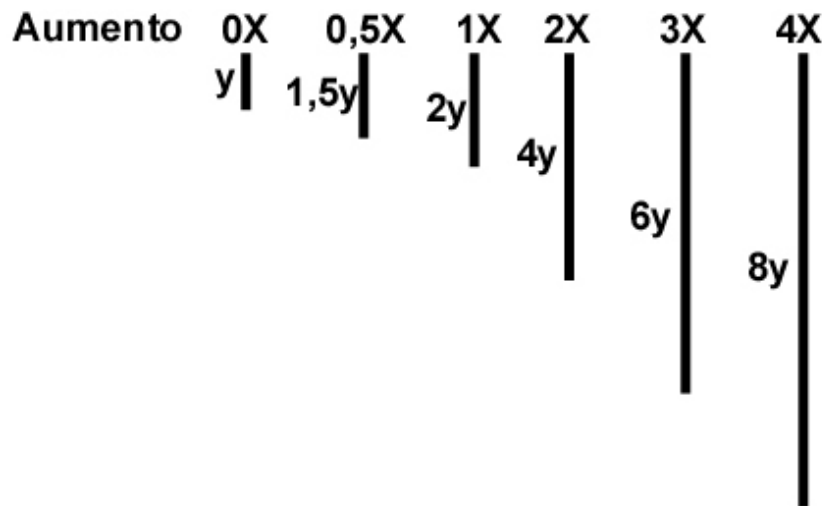


Figura 8 – Ampliação de um objeto de tamanho y ampliado n vezes.

Em relação ao aumento de 1X, a porcentagem de aumento conforme se aumenta ou diminui a ampliação é de $Fa - 1$, onde “Fa” representa o fator de ampliação (Fig. 8). Sendo assim, o tamanho medido em qualquer aumento (T_m) é dado por:

$$T_m = T_{1X} + ((Fa - 1) T_{1X}) \quad \text{(equação 1)}$$

Onde T_{1X} representa o tamanho do objeto medido em um aumento de 1X. Resolvendo a equação:

$$T_m = T_{1X} + (T_{1X} Fa - T_{1X})$$

$$T_m = T_{1X} Fa$$

$$T_{1X} = T_m / Fa \quad \text{(equação 2)}$$

Como $T_{1X} = 2T_{0x}$, temos que:

$$2T_{0x} = T_m / Fa$$

$$T_{0x} = T_m / 2Fa \quad \text{(equação 3)}$$

Utilizando a equação 3, é possível converter todas as medidas tomadas em diferentes aumentos (T_m) para o tamanho original, ou o tamanho em um aumento de $0x$ (T_{0x}). Porém, como foi visto, os dados ainda não podem ser comparados, dado que as unidades das medidas ainda estão em “pho”, que varia de lupa para lupa, como foi visto acima. Sendo assim, para retirar o efeito da lupa na qual cada exemplar foi analisado, uma outra conversão nos dados se faz necessária, onde o objetivo é converter as medidas em “pho” para milímetros. Para essa conversão, as fotos do papel milimetrado utilizadas no teste de funcionamento das lupas foram aproveitadas, visto que o valor final que se deseja comparar no teste (ver seção “obtenção de fotos digitais”) equivale ao valor de 1 mm em “pho” no tamanho original, ou seja, aumento de $0x$, que será denominada T_{1mm0x} . Esse valor varia de lupa para lupa. A conversão das medidas em “pho” para milímetros dos exemplares analisados em determinada lupa se deu pela divisão entre o valor da medida do exemplar com o aumento corrigido (T_{0x}) e o valor de 1 mm com o aumento corrigido (T_{1mm0x}), ou com nomenclatura matemática:

$$T_{mm} = T_{0x} / T_{1mm0x} \quad \text{(equação 4)}$$

onde T_{mm} representa o tamanho da medida em milímetros. T_{1mm0x} representa uma medida composta, pois seu valor foi obtido pela média dos valores resultantes da conversão de 1 mm em diferentes aumentos.

5. Ângulos

As medidas de ângulos foram realizadas nas fotos da cabeça em vista dorsal. De forma similar às medidas lineares, os ângulos foram obtidos a partir do software Photoshop 5.0®. Os ângulos foram calculados a partir do conceito de marcos anatômicos (Monteiro & Reis, 1999). Nesse contexto, um conjunto de marcos anatômicos é determinado de modo que representem pontos homólogos entre todos os exemplares amostrados. Em estudos de variação intraespecífica, a homologia entre marcos anatômicos é facilmente verificada (Monteiro & Reis, 1999), porém, de acordo com o

nível taxonômico estudado, a verificação da homologia entre pontos pode ser mais complexa (por exemplo, comparações entre famílias).

No presente estudo, foram definidos 11 marcos anatômicos (Fig. 9). Cinco ângulos entre os marcos foram medidos:

- Base da escama Interparietal (IntBas);
- Ápice da escama Interparietal (IntApi);
- Base da escama Frontoparietal direita (FropBas);
- Ápice da escama Frontal (FroApi);
- Base da escama Préfrontal direita (PreBas).

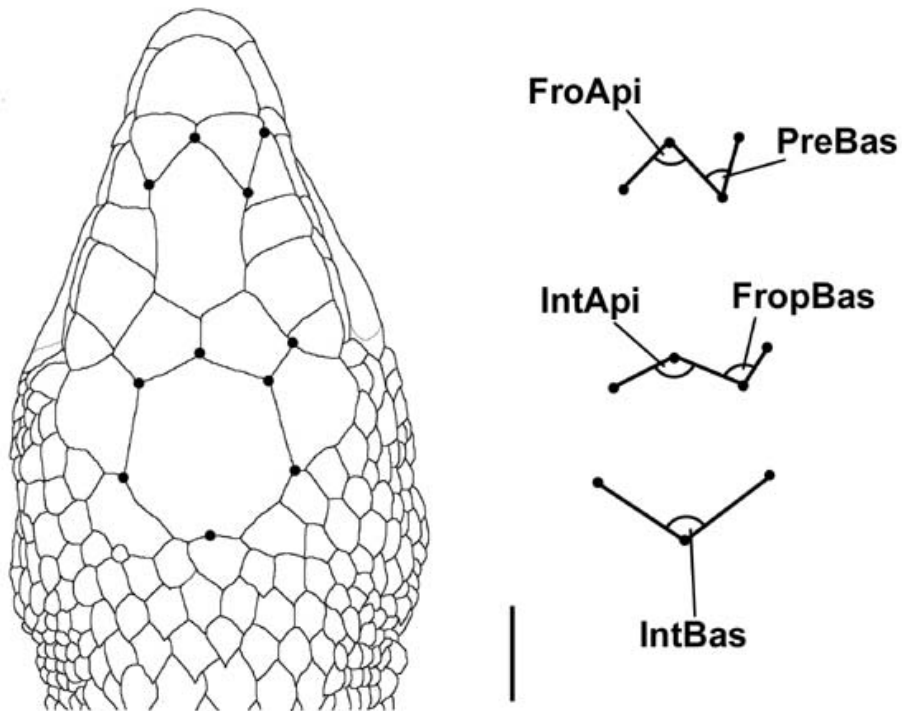


Figura 9 – *Leposoma osvaldoi* (INPA 17707) demonstrando a localização dos marcos anatômicos e os ângulos medidos entre os marcos. Escala = 1 mm.

6. Contagem de escamas

A contagem de escamas dos exemplares analisados foi feita seguindo Avila-Pires (1995) e compreendeu:

- Escamas da cinta: número total de escamas dorsais e ventrais no meio do corpo;
- Dorsais em linha longitudinal: contadas a partir da escama imediatamente posterior à interparietal até a margem posterior das patas traseiras;
- Ventrals em linha longitudinal: contadas a partir da margem anterior das patas dianteiras até a margem anterior das patas traseiras;
- Número de fileiras transversais de escamas gulares;
- Número de lamelas subdigitais do quarto dedo da pata dianteira e da pata traseira;
- Número de poros femorais: obtida apenas em machos; fêmeas de *L. osvaldoi* geralmente não possuem poros femorais, ou possuem apenas um poro, quase indistinguível, em cada perna.

7. Análise dos dados

7.1. *Leposoma osvaldoi* X *Leposoma percarinatum*

Para testar a utilidade da metodologia proposta na separação entre as duas espécies de *Leposoma* que ocorrem de forma simpátrica na bacia do rio Madeira, as medidas das escamas cefálicas dos exemplares de *Leposoma osvaldoi* e *Leposoma percarinatum* analisados foram comparadas em uma Análise da Função Discriminante, de forma a maximizar as principais diferenças entre as variáveis e identificar caracteres diagnósticos entre as duas espécies.

7.2. Variação geográfica em *Leposoma osvaldoi*

Três fatores principais podem ser hipotetizados como as principais fontes da variação observada nas medidas morfométricas em *Leposoma osvaldoi*, tanto de ângulos

como medidas: 1) o tamanho do corpo dos exemplares, visto que é esperado que exemplares menores (filhotes ou sub-adultos) apresentem medidas menores que exemplares maiores (adultos). Essa relação não é esperada, ou não é conhecida, com relação aos ângulos; 2) o sexo dos exemplares, produzindo dimorfismo sexual; 3) a localidade dos exemplares, indicando a existência de heterogeneidade espacial nas medidas e nos ângulos. Para evidenciar apenas o efeito da localidade na variação intraespecífica de *Leposoma osvaldoi*, se faz necessário, portanto, investigar primeiramente quais variáveis estão relacionadas com o tamanho e o sexo dos exemplares e, após esse procedimento, isolar o efeito destes fatores no estudo da variação geográfica das variáveis.

7.2.1. Efeito do tamanho dos exemplares

Em um primeiro momento, cada variável de medida foi analisada em uma regressão simples onde o comprimento rostro-cloacal (CRC) dos exemplares foi a variável independente. Todas as variáveis de medidas estiveram significativamente relacionadas com o CRC, porém esta relação foi dada graças aos poucos exemplares medidos que podem ser considerados filhotes, ou seja, possuem valores baixos de CRC. Sendo assim, decidi inserir em todas as análises subseqüentes apenas exemplares adultos, que apresentaram CRC maior que 29 mm, já que, a partir deste valor, a maioria das variáveis medidas não apresentou correlação significativa com o tamanho dos exemplares (ver abaixo).

Para garantir que não houvesse efeito de tamanho nas medidas mesmo após esta exclusão, as variáveis de medidas dos exemplares adultos foram novamente analisadas em regressões simples com o CRC, que agora passou a apresentar o valor mínimo de 29 mm. As variáveis que ainda assim se apresentaram relacionadas com o CRC foram excluídas das análises referentes à variação geográfica.

Os ângulos foram analisados de maneira equivalente, porém, mesmo sem excluir nenhum exemplar, nenhum dos ângulos medidos se apresentou significativamente relacionado com o CRC (ver seção resultados). Portanto, para as análises subseqüentes

onde apenas esta categoria de dados foi analisada, não foi realizada nenhuma exclusão, nem de exemplares nem de variáveis.

7.2.2. Efeito de dimorfismo sexual

A existência de dimorfismo sexual nas variáveis de *Leposoma osvaldoi* foi testada de forma conjunta para todos os exemplares adultos analisados (CRC > 29mm) da bacia do rio Madeira. A ocorrência de dimorfismo foi testada de maneira distinta para as variáveis que estiveram relacionadas com o tamanho do corpo e para as que não apresentaram esta relação. No primeiro grupo (relacionadas com o tamanho), cada variável foi submetida a uma Análise de Covariância (ANCOVA), de forma a comparar os valores das variáveis entre machos e fêmeas utilizando o tamanho do corpo (CRC) como covariável, uma vez que elas estão significativamente relacionadas com o CRC.

As variáveis do segundo grupo, que não estiveram relacionadas com o tamanho do corpo, foram submetidas a Análise de Variância (ANOVA) simples, para testar se as médias dos valores das variáveis diferem significativamente entre machos e fêmeas.

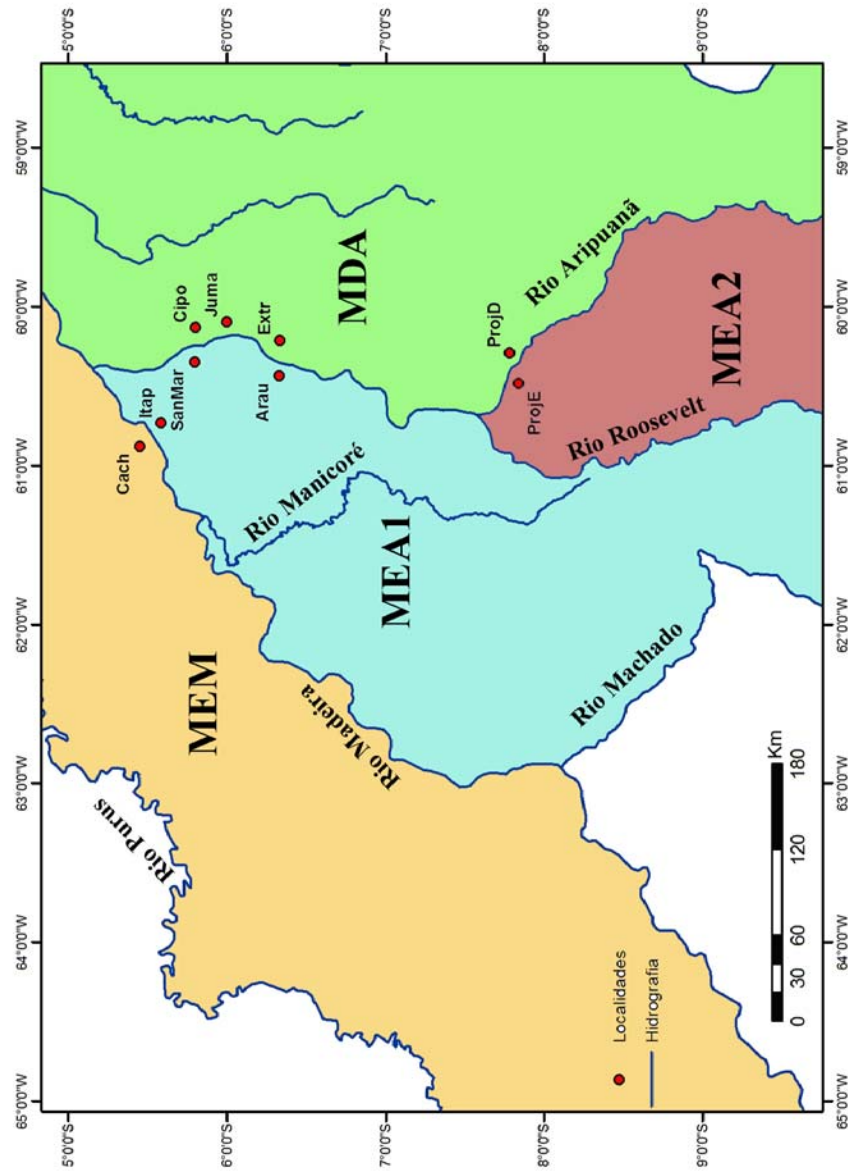
7.2.3. Variação em margens opostas dos rios Madeira, Aripuanã e Roosevelt

Após a realização das análises que objetivaram elucidar o efeito do tamanho corporal e do sexo nas variáveis, foi possível contar com um conjunto de variáveis que não estão relacionadas nem com o tamanho nem com o sexo dos exemplares, de modo que apenas estas variáveis foram analisadas quanto à variação nas margens opostas dos rios em questão.

Os exemplares analisados permitiram testar o efeito dos rios apenas na região do médio rio Madeira (fig. 10), visto que esta região apresentou maior número de exemplares adultos provenientes de margens opostas dos rios Madeira e Aripuanã. Exemplares de localidades mais distantes, como o rio Abacaxis e localidades do estado de Rondônia, não foram incluídos nesta análise, uma vez que eles não estão sobre a influência direta dos rios em questão. As localidades da margem esquerda do rio

Abacaxis, por exemplo, poderiam ser agrupadas na análise com as localidades da margem direita do rio Aripuanã, porém, o rio Canumã, outro afluente do rio Madeira, passa entre essas localidades. Se os rios possuem um papel importante na delimitação de populações de *L. osvaldoi*, o rio Canumã constitui uma provável barreira, então não há porque esperar que essas duas localidades pertençam à mesma linhagem evolutiva.

Figura 10 – Região do médio rio Madeira e baixo rio Aripuanã, indicando as áreas consideradas na análise e as procedências do material analisado, com exceção das localidades “SanMar” e “Juma” (ver texto) (“MEM”- Margem esquerda rio Madeira; “MEA1”- Margem esquerda rio Aripuanã, ao norte da boca do rio Roosevelt; “MEA2”- Interflúvio Aripuanã – Roosevelt; “MDA”- Margem direita rio Aripuanã). Para ressaltar a margem do rio na qual a localidade faz parte, a posição dos pontos vermelhos foi artificialmente modificada, não correspondendo a posição real da localidade.



Os exemplares de diferentes localidades do médio rio Madeira foram agrupados em quatro áreas representando os interflúvios considerados (fig. 10), sendo três à margem direita do rio Madeira: margem direita do rio Aripuanã; margem esquerda do rio Aripuanã, ao norte do rio Roosevelt; e Interflúvio Aripuanã – Roosevelt, também na margem esquerda do rio Aripuanã. A quarta região corresponde à margem esquerda do rio Madeira (Tabela 1). A localidade “SanMar” não foi incluída no modelo, uma vez que os dois exemplares de *L. osvaldoi* disponíveis para esta localidade não eram adultos (CRC < 29 mm), assim como a localidade “Juma”, já que não há representantes de *L. osvaldoi* desta localidade. A discriminação entre as áreas, assim como a determinação de quais variáveis mais contribuem para isso, foi testada a partir de uma Análise da Função Discriminante, utilizando o software STATISTICA 6.0®.

Tabela 1 – Propriedades das regiões biogeográficas utilizadas na Análise da Função Discriminante

| Região Biogeográfica | Código | Localidades | Número de casos válidos (n) |
|--|---------------|--------------------|------------------------------------|
| Margem esquerda rio Madeira | MEM | Cach | 8 |
| Margem direita rio Aripuanã | MDA | Cipo, Extr, ProjD | 7 |
| Margem esquerda rio Aripuanã, ao norte da boca do rio Roosvelt | MEA1 | Arau, Itap | 5 |
| Interflúvio Aripuanã - Roosvelt | MEA2 | ProjE | 4 |

RESULTADOS

1. Exemplares analisados

No total, foram analisados um total de 116 exemplares do gênero *Leposoma* (tabela 2) provenientes de 21 localidades, sendo 81 exemplares de *Leposoma osvaldoi* (49 machos e 32 fêmeas) e 35 exemplares de *Leposoma percarinatum*.

Tabela 2 – Total de exemplares do gênero *Leposoma* analisados.

| Grupo | Localidade | Código | Estado | Latitude | Longitude | L. osvaldoi | | L. percarinatum | | Total |
|--------------|-------------------------------------|---------|--------|----------------|----------------|-------------|-----------|-----------------|------------|-------|
| | | | | | | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | |
| Mach | Cachoeira do Nazaré | CachNaz | RO | 10°48' 35.76"S | 61°54' 17.30"W | - | 1 | - | - | 1 |
| | Ministro Andrezza | MinAndr | RO | 11°11' 51.18"S | 61°31' 0.02"W | - | 1 | - | - | 1 |
| | Nova Colina | NovCol | RO | 10°47'31.40"S | 61°41'33.58"W | - | 1 | - | - | 1 |
| | Nova Esperança | NovEs | RO | 11°29' 57.62"S | 61°17' 55.84"W | - | 1 | - | - | 1 |
| AltArip | Projó, margem esquerda rio Aripuanã | ProjE | AM | 07°38' 17.45"S | 60°40' 8.83"W | 3 | 1 | 1 | - | 5 |
| | Projó, margem direita rio Aripuanã | ProjD | AM | 07°37' 13.76"S | 60°40' 11.60"W | 2 | - | - | - | 2 |
| MedArip | Igarapé Arauazinho | Arau | AM | 06°17' 24.62"S | 60°22' 17.13"W | 2 | 1 | - | - | 3 |
| | Igarapé Extrema | Extr | AM | 06°19' 14.17"S | 60°20' 50.76"W | 3 | 3 | - | - | 6 |
| | Boca do Juma | Juma | AM | 05°59' 56.77"S | 60°11' 05.74"W | - | - | 1 | - | 1 |
| | Lago Cipotuba | Cipo | AM | 05°48'05"S | 60°13'16"W | - | 3 | - | - | 3 |
| | Santa Maria | SanMar | AM | 05°47' 52"S | 60°15' 55"W | 1 | 1 | - | - | 2 |
| | Cachoeirinha | Cach | AM | 05°29' 21.84"S | 60°50' 3.84"W | 4 | 8 | - | - | 12 |
| Mad | Itapinima | Itap | AM | 05°24' 38.16"S | 60°43' 37.92"W | 2 | 1 | - | - | 3 |
| | Pacamiri | Paca | AM | 04°35'49"S | 58°13' 14"W | 1 | 1 | 2 | - | 4 |
| Abac | Igarapé Açu | Açú | AM | 04°20' 39"S | 58°38' 06"W | 11 | 6 | - | - | 17 |
| | São Sebastião | SãoSeba | AM | 04°18' 32"S | 58°38' 11"W | 4 | 1 | - | - | 5 |
| | Abunã | Abu | RO | 09°41' 60"S | 65°22' 59.88"W | - | 1 | - | - | 1 |
| | Aripuana | Arip | MT | 10°10' 32"S | 59°27' 05"W | 15 | - | - | - | 15 |
| | Lago Ayapuaá | Ayap | AM | 04°26' 27.96"S | 62°09' 2.16"W | 1 | - | - | 28 | 29 |
| Rondônia | Porto Velho | PorVel | RO | 08°45'S | 63°55' 0.12"W | - | - | 2 | - | 2 |
| | - | - | RO | - | - | - | - | 1 | - | 1 |
| | Santa Barbara | SanBar | RO | 09°12' 12.66"S | 63°04' 48.31"W | - | 1 | - | - | 1 |
| Total | | | | | 49 | 32 | 35 | 35 | 116 | |

Do total de exemplares analisados (116), foram retirados das análises 18 exemplares que possuíam CRC menor que 29 mm, (Apêndice 1). A variável Altura da Cabeça (AltCab) foi excluída de todas as análises subsequentes. Essa decisão foi tomada após a observação da baixa eficácia da metodologia aqui proposta (obtenção de medidas por fotos) para obter valores confiáveis desta variável. Em muitas situações, foi observado que os valores desta variável foram influenciados por processos de fixação dos exemplares, já que é comum a injeção de formol na região do papo do animal, o que leva à superestimação dos valores desta variável. Em outros casos, as fotos laterais foram obtidas com a cabeça um pouco inclinada para baixo ou para cima, o que altera os valores desta variável, porém não afeta a outra medida tomada a partir de fotos laterais, ComCab.

2. Leposoma osvaldoi X Leposoma percarinatum

A Análise da Função Discriminante entre *L. osvaldoi* e *L. percarinatum* foi realizada apenas com os exemplares adultos de ambas as espécies. Todas as variáveis de medidas e ângulos foram utilizadas, porém das 23 variáveis utilizadas inicialmente, apenas 15 apresentaram valor de $F > 1,00$, sendo que apenas estas entraram no modelo.

Os resultados da Análise da Função Discriminante demonstram que a discriminação entre as duas espécies com base nas variáveis é fortemente significativa, como pode ser evidenciado pelo alto valor de F (Wilks' Lambda = 0,307; $F = 121,57$; $p < 0,001$), demonstrando que as variáveis utilizadas são informativas para a diferenciação entre as duas espécies (Tabela 3).

Tabela 3 – Contribuição individual e tolerância de cada variável para a discriminação entre *L. osvaldoi* e *L. percarinatum*. As variáveis que apresentaram maior contribuição individual estão em negrito.

| Variáveis | Wilks' Lambda | Wilks' Lambda parcial | F | p | Tolerância |
|---------------|---------------|-----------------------|---------------|--------------|--------------|
| Co2aSo | 0,058 | 0,529 | 51,675 | 0,000 | 0,347 |
| CoInt | 0,034 | 0,905 | 6,056 | 0,017 | 0,231 |
| LFrp | 0,048 | 0,646 | 31,724 | 0,000 | 0,203 |
| LPInt | 0,044 | 0,696 | 25,359 | 0,000 | 0,477 |
| LAFr | 0,044 | 0,695 | 25,399 | 0,000 | 0,375 |
| SuPref | 0,041 | 0,759 | 18,395 | 0,000 | 0,413 |
| CoCef | 0,032 | 0,972 | 1,691 | 0,199 | 0,253 |
| FroApi | 0,033 | 0,939 | 3,786 | 0,057 | 0,235 |
| ComCab | 0,033 | 0,944 | 3,449 | 0,068 | 0,684 |
| LarCab | 0,032 | 0,951 | 3,014 | 0,088 | 0,340 |
| LAInt | 0,032 | 0,955 | 2,708 | 0,105 | 0,470 |
| PreBas | 0,032 | 0,954 | 2,783 | 0,101 | 0,264 |
| Co1aSo | 0,033 | 0,946 | 3,330 | 0,073 | 0,516 |
| SuFrop | 0,032 | 0,969 | 1,855 | 0,179 | 0,406 |
| Co3aSo | 0,032 | 0,973 | 1,586 | 0,213 | 0,585 |

A variável que apresentou maior contribuição para a discriminação entre *L. osvaldoi* e *L. percarinatum* foi Co2aSo, seguida de LFrp, LPInt, LAFr, SuPref e CoInt (Tabela 3). Como foram comparadas apenas duas espécies (grupos), apenas uma função discriminante foi computada, representando, portanto, 100 % do poder discriminante. As variáveis Co2aSo e LFrp possuem as maiores cargas na função e ambas possuem coeficientes positivos, portanto, apresentam seus maiores valores na porção direita do gráfico, onde está situada *L. percarinatum* (Fig. 11). As variáveis CoInt, LPInt, LAFr e SuPref apresentam cargas menores na função, além de possuírem coeficientes negativos, ou seja, apresentam seus maiores valores na porção esquerda do gráfico, onde está situada *L. osvaldoi*.

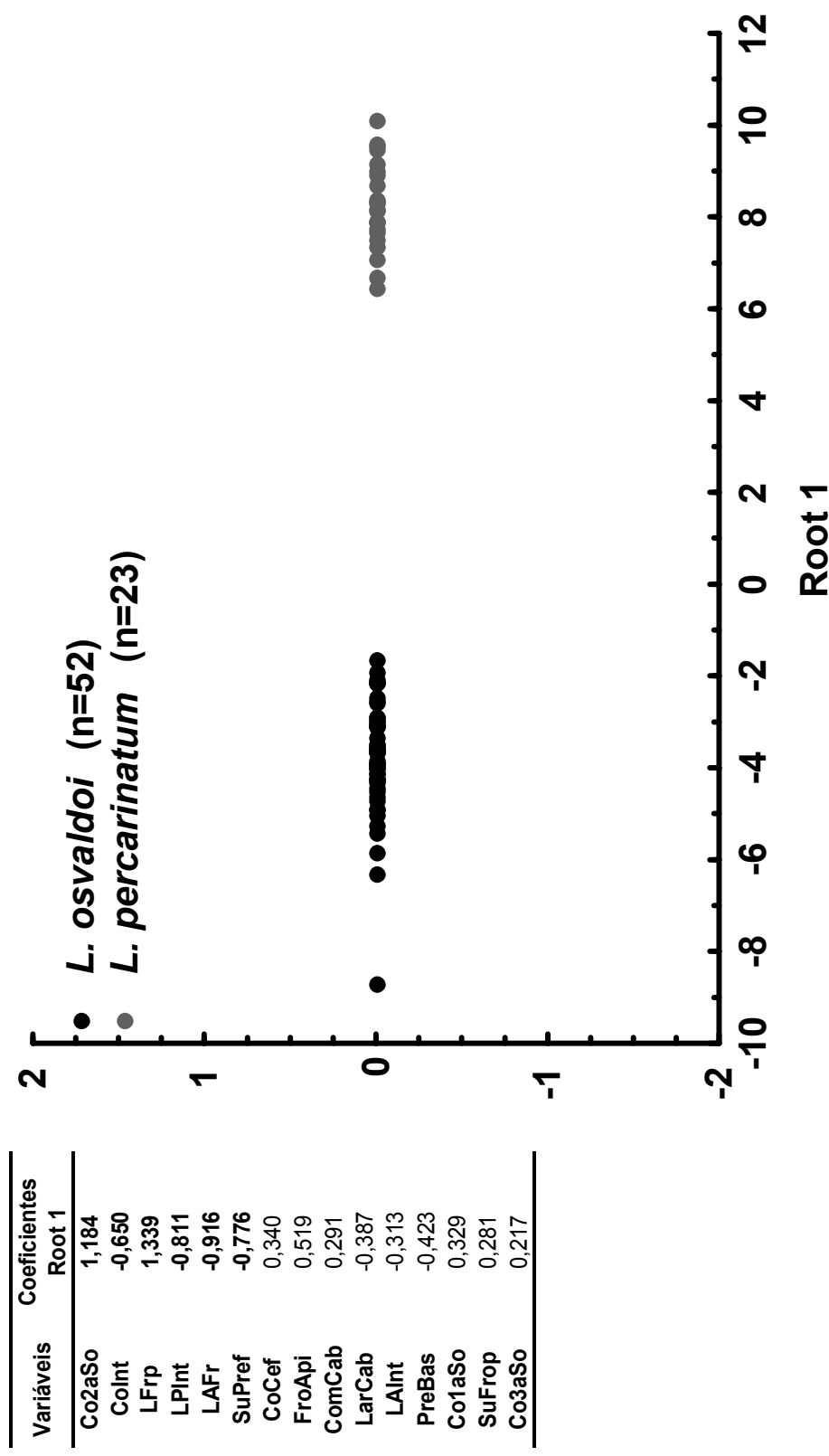


Figura 11 – Plot dos escores dos exemplares de *L. osvaldoi* e *L. percarinatum* na função discriminante e os coeficientes estandarizados das 15 variáveis que entram no modelo discriminante.



Figura 12- Da esquerda para a direita, *Lepsosoma osvaldoi* (MTR 12735) e *Lepsosoma percarinatum* (INPA 14156), demonstrando as diferenças de forma nas escamas cefálicas. Notar o maior comprimento da 2^a Supraocular (Co2aSo) e largura da Frontoparietal (LFrp) em *L. percarinatum*, e maior comprimento e largura posterior da Interparietal (CoInt e LPInt), largura anterior da Frontal (LAFr) e sutura entre as Pré-Frontais (SuPref) em *L. osvaldoi*

3. Contagem de escamas

Os resultados da contagem de escamas entre os exemplares de *L. osvaldoi* e *L. percarinatum* estão demonstrados na tabela 4. Dois exemplares de *L. osvaldoi* não foram incluídos nestes dados por apresentarem características singulares, sendo comentados a seguir:

- MTR 13266 é um exemplar da localidade “São Sebastião”, rio Abacaxis (AM). Este exemplar não apresentou poros femorais, o que indica se tratar de uma fêmea. Porém, a coloração do ventre e da cauda é vermelha, característica dos machos de *Lepsosoma* do grupo *parietale* (Molina *et al*, 2002). O exemplar é claramente juvenil, apresentando CRC = 20,2 mm.

- INPA 12895 é um exemplar da localidade “Igarapé Extrema”, rio Aripuanã (AM). Trata-se de uma fêmea que apresentou uma contagem fora dos padrões de *L. osvaldoi* nas lamelas no quarto dedo e no quarto artelho, respectivamente 13 (o número máximo de lamelas encontrado em *L. osvaldoi*) e 19 (duas lamelas a mais do que o número máximo encontrado em *L. osvaldoi*). As outras contagens estão dentro da variação de *L. osvaldoi*: 27 escamas na cinta, 33 dorsais, 23 ventrais, 9 fileiras de gulares e nenhum poro femoral. O exemplar apresenta todas as características de *L. osvaldoi*, inclusive as utilizadas neste trabalho que se distinguem de *L. percarinatum*. Outra característica interessante deste exemplar é o alto grau de deformação da escama interparietal, que apresenta inserção de duas escamas em sua porção posterior, junto às parietais. As margens laterais apresentam certo grau de curvatura e são praticamente convergentes.

Tabela 4 – Sumário da contagem de escamas dos exemplares de *L. osvaldoi* e *L. percarinatum* analisados neste estudo. O número de poros femorais se refere apenas aos machos. “a”: max – min; “b”: média ± desvio padrão.

| | | Cinta | Dorsais | Ventrais | Gulares | Poros femorais | Dedo IV | Artelho IV |
|--|---|------------|------------|------------|----------|----------------|------------|------------|
| <i>Leposoma osvaldoi</i> (n=82) | a | 29 - 24 | 35 - 30 | 24 - 20 | 10 - 7 | 16 - 10 | 13 - 9 | 17 - 13 |
| | b | 26,5 ± 1,1 | 32,4 ± 1,2 | 21,9 ± 0,9 | 9 ± 0,6 | 12,2 ± 1,4 | 10,8 ± 0,7 | 14,9 ± 1,0 |
| <i>Leposoma percarinatum</i> (n = 35) | a | 27 - 25 | 38 - 35 | 24-22 | 11 - 9 | - | 14 - 11 | 20 - 17 |
| | b | 26 ± 0,6 | 36,5 ± 0,8 | 23,1 ± 0,7 | 10 ± 0,5 | - | 12,5 ± 0,6 | 19,4 ± 0,8 |

4. Variação intraespecífica em *Leposoma osvaldoi*

4.1. Regressões com Comprimento Rostro – Cloacal (CRC)

Seis medidas morfométricas estiveram significativamente relacionadas com o CRC (Tabela 5 e 6, Figura 13), apesar de todas apresentarem um valor de R² relativamente baixo, indicando que outras fontes de variação podem estar atuando nestas variáveis.

Tabela 5 – Resumo estatístico das regressões das medidas morfométricas com o CRC (** 0,050 < p < 0,010; *** p < 0,010)

| Variáveis | R² | F | p |
|------------------|----------------------|---------------|-----------------|
| CoInt | 0,037 | 2,446 | 0,123 |
| LAInt | 0,000 | 0,006 | 0,937 |
| LPInt | 0,022 | 1,398 | 0,241 |
| CoPE | 0,183 | 14,102 | 0,000*** |
| CoPD | 0,142 | 10,409 | 0,002*** |
| SuFrop | 0,029 | 1,860 | 0,177 |
| CoFrp | 0,000 | 0,000 | 1,000 |
| LFrp | 0,007 | 0,452 | 0,504 |
| SuPref | 0,012 | 0,791 | 0,377 |
| CoFr | 0,000 | 0,002 | 0,966 |
| LAFr | 0,066 | 4,432 | 0,039** |
| LPFr | 0,000 | 0,007 | 0,936 |
| Co1aSo | 0,010 | 0,630 | 0,430 |
| Co2aSo | 0,016 | 1,004 | 0,320 |
| Co3aSo | 0,032 | 2,053 | 0,157 |
| LarCab | 0,071 | 4,812 | 0,032** |
| CoCef | 0,100 | 6,976 | 0,010** |
| ComCab | 0,205 | 16,225 | 0,000*** |

Tabela 6 – Resumo estatístico das regressões dos ângulos com o CRC.

| Ângulos | R² | F | p |
|----------------|----------------------|----------|----------|
| IntApi | 0,038 | 3,160 | 0,079 |
| IntBas | 0,006 | 0,419 | 0,519 |
| FropBas | 0,002 | 0,166 | 0,685 |
| FroApi | 0,008 | 0,664 | 0,417 |
| PreBas | 0,000 | 0,035 | 0,851 |

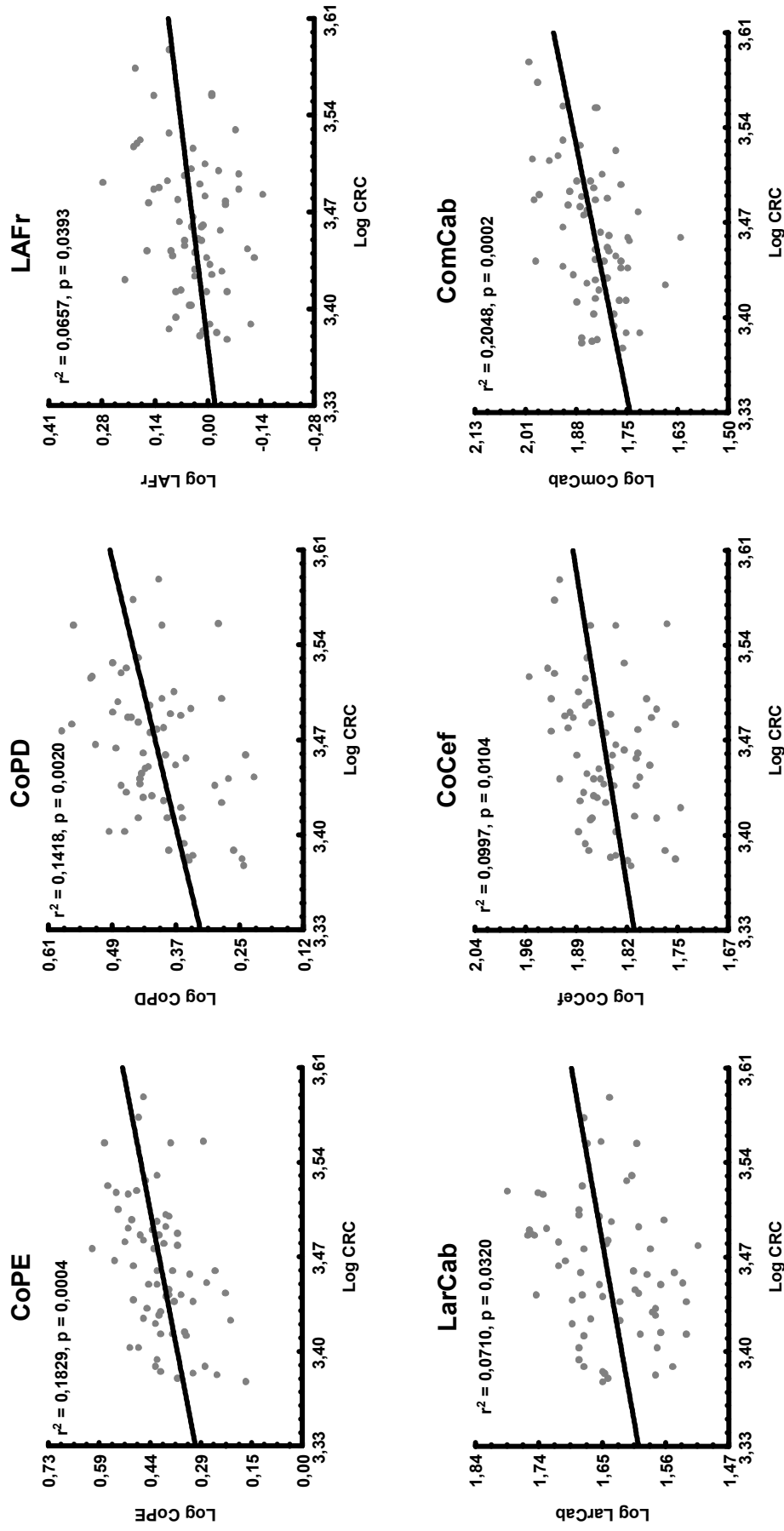


Figura 13 – Scatterplots das regressões significativas entre as variáveis e o Comprimento Rostro – Cloacal (CRC).

4.2. Dimorfismo sexual em *Leposoma osvaldoi*

4.2.1. Variáveis relacionadas com o tamanho corporal

As seis variáveis que apresentaram relação significativa com o CRC (CoPE, CoPD, LAFr, LarCab, CoCef e ComCab) foram analisadas quanto ao dimorfismo sexual por meio de Análises de Covariância (ANCOVA) (Tabela 7). Neste caso, a covariável utilizada foi o CRC. Foram estudados 65 exemplares adultos de *L. osvaldoi*, sendo 23 fêmeas e 42 machos, provenientes de 16 localidades.

Uma variável estudada (CoPD) violou a premissa de homogeneidade de inclinações da ANCOVA (interação significativa entre sexo e CRC; $F = 4,10$, $p = 0,04$) e não foi analisada quanto ao dimorfismo. Como a variável CoPE apresenta uma correlação significativa com CoPD (Índice de Correlação de Pearson = 0,85), visto que são variáveis simétricas, obtidas a partir da medida de uma mesma estrutura em lados diferentes do corpo, foi decidido não analisar também o dimorfismo em CoPE, apesar desta não apresentar interação significativa entre sexo e CRC ($F = 2,26$; $p = 0,13$).

As variáveis LAFr e CoCef diferiram significativamente entre machos e fêmeas, porém as regressões dos valores destas variáveis com o CRC nos machos foi marginalmente significativa (LAFr – $p = 0,071$; CoCef – $p = 0,105$), violando outra premissa da ANCOVA, de que ambos os grupos se apresentem relacionados com a covariável. Portanto, a significância do dimorfismo sexual entre LAFr e CoCef deve ser tomada com cautela. Por outro lado, a variável LarCab não violou nenhuma premissa e apresentou um forte dimorfismo sexual, evidenciado pelo elevado valor de F, sendo que machos apresentaram a cabeça significativamente mais larga do que fêmeas (fig. 14).

Tabela 7 – Valores de F e p das Análises de Covariância (ANCOVA) em quatro variáveis de medidas morfométricas em *Leposoma osvaldoi*. (***) $p < 0,01$; ** $0,05 < p < 0,01$).

| Medidas | F | p |
|---------|--------|----------|
| LAFr | 19,231 | 0,000*** |
| LarCab | 60,574 | 0,000*** |
| CoCef | 6,708 | 0,012** |
| ComCab | 1,673 | 0,201 |

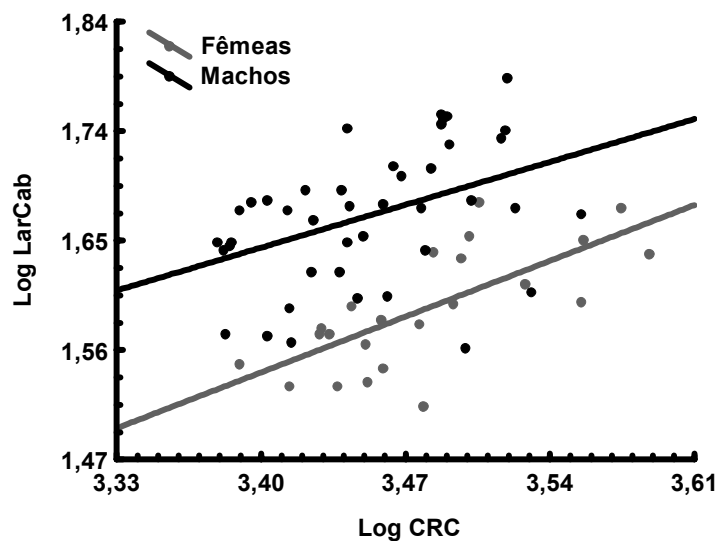


Figura 14– Largura da cabeça (LarCab) em machos e fêmeas de *Leposoma osvaldoi* em função do Comprimento Rostro-Cloacal (CRC), mostrando o forte efeito do sexo nesta variável.

Outra variável que apresentou dimorfismo sexual em *L. osvaldoi* foi o próprio comprimento rostro-cloacal (CRC), que foi significativamente maior em fêmeas (ANOVA; $F = 4,4$; $p = 0,04$) (figura 15).

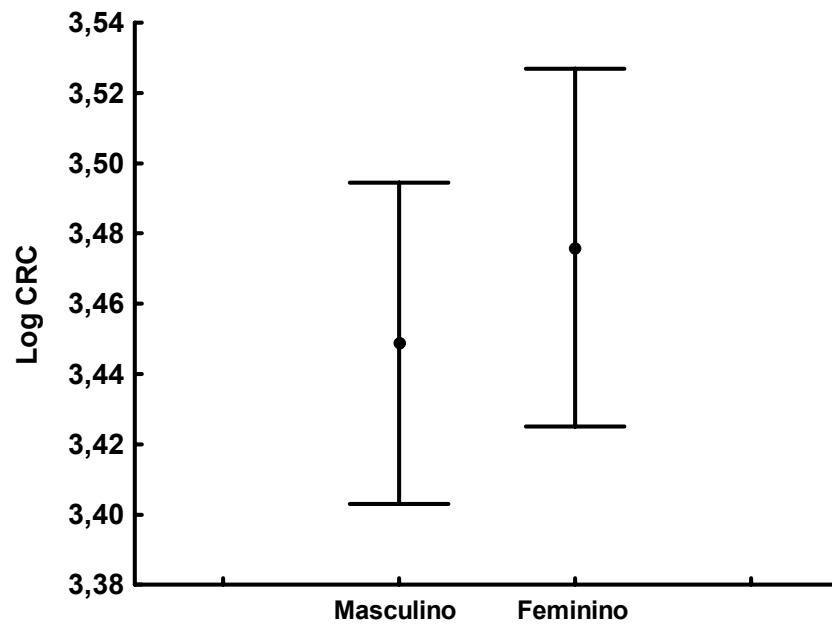


Figura 15 –Média e desvio padrão do Comprimento Rostro-Cloacal (CRC) em machos e fêmeas de *Leposoma osvaldoi*.

4.2.2. Variáveis não relacionadas com o tamanho corporal

No total, 12 variáveis de medidas morfométricas que não estiveram relacionadas com o tamanho corporal e as 5 variáveis de ângulos foram estudadas quanto à presença de dimorfismo sexual através da Análise de Variância Simples (ANOVA) (Tabelas 8 e 9, Figura 16).

Tabela 8 – Resultados das Análises de Variância entre machos e fêmeas para 12 variáveis de medidas morfométricas. (***) - $p < 0,01$)

| Medidas | F | p |
|----------------|---------------|-----------------|
| CoInt | 3,387 | 0,071 |
| LAInt | 1,642 | 0,206 |
| LPInt | 0,010 | 0,920 |
| SuFrop | 1,868 | 0,178 |
| CoFrp | 9,708 | 0,003*** |
| LFrp | 8,912 | 0,004*** |
| SuPref | 1,171 | 0,284 |
| CoFr | 0,747 | 0,391 |
| LPFr | 11,131 | 0,002*** |
| Co1aSo | 1,668 | 0,202 |
| Co2aSo | 2,191 | 0,145 |
| Co3aSo | 1,192 | 0,280 |

Tabela 9 – Resultados das Análises de Variância entre machos e fêmeas para 5 variáveis de ângulos.

| Ângulos | F | p |
|----------------|----------|----------|
| IntApi | 3,060 | 0,084 |
| IntBas | 0,000 | 0,997 |
| FropBas | 2,177 | 0,144 |
| FroApi | 1,531 | 0,220 |
| PreBas | 0,221 | 0,639 |

Das 17 variáveis estudadas (medidas e ângulos), apenas três variáveis de medidas apresentaram dimorfismo sexual significativo (CoFrp, LFrp e LPFr). Esse dimorfismo foi bem acentuado, sendo evidenciado pelos altos valores de F nestas variáveis. Nas três variáveis, os valores relativos aos machos foram significativamente maiores que nas fêmeas (Fig. 16).

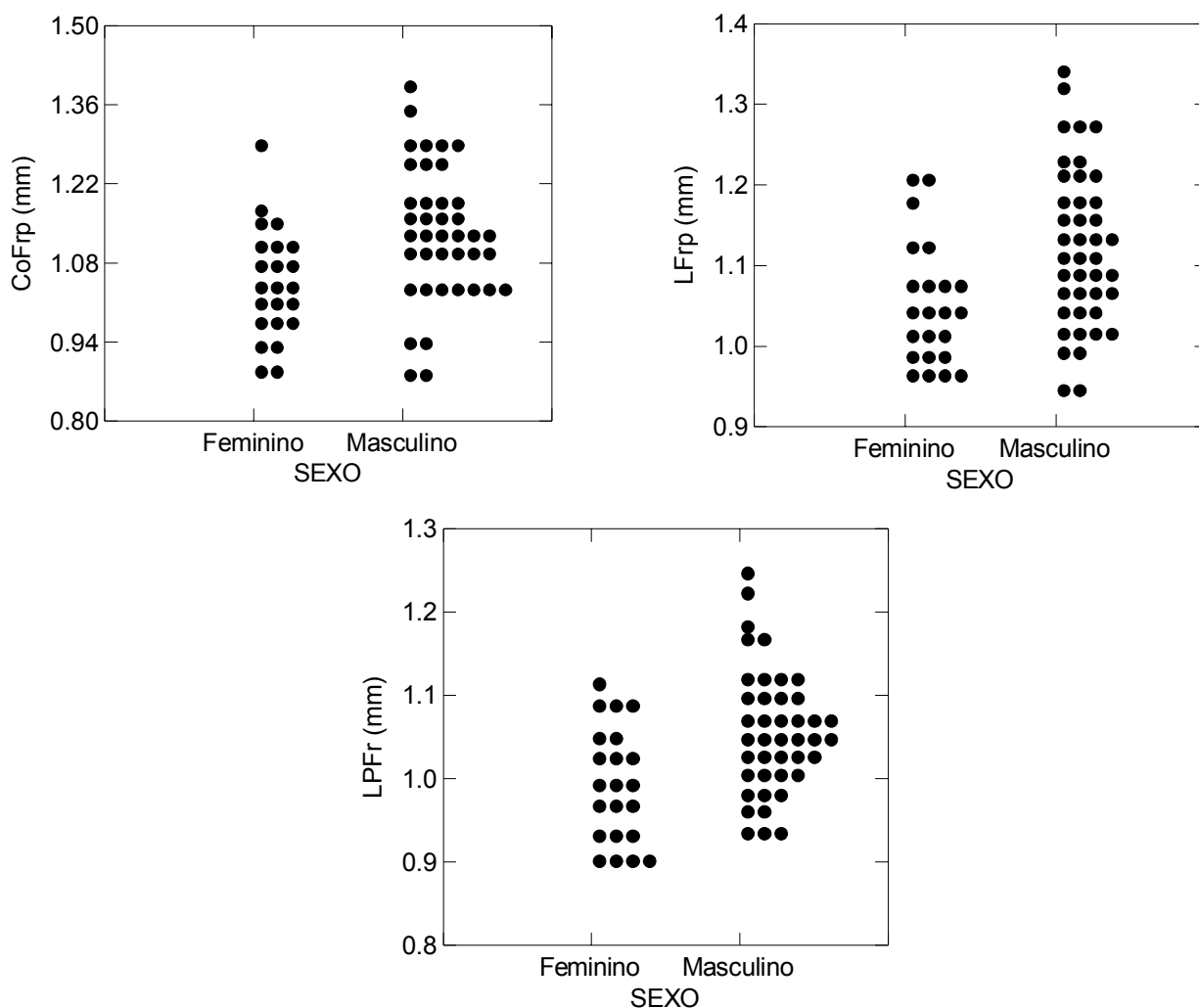


Figura 16 – Gráficos de freqüências dos valores das variáveis CoFrp, LFrp e LPFr , que apresentaram diferenças significativas entre machos e fêmeas.

4.3. Variação em margens opostas dos rios Madeira e Aripuanã

Apenas as variáveis que não estiveram significativamente relacionadas ao tamanho nem ao sexo foram selecionadas para a análise da variação em margens opostas. A discriminação entre os exemplares provenientes das quatro diferentes regiões é significativa (Wilks' Lambda = 0,008; $F = 4,583$; $p < 0,001$), demonstrando que, na escala geográfica estudada nesta análise, a posição do animal em relação aos três principais rios representa uma importante fonte de variação nos dados.

Das 14 variáveis inicialmente consideradas, apenas 10 entraram no modelo, uma vez que as outras quatro variáveis não apresentaram um valor de $F > 1,00$, sendo, portanto, excluídas. As variáveis que mais contribuíram para a discriminação total entre regiões foram, em ordem de importância, SuFrop, LPInt, CoFr, LAInt e CoInt (Tabela 10), demonstrando que as medidas das escamas interparietal e frontal, assim como a sutura entre as escamas frontoparietais, possuem grande importância na discriminação entre os exemplares das quatro regiões analisadas.

Tabela 10 – Contribuição individual e tolerância de cada variável para a discriminação entre as quatro regiões biogeográficas. As variáveis que apresentaram maior contribuição individual estão em negrito.

| Variáveis | Wilks' Lambda | Wilks' Lambda parcial | F | p | Tolerância |
|---------------|---------------|-----------------------|---------------|--------------|--------------|
| SuFrop | 0,031 | 0,260 | 10,411 | 0,002 | 0,155 |
| PreBas | 0,012 | 0,685 | 1,685 | 0,227 | 0,364 |
| FropBas | 0,014 | 0,561 | 2,870 | 0,085 | 0,281 |
| CoFr | 0,022 | 0,362 | 6,460 | 0,009 | 0,059 |
| CoInt | 0,019 | 0,426 | 4,938 | 0,021 | 0,109 |
| LPInt | 0,024 | 0,329 | 7,470 | 0,005 | 0,187 |
| LAInt | 0,020 | 0,410 | 5,283 | 0,017 | 0,301 |
| Co2aSo | 0,015 | 0,537 | 3,161 | 0,068 | 0,236 |
| Co3aSo | 0,012 | 0,659 | 1,896 | 0,189 | 0,521 |
| IntApi | 0,011 | 0,764 | 1,132 | 0,379 | 0,131 |

Como quatro regiões foram comparadas, três funções discriminantes foram computadas, porém as duas primeiras funções combinadas explicaram 98,2% da variação nos dados, ou seja, elas explicam 98,2% de todo o poder discriminante da análise, portanto, apenas as duas primeiras funções serão interpretadas biologicamente. Entre as duas primeiras funções, a primeira contou com 83,7% de todo poder discriminante, sendo, portanto, a função mais importante na discriminação entre as regiões.

A primeira função diferencia fortemente dois agrupamentos de regiões, sendo o primeiro formado pelas regiões MEM e MEA2 e caracterizado por possuir escores negativos na primeira função. O segundo agrupamento, formado pelas regiões MEA1 e MDA, é caracterizado por possuir escores positivos na primeira função (Figura 17). Um

segundo nível de discriminância na primeira função, mais sutil, ocorre no interior dos agrupamentos, porém as regiões de cada agrupamento se diferenciam mais claramente na segunda função, sendo que MEA 2 e MDA tendem a apresentar escores positivos e as regiões MEA1 e MEM tendem a apresentar valores negativos nesta função (Figura 17).

Analisando os coeficientes estandardizados de cada variável nas duas funções discriminantes, que informam com qual das funções a variável está mais correlacionada, a magnitude da relação e a direção de mudança dos valores da variável, é possível ver que a maioria das variáveis está mais correlacionada com a primeira função. As cinco primeiras variáveis que apresentam maior peso nesta função foram, em ordem de importância, CoFr, CoInt, SuFrop, LPInt, LAInt,. Os sinais dos coeficientes destas variáveis na primeira função diferem entre si, o que indica que a direção de mudança dos valores é diferente entre as variáveis. Sendo assim, a primeira função é marcada por apresentar coeficientes positivos em CoFr, SuFrop e LAInt, ou seja, os pontos à direita do gráfico tendem a apresentar os maiores valores destas variáveis. CoInt e LPInt apresentam coeficientes negativos, ou seja, os pontos à esquerda do gráfico tendem a apresentar os menores valores destas variáveis. A segunda função parece ser fortemente marcada pela variável CoFr, que apresenta coeficiente positivo nesta função, ou seja, pontos na parte superior do gráfico tendem a apresentar maiores valores nesta variável.

A região que apresentou discriminação maior e mais clara em ambas as funções, mas principalmente na primeira, foi MEA2 (Figura 17). Para facilitar a visualização de como os valores das variáveis mais importantes para a discriminação se distribuem entre as regiões, são apresentados gráficos de média e desvio padrão dos valores das variáveis em cada região (Figura 18).

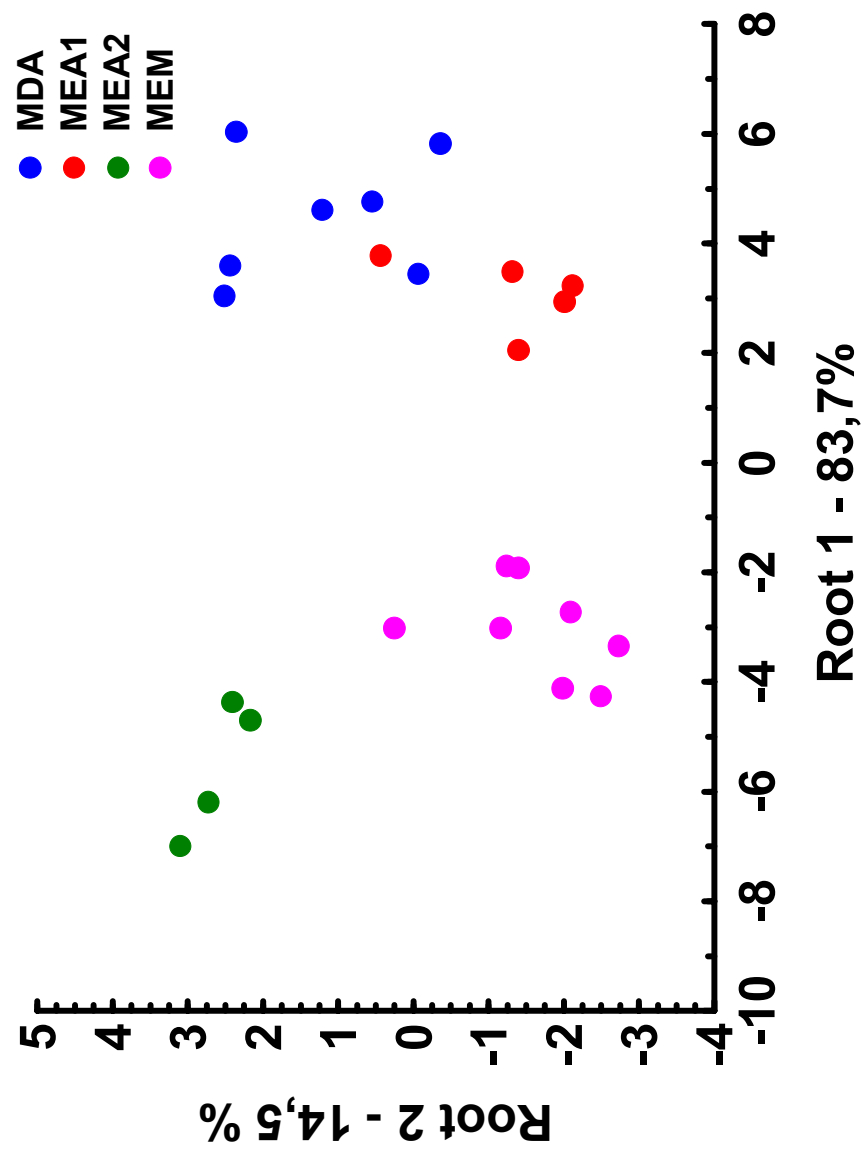


Figura 17 – Scatterplot dos escores de exemplares das quatro regiões analisadas nas duas principais funções discriminantes e os coeficientes estandarizados nas duas funções discriminantes das dez variáveis que entraram no modelo discriminante.

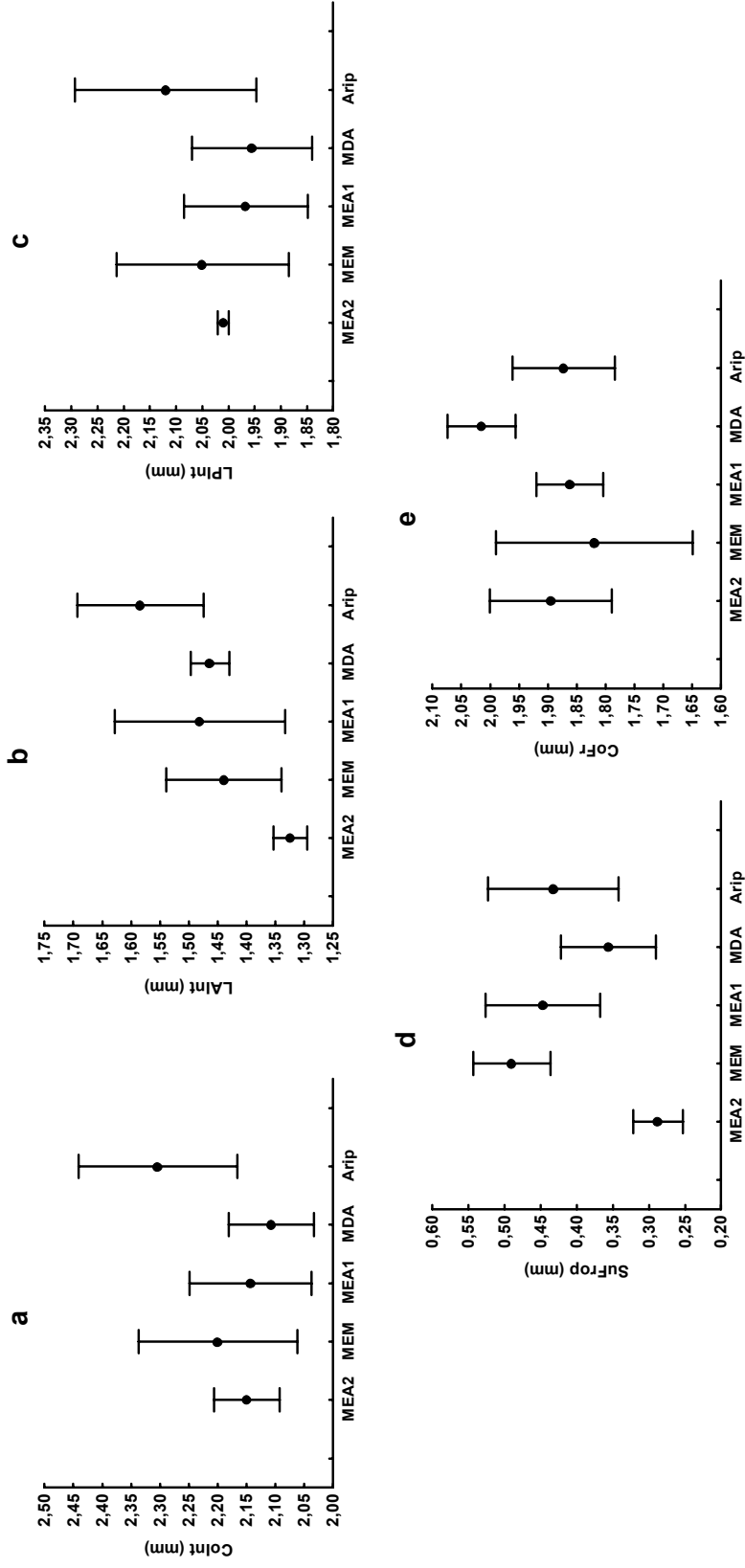


Figura 18 – Média e desvio padrão dos valores das variáveis mais importantes para a discriminação entre as regiões biogeográficas. A localidade Aripuanã (“Arip”) foi incluída para fins comparativos. (“a” - Comprimento da interparietal (CoInt); “b” - Largura anterior da interparietal (LAInt); “c” - Largura posterior da interparietal (LPInt); “d”- Sutura entre as frontoparietais (SuFrop); “e”- Comprimento da frontal (CoFr).

Analisando a distribuição das variáveis em cada uma das áreas analisadas (figura 18), novamente se constata, como havia sido indicado pela análise discriminante, que a região MEA2 apresenta maior diferenciação entre as regiões analisadas. Os exemplares desta região são caracterizados por possuírem valores extremamente baixos de sutura das frontoparietais (fig. 18 – d) e valores também baixos de largura anterior da interparietal (fig. 18 – b). A região MDA também apresentou uma diferenciação grande entre as outras regiões, sendo caracterizada por apresentar altos valores de comprimento da frontal (fig. 18 – e), que foi a variável que mais contribuiu para a discriminação total entre as regiões. Os altos valores desta variável em MDA parecem explicar em parte esse resultado. Exemplares da região MEM, por sua vez, são caracterizados por possuírem altos valores de sutura das frontoparietais (fig. 18 – d). A sutura da frontoparietal de exemplares das regiões MEA1 e MDA apresentou valores intermediários em comparação a MEA2 e MEM, porém estas apresentam grande diferença, sendo que MEA 1 apresenta valores maiores que MDA. A amostra de Aripuanã, apesar de não ter entrado na análise da função discriminante, apresentou a maior escama interparietal dos grupos analisados, possuindo valores distintamente maiores das três medidas feitas nesta escama, comprimento, largura anterior e largura posterior (fig 18 – a,b,c).

DISCUSSÃO

1. Diferenciação entre *L. osvaldoi* e *L. percarinatum*

A metodologia proposta no presente trabalho demonstrou grande utilidade em apontar características diagnósticas entre as duas espécies analisadas, *Leposoma osvaldoi* e *Leposoma percarinatum*. Algumas destas diferenças já haviam sido registradas em trabalhos anteriores, porém de forma descritiva. Já era conhecido, por exemplo, que *L. percarinatum* apresenta a escama interparietal com margens laterais paralelas, além de ser mais comprida do que larga, distinguindo-se de todas as outras espécies do grupo *parietale*, que apresentam margens divergentes (Ruibal, 1952; Uzzel & Barry, 1971; Avila-Pires, 1995; Molina *et al*, 2002; Rodrigues & Avila-Pires, 2005), ou seja,

apresentam maior largura posterior. Neste estudo, foi verificado que a escama interparietal de *L. osvaldoi* é significativamente mais comprida e mais larga posteriormente do que a de *L. percarinatum*.

Um dos poucos estudos em que a diferença de tamanho e de forma da escama interparietal de *Leposoma* foi quantificada foi o de Uzzel & Barry (1971). Estes autores compararam as mesmas três medidas da escama interparietal utilizadas neste estudo entre *L. percarinatum* e *L. guianense*. Os resultados encontrados foram semelhantes aos deste trabalho, visto que a escama interparietal de *L. guianense* apresentou maior comprimento e maior área do que a de *L. percarinatum* (Uzzel & Barry, 1971). Avila-Pires (1995) quantificou as mesmas medidas da escama interparietal em seis exemplares de *L. osvaldoi* e plotou os dados nos gráficos fornecidos por Uzzel & Barry (1971), sendo que *L. osvaldoi* pareceu ter valores intermediários entre *L. guianense* e *L. percarinatum*. Outra diferença bem documentada entre *L. percarinatum* e outras espécies do grupo *parietale* diz respeito à pequena sutura entre as escamas pré-frontais de *L. percarinatum* em comparação com as outras espécies (Avila-Pires, 1995). No presente estudo, foi verificado que este é um importante caráter na distinção entre *L. percarinatum* e *L. osvaldoi*.

O comprimento da 2ª supraocular e a largura da escama frontoparietal, ambos apresentando seus maiores valores em *L. percarinatum*, não são historicamente utilizados na literatura como caracteres diagnósticos entre as espécies de *Leposoma* do grupo *parietale*, apesar de serem os caracteres que apresentaram maior distinção entre as duas espécies aqui analisadas. Essa diferenciação, ao menos no comprimento da 2ª supraocular, não parece exclusiva a *L. osvaldoi* e *L. percarinatum*. Analisando visualmente as pranchas de outras espécies do grupo *parietale* fornecidas por Avila-Pires (1995) (*L. guianense*, *L. parietale* e *L. snethlageae*), Molina *et al* (2002) (*L. hexalepis*) e Rodrigues & Avila-Pires (2005) (*L. ferreirai*) em relação ao comprimento da 2ª supraocular, constatei que três das cinco espécies apresentam uma grande 2ª supraocular (*L. guianense*, *L. hexalepis* e *L. ferreirai*), mais parecida com *L. percarinatum*, e duas espécies (*L. parietale* e *L. snethlageae*) apresentam pequena 2ª supraocular, mais parecida com *L. osvaldoi*. Apesar de essa constatação ter sido feita apenas com base nas

pranchas disponíveis na literatura, que representa um único exemplar, e sem ter analisado diretamente nenhum exemplar destas cinco espécies, com base nos dados apresentados aqui parece razoável supor que esse caráter pode apresentar uma variação grande entre as espécies de *Leposoma*. Proponho, portanto, que futuros estudos sobre a taxonomia e a relação filogenética das espécies do grupo *parietale* investiguem com mais detalhes a variação deste caráter entre as diferentes espécies.

Em relação à largura da escama frontoparietal, é possível perceber, com base nas pranchas acima citadas, que existe também uma variação grande deste caráter entre as espécies do grupo *parietale*, porém essa variação é mais sutil e de difícil detecção visual, de forma que necessita ser estudada quantitativamente a fim de que sua variação possa ser captada. Entre *L. osvaldoi* e *L. percarinatum*, é nítido que a diferença entre os valores desta variável se deve a uma mudança na forma da escama como um todo, e não exclusivamente ao aumento da largura da frontoparietal de uma espécie para a outra. Nesse sentido, metodologias de análise da variação na forma das escamas, como a morfometria geométrica (Monteiro & Reis, 1999), ao invés da simples obtenção de medidas lineares, parecem ser mais apropriadas para investigar diferenças entre as escamas frontoparietais das espécies de *Leposoma* do grupo *parietale*. Na verdade, esse argumento pode ser ampliado para todas as escamas cefálicas analisadas do gênero *Leposoma*. Durante a execução deste trabalho, percebi que a disposição das escamas cefálicas de *Leposoma* levam à formação de diversos marcos anatômicos, que são considerados os tipos de dados mais ricos em informação utilizados pelos métodos de morfometria geométrica (Monteiro & Reis, 1999). A morfometria geométrica trabalha com a variação nas coordenadas de marcos anatômicos em um eixo cartesiano (Monteiro & Reis, 1999), ao invés da distância linear entre pontos, que, em última análise, foi o método utilizado por este trabalho. Sendo assim, a morfometria geométrica é muito mais sensível à variação na forma da escama, uma vez que medidas lineares não necessariamente refletem uma mudança de forma; a forma pode mudar, mas algumas dimensões podem ser iguais. Uma das vantagens da obtenção de fotos da cabeça é que elas permitem a aplicação de ambas as metodologias, tanto a morfometria tradicional,

como foi o caso deste estudo, quanto à morfometria geométrica, sendo interessante haver um trabalho de comparação das conclusões finais obtidas a partir das duas metodologias.

Apesar disso, a metodologia utilizada neste estudo foi sensível e acurada o suficiente para detectar a variação da largura da escama frontoparietal, que pode ser considerada de difícil detecção quando apenas métodos subjetivos de comparação são empregados. Sendo assim, proponho que futuros trabalhos de revisão da taxonomia de *Leposoma* quantifiquem a variação nas medidas das escamas que mais contribuíram para a separação de *L. osvaldoi* e *L. percarinatum*, ou seja, as escamas interparietal, frontoparietal, assim como sua sutura mediana, o comprimento da 2ª supraocular e a sutura entre as escamas pré-frontais, que parecem apresentar grande variação entre as espécies de *Leposoma* do grupo *parietale*. Proponho também que técnicas de morfometria geométrica sejam aplicadas a fim de captar a mudança na forma e disposição das escamas cefálicas, não só entre as espécies de *Leposoma*, mas em toda a família Gymnophthalmidae, estabelecendo assim uma nova linha de pesquisa que pode trazer resultados importantes para a taxonomia e a sistemática deste grupo.

2. Dimorfismo sexual em *Leposoma osvaldoi*

A variável que apresentou dimorfismo sexual mais intenso em *L. osvaldoi* foi a largura da cabeça. A diferença na largura da cabeça entre machos e fêmeas não havia sido registrada ainda para o gênero *Leposoma*, porém Vitt & Avila-Pires (1998) encontraram um resultado semelhante para *Neusticurus juruazensis*, também da família Gymnophthalmidae, onde machos apresentaram a cabeça significativamente mais larga que fêmeas. A escama frontal, assim como a frontoparietal, também apresentaram dimorfismo sexual, embora com intensidade menor. Na escama frontal, tanto a largura anterior como a largura posterior foram significativamente maiores em machos do que em fêmeas, assim como a largura da frontoparietal. A diferença na largura destas escamas pode ser um reflexo da diferença na largura da própria cabeça entre machos e fêmeas, o que mudaria a forma destas escamas. Ao analisar a função discriminante entre *L. osvaldoi* e *L. percarinatum*, constata-se que a largura da cabeça tende a ser menor na última

espécie. Como *L. percarinatum* é uma espécie partenogenética, onde apenas fêmeas são conhecidas, a cabeça mais afilada (menos larga) provavelmente representa um caráter que se manteve desde o evento (ou eventos) de hibridização que levou à formação de *L. percarinatum*; neste caso, é esperado que a espécie da fêmea que esteve envolvida no evento de hibridização também apresentasse esse dimorfismo sexual.

O comprimento rostro-cloacal (CRC) também diferiu significativamente entre machos e fêmeas de *L. osvaldoi*, sendo que, de maneira geral, as fêmeas são maiores que os machos. Esse resultado também foi encontrado em *N. juruazensis* (Vitt & Avila-Pires, 1998), e os autores concluíram que provavelmente tanto as diferenças na cabeça quanto no tamanho corporal refletem as conseqüências da seleção sexual que ocorre de forma similar em outras espécies de lagartos (Anderson & Vitt, 1990).

3. Variação geográfica em *Leposoma osvaldoi*

As análises das características morfométricas de exemplares de margens opostas dos rios Madeira, Aripuanã e Roosevelt indicaram que provavelmente indivíduos de *L. osvaldoi* das regiões consideradas pertencem a populações distintas, sendo mais parecidos entre si do que com indivíduos das margens diretamente opostas a esses rios. Essas populações parecem diferir principalmente no comprimento e largura anterior e posterior da escama interparietal, na sutura entre as frontoparietais e no comprimento da frontal. No entanto, os resultados obtidos neste trabalho não podem ser considerados conclusivos devido a alguns fatores críticos, como o baixo número de exemplares adultos utilizados para testar essa hipótese. O número total de indivíduos nas quatro regiões estudadas foi 24. Como computacionalmente a análise discriminante se assemelha muito a uma MANOVA, comparando se os centróides de cada grupo diferem em um espaço multidimensional, resultados robustos seriam obtidos se 24 fosse o número de indivíduos disponíveis para *cada uma* das regiões testadas. Outro ponto desfavorável para o teste foi o número de réplicas espaciais de cada região, ou seja, o número de localidades amostradas. Em duas regiões (MEM e MEA2), foram estudados exemplares de apenas uma localidade, de modo que provavelmente a variação total da região não foi

contemplada na análise. No caso da região MEA2, a variação da localidade “ProjE” foi obtida com apenas quatro indivíduos, que é um valor baixo. Apenas a região MDA parece ter sido devidamente amostrada, com três localidades (Cipo, Extr e ProjD) sendo amostradas ao longo da margem direita do rio Aripuanã.

Apesar destes pontos desfavoráveis, os resultados encontrados indicam que os afluentes do rio Madeira podem possuir um papel importante na diversificação de *L. osvaldoi*. A variação no tamanho e na forma das escamas cefálicas na região é grande e parece estar relacionada com a presença dos rios. A falta de amostras no interior dos grandes interflúvios, como o Madeira – Tapajós, reflete o conhecimento atual sobre a diversidade herpetológica amazônica, onde grandes lacunas de coletas representam um obstáculo para estudos sobre os padrões e os processos determinantes da variação morfológica em uma escala regional, como é o caso do presente estudo. Muitas vezes, incluindo este estudo, diversas localidades são representadas por apenas um ou dois exemplares, o que é esperado dada as dificuldades de coleta na região amazônica. Neste contexto, a morfometria geométrica é uma técnica que permite a obtenção de resultados mais robustos quando a amostragem é deficiente, uma vez que uma configuração de marcos anatômicos de apenas um exemplar é mais informativa do que um conjunto de medidas lineares deste mesmo exemplar.

Alguns caracteres medidos neste estudo possuem uma variação interessante entre as populações de *L. osvaldoi* analisadas. Um exemplo ocorre com a comparação entre a sutura das frontoparietais e a sutura das préfrontais. Na descrição de *L. osvaldoi* Avila-Pires, 1995, os exemplares analisados pela autora, provenientes do estado de Rondônia, possuem a sutura entre as frontoparietais de mesmo tamanho ou maior do que a sutura entre as préfrontais, sendo esse um dos caracteres diagnósticos da espécie utilizados pela autora. Caso a razão entre a medida da sutura das préfrontais e das frontoparietais fosse calculada para os exemplares estudados em Avila-Pires (1995), provavelmente seriam encontrados valores menores ou iguais a um, baseado na descrição dos exemplares fornecida pela autora. Essa razão foi calculada para todos os exemplares analisados neste estudo, sendo os resultados aqui apresentados. A razão entre a sutura das préfrontais e a

sutura das frontoparietais variou de 1,84 (frontoparietal *menor* que préfrontal) até 0,48 (frontoparietal maior que préfrontal), estendendo a variação desse caráter em *L. osvaldoi*.

Em alguns casos, esse caráter mostrou grande variação dentro de uma mesma localidade, por exemplo, nas localidades “Açú” e “Arip”, ambas bem amostradas (ver tabela 2), a variação encontrada foi próxima à variação total, respectivamente 1,27 – 0,59 e 1,37 – 0,50. Porém, a utilidade deste caráter na delimitação de populações distintas de *L. osvaldoi* é contemplada após a análise dos exemplares da localidade “ProjE” (região MEA2 na análise discriminante), onde esta variação foi de 1,7 – 1,2; ou seja, dos quatro exemplares desta localidade, três estão acima do limite superior das duas localidades mais bem amostradas e o quarto está bem próximo deste limite. É digno de nota que uma destas localidades, “Arip”, está situada alguns graus ao sul de ProjE, na margem direita do alto Madeira. Não obstante, os exemplares de “ProjE” apresentam claramente alguns dos menores valores da sutura entre as frontoparietais de toda a amostra e alguns dos maiores valores da sutura entre as préfrontais, explicando os altos valores da razão entre as duas variáveis nesta localidade. Esse resultado, como foi indicado pela análise discriminante, situam o interflúvio entre os rios Aripuanã e Roosevelt como possuidor dos exemplares mais diferenciados da bacia do rio Madeira. Outra variável que contribui significativamente nessa constatação é a largura anterior da interparietal (LAI_{int}), que é baixa nestes exemplares, fornecendo para a escama interparietal um formato quase triangular. Amostras de outras localidades deste interflúvio, obtidas segundo o desenho experimental acima citado, devem indicar se realmente os rios Aripuanã e Roosevelt delimitam uma população altamente diferenciada de *L. osvaldoi* ou não.

A questão dos rios como fator de diversificação em *L. osvaldoi* está, na verdade, inserida em uma questão maior. Como se deu a história evolutiva do gênero *Leposoma* na América do Sul? Essa é uma questão que só pode ser resolvida a partir de duas linhas de pesquisa, uma que trata da clarificação da taxonomia de *Leposoma*, a partir da descrição de espécies novas e suas respectivas distribuições, e outra que elucida as relações de parentesco entre estas espécies. Atualmente, diversos avanços têm sido realizados no primeiro quesito (Avila-Pires, 1995; Rodrigues, 1997; Rodrigues & Borges, 1997;

Rodrigues *et al* 2002a, 2002b; Molina *et al*, 2002; Rodrigues & Avila-Pires, 2005), porém, uma análise filogenética de *Leposoma* ainda não foi realizada, o que dificulta a identificação dos principais eventos de cladogênese neste gênero. A existência de dois grupos de espécie de *Leposoma* com distribuição descontínua (grupo *parietale* na Amazônia e grupo *scincoides* distribuído através da Mata Atlântica), além da evidência de monofiletismo destes dois grupos obtida a partir da análise de cariótipo (Pellegrino *et al*, 1999), indicam a ocorrência de um evento basal de separação entre as duas linhagens de *Leposoma*, em virtude da ausência de contato entre os dois biomas. As evidências de eventos posteriores, que geraram a diversidade de espécies conhecida nas duas linhagens, são escassas.

No grupo *scincoides* da Mata Atlântica, Rodrigues *et al.* (1997; 2002b) forneceram fortes evidências de que os eventos de especiação que resultaram na formação das espécies *L. baturitensis*, *L. puk* e *L. nanodactylus*, ambas com alto grau de endemismo e com distribuições restritas às Serras do Baturité, Ceará (*L. baturitensis*), e do Teimoso, Bahia (*L. puk* e *L. nanodactylus*), estão ligados à persistência do ambiente florestal nestas serras durante as flutuações climáticas do quarternário, que causaram a expansão do ambiente savânico nas terras baixas. As terras altas, nestes casos, atuaram como refúgios que resultaram no surgimento destas espécies. Um cenário semelhante pode ser hipotetizado para o surgimento de linhagens evolutivas distintas de *L. osvaldoi* na bacia do Madeira. De acordo com essa hipótese, durante períodos de clima mais seco, as serras situadas à sudeste da bacia no escudo central brasileiro permaneceram florestadas, enquanto nas terras baixas da bacia sedimentar, através das quais hoje corre o rio Madeira, assim como nos planaltos em altitudes mais baixas do escudo central, ocorreu a expansão savânica. Exemplos de possíveis refúgios são a Serra dos Apiacás, ao norte do Mato Grosso e a Serra das Onças, que divide os estados do Mato Grosso e Rondônia. Nesse cenário, rios como o Roosevelt e o Aripuanã estariam atuando como barreiras secundárias à dispersão das linhagens formadas nestes refúgios florestais. Aqui, é digno de nota registrar que este trabalho não possui elementos suficientes para corroborar esta hipótese, em relação tanto à identificação de linhagens evolutivas de *L. osvaldoi* (poucas amostras foram estudadas) quanto à caracterização de paleoambientes

do sudeste amazônico. Porém, dados os resultados, acredito que essa hipótese mereça ser estudada mais profundamente.

Novos exemplares de localidades ao sudeste da Amazônia brasileira, principalmente em regiões serranas, poderão contribuir significativamente para o conhecimento da identidade, formação e manutenção de diferentes linhagens evolutivas de *Leposoma* nesta região. Nesse sentido, é triste e preocupante a constatação de que as florestas do sudeste amazônico, principalmente dos estados de Rondônia, Mato Grosso e sul do estado do Amazonas, apesar de tão pouco conhecidas, estão atualmente entre as mais ameaçadas da Amazônia, sofrendo as maiores taxas de desmatamento para extração ilegal de madeira, abertura de pastagens, mineração e plantações extensivas de soja. Faz-se necessário, portanto, que trabalhos de levantamentos herpetológicos no sudeste Amazônico sejam considerados prioridade, a fim de que a biodiversidade de lagartos possa ser contemplada, tanto ao nível específico quanto ao nível de linhagens evolutivas dentro das espécies.

BIBLIOGRAFIA

Anderson, R.A. & Vitt, L.J. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*. 84: 145 - 157

Avila-Pires, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen*. 299: 1-706.

Avise, J.C. 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard University Press, 464p.

Ayres, J.M.C. & Clutton-Brock, T.H. 1992. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *American Naturalist*. (140) 531-537.

Bowler, P. 1984. Evolution: The history of an idea. University California Press, Berkeley.

Capparella, A. 1988. Genetic variation in Neotropical birds: implication for the speciation process. *Acta XIX Congr. Intern. Ornith.* (Ottawa 1986). 2:1658 - 1664.

Cechin, S.Z. & Martins, M. 2000. Eficiência de armadilhas de queda (*pitfall traps*) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 17 (3): 729 – 740.

Clough, M. & Summers, K. 1999. Phylogenetic systematics and biogeography of the poison frogs: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Biological journal of the Linnean Society*, 70: 515 - 540

Cohn-Haft, M. 2000. A case study in amazonian biogeography: Vocal and DNA-sequence variation in *Hemitriccus* flycatchers. Phd. Thesis, Louisiana State University.

Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E. & Bush, M.B. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time scales: the failure of the aridity and refuge hypothesis. *Quaternary Science Reviews*, 19: 141 - 169.

Cracraft, J. & Prum, R.O. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution*, 42: 603 - 620.

Gascon, C., Malcolm, J.R., Patton, J.L., da Silva, M.N.F., Bogart, J.P., Lougheed, S.C., Peres, C.A., Neckel, S. & Boag, P.T. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of National Academic of Science*, 97 (25): 13672 - 13677

Gould, S.J. & Johnston, R.F. 1972. Geographic variation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 457-498.

Guyot, J.L.; Jouanneau, J.M. & Wasson, J.G. 1999. Characterisation of river bed and suspended sediments in the Rio Madeira drainage basin (Bolivian Amazonia). *Journal of South American Earth Science*. 12: 401 - 410

Haffer, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science*. 165: 131 -137.

Haffer, J. 1992. On the "river effect" in some forest birds of Southern Amazonia. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Zoologia*. 8 (1): 217 - 245.

Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation*. 6, 451 - 476.

Hayes, F.E. & Sewlal, J.N. 2004. The Amazon river as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography*, 31: 1809-1818.

Heyer W.R., Maxson L.R. 1982. Distributions, relationships, and Zoogeography of lowland frogs the *Leptodactylus* complex in South America, with special reference to Amazonia. *in*: Prance G.T. (ed.) *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press, 375–388.

Lamborot, M. Eaton, L. & Carrasco, B.A. 2003. The Aconcagua River as another barrier to *Liolaemus monticola* (Sauria: Iguanidae) chromosomal races of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 23-34.

Mayr, E. 1969. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Harvard University Press, 797p.

Mayr, E. 1986. Typological versus populational thinking. *In*: Sober, E. *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Cambridge, MIT press, 1986: 14-17

Mayr, E. 2001. The Philosophical Foundations of Darwinism. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 145 (4): 488-495.

Molina, C., Señaris, J.C. & Ayarzagüena, J. 2002. Contribution to the knowledge of the taxonomy, distribution, and natural history of *Leposoma hexalepis* (Reptilia: Gymnophthalmidae) in Venezuela. *Herpetologica*, 58(4): 485–491.

Molinier, M.; Guyot, J.L.; Callède, J.; Guimarães, V.; Oliveira, E. & Filizola, N. 1997. Hydrologie du bassin amazonien. *In*: Théry, H. (ed.): *Environnement et développement en Amazonie brésilienne*. Berlin, Paris: 24 – 41.

Monteiro, L.R. & dos Reis, S.F. 1999. *Princípios de Morfometria Geométrica*. Ribeirão Preto: Holos Editora; 198p.

Nascimento, F.P.; Avila-Pires, T.C.S. & Cunha, O.R. 1988. Répteis Squamata de Rondônia e Mato Grosso coletados através do Programa Polonoeste. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoologia*. 4 (1): 21 - 65

Patton, J.L.; da Silva, M.N.F.; Malcolm, J.R. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the Evolutionary and Ecological Diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 244: 1 – 306.

Pellegrino, K.C.M.; Rodrigues, M.T. & Yonenaga-Yassuda, Y. 1999. Chromosomal evolution in the Brazilian lizards of genus *Leposoma* (Squamata,

Gymnophthalmidae) from Amazon and Atlantic rain forests: banding patterns and FISH of telomeric sequences. *Hereditas*, 131: 15-21.

Pellegrino, K.C.M.; Rodrigues, M.T. & Yonenaga-Yassuda, Y. 2003. Triploid Karyotype of *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology*. 37 (1): 197 - 199

Pellegrino, K. C. M.; Rodrigues, M. T.; Waite, A. N.; Morando, M.; Yassuda; Y. Y. & Sites, J. W. 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*. 85 (1), 13-26.

Platnick, N.I. & Nelson, G. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic zoology*, 27: 1-16

Prance, G.T. (Ed.). 1982. Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York.

Prance, G.T. 1985. The changing forest. *in*: Prance, G.T & Lovejoy, T.E. (Eds.) *Amazonia. Key Enviroments*. Pergamon Press, Oxford.

Ribas, C.C., Gaban-Lima, R., Miyaki, C.Y. & Cracraft, J. 2005. Historical biogeography and diversification within the neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves: Psittacidae). *Journal of Biogeography*, 32: 1409 - 1427.

Rodrigues, M.T. 1996. Lizards, snakes and amphisbaenians from the quarternary sand dunes of the middle rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology*. 30 (4), 513 - 523.

Rodrigues, M. T. 1997. A new species of *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Atlantic forest of Brazil. *Herpetologica*, 53:383–389.

Rodrigues, M. T., & Borges, D. M. 1997. A new species of *Leposoma* (Sauria, Gymnophthalmidae) from a relictual forest of semiarid northeastern Brazil. *Herpetologica* 53:1–6.

Rodrigues, M. T., Dixo, M., & Accacio, G.M. 2002a. A large sample of *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) from the Atlantic Forests of Bahia, the status

of *Leposoma annectans* Ruibal, 1952, and notes on conservation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 42:103–117.

Rodrigues, M. T., Dixo, M., Pavan, D., & Verdade, V.K. 2002b. A new species of *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) from the remnant Atlantic forests of the state of Bahia, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 42:335–350.

Rodrigues, M.T. & Avila-Pires, T.C.S. 2005. New Lizard of the Genus *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) from the Lower Rio Negro, Amazonas, Brazil. *Journal of Herpetology*, 39(4): 541-546.

Sardelli, C. H. 2005. *Variação genética e geográfica de Hemitriccus minor (Aves- Tyrannidae) na Bacia do Madeira, AM/Brasil*. Dissertação de mestrado apresentada no Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do curso de Genética, Conservação e Biologia evolutiva do Instituto Nacional da Amazônia (INPA).

Sick, H. 1967. Rios e enchentes na Amazônia como obstáculo para a avifauna. *Atas simpósio sobre a Biota Amazônica*. vol 5 (Zoologia) 495 - 520.

Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edition. W. H. Freeman and Co.: New York. 887 pp.

Torrez-Pérez, F., Lamborot, M., Boric-Bargetto, D., Hernández, C.E., Ortiz, J.C. & Palma, R.E. 2007. Phylogeography of a mountain lizard species: an ancient fragmentation process mediated by riverine barriers in the *Liolaemus monticola* complex (Sauria: Liolaemidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 45(1): 72-81

Uzzel, T. & Barry, J.C. 1971. *Leposoma percarinatum*, a unisexual species related to *L. guianense*; and *Leposoma ioanna*, a new species from pacific coastal Colombia (Sauria, Teiidae). *Postilla Peabody Museum Yale University*. v154, 39p.

van Roosmalen, M.G.M.; van Roosmalen, T.; Mittermeier, R.A. & Fonseca, G.A.B. 1998. A new and distinctive species of Marmoset (Callitrichidae, Primates) from the lower Rio Aripuanã, state of Amazonas, Central Brazilian Amazonia. *Goeldiana Zoologia*, 22: 1-27

van Roosmalen, M.G.M.; van Roosmalen, T. & Mittermeier, R.A. 2002. A taxonomic review of the Titi Monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the

description of two new species, *Callicebus bernhardi* and *Callicebus stephennashii*, from Brazilian Amazonia. *Neotropical Primates*. 10 (Suppl.), 1-52.

Vanzolini, P.E. 1986. Levantamento herpetológico da área do estado de Rondônia sob a influência da rodovia BR 364. Brasília: CNPq, Assessoria Editorial: 50p

Vitt, L.J. & Ávila-Pires, T.C.S. 1998. Ecology of Two Sympatric Species of *Neusticurus* (Sauria: Gymnophthalmidae) in the Western Amazon of Brazil. *Copeia*, 3: 570-582.

Wallace, A.R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society London*, 20: 107 - 110.

Apêndice 1 – Exemplos com CRC menor que 29 mm que foram excluídos das análises.

| Número campo | Número tombo | Espécie | Localidade | Estado | Sexo | CRC (mm) |
|-----------------|--------------|------------------------------|------------|--------|-----------|----------|
| 84.0571 | MZUSP 62336 | <i>Leposoma osvaldoi</i> | NovEs | RO | Feminino | 15,708 |
| RCV 2003 - 0354 | INPA 12903 | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Extr | AM | Feminino | 15,993 |
| RCV 2003 - 0446 | INPA 12902 | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Extr | AM | Feminino | 18,799 |
| - | MZUSP 91391 | <i>Leposoma osvaldoi</i> | SanMar | AM | Feminino | 19,215 |
| MTR 13266 | - | <i>Leposoma osvaldoi</i> | SãoSeba | AM | Masculino | 20,297 |
| MTR 13203 | - | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Paca | AM | Feminino | 20,888 |
| - | MZUSP 91389 | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Cipo | AM | Feminino | 22,982 |
| LJVITT 390 | MZUSP 64606 | <i>Leposoma osvaldoi</i> | SanBar | RO | Feminino | 24,648 |
| 667 | INPA 14922 | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Abu | RO | Feminino | 25,420 |
| MTR 13128 | - | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Paca | AM | Masculino | 26,067 |
| MTR 12915 | - | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Açú | AM | Masculino | 26,772 |
| RCV 2003 - 2258 | INPA 12169 | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Cach | AM | Feminino | 27,004 |
| RCV 2003 - 2261 | INPA 12168 | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Cach | AM | Feminino | 27,226 |
| - | MZUSP 91392 | <i>Leposoma osvaldoi</i> | SanMar | AM | Masculino | 27,370 |
| MTR 12858 | - | <i>Leposoma osvaldoi</i> | SãoSeba | AM | Masculino | 28,077 |
| MTR 12994 | - | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Açú | AM | Masculino | 28,184 |
| MTR 12822 | - | <i>Leposoma osvaldoi</i> | SãoSeba | AM | Masculino | 28,446 |
| MTR 12894 | - | <i>Leposoma osvaldoi</i> | Açú | AM | Masculino | 28,573 |
| RCV 2003 - 1254 | INPA 14165 | <i>Leposoma percarinatum</i> | Ayap | AM | Feminino | 22,030 |
| - | INPA 14164 | <i>Leposoma percarinatum</i> | Ayap | AM | Feminino | 24,655 |
| RCV 2003 - 1686 | INPA 14128 | <i>Leposoma percarinatum</i> | Ayap | AM | Feminino | 24,823 |
| RCV 2003 - 1060 | INPA 14155 | <i>Leposoma percarinatum</i> | Ayap | AM | Feminino | 26,079 |
| RCV 2003 - 1620 | INPA 14160 | <i>Leposoma percarinatum</i> | Ayap | AM | Feminino | 26,832 |
| RCV 2003 - 1151 | INPA 14148 | <i>Leposoma percarinatum</i> | Ayap | AM | Feminino | 27,534 |
| - | INPA 14162 | <i>Leposoma percarinatum</i> | Ayap | AM | Feminino | 27,724 |
| RCV 2003 - 1377 | INPA 14138 | <i>Leposoma percarinatum</i> | Ayap | AM | Feminino | 28,212 |
| RCV 2003 - 1845 | INPA 14130 | <i>Leposoma percarinatum</i> | Ayap | AM | Feminino | 28,643 |