UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

Diversidade morfológica do autopódio de gecos neotropicais (Squamata: Gekkota): uma abordagem ecológico-evolutiva

Priscila de Souza Rothier Duarte

Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas

RIBEIRÃO PRETO - SP
2013

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

Diversidade morfológica do autopódio de gecos neotropicais (Squamata: Gekkota): uma abordagem ecológico-evolutiva

Priscila de Souza Rothier Duarte

Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas

Orientadora: Prof.ª Dr.ª Tiana Kohlsdorf
Co-orientadora: Dr.ª Renata Brandt

RIBEIRÃO PRETO - SP
2013

AGRADECIMENTOS

À Prof.ª Dr.ª Tiana Kohlsdorf, que aceitou me orientar e acreditou em meu potencial. Agradeço pelo profissionalismo exemplar, que refletiu tanto na elaboração deste trabalho quanto na minha formação pessoal como bióloga e cientista.

À co-orientadora e grande amiga, Dr.ª Renata Brandt, agradeço pelas horas de debates, pelos ensinamentos estatísticos, pelo apoio dado durante as etapas de elaboração deste trabalho e, principalmente, pelo entusiasmo a cada resultado descoberto. Obrigada, Rê!

Aos amigos do Laboratório de Evolução e Ecofisiologia de Tetrápodes com os quais tenho o privilégio de compartilhar minhas horas de trabalho. Obrigada pelos momentos de descontração, pelos muitos cafés, almoços felizes, aprendizados e discussões eufóricas sobre o incrível mundo da ciência.

Ao Prof. Dr. Anthony P. Russell, pela atenção e ajuda concedida ao nosso trabalho ao disponibilizar materiais pessoais de pesquisa, e pelo interesse por nossas surpreendentes observações.

Aos Profs. Drs. Flávio Alicino Bockmann e Ricardo Macedo de Corrêa e Castro e aos demais colegas do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto, que disponibilizaram espaço para a elaboração das radiografias (imprescindíveis para a elaboração deste trabalho) e proporcionaram um ambiente de trabalho muito agradável.

Ao Prof. Dr. Dalton de Souza Amorim e aos colegas do Laboratório de Morfologia e Evolução de Díptera, que cederam espaço e equipamento para obtenção de fotografias de indivíduos estudados no presente trabalho.

Às coleções herpetológicas e aos respectivos responsáveis que gentilmente emprestaram o material necessário para a realização deste trabalho: Museu de História Natural da Universidade Federal do Alagoas, Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, e Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília.

À minha família, palavras não seriam suficientes para expressar o tamanho do meu amor e gratidão. À minha mãe, Claudia, minha melhor amiga e companheira, que nunca mediu esforços para lutar pela minha formação: agradeço por estar sempre presente ao meu lado e por ter acreditado no meu potencial, independente das escolhas que fizesse. Ao meu pai, Alexandre, que, mesmo sem querer, despertou em mim o amor pela Biologia: obrigada pelo carinho e por estar ao meu lado para me amparar. À minha irmã Rafaela, meu "xuxuzinho", minha eterna cúmplice e razão de grande alegria. Aos meus avós Maninho e Jane, nosso porto seguro e exemplos de integridade: obrigada por todo o amor e pelo incansável amparo nos momentos de maiores dificuldades. À minha tia Flávia, confidente de longa data e companheira de bons e maus momentos, agradeço por manter a alegria e me confortar durante todos esses anos. Amo muito vocês!

Ao Nielson (Mixi), meu melhor amigo e grande amor. Agradeço, sobretudo, pelo companheirismo durante os últimos anos, pelo carinho, respeito, compreensão e por compartilhar comigo momentos de grande felicidade.

Às minhas queridas amigas jardinetes, Baby, Nê e Queija, pessoas maravilhosas as quais tive o privilégio de conviver durante os anos de faculdade. Obrigada pelo carinho e por serem a minha família em Ribeirão Preto. Aos agregados, Léo e Frango, agradeço a ótima companhia; especialmente ao Frango, agradeço a amizade e companheirismo para toda a hora.

Às amigas de longa data, Bruna, Clara, Elena, Elis, Mariana e Marília, que me ensinaram o significado da amizade verdadeira. Obrigada por estarem presentes mesmo na distância e por serem as melhores companheiras de aventuras. Amo vocês!

À 47ª turma de Biologia, agradeço aos momentos compartilhados de alegria e aprendizado durante os últimos quatro anos. Em especial, agradeço ao querido amigo Fresno (Patrick) pelas incessantes ajudas com edições de imagens, aproveitadas neste trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, agradeço pelo incentivo e apoio concedido na forma de financiamento do projeto de Iniciação Científica que originou o presente Trabalho de Conclusão de Curso.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS ii

LISTA DE TABELAS v

RESUMO vi

1. INTRODUÇÃO 1

2. OBJETIVOS E HIPÓTESES 6

3. MATERIAL E MÉTODOS 7

3.1. Informações gerais – sistema, espécies, medidas e dados ecológicos 7

3.2. Análises 16

3.2.1. Análise comparativa filogenética e topologia de árvore utilizada 16

3.2.2. Contrastes filogenéticos independentes e diagnóstico do comprimento dos ramos 17

3.2.3. Análises de componentes principais e modelos lineares filogenéticos 19

4. RESULTADOS 22

4.1. Morfologia externa e osteologia 24

4.2. Morfologia osteológica e hábito locomotor 25

4.3. Homogeneidade/heterogeneidade do autopódio e hábito locomotor 29

5. DISCUSSÃO 32

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 41

7. ANEXO 49

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Topologias de árvore modificadas de Fong *et al*. (2012) e Pyron *et al*. (2013). A) Hipótese filogenética de vertebrados, destacando o posicionamento de Squamata (negrito); B) Hipótese das relações filogenéticas de Squamata. O asterisco destaca a infraordem Gekkota e as relações de parentesco entre as famílias nela incluída.....5

Figura 2. Imagem radiografada do autopódio anterior direito de *Phyllopezus pollicaris* (MZUSP 79044). Os algarismos romanos representam a numeração dos dígitos mensurados no trabalho, e os traçados em vermelho em numeração arábica esquematizam as medidas obtidas. 1) Comprimento externo do dígito I; 2) Comprimento externo do dígito IV; 3) Comprimento externo do dígito V; 4) Maior largura externa do dígito; 5) Comprimento da falange I; 6) Largura mediana da falange I; 7) Largura externa do dígito relativa à mediana da falange I; 8) Comprimento da falange II; 9) comprimento da falange III (no autopódio traseiro, não ilustrado, há adicionalmente o comprimento da falange IV); 10) Comprimento do metacarpo e metatarso em *pes*; 11) Largura mediana do metacarpo/metatarso; 12) Comprimento da planta; 13) Largura da planta.....14

Figura 3. Topologia de árvore utilizada nas análises filogenéticas contendo as 13 espécies analisadas. As radiografias da *manus* (a esquerda) e pes (a direita) correspondentes para cada espécie estão ilustradas ao lado da árvore. Os retângulos coloridos indicam o hábito locomotor predominante para cada espécie: azul = não-escalador; vermelho = escalador. A) Gekkonidae; B) Phyllodactylidae; C) Sphaerodactylidae.....23

Figura 4. Gráfico em *phylomorphospace* dos *scores* do CO1 contra os *scores* do CO2 gerados na PCA filogenética II. As retas em preto são os ramos da topologia. A) *P. gerrhopygus* classificado como não-escalador; B) *P. gerrhopygus* classificado como escalador. *Cm*: *Coleodactylus meridionalis*; *Gha*: *Gonatodes hasemani*; *Ghu*: *G. humeralis*; *Gya*: *Gymnodactylus amarali*; *Gyd*: *G. darwinii*; *Gyg*: *G. geckoides*; *Hb*: *Hemidactylus brasilianus*; *Hm*: *H. mabouia*; *Lk*: *Lygodactylus klugei*; *Pg*: *Phyllodactylus gerrhopygus*; *Phl*: *Phyllopezus lutzae*; *Php*; *P. pollicaris*; *Tr*: *Thecadactylus rapicauda*.....28

Figura 5. Gráfico em *phylomorphospace* da razão digital I:V contra IV:V do autopódio anterior. A) *P. gerrhopygus* classificado como não-escalador; B) *P. gerrhopygus* classificado como escalador.

Cm: *Coleodactylus meridionalis*; *Gha*: *Gonatodes hasemani*; *Ghu*: *G. humeralis*; *Gya*: *Gymnodactylus amarali*; *Gyd*: *G. darwinii*; *Gyg*: *G. geckoides*; *Hb*: *Hemidactylus brasilianus*; *Hm*: *H. mabouia*; *Lk*: *Lygodactylus klugei*; *Pg*: *Phyllodactylus gerrhopygus*; *Phl*: *Phyllopezus lutzae*; *Php*; *P. pollicaris*; *Tr*: *Thecadactylus rapicauda*.....30

Figura 6. Gráfico em *phylomorphospace* da razão digital I:V contra IV:V do autopódio posterior. A) *P. gerrhopygus* classificado como não-escalador; B) *P. gerrhopygus* classificado como escalador. *Cm*: *Coleodactylus meridionalis*; *Gha*: *Gonatodes hasemani*; *Ghu*: *G. humeralis*; *Gya*: *Gymnodactylus amarali*; *Gyd*: *G. darwinii*; *Gyg*: *G. geckoides*; *Hb*: *Hemidactylus brasilianus*; *Hm*: *H. mabouia*; *Lk*: *Lygodactylus klugei*; *Pg*: *Phyllodactylus gerrhopygus*; *Phl*: *Phyllopezus lutzae*; *Php*; *P. pollicaris*; *Tr*: *Thecadactylus rapicauda*.....31

Figura 7. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – UFAL 9004) e posterior (*pes* – UFAL 6545) de indivíduos da espécie *Coleodactylus meridionalis.* Fórmula falangeal: 2-3-4-4-3/2-3-4-5-4.....49

Figura 8. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – CHUNB 22727) e posterior (*pes* – CHUNB 22727) de indivíduos da espécie *Gonatodes hasemani.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....49

Figura 9. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MNRJ 9696) e posterior (*pes* – MNRJ 9713) de indivíduos da espécie *Gonatodes humeralis.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....50

Figura 10. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – CHUNB 0835) e posterior (*pes* – CHUNB 48797) de indivíduos da espécie *Gymnodactylus amarali.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....50

Figura 11. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – UFAL 011111) e posterior (*pes* – UFAL 011102) de indivíduos da espécie *Gymnodactylus darwinii.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....51

Figura 12. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – UFAL 011123) e posterior (*pes* – UFAL 011102) de indivíduos da espécie *Gymnodactylus geckoides.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....51

Figura 13. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – CHUNB 33587) e posterior (*pes* – CHUNB 33587) de indivíduos da espécie *Hemidactylus brasilianus.* Fórmula falangeal: 3-3-3-4-3/3-3-3-4-4.....52

Figura 14. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUSP 10745) e posterior (*pes* – MNRJ 19673) de indivíduos da espécie *Hemidactylus mabouia.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....52

Figura 15. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUFBA 107) e posterior (*pes* – MZUFBA 693) de indivíduos da espécie *Lygodactylus klugei.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....53

Figura 16. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUSP 60951) e posterior (*pes* – MZUSP 60967) de indivíduos da espécie *Phyllodactylus gerrhopygus.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....53

Figura 17. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUSP 89670) e posterior (*pes* – MZUSP 89668) de indivíduos da espécie *Phyllopezus lutzae.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....54

Figura 18. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUSP 79044) e posterior (*pes* – MZUSP 79049) de indivíduos da espécie *Phyllopezus pollicaris.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....54

Figura19. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUSP 102175) e posterior (*pes* – MZUSP 66326) de indivíduos da espécie *Thecadatcylus rapicauda.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.....55

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies estudadas listadas por família, indicando a quantidade de indivíduos analisados (N), as respectivas coleções de origem, o número de catálogo de tombamento dos espécimes e as localidades de coleta.....11

Tabela 2. Espécies classificadas quanto aos micro-habitats preferenciais e hábito locomotor predominante.....15

Tabela 3. Pesos (*loadings*) das Análises filogenéticas de Componentes Principais I correspondentes às variáveis morfológicas do dígito V e da planta do autopódio anterior (*manus*) e posterior (*pes*), indicando associações entre variáveis de morfologia externa e osteológica. Em negrito destacam-se os *loadings* das variáveis que mais contribuem para cada componente principal (PC).....25

Tabela 4. Pesos (*loadings*) da Análise filogenética de Componentes Principais II, indicando as associações entre as variáveis osteológicas do dígito V do autopódio anterior (*manus*) e posterior (*pes*). Em negrito destacam-se os *loadings* das variáveis que mais contribuem para cada componente osteológico (CO). 26

Tabela 5. Resultados dos modelos lineares filogenéticos testando associações entre os *scores* dos componentes osteológicos (CO) gerados na PCA II e o hábito locomotor. Classificação ecológica 1: *P. gerrhopygus* classificado como não-escalador; Classificação ecológica 2: *P. gerrhopygus* classificado como escalador. Os valores de p que foram significativos são indicados em negrito....27

Tabela 6. Resultados dos modelos lineares filogenéticos que testaram associações entre as razões digitais e o hábito locomotor. Classificação ecológica 1: *P. gerrhopygus* classificado como não-escalador; Classificação ecológica 2: *P. gerrhopygus* classificado como escalador. Em negrito se destaca o valor de p que foi significativo. 29

RESUMO

O estudo da morfologia do autopódio de lagartos permite inferências relevantes acerca do desempenho locomotor em contextos ecológicos específicos. A maioria dos estudos publicados, entretanto, utiliza parâmetros específicos de morfologia externa, permanecendo obscuras as relações ecológicas de parâmetros refinados de morfologia osteológica e proporção digital do autopódio em Squamata. Dada sua evidente diversidade morfológica do autopódio, os gecos se destacam como excelentes sistemas para investigar relações ecomorfológicas de parâmetros osteológicos dessa estrutura. O presente trabalho quantificou a diversidade morfológica do autopódio de geconídeos sul-americanos, e focou em três principais objetivos: 1) testar a presença/ausência de associações no autopódio entre morfologia externa e parâmetros osteológicos; 2) testar a relação de componentes osteológicos do autopódio com o hábito locomotor preferencial das espécies; 3) testar as relações entre homogeneidade ou heterogeneidade das proporções digitais com o hábito locomotor predominante de cada espécie. Foram obtidos dados morfométricos externos e osteológicos dos autopódios anteriores e posteriores para treze espécies de gecos. As espécies estudadas foram classificadas de acordo com o hábito locomotor predominante (escalador ou não-escalador) descrito na literatura, e os dados obtidos foram analisados utilizando métodos filogenéticos comparativos. Como resultado, morfologia externa e osteologia estão fortemente associadas em ambos autopódios, principalmente nos parâmetros relacionados ao comprimento do dígito V, dimensões da planta e de seus componentes (metatarsos ou metacarpos). Adicionalmente, tanto a variação morfológica dos componentes osteológicos do autopódio quanto seu formato (inferido com base em razões digitais) – este último com ênfase para *pes* – parecem associados com o hábito locomotor. As diferenças identificadas entre *manus* e *pes* provavelmente relacionam-se com o papel desempenhado por cada elemento durante a locomoção em plano vertical ou horizontal. O movimento de hiperextensão presente em gecos escaladores que possuem lamelas subdigitais provavelmente é um dos principais fatores que contribuem para as diferenças significativas entre morfologia osteológica e

homogeneidade nas proporções digitais do autopódio de espécies que diferem quanto ao hábito locomotor em contextos ecológicos específicos.

Palavras-chave: dígito V; hábito locomotor; morfometria; osteologia; razão digital

1. INTRODUÇÃO

As relações entre características morfológicas e ecológicas têm sido amplamente investigadas sob a ótica da biologia evolutiva, sendo atualmente uma linha de pesquisa bastante consolidada (por exemplo, Losos, 1990; Wainwright & Richard, 1995; Barros *et al*., 2011; Grizante *et al*., 2012). Especificamente, destaca-se na área o estudo de associações entre a morfologia do autopódio (região distal dos membros de vertebrados que compreende o punho/calcanhar, palma e dígitos – Kardong, 2012) e o hábito ecológico (por exemplo, Kohlsdorf *et al*., 2001; Bickel & Losos, 2002; Grizante *et al*., 2010). O tamanho do autopódio é frequentemente relacionado à habilidade locomotora em diferentes ambientes, permitindo inferências sobre possíveis características adaptativas do aparato locomotor associadas à ocupação diferencial de micro-habitats (Aerts *et al*., 2000). Os lagartos (Squamata; Figura 1A) se destacam como ótimos sistemas para testar relações entre a morfologia do autopódio e aspectos ecológicos (Aerts *et al*., 2000). O grupo é conhecido pela ampla diversidade taxonômica, geográfica, ecológica e morfológica (Pianka & Vitt, 2003); essa diversidade reflete-se também na variação morfológica de componentes estruturais do autopódio (como a existência no grupo de autopódios que exibem redução de dígitos e falanges, e mesmo de espécies ápodes caracterizadas pela ausência completa dessa estrutura – para exemplos ver Russell, 1977; Russell & Bauer, 1989; Zani, 2001; Kohlsdorf & Wagner, 2006; Gamble *et al*., 2011a). Alguns estudos especulam que adaptações morfológicas no sistema locomotor, com ênfase no autopódio, são justamente os principais fatores que atribuem o potencial de dispersão dos lagartos na ocupação de ambientes variados (Robinson, 1975; Rewcastle, 1983; Irschick *et al*., 1996; Aerts, 2000). Entretanto, o corpo de conhecimento disponível sobre o tema limita-se a características morfológicas externas do autopódio para a discutir as implicações morfológicas sobre a habilidade locomotora em contextos ecológicos específicos.

O estudo de parâmetros de morfologia externa do autopódio de lagartos geralmente foca no tamanho dessa estrutura, e sua utilização em estudos eco-morfológicos produziu evidência

consistente da relação entre morfologia, ocupação diferencial de micro-habitats, e hábito locomotor preferencialmente utilizado (por exemplo, Irschick & Jayne, 1999; Kohlsdorf *et al*., 2001; Zani, 2001; Bickel & Losos, 2002; Grizante *et al*., 2010). Animais corredores de superfícies horizontais, por exemplo, apresentam porções distais do aparato locomotor relativamente maiores, o que otimiza o desempenho durante a corrida (Irschick & Jayne 1999). Lagartos que se locomovem predominantemente em micro-habitats verticais, em contraste, tendem a apresentar dígitos mais curtos com garras mais altas, o que aprimora sua habilidade escaladora (Zani, 2001). Alguns lagartos escaladores apresentam ainda microcerdas subdigitais adesivas (característica homoplástica em Squamata, presente em Scincidae, Dactyloidea e Gekkota – Irschick *et al*., 1996); em condições mais especializadas, estas estruturas estão organizadas em lamelas, formando almofadas subdigitais, que favorecem o desempenho locomotor em substratos verticais (Irschick *et al*., 1996). Assim como a morfologia externa, o estudo de parâmetros osteológicos dos membros também sustenta a existência de associações ecomorfológicas (ver Russell *et al*., 1997; Melville & Swain, 2000; Johnson *et al*., 2005), embora o conjunto de dados osteológicos disponível seja consideravelmente mais restrito do que o existente para variáveis externas de morfologia do autopódio. Como agravante, é ainda obscura a relação efetiva entre características externas do autopódio e o formato dos elementos osteológicos correspondentes. Estudos restritos a poucas linhagens de lagartos escaladores sugerem processos de coevolução da estrutura adesiva com modificações nos componentes osteológicos, envolvendo por exemplo o achatamento de falanges intermediárias, a presença de um aparato cartilaginoso interfalangeal (denominado "parafalange") e a redução do quinto metatarso (Russell, 1975, 2002; Russell & Bauer, 1988; Russell *et al*., 1997). A discussão de relações ecomorfológicas do autopódio é geralmente implementada exclusivamente com componentes anatômicos específicos (como o esqueleto) ou apenas com parâmetros externos, o que impede uma visão integrada da funcionalidade de seus componentes (Johnson *et al*., 2005). Para compreender as consequências funcionais da variação na morfologia do autopódio, torna-se

necessário primeiramente utilizar uma abordagem integrada que investigue como seus componentes (anatômicos internos e externos) se relacionam.

O grande foco das relações ecomorfológicas centrado na morfologia externa do autopódio restringe a compreensão holística dos processos adaptativos associados à ocupação de diferentes micro-habitats, uma vez que esse processo também deve envolver modificações osteológicas. Os poucos estudos que integraram componentes anatômicos internos do autopódio na investigação da evolução de variações no hábito locomotor de lagartos produziram resultados bastante promissores para a ecomorfologia (Melville & Swain, 2000; Johnson *et al*., 2005; Russell *et al*., 1997), mas a área ainda carece de análises refinadas dessas relações (osteologia-ecologia) implementadas em uma escala taxonômica ampla e utilizando espécies ecologicamente diversas. Adicionalmente, a maioria dos trabalhos focando na relação entre osteologia e ecologia analisou tamanho dos ossos longos do zeugopódio (rádio e ulna no membro anterior, tíbia e fíbula no membro posterior) e estilopódio (úmero no membro anterior, fêmur no membro posterior); no autopódio, geralmente discute-se apenas seu comprimento total e o de ossos plantares (como o comprimento de metatarsos e/ou metacarpos – ver Melville & Swain, 2000; Johnson *et al*., 2005 para exemplos). Consequentemente, evidências de coevolução entre o formato dos ossos grandes e curtos do autopódio (como o comprimento e largura das falanges, metacarpos e metatarsos) e a ocupação diferencial de micro-habitats ainda são insipientes (ver Irschick & Jayne, 1999; Kohlsdorf *et al*., 2001; Grizante *et al*., 2010; Fuller *et al*., 2011 para exemplos). Mesmo em trabalhos na área consolidada da morfologia externa, o foco de análise ecomorfológica é frequentemente restrito ao tamanho total do autopódio e de alguns de seus componentes específicos, como o maior dígito e a planta (ver Irschick & Jayne, 1999; Kohlsdorf *et al*., 2001; Grizante *et al*., 2010). Apesar de existirem especulações que associam o formato externo do autopódio das proporções digitais com características ecológicas (ver Russell et al., 1997; Gomes & Kohlsdorf, 2011), tais estudos não

incorporam análises investigando a evolução de uma maior ou menor homogeneidade nas proporções digitais associada a locomoção em contextos ecológicos específicos.

O contexto teórico apresentado sugere que variações morfológicas do autopódio, presumivelmente relacionadas ao uso de micro-habitats específicos, refletiriam tanto diferenças na morfologia externa quanto alterações em parâmetros exclusivamente osteológicos. Essas relações, entretanto, ainda precisam ser formalmente testadas sob uma abordagem evolutiva, e aponta-se os geconídeos (Squamata: infraordem Gekkota, Figura 1B) como um ótimo sistema de estudo para testar as associações sugeridas (ver Irschick *et al*., 1996; Zaaf *et al*., 1999, 2001; Zaaf & Van Damme, 2001; Johnson *et al*., 2005; Fuller *et al*., 2011). O grupo em questão é bastante especioso, e a variação morfológica do autopódio (considerando a presença ou ausência de almofadas subdigitais) é frequentemente relacionada com a ampla distribuição do grupo em termos de geografia e de ocupação diferencial de micro-habitats (ver Bauer, 1999; Losos 2010; Pyron *et al*., 2013). O presente trabalho objetiva justamente utilizar uma abordagem comparativa em escala taxonômica ampla dentro de Gekkota para investigar a evolução de parâmetros refinados de morfologia externa, osteologia e hábito locomotor no contexto do uso diferencial de micro-habitats. Inicialmente, foram testadas possíveis associações entre morfologia externa do autopódio e morfologia osteológica; a seguir, foi investigada a presença de relações entre o hábito locomotor preferencial (escalador ou não-escalador) e a morfologia de parâmetros osteológicos refinados do autopódio; finalmente, foram testadas associações entre o hábito locomotor utilizado e o formato do autopódio, avaliado segundo a homogeneidade ou heterogeneidade das proporções digitais.

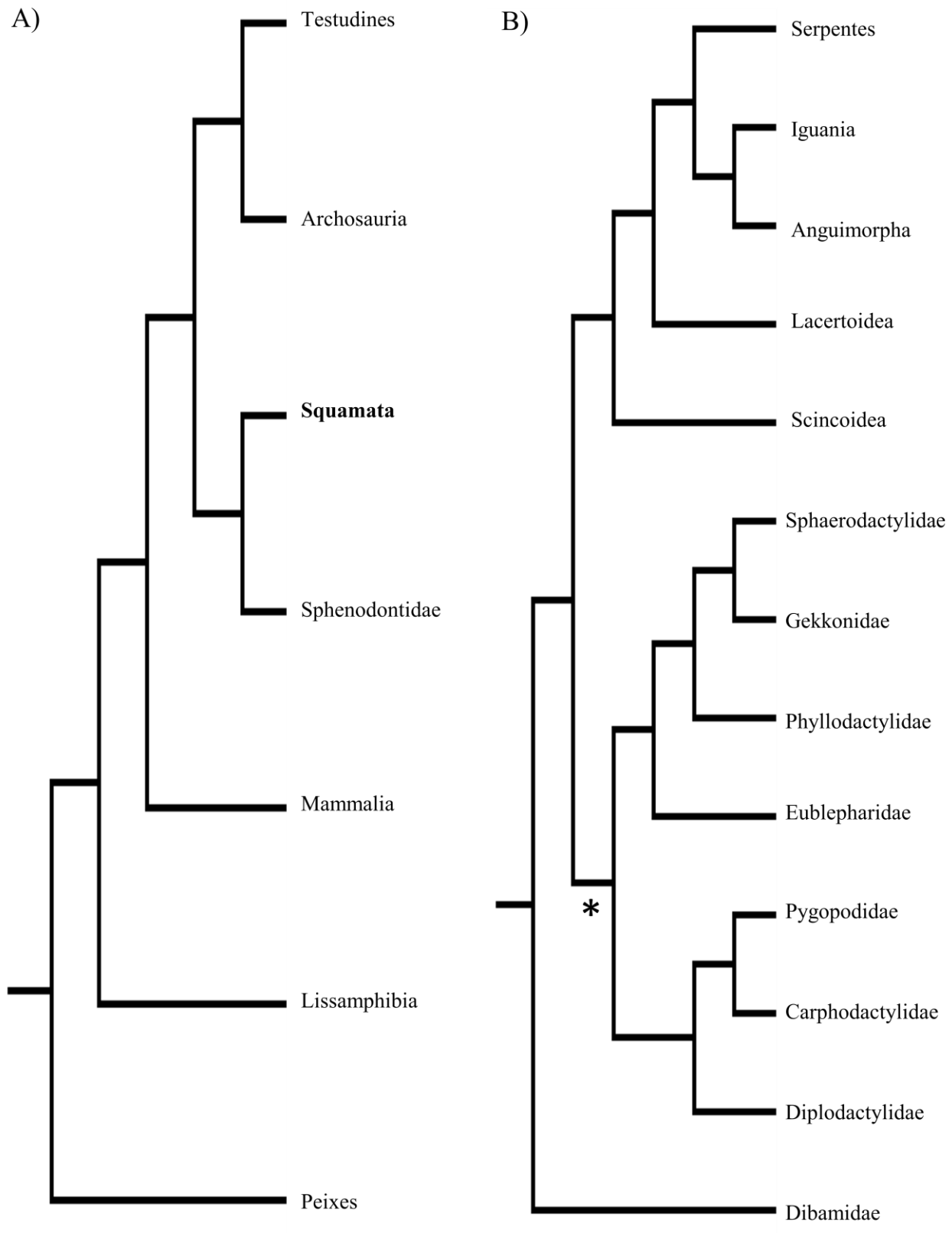


Figura 1. Topologias de árvore modificadas de Fong *et al*. (2012) e Pyron *et al*. (2013). A) Hipótese filogenética de vertebrados, destacando o posicionamento de Squamata (negrito); B) Hipótese das relações filogenéticas de Squamata. O asterisco destaca a infraordem Gekkota e as relações de parentesco entre as famílias nela incluída.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESES

O presente trabalho possui três objetivos principais: 1) testar se a morfologia externa do autopódio evoluiu em associação com parâmetros osteológicos; 2) testar se componentes osteológicos do autopódio evoluíram segundo o hábito locomotor preferencial das espécies e 3) testar se a homogeneidade ou heterogeneidade das proporções digitais evoluiu em associação com o hábito locomotor predominante de cada espécie. Serão testadas as seguintes hipóteses específicas:

1) As medidas externas e o tamanho de elementos osteológicos correspondentes são diretamente proporcionais; em outras palavras, espécies cuja medida externa é relativamente maior apresentarão os ossos que compõem essa estrutura também maiores (por exemplo, dígitos mais largos apresentam a falange correspondente também mais larga, metacarpos/metatarsos mais compridos refletem plantas também maiores);

2) Elementos ósseos do autopódio em espécies que preferencialmente ocupam micro-habitats horizontais (não-escaladoras) são maiores do que os pertencentes às espécies escaladoras;

3) Os autopódios anteriores e posteriores de espécies não-escaladoras são mais homogêneos em termos de proporções digitais quando comparados aos de espécies escaladoras.

3. MATERIAL E MÉTODOS

No presente trabalho foram investigados parâmetros morfológicos do autopódio no contexto das seguintes questões: 1) se a morfologia externa associa-se com a osteolologia, e como esses parâmetros variam; 2) se características osteológicas específicas relacionam-se com o hábito locomotor predominante das espécies estudadas; e 3) se padrões de heterogeneidade/homogeneidade das proporções digitais relacionam-se com características ecológicas, representadas pelo hábito locomotor. Para compreender como essas questões foram abordadas, primeiramente são descritas na seção *3.1.* (*Informações gerais – sistema, espécies, medidas e dados ecológicos*) as informações a respeito das espécies incluídas na análise, dos métodos de obtenção das variáveis morfológicas e dos critérios adotados na classificação do hábito locomotor. Os procedimentos estatísticos implementados são descritos na seção *3.2.* (*Análises*). Nesse item, é detalhado o uso de análises filogenéticas comparativas, seguido da apresentação da topologia adotada. Por fim, são descritas as análises estatísticas em si, organizadas segundo cada uma das três questões discriminadas acima.

3.1. Informações gerais – sistema, espécies, medidas e dados ecológicos

A infraordem Gekkota é composta por sete famílias: Pygopodidae, Diplodactylidae, Carphodactylidae, Eublepharidae, Sphaerodactylidae, Phyllodactylidae e Gekkonidae, sendo que somente as três últimas ocorrem na América do Sul. Hipóteses filogenéticas mais recentes sugerem Gekkota como grupo irmão mais externo das demais linhagens de lagartos e serpentes, com exceção dos dibamídeos (Figura 1B; Gamble *et al*., 2008; Pyron *et al.*, 2013).

No presente estudo foram examinadas 13 espécies de gecos sul-americanos representantes das famílias Sphaerodactylidae, Phyllodactylidae e Gekkonidae (Tabela 1). O material analisado foi obtido por empréstimo das seguintes coleções herpetológicas: Museu de História Natural da Universidade Federal do Alagoas (MUFAL), Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia

(MZUFBA), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), e Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB). Preferencialmente foram utilizados entre 15 e 20 indivíduos adultos por espécie (Tabela 1). Entretanto, o número de indivíduos amostrados foi reduzido em algumas espécies raras ou pouco amostradas nas coleções (como *Hemidactylus brasilianus*, *Lygodactylus klugei*, *Gymnodactylus darwinii*, *Gymnodactylus geckoides*, *Phyllopezus lutzae* e *Coleodactylus meridionalis*), e também naquelas cujos espécimes disponíveis nas coleções apresentavam estruturas do autopódio danificadas (por exemplo: ossos quebrados, membros tortos, dígitos rígidos). O material fornecido pelos museus frequentemente não se encontrava sexado e os caracteres sexuais secundários não eram visíveis em todas as espécies estudadas. Consequentemente, a variável "sexo" não foi considerada. Por ser um estudo que não envolveu captura e manipulação de animais vivos, seu desenvolvimento não necessitou de licenças de coleta do IBAMA ou aprovação do Comitê de Ética.

Os espécimes foram radiografados no equipamento Faxitron LX-60. O autopódio foi sempre firmemente preso à placa de apoio para raio-x com fita adesiva, de modo a evitar rotação dos membros e obtenção de imagens distorcidas que incapacitam a realização da análise morfométrica pelos métodos adotados nesse trabalho (detalhados posteriormente). O processo foi repetido para os autopódios anteriores e posteriores (*manus* e *pes*, respectivamente) do lado direito de cada indivíduo. As imagens obtidas foram processadas no programa ImageJ versão 1.45s. Cada variável do autopódio foi gerada a partir da conversão do número de pixels medidos para milímetros, de acordo com uma escala pré-estabelecida radiografada juntamente com os espécimes – para este trabalho foram utilizadas chapas circulares de cobre com diâmetros conhecidos.

Conforme ilustrado na Figura 2, é notável que os limites morfológicos externos do autopódio também são visíveis em radiografia. Desta maneira, o presente estudo utilizou uma mesma imagem para obter medidas relativas a estruturas externas e osteológicas do autopódio. Este

procedimento foi adotado porque fornece informações importantes que seriam inviáveis em uma coleta de dados utilizando dois métodos distintos (como correlacionar medidas osteológicas e externas em um mesmo plano espacial, ancorar medidas externas em pontos ósseos homólogos, entre outras). As variáveis de morfologia externa dos autopódios obtidas para *manus* e *pes* (ilustradas na Figura 2) foram: comprimentos dos dígitos I, IV e V (dados pela distância entre a inserção do dígito na planta e sua extremidade distal – com exceção da garra), maior largura do dígito V (medida pela maior dilatação do dígito perpendicular ao seu comprimento), largura do dígito V relativa ao ponto médio da falange I (traçado externo com correspondência espacial à largura mediana da falange I do dígito V – explicada posteriormente no presente trabalho), comprimento plantar (medido entre a inserção do dígito III e a região mais distal do *ulnare* em *manus*, ou até a porção mais proximal de contato do quarto tarsal distal com o *tibiofibulare* em *pes* – classificação anatômica de acordo com Russell, 1974) e largura plantar (obtida a partir de traçados inferidos sobre os pontos médios do metacarpo/metatarso dos dígitos I e V, estendendo-se até os limites externos da planta).

Dos parâmetros osteológicos, foram obtidas as seguintes medidas nos autopódios anteriores e posteriores (Figura 2): comprimentos de todas as falanges do dígito V (dados pela distância entre a extremidade distal e proximal de cada falange), largura mediana da falange I do dígito V (ponto médio correspondente a 50% do comprimento medido na estrutura, perpendicular à medida de comprimento da falange), comprimento do metacarpo/metatarso correspondentes ao dígito V (dado pela distância entre sua extremidade distal e proximal), e largura do ponto médio do quinto metacarpo/metatarso (ponto correspondente a 50% do comprimento medido na estrutura, perpendicular à medida de comprimento do metacarpo/metatarso). Com as medidas de comprimento de cada falange do dígito V, foi também calculada a somatória do comprimento das falanges, para *manus* e *pes*. As medidas referentes à largura mediana da falange I e à largura externa do dígito no mesmo eixo da falange I foram obtidas de modo a traçar um mesmo plano na

comparação entre morfologia externa e osteológica, permitindo testar associações comparáveis entre os dois parâmetros. Finalmente, foi obtido o comprimento rostro-cloacal dos espécimes estudados com o uso de paquímetro digital de 0,01 milímetros de precisão. Todas as medidas foram realizadas pelo mesmo pesquisador, minimizando eventuais erros amostrais.

O critério utilizado para eleger alguns dígitos amostrados nesse trabalho considerou que poucos indivíduos apresentavam todos os elementos osteológicos íntegros em cada autopódio analisado. Desta maneira, foram incorporados no estudo apenas os comprimentos dos dígitos I, IV e V para obter informações de heterogeneidade das proporções digitais do autopódio. O dígito V foi escolhido para as análises comparativas de morfologia externa-osteologia e osteologia-hábito locomotor, pois entre os dígitos analisados no trabalho (I, IV e V) é o único que apresenta a mesma fórmula falangeal em todas as espécies amostradas. Para as análises comparativas foram calculadas médias por espécie de cada variável medida.

Após a coleta dos dados morfométricos, as espécies analisadas foram classificadas quanto ao hábito locomotor em duas categorias distintas: escalador e não-escalador (Tabela 2). Essa classificação foi realizada com base em informações disponíveis na literatura, que geralmente relatam o uso preferencial de micro-habitats. A espécie *Phyllodactylus gerrhopygus* possui populações descritas tanto como escaladoras quanto como não-escaladoras (Dixon & Huey, 1970). Como não existem informações dos micro-habitats preferenciais dos espécimes dessa espécie estudados no presente trabalho, as análises foram realizadas considerando ambas as classificações, conforme detalhado posteriormente.

Tabela 1. Espécies estudadas listadas por família, indicando a quantidade de indivíduos analisados (N), as respectivas coleções de origem, o número de catálogo de tombamento dos espécimes e a localidades de coleta.

Família	Espécie	N	Coleção	Nº de Catálogo	Localidade
Gekkonidae					
	Hemidactylus brasilianus (AMARAL, 1935)	12	CHUNB	00317; 00138	Petrolina, PE, Brasil
			CHUNB	00320	Sebastião Laranjeiras, BA, Brasil
			CHUNB	11160	Exu, PE, Brasil
			CHUNB	30911	Ponte Alta, TO, Brasil
			CHUNB	33587; 33878	Dianópolis, TO, Brasil
			CHUNB	33591; 42352; 42354	Mateiros, TO, Brasil
			CHUNB	49847	Olho D'Água do Casado, AL, Brasil
			CHUNB	56012	São João do Piauí, PI, Brasil
	Hemidactylus mabouia (MOREAU DE JONNÈS, 1818)	17	MNRJ	10554	Laranjeiras, Rio de Janeiro, RJ, Brasil
			MNRJ	10555	Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ, Brasil
			MNRJ	11426	Bota Fogo, Rio de Janeiro, RJ, Brasil
			MNRJ	16385	Natividade, RJ, Brasil
			MNRJ	17702	Iguaba Grande, RJ, Brasil
			MNRJ	19243	Cachoeira de Macacu, RJ, Brasil
			MNRJ	19385	Fazenda São Fernando, Valença, RJ, Brasil
			MNRJ	19672; 19673; 19679	Jardim Primavera, Duque de Caxias, RJ, Brasil
			MNRJ	21716	Saquarema, RJ, Brasil
			MZUSP	10745; 10752; 10758; 10775; 10796; 10797	Ilha Vitória, SP, Brasil
	Lygodactylus klugei (SMITH, MARTIN & SWAIN, 1977)	12	MZUFBA	14; 107; 109; 111; 113; 138; 189	Xingó, Piranhas, AL, Brasil
			MZUFBA	693	Juazeiro, BA, Brasil
			MZUFBA	2239; 2242	Ibiraba, BA, Brasil
			MZUFBA	2831; 2843	Reserva PCH Sítio Grande, São Desitério, BA, Brasil
Phyllodactylidae					
	Gymnodactylus amarali BARBOUR, 1925	15	CHUNB	00835; 00836; 00843; 00855; 08947; 48775; 48779; 48780; 48797; 48806; 49907; 48818; 48839; 48847; 48861	Minau, GO, Brasil
	Gymnodactylus darwinii (GRAY, 1845)	12	MUFAL	001394; 001401	Fazenda Areado, Flexeiras, AL, Brasil

Tabela 1 (continuação)

Família	Espécie	N	Coleção	Nº de Catálogo	Localidade
Phyllodactylidae					
	Gymnodactylus darwinii (GRAY, 1845)	12	MUFAL	011100-011103; 011106; 011109-011111; 011114; 011116	Mata do Catolé, Maceió, AL, Brasil
	Gymnodactylus geckoides SPIX, 1825	11	MUFAL	008269; 008280; 008281	Assentamento Novo Horizonte, Curaçá, BA, Brasil
			MUFAL	011117; 011119	Fazenda Olho d'Aguinha, Olho d'Água do Casado, AL, Brasil
			MUFAL	011118	Fazenda Poço Verde, Canindé do São Francisco, SE, Brasil
			MUFAL	011121-011123	Fazenda Cana Brava, Canindé do São Francisco, SE, Brasil
			MUFAL	011125	Fazenda São José, Delmiro Gouveia, AL, Brasil
			MUFAL	011126	Fazenda Lamarão, Canindé do São Francisco, SE, Brasil
	Phyllodactylus gerrhopygus (WIEGMANN, 1834)	20	MZUSP	60949; 60951; 60953; 60954; 60957; 60959-60962; 60964; 60967; 60969-60972; 60974; 60978-60980; 60991	N Las Yanas, Tacna, Peru
	Phyllopezus lutzae (LOVERIDGE, 1941)	14	MZUSP	228; 65760; 89668; 89670	Salvador, BA, Brasil
			MZUSP	54750	São Felipe, BA, Brasil
			MZUSP	56519; 56522; 56523; 56525; 56537	Guarajuba, BA, Brasil
			MZUSP	59181	Cumuruxatiba, BA, Brasil
			MZUSP	90040-90042	Murici, AL, Brasil
	Phyllopezus pollicaris (SPIX, 1825)	15	MZUSP	79021; 79024; 79027-79029; 79034; 79036; 79044-79046; 79049; 79055-79057; 79062	Xingó, AL, Brasil
	Thecadactylus rapicauda (HOUTTUYN, 1782)	15	MZUSP	33069	Itapiranga, AM, Brasil
			MZUSP	47324	Costa da Altamira, Rio Japurá, AM, Brasil
			MZUSP	52487	Uruá, AM, Brasil
			MZUSP	53656	Cachoeira da Montanha, Rio Tapajós, PA, Brasil
			MZUSP	61693	Santa Cruz da Serra, RO, Brasil
			MZUSP	65850; 66135	Reservas INPA/WWF, AM, Brasil
			MZUSP	66326	Cachoeira de Nazaré, RO, Brasil
			MZUSP	69626; 70198	Apiaú, RR, Brasil

Tabela 1 (continuação)

Família	Espécie	N	Coleção	Nº de Catálogo	Localidade
Phyllodactylidae					
	Thecadactylus rapicauda (HOUTTUYN, 1782)	15	MZUSP	97830; 97832	UHE Guaporé, MT, Brasil
			MZUSP	100016	Platô Bacaba, Oriximiná, PA, Brasil
			MZUSP	101884	Palmeiras do Tocantins, TO, Brasil
			MZUSP	102175	Itaituba, PA, Brasil
Sphaerodactylidae					
	Coleodactylus meridionalis (BOULENGER, 1888)	11	MUFAL	5195; 5196	Mata da Serra da Saudinha, Maceió, AL, Brasil
			MUFAL	6544; 6545	Fazeda Poço Verde, Canindé do São Francisco, SE, Brasil
			MUFAL	6645; 6657	Mata do Catolé, Maceió, AL, Brasil
			MUFAL	6960; 6964; 6978	Sítio Pau Brasil, Coruripe, AL, Brasil
			MUFAL	9004	Serra da Mão, Traipu, AL, Brasil
			MUFAL	11096	Mata da Fazenda Boa Vista, Ipioca, Maceió, AL, Brasil
	Gonatodes hasemani GRIFFIN, 1917	19	CHUNB	22727; 22728; 22730; 22732; 22739; 22761; 22763; 22768; 22777-22779; 22783; 22785; 22788; 22797	Guajará-Mirim, RO, Brasil
			CHUNB	32275; 32276	Humaitá, AM, Brasil
			CHUNB	59369	Boca do Acre, AM, Brasil
			CHUNB	66110	Porto Velho, RO, Brasil
	Gonatodes humeralis (GUICHENOT, 1855)	17	MNRJ	9609; 9617; 9633; 9639; 9641; 9653; 9666; 9667; 9669; 9678; 9696; 9698; 9700; 9704; 9705; 9712; 9713	Parque Ambiental da Alumar, São Luís, MA, Brasil

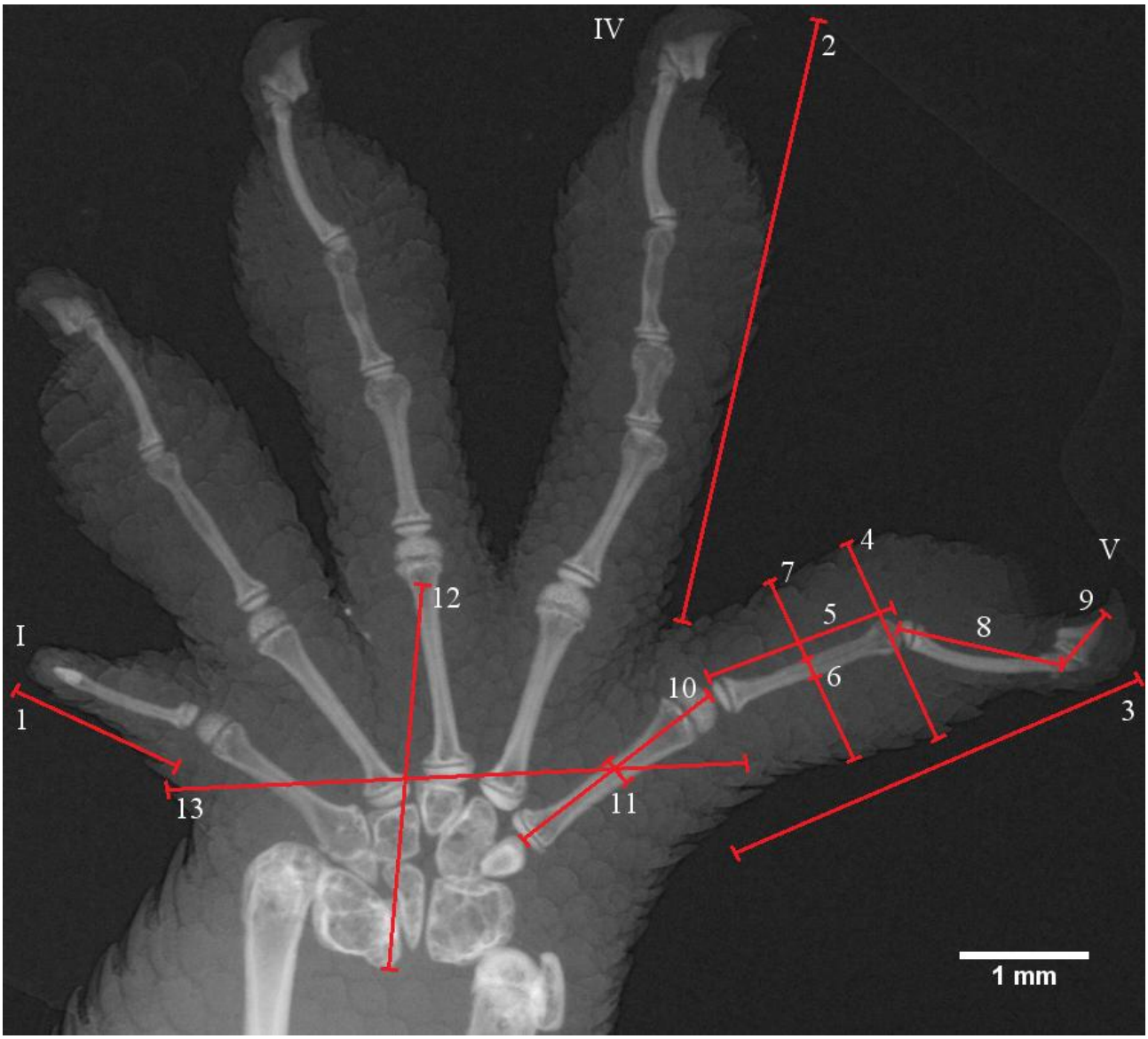


Figura 2. Imagem radiografada do autopódio anterior direito de *Phyllopezus pollicaris* (MZUSP 79044). Os algarismos romanos representam a numeração dos dígitos mensurados no trabalho, e os traçados em vermelho em numeração arábica esquematizam as medidas obtidas. 1) Comprimento externo do dígito I; 2) Comprimento externo do dígito IV; 3) Comprimento externo do dígito V; 4) Maior largura externa do dígito; 5) Comprimento da falange I; 6) Largura mediana da falange I; 7) Largura externa do dígito relativa à mediana da falange I; 8) Comprimento da falange II; 9) comprimento da falange III (no autopódio traseiro, não ilustrado, há adicionalmente o comprimento da falange IV); 10) Comprimento do metacarpo e metatarso em *pes*; 11) Largura mediana do metacarpo/metatarso; 12) Comprimento da planta; 13) Largura da planta.

Tabela 2. Espécies classificadas quanto aos micro-habitats preferenciais e hábito locomotor predominante.

	Espécie	Hábito locomotor e micro-habitat	Referências
Gekkonidae	*Hemidactylus brasilianus*	Escalador: árvores, chão aberto	Mesquita *et al*., 2006; Werneck & Colli, 2006
	Hemidactylus mabouia	Escalador: construções, árvores, bromélias	Vanzolini, 1968a, 1978; Baldo *et al.*, 2008
	Lygodactylus klugei	Escalador: árvores, espinhos	Vanzolini, 1974; Rodrigues, 1996; Werneck & Colli, 2006
Phyllodactylidae	*Gymnodactylus amarali*	Não-escalador: rochas, fendas rochosas, cupinzeiros	Colli *et al*. 2003; Vanzolini, 2004; Vitt *et al*., 2007
	Gymnodactylus darwinii	Não-escalador: serapilheira, sob casca de árvores, bromélias	Vanzolini, 1982; Carvalho & Araújo, 2004
	Gymnodactylus geckoides	Não-escalador: sob toras, fendas rochosas	Vanzolini, 1974, 2004; Colli *et al*. 2003; Werneck & Colli, 2006
	Phyllodactylus gerrhopygus	Escalador e não-escalador: base de dunas arenosas, fendas rochosas, construções	Bauer & Russel, 1991; Pérez & Balta, 2011; Dixon & Huey, 1970
	Phyllopezus lutzae	Escalador: bromélias	Loveridge, 1941; Vanzolini, 1968b
	Phyllopezus pollicaris	Escalador: construções, rochas	Werneck & Colli, 2006; Vanzolini, 1974
	Thecadactylus rapicauda	Escalador: árvores	Bergmann & Russel, 2007
Sphaerodactylidae	*Coleodactylus meridionalis*	Não-escalador: serapilheira, chão aberto, fendas rochosas, sob toras	Werneck *et al.*, 2009; Werneck & Colli, 2006; Vanzolini, 1968
	Gonatodes hasemani	Não-escalador: sob toras	Vitt *et al*., 2000
	Gonatodes humeralis	Não-escalador: serapilheira, próximo a árvores	Vanzolini, 1968a; Vitt *et al*., 2000

3.2. Análises

3.2.1. Análise comparativa filogenética e topologia utilizada

O uso de métodos comparativos filogenéticos tornou-se corriqueiro em trabalhos que investigam a evolução de um dado caráter em um conjunto de espécies (ver Garland *et al*., 2005 e citações). Análises estatísticas convencionais não incorporam o efeito imposto pela ancestralidade compartilhada entre as espécies estudadas, e assumem que os pontos da análise são independentes, como seria ilustrado por uma filogenia estelar (Garland *et al.*, 2005). Entretanto, as relações entre espécies são hierárquicas e refletem graus distintos de ancestralidade compartilhada, resultantes das diferentes escalas temporais de divergência (Felsenstein, 1985). Como consequência, espécies filogeneticamente mais próximas tendem a apresentar características mais similares, em comparação com grupos que possuem maior tempo de divergência. Nesse cenário, os dados podem apresentar um 'padrão filogenético', implicando que os valores obtidos em um estudo comparativo não podem ser considerados independentemente, pois refletem a hierarquia das relações de ancestralidade (Diniz-Filho, 2000). Quando esses efeitos hierárquicos são ignorados em uma análise estatística convencional, aumentam as chances de resultados equivocados que assumem associações estatísticas significativas quando, na realidade, elas não existem (Felsenstein, 1985; Garland *et al*., 1993). Considerando que o presente trabalho testou associações entre variáveis morfológicas suscetíveis à influência da hierarquia filogenética, a adoção de métodos filogenéticos comparativos na análise dos dados tornou-se imprescindível para a confiabilidade dos resultados.

A implementação de uma análise comparativa filogenética requer a adoção de uma topologia com comprimentos dos ramos proporcionais à variância esperada para a evolução de cada traço fenotípico estudado (Diniz-Filho, 2000). Entretanto, ainda não existe na literatura uma hipótese filogenética única contendo comprimentos de ramos que agrupe todas as espécies de Gekkota. Desta forma, a implementação de análises estatísticas utilizando o método comparativo no presente trabalho presumiu a combinação das hipóteses disponíveis para compilar uma topologia com todas

as espécies aqui incluídas. A topologia construída baseou-se na filogenia molecular proposta por Gamble *et al*. (2011b), complementada pela hipótese molecular de Pyron *et al*. (2013) e pela hipótese morfológica do trabalho de Domingos (2009) (esta última, apenas para estabelecer as relações entre o gênero *Gymnodactylus*). A espécie *Phyllodactylus gerrhopygus* não está presente em qualquer hipótese filogenética disponível na literatura, mas foi assumida como grupo irmão de *Thecadactylus* e *Gymnodactylus*, de acordo com o posicionamento de outras espécies do seu gênero na hipótese de Gamble *et al*. (2011b). A árvore foi construída no programa Mesquite, versão 2.75 (Maddison & Maddison, 2011).

3.2.2. Contrastes filogenéticos independentes e diagnóstico do comprimento dos ramos

O método de obtenção de contrastes filogenéticos independentes foi proposto por Felsenstein (1985) para resolver o problema dos efeitos estatísticos impostos por relações de dependência entre táxons, que são negligenciados em análises estatísticas convencionais. Sua ideia básica presume que a evolução dos caracteres ocorre em movimento Browniano – *i.e.*, as características sofrem mudanças sucessivas, constantes e não direcionais – e que, apesar de táxons próximos apresentarem características dependentes de sua ancestralidade compartilhada, a diferença entre elas depende apenas de seu tempo de divergência (Diniz-Filho, 2000). Os contrastes são calculados a partir das diferenças entre os valores de cada característica que se pretende estudar nas espécies e entre os valores ancestrais das mesmas, estimados para os nós da filogenia (para maiores detalhes, ver Felsenstein 1985 e Diniz-Filho, 2000). Além dos valores dos caracteres, o cálculo também incorpora informações de relações filogenéticas e tempo de divergência entre as espécies. Com a obtenção dos contrates, é possível escolher o modelo de comprimento dos ramos da árvore que é estatisticamente mais adequado (Garland *et al*., 1992).

Assumindo que a evolução dos caracteres ocorre por movimento Browniano, o comprimento dos ramos da árvore filogenética informa não somente o tempo de divergência entre os grupos, mas

viabiliza o cálculo de taxas de evolução dos caracteres (Diniz-Filho, 2000). O comprimento dos ramos pode ser estimado por distâncias genéticas, tempos de divergência fornecidos por registro fóssil ou relógios moleculares, quantidade de caracteres modificados em uma análise cladística, entre outros (Garland *et al*., 1992). Entretanto, tais informações não estão disponíveis para todas as espécies aqui analisadas, havendo a necessidade da adoção de comprimentos arbitrários para os ramos. Para seguir as análises, é necessário testar se estes comprimentos se adequam ao modelo de evolução por movimento Browniano (Garland *et al*., 1992). Os comprimentos foram testados de acordo com os gráficos de diagnóstico propostos por Garland *et al*. (1992), que analisam a relação dos contrastes independentes filogenéticos de cada variável com o seu desvio-padrão. Se o comprimento for adequado, a distribuição dos contrastes não deve apresentar tendências lineares ou exponenciais (Diniz-Filho, 2000). Foram testados os seguintes comprimentos: Constante (todos os segmentos iguais a um, Garland *et al*., 1992); Grafen (táxons terminais contemporâneos, *i.e.*, os ramos chegam até os pontos terminais da árvore e a profundidade do nó equivale ao número de táxons terminais que descendem dele menos um, Grafen, 1989); Nee (profundidade dos nós correspondente ao logaritmo do número de táxons terminais que descendem do mesmo, citado em Purvis, 1995, p. 416) e Pagel (táxons terminais contemporâneos e distâncias entre nós iguais a um, Pagel, 1992). Descrições dos métodos diagnósticos utilizados no presente trabalho são bastante detalhadas no manual do PDAP (*Phenotypic Diversity Analysis Programs*) para Mesquite (Midford *et al*., 2005). O comprimento arbitrário de Grafen foi o que melhor padronizou a distribuição dos contrastes, sendo adotado em todas as análises subsequentes. Os comprimentos dos ramos foram atribuídos no programa Mesquite, versão 2.75 (Maddison & Maddison, 2011) e os gráficos de diagnósticos foram produzidos no programa R versão 3.0.1, utilizando RStudio 097.551.

3.2.3. Análises de componentes principais e modelos lineares filogenéticos

Todas as análises estatísticas foram implementadas no programa R v.3.0.1, pelo RStudio 097.551. As análises foram realizadas em três etapas, organizadas segundo os principais objetivos desse trabalho: 1) análise filogenética de componentes principais I, que testou associações entre morfologia externa e osteológica; 2) análise filogenética de componentes principais II e modelo linear filogenético, para testar associações entre morfologia osteológica e hábito locomotor e 3) análise da razão digital e modelo linear filogenético, verificando associações entre a homogeneidade das proporções digitais e o hábito locomotor.

Análises filogenéticas de componentes principais (PCAs) foram utilizadas na primeira e segunda etapa de análise do presente trabalho, com o objetivo de reduzir o número de variáveis utilizadas nas análises subsequentes (Revell, 2009). Como as variáveis obtidas se tratam de medidas alométricas, as médias de cada parâmetro estimado por espécie foram logaritmizadas em base 10. Em seguida, os dados de autopódio foram corrigidos pelo logaritmo do comprimento rostro-cloacal, com o objetivo de eliminar os efeitos alométricos do tamanho do corpo sobre cada variável. A correção pelo tamanho corpóreo foi realizada por um modelo linear filogenético pelo método de PGLS (*Phylogenetic Generalized Least-Squares*), segundo o procedimento proposto por Revell (2009). O procedimento gerou resíduos filogenéticos independentes do tamanho, que finalmente foram utilizados nas análises de componentes principais. Os dois maiores componentes com *eigenvalues* maiores do que 1,0 e variância explicada acima de 20% tiveram seus *loadings* e *scores* retidos e analisados.

A segunda e a terceira análise foram executadas utilizando modelo linear filogenético via PGLS com adicional estimativa simultânea do grau de correlação filogenética (PGLSλ – Revell, 2010; ver Grizante *et al*., 2012; Brandt & Navas, 2013). O uso do modelo PGLSλ permite inferir se a história evolutiva compartilhada entre as espécies explica os padrões observados nos dados (ver Brandt & Navas, 2013). O valor teórico do parâmetro λ varia de zero a um e indica o valor do sinal

filogenético nos resíduos da regressão: se for próximo a zero, o sinal filogenético é baixo, equivalente a uma filogenia estelar; se for próximo a um, o sinal é forte e corresponde a uma filogenia hierárquica definida por movimento Browniano (Pagel, 1999; ver também Brandt & Navas, 2013). Devido à classificação ambígua do hábito locomotor da espécie *Phyllodactylus gerrhopygus*, descrita na literatura tanto como escaladora quanto como não-escaladora, foram implementados dois tipos de modelo linear filogenético nas etapas 2 e 3 da análise, considerando os dois possíveis hábitos predominantes na população estudada (denominado 'classificação ecológica 1' quando *P. gerrhopygus* foi classificado como não-escalador e 'classificação ecológica 2' para a classificação de *P. gerrhopygus* como escalador).

Na primeira etapa de análise filogenética de componentes principais I, foram utilizadas apenas variáveis correspondentes às medidas externas e osteológicas do dígito V e da planta. *Manus* e *pes* foram analisados separadamente, em PCAs distintas. As medidas incluídas nessa etapa de análise foram: comprimento externo do dígito V, maior largura externa do dígito; largura externa do dígito relativa à mediana da falange I; largura e comprimento plantar; somatória do comprimento das falanges; largura mediana da falange I; comprimento e largura mediana do metacarpo/metatarso. Os componentes gerados na PCA I foram denominados "componentes principais" (PC).

No segundo procedimento estatístico (etapa 2), correspondente à análise filogenética de componentes principais II, os dados dos autopódios anteriores e posteriores foram comparados conjuntamente, e apenas variáveis osteológicas foram consideradas. A análise incorporou as seguintes medidas para *manus* e *pes*: comprimento de cada falange do dígito V, largura mediana da falange I, comprimento e largura mediana do metacarpo/metatarso. Para diferenciar os componentes principais da análise anterior (PCA I) com os componentes retidos na PCA II, os últimos foram denominados "componentes osteológicos" (CO). Os *scores* obtidos em cada componente osteológico da PCA filogenética II foram utilizados no modelo linear filogenético para testar o

efeito do hábito locomotor. A análise foi realizada para os dois tipos de classificação ecológica de *P. gerrhopygus* (não-escalador e escalador).

Por fim, a etapa 3 de análise de proporção dos dígitos em relação ao hábito foi implementada adotando-se razões digitais das medidas de comprimento externo dos dígitos I, IV e V. Especificamente, foram calculadas as razões digitais I:V e IV:V, a partir das médias não logaritmizadas dos dígitos de cada espécie para os membros anteriores e posteriores. As razões digitais foram utilizadas no modelo linear filogenético juntamente com hábito ecológico. O procedimento foi repetido adotando-se as duas classificações de hábito preferencial de *P. gerrhopygus* (não-escalador e escalador).

4. RESULTADOS

Os resultados obtidos estão organizados em subseções de acordo com os três principais objetivos propostos no presente trabalho. O tópico *4.1. Morfologia externa e osteologia* dedica-se à descrição dos resultados obtidos pela análise de componentes principais I (etapa 1 de análise: relações entre morfologia externa e osteologia); a subseção *4.2. Morfologia osteológica e hábito locomotor* aborda os resultados obtidos na análise de componentes principais II e nos modelos lineares filogenéticos que relacionam a morfologia do autopódio com o hábito ecológico (etapa 2 de análise: associações entre osteologia e a classificação ecológica como escaladores e não-escaladores); e o item *4.3. Homogeneidade/heterogeneidade do autopódio e hábito locomotor* descreve os resultados obtidos a partir dos modelos lineares filogenéticos que testaram relações entre razões digitais e hábito ecológico (etapa 3 de análise). As relações filogenéticas entre as espécies utilizadas, com indicação do hábito locomotor preferencial, são ilustradas na Figura 3.

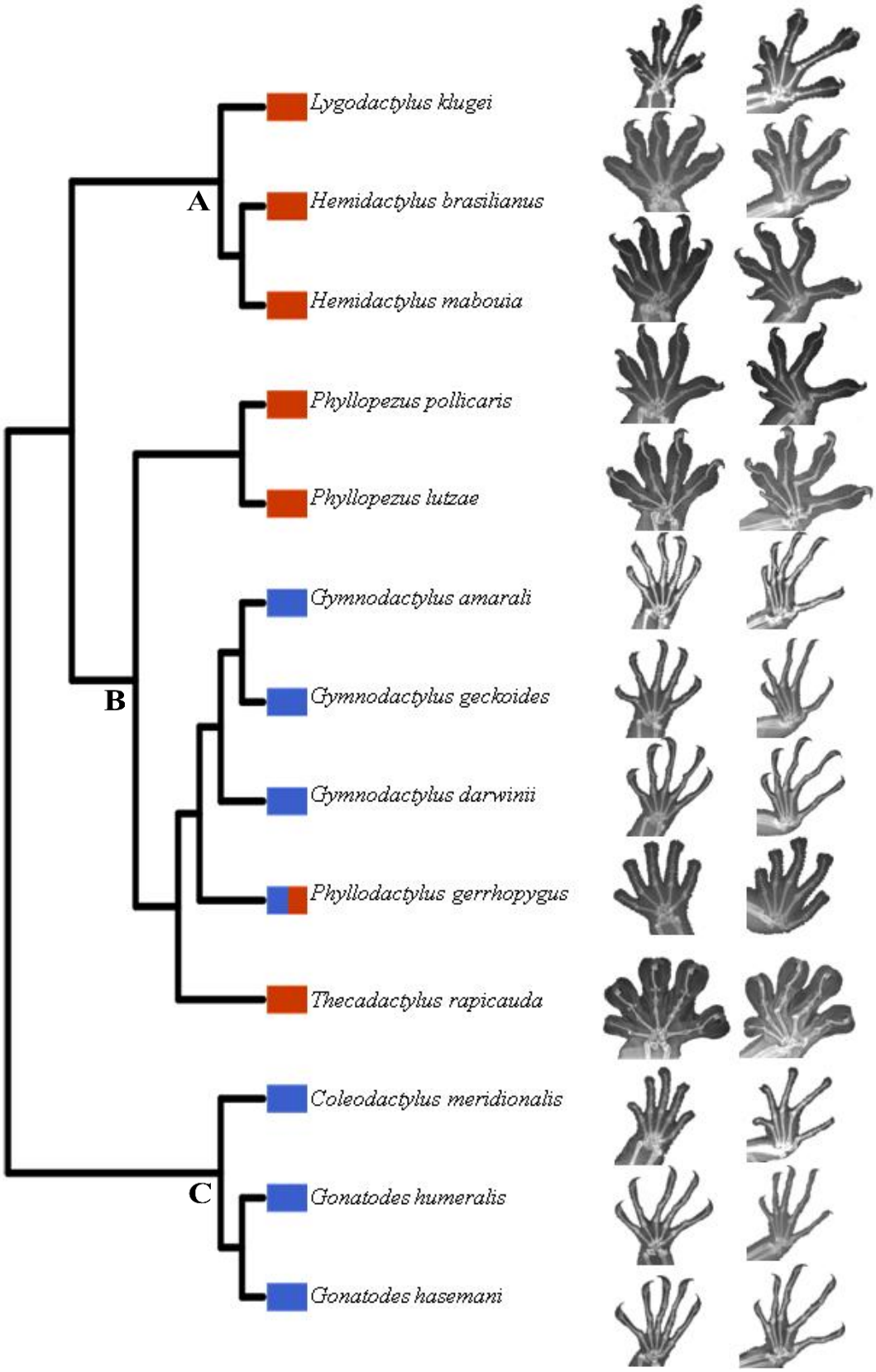


Figura 3. Topologia de árvore utilizada nas análises filogenéticas contendo as 13 espécies analisadas. As radiografias da *manus* (a esquerda) e pes (a direita) correspondentes para cada espécie estão ilustradas ao lado da árvore. Os retângulos coloridos indicam o hábito locomotor predominante para cada espécie: azul = não-escalador; vermelho = escalador. A) Gekkonidae; B) Phyllodactylidae; C) Sphaerodactylidae.

4.1. Morfologia externa e osteologia

Os resultados da análise filogenética de componentes principais que testou a presença de associações entre morfologia externa e osteologia são sintetizados na Tabela 3. Tanto para a análise dos autopódios anteriores quanto para a dos posteriores, os resultados obtidos e interpretados referem-se aos dois primeiros componentes que melhor explicam a variação dos dados (ambos com *eigenvalues* maiores do que 1,0). Os resultados dessas análises foram semelhantes entre *manus e pes*. O primeiro componente retido agrupou com maior peso (*loading*) o comprimento do dígito e a somatória do comprimento das falanges (Tabela 3), que variaram na mesma direção (dígitos maiores possuíram valor de somatória das falanges também maior, e o inverso ocorreu para dígitos menores). O comprimento e largura dos metacarpos e metatarsos foram agrupados também no primeiro componente, juntamente com as dimensões de comprimento e largura da planta, e todos variaram na mesma direção (plantas maiores tiveram metacarpos ou metatarsos do dígito V também maiores, e o contrário se aplica para plantas do autopódio menores). Destaca-se, porém, que a relação entre largura da estrutura óssea e a morfologia externa foi mais forte para *pes*, visto que os *loadings* referentes ao metacarpo do dígito V ficaram bem distribuídos nos dois componentes principais (Tabela 3), indicando que a variação desse caráter foi explicada fracamente por todos os componentes retidos na análise para *manus*. Destaca-se, ainda, que a largura mediana da falange I não possuiu forte associação com a largura externa do dígito mensurada nesse ponto.

Além das associações previstas entre morfologia externa e osteologia, também foram detectados padrões inesperados de variação morfológica do autopódio. O comprimento externo do dígito V se agrupou com as variáveis de dimensão da planta (comprimento e largura), variando na mesma direção no primeiro componente principal (PC1; Tabela 3). As medidas de maior largura externa do dígito e largura externa relativa à falange I foram agrupadas no segundo componente principal (PC2; Tabela 3) e variaram na mesma direção. O comprimento externo do dígito não se agrupou com as medidas de largura externa do dígito.

Tabela 3. Pesos (*loadings*) das Análises filogenéticas de Componentes Principais I correspondentes às variáveis morfológicas do dígito V e da planta do autopódio anterior (*manus*) e posterior (*pes*), indicando associações entre variáveis de morfologia externa e osteológica. Em negrito destacam-se os *loadings* das variáveis que mais contribuem para cada componente principal (PC).

	Manus		***Pes***	
Variável morfométrica	**PC1**	**PC2**	**PC1**	**PC2**
Comprimento do dígito	**0,600**	-0,381	**0,731**	-0,391
Maior largura externa do dígito	-0,384	**0,714**	0,276	**0,684**
Largura externa do dígito relativa à mediana da falange I	-0,408	**0,772**	0,094	**0,909**
Somatória das falanges	**0,687**	-0,426	**0,779**	-0,350
Largura mediana da falange I	**0,627**	0,450	0,493	0,298
Comprimento do metacarpo/metatarso	**0,735**	0,386	**0,908**	0,052
Largura mediana do metacarpo/metatarso	0,440	0,419	**0,766**	-0,038
Comprimento plantar	**0,935**	-0,073	**0,751**	-0,328
Largura plantar	**0,704**	0,607	**0,701**	0,522
Eigenvalue (%variância explicada)	3,642 (40,47)	2,334 (25,94)	3,936 (43,74)	2,044 (22,70)

4.2. Morfologia osteológica e hábito locomotor

Na PCA filogenética II foram retidos dois componentes osteológicos principais (CO) para análise dos resultados (Tabela 4). O primeiro componente agrupou os comprimentos das falanges mais distais (II e III em *manus*, e III e IV em *pes*) e medidas de comprimento e largura do metatarso (CO1; Tabela 4), todos variando na mesma direção. O segundo componente (CO2; Tabela 4) agrupou as seguintes variáveis: comprimento das falanges I do autopódio anterior e posterior, largura mediana da falange I e largura do metacarpo. O agrupamento do componente 2 indica para ambos os autopódios que o comprimento e a largura da falange I variaram em direções opostas (ou seja, dígitos mais espessos apresentaram falanges mais estreitas, e o inverso para dígitos mais delgados), e que na *manus* a largura do metacarpo variou na mesma direção da largura da falange I, mas na direção oposta do comprimento da mesma (autopódios anteriores que têm o metacarpo do

dígito V mais espesso também possuíram sua primeira falange correspondente mais espessa e mais curta, e o contrário para metacarpos estreitos). As variáveis de comprimento do metacarpo e de comprimento da falange II do *pes* não foram agrupadas nos dois COs retidos.

Tabela 4. Pesos (*loadings*) da Análise filogenética de Componentes Principais II, indicando as associações entre as variáveis osteológicas do dígito V do autopódio anterior (*manus*) e posterior (*pes*). Em negrito destacam-se os *loadings* das variáveis que mais contribuem para cada componente osteológico (CO).

	Variável morfométrica	**CO1**	**CO2**
Manus	Comprimento da falange I	-0,570	**0,804**
	Comprimento da falange II	**-0,894**	0,350
	Comprimento da falange III	**-0,947**	0,133
	Largura mediana da falange I	-0,498	**-0,727**
	Comprimento do metacarpo	-0,492	-0,148
	Largura mediana do metacarpo	-0,404	**-0,801**
Pes	Comprimento da falange I	-0,646	**0,725**
	Comprimento da falange II	-0,385	0,179
	Comprimento da falange III	**-0,852**	0,229
	Comprimento da falange IV	**-0,968**	0,072
	Largura mediana da falange I	-0,379	**-0,793**
	Comprimento do metatarso	**-0,819**	-0,301
	Largura mediana do metatarso	**-0,715**	-0,551
	Eigenvalue (% variância explicada)	6,23 (47,92)	3,62 (27,82)

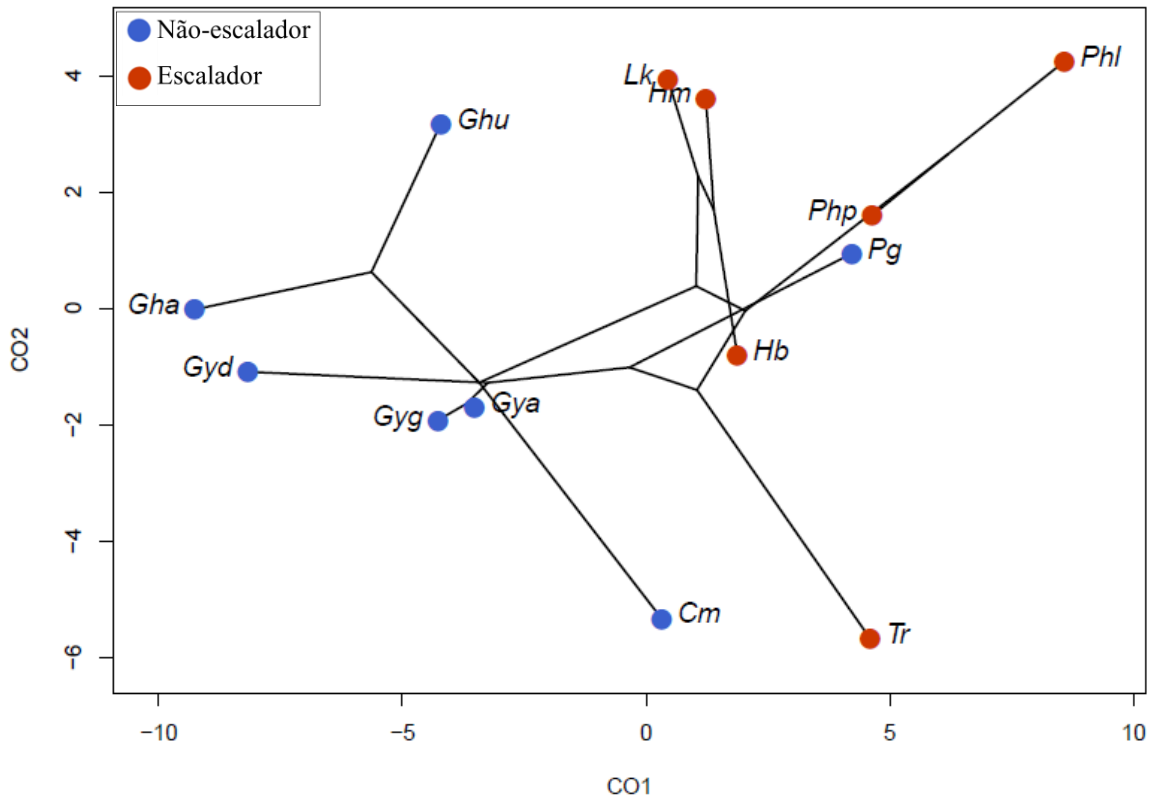
Os valores agrupados no primeiro componente osteológico foram fortemente associados ao hábito locomotor (Tabela 5). A Figura 4 ilustra que os indivíduos não-escaladores apresentaram estruturas maiores de comprimento das falanges II e III da *manus*, III e IV do *pes*, comprimento do metatarso e largura do metatarso (agrupadas no CO1 da PCAII), em comparação com indivíduos escaladores (dada a combinação dos sinais negativos indicados na Tabela 4 com a Figura 4).

Variações nos parâmetros largura externa do dígito, largura mediana da falange I e largura do metacarpo não foram explicadas pelo hábito locomotor (Figura 4 e Tabela 5). Os resultados apresentaram baixo sinal filogenético, sugerindo que as variações morfológicas detectadas não refletiram fortemente as relações filogenéticas estabelecidas na topologia adotada (Tabela 5).

Tabela 5. Resultados dos modelos lineares filogenéticos testando associações entre os *scores* dos componentes osteológicos (CO) gerados na PCA II e o hábito locomotor. Classificação ecológica 1: *P. gerrhopygus* classificado como não-escalador; Classificação ecológica 2: *P. gerrhopygus* classificado como escalador. Os valores de p que foram significativos são indicados em negrito.

	Classificação ecológica	$t_{1,11}$	**P**	**λ**
CO1	1	-3,076	**0,0105**	0,092
	2	-4,631	**0,0007**	0,269
CO2	1	-1,498	0,1624	0,230
	2	-1,483	0,1662	0,194

A)



B)

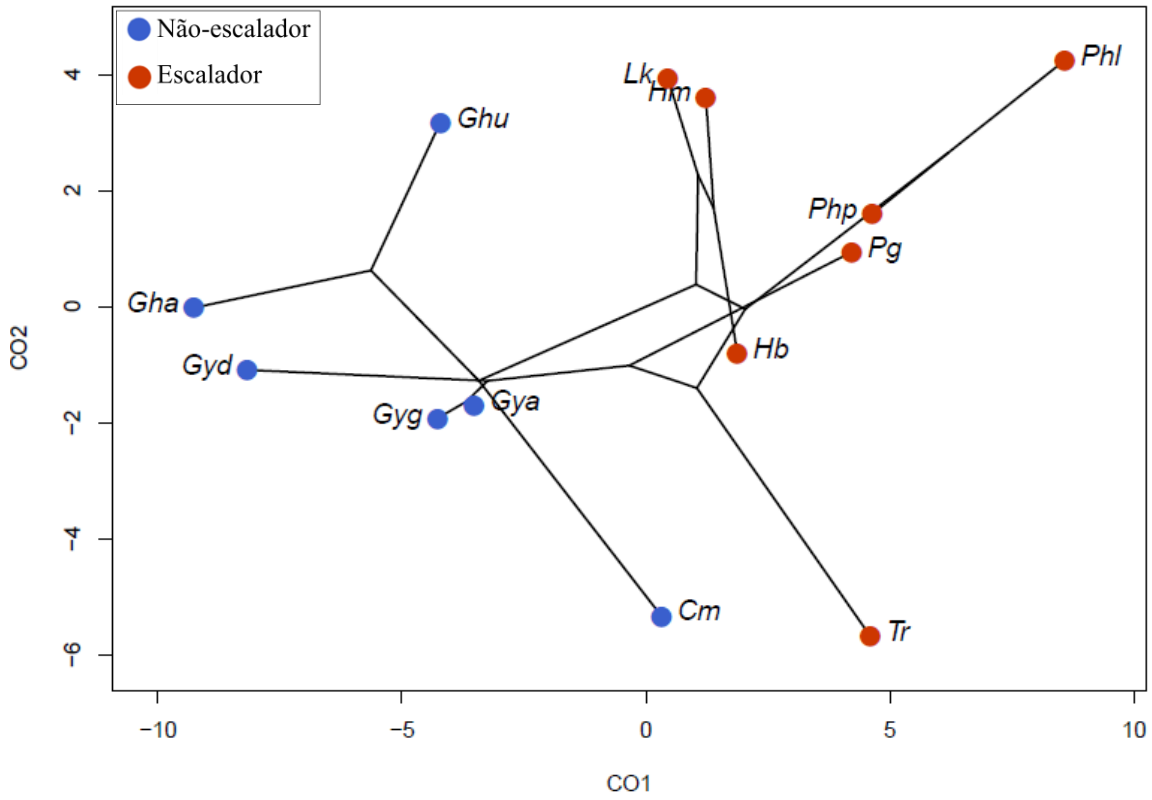


Figura 4. Gráfico em *phylomorphospace* dos *scores* do CO1 contra os *scores* do CO2 gerados na PCA filogenética II. As retas em preto são os ramos da topologia. A) *P. gerrhopygus* classificado como não-escalador; B) *P. gerrhopygus* classificado como escalador. *Cm*: *Coleodactylus meridionalis*; *Gha*: *Gonatodes hasemani*; *Ghu*: *G. humeralis*; *Gya*: *Gymnodactylus amarali*; *Gyd*: *G. darwinii*; *Gyg*: *G. geckoides*; *Hb*: *Hemidactylus brasilianus*; *Hm*: *H. mabouia*; *Lk*: *Lygodactylus klugei*; *Pg*: *Phyllodactylus gerrhopygus*; *Phl*: *Phyllopezus lutzae*; *Php*; *P. pollicaris*; *Tr*: *Thecadactylus rapicauda*.

4.3. Homogeneidade/heterogeneidade do autopódio e hábito locomotor

As razões digitais do autopódio anterior não apresentaram forte associação com o hábito locomotor (Figura 5; Tabela 6). No autopódio posterior a razão digital I:V pareceu estar correlacionada com o hábito ecológico, mas a significância da associação depende da classificação adotada (Tabela 6); a associação apresentou baixo sinal filogenético (Tabela 6). Conforme ilustrado na Figura 6, organismos não-escaladores geralmente possuíram razão digital I:V mais próxima de 1,0, o que significa que a proporção entre esses dígitos foi mais homogênea quando comparada à de gecos escaladores. A razão IV:V não apresentou relação com o hábito em nenhuma das classificações ecológicas adotadas (Tabela 6), e possui forte sinal filogenético (Tabela 6) .

Tabela 6. Resultados dos modelos lineares filogenéticos que testaram associações entre as razões digitais e o hábito locomotor. Classificação ecológica 1: *P. gerrhopygus* classificado como não-escalador; Classificação ecológica 2: *P. gerrhopygus* classificado como escalador. Em negrito se destaca o valor de p que foi significativo.

	Razão	**Classificação ecológica**	$t_{1,11}$	**P**	**λ**
Manus	I:V	1	1,874	0,0878	0,430
		2	1,539	0,1522	0,543
	IV:V	1	-1,294	0,2223	0,554
		2	-1,065	0,3098	0,230
Pes	I:V	1	1,936	0,0790	0,083
		2	3,032	**0,0114**	0,326
	IV:V	1	0,442	0,6667	1,083
		2	0,390	0,7039	1,083

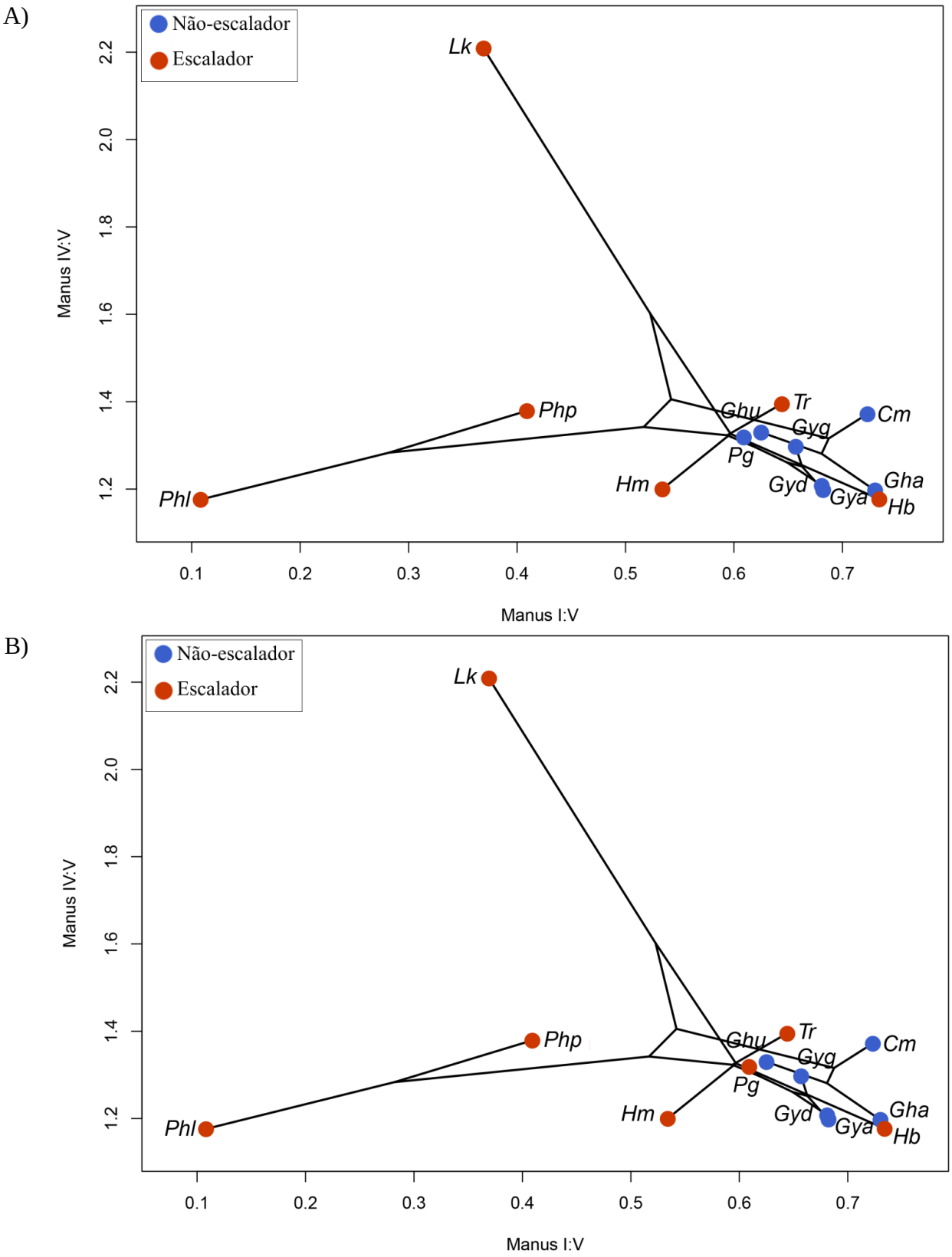
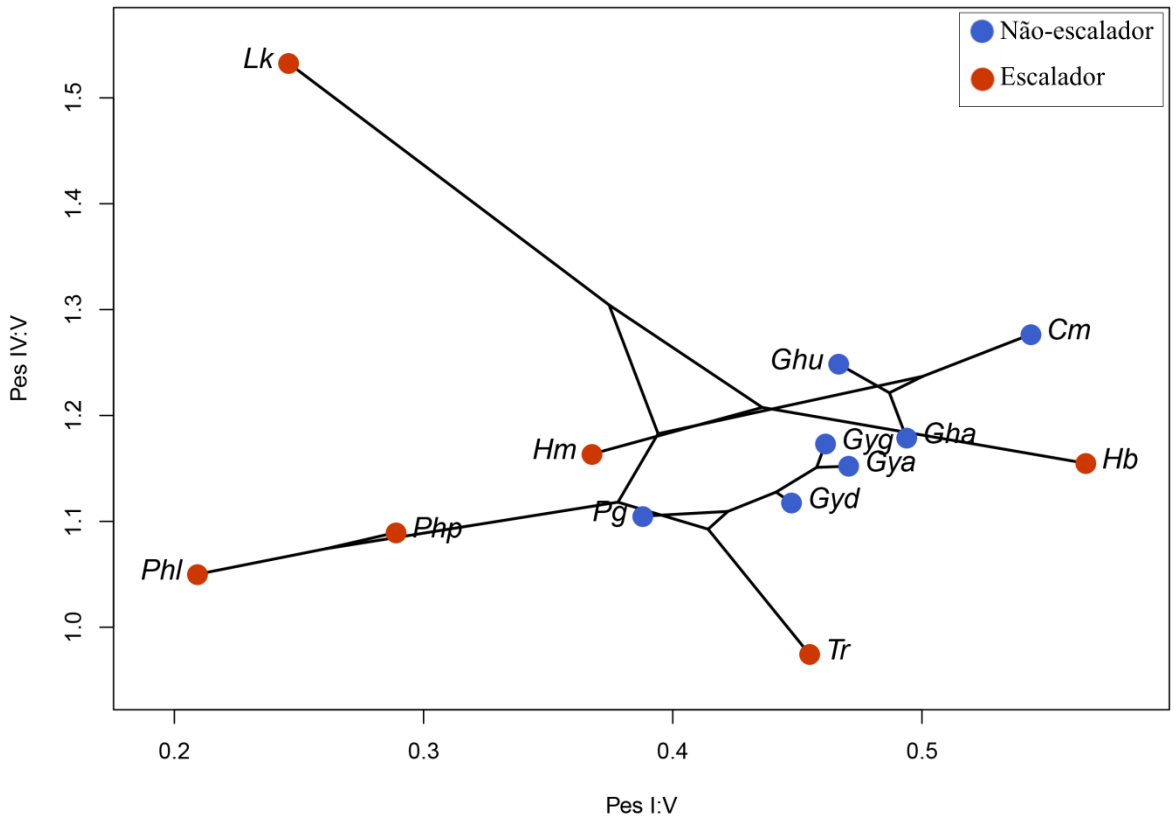


Figura 5. Gráfico em *phylomorphospace* da razão digital I:V contra IV:V do autopódio anterior. A) *P. gerrhopygus* classificado como não-escalador; B) *P. gerrhopygus* classificado como escalador. *Cm*: *Coleodactylus meridionalis*; *Gha*: *Gonatodes hasemani*; *Ghu*: *G. humeralis*; *Gya*: *Gymnodactylus amarali*; *Gyd*: *G. darwinii*; *Gyg*: *G. geckoides*; *Hb*: *Hemidactylus brasilianus*; *Hm*: *H. mabouia*; *Lk*: *Lygodactylus klugei*; *Pg*: *Phyllodactylus gerrhopygus*; *Phl*: *Phyllopezus lutzae*; *Php*; *P. pollicaris*; *Tr*: *Thecadactylus rapicauda*.

A)



B)

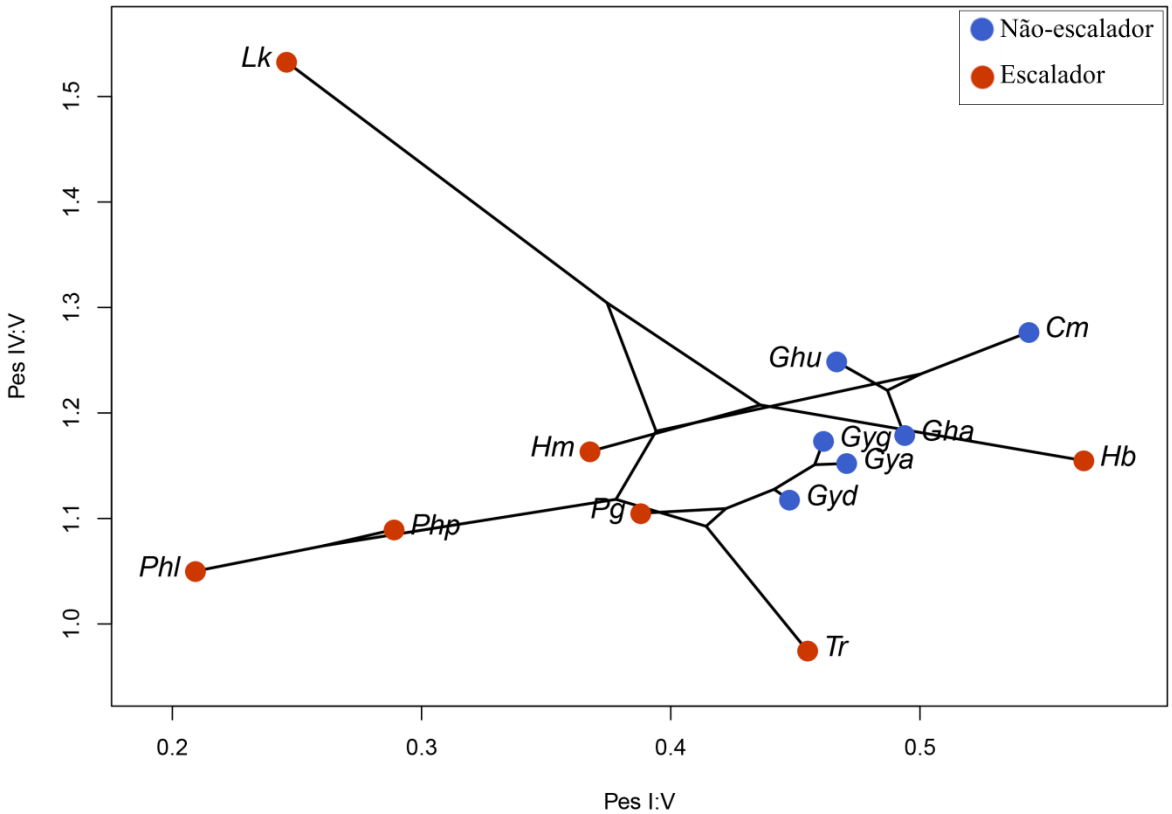


Figura 6. Gráfico em *phylomorphospace* da razão digital I:V contra IV:V do autopódio posterior. A) *P. gerrhopygus* classificado como não-escalador; B) *P. gerrhopygus* classificado como escalador. *Cm*: *Coleodactylus meridionalis*; *Gha*: *Gonatodes hasemani*; *Ghu*: *G. humeralis*; *Gya*: *Gymnodactylus amarali*; *Gyd*: *G. darwinii*; *Gyg*: *G. geckoides*; *Hb*: *Hemidactylus brasilianus*; *Hm*: *H. mabouia*; *Lk*: *Lygodactylus klugei*; *Pg*: *Phyllodactylus gerrhopygus*; *Phl*: *Phyllopezus lutzae*; *Php*; *P. pollicaris*; *Tr*: *Thecadactylus rapicauda*.

5. DISCUSSÃO

O presente trabalho investigou relações entre componentes morfológicos do autopódio de gecos e suas associações com o hábito locomotor preferencial utilizado por cada espécie. Como resultado, foi possível identificar que a morfologia externa e a osteologia do autopódio foram fortemente associadas nesses lagartos, com destaque para parâmetros relacionados ao comprimento do dígito estudado (dígito V), às dimensões da planta e aos seus respectivos componentes (quinto metacarpo e quinto metatarso), tanto no autopódio anterior quanto posterior. As espécies que possuíram dígito V maior apresentaram a tendência de valores maiores de somatória das falanges deste dígito, de tamanho do metacarpo/metatarso, e de dimensões da planta. Adicionalmente, tanto a variação morfológica dos componentes osteológicos do autopódio quanto as proporções digitais – destacando os *pes* – evoluíram em associação com o hábito locomotor predominantemente utilizado pelas espécies. Em comparação com as espécies escaladoras, animais não-escaladores apresentaram tanto em *manus* quanto em *pes* maior comprimento das duas falanges mais distais, e maior comprimento e largura do metatarso. Espécies não-escaladoras também possuíram autopódio posterior mais homogêneo, inferido pela razão entre os dígitos I:V. Estes resultados são inéditos e fornecem base para inferências acerca das relações entre ecomorfologia do autopódio e a biomecânica da locomoção em gecos que utilizam diferentes micro-habitats.

Alguns dos resultados obtidos eram esperados, com base nas informações publicadas por trabalhos que documentam a relação de componentes morfológicos do autopódio de gecos com a presença ou ausência de lamelas subdigitais – especificamente, a redução identificada no comprimento do quinto metatarso e do primeiro dígito em espécies com almofadas subdigitais era prevista (Russell & Bauer, 1990; Russell *et al*., 1997). Entretanto, os estudos existentes não implementaram testes formais da relação entre morfologia e hábito locomotor preferencial. Consequentemente, apenas com base nos estudos previamente disponíveis, a interpretação da associação entre morfologia e hábito locomotor poderia gerar interpretações enviesadas da

biomecânica em contextos ecológicos específicos (visto que nem todas as espécies que possuem lamelas subdigitais são preferencialmente escaladoras – por exemplo, *Phyllodactylus gerrhopygus*; ver Dixon & Huey, 1970). A presença de lamelas subdigitais no *pes* está associada a uma redução dos dígitos (Russell *et al*., 1997), mas os processos envolvidos nos padrões da redução digital ainda são desconhecidos. O presente trabalho, identificou que o comprimento das falanges mais distais evolui em associação com o tipo de locomoção preferencial, podendo refletir os padrões de variação no comprimento do dígito V descritos por Russell *et al*. (1997) para o autopódio posterior. O quinto metatarso de gecos com lamelas subdigitais também é mais curto em comparação com as espécies que não possuem almofadas digitais (Russell *et al*., 1997). O presente trabalho identificou um padrão similar, no qual espécies escaladoras apresentam o quinto metatarso mais curto e também mais fino do que espécies não-escaladoras. A presença de lamelas adesivas também aparenta estar associada à redução do primeiro dígito de gecos (Russell & Bauer, 1990), um padrão parcialmente corroborado pelos nossos resultados: na presente base de dados, a razão digital I:V detectada para o *pes* de animais não-escaladores é maior do que em escaladores, sugerindo que o dígito I nessas espécies é proporcionalmente menor. Também se destaca nos resultados do presente trabalho aqueles referentes às análises de morfologia externa e osteologia. Surpreendentemente, a largura mediana da primeira falange não correlaciona-se ao seu respectivo ponto de largura externa do dígito V. Em contrapartida, o comprimento do dígito associa-se com a somatória do comprimento das falanges (conforme já era assumido em alguns trabalhos – Melville & Swain, 2000; Johnson *et al*., 2005), e a largura mediana do quinto metatarso é fortemente associada com a largura externa da planta do *pes.* A largura mediana do quinto metacarpo, entretanto, não parece associada com a largura plantar da *manus*. Destaca-se que os resultados aqui discutidos para o autopódio anterior são completamente inéditos, uma vez que os trabalhos que descrevem associação de aspectos osteológicos com o hábito locomotor (muitas vezes inferido pela presença/ausência de lamelas subdigitais) aplicam-se unicamente ao autopódio posterior.

A compreensão das implicações funcionais da variação morfológica do autopódio presume inicialmente a investigação da maneira como seus componentes morfológicos se relacionam. Em particular, a independência identificada entre as medidas de largura falangeal e largura do dígito foram inesperadas, embora sejam coerentes no contexto do desempenho funcional dos dígitos. Espécies que apresentam o dígito mais espesso geralmente possuem lamelas subdigitais (Irschick *et al*., 1996), as quais são compostas por microscópicas cerdas queratinizadas de origem epidérmica (Maderson, 1964). A ocorrência de lamelas geralmente está associada à presença de características específicas, como parafalanges, tendões conectando as almofadas adesivas (também associados às parafalanges, quando presentes), e achatamento das falanges intermediárias (Russell, 1975; Russell, 2002; Russell & Bauer, 1988). Tanto os padrões embrionários envolvidos na formação das almofadas quanto a coevolução da inserção muscular nas lamelas e nas parafalanges podem ter mais relação com o formato externo do dígito do que com a largura falangeal (Russell & Bauer, 1988; Rosenberg *et al*., 1992). As falanges de alguns animais que apresentam almofadas subdigitais são de fato modificadas (achatadas) de modo a proporcionar maior controle das lamelas pelos tendões digitais (Russell, 2002). Entretanto, a modificação não implica na presença de falanges mais largas em dígitos mais espessos, o que inclusive do ponto de vista funcional poderia dificultar a mobilidade das lamelas.

As análises de associação entre morfologia externa e osteologia também resultaram em um padrão curioso: a detecção de relações diferentes para *manus* e *pes* na comparação entre a largura do quinto metacarpo/metatarso com a largura plantar. A largura plantar da *manus* provavelmente está mais associada ao ângulo entre os metacarpos e a musculatura plantar do que à largura mediana do quinto metacarpo, embora essa inferência seja especulativa e presuma um teste formal para resultados mais conclusivos. Diferentemente do autopódio anterior típico de lagartos, que é similar a outras linhagens de tetrápodes (como em salamandras), o autopódio posterior desses animais é altamente modificado (Brinkman, 1980; Rewcastle, 1983; Gauthier *et al*., 1988; Lee, 1997; Russell

et al., 1997). O quinto metatarso apresenta o formato particular de gancho, que recebe a inserção de diversos músculos e permite desempenhar funções diretamente relacionadas com o desempenho locomotor (Robinson, 1975). Se a inserção muscular é maior nesse elemento, a morfologia externa também aumenta nas dimensões de largura e comprimento plantar. Além da relação com ângulo de disposição entre os metatarsos (Russell *et al*., 1997), a largura plantar também deve estar associada à largura do quinto metatarso, justamente por ser um ponto que sustenta diversas inserções musculares. Elementos ósseos muito estreitos provavelmente não suportariam a força imposta pela movimentação muscular envolvida na locomoção, de forma que um formato mais espesso do quinto metatarso seria vantajoso nessas condições. Os padrões detectados de associações entre morfologia externa e osteologia no presente trabalho podem fornecer informações básicas para compreender como varia a forma do autopódio em relação à locomoção em diferentes condições (*i.e*., em espécies que escalam ou espécies que apenas deslocam-se no plano horizontal).

O autopódio anterior e o posterior dos lagartos desempenham papeis funcionalmente distintos durante a locomoção em ambientes verticais e horizontais (Zaaf *et al*., 1999, 2001). Em animais não-escaladores, o autopódio posterior está muito mais associado ao desempenho locomotor do que nos escaladores (Zaaf *et al*., 1999). O autopódio posterior de lagartos é tipicamente assimétrico nas proporções dos metatarsos e disposição dos metatarsos e dígitos, correspondendo a uma característica fundamental para a versatilidade e otimização do desempenho locomotor do grupo (Gauthier *et al*., 1988; Robinson, 1975); os metatarsos de I a IV são essencialmente paralelos, funcionalmente similares e opostos ao quinto metatarso e dígito V (Robinson, 1975; Brinkman, 1980; Lee, 1997). Adicionalmente, o quinto metatarso em gancho está associado a diversas ligações musculares responsáveis pela extensão do calcanhar (Robinson, 1975; Brinkman, 1980). Geralmente, em animais não-escaladores a movimentação do quinto metatarso confere ao dígito V a capacidade de agarrar o substrato utilizando a região das falanges mais distais e impulsionar a rotação do autopódio durante a locomoção, ocorrendo a perda de contato do

membro com o substrato no sentido proximo-distal (para melhor compreensão, ver Robinson, 1975 e Figura 1 de Brinkman, 1980). Durante a corrida, além do movimento das juntas e do dígito V, a propulsão conferida pela rotação do autopódio pode ser também intensificada pela saída do dígito IV do substrato, que geralmente é o dígito mais longo no autopódio de lagartos (Irschick & Jayne, 1999). Em gecos escaladores, o autopódio posterior apresenta relevância funcional distinta comparada aos animais não-escaladores, que entre outras características, colabora principalmente com a estabilidade da escalada (Autumn *et al*., 2006). O *pes* de gecos escaladores portadores de almofadas subdigitais possuem uma morfologia relativamente simétrica da disposição dos metatarsos e dígitos, a qual permite às lamelas firmarem contato com o substrato em arranjos espaciais diferentes, promovendo maior efetividade de adesão (Gauthier *et al*., 1988; Russell *et al*., 1997). Gecos que possuem lamelas geralmente apoiam e retiram as almofadas subdigitais do substrato realizando o movimento de hiperextensão dos dígitos: a porção distal dos dígitos se dobra dorsalmente e, durante a elevação do membro posterior, essa é a primeira a parte dos dígitos a perder contato com a superfície (especificamente a região distal do dígito V é a primeira parte do autopódio posterior a se desprender do substrato - Russell, 1975, 2002). Consequentemente, a movimentação do calcanhar e do quinto metatarsal não é tão significante para o movimento de propulsão do membro posterior (passagem da postura de apoio plantar para digitígrada) em animais escaladores que possuem almofadas digitais como o é nas espécies não-escaladoras (Zaaf *et al*., 1999). Ressalta-se que alguns lagartos que não possuem almofadas também realizam o movimento de hiperextensão dos dígitos durante a corrida, mas o fazem apenas durante a fase em que o autopódio encontra-se apoiado na superfície, tornando o agarramento com o substrato mais efetivo e permitindo maiores velocidades de deslocamento (Irschick & Jayne, 1999). Assim como a maioria das *manus* típicas de tetrápodes pentadáctilos, a disposição dos metacarpos e dígitos do autopódio anterior é simétrica em gecos que possuem ou não almofadas subdigitais (Gauthier *et al*., 1988). A hiperextensão dos dígitos também ocorre no autopódio anterior de gecos com lamelas, restringindo

o movimento de propulsão do punho (Zaaf *et al*., 1999). Nessas espécies, a *manus* funciona como um propulsor do corpo do animal durante a escalada (Zaaf *et al*., 2001; Autumn *et al*., 2006). Em contrapartida, o autopódio anterior da maioria dos lagartos sem almofadas subdigitais frequentemente confere sustentação ao corpo durante a corrida horizontal (Zaaf *et al*., 2001). Durante a locomoção, a superfície plantar é a primeira estrutura do autopódio a perder contato com o substrato, seguida pela elevação no sentido próximo-distal dos dígitos (geralmente sem ocorrer hiperextensão, similar a outros tetrápodes pentadáctilos – Haines, 1946; Evans, 1946). Nesse contexto, estas descrições disponíveis da biomecânica da *manus* e *pes* em gecos escaladores e não-escaladores em diferentes atividades locomotoras sustentam possíveis especulações relacionadas à variação morfológica dos componentes dos autopódios detectada no presente trabalho.

O movimento de hiperextensão dos dígitos (ver Russell, 1975), que é predominante nos animais escaladores com almofadas, pode relacionar-se com os resultados referentes à heterogeneidade do autopódio e ao tamanho dos componentes osteológicos obtidos no presente trabalho. A condição ancestral da fórmula falangeal de Squamata é caracterizada pela presença de apenas duas falanges no dígito I de *manus* e *pes* (Vitt & Caldwell, 2009), sendo um estado conservado em muitos gecos que pode restringir o desenvolvimento efetivo de almofadas adesivas (Russell & Bauer, 1990). A presença de apenas duas falanges nesse dígito inviabiliza o controle das almofadas pelo movimento de hiperextensão, o que pode ter contribuído para a seleção de modificações do primeiro dígito, entre elas a omissão do aparato adesivo nesse dígito, redução digital ou adição de falanges (Russell & Bauer, 1990). Nessa discussão, cabe um destaque à espécie *Hemidactylus brasilianus*: essa espécie não ocupa o espaço morfológico da razão digital I:V de *manus* e *pes* ocupado pelas demais espécies escaladoras (Figuras 4 e 5). O posicionamento particular de *H. brasilianus* nesse morfoespaço pode decorrer da presença de uma falange adicional no dígito I da *manus* e do *pes* (três falanges; Figura 13 no Anexo) que não está presente em outras espécies estudadas (Figuras 7-12 e 14-19 no Anexo), o que possibilita a atividade de hiperextensão.

Possivelmente a maneira como o dígito I é utilizado durante a locomoção por *H. brasilianus* explique a dissociação entre a razão digital I:V e o hábito locomotor para a *manus*. Nos resultados obtidos para o *pes*, apenas na análise em que *Phyllodactylus gerrhopygus* foi classificado como escalador a razão digital I:V associa-se ao hábito locomotor. O fato de *P. gerrhopygus* ser uma espécie generalista indica que os autopódios podem apresentar características intermediárias, que favorecem os dois tipos de hábito locomotor utilizados (note que nas Figuras 5 e 6, *P. gerrhopygus* ocupa espaços morfológicos intermediários entre a maioria das espécies escaladoras e não-escaladoras), de forma que os resultados devem ser analisados com cautela. As relações entre a razão digital I:V do *pes* com o hábito locomotor serão discutidas a seguir considerando as associações que foram estatisticamente significativas. No *pes* dos animais escaladores, a simetria do autopódio pode compensar o tamanho reduzido do dígito I durante a locomoção, pois o arranjo espacial simétrico das almofadas dos demais dígitos possivelmente já garantiria a adesão efetiva ao substrato (Russell *et al*., 1997). Em contrapartida, no autopódio posterior de animais não-escaladores, o maior comprimento do dígito I (comparado aos escaladores) seria adequado às características assimétricas dos metatarsos, por favorecer a estabilidade durante a movimentação do membro (Brinkman, 1980). A ausência de associações significativas entre razão digital IV:V de *manus* e *pes* e o hábito locomotor sugerem que essa característica seja conservada – e independente da ecologia – entre as espécies analisadas. Como consequência, poder-se-ia inferir a importância funcional de ambos os dígitos (IV e V) durante a locomoção, independentemente do hábito locomotor utilizado.

Variações no comprimento das falanges mais distais do dígito V e no tamanho do quinto metacarpo também podem ser discutidas no contexto da hiperextensão digital. Grande parte das espécies que apresentam almofadas subdigitais possui a antepenúltima falange arqueada e anatomicamente dissociada das lamelas (Russell & Bauer, 1988), conferindo maior mobilidade à garra. Entretanto, os tendões que controlam cada lamela digital se inserem diretamente no tecido

epidérmico, que é muito menos resistente do que o esqueleto ósseo (Russell & Bauer, 1988). A dissociação da antepenúltima falange com as lamelas distais possivelmente proporciona menos resistência nessa região comparada a porções do dígito onde ocorrem ligações anatômicas entre almofadas subdigitais e falanges. Consequentemente, a força aplicada pelos tendões nas lamelas distais durante a hiperextensão é provavelmente restrita, e a região lamelar livre de falanges não atingiria grandes extensões, o que possivelmente facilita o controle muscular durante os movimentos de hiperextensão. Segundo as imagens radiografadas (Figuras 13-15, 17 e 18 no Anexo), nota-se que o comprimento somado das duas falanges distais é semelhante ou pouco maior do que a porção lamelar livre de falanges, possibilitando a fixação das garras no substrato; por consequência as duas falanges mais distais são mais reduzidas em espécies escaladoras com almofadas adesivas. Essa característica provavelmente facilita o destaque a partir do substrato da porção distal das lamelas durante a hiperextensão. O movimento de hiperextensão pode restringir a função do quinto metatarso em gerar propulsão ao autopódio posterior durante o movimento, sendo essa estrutura relativamente menor nas espécies escaladoras com almofadas subdigitais (Zaaf *et al*., 1999). Animais corredores não-escaladores geralmente possuem porções mais distais dos membros maiores, o que fornece maior propulsão (Irschick & Jayne, 1999). As duas falanges mais distais do dígito V também relacionam-se com a capacidade de agarrar o substrato durante a locomoção (Brinkman, 1980), sendo vantajoso que animais terrícolas tenham essas estruturas em proporção maior. A restrição da hiperextensão digital nesses animais durante a elevação do autopódio a partir do substrato implica que a propulsão do membro seja majoritariamente realizada pela movimentação do calcanhar e do quinto metatarso, o que justifica que essa última estrutura possua um formato mais robusto (mais comprido e largo) comparado ao das espécies escaladoras que realizam hiperextensão.

A evolução da diversidade morfológica dos componentes do autopódio de gecos sul-americanos está claramente relacionada com a variedade de ocupação de micro-habitats por esses

animais, visto que a morfologia provavelmente influencia o desempenho locomotor em cada tipo de substrato. Embora alguns estudos já sugerissem que a morfologia do autopódio de gecos poderia estar relacionada com o uso de micro-habitats específicos, associações entre morfologia externa e osteologia permaneciam obscuras por não terem sido comparadas em uma escala taxonômica ampla, particularmente contextualizando-as no cenário de uso diferencial de hábitos locomotores. O presente trabalho também contribui para estudos futuros mediante a implementação de um método simples e efetivo na obtenção de dados refinados de morfometria osteológica. O estudo desenvolvido na presente monografia de conclusão de curso viabilizou a investigação e compreensão refinada do grau de integração entre componentes morfológicos do autopódio de Gekkota no contexto da evolução de hábitos locomotores distintos, o que permite futuras inferências das bases morfológicas da biomecânica de escalada e suas implicações ecológicas e evolutivas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aerts, P.; Van Damme, R; Vanhooydonck, B; Zaaf, A; Herrel, A. (2000). Lizard locomotion: how morphology meets ecology. Netherlands Journal of Zoology. 50(2): 261-277.

Autumn, K.; Hsieh, S. T.; Dudek, D. M.; Chen, J.; Chitaphan, C.; Full, R. J. (2006). Dynamics of geckos running vertically. The Journal of Experimental Biology. 209: 260-272.

Baldo, D.; Borteiro, C.; Brusquetti, F.; García, J. E.; Prigioni, C. (2008). Reptilia, Gekkonidae, *Hemidactylus mabouia*, *Tarentola mauritanica*: Distribution extension and anthropogenic dispersal. Check List. 4(4): 434–438.

Barros, F. C.; Herrel, A.; Kohlsdorf, T. (2011). Head shape evolution in Gymnophtalmidae: does habitat use constrain the evolution of cranial design in fossorial lizards? Journal of Evolutionary Biology. 24: 2423-2433.

Bauer, A. M. (1999). Evolutionary scenarios in the *Pachydactylus* group geckos of southern Africa: New hypotheses. African Journal of Herpetology. 48:53-62.

Bauer, A.M. & Russel, A. P. (1991). Pedal specialisations in dune-dwelling geckos. Journal of Arid Enviromnments. 20:43-62.

Bergmann, P. J. & Russel, A. P. (2007). Systematics and biogeography of the widespread Neotropical gekkonid genus *Thecadactylus* (Squamata), with the description of a new cryptic species. Zoological Journal of the Linnean Society. 149: 339-370.

Bickel, R; Losos, J. B. (2002). Patterns of morphological variation and corretales of habitat use in Chameleons. Biological Journal of the Linnean Society. 76:91-103.

Brandt, R. & Navas, C. A. (2013). Body size variation across climatic gradients and sexual size dimorphism in Tropidurinae lizards. Journal of Zoology. 290: 192–198.

Brinkman, D. (1980). Structural correlates of tarsal and metatarsal functioning in Iguana (Lacertilia; Iguanidae) and other lizards. Canadian Journal of Zoology. 58: 277-289.

Carvalho, A. L. G. & Araújo, A. F. B. (2004). Ecologia dos Lagartos da Ilha da Marambaia, RJ. Revista Universidade Rural: Série Ciências da Vida, Seropédica, RJ: EDUR. 24(2): 159-165.

Colli, G. R.; Mesquita, D. O.; Rodrigues, P. V. V.; Kitayama, K. (2003). Ecology of the gecko *Gymnodactylus geckoides amarali* in a neotropical savanna. Journal of Herpetology. 37(4): 694-706.

Diniz-Filho, J. A. F. (2000). Métodos Filogenéticos Comparativos. Holos. Ribeirão Preto, SP. Brasil.

Dixon, J. R.; Huey, R. B. (1970). Systematics of the lizards of the gekkonid genus *Phyllodactylus* of mainland South America. Los Angeles County Museum Contributions to Science. 192: 1-78.

Domingos, F. M. C. B. (2009). Variação geográfica na morfologia de *Gymnodactylus amarali* (Squamata, Gekkonidae). Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília.

Evans, F. G. (1946). The anatomy and function of the foreleg in salamander locomotion. The Anatomical Record. 95(3): 257–281.

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. American Naturalist. 125: 1-15.

Fong, J. J.; Brown, J. M.; Fujita, M. K.; Boussau, B. (2012). A phylogenomic approach to vertebrate phylogeny supports a turtle-archosaur affinity and a possible paraphyletic Lissamphibia. PLoS ONE. 7(11): e48990.

Fuller, P. O.; Higham, T. E.; Clark, A. J. (2011). Posture, speed, and habitat structure: three-dimensional hindlimb kinematics of two species of padless geckos. Zoology. 114: 104-112.

Gamble, T.; Bauer, A. M.; Greenbaum, E.; Jackman, T. R. (2008). Out of the blue: a novel, trans-Atlantic clade of geckos (Gekkota, Squamata). Zoologica Scripta. 37: 355-366.

Gamble, T.; Daza, J. D.; Colli, G. R.; Vitt, L. J.; Bauer, A. M. (2011a). A new genus of miniaturized and pug-nosed gecko from South America (Sphaerodactylidae: Gekkota). Zoological Journal of the Linnean Society. 163: 1244–1266.

Gamble, T.; Bauer, A. M.; Colli, G. R.; Greenbaum, E.; Jackman, T. R.; Vitt, L. J.; Simons, A. M. (2011b). Coming to America: multiple origins of New World geckos. Journal of Evolutionary Biology. 24: 231-244.

Garland, T. Jr.; Bennett, A. F.; Rezende, E. L. (2005). Phylogenetic approaches in comparative physiology. The Journal of Experimental Biology. 208: 3015-3035.

Garland, T. Jr.; Harvey, P. H.; Ives, A. R. (1992). Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. Systematic Biology. 41(1): 18-32.

Garland, T., Jr.; Dickerman, A. W.; Janis, C. M.; Jones, J. A. (1993). Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. Systematic Biology. 42: 265-292.

Gauthier, J.; Estes, R.; de Queiroz, K. (1988). A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In Phylogenetic relationships of the lizard families: 15- 18. Estes, R. & Pregill, G. (Eds). Stanford, California: Stanford University Press.

Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. Philosophical Transactions of the Royal Society Series B. 326: 119-157.

Grizante, M. B.; Brandt, R.; Kohlsdorf, T. (2012). Evolution of Body Elongation in Gymnophthalmid Lizards: Relationships with Climate. PLoS ONE. 7(11): e49772.

Grizante, M. B.; Navas, C. A.; Garland Jr., T.; Kohlsdorf, T. (2010). Morphological evolution in Tropidurinae squamates: an integrated view along a continuum of ecological settings. Journal of Evolutionary Biology. 23: 98-111.

Gomes, C. M.; Kohlsdorf, T. (2011). Evolution of sexual dimorphism in the digit ratio 2D:4D - relationships with body size and microhabitat use in iguanian lizards. PLoS ONE. 6(12): e28465.

Haines, R. W. (1946). A revision of the movements of the forearm in tetrapods. Journal of Anatomy. 80: 1–11.

Irschick, D. J.; Austin, C. C.; Petren, K.; Fisher, R. N; Losos, J. B.; Ellers, O. (1996). A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. Biological Journal of the Linnean Society. 59: 21-95.

Irschick, D. J.; Jayne, B. C. (1999). Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. The Journal of Experimental Biology. 202: 1047–1065.

Johnson, M. K.; Russell, A. P.; Bauer, A. M. (2005). Locomotor morphometry of the *Pachydactylus* radiation of lizards (Gekkota: Gekkonidae): a phylogenetically and ecologically informed analysis. Canadian Journal of Zoology. 83: 1511–1524.

Kardong, K. V. (2012) Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. 6ª Edição. McGraw-Hill Companies Inc. New York, NY. Estados Unidos. pp. 326-345.

Kohlsdorf, T.; Garland Jr., T.; Navas, C. A. (2001). Limb and tail lengths in relation to substrate usage in *Tropidurus* lizards. Journal of Morphology. 248: 151-164.

Kohlsdorf, T.; Wagner, G. P. (2006). Evidence for the reversibility of digit loss: a phylogenetic study of limb evolution in *Bachia* (Gymnophthalmidae: Squamata). Evolution. 60(9): 1896-1912.

Lee, M. S. Y. (1997). The evolution of the reptilian hindfoot and the homology of the hooked fifth metatarsal. Journal of Evolutionary Biology. 10: 253-263.

Losos, J. B. (1990). The evolution of form and function: morphology and locomotor performance in west Indian *Anolis* lizards. Evolution. 44(5): 1189-1203.

Losos, J. B. (2010). Adaptative radiation, ecological opportunity, and evolutionary determinism. American Naturalist. 175: 623-639.

Loveridge, A. (1941). *Bogertia lutzae* – a new genus and species of gecko from Bahia, Brazil. Proc. Biological Society of Washington. 54: 195-196.

Maddison, W. P. & Maddison, D. R. (2011). Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Versão 2.75. http://mesquiteproject.org.

Maderson, P. F. A. (1964). Keratinized epidermal derivatives as an aid to climbing in gekkonid lizards. Nature. 203: 780-781.

Melville, J.; Swain, R. (2000). Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niueoscincus* (Scincidae: Lygosominae). Biological Journal of the Linnean Society. 70: 667-683.

Mesquita, D. O.; Colli, G. R.; França, F. G. R; Vitt, L. (2006). Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. Copeia. (3):460-471.

Midford, P. E.; Garland, T. Jr.; Maddison, W. P. (2005). PDAP Package of Mesquite. Version 1.07.

Pagel, M. D. (1992) A method for the analysis of comparative data. Journal of Theoretical Biology 156: 431–442.

Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. Nature. 401: 877–884.

Pérez, J. & Balta, K. (2011). Ecología de *Phyllodactylus angustidigitus* y *P. gerrhopygus* (Squamata: Phyllodactylidae) de la Reserva Nacional de Paracas, Perú. Revista Peruana de Biologia. 18(2): 217- 223.

Pianka, E. R.; Vitt, L. J. (2003). Lizards: windows to the evolution of diversity. University of California Press. Berkeley and Los Angeles, CA. Estados Unidos.

Purvis, A. (1995). A composite estimate of primate phylogeny. Philosophical Transactions: Biological Sciences 348: 405–421.

Pyron, R. A.; Burbrink, F. T.; Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. BMC Evolutionary Biology. 13: 93.

Revell, L. J. (2009). Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. Evolution. 63: 3258-3268.

Revell, L. J. (2010). Phylogenetic signal and linear regression on species data. Methods in Ecology and Evolution. 1: 319-329.

Rewcastle, S. C. (1983). Fundamental adaptations in the lacertilian hind limb: a partial analysis of the sprawling limb posture and gait. Copeia. 1983(2): 476-487.

Robinson, P. L. (1975). The functions of the hooked fifth metatarsal in lepidosaurian reptiles. Colloques Internationaux Centre National de la Recherche Scientifique. 218: 461-483.

Rodrigues, M. T. (1996). Lizards, snakes, and amphisbaenians from the Quaternary Sand Dunes of the Middle Rio São Francisco. Journal of Herpetology. 30(4): 513-523.

Rosenberg, H. I.; Russell, A. P.; Cavey, M. J. (1992). Development of the subdigital adhesive pads of *Ptyodactylus guttatus* (Reptilia: Gekkonidae). Journal of Morphology. 211: 243-258.

Russell, A. P. (1975). A contribution to the functional analysis of the foot of the Tokay, *Gekko gecko* (Reptilia: Gekkonidae). Journal of Zoology. 176: 473-476.

Russell, A. P. (1977). The phalangeal formula of *Hemidactylus* Oken, 1817 (Reptilia, Gekkonidae): a correction and a function explanation. Zentralblatt fur Veterinarmedizin Reihe C-Journal of Veterinary Medicine Series C- Anatomia Histologia Embryologia. 6: 332-338.

Russell, A. P. (2002). Integrative functional morphology of the gekkotan adhesive system (Reptilia: Gekkota). Integrative and Comparative Biology. 42: 1154-1163.

Russell, A. P.; Bauer, A. M. (1988). Paraphalangeal elements of gekkonid lizards: a comparative survey. Journal of Morphology. 197: 221-240.

Russell, A. P.; Bauer, A. M. (1989). Ungual asymmetry in the context of pedal symmetry in *Ailuvonyx* (Reptilia: Gekkonidae): modification for an opposable grip. Journal of Zoology. 218: 1-9.

Russell, A. P. & Bauer, A. M. (1990). Digit I in pad-bearing gekkonine geckos: alternate designs and the potential constraints of phalangeal number. Memoirs of the Queensland Museum. 29(2):453-472.

Russell, A. P.; Bauer A. M.; Laroiya, R. (1997). Morphological correlates of the secondarily symmetrical pes of gekkotan lizards. Journal of Zoology. 241: 767-790.

Vanzolini, P. E. (1968a). Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (Sauria). Arquivos de Zoologia. 17(1): 1-84.

Vanzolini, P. E. (1968b). Geography of the South America Gekkonidae (Sauria). Arquivos de Zoologia. 17(2): 85-112.

Vanzolini, P. E. (1974). Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, Northeastern Brazil (Sauria). Papeis Avulsos de Zoologia. 28: 61–90.

Vanzolini, P. E. (1978). On South American *Hemidactylus* (Sauria, Gekkonidae). Papeis Avulsos de Zoologia. 31(20): 307-343.

Vanzolini, P. E. (1982). A new *Gymnodactylus* from Minas Gerais, Brazil, with remarks on the genus and on montane endemisms in Brazil (Sauria, Gekkonidae). Papeis Avulsos de Zoologia. 34(29): 403-413.

Vanzolini, P. E. (2004). On the geographical differentiation of *Gymnodactylus geckoides* Spix, 1825 (Sauria, Gekkonidae): speciation in the Brazilian caatingas. Anais da Academia Brasileira de Ciências. 76(4): 663-698.

Vitt, L. J.; Caldwell, J. P. (2009). Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. 3ª Edição. Elsevier Inc. San Diego, CA. Estados Unidos. pp 64-65.

Vitt, L. J.; Souza, R. A.; Sartorius, S. S.; Ávila-Pires; T. C.; Espósito, M. C. (2000). Comparative ecology of sympatric *Gonatodes* (Squamata: Gekkonidae) in the Western Amazon of Brazil. Copeia. 2000(1): 83-95.

Vitt., L. J.; Shepard, D. B.; Caldwell, J. P.; Vieira, G. H. C.; Franca, F. G. R.; Colli, G. R. (2007). Living with your food: geckos in termitaria of Cantão. Journal of Zoology. 272: 321-328.

Wainwright, P. C; Richard, B. A. (1996). Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. Environmental Biology of Fishes. 44: 97-113.

Werneck, F. P & Colli, G. R. 2006. The lizard assemblage from seasonally dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. Journal of Biogeography. 33: 1983-1992.

Werneck, F. P.; Colli, G. R.; Vitt, L. J. (2009). Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. Austral Ecology. 34: 97-115.

Zaaf, A.; Herrel, A.; Aerts, P.; De Vree, F. (1999). Morphology and morphometrics of the appendicular musculature in geckoes with different locomotor habits (Lepidosauria). Zoomorphology. 119:9–22.

Zaaf, A; Van Damme, R. (2001). Limb proportions in climbing and ground-dwelling geckos (Lepidosauria, Gekkonidae): a phylogenetically informed analysis. Zoomorphology. 121: 45-53.

Zaaf, A.; Van Damme, R.; Herrel, A.; Aerts, P. (2001). Spatio-temporal gait characteristics of level and vertical locomotion in a ground-dwelling and a climbing gecko. The Journal of Experimental Biology. 204: 1233–1246.

Zani, P. A. (2001). The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. Journal of Evolutionary Biology. 13: 316-325.

7. ANEXO

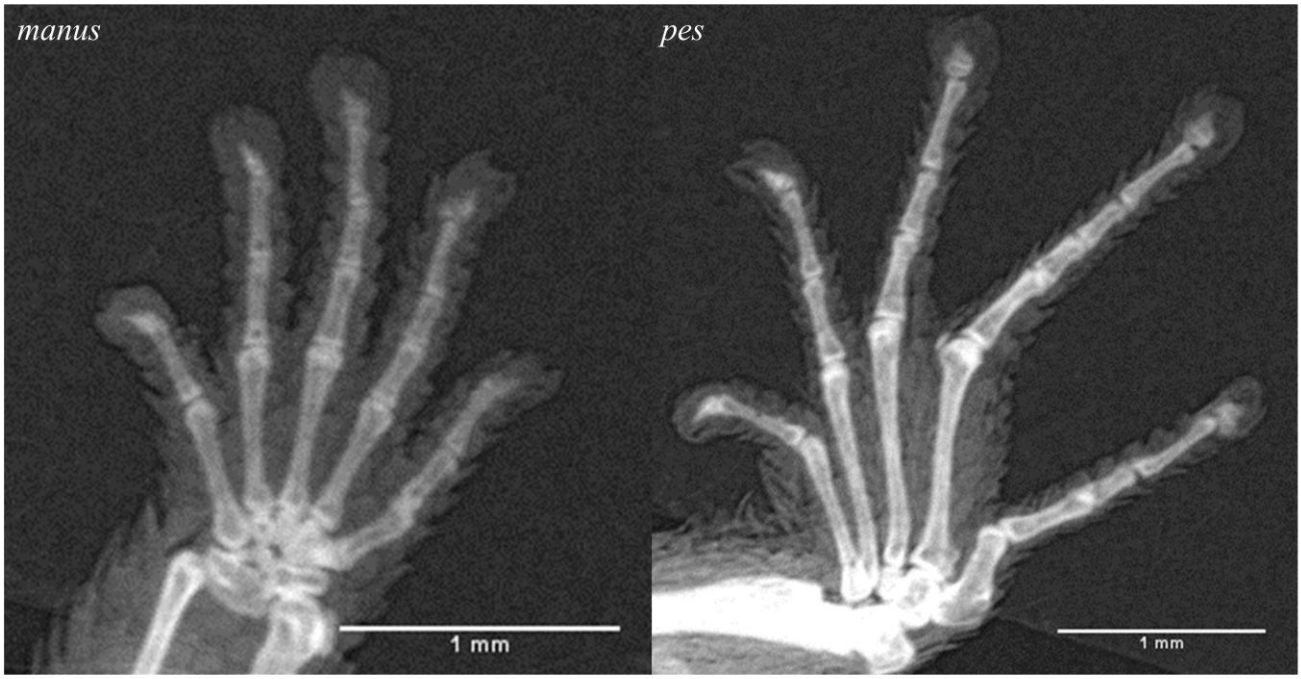


Figura 7. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – UFAL 9004) e posterior (*pes* – UFAL 6545) de indivíduos da espécie *Coleodactylus meridionalis.* Fórmula falangeal: 2-3-4-4-3/2-3-4-5-4.

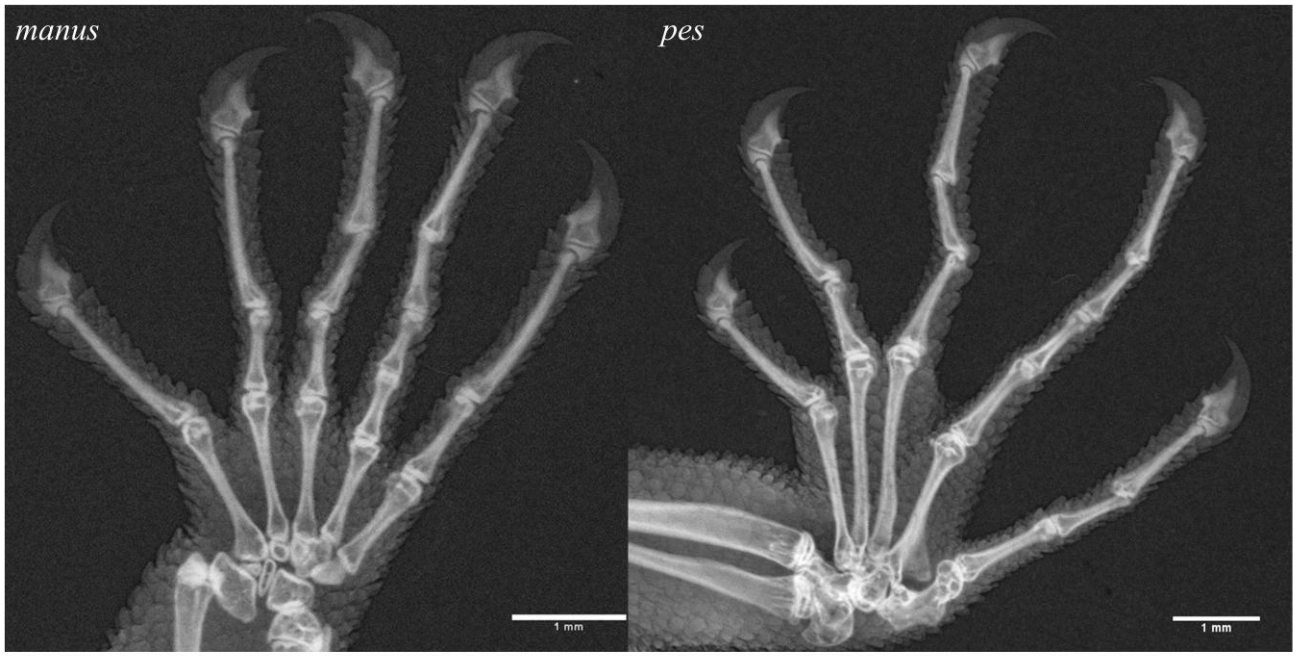


Figura 8. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – CHUNB 22727) e posterior (*pes* – CHUNB 22727) de indivíduos da espécie *Gonatodes hasemani.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.

Figura 9. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MNRJ 9696) e posterior (*pes* – MNRJ 9713) de indivíduos da espécie *Gonatodes humeralis.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.

Figura 10. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – CHUNB 0835) e posterior (*pes* – CHUNB 48797) de indivíduos da espécie *Gymnodactylus amarali.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.

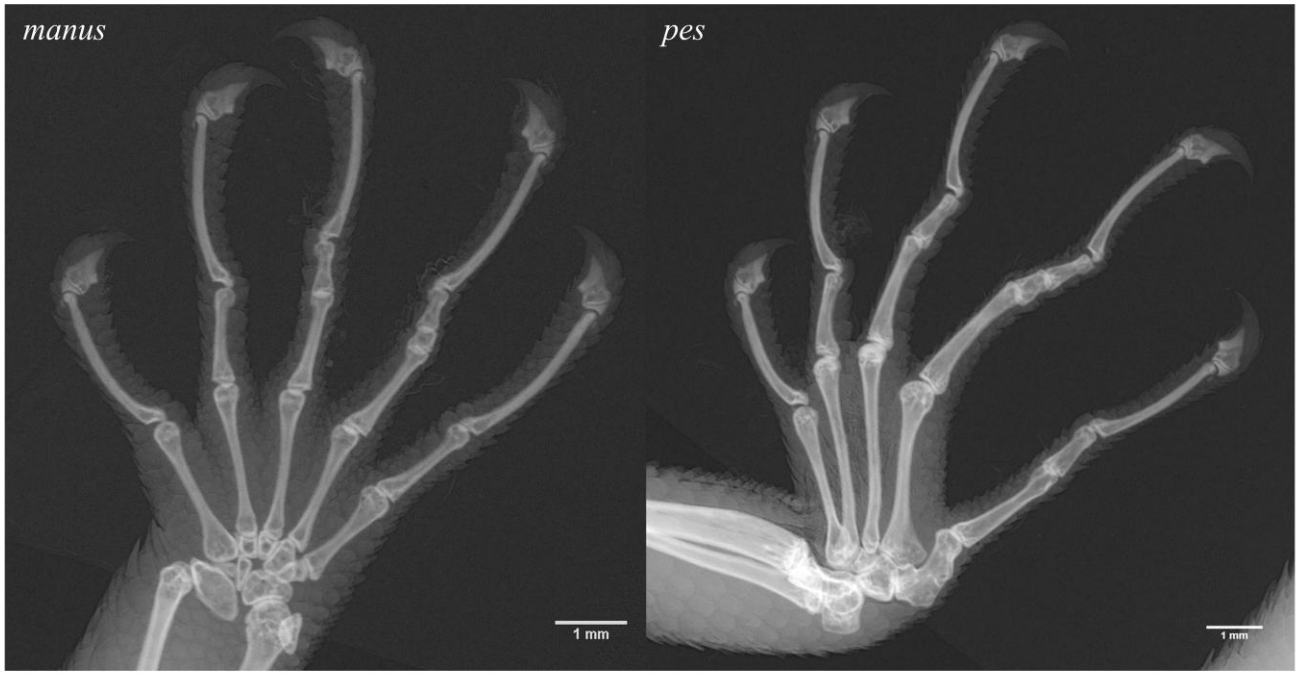


Figura 11. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – UFAL 011111) e posterior (*pes* – UFAL 011102) de indivíduos da espécie *Gymnodactylus darwinii.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.

Figura 12. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – UFAL 011123) e posterior (*pes* – UFAL 011102) de indivíduos da espécie *Gymnodactylus geckoides.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.

Figura 13. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – CHUNB 33587) e posterior (*pes* – CHUNB 33587) de indivíduos da espécie *Hemidactylus brasilianus.* Fórmula falangeal: 3-3-3-4-3/3-3-3-4-4.

Figura 14. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUSP 10745) e posterior (*pes* – MNRJ 19673) de indivíduos da espécie *Hemidactylus mabouia.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.

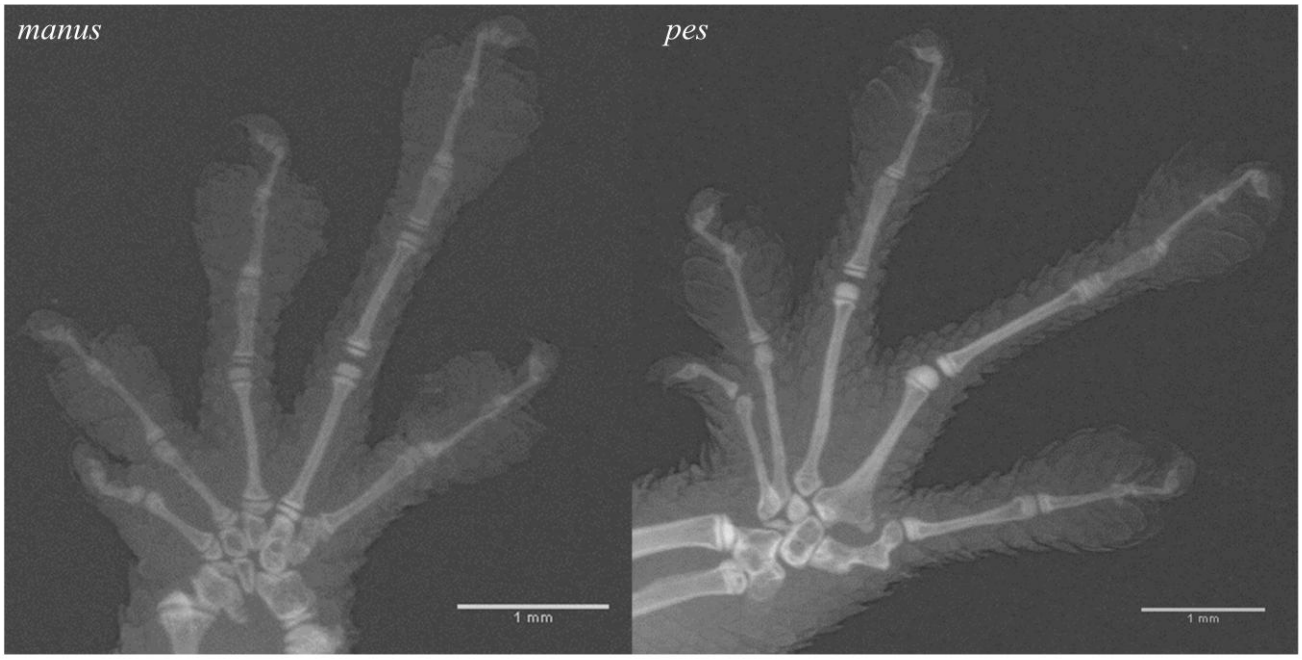


Figura 15. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUFBA 107) e posterior (*pes* – MZUFBA 693) de indivíduos da espécie *Lygodactylus klugei.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.

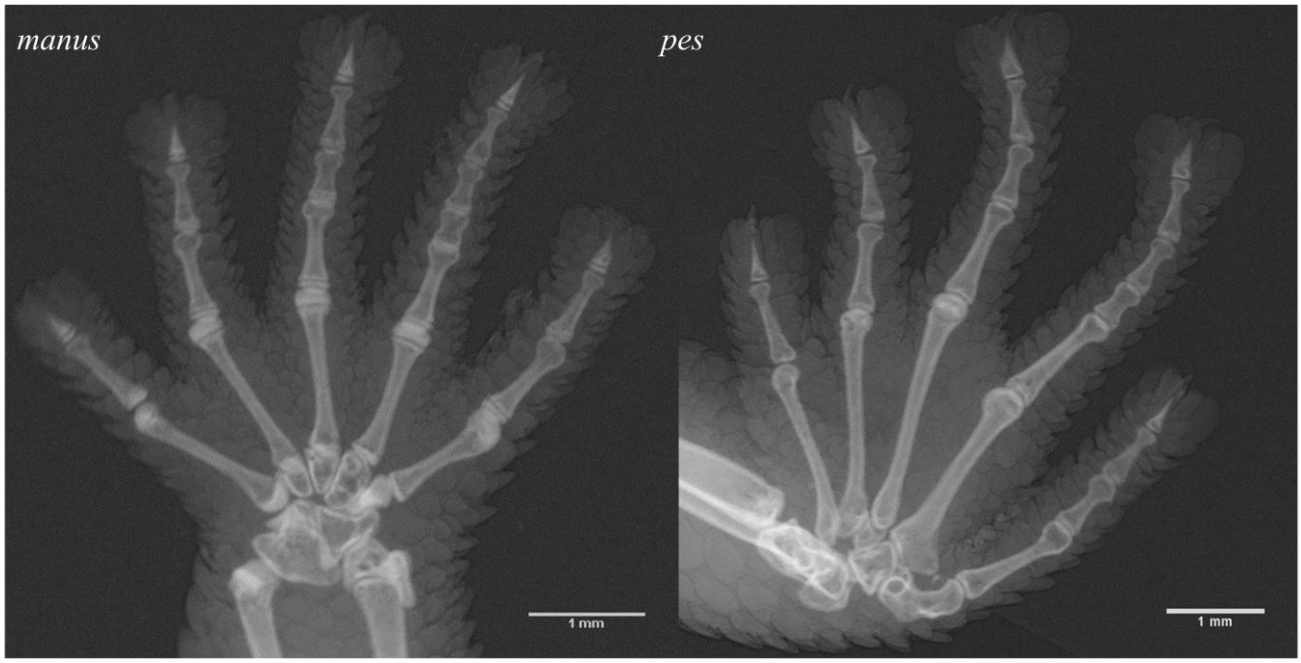


Figura 16. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUSP 60951) e posterior (*pes* – MZUSP 60967) de indivíduos da espécie *Phyllodactylus gerrhopygus.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.

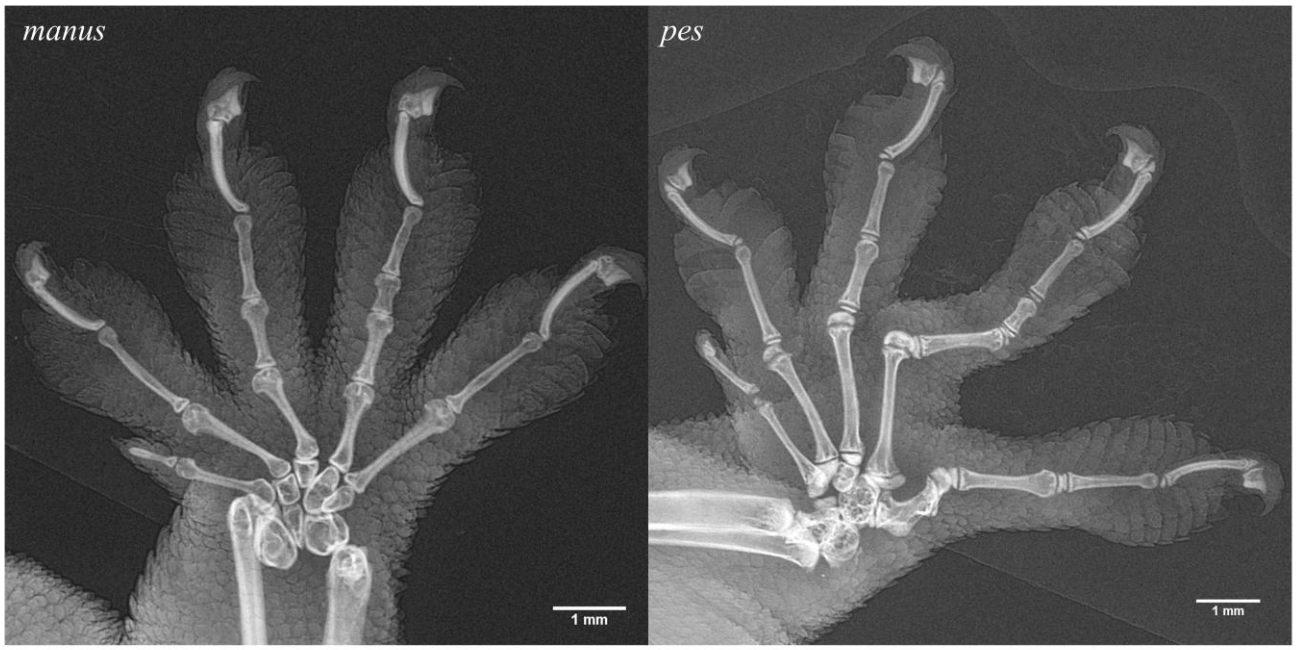


Figura 17. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUSP 89670) e posterior (*pes* – MZUSP 89668) de indivíduos da espécie *Phyllopezus lutzae.* Fórmula falangeal: 1-3-4-5-3/2-3-4-5-4.

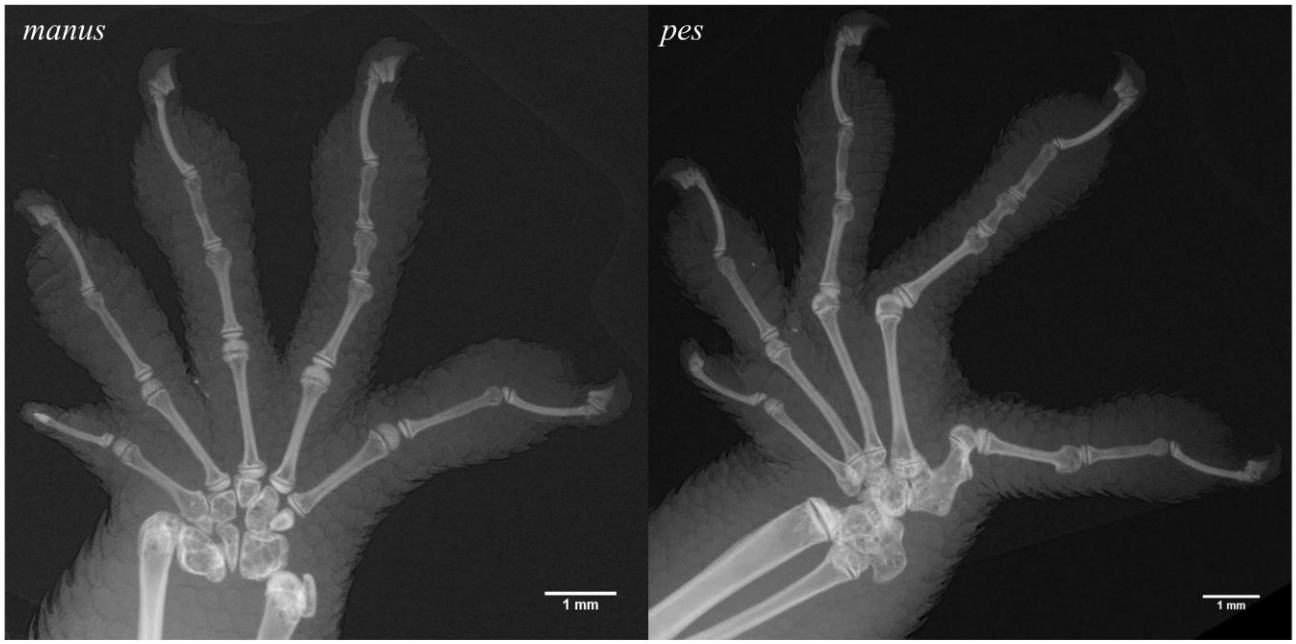


Figura 18. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUSP 79044) e posterior (*pes* – MZUSP 79049) de indivíduos da espécie *Phyllopezus pollicaris.* Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.

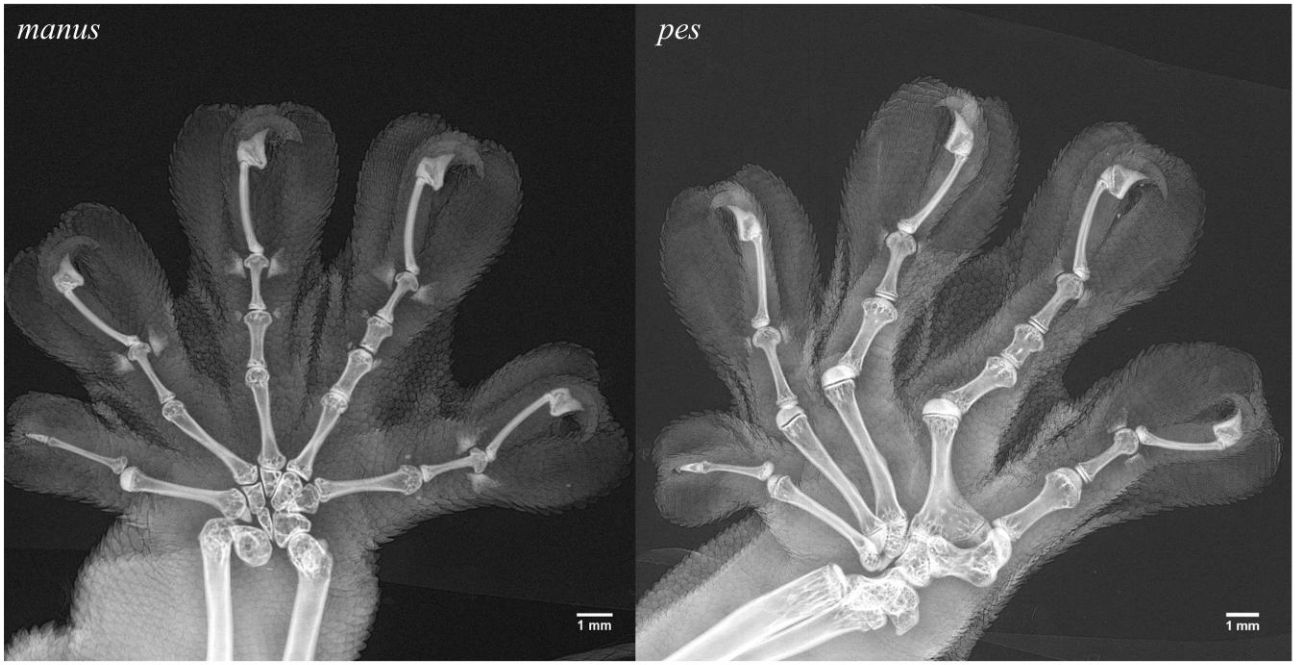


Figura19. Imagens de radiografia do autopódio anterior (*manus* – MZUSP 102175) e posterior (*pes* – MZUSP 66326) de indivíduos da espécie *Thecadatcylus rapicauda*. Fórmula falangeal: 2-3-4-5-3/2-3-4-5-4.