

Revisão:

EVOLUÇÃO DA VIVIPARIDADE EM SQUAMATA: CENÁRIOS EVOLUTIVOS E RARIDADE DOS ESTÁGIOS INTERMEDIÁRIOS

Renata Brandt Nunes

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, USP – São Paulo, SP, Brasil
apoio financeiro FAPESP (03/13235-4)

Recebido 30jul08 / Aceito 04nov08 / Publicação 30dez08
renata.brandt@gmail.com

Resumo. A viviparidade em Squamata é derivada da oviparidade e surgiu mais de 100 vezes distintas dentro do grupo. Uma das hipóteses que melhor explica esta transição está relacionada aos requerimentos térmicos dos embriões em desenvolvimento. As trocas gasosas e umidade do substrato de incubação, entretanto, também são fatores fundamentais para sobrevivência nos estágios embrionários. Estes últimos fatores, por sua vez, podem ser os responsáveis pela raridade de estágios intermediários de desenvolvimento no momento da postura, uma vez que um compromisso evolutivo entre o prolongamento da retenção uterina e a espessura da casca é claramente identificado.

Palavras-chave. Evolução da viviparidade, Squamata, Estágios de desenvolvimento.

EVOLUTION OF VIVIPARITY IN SQUAMATA: EVOLUTIVE SCENARIOS AND THE RARITY OF INTERMEDIATE STAGES

Abstract. Viviparity in Squamata is derived from oviparity and had more than 100 independent origins within the group. One of the hypothesis that better explain the oviparity-viviparity transition is related to thermic requirements of developing embryos. Gas exchange and humidity of the incubation substrate, however, are also fundamental factors for survival during intermediate developmental stages. These last factors, on the other hand, can be responsible for the rarity of intermediate stages of development on eggs recently laid, since a trade-off between the extension of the period of uterine retention and the eggshell thickness is identified.

Keywords. Evolution of viviparity, Squamata, developmental stages

Introdução

O interesse pelo estudo da viviparidade em diversos grupos zoológicos surgiu pela curiosidade humana sobre um modo reprodutivo similar ao seu próprio. A viviparidade é recorrente na história dos vertebrados, com diversas origens independentes (Blackburn, 1999), e dentre todas as formas existentes no grupo, a modalidade presente nos Squamata é a que mais se aproxima à dos mamíferos. Apesar de representar um modelo potencial para a compreensão da viviparidade mamaliana, características únicas dos Squamata (como a ectotermia e a diferença na clivagem do vitelo) dificultam as tentativas de traçar paralelos entre as duas modalidades reprodutivas, sendo que esta abordagem comparativa é sempre apontada como perspectiva futura (Blackburn, 2006).

A viviparidade é considerada uma característica derivada da oviparidade (Lee e Shine, 1998). Seguindo a terminologia proposta por Shine (1985), são ovíparos os animais que fazem a postura de ovos com casca. Em contrapartida, os vivíparos são os animais dos quais os neonatos nascem completamente livres ou que depositam ovos recobertos por um fino saco membranosos do qual emergem os neonatos

em até alguns dias. Embora a oviparidade seja a modalidade reprodutiva da ampla maioria dos Squamata, a viviparidade evoluiu pouco mais de 100 vezes de forma independente no grupo (Blackburn, 1999; Blackburn, 2006; Shine, 1985).

Apesar do predomínio das formas ovíparas, quase todas as espécies apresentam uma característica comum, que consiste na retenção uterina prolongada dos ovos (Shine e Thompson, 2006). As fêmeas, geralmente, atrasam a postura dos ovos por cerca de 1/3 do período total de desenvolvimento embrionário (Andrews e Mathies, 2000), que corresponde ao estágio 30 quando, por exemplo, o sistema circulatório já é funcional (*sensu* Dufaure e Hubert, 1961). A retenção uterina é considerada prolongada a partir do estágio 33, e são muito raras as posturas de ovos nos estágios intermediários de desenvolvimento (entre 33 e 40). Assim, o propósito desta revisão é discutir algumas das hipóteses de como se deu a transição oviparidade-viviparidade e os motivos da raridade dos estágios intermediários. Recomenda-se a consulta da figura 1 para uma melhor compreensão da relação entre o tamanho dos embriões e o estágio de desenvolvimento embrionário.

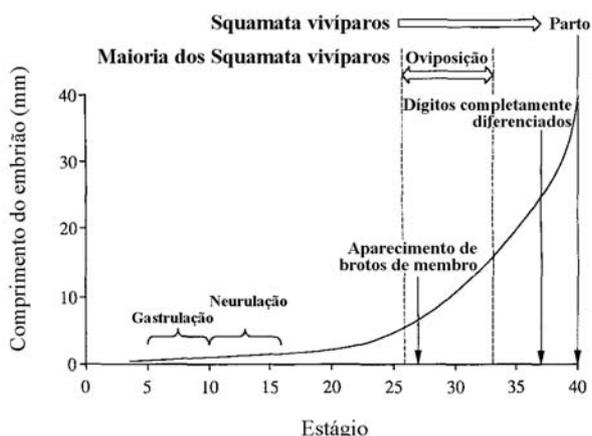


Figura 1: Relação entre o tamanho do embrião e o estágio de desenvolvimento para o lagarto vivíparo *Lacerta vivipara* (Lacertidae). Os estágios embrionários seguem a tabela de Dufaure e Hubert (1961), e há a indicação de eventos importantes no desenvolvimento (gastrulação, neurulação, aparecimento de brotos de membro, e diferenciação completa de dígitos). Há ainda a indicação da faixa de estágios nos quais a maioria dos Squamata que são ovíparos faz a postura dos ovos, assim como o estágio correspondente ao parto para os Squamata vivíparos. Modificado de Andrews e Mathies (2000).

Transição para a viviparidade

A escassez de espécies que realizam a postura de ovos com embriões em estágios intermediários, sugere que a transição da oviparidade para viviparidade ocorre rapidamente ou ainda que as formas intermediárias não são adaptativas (Blackburn, 1995). Entretanto, a existência de espécies que podem ser tanto ovíparas quanto vivíparas (bimodais), como certas espécies de lagartos, como *Lacerta vivipara* (Lacertidae), *Lerista bougainvillii* (Scincidae), e *Saiphos equalis* (Scincidae), sugere que esta é gradual (Calderon-Espinosa et al., 2006). Algumas populações ovíparas dessas espécies fazem a postura de ovos com embriões no estágio 30, mais avançado que a moda para Squamata (Andrews e Mathies, 2000).

Nas espécies bimodais, a extensão do desenvolvimento embrionário intra-uterino é correlacionada negativamente com a espessura da casca. A espessura da casca, por sua vez, combinada ao aumento da vascularização do oviduto, e ao desenvolvimento mais extenso da membrana corioalantóide são características interpretadas como modificações morfológicas e fisiológicas associadas com a transição evolutiva da oviparidade para viviparidade (Andrews, 1997; Heulin et al., 2002).

Lee e Shine (1998) concluíram que a viviparidade está sob restrição filogenética, pois evoluiu em alguns Squamata, mas não em tartarugas, Archosauria e Sphenodontia. Essa hipótese foi explorada em trabalhos posteriores por Andrews (1997), Mathies e Andrews (1996) e Andrews e Mathies (2000) com lagartos do gênero *Sceloporus*, comparando um clado

incluindo espécies ovíparas e vivíparas (grupo *S. scalaris*) com um clado em que todas as espécies são ovíparas (grupo *S. undulatus*). Nas espécies ovíparas, foi estudada a capacidade para sustentar o desenvolvimento embrionário *in utero* sob condições que inibem a oviposição. Como conclusão, a evolução da viviparidade no grupo *S. undulatus* é limitada em razão da incapacidade dos embriões de continuarem seu desenvolvimento além do estágio normal de oviposição (Andrews e Mathies, 2000), com exceção de *S. virgatus* cujos embriões continuam se desenvolvendo até o estágio 37 (Andrews, 1997). Ao contrário da maioria das espécies do grupo *S. undulatus*, algumas espécies ovíparas do grupo *S. scalaris*, como *S. scalaris* e *S. aeneus*, e que são próximas a espécies vivíparas, têm a habilidade de sustentar a embriogênese *in utero* até estágios avançados, ao menos o estágio 36 em *S. aeneus* e 39.5 em *S. scalaris* (Mathies e Andrews, 1996).

Num trabalho mais recente, também com lagartos *Sceloporus* (Calderon-Espinosa et al., 2006), a abordagem do problema concentrou-se na evolução da retenção dos ovos. Estudando grupos de lagartos *Sceloporus*, o complexo *S. spinosus* (grupo-irmão do componente formado pelas espécies do grupo inteiramente vivíparo *S. formosus*) os autores exploraram a hipótese de que estes lagartos exibiam uma maior capacidade de retenção dos ovos além do estágio normal para as espécies ovíparas do mesmo gênero (estágio 30). As fêmeas do grupo vivíparo exibiram de fato uma maior capacidade de retenção de ovos com continuação do desenvolvimento intra-uterino dos ovos além do estágio normal de postura. Entretanto, o grau de desenvolvimento mostrou-se variável dentro das ninhadas, devido à morte de embriões durante a embriogênese. Possíveis fatores foram investigados e a posição e o grau de lotação dentro do oviduto não parecem afetar a sobrevivência dos embriões. Outros fatores podem estar relacionados à variação no estágio em que os embriões morreram, tais como a heterogeneidade no grau de vascularização do oviduto, a permeabilidade da casca do ovo a oxigênio ou mesmo diferenças individuais na capacidade de sobrevivência dos embriões sob pressão de oxigênio diminuída. Uma conclusão importante é que a alta taxa de mortalidade dos embriões retidos e das fêmeas grávidas sugere que a retenção dos ovos reduz o *fitness* e que a seleção não favoreceria normalmente essa característica.

As pressões seletivas operando nos estágios embrionários de oviposição envolvem as consequências do desenvolvimento *in utero* em contraste com o ninho, e vão depender, portanto, das respostas dos embriões a condições alternativas de incubação e da forma como essas respostas mudam ao longo do desenvolvimento.

Resumidamente, os requisitos fisiológicos mais importantes são: temperaturas apropriadas, umidade e as trocas gasosas.

Influências do meio de incubação

A embriogênese continua normalmente apenas dentro de uma faixa térmica limitada e espécie-específica (Shine, 1999). Mudanças dentro dessa faixa podem alterar tanto a taxa de embriogênese quanto as trajetórias de diferenciação (Shine e Thompson, 2006). Isso significa que características fenotípicas dos Squamata como sexo da prole, cor, tamanho, forma, nível de atividade e desempenho locomotor (Ji e Brana, 1999; Ji et al., 2002; Deeming, 2004) são modificadas pela experiência termal antes da eclosão (no caso de ovíparos) ou do nascimento (no caso de vivíparos). É importante lembrar que a sensibilidade térmica não é constante ao longo da embriogênese, sendo mais pronunciada no começo do desenvolvimento (Andrews, 2004). Dessa forma, as características fenotípicas afetadas nos embriões variam de acordo com a duração do período de retenção uterina.

Os embriões, assim como todos os organismos aeróbios, precisam obter oxigênio e eliminar gás carbônico. O gás carbônico se difunde mais rapidamente através da casca do ovo do que o oxigênio (Deeming e Thompson, 1991) razão pela qual se acredita que o oxigênio seja um fator mais limitante ao se considerar custos e benefícios da retenção uterina de ovos (Andrews e Mathies, 2000). É importante lembrar ainda que a difusão do oxigênio na água é quatro ordens de magnitude mais lenta que no ar. No útero, os poros da casca do ovo estão preenchidos por fluido, o que faz com que a condutância da casca seja reduzida, mas em estágios iniciais de desenvolvimento a demanda do embrião por oxigênio é também mais baixa (Vleck e Hoyt, 1991). Em seu curso normal, logo após a postura, a casca do ovo seca e os poros passam a ser preenchidos por ar, facilitando a troca gasosa no momento anterior ao grande crescimento exponencial na demanda energética do embrião, quando este está rapidamente aumentando de massa (Vleck e Hoyt, 1991).

A estrutura envolvida na troca gasosa do embrião com o meio é o córion, que se funde ao alantóide, e cresce em íntima associação à casca dos ovos. O corioalantóide cresce junto do embrião, e ao menos no lagarto australiano *Bassiana duperreyi* (Scincidae) (Stewart e Thompson, 1996), não atinge seu tamanho máximo até o estágio 35/36. Entretanto, a modulação das trocas gasosas pode também ser realizada pelo próprio embrião, através de mudanças na molécula de hemoglobina responsável pela afinidade do sangue por oxigênio (Ingermann et al., 1991), ou ainda aumentando a capacidade carreadora do sangue

(Warburton et al., 1995).

Além de oxigênio, os embriões de Squamata também precisam de água para um grande número de processos fisiológicos (Packard, 1991). Em contraste com ovos de outros grupos de répteis como tartarugas e crocodilos, cujo conteúdo inicial de água corresponde a 78% (Belinsky et al., 2004), os ovos de Squamata contêm em média 69%, e 66% considerando somente os de casca pergaminosa (Belinsky et al., 2004). Os Squamata não dispõem de um reservatório de água como os outros grupos de répteis ovíparos, representado pelo o albúmen (Tracy e Snell, 1985), e por essa razão a água necessária para completar o desenvolvimento deve vir de fontes externas. Entretanto, ainda não está claro como ovos e embriões controlam a troca de água com o substrato, o que seria crítico para avaliar as pressões seletivas impostas pela postura em diferentes estágios embrionários. Até agora, sabe-se que a água precisa ser transportada pela casca, sendo um componente crítico, e que o embrião teria certa capacidade de controlar o fluxo de água através de gradientes osmóticos ou por meio de aquaporinas (Andrews e Mathies, 2000), proteínas integrais de membrana que transportam água seletivamente, sem gasto energético, também conhecidas como canais de água.

A casca dos ovos dos Squamata é um potencial empecilho às trocas gasosas e hídricas dentro do útero, sendo composta por uma membrana orgânica e uma camada calcificada fina. Um curto período após a ovulação, os ovos seguem para o útero, onde estão localizadas as glândulas da casca (Thompson et al., 2004), provavelmente envolvidas com a deposição da camada orgânica (Heulin et al., 2005). A deposição desta camada acontece momentos depois da fertilização (Demarco, 1988), quando provavelmente os embriões estão num estágio muito inicial do desenvolvimento. A calcificação ocorre também no útero (Girling, 2002). O tempo total para a deposição da casca é consideravelmente maior que as 24 horas necessárias para as aves (Packard e Demarco, 1991). Ovos do lagarto *Sceloporus woodi* (Phrynosomatidae), por exemplo, levam entre 12 e 14 dias para a formação total da casca depois que chegam ao útero (Palmer et al., 1993). Portanto, algumas espécies ou seguram o desenvolvimento ou retêm os ovos por um período de tempo maior que o necessário para a formação completa da casca (Andrews e Mathies, 2000), implicando em uma certa restrição de trocas ao embrião.

Cenários evolutivos

E qual seria o cenário evolutivo que levou ao aparecimento da viviparidade?

A resposta a esta pergunta parece estar

relacionada aos regimes termiais aos quais os embriões são expostos. Os efeitos da temperatura sobre os embriões em desenvolvimento são mais pronunciados do que aqueles observados nos adultos (Birchard, 2004). Temperaturas mais altas aceleram a embriogênese e podem aumentar a viabilidade da prole (Birchard, 2004). Diante disso, o fato das temperaturas corpóreas maternas serem maiores do que as temperaturas dos ninhos em climas frios mas não em áreas mais quentes, sugere que a evolução da viviparidade é mais provável em áreas frias (Shine, 1985).

A hipótese dos “climas frios” concorda com dados de uma ampla variedade de táxons, adquirindo o status de ortodoxia (Shine, 1985) faltando, no entanto, testes diretos dessa hipótese (Mendez-de La Cruz et al., 1998; Hodges, 2004). Alguns estudos mediram diretamente as vantagens acumuladas devido ao prolongamento da retenção uterina dos ovos em climas frios (Shine, 2002). Algumas dessas vantagens podem também ocorrer em climas tropicais, por conta da aceleração no desenvolvimento embrionário resultando da seleção materna por temperaturas mais estáveis (Webb et al., 2006), em vez de mais altas (hipótese da manipulação materna *sensu* Shine, 1995). A hipótese de que a viviparidade evoluiu por benefícios ligados a restrições termiais tem apoio empírico bastante robusto, apesar dos poucos táxons estudados (Shine e Thompson, 2006).

Os efeitos da temperatura de incubação nas taxas e trajetórias de desenvolvimento embrionário provavelmente foram as forças seletivas mais importantes para a transição da oviparidade para viviparidade entre os Squamata (Webb et al., 2006). Tendo em vista que (1) em áreas mais frias, em razão da termorregulação materna, o oviduto proveria os embriões com um ambiente mais quente que o ninho; (2) temperaturas mais altas aceleram a embriogênese, senão em todo, na maior parte do período de desenvolvimento, e (3) a diferença entre a temperatura média do oviduto e dos ninhos varia de forma consistente com a elevação e latitude (Shine e Thompson, 2006); é fácil imaginar um cenário onde a seleção natural favoreceria aumentos na duração da retenção uterina. Outros fatores, que também são mais variáveis nos ninhos do que nos ovidutos, têm menor probabilidade de conferir alguma vantagem, pois geralmente as variações não apresentam padrão clinal (Shine e Thompson, 2006).

Com relação às trocas hídricas, no solo os ovos estão sujeitos a um potencial hídrico (Ψ) que varia, por exemplo, em razão de diferenças na quantidade de chuva durante o ciclo de incubação (Packard, 1991). A variação de Ψ durante o período de incubação traz conseqüências ao

fitness dos neonatos, como aumento do período de incubação, da taxa de crescimento, sucesso de eclosão e do tamanho dos filhotes, quando os ovos são incubados em substratos mais úmidos (Ψ maior) (Packard, 1991). Dessa forma, no estágio inicial de desenvolvimento, os embriões ainda não dispõem de estruturas específicas para controle de trocas (como o alantóide), sendo portanto incapazes de sobreviver em ninhos naturais (Shine e Thompson, 2006).

No útero, por sua vez, toda a superfície do ovo está em contato com um ambiente saturado e de Ψ constante no tempo (Shine e Thompson, 2006). Assim, as fêmeas devem reter seus ovos até a embriogênese atingir um estágio que garanta a regulação hídrica adequada quando no ninho. A deposição da casca é um processo contínuo que se prolonga até o estágio 27 (Palmer et al., 1993) e o ao menos nos lagartos scincídeos *Lampropholis guichenoti* e *Eumeces fasciatus*, é entre os estágios 30-31 que o corioalantóide se estende por todo o embrião (Stewart e Florian, 2000; Stewart e Thompson, 1996). Então, ambos os mecanismos de controle de trocas hídricas podem estar insuficientemente formados até esse momento.

Já sabemos que a demanda por gases respiratórios aumenta significativamente após o estágio 30. A inabilidade de ovos já depositados de realizar trocas gasosas adequadamente em ambiente saturado sugere que as trocas gasosas dentro do útero úmido podem tornar-se problemáticas à medida que o desenvolvimento prossegue (Shine e Thompson, 2006). A ampliação na demanda por gases respiratórios impediria o prolongamento da retenção uterina além do estágio mais comum [o estágio 30 como sugerido por Shine (1985)] Na literatura, existem respostas contraditórias, até por dados de um mesmo autor. Ovos de *Sceloporus scalaris* forçadamente retidos até o estágio 39.5 não retardaram o desenvolvimento em relação aos ovos controle (postura no estágio 31-33.5), refutando a hipótese que a postura acontece quando as trocas gasosas *in utero* não são mais suficientes para sustentar o desenvolvimento embrionário (Mathies e Andrews, 1996). Entretanto, em *S. undulatus* a disponibilidade limitada de oxigênio *in utero* parece agir com uma restrição de desenvolvimento (Andrews, 2002). A favor dessa hipótese encontram-se ainda a correlação entre a espessura da casca e o estágio de desenvolvimento embrionário na postura dos ovos de Squamata que apresentam retenção uterina prolongada (Qualls et al., 1997). Contra os estágios intermediários está o fato da diminuição na espessura da casca tornar cada vez menos provável a sobrevivência dos ovos no ninho, pois os ovos se tornam mais vulneráveis a predadores, patógenos e a perda d'água (Andrews e Mathies, 2000).

Deste modo, a evolução da retenção

uterina prolongada de ovos deve envolver uma pressão forte na seleção materna de sítios de postura e na diminuição da espessura da casca. O aumento do período de retenção uterina reduz a duração da exposição dos ovos a condições potencialmente desfavoráveis e letais dos ninhos, mas também exige cada vez mais a diminuição da espessura da casca. Isto, por sua vez, torna o ovo cada vez mais sensível ao ambiente do ninho, criando um ciclo de retro-alimentação positiva.

Uma vez que a retenção uterina passa do estágio 30 de desenvolvimento embrionário, o compromisso entre troca gasosa e balanço hídrico (diminuição da espessura da casca), impõe uma seleção forte para o prolongamento da retenção uterina até cobrir todo o período de desenvolvimento embrionário. Desta forma, poucos táxons que passam por esse cenário evolutivo ficam nos estágios intermediários de retenção.

Agradecimentos

A idéia dessa revisão se iniciou na disciplina BIF5774-3 e na elaboração de um texto de apoio à minha aula no V Curso de Inverno: Tópicos em Fisiologia Comparativa. A sua forma final se beneficiou bastante da leitura cuidadosa dos revisores da revista, em especial da revisão técnica a quem gostaria de agradecer muitíssimo. Menciono ainda Melissa Bars Closesel, com quem conversei longamente sobre a retenção uterina.

Bibliografia

- Andrews, R. M. Evolution of Viviparity: Variation Between Two Sceloporine Lizards in the Ability to Extend Egg Retention. *Journal of Zoology*, v. 243, p. 579-595, 1997.
- Low Oxygen: A Constraint on the Evolution of Viviparity in Reptiles. *Physiological and Biochemical Zoology*, v. 75, n. 2, p. 145-154, 2002.
- Patterns of Embryonic Development *In: Deeming, D. C. (ed.), Reptilian Incubation. Environment, Evolution and Behaviour*. Nottingham, U.K: Nottingham University Press, 2004.
- Andrews, R. M.; mathies, T. Natural History of Reptilian Development: Constraints on the Evolution of Viviparity. *Bioscience*, v. 50, n. 3, p. 227-238, 2000.
- Belinsky, A. et al. Water in Reptilian Eggs and Hatchlings *In: Deeming, D. C. (ed.), Reptilian Incubation. Environment, Evolution and Behaviour*. Nottingham, U.K: Nottingham University Press, 2004.
- Birchard, G. F. Effects of Incubation Temperature *In: Deeming, D. C. (ed.), Reptilian Incubation. Environment, Evolution and Behaviour*. Nottingham, U.K: Nottingham University Press, 2004.
- Blackburn, D. G. Saltationist and Punctuated Equilibrium-Models for the Evolution of Viviparity and Placentation. *Journal of Theoretical Biology*, v. 174, n. 2, p. 199-216, 1995.
- Are Viviparity and Egg-Guarding Evolutionarily Labile in Squamates? *Herpetologica*, v. 55, n. 4, p. 556-573, 1999.
- Squamate Reptiles as Model Organisms for the Evolution of Viviparity. *Herpetological Monographs*, n. 20, p. 131-146, 2006.
- Calderon-Espinosa, M. L.; Andrews, R. M.; De La Cruz, F. R. M. Evolution of Egg Retention in the Sceloporus Spinosus Group: Exploring the Role of Physiological, Environmental, and Phylogenetic Factors. *Herpetological Monographs*, n. 20, p. 147-158, 2006.
- Deeming, D. C. Post-Hatching Phenotypic Effects of Incubation on Reptiles *In: Deeming, D. C. (ed.), Reptilian Incubation. Environment, Evolution and Behaviour*. Nottingham, U.K: Nottingham University Press, 2004.
- Deeming, D. C.; Thompson, M. B. Gas Exchange Across Reptilian Eggshells *In: Deeming, D. C.; Fergusson, M. W. J. (eds.), Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- Demarco, V. G. The Timing of Eggshell Deposition in the Lizard Genus *Sceloporus* and the Evolution of Viviparity in Reptiles. *American Zoologist*, v. 28, n. 4, p. A131-A131, 1988.
- Dufaure, J. P.; Hubert, J. Table De Developpement Du Lezard Vivipare - *Lacerta (Zootoca) Vivipara* Jacquin. *Archives D Anatomie Microscopique Et De Morphologie Experimentale*, v. 50, n. 3, p. 309-8, 1961.
- Girling, J. E. The Reptilian Oviduct: A Review of Structure and Function and Directions for Future Research. *Journal of Experimental Zoology*, v. 293, n. 2, p. 141-170, 2002.
- Heulin, B. et al. Variation in Eggshell Characteristics and in Intrauterine Egg Retention Between Two Oviparous Clades of the Lizard *Lacerta Vivipara*: Insight Into the Oviparity-Viviparity Continuum in Squamates. *Journal of Morphology*, v. 252, n. 3, p. 255-262, 2002.
- Heulin, B. et al. Development of the Uterine Shell Glands During the Preovulatory and Early Gestation Periods in Oviparous and Viviparous *Lacerta Vivipara*. *Journal of Morphology*, v. 266, n. 1, p. 80-93, 2005.
- Hodges, W. L. Evolution of Viviparity in Horned Lizards (*Phrynosoma*): Testing the Cold-Climate Hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 17, n. 6, p. 1230-1237, 2004.
- Ingermann, R. L.; Berner, N. J.; Ragsdale, F. R. Effect of Pregnancy and Temperature on Red-Cell Oxygen-Affinity in the Viviparous Snake *Thamnophis Elegans*. *Journal of Experimental Biology*, v. 156, p. 399-406, 1991.
- Ji, X.; Brana, F. The Influence of Thermal and Hydric Environments on Embryonic Use of Energy and Nutrients, and Hatchling Traits, in the Wall Lizards (*Podarcis muralis*). *Comparative Biochemistry and Physiology a-molecular & Integrative Physiology*, v. 124, n. 2, p. 205-213, 1999.
- Ji, X.; Qiu, Q. B.; Diong, C. H. Influence of Incubation Temperature on Hatching Success, Energy Expenditure for Embryonic Development, and Size and Morphology of Hatchlings in the Oriental Garden Lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Journal of Experimental Zoology*, v. 292, n. 7, p. 649-659, 2002.
- Lee, M. S. Y.; Shine, R. Reptilian Viviparity and Dollo's Law. *Evolution*, v. 52, n. 5, p. 1441-1450, 1998.
- Mathies, T.; Andrews, R. M. Extended Egg Retention and Its Influence on Embryonic Development and Egg Water Balance: Implications for the Evolution of Viviparity. *Physiological Zoology*, v. 69, n. 5, p. 1021-1035, 1996.
- Mendez-De La Cruz, F. R.; Villagran-Santa Cruz, M.; ANDREWS, R. M. Evolution of Viviparity in the Lizard Genus *Sceloporus*. *Herpetologica*, v. 54, n. 4, p. 521-532, 1998.
- Packard, G. C. The Physiological and Ecological Importance of Water to Embryos of Oviparous Reptiles *In: Deeming, D. C.; Fergusson, M. W. J. (eds.), Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- Packard, M. J.; Demarco, V. G. Eggshell Structure and Formation in Eggs of Oviparous Reptiles *In: Deeming, D. C.; Fergusson, M. W. J. (eds.), Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- Palmer, B. D.; Demarco, V. G.; Guillette, L. J. Oviductal Morphology and Eggshell Formation in the Lizard, *Sceloporus woodi*. *Journal of Morphology*, v. 217, n. 2, p. 205-217, 1993.

- Qualls, C. P.; Andrews, R. M.; Mathies, T. The Evolution of Viviparity and Placentation Revisited. *Journal of Theoretical Biology*, v. 185, n. 1, p. 129-135, 1997.
- Shine, R. A New Hypothesis for the Evolution of Viviparity in Reptiles. *The American Naturalist*, v. 145, n. 5, p. 809, 1995.
- Egg-Laying Reptiles in Cold Climates: Determinants and Consequences of Nest Temperatures in Montane Lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 12, n. 5, p. 918-926, 1999.
- Reconstructing an Adaptationist Scenario: What Selective Forces Favor the Evolution of Viviparity in Montane Reptiles? *American Naturalist*, v. 160, n. 5, p. 582-593, 2002.
- Shine, R.; Thompson, M. B. Did Embryonic Responses to Incubation Conditions Drive the Evolution of Reproductive Modes in Squamate Reptiles? *Herpetological Monographs*, n. 20, p. 159-171, 2006.
- Shine, R. The Evolution of Viviparity in Reptiles: An Ecological Analysis. In: Gans, C.; Billet, F. (eds.), *Biology of the Reptilia* Volume 15. New York: John Wiley and Sons, 1985.
- Stewart, J. R.; Florian, J. D. Ontogeny of the Extraembryonic Membranes of the Oviparous Lizard, *Eumeces Fasciatus* (Squamata : Scincidae). *Journal of Morphology*, v. 244, n. 2, p. 81-107, 2000.
- Stewart, J. R.; Thompson, M. B. Evolution of Reptilian Placentation: Development of Extraembryonic Membranes of the Australian Scincid Lizards, *Bassiana Duperreyi* (Oviparous) and *Pseudemoia Entrecasteauxii* (Viviparous). *Journal of Morphology*, v. 227, n. 3, p. 349-370, 1996.
- Thompson, M. B. Et al. Placental Function in Lizards. *Animals and Environments*, v. 1275, p. 218-225, 2004.
- Tracy, C. R.; Snell, H. L. Interrelations Among Water and Energy Relations of Reptilian Eggs, Embryos, and Hatchlings. *American Zoologist*, v. 25, n. 4, p. 999-1008, 1985.
- Vleck, C. M.; Hoyt, C. F. Metabolism and Energetics of Reptilian and Avian Embryos. In: Deeming, D. C.; Fergusson, M. W. J. (eds.), *Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- Warburton, S. J.; Hastings, D.; Wang, T. Responses to Chronic Hypoxia in Embryonic Alligators. *Journal of Experimental Zoology*, v. 273, n. 1, p. 44-50, 1995.
- Webb, J. K.; Shine, R.; Christian, K. A. The Adaptive Significance of Reptilian Viviparity in the Tropics: Testing the Maternal Manipulation Hypothesis. *Evolution*, v. 60, n. 1, p. 115-122, 2006.