

Quem são as Anfisbêneas?

Who are the Amphisbaenians?

Henrique C. Costa^{1,2,3*} & Paulo C. A. Garcia¹

¹Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Minas Gerais, 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brasil.

²Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brasil.

³Endereço atual: Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Juiz de Fora, 36036-900, Juiz de Fora, MG, Brasil.

*Contato: ccostah@gmail.com

Resumo. As anfisbêneas são um intrigante grupo de répteis fossoriais, com cerca de 200 espécies conhecidas, distribuídas na América do Sul, Caribe, oeste do México, Flórida, África, Península Ibérica, Anatólia e Oriente Médio. Neste artigo, apresentamos uma visão geral sobre diferentes aspectos da biologia desses animais, incluindo suas principais características morfológicas, a diversidade atual e os avanços na compreensão de sua origem e relações evolutivas, graças a recentes estudos de paleontologia, sistemática filogenética e biogeografia.

Palavras-chave. *Amphisbaenia*, biodiversidade, cobra-de-duas-cabeças, réptil, Squamata.

Abstract. Amphisbaenians are an intriguing group of fossorial reptiles, with about 200 known species distributed in South America, Caribbean, western Mexico, Florida, Africa, Iberian Peninsula, Anatolia, and Middle East. In this article, we present a general view on their biology, including their main morphological characteristics, current diversity, and the advances in the knowledge regarding their origin and evolutionary relationships, based on recent studies on paleontology, phylogenetic systematics, and biogeography.

Keywords. *Amphisbaenia*; biodiversity, worm-lizard, reptiles, Squamata.

Recebido: 04mai2019

Aceito: 28ago2019

Publicado: 21out2019

Editado por Karen dos Santos Toledo e diagramado por Ana Botallo Quadros

Quem são as anfisbêneas?

Os Squamata compõem 96,5% da diversidade de répteis vivos, com mais de 11.000 espécies atualmente reconhecidas (Uetz et al., 2019). Habitam quase todas as massas continentais do planeta, à exceção daquelas mais frias e algumas ilhas (Vitt e Caldwell, 2014). A ocupação dos mais variados nichos ecológicos por esses animais está atrelada a adaptações morfológicas diversas. Uma delas, a formação de um corpo serpentiforme — alongado e com a redução ou perda de membros — evoluiu ao menos 25 vezes no grupo (Wiens et al., 2006). As serpentes são os representantes mais conhecidos e diversificados, com mais de 3.700 espécies vivas (Uetz et al., 2019), mas constituem apenas uma das linhagens de Squamata serpentiformes. As demais são formadas por uma série de grupos de “lagartos”, representantes de diferentes famílias, como Anguillidae, Cordylidae, Dibamidae, Gymnophthalmidae, Pygopodidae e Scincidae (sensu lato), além das anfisbêneas (*Amphisbaenia*) (Wiens et al., 2006).

As anfisbêneas são animais de hábitos fossoriais (subterrâneos). Alimentam-se principalmente de artrópodes como formigas, cupins, larvas de besouros (Cruz Neto e Abe, 1993; Esteves et al., 2008) — algumas espécies, porém, são especializadas em consumir apenas larvas ou moluscos (Pregill, 1984; Al-Sadoon et al., 2016; Baeckens

et al., 2017). As anfisbêneas são ovíparas, à exceção da espécie africana *Trogonophis wiegmanni* (vivípara) — há indícios de que os táxons africanos *Loveridgea* e *Monopeltis* também apresentem viviparidade. As ninhadas são pequenas, em média com 2–6 ovos/filhotes (Andrade et al., 2006). Os poucos estudos disponíveis indicam que a maturidade sexual é atingida entre aproximadamente 2 e 3,5 anos de idade e o ciclo reprodutivo das fêmeas é em geral bienal ou trienal (Bons e Saint-Girons, 1963; Papenfuss, 1982; Martín et al., 2011).

Algumas características morfológicas únicas permitem a identificação de uma anfisbênia mesmo por leigos. Seu tegumento é formado por uma série de estreitos anéis, cada qual constituído por várias pequenas escamas retangulares, chamadas “segmentos” (Gans, 1978; Vitt e Caldwell, 2014) — em geral, cada dois anéis corporais correspondem a uma vértebra (Gans, 1978). Esse aspecto externo anelado, somado ao pequeno tamanho de muitas espécies pode ter dado origem ao nome popular em inglês, *worm lizard* (“lagarto-verme”).

Um detalhe importante do tegumento das anfisbêneas reside no fato dele possuir poucas conexões com o tronco. Com a ação de músculos especializados, cria-se um movimento retilíneo telescópico, similar ao de um acordeão, e o animal se locomove dentro das galerias subterrâneas.

neas (Gans, 1978; Pianka e Vitt, 2003). Esses túneis são escavados com movimentos da cabeça, cujo crânio é robusto, formado por poucos ossos, os anteriores em geral com suturas digitiformes, que aumentam a resistência (Gans, 1978) (Figura 1). As anfibênias, portanto, conseguem escavar solos com diferentes níveis de compactação, uma habilidade compartilhada apenas com as serpentes asiáticas da família Uropeltidae. Os demais escamados fossoriais geralmente se deslocam por solos arenosos, pouco compactados, ou utilizam galerias já existentes (Gans, 1968).

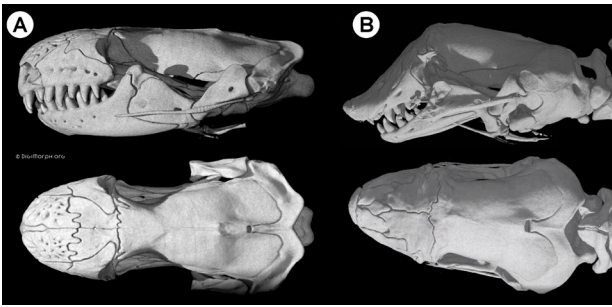


Figura 1. Crânio de *Amphisbaena fuliginosa* (A) e *Leposternon microcephalum* (B) (Amphisbaenidae) em vista lateral (superior) e dorsal (inferior). (Modificado de: <http://www.digimorph.org/>).

A cauda das anfibênias é curta e usualmente arredondada, razão pela qual em diferentes países elas são chamadas de cobra-de-duas-cabeças, *culebra-de-dos-cabezas*, *víbora-de-dos-cabezas*, ou *two-headed-snake* (Aleman, 1952; Klappenbach, 1960; Riley, 1986; Mateus et al., 2011). Esses mesmos nomes também remetem à tendência da população em confundir as anfibênias com serpentes, até mesmo considerá-las peçonhentas ou venenosas (Loveridge, 1941; Mateus et al., 2011).

Outra característica marcante são os olhos reduzidos, geralmente simples pontos escuros sob uma escama de cada lado da cabeça, às vezes indistinguíveis (Gans, 1978). Trata-se de outra adaptação à vida subterrânea, motivo para mais nomes populares (alguns compartilhados com serpentes e cecílias) como cobra-cega, *blind schleiche*, *ciega*, *culebrita ciega*, ou *víbora ciega* (Marcgrave, 1648; Stejneger, 1904; Gans e Mathers, 1977; Bernarde, 2012) (Figura 2).



Figura 2. *Amphisbaena alba* (Amphisbaenidae), uma das maiores espécies de Amphisbaenia. Note o tegumento formado por anéis de escamas, o olho reduzido, a cauda com formato similar à cabeça. Foto: Henrique C. Costa.

Da mesma maneira que observado em outros escamados serpentiformes, as anfibênias possuem adaptações morfológicas em alguns órgãos, que são alongados. No caso dos órgãos pares, como os rins e as gônadas, do lado direito tende a ter uma posição mais cranial. Curiosamente, nas anfibênias o pulmão direito é reduzido ou ausente, enquanto em outros vertebrados terrestres serpentiformes o mesmo ocorre com o pulmão esquerdo (Gans, 1978; Navega-Gonçalves, 2009).

Quatro tipos gerais de formato de crânio (e consequentemente de cabeça) evoluíram em Amphisbaenia, mais de uma vez e de forma independente (Gans, 1968; Kearney, 2003; Kearney e Stuart, 2004) (Figura 3). O primeiro morfotipo, mais diverso em número de espécies, apresenta uma cabeça arredondada (*round-headed*), usada como um aríete para escavar o solo, em um padrão de movimentação considerado não-especializado (Gans, 1968; Kearney, 2003). O segundo morfotipo possui o crânio comprimido lateralmente em forma de quilha (*keel-headed*), escavando galerias por meio de movimentos laterais alternados da cabeça (Gans, 1968; Kearney, 2003). O terceiro morfotipo é representado por espécies com o focinho deprimido dorso-ventralmente, deixando a cabeça em forma de pá (*shovel-headed*), que escava o solo por meio de uma série de movimentos, forçando a cabeça para frente e depois para baixo e para cima, também utilizando a região peitoral para compactação (Gans, 1968; Kearney, 2003; Hohl et al., 2014). Por fim, o quarto morfotipo, único sem representantes americanos, apresenta a cabeça em forma de cunha ou pá quadrada (*spade-headed*), escavando a partir de movimentos oscilatórios (Gans, 1968; Kearney, 2003).

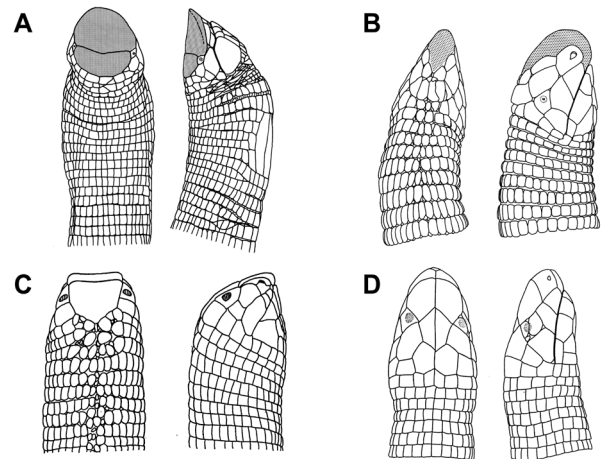


Figura 3. Os diferentes formatos de cabeça de Amphisbaenia (vista dorsal e lateral). A) forma de pá (*shovel-headed*) (*Monopeltis anchietae*); B) forma de quilha (*keel-headed*) (*Amphisbaena kingii*); C) forma de cunha ou pá quadrada (*spade-headed*) (*Agamodon anguliceps*); D) forma redonda (*round-headed*) (*Amphisbaena munoai*). Modificado de Broadley et al. (1976), Gans e Rhodes (1964), Gans (1960, 1966). Reproduzidas com autorização de Department of Library Services, American Museum of Natural History.

Um grupo de três espécies endêmicas do México, pertencentes ao gênero *Bipes* (únicos representantes viventes da família Bipedidae), além de apresentar olhos relativamente bem desenvolvidos (Kearney, 2003), possui uma característica não observada em nenhuma outra anfisbênia: a presença de membros anteriores (Figura 4). Localmente conhecidas como *culebritas con manitas* (Bogert, 1964), essas espécies utilizam as patas dotadas de garras para auxiliar a entrada no solo a partir da superfície, mas é a cabeça que realiza a maior parte da escavação do túnel em si (Gans, 1968).



Figura 4. Exemplar de *Bipes tridactylus* (Bipedidae), espécie com membros anteriores desenvolvidos. Foto: Matthieu Berroneau (<http://www.matthieu-berroneau.fr/>). Reproduzida com autorização.

Embora os membros anteriores estejam presentes apenas em *Bipes*, as espécies das famílias Blanidae e Trogonophidae, encontradas no Velho Mundo, possuem elementos de cintura escapular (Kearney, 2002). Por outro lado, todos os gêneros de anfisbênias possuem elementos de cintura pélvica (Kearney, 2002). Usualmente, esses elementos não passam de um par de ossículos alongados, mas em *Bipes* e *Blanus* estão presentes em forma vestigial o ísquio, íleo, púbis e fêmur (Kearney, 2002).

Diversidade subterrânea

São reconhecidas hoje cerca de 200 espécies de Amphisbaenia (Uetz et al., 2019), distribuídas em seis famílias: Amphisbaenidae (África subsaariana, América do Sul, Panamá e Caribe), Bipedidae (península de Baja Califórnia e costa sudoeste do México), Blanidae (Península Ibérica, Marrocos, Turquia, ilhas do mar Egeu, Iraque, Síria e Líbano), Cadeidae (Cuba), Rhineuridae (Flórida, EUA) e Trogonophidae (norte e chifre da África e leste da península arábica) (Vitt e Caldwell, 2014) (Figura 5). Até recentemente, as espécies hoje incluídas em Blanidae e Cadeidae eram consideradas membros de Amphisbaenidae (Kearney, 2003; Vidal et al., 2008).

Amphisbaenidae é a família mais diversa, com cerca de 180 espécies, das quais 74 ocorrem no Brasil, país com maior riqueza de anfisbênias (Uetz et al., 2019). Os seguintes gêneros são atualmente reconhecidos: *Ancylocranium* (3 spp.), *Baikia* (1 spp.), *Chirindia* (5 spp.), *Cynisca* (20 spp.), *Dalophia* (6 spp.), *Geocalamus* (2 spp.), *Loveridgea* (2 spp.), *Monopeltis* (20 spp.) e *Zygaspis* (8 spp.) na África; *Amphisbaena* (~100 spp.), *Leposternon*

(11 spp.) e *Mesobaena* (2 spp.) na América e Caribe (Vitt e Caldwell, 2014). Até 2009, os gêneros *Anops*, *Aulura*, *Bronia* e *Cercolophia* eram reconhecidos, tendo sido sinonimizados com *Amphisbaena* com base em análises filogenéticas com dados moleculares, após ser constatado que não eram monofiléticos e seus caracteres ditos diagnósticos serem homoplásticos, ou seja, oriundos de evolução convergente (Mott e Vieites, 2009). *Leposternon*, embora monofilético, também se tornou sinônimo de *Amphisbaena* por se aninhar dentro deste (Mott e Vieites, 2009). Porém, esta hipótese de relação filogenética não foi amplamente aceita por taxonomistas que estudam o grupo (Ribeiro et al., 2011, 2018). Uma vez que esta situação faz de *Amphisbaena* um táxon parafilético, estudos posteriores poderão resolver a questão, provavelmente dividindo-o novamente em diversos gêneros, porém, monofiléticos.

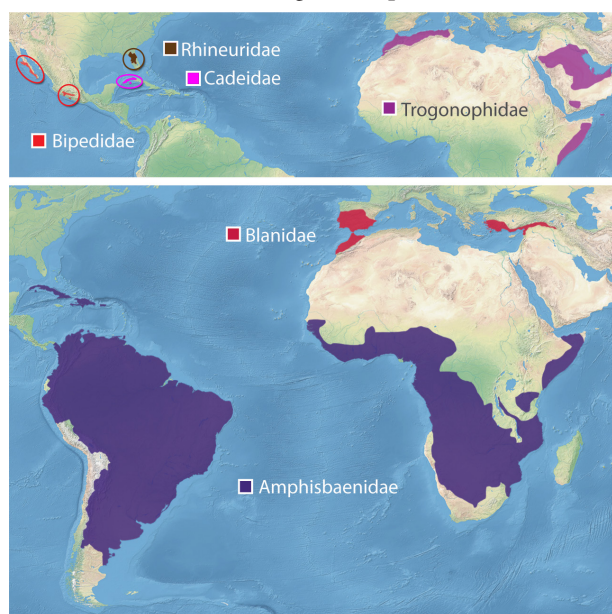


Figura 5. Distribuição geográfica atual das famílias de Amphisbaenia. Mapa por Natália U. C. P. Ferreira.

À exceção do morfotipo com cabeça em forma de cunha, os outros três tipos de formato de cabeça são encontrados em Amphisbaenidae. As demais famílias com distribuição americana possuem diversidade muito menor que Amphisbaenidae. Rhineuridae é composta por uma única espécie com cabeça em forma de pá, *Rhineura floridana* (Vitt e Caldwell, 2014). Cadeidae possui duas espécies de cabeça arredondada (*Cadea blanoides*) e tendendo a quilhada (*C. palirostrata*). Bipedidae tem três espécies, *Bipes biporus*, *B. canaliculatus* e *B. tridactylus*, as quais, como comentado acima, intrigam pela presença de membros anteriores (Kearney, 2003; Vitt e Caldwell, 2014).

Blanidae possui sete espécies reconhecidas, todas com cabeça arredondada e bastante parecidas morfológicamente: *Blanus alexandri*, *B. aporus*, *B. cinereus*, *B. mettetali*, *B. strauschi*, *B. tingitanus* e *B. vandellii*. A primeira e a última foram espécies recém-descritas com base essencialmente em dados moleculares (Sindaco et al., 2014; Ceríaco e Bauer, 2018). Por fim, Trogonophidae apresenta

seis espécies em quatro gêneros: *Agamodon anguliceps*, *A. arabicus*, *A. compressus*, *Diplometopon zarudnyi*, *Pachycalamus brevis*, e *Trogonophis wiegmanii* (Uetz et al., 2019). À exceção da última, que possui cabeça arredondada, as demais são as únicas espécies com o morfotipo de cabeça em forma de cunha (Kearney, 2003).

Os nomes *Amphisbaena* e *Amphisbaenia*

A taxonomia animal teve seu início oficial em 1758, com a publicação da 10ª edição de *Systema Naturae per Regna Tria*, de Carl von Linné (Carolus Linnaeus) (Linnaeus, 1758; International Commission on Zoological Nomenclature, 1999). Neste livro, ele descreve as espécies *Amphisbaena fuliginosa* e *Amphisbaena alba*, com base em exemplares da América do Sul, possivelmente do Suriname (Hoogmoed, 1973). *Amphisbaena* deriva do grego antigo e pode ser traduzido como “que caminha para os dois lados”. Trata-se de uma palavra que por séculos foi utilizada na Europa para identificar um lendário animal com duas cabeças, por vezes citado como peçonhento (Cameron e Gans, 1977). Seu primeiro registro escrito está na tragédia grega *Agamemnon*, de Ésquilo (séculos V e VI a.C.), quando Cassandra profetiza o assassinato do rei por sua esposa, Clitemnestra (Cameron e Gans, 1977): “*What awful monster suits her? A snake? An amphisbaena with a head at either end?*” (Johnston, 2017) (em tradução livre: “Que monstro horrível combina com ela? Uma serpente? Um anfisbena, com uma cabeça em cada extremidade?”) (Figura 6). A anfisbena da antiguidade, porém, parece ter sido baseada em uma espécie real, *Blanus strauchi*, encontrada no Mediterrâneo (Cameron e Gans, 1977; Sindaco et al., 2014).

O nome científico *Amphisbaena* (do qual deriva *Amphisbaenia*) tem então uma origem que remete mais à figura do animal lendário de duas cabeças do que à capacidade das anfisbênias reais em se deslocarem para frente ou para trás. Essa ideia pode ser reforçada ao observarmos outros nomes adotados por Linnaeus que também remetem a criaturas lendárias, como *Cerastes*, *Dipsas*, *hipnale* e *scytale* (McNamee, 2000).

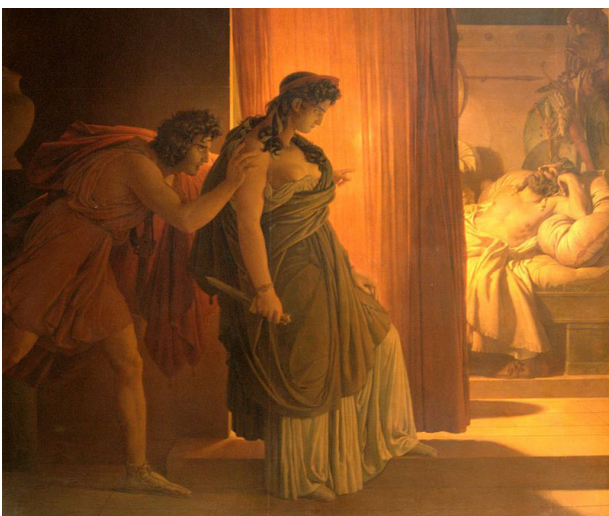


Figura 6. Egito incita a hesitante Clitemnestra a matar Agamenon adormecido. Óleo de Pierre-Narcisse Guérin, 1817 (Wikipedia / Domínio público).

Classificação confusa

Quando Linnaeus descreveu e classificou as primeiras anfisbênias em 1758 (*Amphisbaena fuliginosa* e *A. alba*), considerou-as como serpentes. Ao longo do século XIX, diversos autores publicaram classificações de répteis, geralmente considerando as anfisbênias como lagartos ou mesmo um grupo à parte, que em geral contava com outras formas serpentiformes. A presença de hemipênis e algumas características osteológicas deixavam clara a proximidade evolutiva entre anfisbênias, serpentes e lagartos. Porém, seguiram-se pelo século XX discussões sobre sua classificação como um grupo distinto daqueles dois ou como parte do último (Gans, 1978).

Na década de 1970 passou a vigorar a ideia de que os Squamata são compostos por três grupos: *Amphisbaenia*, *Sauria* (ou *Lacertilia*) e *Serpentes* (Gans, 1978). Mas, análises cladísticas mostraram um panorama onde alguns grupos de lagartos são mais proximamente relacionados às anfisbênias ou às serpentes que dos demais lagartos, deixando o nome *Sauria/Lacertilia* sem significado filogenético (Estes et al., 1988).

Apesar dos avanços, permanecia a dúvida com relação a qual o grupo evolutivamente mais próximo de *Amphisbaenia*. Não havia uma resposta conclusiva, embora a maioria dos estudos baseados em dados morfológicos indicasse um parentesco mais estreito com outros grupos de corpo alongado, como *Dibamidae*, ou mesmo *Serpentes* (Kearney, 2003; Conrad, 2008). Nos últimos anos, contudo, a inclusão de dados genéticos alterou drasticamente a visão sobre as relações evolutivas de *Squamata*. No que se refere às anfisbênias, tem sido sustentada a hipótese de que os lagartos da família *Lacertidae* constituem seu clado-irmão vivente (Harris et al., 1999; Vidal e Hedges, 2005; Pyron et al., 2013; Reeder et al., 2015).

Origem misteriosa

Além do tegumento formado por uma série de escamas arranjadas em anéis, as anfisbênias podem ser diagnosticadas por caracteres osteológicos cranianos (Kearney, 2003), quatro deles considerados exclusivos: (1) presença de um grande dente medial no pré-maxilar; (2) vômer sobreposto ao palatino, se estendendo posteriormente ao nível do contato maxilar-ectopterigóide; (3) ramo quadrado do pterigóide curto e pequeno, envolvendo-se firmemente ao redor da superfície póstero-medial do quadrado; (4) forame óptico inteiramente dentro do órbita-esfenóide (Gauthier et al., 2012).

Essas características ósseas são importantes especialmente para a classificação de fósseis, os quais em geral são fragmentados. O registro fóssil de *Amphisbaenia* é relativamente extenso na era Cenozóica, mas não é distribuído geograficamente ou taxonomicamente de maneira uniforme. Poucos são os fósseis de *Amphisbaenidae*; para a África é conhecido apenas *Lophocranium rusingsensis*, do Mioceno inferior (23–15,9 milhões de anos) do Quênia (Charig e Gans, 1990). Já na América do Sul, o registro fossilífero de *Amphisbaenidae* é bem mais recente, datando do Plioceno (5,3–2,6 m.a) ao Pleistoceno (2,6–0,01 m.a) (Gans e Montero, 1998; Torres e Montero,

1998; Scanferla et al., 2006; Camolez e Zaher, 2010; Albino e Brizuela, 2014).

Fósseis de Trogonophidae têm sido reportados para o Mioceno inferior (23–15,9 m.a.) do Quênia (Kearney, 2003) e Plioceno superior (3,6–2,5 m.a.) do Marrocos (Bailon, 2000). Não há registro fóssil de Cadeidae (Kearney, 2003). *Anniealexandria gansi*, do Eoceno inferior (55,8–48,6 m.a.) dos EUA (Smith, 2009), foi recentemente classificada como um Bipedidade, sendo o primeiro fóssil conhecido para a família — *Anniealexandria* sp. do Eoceno francês (Augé, 2012), teria sido mais provavelmente um Blanidae (Longrich et al., 2015). Rhineuridae, atualmente com apenas uma espécie vivente, possui um amplo registro fóssil que percorre quase 65 milhões de anos do Paleoceno ao Pleistoceno da América do Norte, em especial o oeste estadunidense (Kearney, 2003; Hembree, 2007). Existem registros fósseis de Blanidae no norte da África (Rage, 1976; Bailon, 2000; Augé, 2012) e principalmente na Europa, a partir do Paleoceno superior (~60 m.a.) (Augé, 2012; Folie et al., 2013; Bolet et al., 2014; Čerňanský et al., 2015; Longrich et al., 2015).

Três famílias de Amphisbaenia são conhecidas unicamente por espécimes fósseis: Oligodontosauridae inclui apenas *Oligodontosaurus wyomingensis* (Paleoceno médio, ~62 m.a.), Chthonophidae inclui apenas *Chthonophis subterraneus* (Paleoceno inferior, 65,5–60 m.a.), ambas dos EUA (Longrich et al., 2015). Polyodontobaenidae foi descrita para agrupar duas espécies da Europa, *Polyodontobaena belgica* (Paleoceno inferior, 65,5–60 m.a.) (Figura 7) e *Camptognathosaurus parisiensis* (Paleoceno superior, 60–55,8 m.a.) (Folie et al., 2013), mas há indícios de se tratarem de Blanidae basais (Longrich et al., 2015). Esses fósseis, juntamente com *Plesiorhineura tsentasi* (Rhineuridae) (Paleoceno médio, EUA) são os mais antigos indiscutivelmente atribuídos a Amphisbaenia (Folie et al., 2013; Longrich et al., 2015; Rej e Sullivan, 2015). Além desses, algumas anfibênias fósseis ainda permanecem com suas relações filogenéticas não esclarecidas e também são registradas em diferentes épocas do Paleógeno (65,5–23 m.a.) da África (Bailon, 2000; Augé e Rage, 2006; Rage et al., 2013) e Ásia (Borsuk-Bialynicka, 1991).

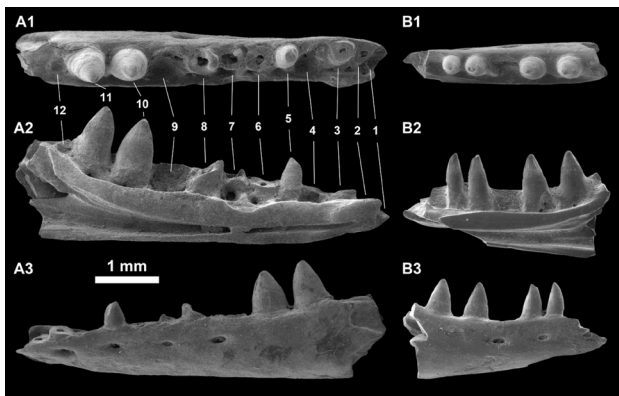


Figura 7. *Polyodontobaena belgica* (Paleoceno inferior), um dos fósseis mais antigos de Amphisbaenia (65,5–60 milhões de anos). Dentário esquerdo em vista dorsal (A1), lingual (A2) e labial (A3) e dentário direito em vista dorsal (B1), lingual (B2) e labial (B3). Modificado de (Folie et al., 2013) (CC BY-NC-SA 3.0).

Considerando-se apenas fósseis “bem preservados”, *Spathorhynchus fossorium* (Figura 8) constituído por um crânio dos EUA datado do Eoceno médio (~50 m.a.), é tratado como o mais antigo fóssil conhecido de Amphisbaenia (Berman, 1973; Müller et al., 2016). Atualmente classificado como um Rhineuridae, *S. fossorium* provavelmente exibia olhos bem desenvolvidos, indicados pela presença de órbita ocular. Essa característica poderia sugerir que a redução dos olhos ocorreu posteriormente na história evolutiva das anfibênias. Contudo, um estudo recente sugere que a órbita não seria uma característica ancestral (plesiomorfia) do grupo, mas teria re-evoluído no clado composto por *Spathorhynchus* e outros dois gêneros fósseis, *Dyticonastis* e *Hyporhina* (Müller et al., 2016).



Figura 8. *Spathorhynchus fossorium* (Eoceno médio), um dos fósseis mais bem preservados de Amphisbaenia. Crânio em vista lateral. Repare a presença de órbita preservada. Fonte: <http://www.digimorph.org/>

A descoberta de *Sineoamphisbaena hexatabularis* (Figura 9), um fóssil chinês datado do Cretáceo superior (Campaniano, 83,5–70,6 m.a.), parecia clarear um pouco a história de origem das anfibênias, sendo considerado seu mais antigo representante (Wu et al., 1993, 1996, 1997). Mas, estudos subsequentes contestaram a proposta (Gao e Hou, 1996; Gao, 1997). Embora não exista um consenso quanto à posição filogenética de *S. hexatabularis*, o fóssil não é mais considerado uma anfibênia (Kearney, 2003; Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012).

Outro fóssil ainda mais antigo, *Hodzhakulia magna*, da Mongólia, datado do Cretáceo inferior (Albiano, 112–99,6 m.a.), descrito com base em um maxilar, também chegou a ser considerado o representante mais antigo de Amphisbaenia (Gao e Hou, 1996), posição atualmente rejeitada (Alifanov, 2016). Vértabras fossilizadas encontradas na Espanha, datando do Cretáceo superior (Maastrichtiano, 70,6–65,5 m.a.), são consideradas como pertencentes a anfibênias por alguns autores, mas a classificação é questionada por outros (Augé, 2012).

Ainda permanece um mistério como seria o ancestral comum mais recente de Amphisbaenia e como o corpo alongado e a perda de membros teriam evoluído no grupo. Aos poucos, novas peças vão se encaixando no quebra-cabeças, mas algumas parecem contar histórias divergentes. Em 2011, o fóssil quase completo de um lagarto do Eoceno médio da Alemanha (Lutetiano, 48,6–40,4 m.a.), parecia fornecer respostas para a questão da origem das anfibênias. *Cryptolacerta hassiaca* foi descrito como

possuindo características intermediárias entre *Amphisbaenia* e *Lacertidae*, grupo de lagartos que tem sido sugerido como linhagem irmã das anfisbênias (Müller et al., 2011). *Cryptolacerta* teria sido um lagarto de hábitos criptozóicos, mas não fossoriais, ou seja, seria um habitante de serapilheira. Sua morfologia sugere ainda que modificações na estrutura craniana teriam evoluído antes do alongamento do corpo e da redução de membros na linhagem que daria origem a *Amphisbaenia* (Müller et al., 2011).



Figura 9. *Sineoamphisbaena hexatabularis* (Cretáceo superior), anteriormente considerado a mais antiga *Amphisbaenia*. Imagem em vista dorsal. Foto: Xiao-Chun Wu (editada). Escala: 10 mm.

Um ponto relevante é que a idade geológica de *Cryptolacerta* é mais recente que a de anfisbênias do Paleoceno (Tałanda, 2016). Portanto, deveriam haver fósseis mais antigos que preenchessem as lacunas da evolução das anfisbênias. É o caso de *Slavoia dareviskii*, que possuiria um parentesco evolutivo mais próximo com as anfisbênias que *Cryptolacerta*. Oriundo do Cretáceo Superior (Campaniano, 83,5–70,6 m.a.) da Mongólia, *S. dareviskii* foi descrito em 1984, e desde então foi relacionado a diversos grupos de “lagartos” (Tałanda, 2016). Com aproximadamente 50 exemplares conhecidos (crânio e/ou pós-crânio), *S. dareviskii* teria sido uma espécie de hábitos fossoriais ou semi-fossoriais, possuía um tronco não alongado, com quatro membros, e duas características consideradas até então exclusivas de *Amphisbaenia* (o vômer amplamente sobreposto ao palatino e o ramo quadrado do pterigóide ao redor do quadrado), além de outras características não exclusivas (Tałanda, 2016, 2017) (Figura 10).

O panorama atual sugere que *Cryptolacerta hassiaca* não seria grupo-irmão de *Amphisbaenia*, mas membro de uma linhagem próxima a *Lacertidae*, que teria desenvolvido de forma convergente algumas adaptações para fossorialidade (Longrich et al., 2015; Tałanda, 2016). Os estudos com *Slavoia dareviskii* sugerem que os ancestrais das anfisbênias teriam passado inicialmente por modificações na porção anterior do crânio, que tornaram o focinho mais compacto, uma adaptação para escavação utilizando a cabeça (Tałanda, 2016). O pescoço se tornou mais curto, com sete vértebras em vez de oito. De maneira similar, o número de vértebras caudais diminuiu, tornando a cauda mais curta. Os membros posteriores sofreram

redução, inicialmente com a perda de dígitos, enquanto os anteriores tornaram-se mais robustos, possivelmente auxiliando na escavação, tal como se observa em *Bipes*. Essas modificações teriam precedido a evolução do corpo alongado (Tałanda, 2016, 2017).

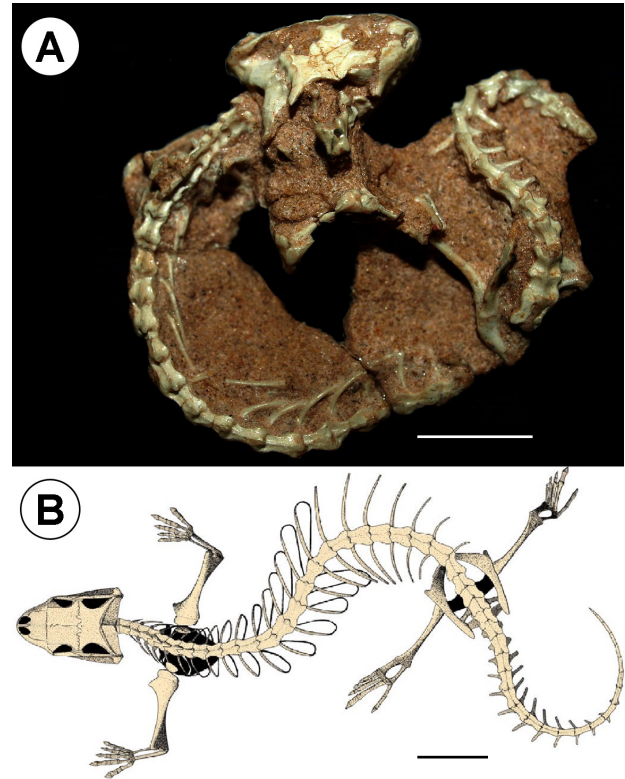


Figura 10. Um dos fósseis de *Slavoia dareviskii*, possível grupo-irmão de *Amphisbaenia* (A) e sua reconstrução paleoartística (B). Foto: Mateus Tałanda / Wikimedia Commons. Ilustração: Tałanda (2017) (CC BY 4.0). Escala: 10 mm.

Viagens transcontinentais

Nosso entendimento sobre a biogeografia de *Amphisbaenia* está intimamente relacionado ao conhecimento das relações filogenéticas entre as famílias, além das informações disponíveis pelo registro fóssil. Até o início do século XXI eram reconhecidas as famílias *Amphisbaenidae*, *Bipedidae*, *Rhineuridae* e *Trogonophidae*. A única hipótese formulada para explicar o padrão biogeográfico de *Amphisbaenia* era de que o grupo teria se originado no oeste do Mediterrâneo durante o Jurássico (199–145,5 m.a.), tendo as famílias surgido por vicariância. As linhagens americanas e africanas de *Amphisbaenidae*, por exemplo, teriam se separado durante a formação do oceano Atlântico (Gans, 1990).

Em 2003, análises baseadas em caracteres morfológicos indicaram que *Bipedidae* seria a linhagem irmã de um grupo formado pelas demais famílias de *Amphisbaenia* (Kearney, 2003). A cabeça com formato arredondado e a presença de membros anteriores seriam características plesiomórficas nas anfisbênias, tendo as demais formas de cabeça e a perda dos membros evoluído posteriormente (Kearney, 2003). Além disso, o gênero *Blanus* não faria

parte de Amphisbaenidae, como vinha sendo classificado, mas formava uma linhagem irmã do clado [Rhineuridae [Amphisbaenidae, Trogonophidae]]. Assim, a família Blanidae foi criada para incluir *Blanus* (Kearney, 2003).

A presença de Bipedidae e Blanidae como linhagens basais e a ocorrência majoritária de fósseis no Hemisfério Norte indicavam que as anfisbênias teriam surgido na Laurásia. A linhagem que deu origem à Amphisbaenidae teria se dispersado para Gondwana antes da fragmentação do continente, o que justificaria a ocorrência da família na América e na África. Assim, a origem de Amphisbaenia dataria possivelmente do Jurássico superior ou Cretáceo inferior (~145 m.a.) (Kearney, 2003).

Análises filogenéticas usando dados moleculares, contudo, mudaram o panorama sobre as relações de parentesco evolutivo entre as famílias de Amphisbaenia, e, consequentemente, sua história biogeográfica. Ao contrário do que a morfologia sugeria, Rhineuridae seria a linhagem mais basal, ao passo que Bipedidae seria grupo-irmão do clado [Amphisbaenidae, Trogonophidae] (Kearney e Stuart, 2004; Macey et al., 2004). Esse resultado trazia conclusões interessantes: o ancestral comum mais recente de Amphisbaenia possuiria membros anteriores desenvolvidos, cintura pélvica vestigial, cabeça arredondada e as escamas peitorais não diferenciadas, características que foram modificadas em diferentes ocasiões, de forma independente, ao longo da evolução do grupo (Kearney e Stuart, 2004). Os membros anteriores, por exemplo, teriam sido perdidos de forma convergente em três ocasiões: em Rhineuridae, em Blanidae e no ancestral comum mais recente de Amphisbaenidae e Trogonophidae (Kearney e Stuart, 2004); a dentição acrodonte, observada apenas em Trogonophidae, seria uma característica apomórfica desta família (Macey et al., 2004).

Uma vez que os dados genéticos reforçavam Amphisbaenidae como monofilética, ganhava força a hipótese de que esta família teria se originado antes da formação do oceano Atlântico, há pelo menos 80 milhões de anos. Além disso, as relações de parentesco entre as famílias pareciam reforçar a ideia de uma origem de Amphisbaenia anterior à fragmentação da Pangea, cerca de 200 milhões de anos atrás (Macey et al., 2004; Hembree, 2006). Um estudo posterior incluiu pela primeira vez dados genéticos de *Cadea* em uma análise filogenética, indicando que esse gênero endêmico de Cuba é mais relacionado a Blanidae que a Amphisbaenidae (onde vinha sendo incluído); assim, a família Cadeidae foi criada para *Cadea* (Vidal et al., 2008) — posteriormente foi sugerido que Cadeidae é grupo-irmão de [Amphisbaenidae, Trogonophidae] (Longrich et al., 2015) (Figura 11).

O uso de datações do tempo de divergência por meio de relógio molecular trouxe uma impactante hipótese sobre a biogeografia de Amphisbaenia, antes considerada inviável devido ao hábito fossorial do grupo (Hembree, 2006): algumas linhagens se dispersaram atravessando o oceano Atlântico (Vidal et al. 2008; Longrich et al., 2015). Os dados mais recentes apontam a origem de Lacertibania (Lacertidae + Amphisbaenia) próximo do limite Jurássico-Cretáceo (145,5 m.a.), na Laurásia. Amphisbaenia teria

surgido no Cretáceo Inferior (145,5–112 m.a.), na América do Norte. A grande radiação do grupo teria ocorrido no limite Cretáceo-Paleógeno (K-Pg, 65,5 m.a.), após a chamada quinta extinção em massa, que teria eliminado competidores e predadores, possibilitando a expansão geográfica de Amphisbaenia (Longrich et al., 2015). As famílias Rhineuridae, Chthonophidae e Oligodontosauridae surgem no registro fóssil pouco após o limite K-Pg, onde hoje se localiza os EUA, ao passo que Bipedidae é registrada a partir do Eoceno Inferior (55,8–48,6 m.a.) (Longrich et al., 2015).

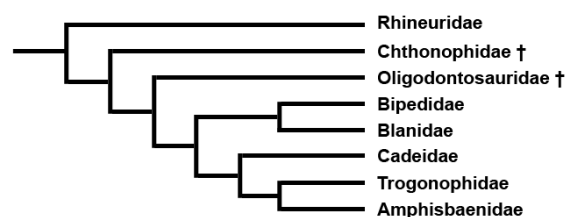


Figura 11. Relações filogenéticas entre as famílias de Amphisbaenia viventes e fósseis (†), baseado em Longrich et al., (2015) (Polyodontobaenidae considerado sinônimo de Blanidae).

Entre 63,6–61,6 m.a., no Paleoceno Inferior, o ancestral de Blanidae teria se dispersado da América do Norte para a Europa via oceano Atlântico. Outra dispersão oceânica teria ocorrido na mesma época, há 64,7–56 m.a., quando o ancestral de Afrobaenia (Amphisbaenidae + Trogonophidae) ou talvez de Afrobaenia + Cadeidae chegou à África a partir da América do Norte (Longrich et al., 2015). Na África teriam surgido as famílias Trogonophidae e Amphisbaenidae. Entre 43,4 a 35,6 m.a., um ramo de Amphisbaenidae se dispersou para a América do Sul, de onde também chegou ao Caribe entre o Eoceno e Oligoceno (34,7–30 m.a.). Por volta de 37 m.a. o ancestral que daria origem a Cadeidae se dispersou da África para o Caribe. É possível ainda que esta família tenha surgido de um ancestral que dispersou direto da América para Cuba, mas a existência de fósseis morfologicamente próximos a Cadeidae no Paleoceno africano dão menos suporte à hipótese do ancestral americano (Longrich et al., 2015) (Figura 12).

A ausência de pontes de terra ligando os continentes dentro dos períodos atribuídos pelo relógio molecular para a dispersão transcontinental das linhagens de Amphisbaenia, sugere apenas uma alternativa, as balsas naturais (Longrich et al., 2015). Por mais estranho que possa parecer, balsas naturais cruzando o oceano já foram observadas, em caso recente, transportando iguanas entre ilhas (Censky et al., 1998; Hedges e Conn, 2012). Alguns meses seriam necessários para uma balsa formada por restos de vegetação (troncos, raízes, etc.) atravessar o Atlântico, mas isso não inviabilizaria a travessia de anfisbênias; afinal, tratam-se de animais ectotérmicos com baixa necessidade energética e que se alimentam principalmente de invertebrados, os quais possivelmente também teriam sido transportados nas balsas (Vidal et al., 2008).

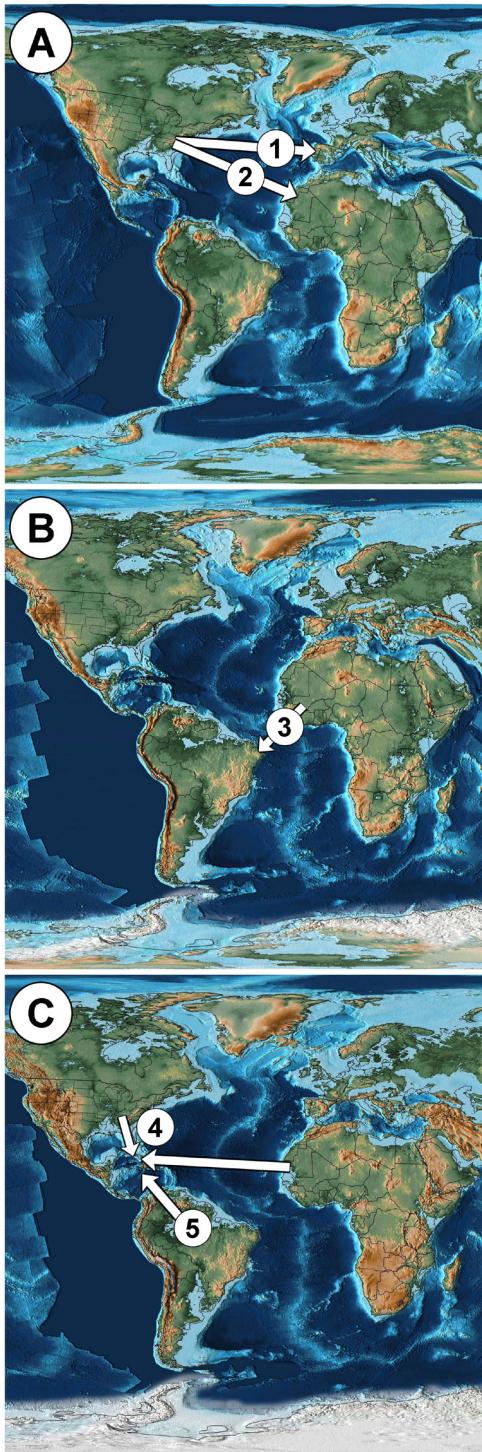


Figura 12. Dispersões oceânicas de *Amphisbaenia* ao longo do Paleoceno. (1) dispersão do ancestral de *Blaenidae* da América do Norte para a Europa, 63,6–61,6 m.a.a. (2) dispersão do ancestral de *Afrobaenia* (ou de *Afrobaenia*+*Cadeidae*) da América do Norte para a África, 64,7–56,0 m.a.a. (3) dispersão do ancestral de *Amphisbaeninae* da África para a América do Sul, 43,4–35,8 m.a.a. (4) dispersão do ancestral de *Cadeidae* da África ou da América do Norte para Cuba, 37,2–0,0 m.a.a. (5) dispersão de *Amphisbaeninae* para o Caribe, 34,7–30,0 m.a.a. Baseado em Longrich et al. (2015) sobre mapas de Scotese (2016) representando parte do planeta há A) 66 m.a. (Cretáceo-Paleógeno), B) 40 m.a. (Eoceno) e C) 30 m.a. (Oligoceno).

Por que estudar anfisbênias?

As anfisbênias são animais detentores de características morfológicas únicas e diversos aspectos de sua biologia e história evolutiva ainda são pouco compreendidos. A escassez de informações contribui para os chamados déficits de biodiversidade, que acabam por impactar negativamente estratégias de conservação (Hortal et al., 2015). Superar lacunas de conhecimento é fundamental para reduzir as perdas de biodiversidade, um dos grandes desafios da humanidade neste século (Ceballos et al., 2015). No caso específico das anfisbênias, o hábito fossorial dificulta seu estudo, tornando-as um grupo negligenciado. Muitas espécies aparentemente têm distribuição restrita (Meiri et al., 2018) e estima-se que 20% estejam ameaçadas de extinção (Bland e Böhm, 2016). Pesquisar os mais variados aspectos da biologia de *Amphisbaenia* é essencial para garantir sua preservação e evitar a perda de importante diversidade filogenética e funcional. Indo além, ao estudar esses animais, podemos entender melhor como o corpo serpentiforme e os hábitos fossoriais evoluíram em diferentes linhagens de répteis (Wiens et al., 2006), testar como a vida sob o solo impõe limitações morfofisiológicas (Gans, 1978; Abe e Johansen, 1987; Navas, 2004; Al-Sadoon et al., 2018), a influência de barreiras ambientais e geográficas da superfície no fluxo gênico de criaturas subterrâneas (Albert et al., 2007; Salvi et al., 2018), dentre outras hipóteses. Considerando ainda que anfisbênias em geral se alimentam de “engenheiros do solo” como formigas e cupins (Esteves et al., 2008) e parecem auxiliar na aeração do solo (Collen et al., 2008), há de se investigar também o seu impacto na dinâmica dos ecossistemas subterrâneos. Por fim, a biomecânica das anfisbênias para a escavação tem até mesmo inspirado o desenvolvimento de mecanismos robóticos (Thakoor e Kennedy, 1998). Assim, talvez a pergunta correta a se fazer seja: por que não estudar as anfisbênias?

Agradecimentos

Somos gratos aos editores Ana B. Quadros, Karen S. Toledo e Tiago Pezzuti, a Adriano O. Maciel, Annie S. Hsiou, Renata Perez, Felipe F. Curcio, Felipe S. F. Leite e Fernando A. Perini pela leitura crítica do texto. Matthieu Berroneau por ceder a foto de *Bipes tridactylus* e Xiao-Chun Wu por ceder a foto de *Sineoamphisbaena hexatabularis*. Natália Pacheco Ferreira pelo auxílio na confecção dos mapas de distribuição. Este trabalho foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) – Código de Financiamento 001 – através de uma bolsa de doutorado a HCC.

Referências

- Abe, AS, Johansen, K. 1987. Gas Exchange and Ventilatory Responses to Hypoxia and Hypercapnia in *Amphisbaena alba* (Reptilia: Amphisbaenia). *Journal of Experimental Biology*, 127: 159-172.
- Al-Sadoon, MK, Paray, BA, Rudayni, HA. 2016. Diet of the Worm Lizard, *Diplometopon zarudnyi* (Nikolsky, 1907) in Riyadh province, Saudi

- Arabia (Reptilia: Trogonophidae. Zoology in the Middle East, 62(3): 227-230.
- Al-Sadoon, MK, Paray, BA, Rudayni, HA. 2018. Metabolism of the spade-headed Amphisbaenian worm lizard, *Diplometopon zarudnyi* (Nikolsky, 1907), in Saudi Arabia (Reptilia: Trogonophidae. Saudi Journal of Biological Sciences, 25(1): 178-181.
- Albert, EM, Zardoya, R, García-París, M. 2007. Phylogeographical and speciation patterns in subterranean worm lizards of the genus *Blanus* (Amphisbaenia: Blanidae. Molecular Ecology, 16(7): 1519-1531.
- Albino, AM, Brizuela, S. 2014. An Overview of the South American Fossil Squamates. The Anatomical Record, 297(3): 349-368.
- Aleman, C. 1952. Apuntes sobre reptiles y anfibios de la region Baruta - El Hatillo. Memoria de La Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle, 12(31): 11-30.
- Alifanov, VR. 2016. Lizards of the family Hodzhakuliidae (Scincomorpha) from the lower Cretaceous of Mongolia. Paleontological Journal, 50(5): 504-513.
- Andrade, D, Nascimento, L, Abe, A. 2006. Habits hidden underground: a review on the reproduction of the Amphisbaenia with notes on four neotropical species. Amphibia-Reptilia, 27(2): 207-217.
- Augé, ML. 2012. Amphisbaenians from the European Eocene: a biogeographical review. Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments, 92(4): 425-443.
- Augé, ML, Rage, JC. 2006. Herpetofaunas from the Upper Paleocene and Lower Eocene of Morocco. Annales de Paléontologie, 92(3): 235-253.
- Baeckens, S, García-Roa, R, Martín, J, Ortega, J, Huyghe, K, Van Damme, R. 2017. Fossorial and durophagous: implications of molluscivory for head size and bite capacity in a burrowing worm lizard. Journal of Zoology, 301(3): 193-205.
- Bailon, S. 2000. Amphibiens et reptiles du Pliocène terminal d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc. Geodiversitas, 22(4): 539-558.
- Berman, DS. 1973. *Spathorhynchus fossorium*, a Middle Eocene Amphisbaenian (Reptilia) from Wyoming. Copeia, 1973(4): 704-721.
- Bernarde, PS. 2012. Anfíbios e Répteis: Introdução ao Estudo da Herpetofauna Brasileira. Curitiba: Anolisbooks, 318 pp.
- Bland, LM, Böhm, M. 2016. Overcoming data deficiency in reptiles. Biological Conservation, 204, 16-22.
- Bogert, CM. 1964. "Little snake with hands": Amphisbaenids are a taxonomic enigma. Natural History, 73: 16-25.
- Bolet, A, Delfino, M, Fortuny, J, Almécija, S, Robles, JM, Alba, DM. 2014. An Amphisbaenian skull from the European Miocene and the evolution of Mediterranean worm lizards. PLoS ONE, 9(6): e98082.
- Bons, J, Saint-Girons, H. 1963. Ecologie et cycle sexuel des Amphisbaeniens du Maroc. Bulletin de La Société Des Sciences Naturelles et Physiques Du Maroc, 43(3): 117-158.
- Borsuk-Bialynicka, M. 1991. Cretaceous lizard occurrences in Mongolia. Cretaceous Research, 12: 607-608.
- Broadley, DG, Gans, C, Visser, J. 1976. Studies on amphisbaenians (Amphisbaenia, Reptilia. 6. The genera Monopeltis and Dalophia in southern Africa. Bulletin of the American Museum of Natural History, 175(5): 311-486.
- Cameron, HD, Gans, C. 1977. The *Amphisbaena* of antiquity: thoughts about the origin of the name. British Journal of Herpetology, 5: 603-606.
- Camolez, T, Zaher, H. 2010. Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria. Arquivos de Zoologia, 41(1): 1-96.
- Ceballos, G, Ehrlich, PR, Barnosky, AD, Garcia, A, Pringle, RM, Palmer, TM. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Science Advances, 1(5): e1400253-e1400253.
- Censky, EJ, Hodge, K, Dudley, J. 1998. Over-water dispersal of lizards due to hurricanes. Nature, 395: 556.
- Ceríaco, LMP, Bauer, AM. 2018. An integrative approach to the nomenclature and taxonomic status of the genus *Blanus* Wagler, 1830 (Squamata: Blanidae) from the Iberian Peninsula. Journal of Natural History, 52(13-16): 849-880.
- Čerňanský, A, Augé, ML, Rage, J. 2015. A complete mandible of a new amphisbaenian reptile (Squamata, Amphisbaenia) from the late middle eocene (Bartonian, Mp 16) of France. Journal of Vertebrate Paleontology, 35(1): e902379.
- Charig, AJ, Gans, C. 1990. Two new amphisbaenians from the Lower Miocene of Kenya. Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology): 46(1): 19-36.
- Collen, B, Ram, M, Dewhurst, N, Clausnitzer, V, Kalkman, VJ, Cumberlidge, N, Baillie, JEM. 2008. Broadening the coverage of biodiversity assessments. In: Vié, JC, Hilton-Taylor, C, Stuart, SN, editores. Wildlife in a changing World. An analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species. Gland: IUCN, p. 67-75.
- Conrad, JL. 2008. Phylogeny And Systematics Of Squamata (Reptilia) Based On Morphology. Bulletin of the American Museum of Natural History, 310: 1-182.
- Costa, HC, Bérnils, RS. 2018. Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies. Herpetologia Brasileira, 7(1): 11-57.

- Cruz Neto, AP, Abe, AS. 1993. Diet Composition of Two Syntopic Species of Neotropical Amphisbaenians, *Cercolophia roberti* and *Amphisbaena mertensii*. *Journal of Herpetology*, 27(2): 239-240.
- Estes, R, de Queiroz, K, Gauthier, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: Estes, R, Pregill, G, editores. *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families. Essays Commemorating Charles L. Camp*. Stanford: Stanford University Press, p. 118-281.
- Esteves, FA, Brandão, CRF, Viegas, K. 2008. Subterranean ants (Hymenoptera, Formicidae) as prey of fossorial reptiles (Reptilia, Squamata: Amphisbaenidae) in Central Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 48(28): 329-334.
- Folie, A, Smith, R, Smith, T. 2013. New amphisbaenian lizards from the Early Paleogene of Europe and their implications for the early evolution of modern amphisbaenians. *Geologica Belgica*, 16(4): 227-235.
- Gans, C. 1960. Studies on Amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 1. A taxonomic revision of the Trogonophidae, and a functional interpretation of the amphisbaenid adaptative pattern. *Bulletin American Museum of Natural History*, 119(3): 129-204.
- Gans, C. 1966. Studies on Amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia) 3. The small species from southern South America commonly identified as *Amphisbaena darwini*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 134(3): 185-260.
- Gans, C. 1968. Relative success of divergent pathways in Amphisbaenian specialization. *The American Naturalist*, 102(926): 345-362.
- Gans, C. 1978. The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 34(4): 347-416.
- Gans, C. 1990. Patterns in amphisbaenian biogeography: a preliminary analysis. In: Peters, G, Hutterer, R, editores. *Vertebrates in the Tropics*. Bonn: Museum Alexander Koenig, p. 133-143.
- Gans, C, Mathers, S. 1977. *Amphisbaena medemi*, An Interesting New Species from Colombia (Amphisbaenia, Reptilia): with a Key to the Amphisbaenians of the Americas. *Fieldiana (Zoology)*: 72(2): 21-46.
- Gans, C, Montero, R. 1998. Two new fossil amphisbaenids (Reptilia: Squamata) from the Pleistocene of Lagoa Santa (Minas Gerais, Brazil). *Steenstrupia*, 24, 9-22.
- Gans, C, Rhodes, C. 1964. Notes on Amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 13 A Systematic Review of *Anops* Bell, 1833. *American Museum Novitates*, 2186, 1-25.
- Gao, K. 1997. *Sineoamphisbaena* phylogenetic relationships discussed: Reply. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 34(6): 886-889.
- Gao, K, Hou, L. 1996. Systematics and taxonomic diversity of squamates from the Upper Cretaceous Djadochta Formation, Bayan Mandahu, Gobi Desert, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 33(4): 578-598.
- Gauthier, JA, Kearney, M, Maisano, JA, Rieppel, O, Behlke, ADB. 2012. Assembling the squamate tree of life: Perspectives from the phenotype and the fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 53(1): 3-308.
- Harris, DJ, Sinclair, EA, Mercader, NL, Marshall, JC, Crandall, KA. 1999. Squamate relationships based on c-mos nuclear DNA sequences. *Herpetological Journal*, 9: 147-151.
- Hedges, SB, Conn, CE. 2012. A new skink fauna from Caribbean islands (Squamata, Mabuyidae, Mabuyinae). *Zootaxa*, 3288: 1-244.
- Hembree, DI. 2006. Amphisbaenian paleobiogeography: Evidence of vicariance and geodispersal patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 235(4): 340-354.
- Hembree, DI. 2007. Phylogenetic revision of the Rhineuridae (Reptilia: Squamata: Amphisbaenia) from the Eocene to Miocene of North America. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 15: 1-20.
- Hohl, LSL, Loguercio, MFC, Buendía, RA, Almeida-Santos, M, Viana, LA, Barros-Filho, JD, Rocha-Barbosa, O. 2014. Fossorial gait patterns and performance of a shovel-headed amphisbaenian. *Journal of Zoology*, 294(4): 234-240.
- Hoogmoed, MS. 1973. Notes on the herpetofauna of Surinam IV. The lizards and amphisbaenians of Surinam. *Biogeographica*, 4: 1-419.
- Hortal, J, de Bello, F, Diniz-Filho, JAF, Lewinsohn, TM, Lobo, JM, Ladle, RJ. 2015. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1): 523-549.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4ª Edição. Londres: International Trust for Zoological Nomenclature, 306 pp.
- Johnston, I. 2017. *Aeschylus: The Oresteia*. Nanaimo: Vancouver Island University. Disponível em: <http://johnstoniatexts.x10host.com/aeschylus/agamemnonhtml.html>. Acesso em: 4 de maio de 2019.
- Kearney, M. 2002. Appendicular Skeleton in Amphisbaenians (Reptilia: Squamata). *Copeia*, 2002(3): 719-738.
- Kearney, M. 2003. Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria: Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. *Herpetological Monographs*, 17(1): 1-74.

- Kearney, M, Stuart, BL. 2004. Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271(1549): 1677-1683.
- Klappenbach, MA. 1960. Notas herpetológicas, I. *Amphisbaena muñoai* n. sp. Amphisbaenidae. *Comunicaciones Zoológicas Del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 4(84): 1-12.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus 1. 10^a Edição.* Estocolmo: L. Salvii.
- Longrich, NR, Vinther, J, Pyron, RA, Pisani, D, Gauthier, JA. 2015. Biogeography of worm lizards (Amphisbaenia) driven by end-Cretaceous mass extinction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806): 1-10.
- Loveridge, A. 1941. Revision of the African lizards of the family Amphisbaenidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 87(5): 353-451.
- Macey, JR, Papenfuss, TJ, Kuehl, JV, Fourcade, HM, Boore, JL. 2004. Phylogenetic relationships among amphisbaenian reptiles based on complete mitochondrial genomic sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(1): 22-31.
- Marcgrave, G. 1648. *Historiae rerum naturalium Brasiliae*. In: Piso, G, Marcgrave, G, editores. *Historia Naturalis Brasiliae: auspicio et beneficio illustriss. I. Mauriti Com. Nassau illius provinciae et maris summi praefecti adornata: in qua non tantum plantae et animalia, sed et indigenarum morbi, ingenia et mores describuntur et iconibus supra quingentas illustrantur.* Amsterdã: Johannes de Laet, p. 1-293.
- Martín, J, Polo-Cavia, N, Gonzalo, A, López, P, Civantos, E. 2011. Structure of a population of the amphisbaenian *Trogonophis wiegmanni* in North Africa. *Herpetologica*, 67(3): 250-257.
- Mateus, MB, Pinto, LCL, Moura, MR, Pires, MRS. 2011. A cobra-de-duas-cabeças na percepção dos moradores do povoado de Itatiaia, Minas Gerais. *Biotemas*, 24(3): 111-117.
- McNamee, G. 2000. *The Serpent's tale: snakes in folklore and literature.* Atenas e Londres: The University of Georgia Press. 168 pp.
- Meiri, S, Bauer, AM, Allison, A, Castro-Herrera, F, Chirio, L, Colli, G, Das, I, Doan, TM, Glaw, F, Grismer, LL, Hoogmoed, M, Kraus, F, LeBreton, M, Meirte, D, Nagy, ZT, Nogueira, CC, Oliver, P, Pauwels, OSG, Pincheira-Donoso, D, Shea, G, Sindaco, R, Tallowin, OJS, Torres-Carvajal, O, Trape, J-F, Uetz, P, Wagner, P, Wang, Y, Ziegler, T, Roll, U. 2018. Extinct, obscure or imaginary: The lizard species with the smallest ranges. *Diversity and Distributions*, 24(2): 262-273.
- Mott, T, Vieites, DR. 2009. Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51(2): 190-200.
- Müller, J, Hipsley, CA, Head, JJ, Kardjilov, N, Hilger, A, Wuttke, M, Reisz, RR. 2011. Eocene lizard from Germany reveals amphisbaenian origins. *Nature*, 473(7347): 364-367.
- Müller, J, Hipsley, CA, Maisano, JA. 2016. Skull osteology of the Eocene amphisbaenian *Spathorhynchus fossorium* (Reptilia, Squamata) suggests convergent evolution and reversals of fossorial adaptations in worm lizards. *Journal of Anatomy*, 229(5): 615-630.
- Navas, CA. 2004. Morphological and physiological specialization for digging in amphisbaenians, an ancient lineage of fossorial vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 207(14): 2433-2441.
- Navega-Gonçalves, MEC. 2009. Anatomia visceral comparada de seis espécies de Amphisbaenidae (Squamata: Amphisbaenia). *Zoologia*, 26(3): 511-526.
- Papenfuss, TJ. 1982. The ecology and systematics of the amphisbaenian genus *Bipes*. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, 36: 42.
- Pianka, ER, Vitt, LJ. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity.* Berkeley: University of California Press. 348 pp.
- Pregill, G. 1984. Durophagous feeding adaptations in an Amphisbaenid. *Journal of Herpetology*, 18(2): 186-191.
- Pyron, RA, Burbrink, FT, Wiens, JJ. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1): 93.
- Rage, J-C. 1976. Les Squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc. *Géologie Méditerranéenne*, 3(2): 57-70.
- Rage, J-C, Pickford, M, Senut, B. 2013. Amphibians and squamates from the middle Eocene of Namibia, with comments on pre-Miocene anurans from Africa. *Annales de Paléontologie*, 99(3): 217-242.
- Reeder, TW, Townsend, TM, Mulcahy, DG, Noonan, BP, Wood, PL, Sites, JW, Wiens, JJ. 2015. Integrated Analyses Resolve Conflicts over Squamate Reptile Phylogeny and Reveal Unexpected Placements for Fossil Taxa. *PLoS One*, 10(3): e0118199.
- Rej, JE, Sullivan, RM. 2015. A new specimen of *Plesiorhineura tsentasi* (Amphisbaenia, Rhineuridae) from the Paleocene (Torrejonian) of New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 67: 273-274.

- Ribeiro, S, Nogueira, C, Cintra, CED, Silva Jr., NJS, Zaher, H. 2011. Description of a new pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenidae) from the Brazilian Cerrado. *South American Journal of Herpetology*, 6(3):177-188.
- Ribeiro, S, Silveira, AL, Santos-Jr., AP. 2018. A new species of *Leposternon* (Squamata: Amphisbaenidae) from Brazilian Cerrado with a key to pored species. *Journal of Herpetology*, 52(1): 50-58.
- Riley, J. 1986. The Underground Life of the Trinidad Worm-Lizard *Amphisbaena alba*. *Living World, Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club*, 1985-1986: 24-25.
- Salvi, D, Perera, A, Sampaio, FL, Carranza, S, Harris, DJ. 2018. Underground cryptic speciation within the Maghreb: Multilocus phylogeography sheds light on the diversification of the checkerboard worm lizard *Trogonophis wiegmanni*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 120: 118-128.
- Scanferla, CA, Montero, R, Agnolin, FL. 2006. The first fossil record of *Amphisbaena heterozonata* from the Late Pleistocene of Buenos Aires province, Argentina. *South American Journal of Herpetology*, 1(2): 138-142.
- Scotese, CR. 2016. PALEOMAP: PaleoAtlas for GPlates and the PaleoData Plotter Program. Disponível em: <https://www.earthbyte.org/paleomap-paleoatlas-for-gplates/>. Acesso em: 04 de maio de 2019.
- Sindaco, R, Kornilios, P, Sacchi, R, Lymberakis, P. 2014. Taxonomic reassessment of *Blanus strauchi* (Bedriaga, 1884) (Squamata: Amphisbaenia: Blanidae): with the description of a new species from south-east Anatolia (Turkey). *Zootaxa*, 3795(3): 311-326.
- Smith, KT. 2009. A new lizard assemblage from the earliest eocene (Zone Wa0) of the Bighorn basin, Wyoming, USA: Biogeography during the warmest interval of the cenozoic. *Journal of Systematic Palaeontology*, 7(3): 299-358.
- Stejneger, L. 1904. The Herpetology of Porto Rico. Report of the United States National Museum, 1902(129): 549-724.
- Talanda, M. 2016. Cretaceous roots of the amphisbaenian lizards. *Zoologica Scripta*, 45(1): 1-8.
- Talanda, M. 2017. Evolution of postcranial skeleton in worm lizards inferred from its status in the Cretaceous stem-amphisbaenian *Slavoia darevskii*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62(1): 9-23.
- Thakoor, S, Kennedy, BA. 1998. Biomorphic systems based on smart actuators. *Proceedings of the 5th Annual International Symposium on Smart Structures and Materials*, 3326: 308-322.
- Torres, SE, Montero, R. 1998. *Leiosaurus marellii* Rusconi 1937, is a South American Amphisbaenid. *Journal of Herpetology*, 32(4): 602-604.
- Uetz, P, Freed, P, Hošek, J. 2019. The Reptile Database. Disponível em: <http://www.reptile-database.org/>. Acesso em: 12 de setembro de 2019.
- Vidal, N, Azvolinsky, A, Cruaud, C, Hedges, SB. 2008. Origin of tropical American burrowing reptiles by transatlantic rafting. *Biology Letters*, 4(1): 115-118.
- Vidal, N, Hedges, SB. 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies*, 328(10-11): 1000-1008.
- Vitt, LJ, Caldwell, JP. 2014. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4ª Edição. São Diego: Academic Press. 776 pp.
- Webb, JK, Shine, R, Branch, WR, Harlow, PS. 2000. Life underground: food habits and reproductive biology of two amphisbaenian species from South Africa. *Journal of Herpetology*, 34(4): 520-516.
- Wiens, JJ, Brandley, MC, Reeder, TW. 2006. Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakelike body form in squamate reptiles. *Evolution*, 60(1): 123-141.
- Wu, X-C, Brinkman, DB, Russell, AP, Dong, Z, Currie, PJ, Hou, L, Cui, G. 1993. Oldest known amphisbaenian from the Upper Cretaceous of Chinese Inner Mongolia. *Nature*, 366: 57-59.
- Wu, X-C, Brinkman, DB, Russell, AP. 1996. *Sineoamphisbaena hexatabularis*, an amphisbaenian (Diapsida: Squamata) from the Upper Cretaceous redbeds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, People's Republic of China): and comments on the phylogenetic relationships of the Amphisbaenia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 33(4): 541-577.
- Wu, X-C, Russell, AP, Brinkman, DB. 1997. Discussion: Phylogenetic relationships of *Sineoamphisbaena hexatabularis*: further considerations. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 34(6): 883-885.