

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
FACULDADE DE MEDICINA VETERINÁRIA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM
CIÊNCIAS VETERINÁRIAS

DESENVOLVIMENTO DO ESQUELETO EM
EMBRIÕES DE *Caiman yacare* (DAUDIN 1802)
(CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE)

Fabiano Campos Lima

Biólogo

UBERLÂNDIA – MINAS GERAIS – BRASIL

Fevereiro de 2010

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
FACULDADE DE MEDICINA VETERINÁRIA

**DESENVOLVIMENTO DO ESQUELETO EM
EMBRIÕES DE *Caiman yacare* (DAUDIN 1802)
(CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE)**

Fabiano Campos Lima

Orientador: Prof. Dr. André Luiz Quagliatto Santos

Dissertação apresentada à Faculdade de Medicina Veterinária – UFU, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Veterinárias (Saúde Animal).

UBERLÂNDIA – MINAS GERAIS – BRASIL

Fevereiro de 2010

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

L732d Lima, Fabiano Campos, 1986-
Desenvolvimento do esqueleto em embriões de *Caiman yacare*
(Daudin 1802) (Crocodylia, Alligatoridae) [manuscrito] / Fabiano
Campos Lima. 2010.
22 f. : il.

Orientador: André Luiz Quagliatto Santos.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias.

Inclui bibliografia.

1. Embriologia veterinária - Teses. 2. Anatomia veterinária -
Teses. 3. Jacaré - Anatomia - Teses. 4. Jacaré - Embriologia - Teses.
I. Santos, André Luiz Quagliatto. II. Universidade Federal de Uber-
lândia. Programa de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias. III.
Título.

CDU: 591.3

“This is who I am
And this is what I like [...]
I can never find a better place to go
Until the day I die I promise I won't change
So you better give up
I don't wanna be told to grow up
And I don't wanna change
I just wanna have fun
I don't wanna be told to grow up
And I don't wanna change
So you'd better give up
Cuz I'm not gonna change
I don't wanna grow up [...]

Pierre Bouvier

Dedico a Deus por me permitir viver. Aos meus Pais e minhas Irmãs pelo apoio e amor. Aos mestres pelos ensinamentos. Aos amigos pelo suporte. Aos animais pelo sacrifício.

AGRADECIMENTOS

Expressar gratidão a alguém pode não ser o bastante, mas demonstra que um indivíduo tem a consciência de que seu trabalho não seria possível sem a ajuda de terceiros.

Assim, gostaria de agradecer o apoio que esta Universidade, na figura de seus vários funcionários, me ofereceu, subsidiando minhas pesquisas e meu crescimento como pessoa e profissional.

Muito obrigado a CAPES pelo apoio fornecido na forma de bolsa de estudo que foi fundamental para minha dedicação completa ao trabalho.

Não posso deixar de agradecer aos meus mestres, aqueles que me direcionaram desde a graduação, contribuindo para expandir e moldar meus conhecimentos que culminaram neste momento, meu título de Mestre. Agradeço aos professores do Programa de Pós graduação em Ciências Veterinárias por compartilhar comigo e meus colegas seu conhecimento.

Um obrigado especial a Daniela, ao Zenon e a Rosy por me permitir compartilhar com eles minhas dúvidas, medos e anseios. Pela participação efetiva no meu amadurecimento como pesquisador e profissional. Obrigado ao professor Frederico Ozanam pelo conhecimento e pela confiança depositada em mim.

Aos meus amigos mestrandos, que junto comigo, caminharam pela estrada do conhecimento. Estrada esta repleta de revisores extremamente criteriosos, experimentos fracassados e outros notáveis e conteúdos nebulosos.

Muitíssimo obrigado aos eternos amigos do LAPAS, Helô, Dayane, Áthur, Mariana, Líria, Jú, Jocasta, Luiz, Thaís, Simone, Lorena, Jerônimo e Mariluce. A amizade destas pessoas, principalmente algumas em especial, não me permitiram desistir. Obrigado pelos momentos divertidos, pelas refeições, pelas festas e pela paciência. Ao Carlim, Davi, Fátima e estagiários, que suportaram meu mau humor e meu complexo de perfeição.

Ao Carlão pelas viagens mais divertidas e produtivas.

Ao IBAMA/RAN pela confiança e suporte.

Aos vários animais que tiveram papel fundamental nas diversas investigações e que infelizmente tiveram sua vida doada em favor da ciência.

Uma conspícua gratidão a Lucélia pela convivência, auxílio pessoal, profissional, acadêmico, intelectual, pelas 'brigas' e principalmente por ser responsável por uma grande parcela do que aprendi durante minha jornada. Obrigado ao Douglas pela companhia, amizade, faxinas e por me ouvir pacientemente discutir tartarugas e jacarés com a Lú.

Obrigado a Marlene, Monize e Vera pela paciência e atenção que me dedicaram.

Agradeço o apoio dos meus amigos do coração Maria, Gu e Eder. Qualquer hora, qualquer seja o problema eles enfrentaram junto comigo, na alegria ou na tristeza, na desgraça ou na abonança. Obrigado pelos puxões de orelha, pelo ombro mais que amigo e por existirem na minha vida. Devo muito a vocês. Obrigado aos amigos Rodrigo, Mari, Rejane (Dal), Nana, Kamyla, Éllen, Dagma e Naiane que tanto procrastinei e mesmo assim continuaram do meu lado – assim espero.

Muito obrigado ao nosso grande mestre - embora seja doutor - professor André por acreditar em minha competência, por permitir ser parte da minha família, uma vez que estou longe de casa. Muito obrigado pelo apoio intelectual, moral e profissional. Muito obrigado por compartilhar parte de seus engramas intelectuais e por ter sido de conspícua importância para minha formação.

Agradeço infinitamente a minha família, meu pai Walter, minha mãe Lourdes, minhas irmãs Dany e Cissa e minha cadela linda, a Ranny. Estar longe deles era motivo suficiente para vencer, mesmo assim dedicação, compreensão, apoio e amor não faltaram. Tudo que sou devo a eles e a Deus, por isso, meu muito obrigado mais que especial, pela possibilidade de viver e me tornar uma pessoa melhor, mais consciente e um profissional mais completo.

A todos que de alguma forma participaram desta minha caminhada.

Muito obrigado!

SUMÁRIO

	Página
CAPÍTULO 1: CONSIDERAÇÕES GERAIS.....	01
CAPÍTULO 2: ESQUELETOGÊNESE DO CRÂNIO EM EMBRIÕES DE <i>Caiman yacare</i> (DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE).....	26
CAPÍTULO 3: ESQUELETOGÊNESE DA COLUNA VERTEBRAL, COSTELAS, ESTERNO E ESQUELETO ABDOMINAL EM EMBRIÕES DE <i>Caiman yacare</i> (DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA: ALLIGATORIDAE).....	53
CAPÍTULO 4: ESQUELETOGÊNESE DA CINTURA PEITORAL E MEMBROS TORÁDICOS EM EMBRIÕES DE <i>Caiman yacare</i> (DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE).....	72
CAPÍTULO 5: ESQUELETOGÊNESE DA CINTURA PÉLVICA E MEMBROS PELVINOS EM EMBRIÕES DE <i>Caiman yacare</i> (DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE).....	90

LISTA DE ABREVIATURA E SÍMBOLOS

An - osso angular

Ar - osso articular

AS - osso suprangular

Bf - osso basisfenóide

Bo - osso basioccipital

C - costela

CD1 - primeira costela dorsal

CITES - The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora

cm - centímetro

Co - osso coronóide

CS - costela sacral

DC - osso distal do carpo 4+5

De - osso dentário

DTIII - osso distal do tarso III

DTIV - osso distal do tarso IV

Eo - osso epi-ótico

Ep - osso esplenial

Ept - osso ectopterigóide

Es - osso escápula - Capítulo 4

Es - osso esquamosal - Capítulo 2

Ex - osso exoccipital

FC - fenestra cranial

FD - falange distal

Fe - osso fêmur

Fi - osso fíbula

FM - falange média

FMd - falange médio-distal

FMp - falange médio-proximal

FP - falange proximal

Fr - osso frontal

Hi - osso hióide

IBAMA/RAN - Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Renováveis/Répteis e anfíbios.

IC - interclavícula

IL - osso ílio

Iq - osso ísquio

Ju – osso jugal

KOH - hidróxido de potássio

La - osso lacrimal

Le - osso lateroesfenóide

Ma - osso maxila

MCI - osso metacarpo I

MCII - osso metacarpo II

MCIII - osso metacarpo III

MCIV - osso metacarpo IV

MCV - osso metacarpo V

mm - milímetro

MTI - osso metatarso I

MTII - osso metatarso II

MTIII - osso metatarso III

MTIV - osso metatarso IV

MTV - osso metatarso V

Na - osso nasal

Op - osso opstótico

Pa - osso parietal

Pb - osso pube

PC - osso pisiforme do carpo

Pfr - osso pré-frontal

Pl - osso palatino

Po - osso pós-orbital

Pp - osso palpebral

Pr - osso pró-ótico

Pat - pró-atlas

Prm, osso pré-maxila

Pt - osso pterigóide

Qj - osso quadradojugal

Qu - osso quadrado

RAN - Centro Nacional de Pesquisas e Conservação de Répteis e Anfíbios

RC - osso radial do carpo

Rd - osso rádio

SA - osso suprangular

So - osso supraoccipital

Ta - osso tálus do tarso

Ti - osso tíbia

UC - osso ulnar do carpo

Ul - osso ulna

Um - osso úmero

I - dedo I

II - dedo II

III - dedo III

IV - dedo IV

V - dedo V

= - igual

> - maior que

± - mais ou menos

% - por cento

°C - graus Celsius

LISTA DE FIGURAS

Página

CAPÍTULO 2

Figura 1: Desenhos esquemáticos representativos das fases iniciais de desenvolvimento do crânio de *C. yacare*, vista lateral. **A**, 30 dias; **B**, 33 dias; **C**, 36 dias; **D** 39 dias. An, angular; Bo, basioccipital; Co, coronóide; De, dentário; Ept, ectopterigóide; Es, esquamosal; Fr, frontal; Hi, hióide; Ju, jugal; La, lacrimal; Ma, maxila; Na, nasal; Pa, parietal; Pfr, pré-frontal; Pl, palatino; Po, pós-orbital; Prm, pré-maxila; Pt, pterigóide; Qu, quadrado; Qj, quadradojugal; SA, suprangular..... 34

Figura 2: Fotografias do crânio de *C. yacare*. Vista lateral; **A**, 33 dias; **B**, 36 dias; **C**, **D** 39 dias; **E**, **F**, 45 dias; **G**, 54 dias e **H**, 57 dias de incubação. An, angular; Bf, basisfenóide; Bo, basioccipital; Co, coronóide; De, dentário; Ept, ectopterigóide; Es, esquamosal; Ep, esplenial; Ex, exoccipital; FC, fontanela cranial; Fr, frontal; Hi, hióide; Ju, jugal; La, lacrimal; Le, lateroesfenóide; Ma, maxila; Na, nasal; Op, opstótico; Pa, parietal; Pat, pró-atlas; Pfr, pré-frontal; Pl, palatino; Po, pós-orbital; Pp, palpebral; Prm, pré-maxila; Pt, pterigóide; Qu, quadrado; Qj, quadradojugal; SA, suprangular; So, supraoccipital. Barra 1 cm..... 36

Figura 3: Fotografias do crânio de *C. yacare*. Vista dorsal; **A**, 36 dias; **B** e **C**, 39 dias; **D**, 48 dias; **E**, 51 dias; **G**, 54 dias de incubação. Bf, basisfenóide; Eo, epi-ótico; Ept, ectopterigóide; Es, esquamosal; Ex, exoccipital; FC, fontanela cranial; Fr, frontal; Ju, jugal; La, lacrimal; Le, lateroesfenóide; Ma, maxila; Na, nasal; Op, opstótico; Pa, parietal; Pfr, pré-frontal; Pl, palatino; Po, pós-orbital; Pp, palpebral; Pr, pró-ótico; Prm, pré-maxila; Pt, pterigóide; Qu, quadrado; Qj, quadradojugal; SA, suprangular; So, supraoccipital. Barra 1 cm..... 37

Figura 4: Fotografias do crânio de *C. yacare*. Vista caudal; **A**, 36 dias; **B**, 39 dias; **C**, 45 dias; **D** e **F**, 48 dias; **G**, 54 dias de incubação. Bf, basisfenóide; Eo, epi-ótico; Ept, ectopterigóide; Es, esquamosal; Ex, exoccipital; FC, fontanela cranial; Le, lateroesfenóide; Op, opstótico; Pa, parietal; Pfr, pré-frontal; Pl, palatino; Po, pós-orbital; Pr, pró-ótico; PrA, pró-atlas; Pt, pterigóide; So, supraoccipital. Barra 1 cm..... 39

Figura 5: Fotografias do crânio de *C. yacare*. Vista ventral; **A**, 33 dias; **B**, 42 dias; **C**, 45 dias; **D**, vista lateral da mandíbula. An, angular; Bf, basisfenóide; Bo, basioccipital; Co, coronóide; De, dentário; Eo, epi-ótico; Ept, ectopterigóide; Ep, esplenial; Es, esquamosal; Ex, exoccipital; FC, fontanela cranial; Hi, hióide; Le, lateroesfenóide; Ma, maxila; Op, opstótico; Pa, parietal; Pfr, pré-frontal; Pl, palatino; Po, pós-orbital; Pr, pró-ótico; PrA, pró-atlas; Prm, pré-maxila; Pt, pterigóide; SA, suprangular; So, supraoccipital. Barra 1 cm..... 41

Figura 6: Desenho esquemático representativo do crânio de *C. yacare* no fim do período de incubação, aos 57 dias. **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; **C**, vista caudal..... 42

CAPÍTULO 3

Figura 1: Fotografias da sequência de desenvolvimento de *C. yacare*. Vista lateral. **A**, 42 dias; **B**, 45 dias; **C**, 51 dias; **D**, 54 dias de incubação... 59

Figura 2: Fotografias da sequência de desenvolvimento das vértebras e costelas cervicais de *C. yacare*. **A**, 36 dias; **B**, 39 dias; **C**, 42 dias; **D** e **E**, 45 dias; **F**, 48 dias; **G**, 51 dias; **H**, 57 dias de incubação. C, costelas; IC, interclavícula; PrA, próátlas. Barra 1 cm..... 61

Figura 3: Fotografias da sequência de desenvolvimento das vértebras e costelas de *C. yacare*. **A** e **B**, 39 dias; **C**, 42 dias; **D**, 45 dias; **E**, 51 dias;

F, 57 dias de incubação. CD1, primeira costela dorsal; CS, costela sacral; IC, interclavícula. Barra 1 cm.....	62
--	----

CAPÍTULO 4

Figura 1: Fotografias da sequência de ossificação da cintura peitoral e membros torácicos de <i>C. yacare</i> . Co, coracóide; Es, escápula; Rd, rádio; Ul, ulna; Um, úmero. Barra 1.....	77
--	----

Figura 2: Desenho esquemático representativo da mão de <i>C. yacare</i> . DC, distal do carpo 4+5; FD, falange distal; FM, falange média; FMd, falange médio-distal; FMp, falange médio-proximal; FP, falange proximal; MC, metacarpo; PC, pisiforme do carpo; RC, radial do carpo; Rd, rádio; UC, ulnar do carpo; Ul, ulna.....	78
---	----

Figura 3: Desenho esquemático representativo da sequência de ossificação da mão de <i>C. yacare</i> . 27 dias de incubação A ; 30 dias B ; 36 dias C ; 39 dias D ; 42 dias E ; 45 dias F ; 48 dias G ; 51 dias H ; 54 dias I ; 57 dias J	80
---	----

Figura 4: Fotografias da mão de <i>C. yacare</i> . 36 dias de incubação A ; 39 dias B ; 42 dias C ; 45 dias D ; 48 dias E ; 51 dias F ; 54 dias G ; 57 dias H . DC, distal do carpo 4+5; FD, falange distal; FM, falange média; FMd, falange médio-distal; FMp, falange médio-proximal; FP, falange proximal; MC, metacarpo; PC, pisiforme do carpo; RC, radial do carpo; Rd, rádio; UC, ulnar do carpo; Ul, ulna. Vista palmar. Barra: 1 mm.....	81
--	----

CAPÍTULO 5

Figura 1: Fotografias da cintura e membros pelvinos de <i>C. yacare</i> com 36 dias A ; 39 dias B ; 51 dias C ; 57 dias D . IL, ílio; Pb, púbis; Iq, ísquio; Fe, fêmur; Ti, tíbia; Fi, fíbula. Barra: 1 mm.....	95
--	----

Figura 2: Desenho esquemático representativo do pé de *C. yacare*. Ti, tíbia; Fi, fíbula; Ca, calcâneo do tarso; Ta, tálus do tarso; DTIII, dista do tarso III; DTIV, distal do tarso IV; MT, metatarso; FP, falange proximal; FM, falange média; FMp, falange médio-proximal; FMd, falange médio-distal; FD, falange distal..... 96

Figura 3: Desenhos esquemáticos representativos da sequência de ossificação do pé de *C. yacare*. 36 dias de incubação **A**; 39 dias **B**; 42 dias **C**; 45 dias **D**; 48 dias **E**; 51 dias **F**; 54 dias **G**; 57 dias **H**..... 97

Figura 4: Fotografias dos pés de *C. yacare*. 36 dias de incubação **A**; 39 dias **B**; 42 dias **C**; 45 dias **D**; 48 dias **E**; 51 dias **F**; 54 dias **G**; 57 dias **H**. Ti, tíbia; Fi, fíbula; Ca, calcâneo do tarso; Ta, tálus do tarso; DTIII, dista do tarso III; DTIV, distal do tarso IV; MT, metatarso; FP, falange proximal; FM, falange média; FMp, falange médio-proximal; FMd, falange médio-distal; FD, falange distal. Vista dorsal. Barra: 1 mm..... 99

LISTA DE QUADROS

Página

CAPÍTULO 2

Quadro 1: Resumo da sequência de ossificação do crânio de <i>C. yacare</i>	43
---	----

CAPÍTULO 1 – CONSIDERAÇÕES GERAIS

1.1 Aspectos Gerais dos Répteis

Os vertebrados modernos são descendentes de espécies ancestrais. Como resultado do processo evolutivo pelo qual estes passaram, a forma de algumas de suas estruturas ou de um conjunto de relações estruturais, pode ser compreendida de acordo com modificações históricas, ou filogenéticas. Assim, o conhecimento de sua morfologia depende muito da biologia evolutiva, bem como de outros campos capazes de gerar evidências da afinidade evolutiva, incluindo a genética molecular e paleontologia (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

Morfogeneticamente o grupo dos Amniota evoluiu durante a Era Paleozóica. Paleontólogos descrevem essa evolução a partir de grupos de anfíbios, os Anthracosauros, durante o início do Período Carbonífero. Os Amniota atuais diferem dos primitivos em vários aspectos, mas no que diz respeito à locomoção, é fortemente marcado por adaptações que exercem influência na alimentação, relações populacionais e exploração do ambiente, o que permitiu uma maior radiação pelos diversos ecossistemas do planeta. Estes animais podem ser vistos como um grupo filogeneticamente heterogêneo, ou parafilético, que incluem os mamíferos, aves, esquamatas modernos, crocodilianos e testudines (CARROLL, 1982, 1988).

Através do uso da cladística, importantes mudanças ocorreram na classificação tradicional dos répteis, sendo este um grupo parafilético, haja vista que ele não inclui todos os descendentes de seu ancestral comum, uma vez que exclui as aves. A afinidade dos répteis com as aves é comprovada pelo compartilhamento de caracteres similares como as características do crânio e a presença de beta queratina na pele, além de marcadores moleculares (RICKMAN et al., 2006). Segundo Dene e colaboradores (1980) e Jukes (1980), os crocodilianos, aves, mamíferos e testudines são grupos de estreita relação genética, mais próximos que qualquer outro amniota.

Dentre os animais conhecidos como répteis existem aproximadamente 6400 espécies, que segundo uma revisão taxonômica baseada na filogenia, se dividem em quatro ordens, Testudines (tartarugas, cágados e jabutis), Lepidosauria (lagartos, serpentes, anfisbenias e tuatara), Crocodylia (crocodilos, jacarés e gaviais) e Aves, cada uma dos grupos com características conspícuas (RIEPPPEL, REISZ, 1999; POUGH et al., 2003).

Crocodylia e Aves são grupos que compartilham características em comum (GARDINER, 1982), muitas delas anatômicas, derivadas dos processos de evolução, sendo a mais conspícua o padrão das fenestras cranianas, proposto inicialmente por Osborn (1903) e utilizado como referencial de classificação nos grupos Anapsida, Sinapsida, Diapsida além de Euriapsida, este último sem representantes atuais (LOVTRUP, 1985; POUGH et al., 2003). A característica em questão é a presença de duas aberturas temporais, uma lateral e outra dorsal, sendo representados pelas aves e todos os répteis, exceto os Testudines (CARROLL, 1982; HICKMAN et al., 2006). Talvez seja importante mencionar que a posição dos Testudines na escala evolutiva depende de análises moleculares (HEDGES; POLING, 1999) e morfológicas (HILL, 2005), haja vista que a presença de fenestras na região temporal destes já foi relatada em registros fósseis, e provavelmente elas o perderam durante a evolução (RIEPPPEL, 1999; RICKMAN et al., 2006).

Os diapsida são considerados uma linhagem monofilética que inclui a maioria dos principais grupos de tetrápodes da Era Mesozóica, os dinossauros, Crocodylia e Squamata. (CARROLL, 1982, 1988; POUGH et al., 2003). Quatro subgrupos são relatados. Os Lepidosauros incluem todos os répteis modernos com exceção dos crocodilianos e Testudines. Os Archosauros compreendiam os dinossauros e atualmente nos crocodilianos e aves. O terceiro e o quarto subgrupos, os Sauropterygians e Ichthyosaurs têm seus representantes todos extintos (HICKMAN et al., 2006). Entretanto, esses padrões estão dentro dos limites de modificações do crânio diápsido básico encontrado nos outros membros do clado (POUGH et al., 2003).

Os lagartos e as serpentes atuais demonstram claramente a importância dessas modificações do crânio que permitem, durante a

alimentação, uma flexão craniana acentuada, o cinetismo. Além das duas aberturas temporais, os Diapsida avançados possuem uma abertura sub-orbital de cada lado da cabeça, em posição rostral ao olho, e a presença dessa abertura modifica as relações entre os ossos do palato e da região lateral do crânio (POUGH et al., 2003; HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

A emergência dos vertebrados no meio terrestre, durante o período Devoniano, foi o evento mais significativa da vida (CARROLL, 2001). Na escala evolutiva os répteis adquiriram características que lhes permitiram a conquista do meio terrestre, fato não realizado com êxito pelos anfíbios. Eles possuem pele escamosa, dura e seca que oferece proteção contra dessecação e injúrias físicas, haja vista que a epiderme destes animais é espessa e sua derme bem desenvolvida com a presença de cromatóforos, que no caso das cobras e jacarés, principalmente, é bastante apreciado pela indústria que aproveita sua pele para confecção de artigos diversos (STORER et al., 2002; POUGH et al., 2003).

Dentre os vertebrados, as modificações no padrão de reprodução encontradas entre os amniotas em relação aos peixes e anfíbios é o principal fator para o sucesso reprodutivo. O modo de fecundação, que neste caso é interna, obviamente viabiliza de maneira mais expressiva os ovos (CARROLL, 1982, 1988). O ovo dos répteis permite seu rápido desenvolvimento devido à presença e o arranjo particular das membranas embrionárias envoltas por uma casca rígida protegendo e mediando as trocas gasosas com o ambiente, conferindo independência da água para reprodução (CARROLL, 1982; HICHMAN et al., 2006). Além disso, a eficiência do sistema cardiovascular associado com o desenvolvimento dos pulmões para respiração seca permitiu que tais animais conquistassem definitivamente o meio terrestre (POUGH et al., 2003).

Os répteis modernos são pequenos animais, com estrutura similar ao grupo primitivo, principalmente nos padrões gerais de seu esqueleto. Eles são essencialmente diferentes de outros grupos como os anfíbios, existindo um número substancial de características que distinguem estes dois grupos (CARROLL, 1982).

Existem, com exceção dos crocodilianos, três câmaras no coração dos répteis, sendo que o átrio esquerdo recebe sangue oxigenado proveniente dos pulmões, ao átrio direito chega sangue rico em gás carbônico da circulação sistêmica. O ventrículo é único, e o sangue se mistura nesta cavidade (GRIGG, 1991; HICKS, 2002; STORER et al., 2002). Outrora, nos crocodilianos existe um septo que separa o ventrículo em duas cavidades, característica que confere a circulação dos crocodilianos uma conspícua semelhança àquela das aves e mamíferos (GRIGG, 1991; AXELSSON et al., 1989, 1991; HICKS, 2002). A respeito da respiração, ela se faz de forma eficiente através dos pulmões pela maioria dos répteis, sendo ainda suplementada por membranas faríngeas ou ainda através da cloaca em algumas tartarugas marinhas (POUGH et al., 2003; HICKMAN et al., 2006). O deslocamento do ar para dentro dos pulmões ocorre devido movimentos da cavidade torácica através da expansão das costelas (ofídios e lacertílios) ou em decorrência do movimento de órgãos internos (Testudines e Crocodylia) haja vista que estes animais não possuem diafragma (WHITE, 1968; BURGGREN, 1987; GRIGG, 1991; HICKS, 2002).

1.2 Aspectos Gerais dos Crocodilianos

Os crocodilianos são os únicos membros representantes dos Archosauria, exceto as aves (SUES, 1989; BENTON, 2000). Estes apresentam pequenas variações morfológicas, tendo permanecido essencialmente inalterados durante o processo de evolução (CARROLL, 1982, 2001), tendo iniciado sua irradiação no período Cretáceo. Os crocodilianos atuais representam apenas uma pequena fração das espécies que existiram durante o período Triássico, há 220 milhões de anos (ROMER; PARSONS, 1985).

São animais semi-aquáticos, embora os Crocodylia do Triássico fossem exclusivamente terrestres, eles eram animais magros, esguios e de porte médio, dando a impressão de terem sido caçadores ativos. Traços dessa origem ainda persistem nos representantes atuais haja vista que possuem membros bem desenvolvidos e algumas espécies realizam extensos

movimentos na terra (CAMPOS et al., 2003). Eles podem galopar, deslocando os membros de sua postura normal, lateralmente estendidos, para uma posição quase vertical debaixo de corpo. A cauda pesada e achatada lateralmente impulsiona seu corpo na água e os membros são mantidos junto ao corpo (POUGH et al., 2003).

Pertencem a classe Reptilia, subclasse Diapsida, subordem Archosauria e ordem Crocodylia, que são divididos em três famílias: Alligatoridae, Crocodylinae e Gavialinae (ZUG et al., 2001), sendo aquelas espécies brasileiras denominadas genericamente de jacarés. Existem vinte e duas espécies viventes, além de inúmeras extintas que viveram em períodos variados (BROCHU, 2001a, b). Dessas quinze são usadas comercialmente para alimentação e manufatura de artigos de luxo (SANTOS, 1997). Existem ainda alguns conflitos acerca da filogenia das espécies, representada, dentre outros, principalmente pelo dilema da taxonomia entre os Gaviais e *Tomistoma*, que permanece com a trajetória evolucionária ainda incerta (TARSITANO et al., 1989; GATESY et al., 2003; HASSHMAN et al., 2003; WILLIS et al., 2007). A família Alligatoridae inclui as espécies de aligatores e jacarés. Com exceção do aligátor chinês, eles são exclusivamante do novo mundo. O aligátor americano é encontrado nos estados da costa do golfo do México e várias espécies de jacarés ocorrem do México à America do Sul e através do Caribe. Os jacarés e aligatores são predominantemente de água doce, enquanto que os Crocodylidae incluem espécies como o crocodilo de água salgada, que habitam estuários, mangues, pântanos e regiões baixas de grandes rios. Esta espécie sempre ocorre amplamente na região Indo-Pacífica e penetra no arquipélago Indo-Australiano até o norte da Austrália (BELLAIRS, 1987; NAISH, 2001; HICKMAN et al., 2006; MADER et al., 2006).

Os crocodilianos são carnívoros, outrora bem generalistas, pois sua dieta inclui uma grande diversidade de itens na natureza. São predadores oportunistas, podendo se alimentar de qualquer animal vivo capturável, incluindo os da mesma espécie (SANTOS et al., 1993). Tal consumo depende da disponibilidade de alimentos no ambiente e da facilidade de captura das presas. A dieta varia com a idade, habitat, estação do ano e região geográfica

(WEBB et al., 1982). Os indivíduos adultos possuem a dieta mais variada, enquanto que os filhotes consomem principalmente insetos. Após um determinado tamanho, começam a consumir mais crustáceos e moluscos, e finalmente acabam alimentando-se de vertebrados (DIEFENBACH, 1975; SANTOS, 1997), sendo ainda relatado por Brito e colaboradores (2002) alguns espécimes de *Caiman latirostris* se alimentando de frutos, em cativeiro.

Apesar de sua aparente letargia, os crocodilianos apresentam elaborados padrões comportamentais, sendo relatada a presença de animais dominantes em uma área pode fazer com que outros indivíduos tenham que restringir sua área de ocupação para lugares impróprios para a sua sobrevivência. Indivíduos menores, na natureza, procuram lugares menos expostos, como as margens dos rios, entre a vegetação flutuante para proteção de predadores (GARRICK; LANG, 1977).

O comportamento social dos crocodilianos inicia-se com a vocalização dos embriões ainda dentro do ovo, estimulando o restante da ninhada a eclodir em conjunto. O grau de sociabilidade varia de espécie para espécie, mas interações agonísticas podem ser responsáveis por uma considerável parcela da mortalidade destes (VERDADE, 1992).

Os crocodilianos, como outros répteis, ganham calor por radiação, condução e metabolismo, sendo que os maiores estocam calor lentamente e perdem em processos também mais lentos, enquanto os menores esquentam e esfriam mais rapidamente (SMITH, 1979).

Na maioria dos aspectos, a estrutura esquelética dos Crocodylia corresponde imediatamente à dos Archosauria, mas o crânio e a pelve são especializados. Os Crocodylia mantiveram as narinas na extremidade do focinho e desenvolveram um palato secundário que desloca as passagens de ar para a porção caudal da boca. Esta adaptação permite que os crocodilianos respirem ao mesmo tempo que estão com a boca cheia de água ou comida (ANDRADE et al., 2006; HICKMAN et al., 2006; MADER et al., 2006). Uma dobra de tecido, que se origina da base da língua, pode formar uma vedação a prova de água entre a boca e a garganta. Sendo assim, um crocodiliano pode respirar somente com as narinas expostas, sem inalar água. O envolvimento

progressivo dos pré-maxilares, maxilares e pterigóides, no palato secundário, pode ser acompanhado desde os Crocodylia da Era Mesazóica até as formas atuais (POUGH et al., 2003).

Todos os crocodilianos possuem um crânio forte, robusto e alongado com músculos mandibulares fortes, o que possibilita um poderoso e rápido movimento da mandíbula. Eles ainda compartilham algumas características com pássaros e mamíferos como a presença do coração tetra-cavitário (GRIGG, 1991; AXELSSON et al., 1991; HICKS, 2002; POUGH et al., 2003). Todas as espécies possuem o crânio longo, achatado, composto por até trinta ossos fundidos. A mandíbula e a maxila possuem dentes muito fortes e pontiagudos de vários tamanhos e formas. Os músculos que abrem a boca são o depressor mandibular e o esternomandibular, que são muito fracos e, todavia, podem-se forçar a boca fechada com uma quantidade média de esforço. Os músculos que fecham a boca são o temporal e pterigóides interno e externo, que são muito fortes e fecham a mandíbula com extrema força. Nos animais adultos, a tentativa de abrir a boca pode ser perigosa por este motivo. Ao abrir a boca de um adulto que morreu recentemente até o ponto em que os músculos temporal e pterigóides são estimulados, ela fecha com extremo vigor. Este estímulo pode ocorrer até vinte e quatro horas após a morte (MADER et al., 2006).

Existem aproximadamente de sessenta a setenta vértebras, sendo oito ou nove cervicais, dez ou onze torácicas, quatro ou cinco lombares, duas ou três sacrais e trinta e duas a quarenta e duas caudais. A distinção entre os segmentos não é muito clara, e discordando de alguns autores que encontraram um ponto exato para esta mudança. Oito pares de costelas verdadeiras são encontrados assim como mais oito pares adicionais, recebendo estas varias denominações, flutuantes, 'gastralia' ou abdominais. Estas não são costelas verdadeiras mas aparentemente ossos dérmicos presentes no músculo reto abdominal, na superfície da cavidade (CLAESSENS, 2004). As denominadas costelas sacrais são ossos fortes que se articulam com o processo transversal das vértebras sacrais (MADER et al., 2006).

Estes animais podem ser facilmente diferenciados com base nas características morfológicas do crânio. Os crocodilos apresentam um focinho estreito, e quando suas mandíbulas estão fechadas alguns dentes são visíveis. Os aligatores normalmente possuem um focinho largo e seus dentes ficam sob a mandíbula. Os gaviais possuem o focinho extremamente delgado, o que permite-lhes alimentar-se de peixes mais compridos. Outras características mais específicas para cada grupo podem ser apontadas como, por exemplo, a forma das suturas entre os ossos, ou mesmo os pontos de inserção muscular ou a anatomia pormenorizada de cada uma destas estruturas (BROCHU, 2001a).

Os crocodilianos são essencialmente ativos na água, mas o movimento terrestre é comum para os que vivem em áreas que secam periodicamente (LANG, 1987). Sob condições de estresse hídrico, algumas espécies enterram-se por vários meses na lama e em buracos (CAMPOS et al., 2003). O movimento de vários indivíduos de um grupo entre lagos pode ser reportado, porem normalmente durante a alimentação, ou ainda induzidos pela atividade antrópica (WEBB; MESSEL, 1979; MONTAGUE, 1983; PACHECO, 1996). O movimento pode ser forçado e os efeitos dos distúrbios têm sido relatados para algumas espécies de crocodilianos (WEBB; MESSEL, 1979). Segundo Bustard (1968) e Hutton (1989), eles aprendem a evitar humanos, após terem sido capturados, e também desenvolvem comportamento de fuga em áreas caçadas. Outrora para *C. yacare* foi relatado que tanto em grupos quanto solitários estes animais se movimentam pelos campos secos de forma natural. Crocodilianos recém nascidos permanecem juntos durante um ano ou mais, o que diminui o risco de predação, outrora, durante a alimentação tal proteção é desconhecida para grupos de adultos (CAMPOS et al., 2003).

Estudos acerca das peculiaridades reprodutivas dos crocodilianos revelou que a atividade das gônadas têm mostrado um ciclo sazonal, relacionado com os fatores ambientais, como temperatura e os níveis de água (WHITAKER; WHITAKER, 1984; LANCE, 1989; CAMPOS et al., 2003). A produção de hormônios pode variar entre espécies e sua relação com a espermatogênese pode não ser consistente, entretanto, o desenvolvimento

folicular e ovidutal parecem ser associados com os hormônios sexuais esteróides (LANCE, 1989; LANG; ANDRWES, 1994; CAMPOS et al., 2003;).

Há quatro gêneros vivos representando os Alligatoridae: *Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus* e *Paleosuchus*. O primeiro de ocorrência na América do norte e China, o segundo do sul do México a América do Sul, e os demais apenas na América do Sul (SILL, 1968; MARTIN, 2008).

De acordo com a SOCIEDADE BRASILEIRA DE HERPETOLOGIA (2009) constam no Brasil seis espécies: jacaré-paguá, *Paleosuchus palpebrosus* (CUVIER, 1807); jacaré-coroa, *P. trigonatus* (SCHNEIDER, 1801); jacaré-açu, *Melanosuchus niger* (SPIX, 1825); jacaré-tinga, *Caiman crocodilus* (LINNAEUS, 1758); jacaré-de-papo-amarelo, *C. latirostris* (DAUDIN, 1802) e jacaré-do-Pantanal, *C. yacare* (DAUDIN, 1802), embora, alguns autores não consideram o nível específico de *Caiman yacare* como proposto, rebaixando a espécie para a subespécie *Caiman crocodilus yacare* (KING; BURKE, 1989). Embora essa designação não tenha sido formalmente sacramentada. O que normalmente ocorre é uma confusão, até mesmo entre os pesquisadores que por vezes denominam erroneamente estas espécies (BUSACK; PANDYA, 2001).

O jacaré-de-papo-amarelo (*Caiman latirostris*) é considerado um crocodiliano de médio porte, podendo chegar a medir três metros e meio. Porém, é raro encontrar na natureza um exemplar dessa espécie com mais de dois metros de comprimento total. Possuem focinho mais largo que em outros crocodilianos e o corpo é de cor verde escura, com manchas mais escuras na cabeça e pescoço (PIÑA et al., 2003; VILLELA, 2008; SIMONCINI et al., 2009).

Sua distribuição geográfica abrange vários países da América do Sul como a Argentina, a Bolívia, o Paraguai, o Uruguai e o Brasil, sendo estes predominantemente aquáticos (VILLELA, 2008). Trata-se de uma espécie ameaçada de extinção devido, principalmente, à destruição de seus habitats, como drenagem de várzeas para a agricultura e poluição de rios (BRAZAITIS et al., 1998).

Melanosuchus niger, o jacaré açu, pode alcançar seis metros de comprimento. A espécie é caracterizada por sua coloração escura, que a

distingue dos demais jacarés, que são mais claros na vida adulta. É encontrado em países Amazônicos como o Brasil, o Peru, a Colômbia, a Bolívia, a Guiana e a Guiana Francesa (THORBJARNASON, 1992; BRAZAITIS et al., 1996; VILLAMARÍN-JURADO; SUÁREZ, 2007). Ocorre basicamente em toda Bacia Amazônica, mas é realmente abundante somente nas áreas de várzeas. Recentemente foi excluído da lista de espécies da fauna brasileira com ameaça de extinção, o que não ocorreu a nível internacional, que ainda está incluída no Apêndice I da CITES (The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora), devido seu elevado valor comercial (VILLELA, 2008).

Outro crocodiliano de porte médio, atingindo até dois metros e meio em indivíduos adultos, *Caiman crocodilus*, o jacaré tinga, possui corpo esverdeado, com manchas amarelas e cinzas. É um animal oportunista, o que favorece seus hábitos e dietas variados, sendo altamente adaptáveis, o que explica sua abundância (BRAZAITIS, 1998) pelos territórios onde se distribuem, no sul do México, América Central e Norte da América do Sul (VILLELA, 2008).

Paleosuchus palpebrosus é o menor crocodiliano vivente, atingindo no máximo um metro e sessenta centímetros de comprimento (MEDEM, 1981). *Paleosuchus* significa “crocodilo antigo”, e *palpebrosus* “pálpebra espessa” referindo que as pálpebras possuem placas ósseas. Apresenta distribuição marcante ao longo dos rios Amazonas, Paraguai e Paraná e suas áreas inundadas, excluindo a área central do Pantanal (MAGNUSSON, 1985). Não é de grande valor comercial devido a baixa importância no mercado de sua pele que é demasiadamente ossificada. Um dos maiores problemas que afetam as populações naturais são as modificações dos seus habitats, aliadas ao total desconhecimento da sua distribuição e abundância ao longo da área de distribuição (CAMPOS; MAGNUSSON, 1995).

Ambas as espécies de *Paleosuchus* são pequenos, outrora *P. trigonatus* chega a atingir um metro e setenta centímetros, podendo alcançar dois metros e trinta centímetros de comprimento em machos adultos. Encontram-se distribuídos na Bacia do Amazonas e do Orinoco. Também não apresentam grande valor comercial devido a baixa importância no mercado de

sua pele, que possui muitos osteodermos. Não se encontram ameaçados de extinção, mas as variações antrópicas tornam restrito seu habitat natural (CAMPOS et al., 2007; VILLELA, 2008).

1.3 Aspectos Gerais de *Caiman yacare*

Daudin (1802), baseado nas descrições de Azara nominou ‘Yacaré’ como a nova espécie de crocodiliano presente no Brasil e Paraguai, de acordo com suas características cranianas conspícuas. Com base em análises estatísticas variadas que abordaram vários parâmetros anatômicos, de distribuição espacial, dentre outros, Busack e Pandya (2001) afirmam que não existe dúvida na existência de duas espécies distintas, *C. crocodilus* e *C. yacare*, como postulado também pela Sociedade Brasileira de Herpetologia (2009), sendo as variações atribuídas a outros fatores e parâmetros não reconhecidos.

Conhecido popularmente como jacaré-do-pantanal, *Caiman yacare* pertence à família Alligatoridae (VERDADE; SANTIAGO, 1990) e habita regiões alagadas na Bolívia, no Paraguai, no Uruguai, na Argentina e no sudoeste do Brasil, mais especificamente nos estados do Mato Grosso do Sul e Paraná nas bacias dos Rios Paraguai e Paraná, respectivamente (MARQUES; MONTEIRO, 1995). Ele é considerado um crocodiliano de porte médio, chegando a dois metros e meio ou três de comprimento na vida adulta (MIRANDA et al., 2002). Possui corpo esverdeado com manchas amarelas e cinzas, em geral semelhante ao *C. crocodilus*. Está instalado no apêndice II da CITES, que permite a possibilidade de comércio internacional (ALMEIDA, 2006; VILLELA, 2008).

Foi amplamente capturado nas décadas de 1970 e 1980, sofrendo grandes pressões, mas devido a leis de proteção e resguardado por programas de criação e manejo sustentável se tornaram resilientes (THORBJARNARSON, 1992). Apesar da caça ilegal é uma espécie amplamente distribuída na planície pantaneira, indicando que a caça predatória não teve impacto negativo nas populações (MOURÃO et al., 1996; THORBJARNARSON, 1999). Estudos

variados concluíram que estes crescem mais rápido em temperaturas entre 25 e 32°C (MIRANDA et al., 2002; PINHEIRO et al., 1992), a taxa de passagem é de 5 dias a 30°C e 14 dias a 15°C (DIEFENBACH, 1975) e a digestibilidade aparente da proteína gordura e energia não é afetada na faixa de temperatura de 28 a 32°C (STATON et al., 1992).

Os *Caiman* são utilizados de diversas maneiras pelos humanos desde 1200 a.C. Sua carne e ovos são empregados na alimentação, além de outros usos como na medicina, desempenhando um importante papel também para os humanos modernos, principalmente na produção de manufaturas para a indústria da moda, o que provocou um declínio na quantidade destas espécies de interesse (LATHRAP, 1973).

O potencial econômico da criação de *C. yacare* é conspícuo, entretanto menor que em espécies clássicas (VILLELA, 2008). A criação do jacaré-do-Pantanal em cativeiro tem como justificativa o melhor aproveitamento da pele, a diminuição da pressão sobre os estoques nativos e, assim, como outros animais silvestres, o sucesso da criação em cativeiro é um dos requisitos para evitar a extinção. É uma atividade recente, com poucas informações referentes ao sistema de criação, nutrição, instalações, processamento da pele, entre outros (MACIEL et al., 2003; RIEDER et al., 2004).

Este apresenta uma alta densidade populacional e uma ampla distribuição no Pantanal Mato-grossense, cuja região se caracteriza pela existência de uma grande variedade de macroambientes. Habitam uma diversidade de ambientes aquáticos, cujas proporções e estabilidade são variáveis de uma região para outra. São carnívoros e possuem dieta relativamente ampla, ingerindo mais freqüentes peixes e invertebrados, principalmente insetos além de outros pequenos vertebrados (SANTOS, 1997).

No Brasil nidificam no período de seca, que abrange os meses de janeiro a abril. As fêmeas colocam entre vinte e trinta e oito ovos, e guardam estes contra o ataque de predadores. Fazem ninhos de serrapilheira somente em florestas e próximos a cursos de água (CRAWSHAW; SCHALLER, 1980). Em cada ninho, as variações de temperatura do ambiente influenciam no desenvolvimento e sexo dos embriões. O tempo estimado de incubação é de

aproximadamente 70 dias, mas que pode se prolongar sem os cuidados parentais, e ainda variar significativamente devido interferências ambientais (DEL TORO, 1969; MAGNUSSON, 1980; CINTRA, 1988, 1995).

Os jacarés são espécies de vida relativamente longa, cuja diferenciação gonádica começa cedo no ciclo de vida dos indivíduos. Alguns machos com aproximadamente dois a três anos de idade, exibem grau incipiente de produção de espermatozóides, e todos eles apresentam testículos púberes. A produção espermática aumenta gradativamente com o tamanho do animal, não devido ao aumento no índice gonadosomático, mas em função do aumento na proporção volumétrica de tubos seminíferos no testículo. A capacidade vitelogênica pode começar cedo na vida das fêmeas, mas a capacidade de reprodução é geralmente bastante retardada. As fêmeas podem tornar-se vitelogênicas com cerca de cinco anos de idade, mas ovários maduros, com folículos vitelogênicos avançados, somente foram observados em fêmeas com sete anos de idade (COUTINHO et al., 2001; 2005).

As gônadas do jacaré-do-Pantanal apresentam marcada sazonalidade em suas dimensões e aparência histológica. Nos machos, a sazonalidade na atividade gonádica é observada principalmente nos animais adultos, enquanto que nos adultos-jovens, as variações sazonais são observadas principalmente a nível histológico. A sazonalidade reprodutiva tem sido documentada em grande número de espécies de vertebrados e tem sido interpretada como uma adaptação associada à otimização no tempo de nascimento, época em que ambas, fêmeas e filhotes, estão mais sensíveis à mortalidade natural (SKINNER, 1971; DUVAL et al., 1982).

No Pantanal, o ciclo reprodutivo do jacaré está intimamente associado à temperatura e ao nível d'água, uma vez que eles aparecem como fatores chaves relacionados à sobrevivência dos jovens e fêmeas, devido suas relações positivas com o sucesso alimentar e a condição corporal dos indivíduos (DA SILVEIRA et al., 1997).

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, R. S. *Trypanosoma* sp. (Protozoa: Kinetoplastida) em *Caiman yacare* (Crocodylia: Alligatoridae), no pantanal de Mato Grosso do Sul – Região Miranda Abobral. 2006. 48f. Dissertação (Mestrado em Ecologia da Conservação) – Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, 2006.
- ANDRADE, M. B.; BERTINI, R. J.; PINHEIRO, A. E. P. Observations on the palate and choannae structures in Mesoeucrocodylia (Archosauria, Crocodylomorpha): Phylogenetic implications. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 9, p. 323-332, 2006.
- AXELSSON, M.; FRITSCH, R.; HOLMGREN, S.; GROVE, D. J.; NILSSON, S. Gut blood flow in the estuarine crocodile, *Crocodylus porosus*. **Acta Physiologica Scandinavia**, v. 142, p. 509-516, 1991.
- AXELSSON, M.; HOLM, S.; NILSSON, S. Flow dynamics of the crocodilian heart. **American Journal of Physiology**, v. 256, p. 875-879, 1989.
- BELLAIRS, A. d'A. The crocodilia. In: Webb, G. J. W.; Manolis, S. C.; Whitehead, P. J., eds. **Wildlife Management: crocodiles and alligators**. Chipping Norton: Surrey Beatty and Sons Pty, 1987. cap. 1, p. 5-7.
- BENTON, M. J. **Vertebrate Paleontology**, 2 ed. Malden: Blackwell Science. 2000.
- BRAZAITIS, P.; REBÊLO, G. H.; YAMASHITA, C.; ODIERNA, E. O.; WATANABE, M. Threats to Brazilian crocodilian populations. **Oryx**, v. 30, p. 275-284, 1996.

BRAZAITIS, P.; YAMASHITA, C.; REBELO, G. The Caiman trade. **Scientific American**, v. 278, n. 3, p. 70-76, 1998.

BRITO, S. P.; ANDRADE, D. V.; ABE, A. S. Do caimans eat fruit? **Herpetological Natural History**, v. 9, n. 1, p. 95-96, 2002.

BROCHU, C. A. Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation. **American Zoologist**, v. 41, p. 564–585, 2001a.

BROCHU, C.A. Progress and future directions in archosaur phylogenetics. **Journal of Paleontology**, v. 75, p. 1185–1201, 2001b.

BURGGREN, W. W. Form and Functional in Reptilian Circulations. **American Zoologist**, v. 27, p. 5-19, 1987.

BUSACK, S. D.; PANDYA, S. Geographic variation in *Caiman crocodilus* e *Caiman yacare* (Crocodylia: Alligatoridade): Systemantic and Legal implications. **Herpetologica**, v. 57, n. 3, p. 294-312, 2001.

BUSTARD, H. R. Rapid learning in wild crocodiles. *Crocodylus porosus*. **Herpetologica**, v.24, p.173-175, 1968.

CAMPOS, Z.; MAGNUSSON, W. Relationships between Rainfall, Nesting Habitat and Fecundity of *Caiman crocodilus yacare* in the Pantanal, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 11, n. 3, p. 351-358, 1995.

CAMPOS, Z.; COUTINHO, M. E.; MAGNUSSON, W. E. Terrestrial activity of Caiman in the Pantanal, Brazil. **Copeia**, v. 3, p. 628-634, 2003.

CAMPOS, Z.; ZUCCO, C. A.; BATISTA, G. Registro de ocorrência de Jacaré-paguá (*Paleosuchus palpebrosus*), na EPPN Engenheiro Eliezer Batista,

Pantanal, Brasil. EMBRAPA, Corumbá, MS. 2007. 4p. (Comunicado técnico 60).

CARROLL, R. L. **Vertebrate Paleontology and Evolution**. New York. Freeman. 1988. 698p.

CARROLL, R. L. Early Evolution of Reptiles. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** v. 13, p. 87-109, 1982.

CARROLL, R. L. The Origin and Early Radiation of Terrestrial Vertebrates. **Journal of Paleontology**, v. 75, n. 6, p. 1202- 1213, 2001.

CINTRA, R. Nascimento de filhotes de *Caiman yacare* (Daudin, 1802) (Crocodylia, Alligatoridae) em condições seminaturais no Pantanal Mato-Grossense. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 36, p. 91-101, 1995.

CINTRA, R. Nesting ecology of the Paraguayan Caiman (*Caiman yacare*) in the Brazilian Pantanal. **Journal of Herpetology**, v. 22, n. 2, p. 219-222, 1988.

CLAESSENS, L. P. A. M. Dinosaur Gastralia; Origin, morphology and function. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 1, p. 89-106, 2004.

COUTINHO, M.; CAMPOS, Z.; CARDOSO, F.; MARTINELLI, P.; CASTRO, A. **Ciclo Reprodutivo de Machos e Fêmeas de Jacaré-do-Pantanal, *Caiman crocodilus yacare***. Corumbá: Embrapa Pantanal, 2005. 5 p. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 51). Disponível em: <<http://www.cpap.embrapa.br/publicacoes/online/COT51.pdf>>. Acesso em: 11 abr. 2008.

COUTINHO, M.; CAMPOS, Z.; CARDOSO, F.; MARTINELLI, P.; CASTRO, A. Reproductive biology and its implication for management of caiman *Caiman yacare* in the Pantanal wetland, Brazil. In: Grigg, G.; Seebacher, F.; Franklin, C.

eds. **Crocodilian Biology and Evolution**. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons, 2001. p. 229-342.

CRAWSHAW, P. R. Jr.; SCHALLER, G. Nesting of the Paraguayan caiman (*Caiman yacare*) in Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 33, p. 283-292, 1980.

DA SILVEIRA, R.; MAGNUSSON, W. E.; CAMPOS, Z. M. Monitoring the distribution, abundance and breeding areas of *Caiman crocodilus crocodilus* and *Melanosuchus niger* in the Anavilhanas archipelago, Central Amazônia, Brazil. **Journal of Herpetology**, Athens.,v. 31, n. 4, p. 514-520. 1997.

DAUDIN, F. M. Histoire naturelle, générale et particulière des reptiles; ouvrage faisant suite à l'histoire naturelle générale et particulière, compose par Leclerc de Buffon, et rédigée par C. S. Sonnini, membre de plusieurs sociétés savants, Vol. 2. Paris: F. Dufart, 1802.

DEL TORO, M. A. Breeding the spectated caiman *Caiman crocodilus* at Tuxtla Gutierrez Zoo. **International Zoo Yearbook**, v. 8, p. 35-36, 1969.

DENE, H.; SAZY, J.; GOODMAN, M.; ROMERA-HERRERA, A. E. The amino acid sequence of alligator (*Alligator mississippiensis*) myoglobin. **Biochim. Biophys. Acta**, v. 624, p. 397-408, 1980.

DIEFENBACH, C. O. Gastric function in *Caiman crocodiles* Rates of gastric digestion and gastric mobility as a function of temperature. **Comparative Biochemistry and Physiology**, London, v. 51A, p. 259-265, 1975.

DUVAL, D.; GUILLETTE. L.; JONES, R. Environmental control of reptilian reproductive cycles. In: Gans, C.; Pough, F. H. eds. **Biology of the Reptilia**. New York: Academic Press, 1982. v. 13, p. 201-231.

GARDINER, B. G. Tetrapod classification. **Zoological Journal Linnean Society**, v. 74, p. 207-232, 1982.

GARRICK, L. D.; LANG, J. W. Social signals and behaviors of Adult Alligators and Crocodiles. **American Zoologist**, v. 17, p. 225-239, 1977.

GATESY, J.; AMATO, G.; NORELL, M.; DESALLE, R.; HAYASHI, C. Combined support for wholesale taxic atavism in gavialine crocodylians. **Systematic Biology**, v. 52, p. 403–422, 2003.

GRIGG, G. C. Central cardiovascular anatomy and function in Crocodilia. In: Wood, S. C.; Weber, R. E.; Hargens, A. R.; Millard, R. W. **Physiological Adaptations in Vertebrates: Respiration, Circulation and Metabolism**. eds. New York: Marcel Dekker. 1991. Vol. 56. p. 339-354.

HARSHMAN, J.; HUDDLESTON, C. J.; BOLLBACK, J. P.; PARSONS, T. J.; BRAUN, M. J. True and false gharials: a nuclear gene phylogeny of Crocodylia. **Systematic Biology**, v. 52, p. 386–402, 2003.

HEDGES, S. B.; POLING, L. L. A molecular phylogeny of reptiles. **Science**, v. 283, p. 998–1001, 1999.

HICKMAN, C. P. Jr.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A.; I'ANSON, H.; EISENHOUR, D. J. Amniote origins and reptilian groups. In: Hickman, C. P. Jr. **Integrated Principles of Zoology**, 30 ed. New York: Higher education, 2006. Cap. 26, p. 547-567.

HICKS, J. W. The Physiological and Evolutionary Significance of Cardiovascular Shunting Patterns in Reptiles. **News Physiology Science**, v. 17, p. 241-245, 2002.

HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. E. **Análise da estrutura dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 2006. 637 pp.

HILL, R. V. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. **Systematic Biology**, v. 54, p. 530–547, 2005.

HUTTON, J. Movements, home range, dispersal and the separation of size classes in Nile crocodiles. **American Zoologist**, Thousand Oaksy, v.29, p.1033-1050, 1989.

JUKES, T. H. Silent nicleotide substitutions and the molecular evolutionary clock. **Science**, v. 210, p. 973-978, 1980.

KING, F. W.; BURKE, R. L. **Crocodilian, tuatara, and turtle species of the word**. Washington: Association of Systematics Collection, 1989, 216 p.

LANCE, V. Reproductive cycle of the American alligator. **American Zoology**, v. 29, p. 999-1018, 1989.

LANG, J. W. Crocodilian behaviour: implications for management. In: Webb, G. J. W. S.; Manolis, C.; Whitehead, P. J. eds. **Wildlife management: crocodiles and alligators**. Sydney: Surrey Beatty and Sons, 1987, p. 301–317.

LANG, J. W.; ANDRWES, H. V. Temperature-dependent sex determination in crocodilians. **Journal of Experimental Zoology**, v. 270, n. 1, p. 28-44, 1994.

LATHRAP, D. W. Gifts of the Caiman: some thoughts on the subsistence basis of Chavín. Lathrap, D. W.; Douglas, J. eds. **Variation in Anthropology**: Essays in Honor of John C. McGregor. Illinois: Illinois Archaeological Survey, 1973, p 91-105.

LOVITRUP, S. On the Classification of the Taxon Tetrapoda. **Systematic Zoological**, v. 34, n. 4, p. 463-470, 1985.

MACIEL, F. R.; LOGATO, P. V. R.; FIALHO, E. T.; FREITAS, R. T. F.; ALEIXO, V. M. Coeficiente de digestibilidade aparente de cinco fontes energéticas para o Jacaré do Pantanal (*Caiman yacare*, Daudin, 1802). **Ciência Agrotécnica**, v. 27, n. 3, p. 675-680, 2003.

MADER, D. R. **Reptile Medicine and Surgery**. 2 ed. Saint Louis: Saunders Elsevier, 2006. 547p.

MAGNUSSON, W. E. Habitat selection, parasites and injuries in Amazonian crocodiles. **Amazonis**, v. 9, p. 193-204, 1985.

MAGNUSSON, W. E. Hatching and creche formation by *Crocodilus porosus*. **Copeia**, v. 1980, p. 359-362, 1980.

MARQUES, E. J.; MONTEIRO, E. L. Ranching de *Caiman crocodilus yacare* no Pantanal de Mato Grosso do sul, Brasil. In: Larriera, A.; Verdade, L. M. **La conservacion y el manejo de caimanes e crocodrilos de América Latina**. Santa Fé: Fundacion Banco Bica, 1995. v. 1, p. 189-211.

MARTIN, S. Global diversity of Crocodiles (Crocodilia, Reptilia) in Freshwater. **Hydrobiologia**, v. 595, p. 587-591, 2008.

MEDEM, F. **Los Crocodylia de Sur America**: los Crocodylia de Colombia. Bogota: Editor Carrera, 1981, v. 1, 270 p.

MIRANDA, M. P.; MORAES, G. V.; MARTINS, E. N.; MAIA, L. C. P.; BARBOSA, O. R. Thermic Variation in Incubation and Development of Pantanal Caiman (*Caiman crocodilus yacare*) (Daudin, 1802) Kept in Metabolic Box. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 45, n. 3, p. 46-58, 2002.

MONTAGUE, J. J. Influence of water level, hunting pressure, and habitat type on crocodile abundance in the Fly River drainage, Papua New Guinea.

Biological Conservation, v. 26, p. 309–339, 1983.

MOURÃO, G.; CAMPOS, Z. COUTINHO, M. E.; ABERCROMBIE, C. Size structure of illegally harvested and surviving caiman, *Caiman crocodilus yacare*, in Pantanal, Brazil. **Biological Conservation**, v. 75, p. 261-365, 1996.

NAISH, D. Fossils explained: Crocodilians. **Geology Today**, v. 17, n. 2, p. 71-77, 2001.

OSBORN, H. F. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. **Mem. Am. Mus. Nat. Hist.**, v. 1, p. 449-507, 1903.

PACHECO, L. F. Wariness of caiman populations and its effect on abundance estimates. **Journal of Herpetology**, v. 30, p. 123–126, 1996.

PIÑA, C. I.; LARRIERA, A.; CABRERA, M. R. Effect of incubation temperature on incubation period, sex ratio, hatching success, and survivorship in *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae). **Journal of Herpetology**, v. 37, n. 1, p. 199-202, 2003.

PINHEIRO, M. S.; SANTOS, S. A.; SILVA, R. A. Efeito da temperatura da água sobre o crescimento inicial de *Caiman crocodilus yacare*. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 52, n. 1, p. 161-168, 1992.

POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A Vida dos Vertebrados**. 3 ed. São Paulo: Atheneu. 2003. 699 p.

RICHMAN, J. M.; BUCHTOVÁ, M.; BOUGHNER, J. C. Comparative ontogeny and phylogeny of the upper jaw skeleton in Amniotes. **Developmental Dynamics**, v. 235, p. 1230-1243, 2006.

RIEDER, A.; MELO, E. A. S.; BORGES, M. F.; BORGES, R. C. P.; IGNÁCIO, A. R. A.; CAMACHO, A. C. **Relações biométricas de jacarés (*Caiman crocodilus yacare*) criados em sistema de cativeiro, Cáceres, Alto Pantanal, Mato Grosso, Brasil.** *Annais...* IV Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Corumbá, MS, 2004.

RIEPPEL O. The origin and early evolution of turtles. **Review of Ecology and Systematics**, v. 30, p. 1–22. 1999.

RIEPPEL, O.; REISZ, R. R. The origin and Early Evolution of Turtles. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 30, p. 1-22, 1999.

ROMER, A.; PARSONS, T. S. **Anatomia comparada dos vertebrados.** São Paulo: Atheneu, 1985. 481 p.

SANTOS, S. A. **Dieta e nutrição de crocodilianos.** Corumbá: EMBRAPA-CPAP, 1997. 59p.

SANTOS, S. A.; PINHEIRO, M. S.; SILVA, R. A. Efeito de diferentes dietas naturais no desenvolvimento inicial de *Caiman crocodilus yacare* (Crocodilia Alligatoridae). **Revista Sociedade Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.22, n.3, p.406-412, 1993.

SILL, W. D. The zoogeography of the Crocodilia. **Copeia**, v. 1968, p. 76-88, 1968.

SIMONCINI, M. S.; PIÑA, C. I.; SIROSKI, P. A. Clutch size of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae) varies on a latitudinal gradient. North-Westerns **Journal of Zoology**, v. 5, n. 1, p. 191-196, 2009.

SKINNER, J. The effect of season on spermatogenesis in some ungulates. **Journal Reproduction Fertilization**, v.13: 29-37. 1971.

SMITH, N. E. Behavioral and Physiological Thermoregulation of Crocodilians. **American Zoologist**, Thousand Oaks, v. 19, n. 1, p. 239-247, 1979.

SOCIEDADE BRASILEIRA DE HERPETOLOGIA. **Lista brasileira de répteis**. 2008. Disponível em: <<http://www.sbherpetologia.org.br/checklist/repteis.htm>>. Acesso em: 26 set. 2009.

STATON, M. A.; EDWARD, H. M.; BRISBIN, I. L.; JOANEN, T.; McNEASE, L. The influence of environmental temperature and dietary factors on utilization of dietary energy and protein in purified diets by Alligators (*Aligator mississippiensis*). **Aquaculture**, Amsterdam, v. 107, p. 369-381, 1992.

STORER, T. I.; USINGER, R. L.; STEBBINS, R. C.; NYBAKKEN, J. W. **Zoologia geral**. 6 ed. São Paulo: Companhia Editora Nacional. 2002. 816 p.

SUES, H. D. The place of crocodilians in the living world. In: Ross, C. A. eds. **Crocodiles and Alligators**. New York: Facts on File, 1989. p. 67-91.

TARSITANO, S.F.; FREY, E.; RIESS, J. The evolution of the Crocodilia – a conflict between morphological and biochemical data. **American Zoologist**, v. 29, p. 843–856, 1989.

THORBIARNARSON, J. **Crocodiles**: an action plan for their conservation. Gland: IUCN, 1992. 132 p.

THORBJARNASON, J. Crocodile tears and skins: international trade, economic constraints, and limits to the sustainable use of crocodilians. **Conservation Biology**, v. 13, n. 3, p. 465-470, 1999.

VERDADE, L. E.; SANTIAGO, M. B. **Conservação e manejo do jacaré-de-papo-amarelo**. Piracicaba: CIZBAS-ESALQ-USP, 1990. 33 p.

VERDADE, L. M. **Manejo reprodutivo do jacaré-de-papo-amarelo, *Caiman latirostris* (Daudin, 1802), em cativeiro**. 1992. 63f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba. 1992.

VILLAMARÍN-JURADO, F.; SUÁREZ, E. Nesting of Black Caiman (*Melanosuchus niger*) in Northeastern Ecuador. **Journal of Herpetology**, v. 41, n. 1, p. 164-166, 2007.

VILLELA, P. M. S. **Caracterização genética de crocodilianos brasileiros e desenvolvimento de marcadores microssatélites para *Paleosuchus trigonatus***. 2008. 130f. Tese (Doutorado em Ecologia aplicada) Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

WEBB, G.; MESSEL, H. Wariness in *Crocodylus porosus* (Reptilia: Crocodylidae). **Australian Wildlife Research**, Victoria, v. 6, p.227-234, 1979.

WEBB, G.J.W.; MANOLIS, S.C.; BUCKWORTH, R.. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River Area, N.T.I. Variation in diet, and a new method of assessing the relative importance of prey. **Australian Journal Zoology**, Melbourne, v.30, p.877-899, 1982.

WHITAKER, R., AND Z. WHITAKER. Reproductive biology of the mugger (*Crocodylus palustris*). **J. Bombay Nat. Hist. Soc.** V. 81, p. 297–317, 1984.

WHITE, F. N. Functional Anatomy of the Heart of Reptiles. **American Zoologist**, v. 8, p. 211-219, 1968.

WILLIS, R. E.; MCALILEY, L. R.; NEELEY, E. D.; DENSMORE, L. D. Evidence for placing the false gharial (*Tomistoma schlegelii*) into the family Gavialidae: inferences from nuclear gene sequences. **Molecular Phylogenetics Evolution** v. 43, p. 787–794, 2007.

ZUG, G. R.; VITT, L. J.; CALDWELL, J. P. **Herpetology**: an introductory biology of amphibians and reptiles. 2 ed. New York: Academic Press, 2001, 630 p.

CAPÍTULO 2 - ESQUELETOGÊNESE DO CRÂNIO EM EMBRIÕES DE *Caiman yacare* (DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE)

RESUMO - O crânio representa uma estrutura única para os vertebrados, e sua anatomia atual é o resultado de milhares de anos de evolução, sendo assim o foco principal de estudos morfológicos e sistemáticos. Diante a importância de seu estudo pormenorizado, objetivou-se esclarecer os processos de formação do crânio em embriões de *Caiman yacare*. Coletaram-se embriões em intervalos regulares durante todo o período de incubação, sendo estes posteriormente submetidos ao protocolo de diafanização e coloração de ossos segundo o método de Davis e Gore (1936). O padrão de ossificação em *C. yacare* segue parâmetros gerais em répteis e outros tetrápodos, onde os primeiros ossos a se ossificar são aqueles envolvidos com funções primárias como a alimentação, sendo eles, as maxilas, alguns elementos da mandíbula, os pterigóides, os ectopterigóides e os jugais, incluindo ainda os dentes, um pouco mais tarde. Os ossos da porção dorsal do crânio se ossificam mais tarde, evidenciando uma fontanela cranial que permanece até o momento da eclosão. Os ossos parietal, frontal e opstótico possuem mais de um centro de ossificação que se fundem durante a ontogenia. A base occipital também não se forma completamente até o nascimento, outrora, a morfologia dos indivíduos jovens é muito similar àquela presente nos adultos.

Palavras-chave: Alizarina, jacaré-do-Pantanal, morfologia, ossificação, répteis.

**SKELETOGENESIS OF THE CRANIUM OF THE EMBRYOS OF *Caiman*
yacare (DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE)**

ABSTRACT: The cranium is a singular structure to vertebrates, and their actual anatomy is the result of thousands years of evolution, so the main focus of morphological and systematic studies. Given the importance of their detailed study aimed to clarify the processes of formation of the cranium in embryos of *Caiman yacare*. Embryos were collected at regular intervals throughout the incubation period, which were later submitted to the protocol of clearing and staining bones by the method of Davis and Gore (1936). The ossification pattern in *C. yacare* following general parameters in reptiles and other tetrapods, where the first bones to ossify are those involved in primary functions such as eating, and they, the upper jaw, some elements of the lower jaw, the pterygoid, jugal, ectopterygoides and it includes teeth, later. The bones of the dorsal portion of the skull ossify later, showing a cranial fontanelle that remains until the time of hatching. The parietal, frontal and opsthotic bones have more than one ossification center that fuse during ontogeny. The occipital portion also does not form completely until the hatching, once the morphology of young individuals is very similar to that present in adults.

Key words: Alizarin, morphology, ossification, Pantanal caiman, reptiles.

INTRODUÇÃO

Dentre os elementos do esqueleto, o crânio é o foco principal para estudos de morfologia e sistemática. Embora exista uma considerável variedade de informações acerca deste componente anatômico para variadas espécies, suas mudanças estruturais e o desenvolvimento ainda são pouco relatados (DE SÁ, 1988).

A presença da cabeça formada por esqueleto ósseo é postulado como a diferença mais conspícua entre os cordados e os protocordados (GANS; NORTHCUTT, 1983). O desenvolvimento desta estrutura deriva de migrações das células da crista neural, que sob influência de fatores gênicos, produzem condensações que formarão os ossos do crânio (GANS; NORTHCUTT, 1983; NORTHCUTT; GANS, 1983; LANGILLE; HALL, 1987;).

Os diferentes padrões de crescimento observados no esqueleto dos vertebrados são promovidos pela morfogênese, que são determinados pela interação de fatores intrínsecos, ou gênicos, e extrínsecos, sendo estes, representados por alterações nos fatores ambientais, mecânicos ou funcionais, que podem estimular ou inibir o crescimento, especialmente no crânio (HERRING, 1993; RICHTSMEIER et al., 1993; MONTEIRO, SOARES 1997; MONTEIRO et al., 1997).

Em alguns casos, mudanças dramáticas na morfologia de alguma estrutura pode ser o resultado de mecanismos simples de desenvolvimento (YEH, 2002), podendo ainda ocorrer concomitantemente com a evolução de um organismo adulto, estando tais fatores ligados (BURKE, 1989; YEH, 2002). Um exemplo clássico corresponde aos períodos de ossificação dos diversos ossos do crânio em diferentes vertebrados. As variações mais significativas refletem aquisições funcionais de cada espécie, exibindo um alto grau de conservadorismo, contudo, com suas devidas variações (LANGILLE; HALL, 1987; YEH, 2002). Diferenças no tempo relativo de ossificação são caracterizadas por interespecificidades entre os táxons. Tal fenômeno compõe a evidência utilizada para explicar a heterocronia, um importante processo no desenvolvimento e evolução do esqueleto (HANKEN; HALL, 1988).

Os répteis representam uma diversidade notável de espécies encontradas em diversos habitats distribuídos pelo planeta. Numa revisão taxonômica baseada na filogenia, estes foram divididos em quatro ordens, Testudines (tartarugas, cágados e jabutis), Lepidosauria (lagartos, serpentes, anfisbenias e tuatara), Crocodylia (crocodilos, jacarés e gaviais) e Aves, cada uma dos grupos com características singulares (RIEPPEL; REISZ, 1999; POUGH et al., 2003).

Os crocodilianos incluem três subfamílias que abrangem 23 espécies de reconhecidas (BELLAIRS, 1987; SANTOS, 1997). A maioria das espécies viventes encontram-se nas regiões tropicais e sub-tropicais, com alguns exemplares dispersos por regiões temperadas (NAISH, 2001; HICKMAN et al., 2006; MADER et al., 2006). Os membros desta família podem ser reconhecidos pelo padrão de seu crânio, visto que a disposição dos ossos e das suturas produz configurações ímpares para cada espécie. Contudo, pouco se conhece sobre os processos ontogênicos que levam ao desenvolvimento do esqueleto dos crocodilianos brasileiros, existindo apenas relatos que abordam a ontogenia em *Alligator mississippiensis* (MÜLLER; ALBERCH, 1990; RIEPPEL, 1993).

Com intuito de esclarecer os processos de formação do esqueleto de crocodilianos brasileiros, objetivou-se relatar a morfologia e ontogenia do crânio em embriões de *Caiman yacare*, haja vista que o conhecimento pormenorizado de sua anatomia, bem como dos padrões de desenvolvimento, fornecerá subsídios necessários para corroborar com a implantação de projetos de conservação, na criação sustentável, na clínica preventiva e tratamento destes animais, contribuindo ainda com informações para o entendimento de sua filogenia.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta, descrição morfológica e processamento de embriões

Ovos de *C. yacare* adquiridos na área de reprodução da Fazenda Pousada das Araras, em Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil, sob licença

número 021/2007 IBAMA/RAN foram mantidos em sistema de incubação semi-artificial com temperatura média de 32.3°C ($\pm$ 0,5°C). Os embriões foram removidos de seus ovos em intervalos regulares de três dias, o que permitiu manter a sequência ontogenética desde o primeiro dia de incubação natural até sua eclosão. Cada espécime foi fixado em solução de formol 10% e encaminhado ao Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres da Universidade Federal de Uberlândia. Posteriormente foi realizado a diafanização por hidróxido de potássio (KOH 2%) e coloração dos ossos por Alizarina red S, conservando o material em glicerina segundo o método de Davis e Gore (1936).

Descrição dos resultados para ossificação e discussão da sequência ontogenética

Entre os embriões da coleção, a retenção de Alizarina red S no osso geralmente foi excelente, no entanto, em estágios iniciais, a formação óssea precoce não foi indicada pela coloração em alguns exemplares, mas sim pela textura diferenciada da estrutura óssea (RIEPEL, 1993; SHEIL, 2005). Para a comparação do padrão de ossificação através das espécies aqui apresentadas, apenas a sequência relativa foi importante, e por isso, as diferenças nas abordagens técnicas através dos estudos não foram empecilho na investigação. Outrora, comparar a ontogenia entre os crocodilianos é difícil devido a escassez de informações acerca deste processo na maioria das espécies, não existindo relatos para espécies brasileiras. Outro agravante diz respeito às discrepâncias entre os vários estudos que relatam os estágios de desenvolvimento destes animais. Estes são decorrentes principalmente, da variação nos períodos de incubação dos ovos entre as diferentes espécies (DE SÁ, 1988). Por este motivo, a descrição dos resultados em *C. yacare* refere-se à sequência de ossificação, não pormenorizando assim prováveis estágios de desenvolvimento, embora existam os trabalhos como de Ferguson (1987) com *Alligator mississippiensis*, Magnussun e Taylor (1980) com *Crocodylus porosus*, lungman e colaboradores (2008) com *Caiman latirostris*, dentre outros, que servem como subsídio para tais descrições.

Os espécimes foram examinados e a presença ou ausência de cada um dos elementos ósseos foram anotados para determinar a seqüência ontogenética de eventos para a ossificação. Comparamos os dados obtidos para *C. yacare* com outros táxons adicionais além de crocodilianos, como lagartos e Testudines.

A relação evolutiva dos Testudines para outros amniotas permanece controversa (RIEPPPEL, 1995, 2004; RIEPPPEL; DE BRAGA, 1996; MEYER; ZARDOYA, 2003; MULLER, 2003; WERNEBURG; SANCHEZ-VILLAGRA, 2009). Alguns estudos recentes (ZARDOYA; MEYER, 2001; JIANG et al., 2007) têm apoiado a hipótese que as tartarugas são um grupo irmão dos Archosauromorpha (crocodilianos e as aves), por isso, apesar das conspícuas diferenças que podem ser averiguadas entre estes, a discussão aborda algumas características entre estes animais.

RESULTADOS

Maxila: A maxila é um dos primeiros ossos visíveis no embrião de 30 dias, como uma placa triangular, pequena e alongada, sem retenção de Alizarina red S, mas com a textura diferenciada das demais estruturas. Com 33 dias ela apresenta considerável retenção de corante, estando seu formato triangular conspícuo. Sua extremidade rostral é ampla e a caudal alongada, contatando pouco o osso jugal. A margem ventral forma a maior porção da margem labial superior. Com 42 dias, alguns dentes estão marcados por Alizarina red S, contudo, a maxila não contata os ossos nasal e pré-maxila. Com 51 dias, ela está bem ossificada. Aos 57 dias a maxila cantata o pré-frontal, nasal e articula-se com a pré-maxila. Seu aspecto trabecular permanece até a eclosão (Figuras 1 e 2).

Jugal: O jugal também é um dos primeiros a se ossificar. Ele forma uma estreita barra trirradiada na porção caudal da órbita aos 30 dias. Sua forma triangular é conspícuo aos 33 dias, sendo a porção média do osso mais corada com Alizarina red S. aos 39 dias ele contata a maxila, o quadradojugal e o osso

pós-orbital, caudal e dorsal respectivamente. É posicionado lateralmente no crânio e ventrocaudalmente na órbita, constituindo a margem rostral e ventral da fenestra temporal inferior (Figuras 1 e 2).

Pós-orbital: Junto com a maxila e o pós-orbital ele é o primeiro a reter Alizarina red S em *C. yacare* aos 30 dias. Representa uma pequena placa triangular, que aos 33 dias contata o osso jugal. Seu esboço é bem corado em seus aspectos ventral e dorsal. Aos 51 dias, no contato com o osso parietal ele é trabecular (Figuras 1 e 2).

Pré-frontal: É o primeiro osso visualizado rostralmente à órbita. É relativamente robusto, posicionado na porção caudal do plano supraorbital e da comissura esfenotimóide. Está corado aos 33 dias, e aos 43 apresenta os pilares (processo descendente) desenvolvidos, que se estendem a longo da borda caudal na passagem nasal, delimitando também a porção rostral da órbita. Com 51 dias ele é bem formado e contata os ossos nasal, lacrimal e frontal (Figuras 1 e 2).

Pterigóide: O pterigóide está presente como uma placa contínua, alongada e direcionada ventralmente no embrião com 33 dias. São duas placas ventrais separadas por uma fenestra, o precursor da coana secundária, que se abre próximo a borda caudal da fenestra palatal, porém ela migra caudalmente durante o desenvolvimento. Estende-se ventrolateralmente ao longo da margem das trabéculas. Ele é forte e retém considerável quantidade de Alizarina red S, exceto lateralmente, formando uma asa no nível do osso jugal. Aos 51 dias a coana secundária é bem delimitada assim como a expansão do pterigóide (Figuras 1 e 2).

Pré-maxila: É visualizado no início do desenvolvimento como um elemento não corado na porção rostral do focinho, aos 33 dias. Este elemento está bem corado aos 36 dias. Eles não contatam seu colateral ou a maxila até o fim do período de incubação. Surge como uma pequena placa orientada

transversalmente entre a placa parietotectal e a lamina transversa anterior. Com 51 dias ele contata o osso nasal e depois a maxila e seu colateral (Figuras 1 e 2).

Frontal: O osso frontal está presente como um par de faixas estreitas e pouco coradas na margem rostral do crânio, medial as órbitas. Os centros de ossificação possuem aspecto trabecular, e com 36 dias estão pouco corados e estendem-se do pré-frontal ao pós-orbital, e com 54 dias contatam o parietal. Os centros de ossificação não se fundem no período embrionário, embora se contatem fortemente na linha mediana (Figuras 1 e 2).

Lacrimar: O centro de ossificação do osso lacrimal está posicionado rostralmente no crânio, e rostrolateralmente em relação a órbita, aos 33 dias. Com 36 dias ele apresenta considerável retenção de Alizarina red S, e apresenta aspecto triangular conspícuo. Ele contata com os ossos nasal, maxila e pré-frontal aos 51 dias. Ele desenvolve um processo pontiagudo que se direciona caudalmente até a articulação entre a maxila e o osso jugal (Figuras 1 e 2).

Esquamosal: O osso esquamosal aparece durante o trigésimo terceiro dia, como um elemento triangular inconspícuo posicionado caudolateralmente no crânio. Está bem ossificado aos 45 dias. Ele ocupa a porção dorsocaudal da capsula óptica, acima da cartilagem quadrada. Contata os ossos pós-orbital, quadrado, supraoccipital, exoccipital e parietal. Limita a porção laterocaudal da fenestra temporal superior (Figuras 1 e 2).

Parietal: Este osso apresenta discreta retenção de Alizarina red S aos 36 dias de incubação. É um dos últimos elementos a se ossificar. Corresponde em uma placa alongada lateralmente disposta no teto craniano e posterior ao osso pós-orbital. Está pouco corado aos 48 dias. Durante a ontogenia, cresce através de dois centros de ossificação que se fundem durante o desenvolvimento. Aos 51 dias o parietal está bem ossificado. Com 57 dias os

centros de ossificação se expandem pelas porções caudal e medial, onde contatam seu colateral. A margem rostromedial da fenestra temporal superior é delimitada por este osso (Figuras 3 e 4)

Vômer: O vômer aparece corado pela primeira vez como uma placa pequena e alongada, posicionada ventralmente ao septo interorbital e rostralmente aos ossos palatinos, ao nível do osso pré-frontal. Este elemento está presente no embrião de 33 dias de forma inconspícua. Durante a ontogenia ele é sobreposto, em vista ventral, pelos ossos palatino e pré-maxila, permanecendo no assoalho da cavidade nasal. Aos 48 dias ele está posicionado a semelhança dos indivíduos adultos.

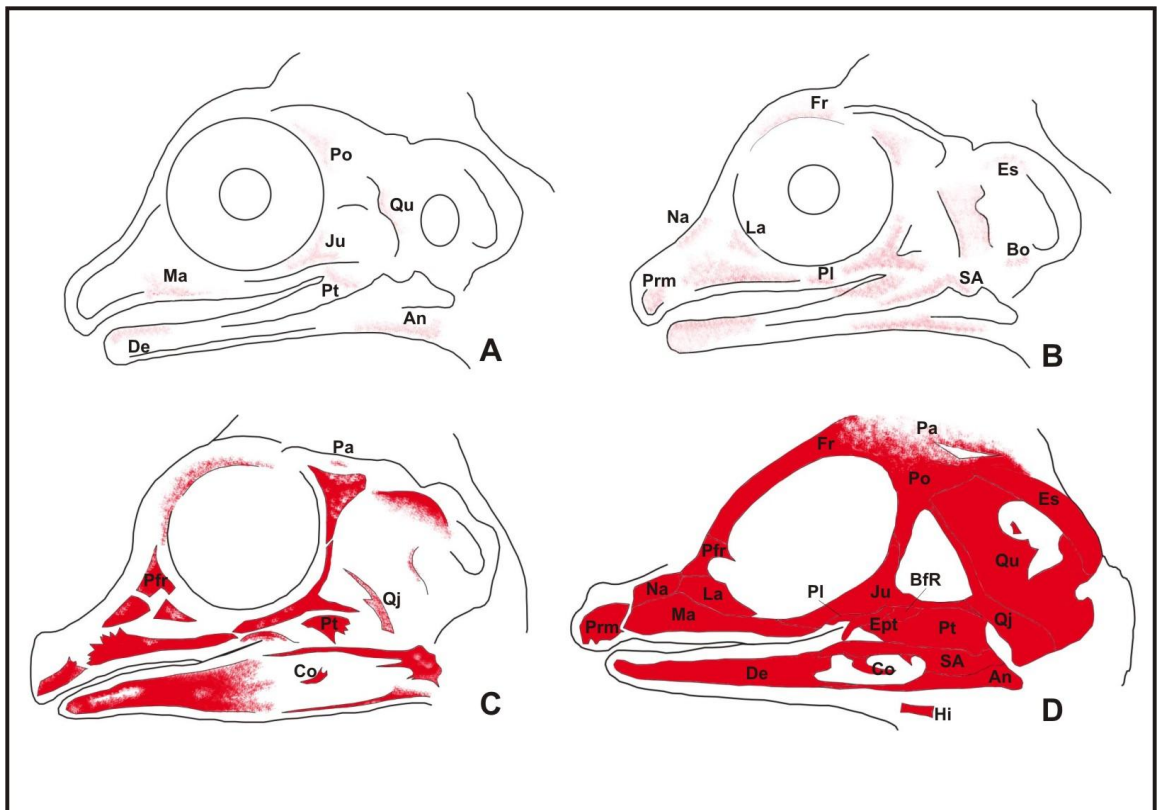


Figura 1: Desenhos esquemáticos representativos das fases iniciais de desenvolvimento do crânio de *C. yacare*, vista lateral. **A**, 30 dias; **B**, 33 dias; **C**, 36 dias; **D** 39 dias. An, angular; Bo, basioccipital; Co, coronóide; De, dentário; Ept, ectopterigóide; Es, esquamosal; Fr, frontal; Hi, hióide; Ju, jugal; La, lacrimal; Ma, maxila; Na, nasal; Pa, parietal; Pfr, pré-frontal; Pl, palatino; Po,

pós-orbital; Prm, pré-maxila; Pt, pterigóide; Qu, quadrado; Qj, quadradojugal; SA, suprangular.

Palatino: No embrião com 33 dias o osso palatino está pouco corado. Aos 39 dias ele corresponde em uma pequena placa de forma subtriangular, conectada com a maxila rostralmente e com o pterigóide caudalmente aos 41 dias. No fim da esqueletogênese, a forma e a posição do palatino é um pouco diferente, mais largo e delimitando a margem medial da fenestra palatina (Figura 5).

Quadrado jugal: Surge como uma pequena estrutura de forma trirradiada e pouco corada aos 33 dias, posicionado rostralmente a cartilagem quadrada. Aos 39 dias ele está bem corado, com morfologia similar, embora este elemento aos 45 dias contate os ossos jugal e quadrado, mas não ainda o pós-orbital (Figuras 1 e 2).

Quadrado: A ossificação do osso quadrado é averiguada inicialmente como uma pequena porção corada contornando a borda da incisura columelar aos 36 dias. Ele retém bem Alizarina red S aos 39 dias mas o esboço da cartilagem quadrada permanece durante a ontogenia. Aos 42 dias ele é fortemente corado e sua morfologia é similar ao adulto (Figuras 1 e 2).

Basisfenóide: O osso basisfenóide se evidencia pela primeira vez no embrião de 33 dias, como uma placa delicada posicionada no assoalho do crânio. Ele se desenvolve a partir de um único centro de ossificação. Aos 42 dias está bem ossificado e se expande lateralmente (Figuras 1, 2 e 3).

Basioccipital: Se ossifica a partir de uma pequena placa aos 33 dias. É alongado e posicionado ventralmente, mas se projeta caudalmente durante o período de incubação. Formando o côndilo occipital, que não se forma completamente antes do nascimento. Ele não contata nenhum osso até os 48 dias (Figuras 2 e 3).

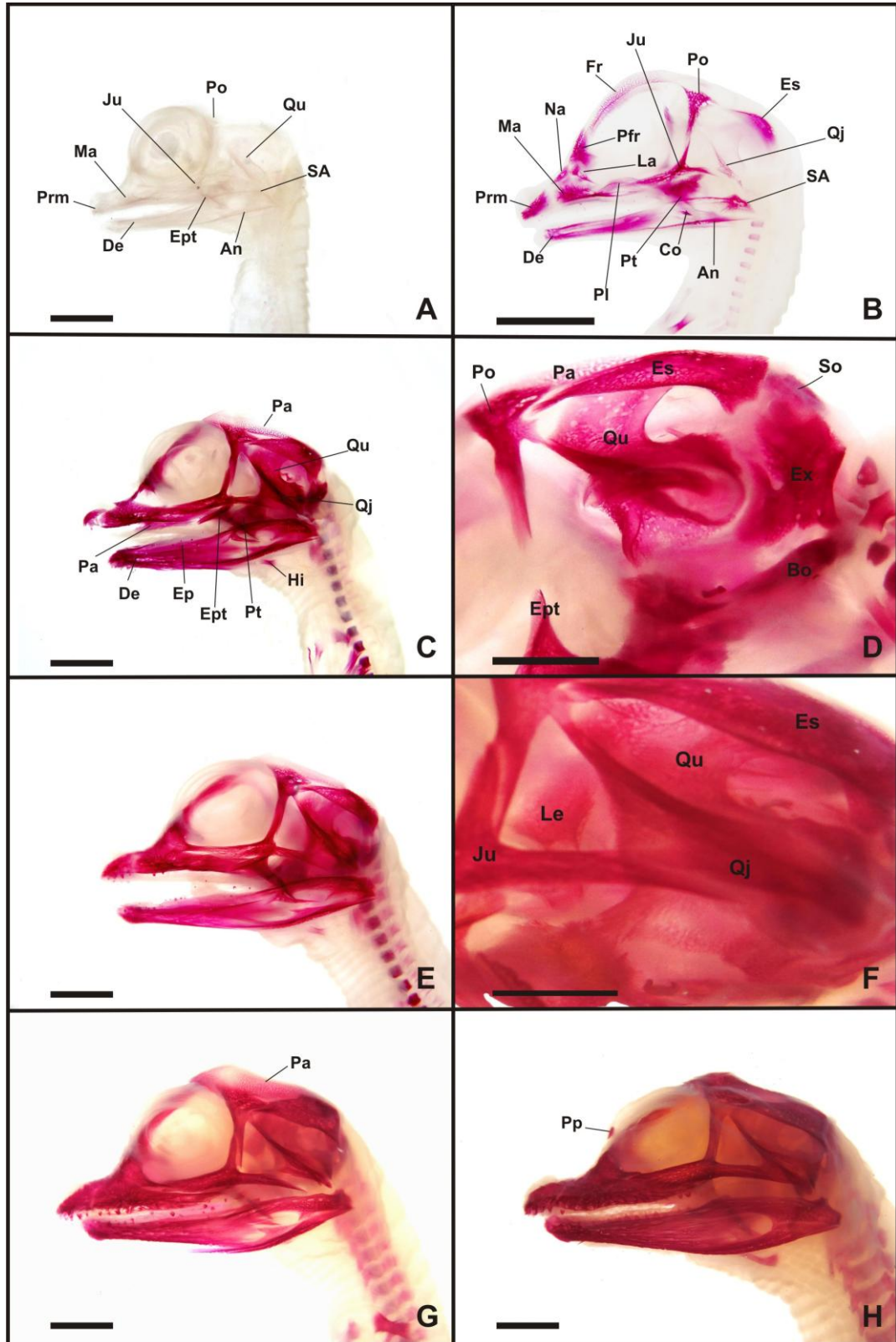


Figura 2: Fotografias do crânio de *C. yacare*. Vista lateral; **A**, 33 dias; **B**, 36 dias; **C**, **D** 39 dias; **E**, **F**, 45 dias; **G**, 54 dias e **H**, 57 dias de incubação. An,

angular; Bf, basisfenóide; Bo, basioccipital; Co, coronóide; De, dentário; Ept, ectopterigóide; Es, esquamosal; Ep, esplênial; Ex, exoccipital; FC, fontanela cranial; Fr, frontal; Hi, hióide; Ju, jugal; La, lacrimal; Le, lateroesfenóide; Ma, maxila; Na, nasal; Op, opstótico; Pa, parietal; Pat, pró-atlas; Pfr, pré-frontal; Pl, palatino; Po, pós-orbital; Pp, palpebral; Prm, pré-maxila; Pt, pterigóide; Qu, quadrado; Qj, quadradojugal; SA, suprangular; So, supraoccipital. Barra 1 cm.

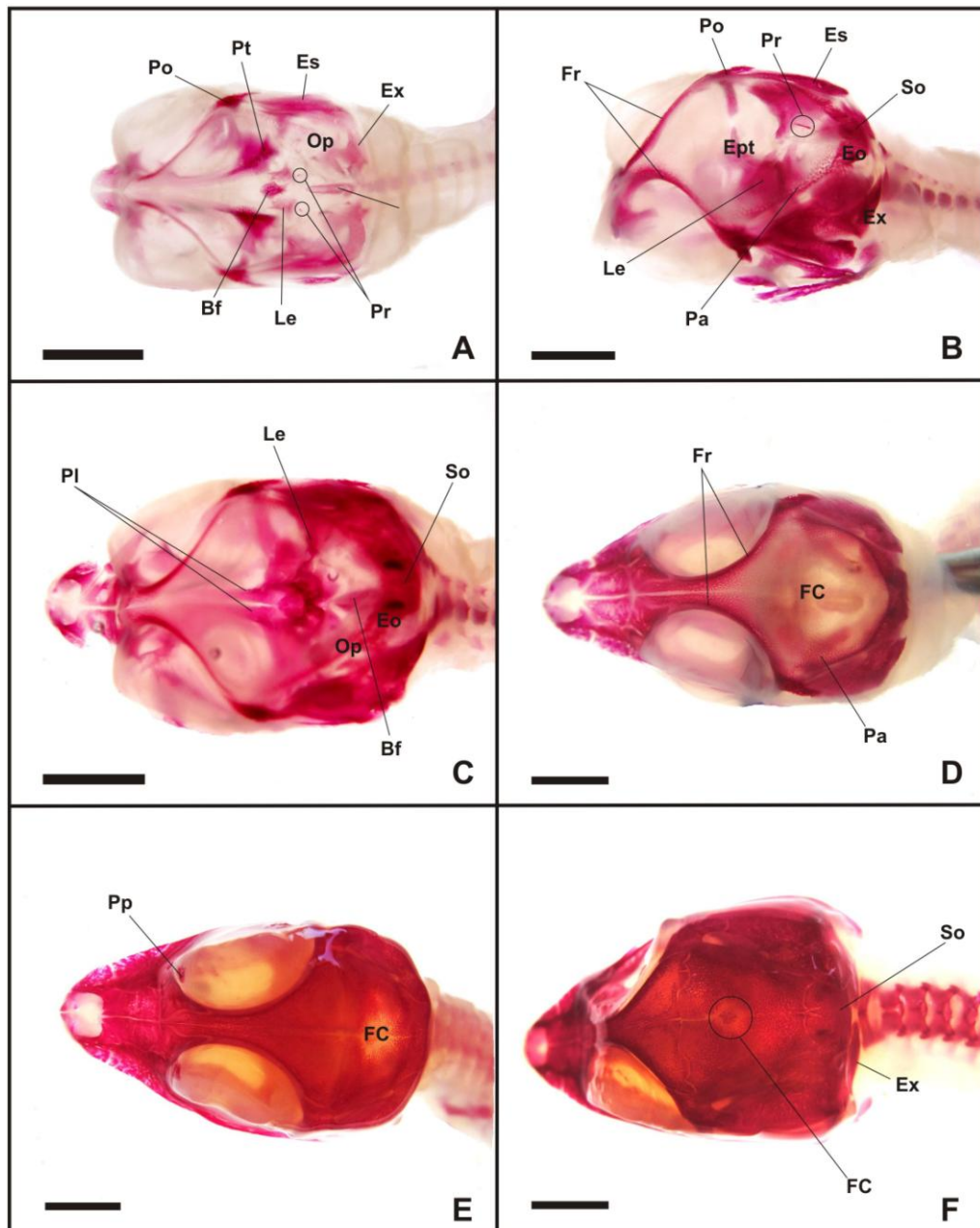


Figura 3: Fotografias do crânio de *C. yacare*. Vista dorsal; **A**, 36 dias; **B** e **C**, 39 dias; **D**, 48 dias; **E**, 51 dias; **G**, 54 dias de incubação. Bf, basisfenóide; Eo,

epi-ótico; Ept, ectopterigóide; Es, esquamosal; Ex, exoccipital; FC, fontanela cranial; Fr, frontal; Ju, jugal; La, lacrimal; Le, lateroesfenóide; Ma, maxila; Na, nasal; Op, opstótico; Pa, parietal; Pfr, pré-frontal; Pl, palatino; Po, pós-orbital; Pp, palpebral; Pr, pró-ótico; Prm, pré-maxila; Pt, pterigóide; Qu, quadrado; Qj, quadradojugal; SA, suprangular; So, supraoccipital. Barra 1 cm.

Exoccipital: Surge primeiro aos 39 dias. Existem dois centros de ossificação alongados e dispostos lateralmente na porção caudal do crânio. Estão bem corados, mas não se articulam com qualquer outro elemento antes dos 51 dias, quando contatam o ossos supraoccipital e esquamosal (Figura 4).

Pró-ótico: O osso pró-ótico está presente no embrião com 39 dias a partir de um centro de ossificação inconspícuo na porção ventrolateral do crânio, caudalmente ao osso laterosfenóide (Figura 3).

Epi-ótico: Está presente também aos 39 dias. Surge como uma pequena placa que se ossifica na margem lateral do osso supraoccipital, com qual se funde aos 51 dias (Figura 4).

Opstótico: Os ossos opistóticos estão presentes pela primeira vez no embrião com 39 dias. Apresenta inicialmente um centro de ossificação notável e bem corado na porção interna do crânio. Outros centros de ossificação menos expressivos são notados no decorrer do processo ontogênico, mas se fundem para formar um único osso robusto e pneumático aos 51 dias. Uma particularidade notada no desenvolvimento deste osso é sua íntima relação com a ossificação do estribo, porção ossificada da columela que representa o único ossículo da audição nos répteis. No embrião com 45 dias seu centro de ossificação é distinto dentre aqueles citados para o osso opstótico (Figura 3).

Supraoccipital: Se forma a partir de um estreito centro de ossificação localizado medialmente aos ossos epi-óticos. Ele se cora pela primeira vez aos 36 dias, e se desenvolve a partir de um único centro de ossificação alongado.

Aos 51 dias ele se funde aos ossos epi-óticos e apresenta, aos 57 dias, morfologia similar ao adulto (Figura 4).

Ectopterigóide: O ectopterigóide está presente no embrião com 36 dias, embora pouco marcado com Alizarina red S, o que ocorre aos 42 dias, quando a ossificação avança e esboça o processo ascendente (Figuras 2 e 3).

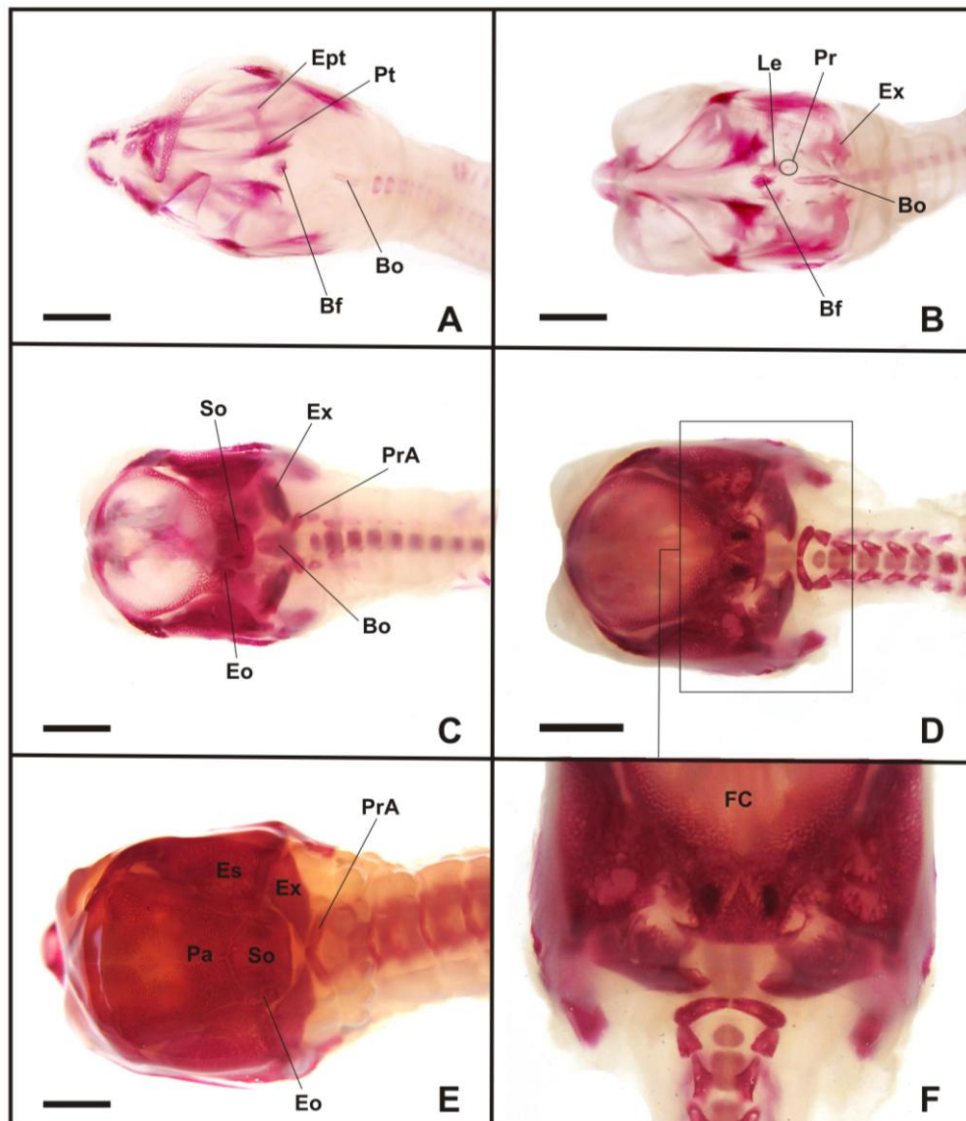


Figura 4: Fotografias do crânio de *C. yacare*. Vista caudal; **A**, 36 dias; **B**, 39 dias; **C**, 45 dias; **D** e **F**, 48 dias; **G**, 54 dias de incubação. Bf, basisfenóide; Eo, epi-ótico; Ept, ectopterigóide; Es, esquamosal; Ex, exoccipital; FC, fontanela cranial; Le, lateroesfenóide; Op, opstótico; Pa, parietal; Pfr, pré-frontal; Pl,

palatino; Po, pós-orbital; Pr, pró-ótico; PrA, pró-atlas; Pt, pterigóide; So, supraoccipital. Barra 1 cm.

Dentário: É um dos primeiros elementos a se ossificar, indicado pela insipiente retenção de corante aos 30 dias. O centro de ossificação é alongado e segue ventrolateralmente na margem rostral da cartilagem de Meckel. No embrião com 33 dias o centro de ossificação está corado com Alizarina red S. Aos 36 dias o dentário cobre a porção anterior da cartilagem de Meckel e estende-se caudalmente ao longo da margem ventral desta. Ele se desenvolve e articula-se medialmente aos 48 dias (Figura 5).

Esplénial: Apresenta fraca retenção de corante aos 33 dias, na porção medial da mandíbula. Juntamente com o osso dentário, o esplénial cobre a cartilagem de Meckel e também se estende caudalmente ao longo desta (Figura 5).

Suprangular: O osso suprangular aparece pela primeira vez no embrião com 33 dias, embora muito fraco e pouco corado. O centro de ossificação é uma barra pequena e pontiaguda, localizada na porção caudal da cartilagem de Meckel, junto a área articular da mandíbula. Ele está bem corado aos 36 dias, quando assume uma forma triangular. Aos 42 dias se articula com o dentário e o angular (Figura 5).

Coronóide: Está presente e bem corado no embrião com 36 dias. É uma placa posterir ao dentário, próximo ao nível do osso jugal. Ele é bem desenvolvido no embrião com 42 dias, onde forma uma pequena placa subtriangular na margem caudal do dentário (Figura 5).

Angular: O osso angular está presente pela primeira vez no embrião com 33 dias. Forma uma placa estreita e pouco corada, posicionada ventromedialmente na porção caudal da cartilagem de Meckel, próximo a área articular. Possui um único centro de ossificação alongado que contata os ossos

dentário e suprangular rostral e caudalmente, respectivamente, aos 42 dias (Figura 5).

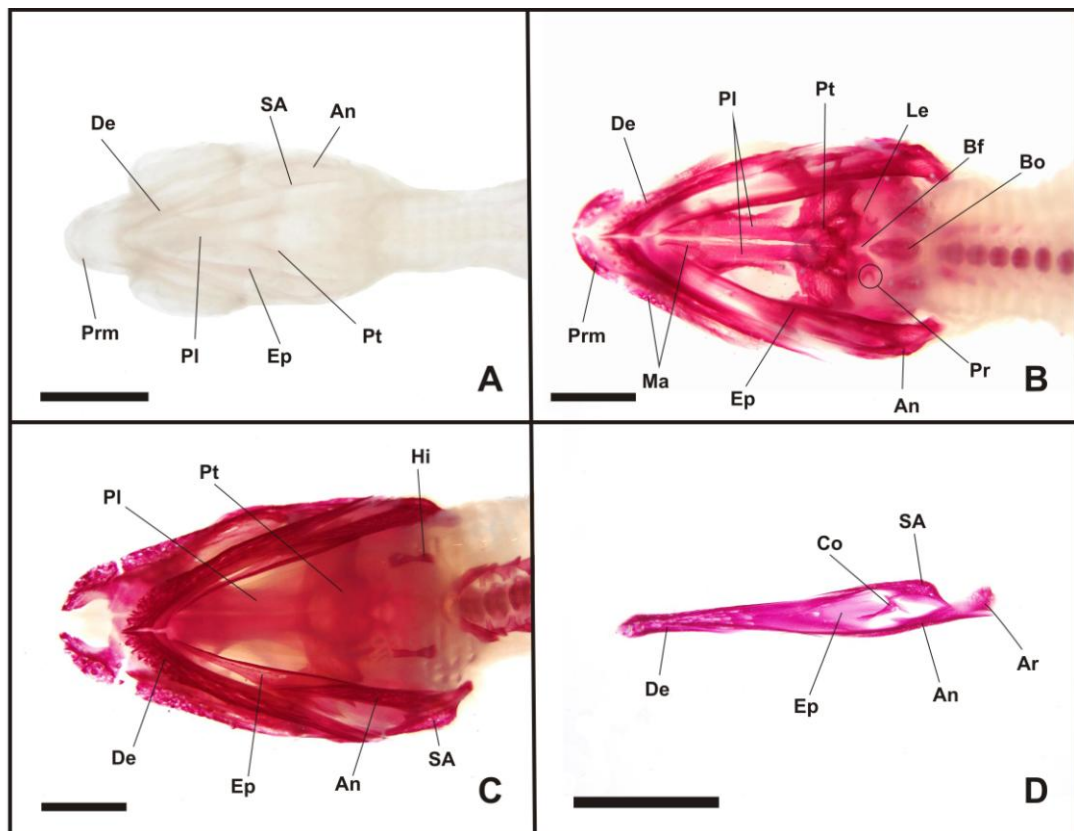


Figura 5: Fotografias do crânio de *C. yacare*. Vista ventral; **A**, 33 dias; **B**, 42 dias; **C**, 45 dias; **D**, vista lateral da mandíbula. An, angular; Bf, basisfenóide; Bo, basioccipital; Co, coronóide; De, dentário; Eo, epi-ótico; Ept, ectopterigóide; Ep, esplenial; Es, esquamosal; Ex, exoccipital; FC, fontanela cranial; Hi, hióide; Le, lateroesfenóide; Ma, maxila; Op, opstótico; Pa, parietal; Pfr, pré-frontal; Pl, palatino; Po, pós-orbital; Pr, pró-ótico; PrA, pró-atlas; Prm, pré-maxila; Pt, pterigóide; SA, suprangular; So, supraoccipital. Barra 1 cm.

Articular: O primeiro indício do osso articular é evidente no embrião com 39 dias, quando forma uma pequena placa pouco corada e posicionada medialmente ao suprangular. Esta bem corado aos 42 dias, quando se funde com o suprangular (Figura 5).

Palpebral: Se desenvolvem através de um centro de ossificação para cada placa, que se cora pela primeira vez aos 48 dias. Desenvolvem rápido, estando conspícuos sobre o globo ocular aos 51 dias. Não contatam com qualquer outro elemento ósseo do crânio (Figura 1 e 2).

Hióide: Embora não pertença ao esqueleto do crânio, este se mantém junto a esta estrutura por meio de ligamentos e tendões. Sua ossificação começa aos 36 dias. A retenção de Alizarina red S avança pouco, mas o suficiente para delinear a forma adulta deste osso aos 42 dias (Figuras 1 e 5).

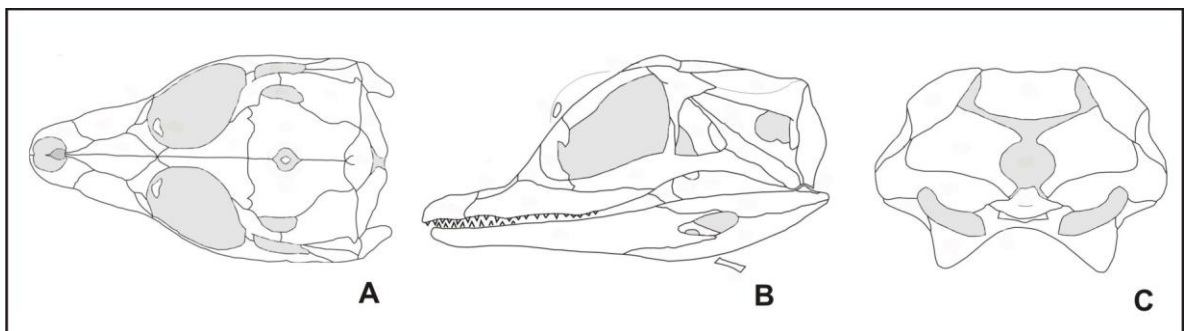


Figura 6: Desenho esquemático representativo do crânio de *C. yacare* no fim do período de incubação, aos 57 dias. **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; **C**, vista caudal.

Osso	Dias de incubação										
	27	30	33	36	39	42	45	48	51	54	57
Maxila											
Jugal											
Pós-orbital											
Pterigóide											
Pré-frontal											
Pré-maxila											
Frontal											
Lacrima											
Esquamosal											
Parietal											
Palatino											
Vômer											
Quadradojugal											
Quadrado											
Basisfenóide											
Basioccipital											
Exoccipital											
Supraoccipital											
Pró-ótico											
Epi-ótico											
Opistótico											
Ectopterigóide											
Dentário											
Suprangular											
Coronoide											
Angular											
Articular											
Esplénia											
Palpebral											
Hióide											

Quadro 1: Resumo da sequência de ossificação do crânio de *C. yacare*.

DISCUSSÃO

Heterocronia, variação no desenvolvimento e padrão morfológico do esqueleto

Mesmo entre táxons variados, é possível observar que a ossificação do crânio atende as necessidades dos elementos envolvidos com a respiração e a alimentação (MABEE et al., 2000), seguidos pelos associados a suporte e depois aqueles de proteção (WEISEL, 1967; GAUDIN, 1978; ADRIAENS; VERRAES, 1998; SCHOCH, 2006). A ossificação dos elementos da mandíbula ocorre mais cedo em grupos animais que possuem dentes e mais tarde em tetrápodes desdentados, podendo exemplificar uma cascata de desenvolvimento compartilhado que controla o início formação do crânio (SCHOCH, 2006). Em *C. yacare* isso foi averiguado à similaridade dos demais.

Nos répteis em geral, os elementos das mandíbulas e aqueles ossos que circundam a órbita se ossificam primeiro, e os do neurocrânio mais tarde. Entre os crocodilianos, os ossos presentes no palato se ossificam antes do neurocrânio, estando os pterigóides bem desenvolvidos em *C. yacare*, assim como os ossos que compõe as mandíbulas e também, principalmente, as maxilas, como ocorre em *A. mississippiensis* (RIEPEL, 1993; YEH, 2002).

Em *Crocodylus palustris* os primeiros ossos aparecem simultaneamente, são eles os frontais, parietais, pós-orbitais, esquamosais, pré-fontais, nasais, maxilas, pré-maxilas, palatinos, ectopterigóides, pterigóides, quadradojugais, jugais e vômer. Em *Crocodylus porosus* o paraesfenóide se ossifica por meio de três centros de ossificação, fundindo-se com o basisfenóide. Paraesfenóide e está presente em *C. yacare*. O supraoccipital aparece simultaneamente com o lateroesfeneóide em ambos, enquanto que em *C. yacare* o lateroesfeneóide inicia sua ossificação por meio de um centro de ossificação independente para cada osso, após o basioccipital, basisfenóide e supraoccipital (BELLAIRS; KAMAL, 1981).

Durante sua formação, os ossos do crânio de crocodilianos, e, de uma forma menos abrangente dos Testudines, apresentam uma estrutura trabecular como em embriões de mamíferos, e contrária a aparência compacta dos ossos

dos lepdosauros. A textura dos ossos em *C. yacare* retrata bem esta característica. Principalmente os ossos frontais, parietal, pós-orbital, maxila, pré-maxila, jugal e os elementos mandibulares exibem trabéculas conspícuas durante a osteogênese. A pneumatização dos ossos do entorno do ouvido médio é outra característica comum dos crocodilianos e vista em *C. yacare*, sendo também compartilhada com as aves (BELLAIRS; KAMAL, 1981).

Os diferentes vertebrados podem apresentar uma significativa variação na sequência de ossificação dos ossos do crânio, mas de modo geral inicia-se pelos ossos do dermatocrânio e os endocondrais mais tarde (MABEE et al., 2000). Os mamíferos apresentam invariavelmente os ossos: dentário, pré-maxila e maxila como os primeiros a se ossificar, seguidos por frontal, parietal, jugal e esquamosal, similar a *C. yacare*, outrora, neste os centros de ossificação do parietal surgem mais adiante no processo embrionário. Em *C. yacare* o quadrado se ossifica juntamente com os primeiros ossos do dermatocrânio apesar de que, segundo Bellairs e Kamal (1981), trata-se de um osso que se forma a partir da cartilagem correspondente, sendo então endocondral, padrão considerado normal em alguns táxons, embora não ocorra em crocodilianos como *A. mississippiensis* (RIEPPEL, 1993; YEH, 2002).

Nos répteis em especial, a sequência ontogênica também varia substancialmente. Em *Lacerta agilis exigua*, o pterigóide, palatino, jugal e suprangular se ossificam primeiro, depois os elementos da mandíbula (RIEPPEL, 1992). Em *A. mississippiensis* o pterigóide se ossifica primeiro, depois os ossos da mandíbula como o angular, dentário e suprangular, além da maxila e pré-maxila, seguidos pelos elementos do dermatocrânio, o jugal, pós-orbital, quadradojugal, lacrimal e frontal, padrão muito parecido com *C. yacare*, outrora, os elementos endocondrais, o osso nasal e parietal se ossificam tardiamente (DE SÁ; TRUEB, 1991; YEH, 2002).

As taxas ontogênicas variam conforme os animais se desenvolvem, haja vista que o crescimento é contínuo ao longo de toda vida nos crocodilianos (IORDANSKY, 1973). Em *C. yacare*, durante o processo osteogênico embrionário, os ossos que compõem a mandíbula e a porção rostral do crânio não se alongam o suficiente, o que ocorre mais significativamente após a

eclosão, sendo uma característica plesiomórfica destes animais (MONTERIO; SOARES, 1997).

Em algumas espécies como em *Osteolaemus*, *C. crocodilus*, *C. latirostris*, *C. yacare* e outros, existe um osso palpebral acima do olho, que corresponde a uma estrutura óssea visceral que não se articula, na maioria das espécies, com os elementos do crânio (BELLAIRS; KAMAL, 1981). Entretanto, em outras, pode estar aderido aos ossos cranianos, tal como ocorre em *Stratiotosuchus* e em *Lomasuchus palpebrosus* (GASPARINI et al. 1991).

Na base do crânio de *A. mississippiensis*, o osso basioccipital é o primeiro a se ossificar, seguido pelo basisfenóide, exoccipital e opstótico, pela porção dorsal do epi-ótico, similar em *C. yacare*. Segundo Iordansky (1973), os ossos epi-ótico e opstótico são fundidos com o supraoccipital e o exoccipital respectivamente, por isso são de difícil identificação durante a ontogenia, embora em *C. yacare* o opstótico seja diferenciável na porção interna do crânio.

Segundo Schoch (2006), os ossos esquamosal, parietal e frontal, que formam o teto do crânio se ossificam todos ao mesmo tempo nos répteis, diferente do que ocorre em *A. mississippiensis* (RIEPPEL, 1993), onde o parietal se ossifica depois dos demais e a partir de dois centros de ossificação distintos, como em *C. yacare*, estando a órbita em ambos completamente fechada neste estágio, outrora a caixa craniana ainda permanece aberta, e a separação dos nasais e dos frontais bem marcada.

Existem diferenças na sequência de ossificação descrita para diversas espécies, inclusive aquelas do mesmo grupo taxonômico ou ainda de grupos próximos, que podem ser caracterizados por interespecificidades taxonômicas. Tais sequências podem não ser coerentes para um mesmo grupo taxonômico, haja vista que outros fatores podem influenciar na ontogenia, como por exemplo, as necessidades específicas de cada táxon, ou ainda variações intra e inter-específicas (ADRIAENS; VERRAES, 1998), bem como oscilações ambientais ou ainda, especificamente em répteis aquelas provocadas pelas variações no período de incubação (GAUDIN, 1978), o que possivelmente

explica as diferenças de padrão encontradas entre os diferentes vertebrados descritos e *C. yacare*.

Tais fenômenos compõem as evidências utilizadas para explicar a heterocronia, um importante processo no desenvolvimento e evolução do crânio (HANKEN; HALL, 1988), sendo as diferenças no padrão de crescimento dos animais de insigne importância durante a morfogênese (RICHTSMEIER et al., 1993).

CONCLUSÕES

O crânio de *C. yacare* conserva características derivadas do processo evolutivo e presentes em outros grupos de crocodilianos, como a fusão dos ossos epi-ótico e pró-ótico com outros elementos do crânio. Sua anatomia óssea fornece informações filogenéticas para o grupo, o que permite caracterizar esta espécie. A seqüência de ossificação não apresenta variações substanciais em relação aos demais crocodilianos, sendo o padrão ontogênico de *C. yacare* similar àquele apresentado também por peixes, aves e outros tetrápodes, onde o desenvolvimento inicial favorece necessidades básicas como a alimentação e respiração, podendo variar mediante variações abióticas.

REFERÊNCIAS

ADRIAENS, D.; VERRAES, W. Ontogeny of the Osteocranium in the African Catfish, *Clarias gariepinus* Burchell (1822) (Siluriformes: Clariidae): Ossification sequence as a response to functional demands. **Journal of Morphology**, v. 235, p. 183-237, 1998.

BELLAIRS, A. d'A.; KAMAL, A. M. The chondrochanium and the development of the skull in recent reptiles. In: Gans C. & Parsons T.S. (Eds), **Biology of the Reptilia**, Vol.11. Londres: Academic Press, 1981. p.1-263.

BELLAIRS, A. d'A. The crocodilia. In: WEBB, G.J.W., MANOLIS, S.C., WHITEHEAD, P.J., (Eds). **Wildlife Management: crocodiles and alligators**. Chipping Norton: Surrey Beatty and Sons Pty, 1987. Cap. 1, p. 5-7.

BURKE, C. A. Development of the turtle carapace: Implications for the evolution of a novel Bauplan. **Journal of Morphology**, v. 199, p. 363-378, 1989.

DAVIS, D. D.; GORE, U. R. Clearing and staining skeleton of small vertebrates. **Field Museum Nature History**, v. 4, p. 3-15, 1936.

DE SÁ, R. O. Chondrocranium and ossification sequence of *Hyla lanciformis*. **Journal of Morphology**, v. 195, p. 345-355, 1988.

DE SÁ, R. O.; TRUEB, L. Osteology, skeletal development and chondrocranial structure of *Hamptophryne boliviana* (Anura: Microhylidae). **Journal of Morphology**, v. 209, p. 311-330, 1991.

FERGUSON, M. W. J. Post-laying stages of embryonic development in crocodilians: In: WEBB, G. J. W.; MANOLIS, S. C.; WHITEHEAD, P. J. (ed) **Wildlife management: Crocodiles and alligators**. Chipping Norton, NSW: Surrey Beatty & Sons. p. 427-444, 1987.

GANS, C.; NORTHCUTT, R. G. Neural crest and the origin of vertebrates: A new head. **Science**, v. 220, p. 268-274, 1983.

GASPARINI, Z.; CHIAPPE, L. M.; FERNANDEZ, M. A new senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodilians. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 11, p. 316-333, 1991.

GAUDIN, A. J. The sequence of cranial ossification in the California Toad, *Bufo boreas* (Amphibia, Anura, Bufonidae). **Journal of Herpetology**, v. 12, p. 309-318, 1978.

HANKEN, J.; HALL, B. K. Skull development during anuran metamorphosis: I. Early development of the first three bones to form – The exoccipital, the parasphenoid, and the frontoparietal. **Journal of Morphology**, v. 195, p. 247-256, 1988.

HERRING, S. W. Epigenetic and functional influence in skull growth, In: HANKEN, J.; HALL, B. K. (Eds), **The Skull**, Vol.1. Chicago: The University Chicago Press, 1993, p.153-206.

HICKMAN, C. P. Jr.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A.; L'ANSON, H.; EISENHOUR, D. J. Amniote origins and reptilian groups. In: Hickman, C. P. Jr. **Integrated Principles of Zoology**, 30 ed. New York: Higher education, 2006. Cap. 26, p. 547-567.

IORDANSKY, N. N. The skull of the crocodilian, In: GANS, C.; PARSONS, T. S. (Eds), **Biology of the Reptilia**, Vol.4. Londres: Academic Press, 1973. p. 201-264.

IUNGMAN, J.; PIÑA, C. I.; SIROSKI, P. Embryological development of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). **Genesis**, v. 46, p. 401-417, 2008.

JIANG, Z. H. I. J.; CASTOE, T. A.; AUSTIN, C. C.; BURBRINK, F. T.; HERRON, M. D.; MCGUIRE, J. A.; PARKINSON, C. A.; POLLOCK, D. D. Comparative mitochondrial genomics of snakes: Extraordinary rate dynamics and functionality of the duplicate control region. **Evolutionary Biology**, v. 7, p. 123, 2007.

- LANGILLE, R. M.; HALL, B. K. Development of the head skeleton of the Japanase Medaka, *Oryzias latipes* (Teleostei). **Journal of Morphology**, v. 193, p. 135-158, 1987.
- MABEE, P. M.; OTMSTEAD, K. L.; CUBBAGE, C. C. An experimental study of intraspecific variation, developmental, timing, and heterochrony in fishes. **Evolution**, v. 45, p. 2091-2106, 2000.
- MADER, D. R. **Reptile Medicine and Surgery**. 2 ed. Saint Louis: Saunders Elsevier, 2006. 547p.
- MAGNUSSON, W. E.; TAYLOR, J. A. A description of developmental stages in *Crocodylus porosus*, for use in adding eggs in the field. **Australian Wildlife Research**, v. 7, p. 479-485, 1980.
- MEYER, A.; ZARDOYA, R. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. **Annals Revolution Ecology Evolution Systematic**, v. 34, p. 311–338, 2003.
- MONTEIRO, L. R.; CAVALCANTI, M. J.; SOMMER III, H. J. S. Comparative ontogenetic shape changes in the skull of *Caiman* species (Crocodylia, Alligatoridae). **Journal of Morphology**, v. 231, p. 53-62, 1997.
- MONTEIRO, L. R.; SOARES, M. Allometric analysis of the ontogenetic variation and evolution of the skull in *Caiman Spix 1825* (Crocodylia: Alligatoridae). **Herpetologica**, v. 53, p. 62-69, 1997.
- MÜLLER, G. B.; ALBERCH, P. Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississippiensis*: Developmental invariance and change in the evolution of Archosaur limbs. **Journal of Morphology**, v. 203, p. 151-164, 1990.

MÜLLER J. Early loss and multiple return of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. **Naturwissenschaften**, v. 90, p. 473–476, 2003.

NAISH, D. Fossils explained: Crocodilians. **Geology Today**, v. 17, n. 2, p. 71-77, 2001.

NORTHCUTT, R. G.; GANS, C. The genesis of the neural crest and epidermal placodes: A reinterpretation of vertebral origins. **Q. Rev. Biol.** v. 58, p. 1-28, 1983.

POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A Vida dos Vertebrados**. 3 ed. São Paulo: Atheneu. 2003. 699 p.

RICHTSMEIER, J. T.; CORNER, B. D.; GRAUSZ, H. M.; CHEVERUD, J. M.; DANAHEY, S. E. The role of postnatal growth in the crab-eating macaque (*Macaca fascicularis*). **J. Hum. Evol.** v. 25, p. 1-30, 1993.

RIEPPEL, O. Studies of formation in reptiles III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara*, Jacquin (Reptilia, Squamata). **Fieldiana Zoologica**, v. 68, p.1-25, 1992.

RIEPPEL, O. Studies of skeleton formation in reptiles. v. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* DAUDIAN (Reptilia, Crocodylia). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 109, p. 301-325, 1993.

RIEPPEL, O. Studies on skeleton formation in reptiles: Implications for turtle relationships. **Zoology**, v. 98, p. 298–308, 1995.

RIEPPEL, O. Kontroversen innerhalb der Tetrapoda—Die Stellung der Schildkröten (Testudines). **Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin**, v. 43, p. 201–221, 2004.

RIEPPEL, O.; DE BRAGA, M. Turtles as diapsid reptiles. **Nature**, v. 384, p. 453–455, 1996.

RIEPPEL, O.; REISZ, R. R. The origin and early evolution of Turtles. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 30, p. 1-22, 1999.

SANTOS, S. A. **Dieta e nutrição de crocodilianos**. Corumbá: EMBRAPA-CPAP, 1997. 59p.

SCHOCH, R. R. Skull ontogeny: Developmental patterns of fishes conserved across major tetrapod clades. **Evolution & Development**, v. 8, p. 524-536, 2006.

SHEIL, C. A. Skeletal development of *Macrochelys temminckii* (Reptilia: Testudines: Chelydridae). **Journal of Morphology**, v. 263, p. 71–106, 2005.

ZARDOYA, R.; MEYER, A. The evolutionary position of turtles revised. **Naturwissenschaften**, v. 88, p. 193–200, 2001.

WEISEL, G. F. Early ossification in the skeleton of the sucker (*Catostomus macrocheilus*) and the guppy (*Poecilia reticulata*). **Journal of Morphology**, v. 121, p. 1-18, 1967.

WERNEBURG, I.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. Time of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. **Evolutionary Biology**, v. 9, p. 82, 2009.

YEH, J. The evolution of development: Two portraits of skull ossification in pipoid frogs. **Evolution**, v. 56, p. 2484-2498, 2002.

**CAPÍTULO 3 - ESQUELETOGÊNESE DOS OSSOS DA COLUNA
VERTEBRAL, COSTELAS, ESTERNO E ESQUELETO ABDOMINAL EM
EMBRIÕES DE *C. yacare* (DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA:
ALLIGATORIDAE)**

RESUMO – O conhecimento do padrão de desenvolvimento é de fundamental importância para o entendimento da ontogenia e filogenia. Assim, objetivou-se relatar a ontogenia dos ossos que compõem a coluna vertebral, costelas, esterno e esqueleto abdominal em embriões de *C. yacare*. O processo de ossificação da coluna vertebral ocorre no sentido crânio-caudal a partir dos 33 dias. As vértebras se formam a partir de centros de ossificação distintos para os centros, o arco e as apófises. O pró-atlas se forma a partir de dois centros de ossificação distintos que se fundem até o fim do período de incubação. A fusão dorsal dos processos transversos ocorre parcialmente aos 51 dias, dando origem ao diminuto esboço do processo espinhoso. No embrião de 57 dias a articulação entre as costelas, o sacral e o ílio não estava evidente. A morfologia e tamanho das vértebras caudais variam consideravelmente no sentido crânio-caudal. Todas apresentam os processos hemais e iniciam sua ossificação até os 48 dias. *C. yacare* apresenta um número variado de costelas abdominais, que se ossificam ainda durante o período embrionário.

Palavras-chave: Alizarina, gastralia, interclavícula, jacaré-do-Pantanal, ossificação.

**SKELETOGENESIS OF THE VERTEBRAL COLUMN BONES, RIBS,
STERNUM AND INDISCRPTIONAL RIBS IN EMBRYOS OF *C. yacare*
(DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA: ALLIGATORIDAE)**

ABSTRACT – Knowledge of the developmental pattern is fundamental importance for the understanding of ontogeny and phylogeny. Therefore, the objective was to report the ontogeny of the bones of the vertebral column, ribs, sternum and abdominal skeleton in embryos of *C. yacare*. The process of ossification of the vertebral column occurs in the craniocaudal direction by 33 days. The vertebrae are formed from separate ossification centers for the centers, the arch and the transverse processes. The proatlas is formed from two separate ossification centers that fuse to the end of the incubation period. The fusion of dorsal transverse process is partly to 51 days, giving rise to a small sketch of the spinous process. In the embryo of 57 days the link between the ribs, the sacrum and the ilium was not evident. The morphology and size of caudal vertebrae vary considerably in the craniocaudal direction. All have the hemal processes and initiate its ossification up to 48 days. *C. yacare* has a varied number of indiscriptional ribs, which ossify even during the embryonic period.

Palavras-chave: Alizarin, gastralia, interclavícula, ossification, Pantanal caiman.

INTRODUÇÃO

O esqueleto dos vertebrados é um componente anatômico dinâmico (WITHERS, 1992), que em diferentes espécies, pode apresentar funcionalidades relativamente distintas (BLOB, 2000). Dentre suas funções, destacam-se a de proteção e a capacidade de armazenamento de minerais, atribuindo-lhe rigidez, que associada a ligamentos e ao conjunto de músculos, possibilita a locomoção. Suas variações têm se sobreposto ao padrão geral que evoluiu gradativamente, sendo ele plástico o suficiente para responder aos hábitos particulares de cada animal (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

Os eventos de desenvolvimento que antecedem a diferenciação de células osteogênicas podem ocorrer em estágios de desenvolvimento iniciais. Importantes eventos de formação do esqueleto podem ocorrer de formas distintas através da ossificação intramembranosa ou endocondral. Neste último existe uma base cartilaginosa que se mineraliza a partir da matriz, ao contrário do padrão intramembranoso, onde a diferenciação em células ósseas ocorre diretamente do mesênquima, sem a formação intermediária de cartilagem. Tais diferenciações são caracterizadas por eventos específicos altamente harmônicos, cuja presença de fatores perturbadores inevitavelmente culminam com a perda da homeostase (HANKEN; HALL, 1988; WHITE et al., 2003; TAGARIELLO et al., 2005).

Cada grupo de animais apresenta peculiaridades ontogenéticas durante a formação de seu esqueleto, resultando na forma adulta, que atende as necessidades específicas dos mesmos (BURKE, 1989). Nos testudines por exemplo, o casco é uma característica evolutiva sinapomorfica altamente especializada, que faz deste um clado restrito (GILBERT et al., 2001; LEE, 1996; LI et al., 2008). Nos demais répteis, tais particularidades são menos conspícuas e, conseqüentemente, menos exploradas. O crânio, a coluna e as costelas dos crocodilianos, dentre outros, apresentam características particulares e pouco conhecidas. Tais modificações podem ser entendidas através do estudo ontogênico relacionado com o padrão evolutivo do táxon (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

Os crocodilianos brasileiros pertencem à família Alligatoridae, e estão dispersos em vários habitats, apresentando nichos similares, embora suas características morfológicas sejam distintas. *Caiman yacare*, o jacaré-do-Pantanal, apresenta uma alta densidade populacional e uma ampla distribuição no Pantanal Mato-grossense, onde ocupam uma variedade de ambientes (SANTOS, 1997). Eles tem despertado grande interesse pela sua criação em cativeiro, pois detém um potencial econômico notável, com uma excelente valorização econômica, principalmente de sua pele e carne, que atinge, principalmente no mercado internacional, valor agregado satisfatório (DA SILVEIRA et al., 1997; HOFFMANN; ROMANELLI, 1998; ROMANELLI; SCHMIDT, 2003; RIEDER et al., 2004).

A utilização sustentável da vida silvestre é considerada como ação estratégica para a conservação de ambientes naturais e a manutenção da biodiversidade. Torna-se então de fundamental importância, o entendimento dos processos ontogênicos, bem como os prováveis padrões de heterocronia nestes animais, haja vista que estes fornecerão subsídios para programas de criação e conservação desta espécie, além de corroborar com informações que auxiliarão na clínica, terapêutica e no entendimento de sua filogenia. Assim, objetivou-se relatar a ontogenia dos ossos que compõem a coluna vertebral, costelas, esterno e esqueleto abdominal em embriões de *C. yacare*.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta, descrição morfológica e processamento de embriões

Ovos de *C. yacare* adquiridos na área de reprodução da Fazenda Pousada das Araras, em Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil, sob licença número 021/2007 IBAMA/RAN foram mantidos em sistema de incubação semi-artificial com temperatura média de 32.3°C ($\pm$ 0,5°C). Os embriões foram removidos de seus ovos em intervalos regulares de três dias, o que permitiu manter a sequência ontogenética desde o primeiro dia de incubação natural até sua eclosão. Cada espécime foi fixado em solução de formol 10% e encaminhado ao Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres da

Universidade Federal de Uberlândia. Posteriormente foi realizado a diafanização por hidróxido de potássio (KOH 2%) e coloração dos ossos por Alizarina red S, conservando o material em glicerina segundo o método de Davis e Gore (1936).

Descrição dos resultados para ossificação e discussão da sequência ontogenética

Entre os embriões da coleção, a retenção de Alizarina red S no osso geralmente foi excelente, no entanto, em estágios iniciais, a formação óssea precoce não foi indicada pela coloração em alguns exemplares, mas sim pela textura diferenciada da estrutura óssea (RIEPPEL, 1993; SHEIL, 2005). Para a comparação do padrão de ossificação através das espécies aqui apresentadas, apenas a sequência relativa foi importante, e por isso, as diferenças nas abordagens técnicas através dos estudos não foram empecilho na investigação. Outrora, comparar a ontogenia entre os crocodilianos é difícil devido a escassez de informações acerca deste processo na maioria das espécies, não existindo relatos para espécies brasileiras. Outro agravante diz respeito às discrepâncias entre os vários estudos que relatam os estágios de desenvolvimento destes animais. Estes são decorrentes principalmente, da variação nos períodos de incubação dos ovos entre as diferentes espécies (DE SÁ, 1988). Por este motivo, a descrição dos resultados em *C. yacare* refere-se à sequência de ossificação, não pormenorizando assim prováveis estágios de desenvolvimento, embora existam os trabalhos como de Ferguson (1987) com *Alligator mississippiensis*, Magnussun e Taylor (1980) com *Crocodylus porosus*, lungman et al. (2008) com *Caiman latirostris*, dentre outros, que servem como subsídio para tais descrições.

Os espécimes foram examinados e a presença ou ausência de cada um dos elementos ósseos foram anotados para determinar a sequência ontogenética de eventos para a ossificação. Comparamos os dados obtidos para *C. yacare* com outros táxons adicionais além de crocodilianos, como lagartos e Testudines.

A relação evolutiva dos Testudines para outros amniotas permanece controversa (RIEPEL, 1995, 2004; RIEPEL; DE BRAGA, 1996; MEYER; ZARDOYA, 2003; MULLER, 2003; WERNEBURG; SANCHEZ-VILLAGRA, 2009). Alguns estudos recentes (ZARDOYA; MEYER, 2001; JIANG et al., 2007) têm apoiado a hipótese que as tartarugas são um grupo irmão dos Archosauromorpha (crocodilianos e as aves), por isso, apesar das conspícuas diferenças que podem ser averiguadas entre estes, a discussão aborda algumas características entre estes animais.

RESULTADOS

Vértebras cervicais:

A região cervical é composta por oito vértebras cuja forma das vértebras III-VIII é similar. O atlas diverge fortemente na morfologia, com um intercentro curto e dois arcos neurais, e o axis possui um processo odontóide e um grande centro vertebral. A retenção de Alizarina red S foi evidente no sentido crânio-caudal aos 33 dias, outrora, o intercentro do atlas apresentou centro de ossificação apenas aos 48 dias. O desenvolvimento dos arcos neurais foi observado pela primeira vez aos 42 dias a partir de dois centros de ossificação que não se fundem completamente durante o período de incubação. Dele se desenvolvem o primórdio dos processos articulares com 51 dias. O pró-atlas se forma a partir de dois centros de ossificação distintos que surgem aos trinta e três dias. Estes se fundem até o fim do período de incubação (Figuras 1 e 2).

Vértebras dorsais e costelas:

Quinze vértebras dorsais estão presentes na coluna vertebral de *C. yacare*, todas com morfologia similar. À semelhança das vértebras cervicais, o centro de todas as vértebras dorsais começa a ossificação cedo, aos 33 dias, seguindo o mesmo gradiente crânio-caudal (Figura 1). Os processos transversos se desenvolvem a partir de centros de ossificação distintos que se coram com Alizarina red S aos 42 dias. A fusão entre os centros de ossificação do centro vertebral e dos processos transversos ocorre somente em indivíduos

adultos, haja vista que nos embriões existe apenas uma união evidenciada pela presença de uma forte sutura. A fusão dorsal dos processos transversos ocorre parcialmente aos 51 dias, dando origem ao diminuto esboço do processo espinhoso (Figura 2).

As costelas dorsais iniciam sua ossificação aos 33 dias com a inconspícua retenção de Alizarina red S da segunda a sexta costelas. O gradiente de retenção intensifica-se aos 36 dias, quando as nove primeiras costelas possuem centros de ossificação marcados. O tubérculo e capítulo das mesmas são visíveis a partir do 42º dia. No final do período de incubação a morfologia da articulação com as vértebras está evidente, assim como as estruturas bem ossificadas.

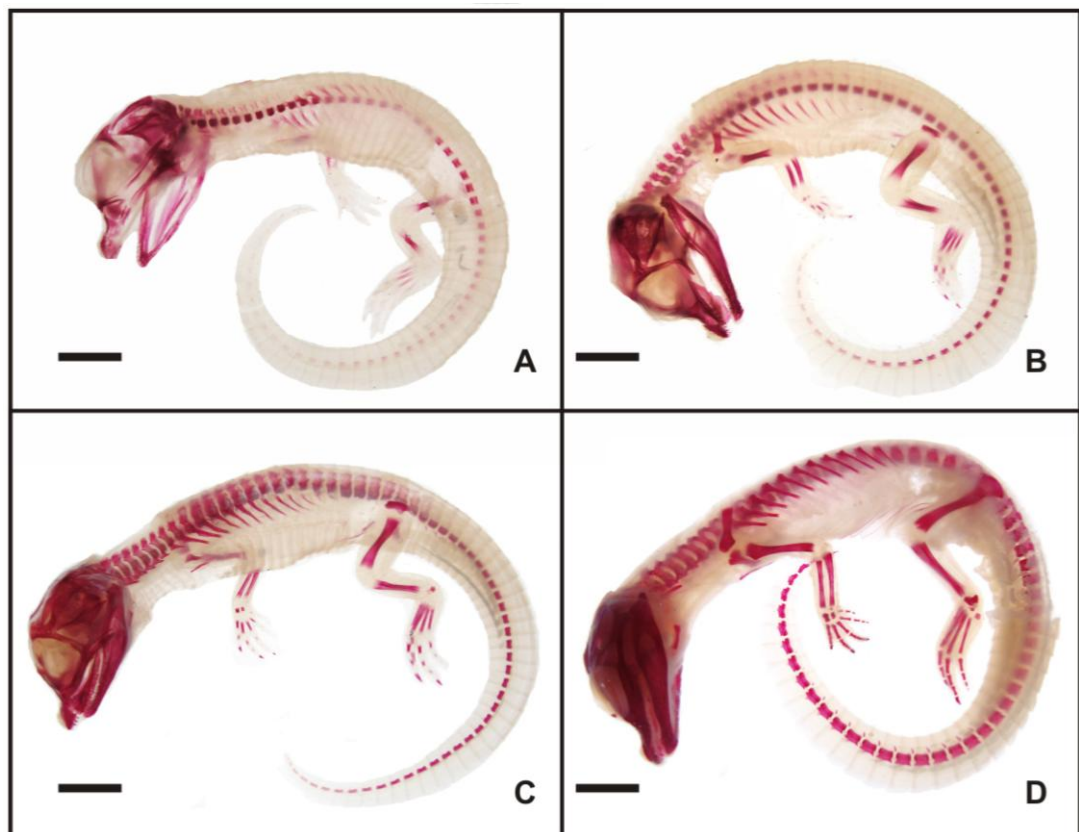


Figura 1: Fotografias da sequência de desenvolvimento de *C. yacare*. Vista lateral. **A**, 42 dias; **B**, 45 dias; **C**, 51 dias; **D**, 54 dias de incubação.

Vértebras sacrais e costelas:

Há duas vértebras sacrais, cada uma articulando com uma costela sacral correspondente. O centro vertebral e os arcos neurais se assemelham aqueles da região dorsal. A ossificação do centro vertebral teve início também aos 33 dias, outrora com menor retenção de Alizarina red S devido o padrão crânio-caudal de ossificação (Figura 1) Os arcos estavam corados aos 39 dias e as costelas sacrais iniciaram sua ossificação aos 42 dias. Nos espécimes em que estão mais ossificadas, a morfologia das costelas não muda significativamente. No embrião de 57 dias a articulação entre as costelas, o sacral e o ílio não estava evidente, entretanto, o gradiente de ossificação estava bastante avançado (Figura 3).

Vértebras caudais:

Geralmente, entre 37 e 39 vértebras caudais são reconhecidas, no entanto, existe uma variação significativa entre os diversos crocodilianos. Sua morfologia e tamanho variam consideravelmente no sentido crânio-caudal (Figura1). O centro vertebral e arcos neurais são indistinguíveis naquelas vértebras mais caudais. Aos 48 dias todos os centros vertebrais mostraram um gradiente crânio-caudal da ossificação. O centro possui apófises transversos pequenos e curtos que se coraram com Alizarina red S aos 57 dias de incubação, sendo também evidenciados os processos hemais nas vértebras mais craniais.

Costelas abdominais

Todas as costelas estão formadas até o momento da eclosão, assim como aquelas que se ossificam na parede abdominal. Estas costelas, ditas abdominais, são de número variável, e se formam a partir de um centro de ossificação único, mas em pares tangentes e ipsilaterais, e se unem em forma de 'V' com ápice direcionado cranialmente. Contatam seu colateral na linha mediana. Seu desenvolvimento é inconspícuo no embrião de 42 dias. Aos 57 dias o par caudal retém visualmente mais corante que os demais.

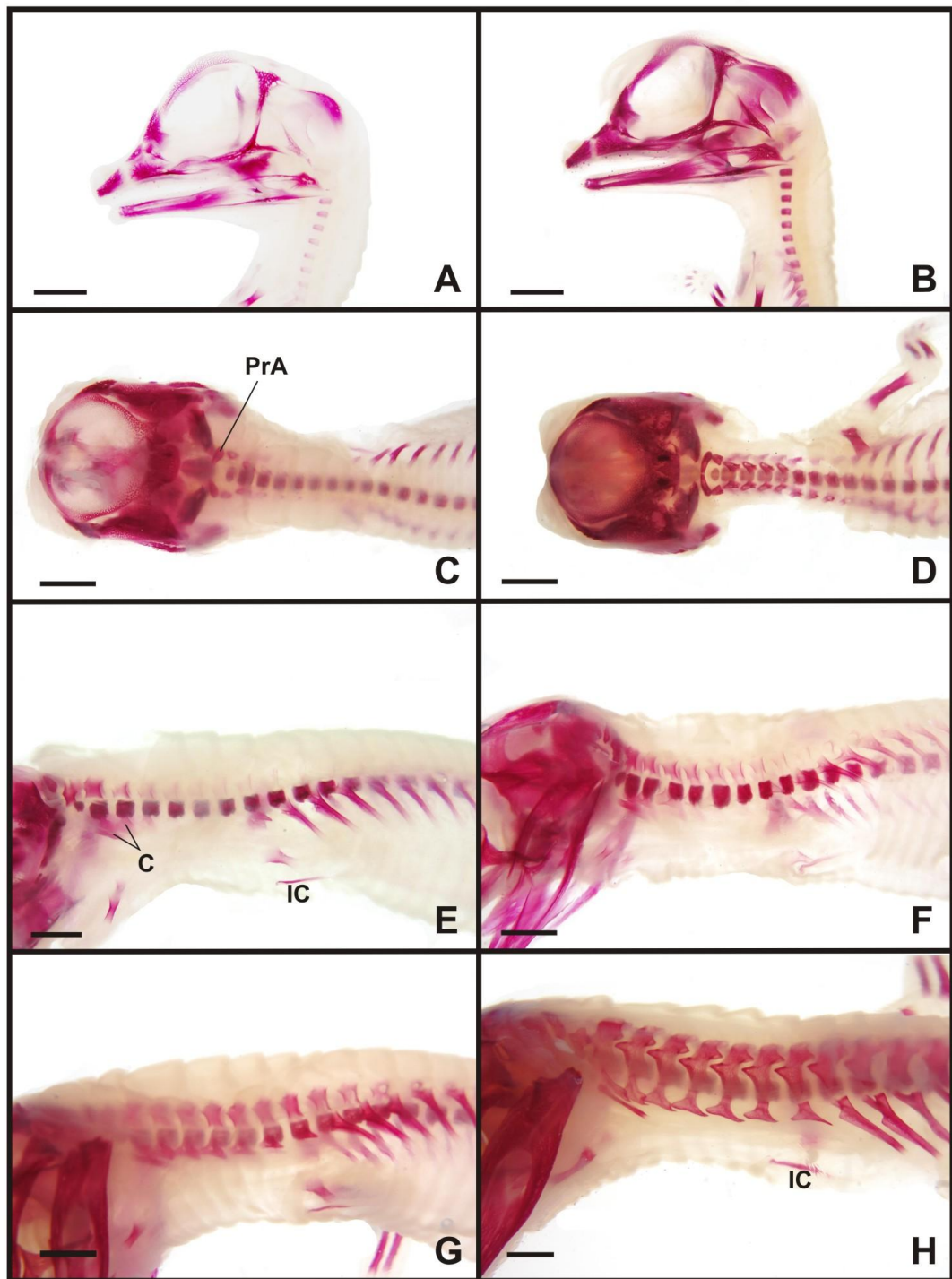


Figura 2: Fotografias da sequência de desenvolvimento das vértebras e costelas cervicais de *C. yacare*. **A**, 36 dias; **B**, 39 dias; **C**, 42 dias; **D** e **E**, 45 dias; **F**, 48 dias; **G**, 51 dias; **H**, 57 dias de incubação. C, costelas; IC, interclavícula; PrA, próatlás. Barra 1 cm.

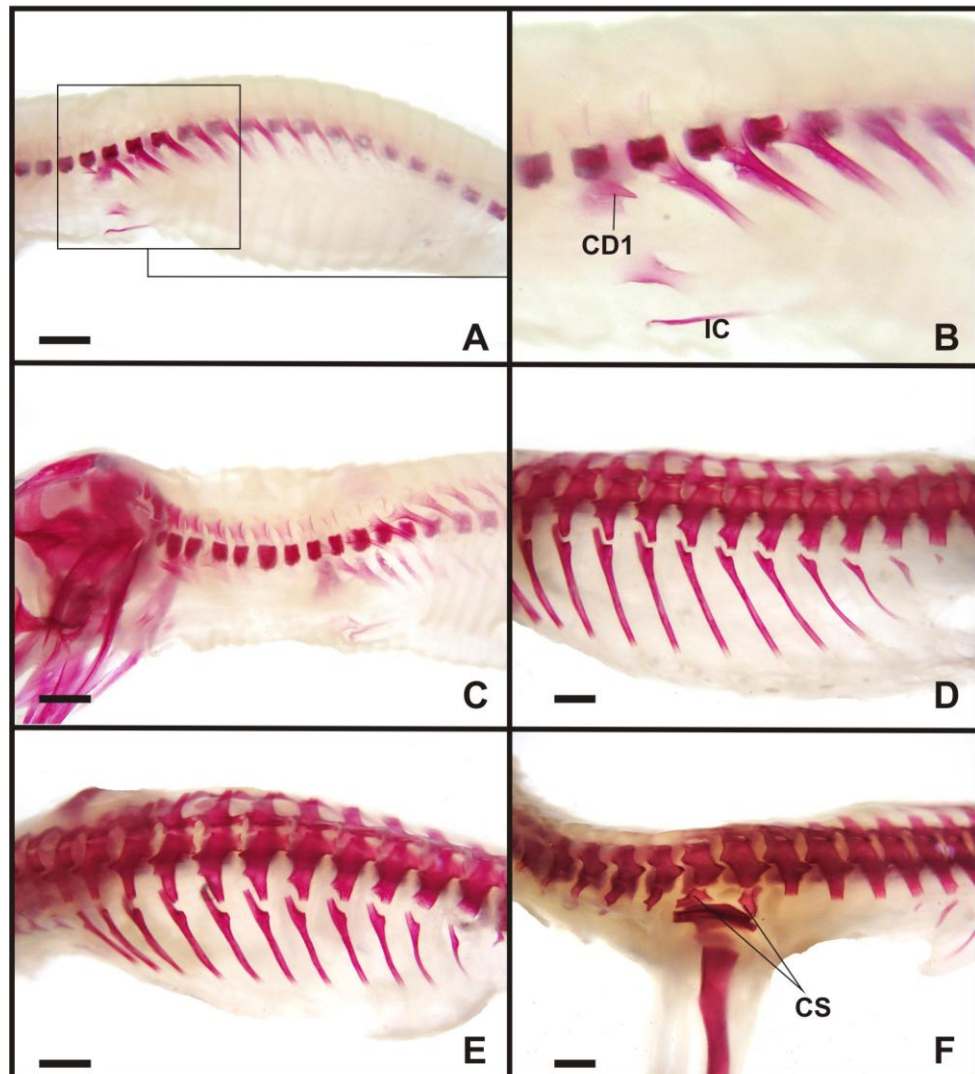


Figura 3: Fotografias da sequência de desenvolvimento das vértebras e costelas de *C. yacare*. **A e B**, 39 dias; **C**, 42 dias; **D**, 45 dias; **E**, 51 dias; **F**, 57 dias de incubação. CD1, primeira costela dorsal; CS, costela sacral; IC, interclavícula. Barra 1 cm.

DISCUSSÃO

Em *C. yacare*, assim como nos répteis em geral, as vértebras são procélicas, com a presença de arcos hemais apenas na região caudal. Existem duas vértebras sacrais que sustentam a pelve e a articulação da coluna vertebral com o crânio ocorre por um côndilo único que se movimenta com o

atlas (ROMER, 1956; HILDEBRAND; GOSLOW, 2006). Acima do côndilo occipital está presente o pró-atlas, característica de alguns tetrápodes, resultado da incorporação de algumas vértebras ao crânio nos vertebrados primitivos, que pode se fundir a alguma estrutura adjacente ou ainda, como em *C. yacare*, permanecer livre.

Os centros das vértebras cervicais são os primeiros a se ossificar em *C. yacare*, como ocorre em *A. mississippiensis* (RIEPEL, 1993), apresentando um padrão crânio-caudal, como em todos os outros tetrápodes (CARROLL; CHORN, 1995). A formação das costelas segue o mesmo padrão que as vértebras, onde é conspícuo o gradiente crânio-caudal. Os centros vertebrais em *A. mississippiensis* estão ossificados mais cedo que em *C. yacare*.

No momento do nascimento todos os elementos estão bem ossificados, embora os processos transversos não estejam fundidos com o centro vertebral, principalmente as costelas sacrais, que nos crocodilianos se fundem apenas na vida adulta. Outrora, na comparação com *A. mississippiensis*, nota-se um discreto avanço nos processos de ossificação em relação a *C. yacare*, haja vista a presença de mais estruturas ossificadas e em processo de ossificação mais avançado neste. Vários fatores, principalmente aqueles relacionados ao tempo de incubação e a temperatura podem ter influenciado para a variação na cronologia entre estes crocodilianos.

As costelas sacrais e os processos transversos das vértebras dorsais e caudais se formam por centros de ossificação separados e se fundem posteriormente. A formação destas estruturas por meio de centros de ossificação separados é uma característica pleisiomórfica com os lagartos (CURRIE; CARROLL, 1984; GAUTHIER et al., 1988; LAURIN, 1991). Em crocodilos jovens, Testudines e *Sphenodon* os processos transversos encontram-se separados das vértebras, sendo considerados homólogos as costelas. Para crocodilianos, Higgins (1923), demonstrou uma relação de homologia, discordando de Huene (1908), que observou em indivíduos jovens o processo transversal suturado a vértebra, assim como em alguns lagartos. Em *C. yacare* definitivamente esta estrutura se desenvolve a partir de um centro de ossificação diferente, outrora, este se funde ao centro vertebral

durante a esqueletogênese. Assim, uma conclusão com base nestas informações é ainda contraditória devido a complexidade dos padrões ontogênicos durante a osteogênese. O alongamento do processo transversal nas vértebras dorsais não é conhecido em outros répteis, sendo relatado como uma característica sinapomórfica nos Archosauria (BENTON, 1985).

O esqueleto abdominal é relativamente desconhecido devido sua limitada ocorrência nos vertebrados modernos (TORRES-CARVAJAL, 2004). As costelas abdominais estão presentes em *C. yacare*, sendo uma característica dos crocodilianos vivos, lagartos e tuatara, embora o plastrão dos Testudines também possa ser considerado derivado desta estrutura (DEVOS, 1938; GILBERT et al., 2001). O esqueleto abdominal é considerado uma característica pleisiomórfica nos tetrápodes (ROMER, 1956; BAUR, 1889, 1897), e possivelmente derivado da escamação da face ventral dos peixes Sarcopterygian.

Elas estão presentes em número e morfologia variadas entre as espécies, sendo relatados de oito a vinte e um pares. Pequenos animais possuem normalmente menos ossos, não existindo correlação com o número de vértebras (CLAESSENS, 2004). Segundo Claessens (2004), as costelas abdominais em crocodilianos são ossificações no tendão do músculo reto abdominal e não ossificação dérmica, informação que não podemos confirmar devido à falta de informações acerca desta característica. Segundo Patterson (1997) esses ossos apresentam desenvolvimento diferente dos demais, e portanto não são homólogos. Voeltzkow e Döderlein (1901) e Howes e Swinnerton (1901) demonstraram que estes elementos se desenvolvem de forma intramembranosa em *Crocodylus* e *Sphenodon*. O desenvolvimento destas em *C. niloticus* foi observado a partir de dez fileiras, das quais oito se desenvolvem, sendo que as duas primeiras atrofiam. Mas esse número varia entre os Crocodylia, estando em *C. yacare* presentes normalmente seis pares que se ossificam tardiamente.

Tradicionalmente sua função foi atribuída a suporte (ROMER, 1956; HOLTZ; BRETT-SURMAN, 1997), mas a perda destas estruturas acarretaria em uma menor proteção do abdômen nas linhagens que não mais apresentam

esta característica. Assim, sua importância como componente passivo no aparato respiratório, prevenindo o colapso das vísceras, seja mais plausível. Esta afirmação é suportada se observarmos que todos os outros vertebrados que perderam estas estruturas possuem diferentes mecanismos para prevenir o colapso abdominal e auxiliar na respiração, como o diafragma nos mamíferos (LAMBE, 1917; PAUL, 1988).

O esterno é uma estrutura que pouco contribui para o entendimento dos processos evolutivos nos vertebrados. Nos répteis como em *A. mississippiensis* e *C. yacare* existe apenas um elemento ossificado na região mediana da cartilagem esternal denominado interclavícula, que inicia sua ossificação juntamente com os demais elementos do pós-crânio (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

CONCLUSÕES

A coluna vertebral e costelas em *C. yacare* se ossifica crânio-caudalmente como em demais grupos de vertebrados. Sua anatomia óssea fornece informações filogenéticas para o grupo. A sequência de ossificação não apresenta variações substanciais em relação aos demais crocodilianos. A presença do esqueleto abdominal é uma característica pleisiomórfica e possivelmente sua função está associada a mecânica respiratória. O esterno é uma estrutura que pouco contribui para o entendimento dos processos evolutivos nos vertebrados.

REFERÊNCIAS

BAUR, G. *Palaeohatteria* Crednar, and the Proganosauria. **American Journal of Science**, v. 37, n. 3, p. 310-313, 1889.

BAUR, G. Ueber die systematische Stellung der Microsaurier. **Anatomischer Anzeiger**, v. 14, p. 148-151, 1897.

BENTON, M. J. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 84, p. 97-164, 1985.

BLOB, R. W. Interspecific scaling of the hindlimb skeleton in lizards, crocodilians, felids and canids: does limb bone shape correlate with limb posture? **Journal of Zoology**, London, v. 250, p. 507-531, 2000.

BURKE, C. A. Development of the turtle carapace: Implications for the evolution of a novel Bauplan. **Journal of Morphology**, v. 199, p. 363-378, 1989.

CARROL, R.; CHORN, J. Vertebral development in the oldest microsauro and the problem of "Lepospondyl" relationships. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 15, n. 1, p. 37-56, 1995.

CLAESSENS, L. P. A. M. Dinosaur gastralia: Origin, morphology and function. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 1, p. 89-106, 2004.

CURRIE, P. J.; CARROL, R. Ontogenetic changes in the eosuchian reptile *Thadeosaurus*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 4, p. 68-84, 1984.

DA SILVEIRA, R.; MAGNUSSON, W. E.; CAMPOS, Z. M. Monitoring the distribution, abundance and breeding areas of *Caiman crocodilus crocodilus* and *Melanosuchus niger* in the Anavilhanas archipelago, Central Amazônia, Brazil. **Journal of Herpetology**, Athens.,v. 31, n. 4, p. 514-520. 1997.

DAVIS, D. D.; GORE, U. R. Clearing and staining skeleton of small vertebrates. **Field museum of natural history**, Chicago, v. 4, p. 3-15, 1936.

DE SÁ, R. O. Chondrocranium and ossification sequence of *Hyla lanciformis*. **Journal of Morphology**, v. 195, p. 345-355, 1988.

DE VOS, C. M. The inscriptional ribs of *Liopelma* and their Bearing upon the problem of abdominal ribs in Vertebrata. **Anatomischer Anzeiger**, v. 87, p. 49-112, 1938.

FERGUSON, M. W. J. Post-laying stages of embryonic development in crocodilians: In: WEBB, G. J. W.; MANOLIS, S. C.; WHITEHEAD, P. J. (ed) Wildlife management: **Crocodiles and alligators**. Chipping Norton, NSW: Surrey Beatty & Sons. 1987. p. 427-444.

GAUTHIER, E. R.; DEQUEIROZ, K. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In: GAUTHIER, E. R.; PREGILL, G. (ed) **Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. Stanford: Stanford University Press, p. 15-98, 1988.

GILBERT, S. F.; LOREDO, G. A.; BRUKMAN, A.; BURKE, A. C. Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. **Evolution and Development**, v. 3, n. 2, p. 47-58, 2001.

HANKEN, J.; HALL, B. K. Skull development during anuran metamorphosis: I. Early development of the first three bones to form – The exoccipital, the parasphenoid, and the frontoparietal. **Journal of Morphology**, v. 195, p. 247-256, 1988.

HIGGINS, G. M. Development of the primitive reptilian vertebral column, as shown by a study of *Alligator mississippiensis*. **American Journal of Anatomy**, v. 31, p. 373-395, 1923.

HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. E. **Análise da estrutura dos vertebrados**. 2 ed. São Paulo: Atheneu. 2006. 637 p.

HOFFMANN, F. L.; ROMANELLI, P. F. Análise microbiológica da carne de jacaré do pantanal (*Caiman crocodilus yacare*). **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 18, n. 3, 1998.

HOLTZ, T. R.; BRETT-SURMAN, M. K. The osteology of the dinosaur. In: FARLOW, J. O.; BRETT-SURMAN, M. K. (ed) **The Complete Dinosaur**. Bloomington: Indiana University Press, p. 78-91, 1997.

HOWES, G. B.; SWINNERTON, H. H. On the development of the skeleton of the Tuatara, *Shenodon punctatus* with remarks on the egg, on the hatching and on the hatched young. **Transactions of the Zoological Society of London**, v. 16, p. 1-86, 1901.

HUENE, F. V. Ein Beitrag zur Beurteilung der Sacralrippen. **Anatomischer Anzeiger**, v. 33, p. 373-381, 1908.

IUNGMAN, J.; PIÑA, C. I.; SIROSKI, P. Embryological development of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). **Genesis**, v. 46, p. 401-417, 2008.

JIANG, Z. H. I. J.; CASTOE, T. A.; AUSTIN, C. C.; BURBRINK, F. T.; HERRON, M. D.; MCGUIRE, J. A.; PARKINSON, C. A.; POLLOCK, D. D. Comparative mitochondrial genomics of snakes: Extraordinary rate dynamics and functionality of the duplicate control region. **Evolutionary Biology**, v. 7, p. 123, 2007.

LAMBE, L. M. The Cretaceous carnivorous dinosaur *Gorgosaurus*. **Geological Survey of Canada**, v. 100, p. 1-84, 1917.

LEE, M. S. Y. Correlated progression and the origin of turtles. **Nature**, London, v. 379, p. 812-815, fev. 1996.

LAURIN, M. The osteology of a loxwe Permian eosuchian from Texas and a review of diapsid phylogeny. **Zoology Journal of The Linnean Society of London**, v. 101, p. 59-95, 1991.

LI, C.; WU, X.; RIEPPEL, O.; WANG, L.; ZHAO, L. An ancestral turtle from the late Triassic of the southwestern China. *Nature*, London, v. 456, p. 497-501, nov. 2008.

MAGNUSSON, W. E.; TAYLOR, J. A. A description of developmental stages in *Crocodylus porosus*, for use in adding eggs in the field. **Australian Wildlife Research**, v. 7, p. 479-485, 1980.

MEYER, A.; ZARDOYA, R. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 34, p. 311–338, 2003.

MÜLLER J. Early loss and multiple return of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. **Naturwissenschaften**, v. 90, p. 473–476, 2003.

PATTERSON, C. Cartilage bones, dermal bones and membrane bones, or the exoskeleton versus the endoskeleton. In: ANDREWS, S. M.; MILES, R. S.; WALKER, A. D. (ed). **Problems in Vertebrate Evolution**. London: Academic Press. p. 77-121, 1997.

PAUL, G. S. **Predatory Dinosaur of the World**. New York: Simon and Schuster, 1988. 464p.

RIEDER, A.; MELO, E. A. S.; BORGES, M. F.; BORGES, R. C. P.; IGNÁCIO, A. R. A.; CAMACHO, A. C. Relações biométricas de jacarés (*Caiman crocodilus yacare*) criados em sistema de cativeiro, Cáceres, Alto Pantanal, Mato Grosso, Brasil. **IV Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal – Corumbá/MS**, nov. 2004.

RIEPPEL, O. Studies of skeleton formation in reptiles. v. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* DAUDIAN (Reptilia, Crocodylia).

Zoological Journal of the Linnean Society, v. 109, p. 301-325, 1993.

RIEPPEL, O. Studies on skeleton formation in reptiles: Implications for turtle relationships. **Zoology**, v. 98, p. 298–308, 1995.

RIEPPEL, O. Kontroversen innerhalb der Tetrapoda—Die Stellung der Schildkröten (Testudines). **Sitzungsberichte der Gesellschaft**

Naturforschender Freunde zu Berlin, v. 43, p. 201–221, 2004.

RIEPPEL, O.; DEBRAGA, M. Turtles as diapsid reptiles. **Nature**, v. 384, p. 453–455, 1996.

ROMANELLI, P. F.; SCHMIDT, J. Estudo do aproveitamento das vísceras do jacaré do pantanal (*Caiman crocodilus yacare*) em farinha de carne. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 23, 2003.

ROMER, A. S. **Osteology of the Reptiles**. Chicago: Chicago University Press, 1956, 468 p.

SANTOS, S. A. **Dieta e nutrição de crocodilianos**. Corumbá: EMBRAPA-CPAP, 1997. 59p.

SHEIL, C. A. Skeletal development of *Macrochelys temminckii* (Reptilia: Testudines: Chelydridae). **Journal of Morphology**, v. 263, p. 71–106, 2005.

TAGARIELLO, A.; SCHLAUBITZ, S.; HANKELN, T.; MOHRMANN, G.; STELZER, C.; SCHWEIZER, A.; HERMANN, P.; LEE, B.; SCHMIDT, E. R.; WINTERPACHT, A.; ZABEL, B. Expression profiling of human fetal growth plate

cartilage by EST sequencing. **Matrix Biology**, Stuttgart, v. 24, p. 530 – 538, 2005.

TORRES-CARVAJAL, O. The abdominal skeleton of Tropidurid lizards (Squamata: Tropiduridae). **Herpetologica**, v. 60, n. 1, p. 75-83, 2004.

VOELTZKOW, A.; DÖDERLEIN, L. Beiträge zur entwicklungsgeschichte der reptilian III. Zur frage nach der Bildung der Bauchrippen. Abhandlungen der senckenbergischen Naturforschenden Gersellschaft, v. 26, p. 313, 336, 1901.

ZARDOYA, R.; MEYER, A. The evolutionary position of turtles revised. **Naturwissenschaften**, v. 88, p. 193–200, 2001.

WERNEBURG, I.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. Time of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. **Evolutionary Biology**, v. 9, p. 82, 2009.

WHITE, D. G.; HERSHEY, H. P.; MOSS, J. J.; DANIELS, H.; TUAN, R. S.; BENNETT, V.D. Functional analysis of fibronectin isoforms in chondrogenesis: Full-length recombinant mesenchymal fibronectin reduces spreading and promotes condensation and chondrogenesis of limb mesenchymal cells. **Differentiation**, Berlin, v. 71, p.251–261, 2003.

**CAPÍTULO 4 - ESQUELETOGÊNESE DA CINTURA PEITORAL E
MEMBROS TORÁDICOS EM EMBRIÕES DE *Caiman yacare* (DAUDIN,
1802) (CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE)**

RESUMO – Embriões de *Caiman yacare* foram coletados e submetidos ao protocolo de diafanização e coloração de ossos com intuito de analisar os padrões ontogênicos de ossificação do esqueleto da cintura peitoral e membros torácicos. O arcabouço ósseo da cintura e dos membros torácicos de *C. yacare* inicia sua ossificação a partir do trigésimo dia de incubação com a presença de retenção de corante nos ossos coracóide, escápula, úmero, rádio e ulna. Durante o desenvolvimento embrionário, a mão de *C. yacare* possui quatro ossos no carpo, o radial do carpo, o ulnar do carpo, o pisiforme do carpo e o distal do carpo. Sua ossificação começa a partir dos 39 dias de incubação com o osso radial do carpo, depois o ulnar do carpo e mais tarde, aos 54 dias, o pisiforme do carpo e distal do carpo. Cada mão possui cinco metacarpos (MC) e 14 falanges, sendo duas nos dedos I e V, três nos dedos II e IV e quatro no dedo III (fórmula falângica 2:3:4:3:2). A ossificação nos metacarpos inicia-se aos 27 dias de seguindo a seqüência MCII=MCIII=MCIV>MCI>MCV. As primeiras falanges iniciaram o processo de ossificação ao trigésimo sexto dia e segue até o último dia de incubação. A seqüência de ossificação para as falanges proximais foi FPI=FPII=FPIII> FPIV=FPV, para as falanges médias FMII>FMpIII>FMdIII>FMIV e para as falanges distais FDI>FDII>FDIII>FDV>FDIV, sendo o padrão ontogênico para os ossos da mão de *C. yacare* diferente de outros répteis, outrora com algumas similaridades.

Palavras-chave: Alizarina, ossificação, jacaré-do-Pantanal, morfologia, répteis.

**SKELETOGENESIS OF THE PECTORAL GIRDLE AND FORELIMBS IN
EMBRYOS OF *Caiman yacare* (DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA,
ALLIGATORIDAE)**

ABSTRACT – Embryos of *Caiman yacare* were collected and subjected to the bone diaphanization and staining protocol in order to analyze the ontogenetic patterns of ossification of the pectoral girdle and forelimb skeleton. The osseous framework of the girdle and forelimbs of *C. yacare* begins to ossify starting at 30 days of incubation, with the presence of dye retention in the scapula, coracoids, humerus, radius and ulna bones. During embryonic development, the forepaw of *C. yacare* has four bones in the carpus, the radial, ulnar, pisiform and carpal distal bone. Their ossification begins at 39 days of incubation with the radial, followed by the ulnar, and at 54 days, the pisiform and the distal carpal. Each forepaw has 5 metacarpi (MC) and 15 phalanges, two in digits I and V, three in digits II and IV, and four in digit III (phalangeal formula 2:3:4:3:2). Ossification of the metacarpi starts at 27 days of incubation, following the sequence MCII=MCIII=MCIV>MCI>MCV. The first phalanges begin the process of ossification on day 36, continuing up to the last day of incubation. The sequence of ossification of the proximal phalanges (PP) is PPI=PPII=PPIII>PPIV=PPV, that of the medial phalanges (MP) is MPPII>MPpIII>MPdIII>MPPIV, and that of the distal phalanges (DP) is DPI>DPPII>DPPIII>DPV>DPPIV. The ontogenetic pattern of the bones of the forepaw of *C. yacare* generally differs from that of other reptiles, although there are some similarities.

Key-words: Alizarin, ossification, morphology, Pantanal caiman, reptiles.

INTRODUÇÃO

O arcabouço interno e articulado dos vertebrados é único no reino animal, sendo os elementos esqueléticos bastante diversos morfológica e arquiteturalmente (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006; WHITE et al., 2003). Sua anatomia é suficientemente conservativa a ponto de seu padrão geral mostrar as linhas filogenéticas dos tetrápodes. Amplas variações têm se sobreposto ao padrão geral que evoluiu gradativamente, seguindo um intrincado sistema de características em um padrão dinâmico e muitas vezes mal definido, outrora o esqueleto tem sido plástico o suficiente para responder aos hábitos particulares de cada animal (BURKE; ALBERCH, 1985; SHUBIN; ALBERCH, 1986; WITHERS, 1992; COATES, 1994; BLOB, 2000; FABREZI et al., 2007;).

Os modelos de ossificação do esqueleto de alguns répteis são conhecidos. Estudos iniciais forneceram dados acerca deste padrão em poucos destes animais. Mãos e pés são convenientemente caracteres de difícil estudo onto e filogenico, haja vista a existência de uma grande variabilidade de fenótipos com discreto e similar desenvolvimento entre os vertebrados. Estes elementos anatômicos são componentes complexos que sofreram inúmeras variações ao longo da evolução, principalmente a respeito do modo de locomoção (HINCHIFFE, 1994; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2007a).

Estudos ontogenéticos que abordam a condrogênese e a sequência de ossificação são de grande interesse para compreensão da evolução dos sistemas morfológicos. Várias pesquisas contribuíram, a partir de seqüências de formação do esqueleto, com subsídios para o entendimento do papel da ontogenia nas mudanças evolutivas com base em análises filogenéticas e heterocrônicas, sendo a descrição de possíveis transformações ontogênicas essencial para a compreensão do padrão de desenvolvimento.

Vários segmentos da ciência tem se preocupado em estudar os mais diversos e variados organismos do planeta, contribuído com subsídios importantes para o conhecimento da anatomia, evolução, filogenia e embriologia, por exemplo, do aparelho locomotor dos vertebrados. Com esta finalidade numerosos estudos têm descrito a ontogenia do esqueleto de

diversos animais como *Alligator mississippiensis* (RIEPPEL, 1993b; TUMARKIN-DERATZIAN et al., 2007) *Lacerta agilis exigua* (RIEPPEL, 1994b) *Discoglossus pictus* (FABREZI, 1992; 1993) e *Podocnemis expansa* (SANTOS; VIEIRA, 2007; VIEIRA; SANTOS, 2007; VIEIRA et al., 2009), sendo ainda escassos trabalhos que relatem a anatomia e o desenvolvimento dos crocodilianos brasileiros.

Aqui, nós fornecemos uma sequência detalhada dos eventos de formação dos ossos da cintura peitoral, membros torácicos e da mão em embriões de *Caiman yacare*, com objetivo de descrever também possíveis alterações morfológicas que ocorram durante todo o período embrionário, visto a importância de dados ontogênicos na interpretação dos novos fósseis que documentam a evolução dos Archosauria, uma vez que este estudo também fornece dados relevantes para futuras análises filogenéticas.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta, descrição morfológica e processamento de embriões

Ovos de *C. yacare* adquiridos na área de reprodução da Fazenda Pousada das Araras, em Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil, sob licença número 021/2007 IBAMA/RAN foram mantidos em sistema de incubação semi-artificial com temperatura média de 32.3°C ($\pm$ 0,5°C). Os embriões foram removidos de seus ovos em intervalos regulares de três dias, o que permitiu manter a sequência ontogenética desde o primeiro dia de incubação natural até sua eclosão. Cada espécime foi fixado em solução de formol 10% e encaminhado ao Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres da Universidade Federal de Uberlândia. Posteriormente foi realizado a diafanização por hidróxido de potássio (KOH 2%) e coloração dos ossos por Alizarina red S, conservando o material em glicerina segundo o método de Davis e Gore (1936).

Descrição dos resultados para ossificação e discussão da sequência ontogenética

Entre os embriões da coleção, a retenção de Alizarina red S no osso geralmente foi excelente, no entanto, em estágios iniciais, a formação óssea precoce não foi indicada pela coloração em alguns exemplares, mas sim pela textura diferenciada da estrutura óssea (RIEPPPEL, 1993a; SHEIL, 2005). Para a comparação do padrão de ossificação através das espécies aqui apresentadas, apenas a sequência relativa foi importante, e por isso, as diferenças nas abordagens técnicas através dos estudos não foram empecilho na investigação. Outrora, comparar a ontogenia entre os crocodilianos é difícil devido a escassez de informações acerca deste processo na maioria das espécies, não existindo relatos para espécies brasileiras. Outro agravante diz respeito às discrepâncias entre os vários estudos que relatam os estágios de desenvolvimento destes animais. Estes são decorrentes principalmente, da variação nos períodos de incubação dos ovos entre as diferentes espécies (DE SÁ, 1988). Por este motivo, a descrição dos resultados em *C. yacare* refere-se à sequência de ossificação, não pormenorizando assim prováveis estágios de desenvolvimento, embora existam os trabalhos como de Ferguson (1987) com *Alligator mississippiensis*, Magnussun e Taylor (1980) com *Crocodylus porosus*, lungman et al. (2008) com *Caiman latirostris*, dentre outros, que servem como subsídio para tais descrições.

Os espécimes foram examinados e a presença ou ausência de cada um dos elementos ósseos foram anotados para determinar a sequência ontogenética de eventos para a ossificação. Comparamos os dados obtidos para *C. yacare* com outros táxons adicionais além de crocodilianos, como lagartos e Testudines.

A relação evolutiva dos Testudines para outros amniotas permanece controversa (RIEPPPEL, 1995, 2004; RIEPPPEL; DE BRAGA, 1996; MEYER; ZARDOYA, 2003; MULLER, 2003; WERNEBURG; SANCHEZ-VILLAGRA, 2009). Alguns estudos recentes (ZARDOYA; MEYER, 2001; JIANG et al., 2007) têm apoiado a hipótese que as tartarugas são um grupo irmão dos Archosauromorpha (crocodilianos e as aves), por isso, apesar das conspícuas diferenças que podem ser averiguadas entre estes, a discussão aborda algumas características entre estes animais.

RESULTADOS

Ossificação da cintura peitoral e membros torácicos

A cintura peitoral desenvolve-se a partir de uma estrutura dupla, composta pelo coracóide (ventral) e escapula (dorsal). Nos primeiros embriões examinados, o cingulo peitoral corresponde em grande parte ao primórdio cartilaginoso. Somente com trinta dias é detectado retenção de corante Alizarina red S, indicando o início da ossificação. Estes ossos se desenvolvem como uma larga lâmina ventral e outra dorsal. Onde a escápula apresenta gradiente de coloração mais intenso que o coracóide (Figura 1).

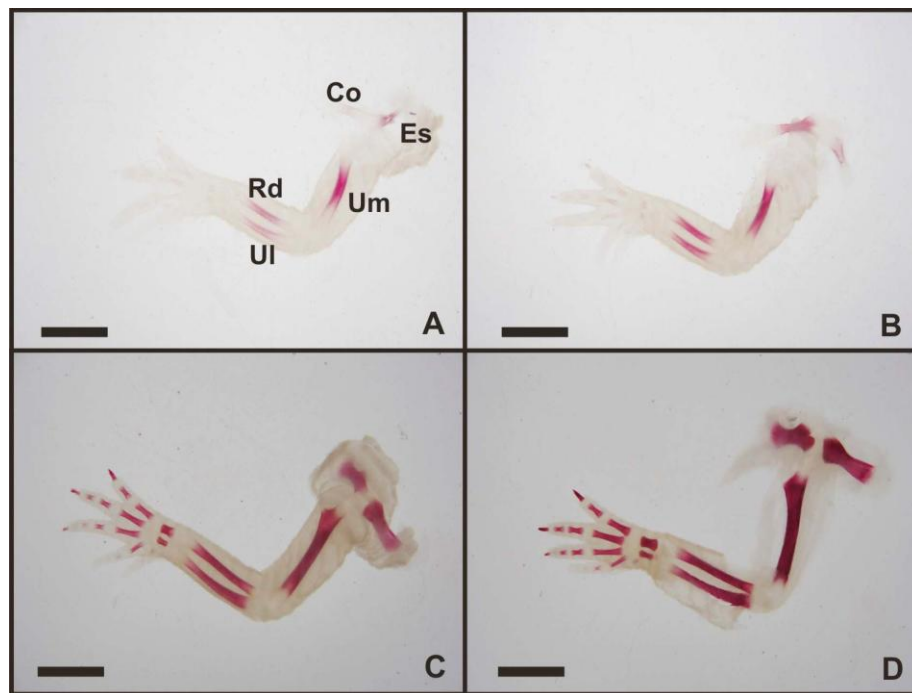


Figura 1: Fotografias da sequência de ossificação da cintura peitoral e membros torácicos de *C. yacare*. Co, coracóide; Es, escápula; Rd, rádio; Ul, ulna; Um, úmero. Barra 1

A escápula inicia seu processo a partir de um único centro de ossificação separado do coracóide. Ambos começam a ossificar por sua porção média e seu esboço está bem definido aos 51 dias, e progride para a fossa glenóide e a margem distal de cada osso. Aos 57 dias, a morfologia da cintura peitoral é

similiar a dos adultos, com apenas a porção distal dos ossos sem retenção de corante.

O arcabouço ósseo do zeugopódio e estilopódio dos membros torácicos é composto pelo úmero, rádio e ulna. A retenção de corante Alizarina red S indica nas diáfises destes ossos, a partir do trigésimo dia, o início do processo de ossificação pericondral, outrora, com maior gradiente observado no úmero. As porções proximais e distais destes ossos correspondem em grande parte ao primórdio cartilaginoso. A retenção do corante avança gradativamente em direção as epífises destes ossos e, aos 51 dias apresentam esboço rígido bem definido, com morfologia similar aos ossos nos adultos.

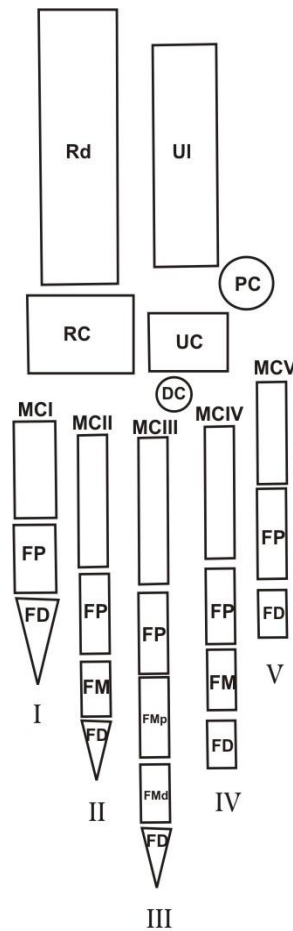


Figura 2: Desenho esquemático representativo da mão de *C. yacare*. DC, distal do carpo 4+5; FD, falange distal; FM, falange média; FMD, falange médio-distal; FMP, falange médio-proximal; FP, falange proximal; MC, metacarpo; PC, pisiforme do carpo; RC, radial do carpo; Rd, rádio; UC, ulnar do carpo; UI, ulna.

A mão de *C. yacare* compreende nos ossos do carpo, metacarpos e falanges. Os ossos do carpo são quatro, o radial, o ulnar, o pisiforme e o distal do carpo 4+5 (Figura 2). Todos os ossos do autopódio apresentam um único centro de ossificação que se desenvolve gradativamente como relatado abaixo. No trigésimo nono dia de incubação é presente um centro de ossificação nos ossos radial e ulnar. De acordo com o gradiente de retenção de Alizarina red S o radial se ossifica ligeiramente mais rápido que o ulnar. Aos 54 dias o osso pisiforme é bem evidente assim como o esboço do distal do carpo 4+5 que ao quinquagésimo sétimo dia torna-se conspícuo (Figura 3).

As mãos de *C. yacare* são ainda compostas de cinco metacarpos, e das falanges. A fórmula falângica dos dedos da mão no período de incubação é 2:3:4:3:2. A ossificação destes começa pela diáfise aos 27 dias de incubação. Estavam presentes centros de ossificação nos MCII, MCIII e MCIV. O MCI iniciou sua ossificação aos 30 dias e o mcV apenas aos 45 dias, fase onde os demais estavam em processo bastante adiantado. Assim, a seqüência de ossificação ocorreu da seguinte forma: MCII=MCIII=MCIV>MCI>MCV, começando sempre pela diáfise e seguindo para as epífises.

As falanges iniciaram o processo de ossificação ao trigésimo sexto dia com as falanges proximais (FP) dos dedos I, II e III (Figuras 3 e 4). Com 39 dias a ossificação inicia-se na falange distal (FD) do dedo I e falange média (FM) e fd do dedo II. Aos 42 dias a fd do dedo III inicia o processo de ossificação. A presença de centros de ossificação na falange médio-proximal (FMp) do dedo III foi observada aos 45 dias, assim como na fp dos dedos IV e V. Aos 48 dias a falange médio-distal (FMd) do dedo III apresentou retenção de corante, e fm do dedo IV apenas aos 51 dias. A fd do dedo V iniciou sua ossificação aos 54 dias, e fd do dedo IV aos 57 dias, estando neste dia todos os elementos ósseos em processo de ossificação bastante avançado. A seqüência de ossificação para as falanges proximais foi FPI=FPII=FPIII>FPIV=FPV, para as falanges médias FMII>FMPIII>FMDIII>FMIV e para as falanges distais FDI>FDII>FDIII>FDV>FDIV (Figuras 3 e 4).

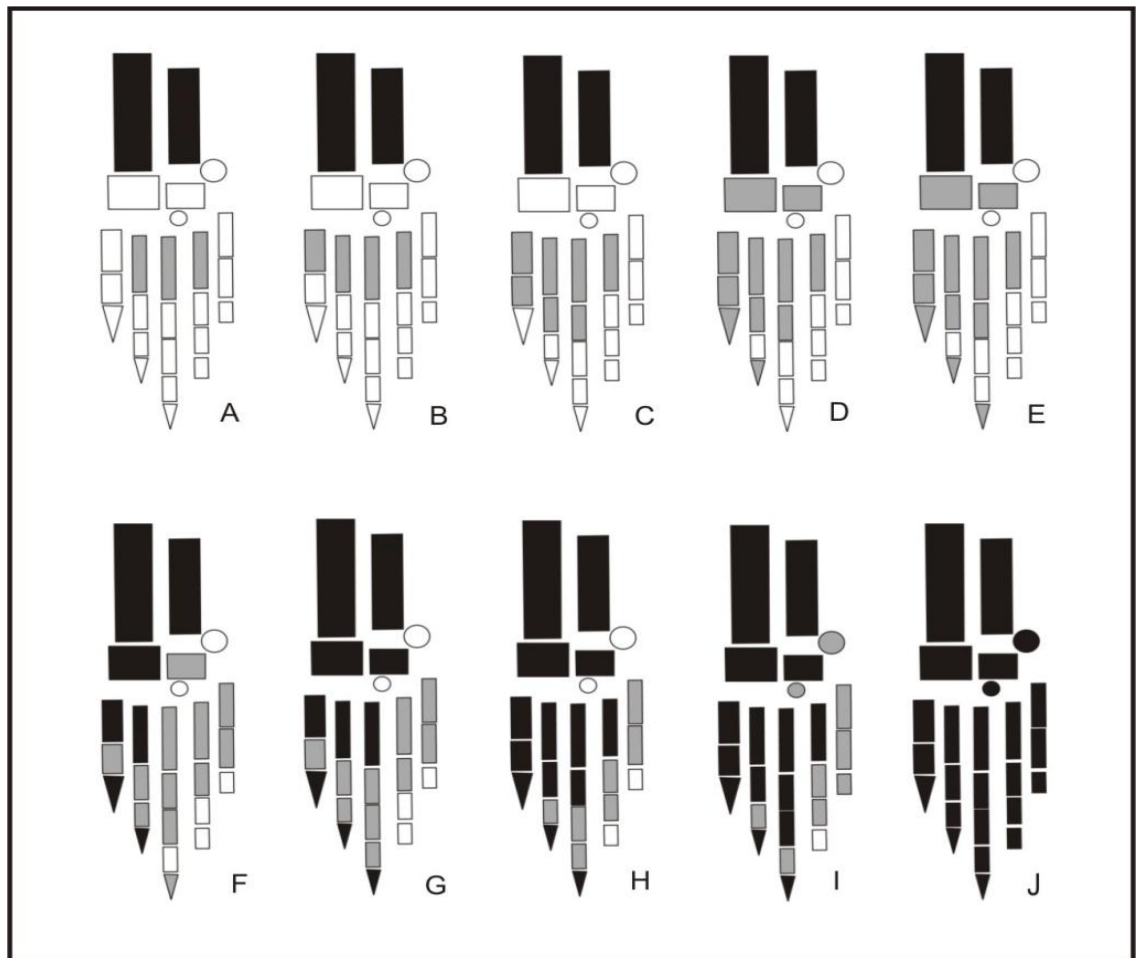


Figura 3: Desenho esquemático representativo da sequência de ossificação da mão de *C. yacare*. 27 dias de incubação **A**; 30 dias **B**; 36 dias **C**; 39 dias **D**; 42 dias **E**; 45 dias **F**; 48 dias **G**; 51 dias **H**; 54 dias **I**; 57 dias **J**.

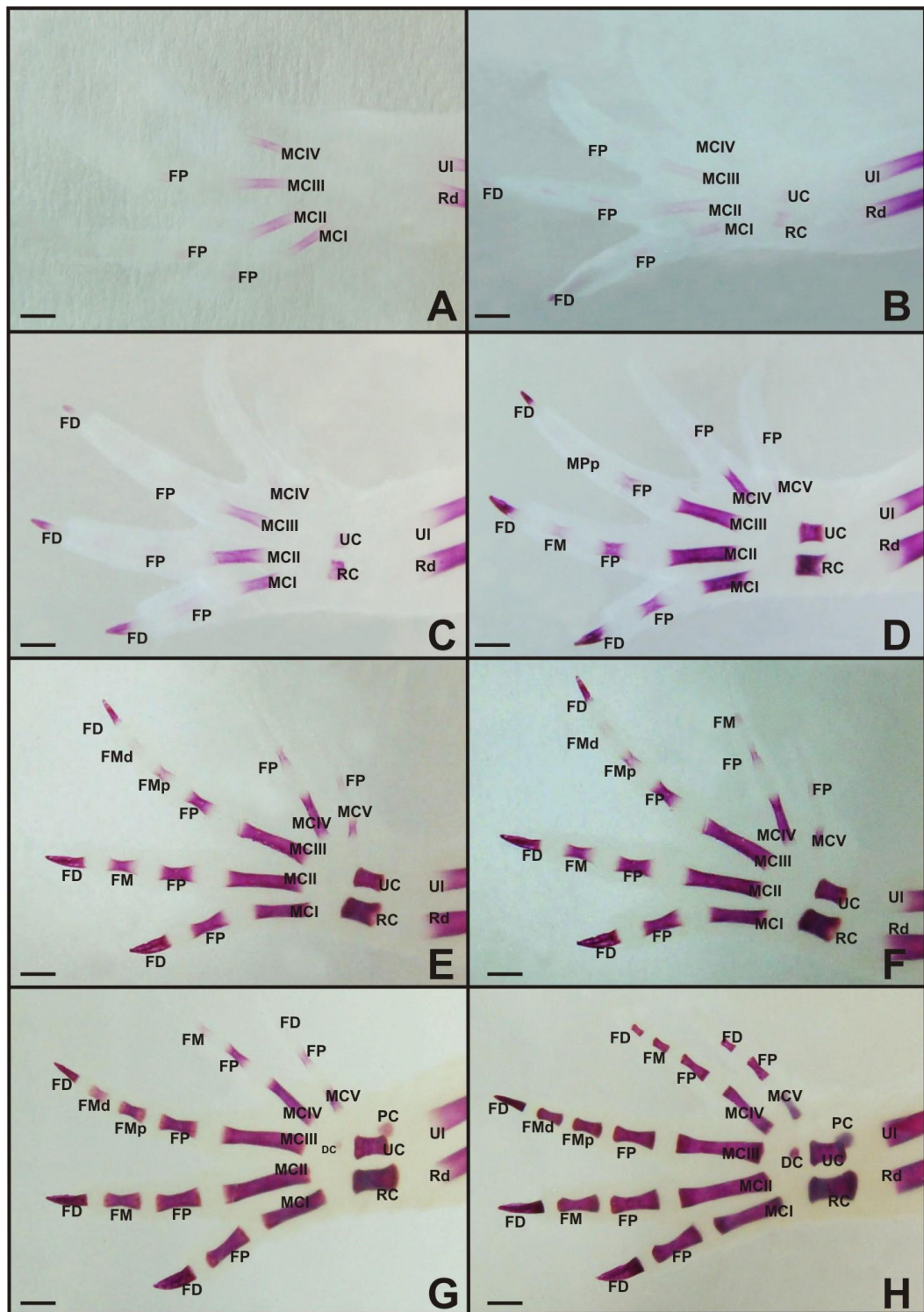


Figura 4: Fotografias da mão de *C. yacare*. 36 dias de incubação **A**; 39 dias **B**; 42 dias **C**; 45 dias **D**; 48 dias **E**; 51 dias **F**; 54 dias **G**; 57 dias **H**. DC, distal do carpo 4+5; FD, falange distal; FM, falange média; FMD, falange médio-distal; FMP, falange médio-proximal; FP, falange proximal; MC, metacarpo; PC,

pisiforme do carpo; RC, radial do carpo; Rd, rádio; UC, ulnar do carpo; UI, ulna. Vista palmar. Barra: 1 mm.

DISCUSSÃO

Os padrões gerais para a sequência de ossificação dos ossos da cintura peitoral e membros torácicos em *Crocodylia* e *Larcertilia* são semelhantes (SHUBIN; ALBERCH 1986; HINCHLIFFE 1994). Rieppel (1992B, 1993a, b; 1994b) relatou em *Cyrtodactylus pubisulcus*, *Chamaeleo hoehnelii*, *A. mississippiensis* e *L. agilis exigua* que a escápula apresenta centro de ossificação primeiro que o coracóide. Para *C. yacare*, no trigésimo dia estes elementos já apresentavam com seus centros de ossificação marcados, outrora, a retenção de corante foi maior na escápula.

Em *A. mississippiensis* a ossificação dos zeugopódio e estilopódio inicia-se aos 27 dias, similar a *C. yacare*, outrora, o úmero se ossifica posteriormente ao rádio e ulna. Em *C. yacare* a presença de centros de ossificação nestes ossos também aparece concomitantemente como em *L. agilis exigua* (RIEPPPEL, 1994b), mas analisando o gradiente de retenção de Alizarina red S, o padrão é inverso, estando o úmero mais adiantado que os demais. Em *Gehyra oceanica* (RIEPPPEL, 1994a), a ossificação dos membros começa antes dos elementos da cintura peitoral.

O carpo dos *Crocodylia* atuais é formado por uma fileira proximal de ossos onde estão presentes os ossos ulnar, o radial, o pisiforme, e uma fileira distal com ossos denominados distais do carpo, contudo, alguns destes cartilagíneos (RIEPPPEL, 1993b). A drástica redução do número de ossos do carpo uma característica dos crocodilianos vivos (SHUBIN; ALBERCH, 1986). Em *A. mississippiensis* existem quatro elementos ossificados no carpo (MÜLLER; ALBERCH, 1990; RIEPPPEL, 1993a; BUSCALIONE et al., 1997) assim como em *Caiman crocodilus* (FABREZI et al., 2007) e em *C. yacare*, sendo três ossos na fileira proximal e um na distal. A presença apenas de um distal do carpo ossificado nos *Crocodylia* vivos como em *A. mississippiensis*

e *C. yacare* representa um caráter mais recente (MÜLLER; ALBERCH, 1990; BUSCALIONI et al., 1997).

Müller e Alberch (1990) observaram ainda no carpo de *A. mississippiensis*, a presença de mais dois elementos cartilagíneos na vida adulta. A presença de ossos do carpo proximais (radial e ulnar) alongados e um radial mais desenvolvido que o ulnar é uma das sinapomorfias dos Crocodylia (BENTON; CLARK, 1998), sendo este, o mesmo padrão encontrado em *C. yacare*.

Diferente do que ocorre com *C. yacare*, somente após a eclosão os elementos do carpo de *Hemiergis* e *C. pubisulcus* (RIEPPEL 1992a) iniciam sua ossificação, mas apenas após o início nos ossos do tarso o que é relatado para outros lagartos (RIEPPEL, 1992b, 1993a, 1994a).

A ossificação dos ossos do carpo de *A. mississippiensis* começa pelo radial e ulnar após todas as falanges, depois o pisiforme apresenta centro de ossificação, sendo apenas estes três ossos formados no período pré-natal (MÜLLER; ALBERCH, 1990; RIEPPEL, 1993b). A sequência é a mesma em *C. yacare*, outrora, todos os quatro elementos esqueléticos presentes na vida adulta se ossificam no período embrionário. O osso pisiforme tende a de ser um dos últimos elementos a iniciar a ossificação também em *C. serpentina*, *L. agilis exigua* (RIEPPEL 1993) e em *C. yacare*, outrora, em *Dermochelys coriacea*, onde está disposto de maneira distinta dos demais répteis, assumindo função biomecânica ativa na base da mão, é o primeiro elemento a se ossificar no carpo. Este é um ótimo exemplo que mostra as variações no padrão de ossificação de diferentes espécies segundo as modificações e particularidades de seu esqueleto. Rieppel (1992a) ainda infere que tal situação pode estar associada com o tipo de ossificação deste osso, que provavelmente não é endocondral, como outros elementos carpo, sendo o pisiforme um osso sesamóide, haja vista que não se origina das segmentações do eixo central de desenvolvimento (SHUBIN; ALBERCH, 1986; RIEPPEL, 1992a).

A ossificação dos metacarpos em *Podocnemis expansa* (SANTOS; VIEIRA, 2007), ocorre de MCV para MCI com ênfase na retenção de corante por MCIII, semelhante a *A. mississippiensis* (RIEPPEL, 1993b). A mesma

seqüência de ossificação foi descrita por Fabrezi et al. (2007) em *Tupinambis merianae*, porém com intensa retenção de corante em MCIV. O padrão seqüencial averiguado em *C. yacare* é idêntico ao relatado em *G. oceanica* (RIEPPEL, 1994a).

No grupo dos répteis, a ossificação, bem como o número de falanges varia bastante. Segundo Hildebrand e Goslow (2006) a fórmula falângica genérica para as mãos dos reptéis é 2:3:4:5:3. Rieppel (1993b) encontrou para *A. mississippiensis* 2:3:4:4:4, e esta expressa por Müller e Alberch (1990) com uma pequena variação 2:3:4:4:3. Outrora, os mesmos autores afirmam haver várias particularidades durante a ossificação de *A. mississippiensis* e que, ao se considerar a presença de falanges cartilagíneas, o número correto seria 2:3:4:5:4, porém, quantidade ainda diferente daquela apresentada por Rieppel (1993b), e encontrada em *C. yacare*, 2:3:4:3:2.

Em geral, a ossificação das falanges distais ocorre de maneira mais intensa em relação às demais. O sentido de ossificação próximo-distal relatado por Rieppel (1992a, 1993b, 1994b) para *Lacerta vivipara*, *A. mississippiensis* e *L. agilis exigua* não foi averiguado em *C. yacare*, que não apresentou uma ossificação em forma padrão.

CONCLUSÕES

A anatomia, bem como a seqüência de ossificação para a cintura peitoral e membros torácicos de *C. yacare*, apresenta algumas similaridades, outrora, difere dos demais répteis relatados, principalmente quanto ao eixo de ossificação, sendo o dedo II dominante nestes. A tendência de redução dos elementos esqueléticos das porções distais dos membros é aparente, haja vista o reduzido número de ossos do carpo. Diferenças na cronologia entre os animais confrontados são atribuídas possivelmente às variações de temperatura durante o desenvolvimento e dos períodos de incubação, o que influencia na seqüência, mas não no padrão ontogênico dos répteis.

REFERÊNCIAS

BENTON, M. J.; CLARK, J. M. Archosaur phylogeny and relationships of the Crocodylia. In: M. J. Benton (ed.), **The Phylogeny and Classification of the Tetrapods**, Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds. Systematics Association Special Volume, 35 A, Oxford: Clarendon Press, p. 295-338, 1998.

BLOB, R. W. Interspecific scaling of the hindlimb skeleton in lizards, crocodilians, felids and canids: does limb bone shape correlate with limb posture? **Journal of Zoology**, v. 250, p. 507-531, 2000.

BURKE, A. C.; ALBERCH, P. The developmental and homology of the chelonian carpus and tarsus. **Journal of Morphology**, v.186, p. 119-131, 1985.

BUSCALIONI, A. D.; ORTEGA, F.; RASSIKIN-GUTMAN, D.; PÉREZ-MORENO, B. P. Loss of carpal elements in crocodilian limb evolution: Morphogenetic model corroborated by paleobiological data. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 62, p. 133-144, 1997.

COATES, M. I. The origin of vertebral limbs. **Developmental**, p. 169-180, 1994.

DAVIS, D. D.; GORE, U. R. Clearing and staining skeleton of small vertebrates. **Field Museum of Natural History**, v. 4, p. 3-15, 1936.

DE SÁ, R. O. Chondrocranium and ossification sequence of *Hyla lanciformis*. **Journal of Morphology**, v. 195, p. 345-355, 1988.

FABREZI, M. El carpo de los anuros. **Alytes**, v. 10, p. 1-29. 1992.

FABREZI, M. The anurian tarsus. **Alytes**, v, 11, p. 47-63. 1993.

FABREZI, M.; ABDALA, V.; OLIVER, M. I. M. Developmental basis of limb homology in lizards. **The Anatomical Record**, v. 290, p. 900-912, 2007.

FERGUSON, M. W. J. Post-laying stages of embryonic development in crocodilians: In: WEBB, G. J. W.; MANOLIS, S. C.; WHITEHEAD, P. J. (ed) Wildlife management: **Crocodiles and alligators**. Chipping Norton, NSW: Surrey Beatty & Sons. p. 427-444, 1987.

HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. E. **Análise da estrutura dos vertebrados**. Atheneu, São Paulo, 2006. 637 pp.

HINCHIFFE, J. R. Evolutionary developmental biology of the tetrapod limb. **Developmental**, p. 163-168, 1994.

IUNGMAN, J.; PIÑA, C. I.; SIROSKI, P. Embryological development of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). **Genesis**, v. 46, p. 401-417, 2008.

JIANG, Z. H. I. J.; CASTOE, T. A.; AUSTIN, C. C.; BURBRINK, F. T.; HERRON, M. D.; MCGUIRE, J. A.; PARKINSON, C. A.; POLLOCK, D. D. Comparative mitochondrial genomics of snakes: Extraordinary rate dynamics and functionality of the duplicate control region. **Evolutionary Biology**, v. 7, p. 123, 2007

MAGNUSSON, W. E.; TAYLOR, J. A. A description of developmental stages in *Crocodylus porosus*, for use in adding eggs in the field. **Australian Wildlife Research**, v. 7, p. 479-485, 1980.

MEYER, A.; ZARDOYA, R. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. **Annals Revolution Ecology Evolution Systematic**, v. 34, p. 311–338, 2003.

MÜLLER, G. B.; ALBERCH, P. Ontogeny of the limb skeleton in Alligator mississippiensis: Developmental invariance and change in the evolution of Archosaur limbs. **Journal of Morphology**, v. 203, p.151-164, 1990.

MÜLLER J. Early loss and multiple return of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. **Naturwissenschaften**, v. 90, p. 473–476, 2003.

RIEPPEL, O. Studies on skeleton formation in reptiles. I. The Postembryonic development of the skeleton in *Cyrtodactylus pubisulcus* (Reptilia: Gekkonidae). *Journal of Zoology*, London, v. 227, p. 87-100, 1992a.

RIEPPEL, O. Studies of formation in reptiles III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara*, Jacquin (Reptilia, Squamata). **Fieldiana** (Zoologica), v. 68, p. 1-25, 1992b.

RIEPPEL, O. Studies of skeleton formation in reptiles II. Chamaeleo hoehnelli (Squamata: Chamaeleoninae), with comments on the Homology of carpal and tarsal bones. **Herpetologica**, v. 49, n. 1, p. 66-78, 1993a.

RIEPPEL, O. Studies of skeleton formation in reptiles. V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* DAUDIAN (Reptilia, Crocodylia). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 109, p.301-325, 1993b.

RIEPPEL, O. Studies of formation in reptiles. Patterns of ossification in the limb skeleton of *Gehyra oceanica* (Lesson) and *Lepidodactylus lugubris* (Duméril; Bibron). **Annales des Sciences Naturelles Zoologie**, v. 15, n. 2, p. 83-91, 1994a.

RIEPPEL, O. Studies of formation in reptiles. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta agilis exigua*, Eichwald (Reptilia, Squamata). **Journal of Herpetology**, v. 28, n. 2, p. 145-153, 1994b.

RIEPPEL, O. Studies on skeleton formation in reptiles: Implications for turtle relationships. **Zoology**, v. 98, p. 298–308, 1995.

RIEPPEL, O. Kontroversen innerhalb der Tetrapoda—Die Stellung der Schildkröten (Testudines). **Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin**, v. 43, p. 201–221, 2004.

RIEPPEL, O.; DEBRAGA, M. Turtles as diapsid reptiles. **Nature**, v. 384, p. 453–455, 1996.

SÁNCHEZ -VILLAGRA, M. R.; MITGUTSCH, C.; NAGASHIMA, H.; KARATANI, S. Autopodial developmental in the sea turtles *Chelonia mydas* and *Caretta caretta*. **Zoological Science**, v. 27, p. 257–263, 2007a.

SANTOS, A. L. Q.; VIEIRA, L. G. Sequence of metatarsal and phalangeal bone formation in embryos of *Podocnemis expansa* Schweigger, 1812 (Testudines, Podocnemididae). **South American Journal of Herpetology**, v. 2, n. 1, p. 11–16, 2007.

SHEIL, C. A. Skeletal development of *Macrochelys temminckii* (Reptilia: Testudines: Chelydridae). **Journal of Morphology**, v. 263, p. 71–106, 2005.

SHUBIN, N. H.; ALBERCH, P. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. **Evolutionary Biology**, v. 20, p. 318–390, 1986.

TUMARKIN-DERATZIAN, A. R.; VANN, D. R.; DODSON, P. Growth and textural ageing in long bones of the American alligator *Alligator mississippiensis* (Crocodylia: Alligatoridae). **Journal of the Linnean Society**, v. 150, p. 1–39, 2007.

VIEIRA, L. G.; SANTOS, A. L. Q. Sequence of metacarpal and phalangeal bone formation in embryos of *Podocnemis expansa* Schweigger, 1812 (Testudines, Podocnemididae). **Brazilian Journal of Morphological Science**, v. 24, n. 2, p. 44–51, 2007.

VIEIRA, L. G.; SANTOS, A. L. Q.; LIMA, F. C.; Pinto, J. G. S. Ontogeny of the plastron of the giant amazon river turtle *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) (Testudines, Podocnemididae). **Zoological Science**, v. 26, p. 51-54, 2009.

ZARDOYA, R.; MEYER, A. The evolutionary position of turtles revised. **Naturwissenschaften**, v. 88, p. 193–200, 2001.

WHITE, D. G.; HERSHEY H. P.; MOSS, J. J.; DANIELS, H.; TUAN, R. S.; BENNETT, V. D. Functional analysis of fibronectin isoforms in chondrogenesis: Full-length recombinant mesenchymal fibronectin reduces spreading and promotes condensation and chondrogenesis of limb mesenchymal cells. **Differentiation**, v. 71, p. 251–261, 2003.

WERNEBURG, I.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. Time of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. **Evolutionary Biology**, v. 9, p. 82, 2009.

WITHERS, P. C. **Comparative animal physiology**. Los Angeles: Brooks/Cole , 1992. 949 pp.

**CAPÍTULO 5 - ESQUELETOGÊNESE DA CINTURA PÉLVICA E MEMBROS
PELVINOS EM EMBRIÕES DE *Caiman yacare* (DAUDIN, 1802)
(CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE)**

RESUMO – Embriões de *Caiman yacare* foram coletados e submetidos ao protocolo de diafanização e coloração de ossos com intuito de analisar os padrões ontogênicos de ossificação para o esqueleto da cintura e membros pelvinos. A ossificação da pelve de *C. yacare* inicia-se aos trinta e seis dias de incubação pelo osso ílio, seguindo para o pube e ísquio aos trinta e nove dias. Os ossos fêmur, tíbia e fíbula apresentam retenção de corante simultaneamente aos trinta dias, com avançado desenvolvimento aos trinta e nove dias. Durante o período embrionário, o pé de *C. yacare* possui quatro ossos no tarso, o calcâneo do tarso, o tálus do tarso e os distais do tarso III e IV. Sua ossificação começa a partir do quadragésimo dia de incubação com o osso calcâneo e mais tarde o osso tálus. Aos 54 dias o distal do tarso IV é conspícuo assim como o esboço do distal do tarso III. Cada pé possui cinco metatarsos (MT) e 13 falanges, sendo duas no dedo I, três no dedo II e quatro nos dedos III e IV (fórmula falângica 2:3:4:4). A ossificação nos metatarsos inicia-se aos trinta e seis dias e seguindo a seqüência MTI=MTII=MTIII=MTIV>MTV, com destaque para os MTII e MTIII. As primeiras falanges iniciam o processo de ossificação ao trigésimo sexto dia e segue até o último dia de incubação. A seqüência de ossificação para as falanges proximais é FPI=FP II=FP III>FP IV, para as falanges médias FMII>FMpIII>FMdIII>FMpIV>FMdIV e para as falanges distais FDI>FDII>FDIII>FDIV, sendo o padrão ontogênico para os ossos da cintura e membros pelvinos de *C. yacare* diferente de outros répteis, outrora com algumas similaridades.

Palavras-chave: Alizarina, jacaré-do-Pantanal, morfologia, ossificação, répteis.

**SKELETOGENESIS OF THE PELVIC GIRDLE AND PELVIC MEMBERS IN
EMBRYOS OF *Caiman yacare* (DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA,
ALLIGATORIDAE)**

ABSTRACT – *Caiman yacare* embryos were collected and subjected to the bone diaphanization and staining technique to analyze the ontogenic patterns of the skeletal ossification of the pelvic girdle and pelvic members. Ossification of *C. yacare* pelvis begins at 36 days of incubation by the ilium, followed at 39 days by the pubes and ischium. The femur, tibia and fibula present simultaneous stain retention at 30 days, with advanced development at 39 days. In the embryonic stage, *C. yacare* feet have four tarsal bones, the calcaneus, the talus, and the distal bones III and IV. Their ossification starts with the calcaneus from the 40th day of incubation, followed by the talus. At 54 days, the distal tarsal bone IV is conspicuous, as is the outline of the distal tarsal III. Each foot has 5 metatarsi (MT) and 13 phalanges, two in digit I, three in digit II, and four in digits III and IV (phalangeal formula 2:3:4:4). Ossification of the metatarsi begins at 36 days and follows the sequence MTI=MTII=MTIII=MTIV>MTV, with MTII and MTIII standing out. The first phalanges begin the ossification process on the 36th day and continue up to the last day of incubation. The sequence of ossification of the proximal phalanges is PPI=PPII=PPIII>PPIV, while that of the medial phalanges is MPPII>MPpIII>MDpIII>MPpIV>MDpIV and that of the distal phalanges is DPI>DPPII>DPPIII>DPPIV, and the ontogenic pattern of the bones of the pelvic girdle and members of *C. yacare* differs from that of other reptiles, albeit with a few similarities.

Keywords: Alizarin, morphology, ossification, Pantanal caiman, reptiles.

INTRODUÇÃO

Indivíduos adultos dificilmente permitem o entendimento da biologia estrutural dos organismos. Estudar a ontogenia nos primeiros estágios de desenvolvimento é de conspícua importância para revelar aspectos da estrutura do indivíduo, compreender a evolução funcional e suas preferências ambientais durante os diferentes estágios de desenvolvimento (KOUMONDOUDOURS et al., 2001).

A formação embriológica do esqueleto pode ser traçada detalhadamente durante ontogenia. Esta sequência é crucial para o entendimento dos eventos de formação do esqueleto de espécies viventes e fósseis (SCHOCH, 2002). Essas informações podem ser usados para reconstruir filogenias.

Os padrões de ossificação em répteis são pouco conhecidos (RIEPPPEL, 1994a). Nestes, a ossificação endocondral é o principal processo para formação dos ossos dos membros, que derivam de uma base cartilaginosa (POUGH et al., 2003) (SHUBIN; ALBERCH, 1986) e transcorre numa sequência de eventos temporais, dinâmicos e específicos (WHITE et al., 2003) e muitas vezes mal definido (BURKE; ALBERCH, 1985; FABREZI et al., 2007).

O esqueleto dos vertebrados é impar, formado por um conjunto de estruturas plásticas capazes de crescer, adaptar e se reparar devido à grande diversidade morfológica e arquitetural do tecido esquelético (WHITE et al., 2003; HILDEBRAND; GOSLOW, 2006), sendo conservativo a ponto de seu padrão geral mostrar as linhas filogenéticas dos tetrápodes. Outrora seu padrão evolutivo permite ainda que esta estrutura responda aos hábitos particulares de cada animal (WITHERS, 1992; COATES, 1994; BLOB, 2000).

Estudos anatômicos sobre o esqueleto dos répteis vêm sendo realizados como demonstrado nas contribuições de Rieppel (1993a; 1993b), Sheil (2005) e Vieira e Santos (2007), no estudo da ossificação do esqueleto de *Alligator mississippiensis*, de *Chamaeleo hoehnelii* de *Macrochelys teminckii* e de *Podocnemis expansa*, respectivamente.

Müller e Alberch (1990) apontaram a existência de várias hipóteses baseadas em investigações anatômicas acerca do esqueleto dos membros de

crocodilianos que sofreram diversas alterações durante o processo evolutivo, principalmente a despeito do número de falanges, de ossos do carpo e do tarso, muitos destes devido à característica dos organismos que, vistos como dispositivos mecânicos a fim de manter sua biomecânica e função, alteram sua forma (POUNDS et al., 1983).

Sendo ainda escassos trabalhos que relatem a anatomia e o desenvolvimento dos crocodilianos brasileiros, bem como sua relação filogenética, objetivou-se descrever a ontogenia dos ossos da cintura e membros pelvins em embriões de *Caiman yacare*.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta, descrição morfológica e processamento de embriões

Ovos de *C. yacare* adquiridos na área de reprodução da Fazenda Pousada das Araras, em Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil, sob licença número 021/2007 IBAMA/RAN foram mantidos em sistema de incubação semi-artificial com temperatura média de 32.3°C ($\pm$ 0,5°C). Os embriões foram removidos de seus ovos em intervalos regulares de três dias, o que permitiu manter a seqüência ontogenética desde o primeiro dia de incubação natural até sua eclosão. Cada espécime foi fixado em solução de formol 10% e encaminhado ao Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres da Universidade Federal de Uberlândia. Posteriormente foi realizado a diafanização por hidróxido de potássio (KOH 2%) e coloração dos ossos por Alizarina red S, conservando o material em glicerina segundo o método de Davis e Gore (1936).

Descrição dos resultados para ossificação e discussão da seqüência ontogenética

Entre os embriões da coleção, a retenção de Alizarina red S no osso geralmente foi excelente, no entanto, em estágios iniciais, a formação óssea precoce não foi indicada pela coloração em alguns exemplares, mas sim pela textura diferenciada da estrutura óssea (RIEPPPEL, 1993a; SHEIL, 2005). Para

a comparação do padrão de ossificação através das espécies aqui apresentadas, apenas a sequência relativa foi importante, e por isso, as diferenças nas abordagens técnicas através dos estudos não foram empecilho na investigação. Outrora, comparar a ontogenia entre os crocodilianos é difícil devido a escassez de informações acerca deste processo na maioria das espécies, não existindo relatos para espécies brasileiras. Outro agravante diz respeito às discrepâncias entre os vários estudos que relatam os estágios de desenvolvimento destes animais. Estes são decorrentes principalmente, da variação nos períodos de incubação dos ovos entre as diferentes espécies (DE SÁ, 1988). Por este motivo, a descrição dos resultados em *C. yacare* refere-se à sequência de ossificação, não pormenorizando assim prováveis estágios de desenvolvimento, embora existam os trabalhos como de Ferguson (1987) com *Alligator mississippiensis*, Magnussun e Taylor (1980) com *Crocodylus porosus*, lungman et al. (2008) com *Caiman latirostris*, dentre outros, que servem como subsídio para tais descrições.

Os espécimes foram examinados e a presença ou ausência de cada um dos elementos ósseos foram anotados para determinar a sequência ontogenética de eventos para a ossificação. Comparamos os dados obtidos para *C. yacare* com outros táxons adicionais além de crocodilianos, como lagartos e Testudines.

A relação evolutiva dos Testudines para outros amniotas permanece controversa (RIEPPPEL, 1995, 2004; RIEPPPEL; DE BRAGA, 1996; MEYER; ZARDOYA, 2003; MULLER, 2003; WERNEBURG; SANCHEZ-VILLAGRA, 2009). Alguns estudos recentes (ZARDOYA; MEYER, 2001; JIANG et al., 2007) têm apoiado a hipótese que as tartarugas são um grupo irmão dos Archosauromorpha (crocodilianos e as aves), por isso, apesar das conspícuas diferenças que podem ser averiguadas entre estes, a discussão aborda algumas características entre estes animais.

RESULTADOS

Ossificação da cintura pélvica e membros pelvins

A cintura e membros pelvins de *C. yacare* compreendem nas seguintes estruturas ósseas: ílio, pube, ísquio, fêmur, tíbia, fíbula, tarso, metatarsos e falanges. O primórdio cartilaginoso dos três ossos pélvicos parece ser contínuo, e sua forma não muda muito após a ossificação. A retenção de Alizarina red S na cintura pelvina começa a partir do trigésimo sexto dia e marca o início da ossificação no ílio, progredindo para o pube e ísquio aos 39 dias. O pube e ísquio repousam em um plano horizontal, enquanto que o ílio estende dorsalmente e um pouco caudalmente. Conforme indicado pela retenção de Alizarina red S a ossificação de todos os três ossos pélvicos começa em sua porção média e progride semelhante aos ossos da cintura peitoral. Aos 51 dias os ossos encontram-se em estágio bastante avançado de ossificação (Figura 1).

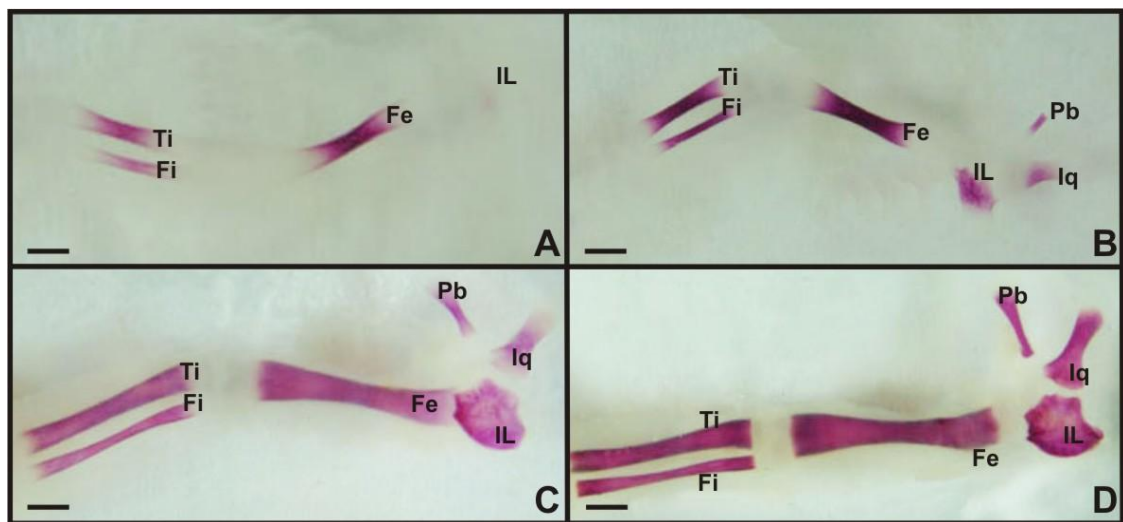


Figura 1: Fotografias da cintura e membros pelvins de *C. yacare* com 36 dias **A**; 39 dias **B**; 51 dias **C**; 57 dias **D**. IL, ílio; Pb, púbes; Iq, ísquio; Fe, fêmur; Ti, tíbia; Fi, fíbula. Barra: 1 mm.

Os ossos do estilopódio e zeugopódio retém Alizarina pela primeira vez em embriões com trinta dias. O fêmur apresenta gradiente ligeiramente maior que na tíbia e fíbula. A formação óssea inicia sempre pelas diáfises a partir do processo pericondral, avançando em direção as epífises, que aos 45 dias apresentam seu esboço rígido bem definido.

São quatro os ossos do tarso, o calcâneo, o tálus e os distais do tarso III (DTIII) e IV (DTIV). Durante a esqueletogênese cada um destes ossos apresenta um único centro de ossificação. O processo começa a partir do quadragésimo oitavo dia de incubação com a presença de um centro corado no osso talus e outro no calcâneo, que apresenta um ritmo ligeiramente mais rápido de desenvolvimento. Aos 54 dias o osso DTIV é bem evidente, assim como o molde do DTIII, que ao quinquagésimo sétimo dia torna-se conspícuo.

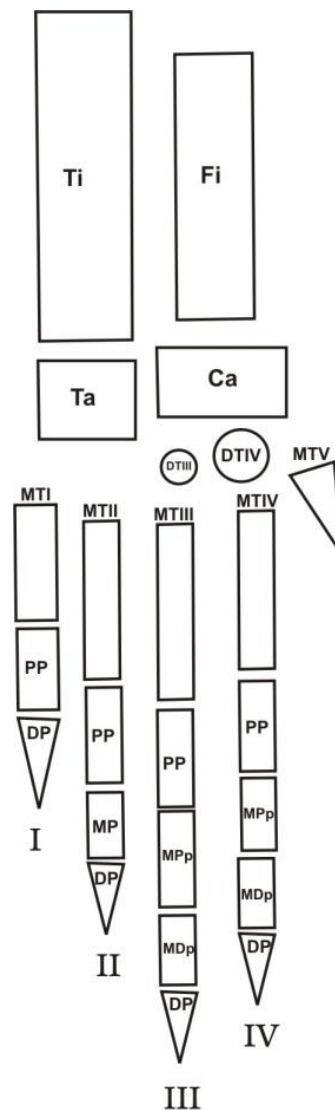


Figura 2: Desenho esquemático representativo do pé de *C. yacare*. Ti, tíbia; Fi, fíbula; Ca, calcâneo do tarso; Ta, tálus do tarso; DTIII, dista do tarso III; DTIV, distal do tarso IV; MT, metatarso; FP, falange proximal; FM, falange média; Fmp, falange médio-proximal; Fmd, falange médio-distal; FD, falange distal.

Cada pé possui cinco metatarsos e 13 falanges, sendo a fórmula falângica do período de incubação 2:3:4:4 (Figura 2). A ossificação dos metatarsos começa pela diáfise aos 36 dias com retenção de corante nos MTI, MTII, MTIII e MTIV. O MTV iniciou sua ossificação apenas aos 51 dias, período onde os demais metatarsos estavam em processo bastante adiantado. Assim, a sequência de ossificação ocorreu da seguinte forma: MTI=MTII=MTIII=MTIV>MTV, começando sempre pela diáfise e seguindo para as epífises (Figuras 3 e 4).

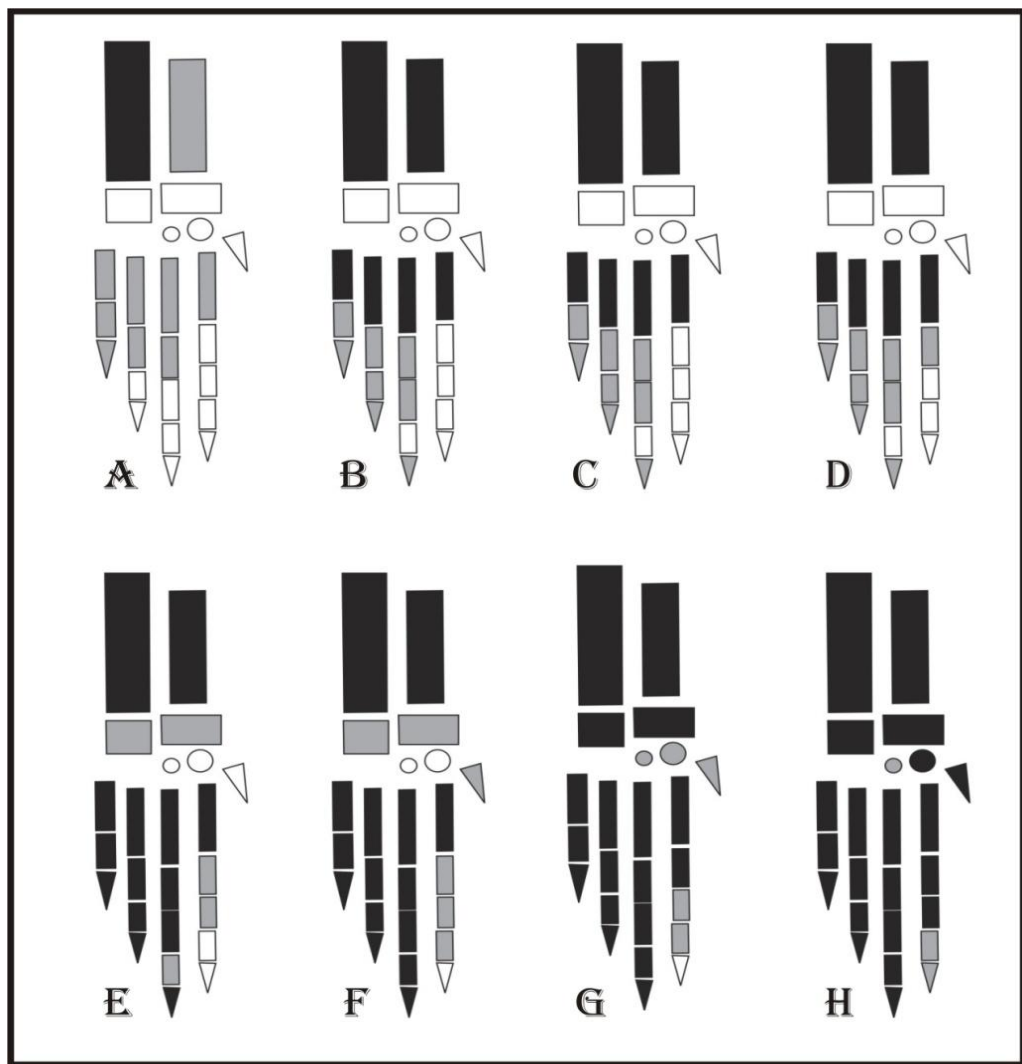


Figura 3: Desenhos esquemáticos representativos da sequência de ossificação do pé de *C. yacare*. 36 dias de incubação **A**; 39 dias **B**; 42 dias **C**; 45 dias **D**; 48 dias **E**; 51 dias **F**; 54 dias **G**; 57 dias **H**.

As falanges iniciaram o processo de ossificação ao trigésimo sexto dia com as falanges proximais (Fp) dos dedos I, II e III e a falange distal (Fd) do dedo I. Com 39 dias a ossificação iniciou-se na FDII e FDIII, falange média (FM) do dedo II e falange médio-proximal (FMp) do dedo III, não havendo alterações aos 42 dias. Com 45 dias, a FPIV apresenta retenção de corante. A presença de centros de ossificação na falange médio-distal (FMd) do dedo III e FMpIV foi observada aos 48 dias, sendo a FMdIV presente apenas após os 51 dias e FDVI apenas aos 57 dias. A seqüência de ossificação para as falanges proximais foi $FPI = FPII = FPIII > FPIV$, para as falanges médias $FMII > FMPIII > FMDIII > FMPIV > FMDIV$ e para as falanges distais $FDI > FDII > FDIII > FDIV$ (Figuras 3 e 4).

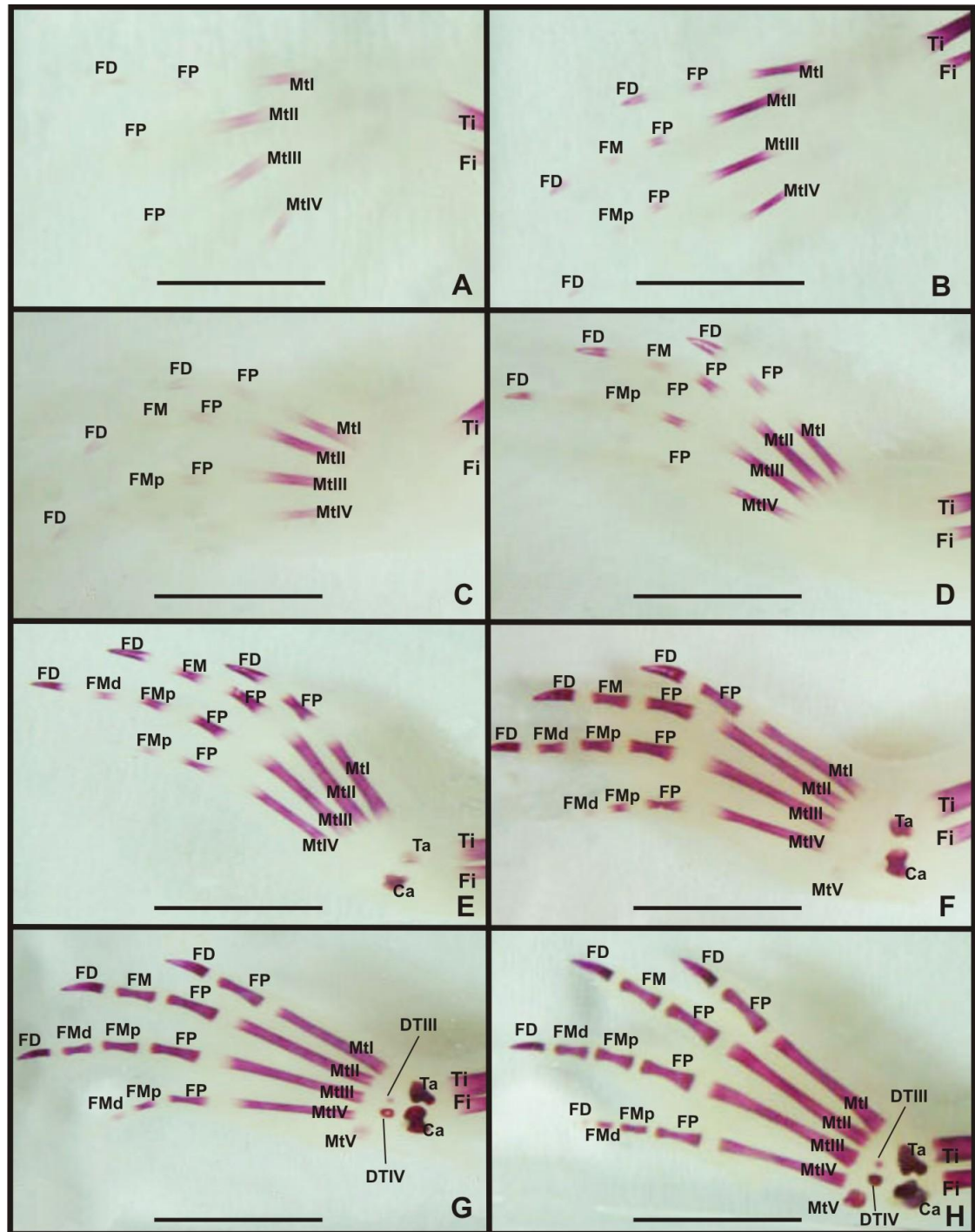


Figura 4: Fotografias dos pés de *C. yacare*. 36 dias de incubação **A**; 39 dias **B**; 42 dias **C**; 45 dias **D**; 48 dias **E**; 51 dias **F**; 54 dias **G**; 57 dias **H**. Ti, tíbia; Fi, fíbula; Ca, calcâneo do tarso; Ta, tálus do tarso; DTIII, dista do tarso III; DTIV, distal do tarso IV; MT, metatarso; FP, falange proximal; FM, falange média;

FMp, falange médio-proximal; FMd, falange médio-distal; FD, falange distal. Vista dorsal. Barra: 1 mm.

DISCUSSÃO

Segundo Hildebrand e Goslow (2006), a cintura pelvina nos répteis é semelhante, segundo um plano básico, a dos demais tetrápodes. Em geral, o processo de ossificação começa pela degeneração da cartilagem, o que nos membros inicia-se pela diáfise dos ossos longos (RIEPPEL, 1994a). Na pelve de *L. agilis exigua* tal processo inicia-se pelo centro do ílio e ao longo da margem inferior do pube, em volta do forame obturado, o que para outras espécies de répteis pode ocorrer inicialmente pelo ísquio (RIEPPEL, 1993a). Tal fato não foi observado para *C. yacare*, onde a retenção de corante ocorre inicialmente na região central do osso ílio, assim como na referida espécie de *Lacerta* e também em *C. hoehnelii* (RIEPPEL, 1993a), segue para o pube e depois o ísquio, como também relatado por Rieppel (1993b) que em *A. mississippiensis*.

A ossificação dos membros pelvins de *C. yacare* ocorre de maneira concomitante nos diferentes ossos e sempre pela região da diáfise, como nos demais répteis (RIEPPEL, 1992, 1993a, b, 1994a, b), diferindo apenas em questões temporais, embora seja nítida uma maior retenção do corante Alizarina red S no fêmur em relação a tíbia e fíbula, padrão inverso a *A. mississippiensis*, assim como ocorre nos membros torácicos (RIEPPEL, 1993b).

Segundo Rieppel (1993b), o tarso dos Crocodylia atuais é formado por uma fileira proximal de ossos, onde estão presentes os ossos calcâneo e o tálus ou astragalus e uma fileira distal com dois ossos denominados distais do tarso, assim como observado para *C. yacare*. Müller e Alberch (1990) relatam em *A. mississippiensis* cinco ossos no tarso, o calcâneo, o tálus, e os distais do carpo II, III e IV. Os Crocodylia viventes possuem três ossos na fileira distal do tarso que correspondem aos dígitos ao qual se articulam e à seqüência de sua formação (BRINKMAN, 1980), sendo o distal do carpo II, segundo Müller e Alberch (1990), fibrocartilaginoso em algumas espécies como em *A.*

mississippiensis, não sendo assim descrito em *C. yacare* haja vista que este não se cora com Alizarina red S.

A existência de ossos cartilagíneos no tarso dos crocodilianos representa uma condição primitiva para o grupo, haja vista que outras espécies também apresentam apenas os DTIII e DTIV (ROMER, 1956), e *Protosuchus* preserva apenas o DTIV (COLBERT; MOOK, 1951), representando assim uma redução nos Archosauria do número primitivo de quatro tarsos distais.

Sobre a variação do número de ossos no tarso, Müller e Alberch (1990) inferem que o tálus pode ser a união de outros ossos do tarso como o tibial e o central e afirmam ainda que o calcâneo também pode ser interpretado como o fibular, além do que o DTIV pode ser a fusão dos DTIV e DTV derivados do MTV. O autor ainda cita a provável presença de um DTIII, provindo da união dos DTI, DTII e DTIII. Tais variações decorrem do processo evolutivo dos répteis, período onde as mais variadas espécies sofreram modificações e desenvolveram caracteres peculiares de modo a se adaptarem ao ambiente, favorecendo assim sua sobrevivência.

Nos lacertília, o tálus é o primeiro a se ossificar (RIEPPPEL, 1992, 1993a, b). No entanto, em *A. mississippiensis* e *C. yacare* este se desenvolve após o calcâneo e a seqüência DTIV>DTIII é a mesma. No geral, nestas espécies e nos *Lacerta*, a ossificação do tarso é mais rápida que do carpo (RIEPPPEL, 1993b), uma vez que para *C. yacare* constatou-se um menor período para formação destes ossos, haja vista que o processo de ossificação começa após o carpo e termina concomitantemente. O DTIV é o maior e mais externo osso da fileira distal do tarso, sendo o primeiro elemento do arco digital a se formar, resultante da segmentação do eixo primário de condensação, como ocorre também nos membros anteriores (MÜLLER; ALBERCH, 1990).

A ossificação, bem como a fórmula falângica variou bastante dentre o grupo dos répteis. Segundo Hildebrand e Glosow (2006), a fórmula falângica genérica para os pés dos reptéis é 2:3:4:5:4, padrão não averiguado em *C. yacare*, haja vista que existem apenas quatro falanges ossificadas no dedo IV e a ausência do dedo V. Müller e Alberch (1990) e Rieppel (1993b) encontraram para *A. mississippiensis* 2:3:4:5. Os mesmos autores afirmam haver várias

particularidades durante a ossificação de *A. mississippiensis* ao se considerar a presença de falanges cartilaginêas, o que difere do encontrado para *C. yacare*, 2:3:4:4.

Müller e Alberch (1990) e Rieppel (1993b) relatam para *A. mississippiensis* a presença de cinco dedos, outrora, vale a ressalva de que, segundo normatizações do International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature (2005), são considerados dedos apenas apêndices das mãos ou dos pés que possuem falanges, o que não ocorre na maioria dos crocodylia, assim como em *C. yacare*, onde estão presentes falanges em apenas quatro dos cinco metatarsos. Müller e Alberch (1990) ainda afirmam que o MTV é o único remanescente do quinto dedo, e que os demais metatarsos possuem, durante o período embrionário, expansões digitais que, por meio de eventos específicos, formam as falanges dos demais dedos. Observa-se então que, nos crocodilianos com tais características, é correto apresentar o pé com apenas quatro dedos, embora apresentem cinco metatarsos.

Em lacertílios, a existência do quinto dedo completo é uma variação evolutiva em comparação aos crocodylia, que apresentam o quinto metatarso rudimentar e sem falanges, não formando o respectivo dedo, o que para Pellegrino e colaboradores (2001) é totalmente comum nos diversos taxóns de répteis. Ainda, segundo Jerez e Tarazona (2009), pode representar uma redução em tamanho, número e no desenvolvimento de estruturas ósseas nas cinturas e membros torácicos e pelvinos.

A sequência de ossificação apresentada entre os diferentes répteis difere, em parte, daquela relatada em *C. yacare*, confirmando disparidades na esqueletogênese, que pode ser influência de possíveis causas ambientais ou ainda embriológicas (RIEPPPEL, 1992, 1994b), além daquelas evolutivas já relatadas.

CONCLUSÕES

A anatomia óssea dos membros pelvinos de *C. yacare* é similar a dos demais crocodylia relatados na literatura, assim como os padrões de ossificação para a cintura pélvica, coxa e perna. Existem quatro ossos do tarso, o que indica que nestes também ocorre a tendência de redução dos elementos esqueléticos do pé. A seqüência de ossificação do pé varia cronologicamente em relação aos demais animais, sendo o padrão ontogênico de *C. yacare* diferente de outros répteis.

REFERÊNCIAS

- BLOB, R. W. Interspecific scaling of the hindlimb skeleton in lizards, crocodilians, felids and canids: does limb bone shape correlate with limb posture? **Journal of Zoology**, v. 250, p. 507-531, 2000.
- BRINKMAN, D. The hindlimb step cycle of *Caiman sclerops* and the mechanics of the crocodile tarsus and metatarsus. **Canadian Journal of Zoology**, v. 58, p. 2187-2200, 1980.
- BURKE, A. C.; ALBERCH, P. The developmental and homology of the chelonian carpus and tarsus. **Journal of Morphology**, v. 186, p. 119-131, 1985.
- COATES, M. I. The origin of vertebral limbs. **Developmental**, p. 169-180, 1994.
- COLBERT, E. H.; MOOK, C. C. The ancestral crocodilian *Protosuchus*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 97, n. 3, p. 143-182, 1951.
- DAVIS, D. D.; GORE, U. R. Clearing and staining skeleton of small vertebrates. **Field Museum of Natural History**, v. 4, p. 3-15, 1936.
- DE SÁ, R. O. Chondrocranium and ossification sequence of *Hyla lanciformis*. **Journal of Morphology**, v. 195, p. 345-355, 1988.

FABREZI, M.; ABDALA, V.; OLIVER, M. I. M. Developmental basis of limb homology in lizards. **The Anatomical Record**, v. 290, p. 900-912, 2007.

FERGUSON, M. W. J. Post-laying stages of embryonic development in crocodilians: In: WEBB, G. J. W.; MANOLIS, S. C.; WHITEHEAD, P. J. (ed) Wildlife management: **Crocodiles and alligators**. Chipping Norton, NSW: Surrey Beatty & Sons. p. 427-444, 1987.

HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. E. **Análise da estrutura dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 2006. 637 pp.

INTERNATIONAL COMMITTEE ON VETERINARY GROSS ANATOMICAL NOMENCLATURE. **Nomina anatômica veterinária**. 5 ed. Hannover: Editorial Committee, 2005.

IUNGMAN, J.; PIÑA, C. I.; SIROSKI, P. Embryological development of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). **Genesis**, v. 46, p. 401-417, 2008.

JEREZ, A.; TARAZONA, O. A. Appendicular skeleton in *Bachia bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae): osteology, limb reduction and postnatal ontogeny. **Acta Zoologica**, v. 90, p. 42-50, 2009.

JIANG, Z. H. I. J.; CASTOE, T. A.; AUSTIN, C. C.; BURBRINK, F. T.; HERRON, M. D.; MCGUIRE, J. A.; PARKINSON, C. A.; POLLOCK, D. D. Comparative mitochondrial genomics of snakes: Extraordinary rate dynamics and functionality of the duplicate control region. **Evolutionary Biology**, v. 7, p. 123, 2007.

KOUMONDOUDOURS, G., DIVANACH, P., KENTOURI, M., Osteological development of *Dentex dentex* (Osteichthyes: Sparidae): dorsal, anal, paired fins and squamation. **Marine Biology**, v. 138, p. 399-406, 2001.

MAGNUSSON, W. E.; TAYLOR, J. A. A description of developmental stages in *Crocodylus porosus*, for use in adding eggs in the field. **Australian Wildlife Research**, v. 7, p. 479-485, 1980.

MEYER, A.; ZARDOYA, R. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. **Annals Revolution Ecology Evolution Systematic**, v. 34, p. 311–338, 2003.

MÜLLER, G. B.; ALBERCH, P. Ontogeny of the limb skeleton in Alligator mississippiensis: Developmental invariance and change in the evolution of Archosaur limbs. **Journal of Morphology**, v. 203, p. 151-164, 1990.

MÜLLER J. Early loss and multiple return of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. **Naturwissenschaften**, v. 90, p. 473–476, 2003.

PELLEGRINO, K. C. M.; RODRIGUES, M. T.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; SITES, J. W. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 74, p. 315–338, 2001.

POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A vida dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 2003. 699 p.

POUNDS, J. A.; JACKSON, J. F.; SHIVELY, S. H. Allometric growth of the limbs of some terrestrial iguanid lizards. **The American Midland Naturalist**, v. 110, p. 201-207, 1983.

RIEPEL, O. Studies of formation in reptiles III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara*, Jacquin (Reptilia, Squamata). **Fieldiana (Zoologica)**, v. 68, p. 1-25. 1992.

RIEPPEL, O. Studies of skeleton formation in reptiles II. *Chamaeleo hoehnelli* (Squamata: Chamaeleoninae), with comments on the Homology of carpal and tarsal bones. **Herpetologica**, v. 49, n. 1, p. 66-78, 1993a.

RIEPPEL, O. Studies of skeleton formation in reptiles. V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* DAUDIAN (Reptilia, Crocodylia). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 109, p. 301-325, 1993b.

RIEPPEL, O. Studies of formation in reptiles. Patterns of ossification in the limb skeleton of *Gehyra oceanica* (Lesson) and *Lepidodactylus lugubris* (Duméril; Bibron). **Annales des Sciences Naturalles Zoologie**, v. 15, n. 2, p. 83-91, 1994a.

RIEPPEL, O. Studies of formation in reptiles. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta agilis exigua*, Eichwald (Reptilia, Squamata). **Journal of Herpetology**, v. 28, n. 2, p. 145-153, 1994b

RIEPPEL, O. Studies on skeleton formation in reptiles: Implications for turtle relationships. **Zoology**, v. 98, p. 298–308, 1995.

RIEPPEL, O. Kontroversen innerhalb der Tetrapoda—Die Stellung der Schildkröten (Testudines). **Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin**, v. 43, p. 201–221, 2004.

RIEPPEL, O.; DEBRAGA, M. Turtles as diapsid reptiles. **Nature**, v. 384, p. 453–455, 1996.

ROMER, A. S. **Osteology of the Reptiles**. Chicago: University of Chicago Press, 1956. 772 p.

SCHOCH, R. R. The early formation of the skull in extant and Paleozoic amphibians. **Paleobiology**, v. 28, p. 278-296, 2002.

SHEIL, C. A. Skeletal development of *Macrochelys temminckii* (Reptilia: Testudines: Chelydridae). **Journal of Morphology**, v. 263, p. 71–106, 2005.

SHUBIN, N. H.; ALBERCH, P. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. **Evolutionary Biology**, v. 20, p. 318–390, 1986.

VIEIRA, L. G.; SANTOS, A. L. Q. Sequence of metacarpal and phalangeal bone formation in embryos of *Podocnemis expansa* Schweigger, 1812 (Testudines, Podocnemididae). **Brazilian Journal of Morphological Science**, v. 24, n. 2, p. 44–51, 2007.

ZARDOYA, R.; MEYER, A. The evolutionary position of turtles revised. **Naturwissenschaften**, v. 88, p. 193–200, 2001.

WERNEBURG, I.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. Time of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. **Evolutionary Biology**, v. 9, p. 82, 2009.

WHITE, D. G.; HERSHEY, H. P.; MOSS, J. J.; DANIELS, H.; TUAN, R. S.; BENNETT, V. D. Functional analysis of fibronectin isoforms in chondrogenesis: Full-length recombinant mesenchymal fibronectin reduces spreading and promotes condensation and chondrogenesis of limb mesenchymal cells. **Differentiation**, v. 71, p. 251–261, 2003.

WITHERS, P. C. **Comparative animal physiology**. Los Angeles: Brooks/Cole, 1992. 949 p.